

Composición y riqueza de una comunidad de escarabajos peloteros (Coleoptera: Scarabaeinae) en los Yungas bajos de la Cordillera Mosestenes, Bolivia

Composition and species richness of a dung beetle (Coleoptera: Scarabaeinae) community in the lower Yungas of Cordillera Mosestenes, Bolivia

A. Caroli Hamel-Leigue¹, Sebastian K. Herzog² y Darren J. Mann³

RESUMEN

La diversidad de escarabajos peloteros de Bolivia y en particular en los Yungas es pobremente conocida. En este estudio analizamos la composición y riqueza de una comunidad de escarabajos peloteros en base a datos obtenidos en septiembre de 2003 durante un inventario en la Cordillera Mosestenes (1250-1600 m.s.n.m.), departamento de Cochabamba. Estos resultados son comparados con un muestreo en la Serranía Volcanes al límite sur de los Yungas. Mediante trampas de caída cebadas con excremento humano se colectaron 2810 individuos de 30 especies en cinco transectas (240 días trampa) en la Cordillera Mosestenes, por lo menos dos de las cuales son nuevas especies para la ciencia. El índice NESS indicó una alta similitud entre cuatro transectas en la composición y abundancia de especies, siendo la excepción un bosque de cima de baja estatura, donde se observó una baja riqueza y abundancia de escarabajos. La similitud entre transectas disminuyó significativamente con la distancia altitudinal entre ellas. Catorce especies parecen estar restringidas a los Yungas, y la mayoría de ellas hasta la fecha son conocidas solamente de la Cordillera Mosestenes. Sólo 10 especies son compartidas con la Serranía Volcanes, y la similitud entre ambas comunidades es baja. No obstante, la estructura de ambas es muy similar, con 2-3 especies dominantes y una mayoría de especies raras a muy raras. Es evidente un alto nivel de endemismo en la Cordillera Mosestenes y probablemente en los Yungas en general, ecorregión que además se caracteriza por un alto recambio latitudinal y altitudinal de especies. Esto indica que los Yungas son de alta prioridad para la conservación de escarabajos peloteros.

Palabras Clave: escarabajos coprófagos, Scarabaeinae, diversidad, recambio de especies, índice de similitud NESS, Yungas, Bolivia

ABSTRACT

The diversity of dung beetles in Bolivia and in the Yungas in particular is poorly known. We analyze the community composition and species richness of dung beetles based on data obtained in September 2003 during an inventory on Cordillera Mosestenes (1250-1600 m.a.s.l.), department of Cochabamba. Results are compared with those of a survey in Serranía Volcanes at the southern terminus of the Yungas. Using human feces baited pitfall traps we collected 2810 individuals of 30 species along five transects (240 trap days) on Cordillera Mosestenes, at least two of which are new species to science. The NESS index indicated high similarity in the composition and abundance of species between four transects, the exception being a stunted ridge-top forest, where richness and abundance of dung beetles were low. Similarity between transects decreased significantly with increasing altitudinal distance between transects. Fourteen species appear to be restricted to the Yungas, the majority of which to date are only known from Cordillera Mosestenes. Only 10 species were shared with Serranía Volcanes, and the similarity between both communities was low. Community structure, however, was very similar, with 2-3 dominant species and a majority of rare to very rare species. A high level of endemism on Cordillera Mosestenes and probably also in the Yungas in general is evident, and this ecoregion is characterized further by a high latitudinal and altitudinal species turnover. This suggests that the Yungas are a high priority for dung beetle conservation.

Key Words: dung beetles, Scarabaeinae, diversity, species turnover, NESS similarity index, Yungas, Bolivia

¹ Museo Alcides d'Orbigny, Avenida Potosí N 1458, Cochabamba, Bolivia; E-mail: caroli@scarabolivia.org

² Asociación Armonía – BirdLife International, Av. Lomas de Arena 400, Casilla 3566, Santa Cruz de la Sierra, Bolivia; E-mail: skherzog@armonia-bo.org

³ Hope Entomological Collections, Oxford University Museum of Natural History, Parks Road, Oxford OX1 3PW, U.K.; E-mail: darren.mann@oum.oxford.ac.uk

INTRODUCCIÓN

Hasta la fecha se ha publicado un muy escaso número de inventarios de campo de escarabajos peloteros (Coleoptera: Scarabaeinae) de Bolivia (ver Hamel *et al.*, 2006). Este grupo de coleópteros es considerado como un buen bioindicador (Halffter & Fávila, 1993; Spector, 2006) y cumple un importante papel ecológico en los ecosistemas terrestres, al contribuir a la remoción del excremento de la superficie del suelo, a la dispersión secundaria de semillas y al control de moscas (Hanski & Cambefort, 1991; Vulinec, 2002). Hasta el momento no existe ninguna publicación sobre los Scarabaeinae en los Yungas bolivianos. Esta ecoregión se extiende a lo largo de la vertiente oriental de los Andes en los departamentos de La Paz, Beni, Cochabamba y Santa Cruz hasta una latitud sur de aproximadamente 18°06'S, y está caracterizada por bosques húmedos que se extienden desde el pie de monte alto hasta la ceja de monte y los fragmentos de bosques húmedos de *Polylepis* (Ibisch *et al.*, 2003). Es una de las ecoregiones bolivianas con mayor número de especies, grado de endemismo e importancia para la conservación de varios grupos taxonómicos, como las aves (Herzog, Soria Auza & Hennessey, 2005), los anfibios (Köhler, 2000) y las plantas (p.ej. Kessler, 2001; Ibisch *et al.*, 2003).

Aunque se tiene un conocimiento general sobre el número de especies de escarabajos peloteros que han sido registrados en el país (Hamel *et al.*, 2006), la información acerca de la variación geográfica en la riqueza local de especies y de la distribución y biogeografía de las especies es muy limitada. Hasta en la tribu mejor conocida desde el punto de vista taxonómico y biogeográfico como es el caso de la tribu Phanaeini, se cuenta con menos de 10 registros a nivel nacional para una gran proporción de las especies (Hamel *et al.*, datos no publicados).

Con la finalidad de contribuir al conocimiento sobre la distribución y diversidad de los Scarabaeinae en los Yungas bolivianos en particular y en el país en general, este trabajo presenta datos sobre la riqueza, abundancia y composición de escarabajos peloteros obtenidos durante un inventario exhaustivo en los Yungas bajos de la Cordillera Mosestenes, departamento de Cochabamba. Adicionalmente, se comparan estos datos con una comunidad de escarabajos peloteros a altitudes similares en el límite sur de los Yungas en el departamento de Santa Cruz.

MATERIALES Y MÉTODOS

El estudio se realizó en la Cordillera Mosestenes, departamento de Cochabamba, entre las altitudes de 1250 y 1600 m.s.n.m. dentro de un radio de aproximadamente 1 km alrededor de una laguna natural de aproximadamente 0.3 hectáreas, denominada Laguna Carachupa (16°14'S, 66°25'O; 1310 m.s.n.m.). El área con un acceso remoto estaba en condiciones completamente naturales sin impacto directo de actividades humanas. No existen datos climáticos de la zona, pero se estima una precipitación promedio anual de entre 3000 y 5000 mm (Macía & Fuertes, 2008). El área de estudio se caracterizaba por tener cinco hábitats terrestres principales (Macía & Fuertes, 2008): (1) Bosque siempre-verde maduro con una altura de 20-25 m (con árboles emergentes de hasta 35 m) y un sotobosque abierto; (2) Bosque siempre-verde en regeneración muy heterogéneo con una altura de 10-20 m y con un sotobosque relativamente denso, resultado de derrumbes naturales y caída de árboles; (3) Barbecho (regeneración joven) con árboles emergentes de hasta 12 m (*Cecropia*); (4) Tacuarales (*Guadua* sp.) extensos con alturas de hasta 15 m; (5) Bosque siempre-verde de cima de baja estatura (3-12 m) en la cresta de la montaña entre 1500 y 1600 m.s.n.m. El bosque maduro está restringido a dispersas manchas pequeñas de 0.1-0.5 hectáreas, mientras que el bosque en regeneración es el tipo de vegetación más abundante, seguido por los tacuarales.

Del 29 de agosto al 17 de septiembre de 2003 se establecieron un total de cinco transectas de aproximadamente 450 m de longitud, cada una con un total de 10 trampas de caída (vasos de plástico de 1000 ml, diámetro superior de 11.3 cm) enterradas a ras de suelo y separadas 45-50 m entre sí. Las trampas fueron cebadas con 25-30 g de excremento humano suspendido sobre el vaso y permanecieron abiertas durante cuatro días, con la excepción de la transecta T4, donde se colectó durante ocho días debido a un frente frío lluvioso (surazo) en medio de la colecta en dicha transecta. Las trampas fueron recebadas con excremento fresco y los escarabajos colectados recogidos cada 24 horas. Las muestras fueron conservadas por separado en alcohol al 70 % para su posterior identificación. Adicionalmente, se colectaron escarabajos peloteros encontrados en trampas de caída (baldes de 15 litros) para anfibios y reptiles colocadas por el componente herpetológico de la expedición dentro del mismo periodo de tiempo y rango altitudinal.

Debido a la topografía accidentada no fue posible colocar todas las trampas de una dada transecta a la misma altitud. Aún así, el rango dentro de cada transecta no excedió a los 60 m altitudinales, excepto en la transecta T2 donde fue de 100 m. La Tabla 1 indica la altitud media de cada transecta. El conjunto de las cinco transectas abarcó los cinco hábitats principales (T1: bosque maduro y en regeneración; T2: bosque en regeneración, barbecho, tacuaral; T3: bosque de cima; T4: bosque en regeneración y maduro, barbecho, tacuaral; T5: bosque en regeneración, tacuaral, barbecho).

La identificación preliminar del material colectado hasta género, morfoespecie y cuando era posible especie fue realizado por A.C.H.L. y D.J.M. usando claves disponibles (Edmonds, 1994; Génier, 1996), y comparando las muestras con ejemplares depositados en los museos de Oxford (Hope Entomological Collections, Oxford University Museum) y Londres (Natural History Museum). La colección de referencia fue revisada por W.D. Edmonds y B.D. Gill en noviembre de 2006. Especímenes han sido depositados en la Colección Boliviana de Fauna, La Paz, y en el Oxford University Museum of Natural History.

Se utilizaron curvas de acumulación de especies en base a individuos y el estimador de riqueza de especies Chao 1 (Chao, 1984) para determinar cuán completo fue el muestreo en cada transecta. Para cada curva se realizaron 50 randomizaciones del orden de acumulación usando el programa *EstimateS* (Colwell, 2000). La composición de la comunidad fue comparada entre transectas usando el índice de similitud NESS (*Normalised Expected Species Shared*; Grassle & Smith, 1976). Este índice fue desarrollado en base al índice Morisita-Horn, siendo menos sesgado hacia la abundancia de las especies más dominantes que este último (Grassle & Smith, 1976; Wolda, 1983; Brehm & Fiedler 2004; ver también Magurran, 1988). El índice NESS fue calculado con un programa escrito por S. Meßner (1996). De acuerdo a las recomendaciones de Brehm & Fiedler (2004), para cada comparación se usó el índice calculado con el máximo valor del parámetro m (*sample size index*, m_{max}). Para determinar la relación entre la similitud y distancia altitudinal entre transectas se usó regresión lineal. Debido a que la mayoría de las transectas atravesaron varios tipos de hábitat, no calculamos ningún índice de diversidad beta.

Para las especies y morfoespecies colectadas en el presente estudio se realizó un análisis de sus respectivas distribuciones a nivel ecorregional, siguiendo la clasifi-

cación de ecorregiones bolivianas propuesta por Ibisch *et al.* (2003). Desde el año 2001, los autores (datos no publicados) han estado realizando inventarios de escarabajos peloterios en más de 60 localidades distribuidas en 10 de las 12 ecorregiones del país (no se realizaron estudios en Puna Sureña, ni en Prepuna). Para la tribu Phanaeini (la tribu mejor conocida taxonómicamente en el neotropico) incluso se cuenta con un total de 167 localidades bolivianas, incluyendo además de inventarios propios localidades obtenidas de la literatura y de especímenes de museo. En base a estos datos, se determinó para cada especie colectada en la Cordillera Mosestenes las ecorregiones donde su presencia fue registrada. Como otra medida para estimar la amplitud de distribución de cada especie, además indicamos el número total de localidades donde cada especie fue registrada.

Con el objetivo de realizar una primera estimación del recambio latitudinal de especies en la ecorregión de los Yungas, comparamos la riqueza, presencia y abundancia relativa de especies en la Cordillera Mosestenes con datos obtenidos por los autores en un inventario de escarabajos peloterios en la Serranía Volcanes (18°06'S, 63°36'O, 1050-1100 m.s.n.m.), departamento de Santa Cruz. Esta comparación incluye a todas las morfoespecies. Por su ubicación al extremo sur de la ecorregión de los Yungas, a 360 km al sureste del área de estudio en la Cordillera Mosestenes, la Serranía Volcanes se caracteriza por un clima menos húmedo y más estacional en comparación a la Cordillera Mosestenes. La precipitación promedio anual es de 1300 mm (Herzog & Kessler, 2002; autores, datos no publicados), y aproximadamente el 80 % de la precipitación se registra entre los meses de octubre y abril.

Para esta comparación sólo se tomaron en cuenta los datos de las transectas T1 (1280 m.s.n.m., 40 días trampa) y T5 (1310 m.s.n.m., 40 días trampa), ya que sus altitudes son las más similares a las de la Serranía Volcanes. El inventario en la Serranía Volcanes fue realizado en noviembre de 2003 (inicio de la época húmeda) en bosque primario siempre-verde y semi-decídúo con un total de 60 días trampa. El método de colecta fue el mismo en ambas localidades, con la excepción de que en la Serranía Volcanes las trampas estaban ubicadas en dos grillas de 10 trampas cada una con una distancia de 45-50 m entre ellas y una duración de tres días de colecta por grilla. Dado que el número de individuos colectados fue bastante mayor en la Serranía Volcanes (5094 versus 1191 en la Cordillera Mosestenes), para comparar la riqueza de especies entre ambas localidades, se aplicó el método de rarefacción a la curva de acumu-

lación de especies de la Serranía Volcanes (50 randomizaciones usando *EstimateS*). De esta manera, se determinó el número promedio de especies registradas en la Serranía Volcanes después de 1191 individuos.

RESULTADOS Y DISCUSIÓN

Riqueza de especies y estructura de la comunidad

En un total de 240 días trampa colectamos 2810 individuos de escarabajos peloteros pertenecientes a seis tribus, 12 géneros y 30 especies, 14 de las cuales han sido identificadas hasta el nivel de especie (Tabla 1). Por lo menos dos de estas son especies nuevas

para la ciencia. La primera, *Coprophanaeus caroliae*, fue descrita muy recientemente por W.D. Edmonds (2008) y es conocida exclusivamente de los alrededores de la Laguna Cara-chupa. La segunda, *Eurysternus* sp. D4 (grupo *hirtellus*), actualmente está siendo descrita por F. Génier (com. pers.). Además reportamos por primera vez a *Eurysternus marmoreus* para Bolivia (ver Hamel *et al.*, 2006). En las trampas de caída para anfibios y reptiles, adicionalmente se colectaron 207 individuos de escarabajos peloteros, pertenecientes a seis tribus, 10 géneros y 19 especies. Una de ellas (*Canthon* sp. D11) no se colectó en las trampas cebadas y fue representada por un sólo individuo.

Tabla 1. Especies y número de individuos por especie colectados en cinco transectas (T1 a T5, con la respectiva altitud media y el número de días trampa) en la localidad de Laguna Carachupa, Cordillera Mosetenes. Ecorregiones (según Ibisch *et al.*, 2003): A = Sudoeste de la Amazonía; BT = Bosque Boliviano-Tucumano; Ch = Gran Chaco; Cq = Bosque Seco Chiquitano; CS = Chaco Serrano; S = Sabanas Inundables; Y = Yungas. Localidades: número total de localidades bolivianas donde cada especie fue registrada (autores, datos no publicados).

Especie	Ecorregiones	Localidades ¹	T1	T2	T3	T4	T5	Total	%
			1280 m N=40	1400 m N=40	1580 m N=40	1350 m N=80	1310 m N=40		
Tribu Ateuchini									
<i>Ateuchus</i> sp. D1	Y	3	15	1	—	—	1	17	0.60
<i>Canthidium gerstaeckeri</i> Harold, 1867	Y, A	5	1	—	—	—	—	1	0.04
<i>Canthidium</i> sp. D5	Y	1*	1	7	—	31	—	39	1.39
<i>Canthidium</i> sp. D8	Y, S	3	35	29	—	16	4	84	2.99
<i>Canthidium latum</i> (Blanchard, 1846)	Y	3	4	36	4	10	81	135	4.80
<i>Canthidium</i> sp. D20	Y, A, S	3	—	—	—	1	—	1	0.04
<i>Canthidium</i> sp. D24	Y, S	2	73	85	7	69	58	292	10.39
<i>Uroxys</i> sp. D2	Y	1*	15	—	—	4	4	23	0.82
<i>Uroxys</i> sp. D3	Y	1*	5	1	1	27	1	35	1.25
<i>Uroxys</i> sp. D4	Y	2	4	26	3	25	10	68	2.42
<i>Uroxys</i> sp. D6	Y	1*	—	—	6	—	—	6	0.21
Tribu Canthonini									
<i>Canthon (Glaphyrocanton) brunneus</i> Schmidt, 1922	Y	2*	2	—	—	—	—	2	0.07
<i>Canthon</i> sp. D13	Y	2*	2	—	—	1	—	3	0.11
<i>Deltochilum (Callyboma) aff. mexicanum</i> Burmeister, 1848	Y, A	5	14	5	2	9	17	47	1.67
<i>Deltochilum</i> sp. D5 (aff. <i>barpides</i> Bates, 1870)	Y, A, S, BT	6	5	11	12	6	5	39	1.39
<i>Deltochilum</i> sp. D6 (aff. <i>barpides</i> Bates, 1870)	Y, S	3	—	—	9	—	—	9	0.32
Tribu Coprini									
<i>Dichotomius planicollis</i> (Gillet, 1911)	Y, A	3	158	50	5	444	22	679	24.16
<i>Dichotomius</i> sp. D8	Y	2*	—	—	—	1	—	1	0.04
<i>Ontherus alexis</i> (Blanchard, 1845)	Y, BT	5	307	81	9	320	83	800	28.47
<i>Ontherus obliquus</i> Génier, 1996	Y, BT, CS	6	2	2	15	2	—	21	0.75
Tribu Eurysternini									
<i>Eurysternus caribaeus</i> (Herbst, 1789)	Y, A, S, Cq, Ch, CS	22	26	11	1	14	6	58	2.06
<i>Eurysternus</i> sp. D4 (grupo <i>hirtellus</i>)	Y, S	3	8	4	3	11	—	26	0.93
<i>Eurysternus marmoreus</i> Castelnau, 1840	Y	1*	—	2	15	5	4	26	0.93
Tribu Onthophagini									
<i>Onthophagus</i> sp. D1 (grupo <i>clypeatus</i>)	Y, A	4	30	8	—	7	2	47	1.67

Cont. Tabla 1

Especie	Ecorregiones	Localidades ¹	T1	T2	T3	T4	T5	Total	%	
			1280 m N=40	1400 m N=40	1580 m N=40	1350 m N=80	1310 m N=40			
<i>Onthophagus osculatii</i> Gúerin-Ménéville, 1855	Y, BT, Ch	4	58	16	1	50	34	159	5.66	
Tribu Phanaeini										
<i>Coprophanaeus caroliae</i> Edmonds, 2008	Y	1*	12	—	—	9	—	21	0.75	
<i>Coprophanaeus ignecinctus</i> (Felsche, 1909)	Y	4	—	4	—	4	1	9	0.32	
<i>Oxysternon spiniferum</i> Castelnau, 1840	A, Y	5	—	—	—	—	2	2	0.07	
<i>Phanaeus lecourti</i> Arnaud, 2000	Y	3	—	6	6	—	1	13	0.46	
<i>Phanaeus meleagris</i> Blanchard, 1845	Y, Y/A, BT	13	27	27	—	42	51	147	5.23	
No. total de individuos	—	—	804	412	99	1108	387	2810	—	
No. de individuos por días trampa	—	—	20,1	10,3	2,5	13,9	9,7	11,7	—	
No. total de especies (Sobs ± 95 % IC)	—	—	22 ± 1.6	20 ± 1.9	16 ± 3.7	23 ± 3.8	19 ± 3.6	30	—	
No. de especies estimado por Chao 1	—	—	22.3	20.3	17.5	24.5	21.0	—	—	

¹ Especies señaladas con asterisco (*) hasta la fecha son conocidas exclusivamente de la Cordillera Mosestenes (autores, datos no publicados)

Este total de 31 especies de escarabajos peloteris registradas en la Cordillera Mosestenes corresponde al 14 % del número de especies reportadas para Bolivia (ver Hamel *et al.*, 2006). Sin embargo, la lista de 216 especies compilada por Hamel *et al.* (2006) en base a una amplia revisión bibliográfica sin duda subestima considerablemente el número total de especies presentes en el país. Por otro lado, algunas de las morfoespecies colectadas también podrían representar nuevos registros para Bolivia o incluso podrían ser nuevas especies para la ciencia.

El mayor número promedio de individuos colectados por día trampa fue de 20.1 en la transecta a menor altitud (T1, 1280 m), mientras que el mayor número de especies (23) fue registrado en la transecta con mayor esfuerzo de muestreo (T4, 1350 m, 80 días trampa) (Tabla 1). En el bosque de baja estatura en la cresta de la cordillera (T3, 1580 m) se observó tanto el menor número promedio de individuos por día trampa (2.5), como también la menor riqueza de especies (16) (Tabla 1). Las curvas de acumulación de especies en combinación con las curvas del estimador de riqueza Chao 1 (Figuras 1, 2) muestran que las transectas con el inventario más completo fueron la T1 (1280 m) y T2 (1400 m). Para ambas transectas la riqueza total de especies estimada por el Chao 1 es sólo levemente mayor al número de especies colectadas (Tabla 1). Bajo el mismo criterio, la transecta con el inventario menos completo es la T5 (1310 m), seguida por la T4 (1350 m) y T3 (1580 m) (Tabla 1; Figuras 1, 2); esto a pesar de que la T4 tiene el mayor esfuerzo de muestreo y de que su curva de acumulación se aproxima a una asíntota (Figura 2).

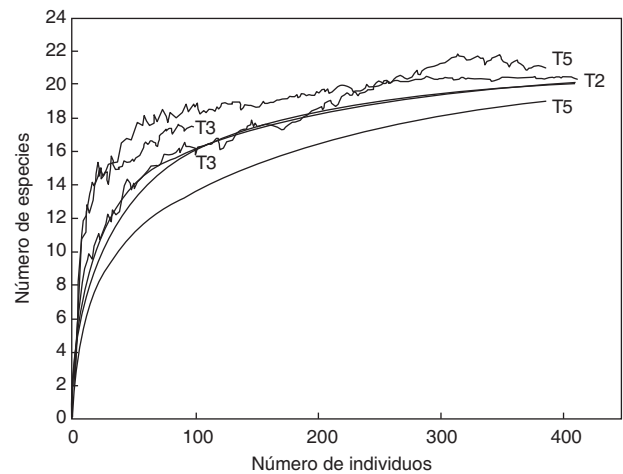


Figura 1. Curvas de acumulación de especies (líneas gruesas) en base al número de individuos colectados y de riqueza de especies estimada por el estimador Chao 1 (líneas delgadas zigzagueantes) para las transectas T2, T3 y T5. Para cada curva se realizaron 50 randomizaciones del orden de acumulación usando el programa EstimateS (Colwell, 2000).

La especie más abundante en el área de estudio fue *O. alexis* (el 28.47 % de todos los individuos colectados en trampas cebadas), seguido por *Dichotomius planicollis* (24.16 %) y *Canthidium* sp. D24 (10.39 %) (Tabla 1, Figura 3). Por tanto, casi dos tercios (63 %) de todos los individuos colectados correspondieron a las tres especies más abundantes. A diferencia de este predominio, un total de 21 especies contribuyeron con menos del 2 % por especie al número total de individuos (Figura 3), y seis de ellas fueron representadas por menos de

cinco individuos (Tabla 1). Diez especies (33 %) fueron registradas en todas las cinco transectas, y seis especies (20 %) fueron encontradas en cuatro transectas cada una (Tabla 1), mientras que siete especies (23 %) fueron colectadas en una sola transecta (Tabla 1).

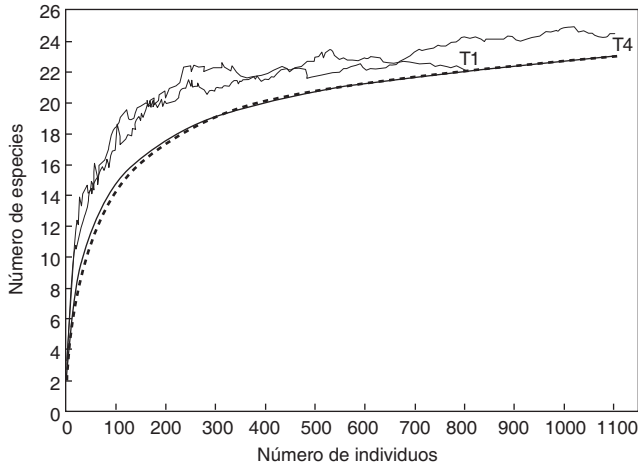


Figura 2. Curvas de acumulación de especies (líneas gruesas) en base al número de individuos colectados y de riqueza de especies estimada por el estimador Chao 1 (líneas delgadas zigzagueantes) para las transectas T1 y T4. Para cada curva se realizaron 50 randomizaciones del orden de acumulación usando el programa *EstimateS* (Colwell, 2000).

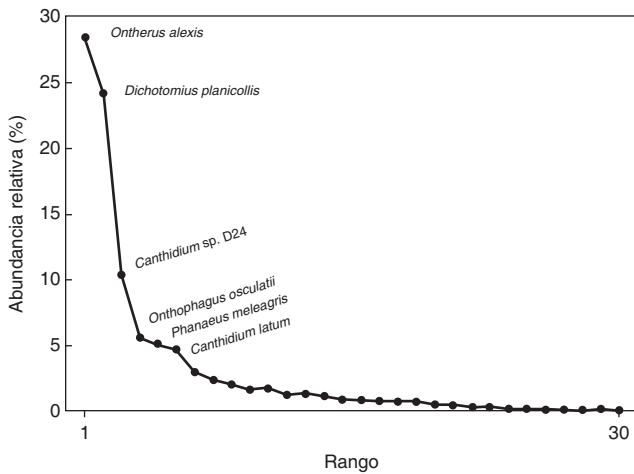


Figura 3. Curva de rango-abundancia de 30 especies capturadas en cinco transectas en la Cordillera Mosestenes. Se destaca la presencia de pocas especies abundantes y una mayoría de especies raras a muy raras.

Sin embargo, es notable que la abundancia absoluta, relativa y el número de individuos por día trampa de dos especies presentes en todas las transectas (*Dichotomius*

planicollis, *Ontherus alexis*) variaba considerablemente entre ellas (Tabla 1, Figura 4), hecho que probablemente refleja la preferencia y selección de hábitat y la disponibilidad de alimento. Ambas especies tenían su mayor abundancia en las transectas T1 y T4 (Figura 4), que fueron las dos únicas transectas con presencia de bosque maduro. Obtuvieron su menor abundancia en la transecta T3 en el bosque de baja estatura en la cresta de la cordillera, un patrón general que es discutido más abajo. La abundancia de ambas especies fue intermedia en las transectas T2 y T5 (Figura 4), las cuales fueron caracterizadas por hábitats secundarios.

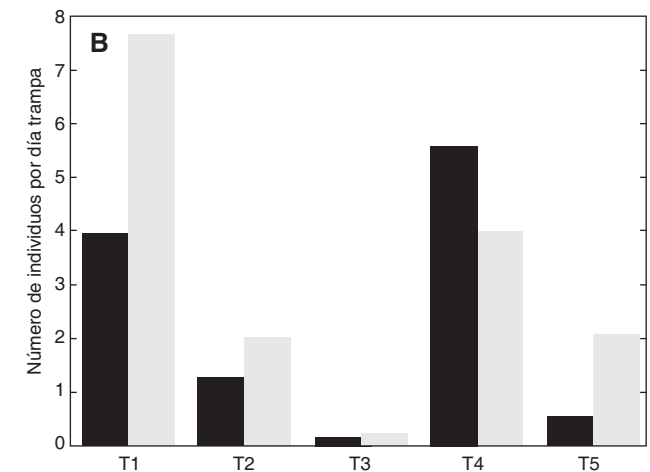
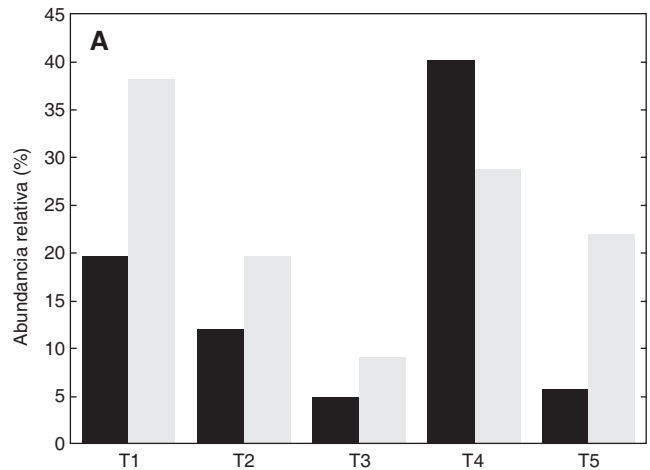


Figura 4. (A) Abundancia relativa (porcentaje del total de individuos colectados) y (B) número de individuos colectados por día trampa de *Dichotomius planicollis* (barras negras) y *Ontherus alexis* (barras plomas) en cada una de cinco transectas (T1-T5) en la Cordillera Mosestenes.

Según el índice de similitud NESS, la mayor similitud en la composición de la comunidad de escarabajos peloteros fue registrada entre las transectas T1 y T4 (NESS = 0.95, con bosque maduro y en regeneración como hábitats compartidos por ambas transectas) y entre T2 y T4 (NESS = 0.93, con bosque en regeneración, barbecho y tacuaral como hábitats compartidos) (Figura 5). La similitud entre las transectas T2 y T5 (NESS = 0.90), T4 y T5 (0.90) y T1 y T5 (0.88) también fue alta. Esto seguramente se debe en gran parte al tamaño pequeño del área de estudio y al gradiente altitudinal estrecho (350 m) dentro del cual se realizó el muestreo. Sin embargo, la transecta T3 (bosque de cima) se caracterizaba por una similitud notablemente menor (0.56-0.73) con todas las demás transectas (Figura 5).

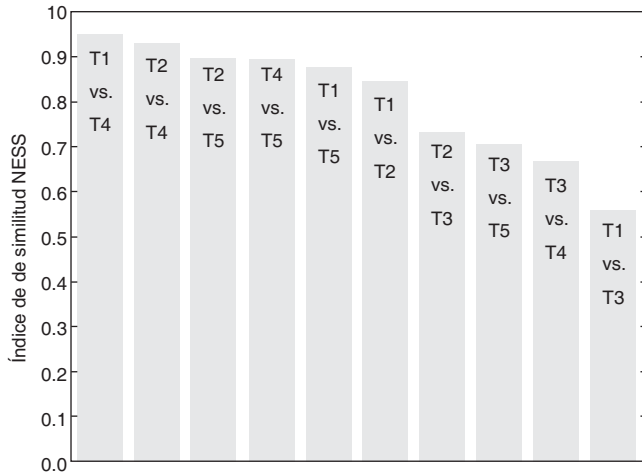


Figura 5. Similitud en la composición de la comunidad de escarabajos peloteros entre las cinco transectas en la Cordillera Mosestenes usando el índice de similitud NESS (Grassle & Smith, 1976; con $m = m_{max}$).

Además, a pesar de un gradiente altitudinal tan estrecho, encontramos una disminución altamente significativa de la similitud entre transectas con el aumento de la distancia altitudinal entre ellas ($R = -0.94$, $P < 0.0001$; Figura 6).

El hecho de que en la Figura 6 tres puntos quedaron fuera del intervalo de confianza indica que no sólo la distancia altitudinal entre transectas influyó en la composición y abundancia de especies, sino también que los diferentes tipos de hábitat muestreados en cada transecta probablemente se constituyen en otro factor importante. Una alta especificidad al hábitat y un fuerte recambio de especies de escarabajos peloteros en el ecotono entre dos hábitats fue reportado por Spector & Ayzama (2003) para el noreste de Bolivia. En la Cordillera Mosestenes esta influencia del hábitat se evidenció en

la similitud relativamente baja que obtuvo el bosque de baja estatura en la cresta de la cordillera con los otros tipos de hábitat (transectas) (Figura 5). En este hábitat además se observó una baja riqueza de especies (Figura 1) y una muy baja abundancia de escarabajos peloteros (Tabla 1, Figura 4). El mismo patrón fue observado en un hábitat muy similar en los Yungas del Perú (Larsen, 2004), hecho que probablemente refleja la poca disponibilidad de recursos debido a la baja biomasa de mamíferos en bosque de menor estatura y más abierto (Larsen, 2004).

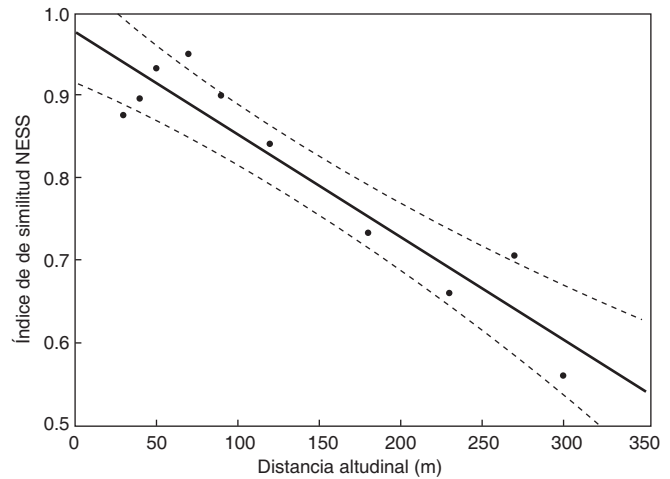


Figura 6. La similitud entre transectas (índice NESS con $m = m_{max}$) disminuye a medida que la distancia altitudinal entre ellas aumenta ($R = -0.94$, $P < 0,0001$). Las líneas entrecortadas indican el intervalo de confianza del 95 %.

Patrones ecorregionales

En base a datos no publicados de los autores, 14 (47%) de las 30 especies colectadas en la Cordillera Mosestenes actualmente son conocidas exclusivamente de la ecorregion de los Yungas, y de estas nueve (30%) parecen estar restringidas a la Cordillera Mosestenes (Tabla 1). Al otro extremo, la especie de mayor amplitud ecológica es *Eurysternus caribaeus*, registrada en un total de seis ecorregiones, seguida por *Deltochilum* sp. D5 (cuatro ecorregiones), *Canthidium* sp. D 20, *Ontherus obliquus* y *Onthophagus osculatii* (tres ecorregiones cada una). Las 11 especies restantes (37 %) son conocidas de dos ecorregiones cada una (Tabla 1). Diez y siete de las 30 especies registradas parecen estar restringidas a ecorregiones andinas (Yungas, Bosque Boliviano-Tucumano, Chaco Serrano), mientras que 13 se encuentran tanto en los Andes como en las tierras bajas de Bolivia: ocho en el Sudoeste de la Amazonía, siete en las Sabanas Inundables, dos en el Gran Chaco y una en el Bosque Seco Chiquitano (Tabla 1).

De manera similar, 19 (63 %) de las 30 especies colectadas en la Cordillera Mosestenes son conocidas de tres o menos localidades (Tabla 1, Figura 7), mientras que *E. caribaeus* es la especie con distribución más amplia (22 localidades) seguida por *Phanaeus meleagris* (13) (Tabla 1, Figura 7), aunque esta última parece estar restringida a las ecorregiones Yungas y Bosque Boliviano-Tucumano (Tabla 1).

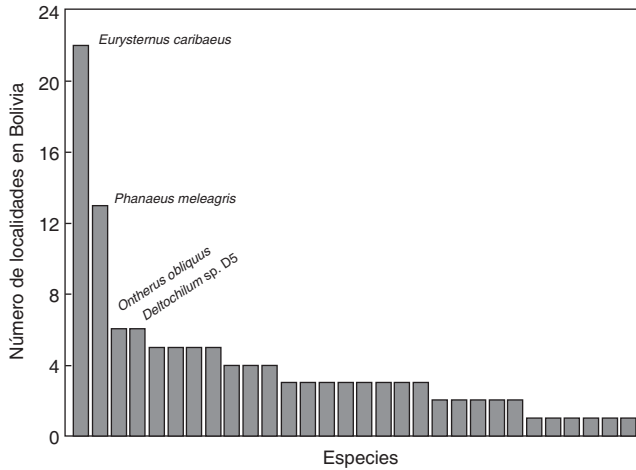


Figura 7. Número de localidades bolivianas conocidas (en base a datos no publicados de los autores) para cada una de las 30 especies registradas en la Cordillera Mosestenes.

Aunque el análisis ecorregional debe considerarse algo preliminar debido al escaso conocimiento sobre la distribución de las especies en Bolivia, la comunidad de escarabajos peloteros en la Cordillera Mosestenes aparentemente se caracteriza por un alto grado de endemismo y por ende, una alta importancia para la conservación. Casi la mitad de las especies registradas parecen estar restringidas a la ecorregión de los Yungas, y la mayoría de ellas hasta la fecha son conocidas solamente de la Cordillera Mosestenes (Tabla 1), lo que podría indicar que tienen rangos de distribución pequeños. Resultados similares fueron encontrados por Larsen (2004) en los Yungas del Perú. Sin embargo, es de esperarse que futuros estudios encontrarán algunas de las especies actualmente conocidas solamente de la Cordillera Mosestenes en otras regiones yungueñas.

Comparación con otras localidades andinas

A comparación de las 26 especies (1191 individuos) colectadas en 80 días trampa en las transectas T1 y T5 de la Cordillera Mosestenes (Tabla 1), en la Serranía

Volcanes al extremo sur de la ecorregión de los Yungas se registraron un total de 28 especies en 60 días trampa. A pesar de esta similitud en el número de especies, el número de individuos colectados en la Serranía Volcanes fue mucho mayor, con un total de 5094. Aplicando el método de rarefacción a la curva de acumulación de especies de la Serranía Volcanes, se determinó un promedio de 22.3 especies después de 1191 individuos en la Serranía Volcanes, valor que es comparable directamente con las 26 especies en las transectas T1 y T5. Además, la composición de especies fue notablemente diferente, encontrándose tan sólo 10 especies en común (Figura 8) y obteniéndose un índice de similitud NESS de sólo 0.43.

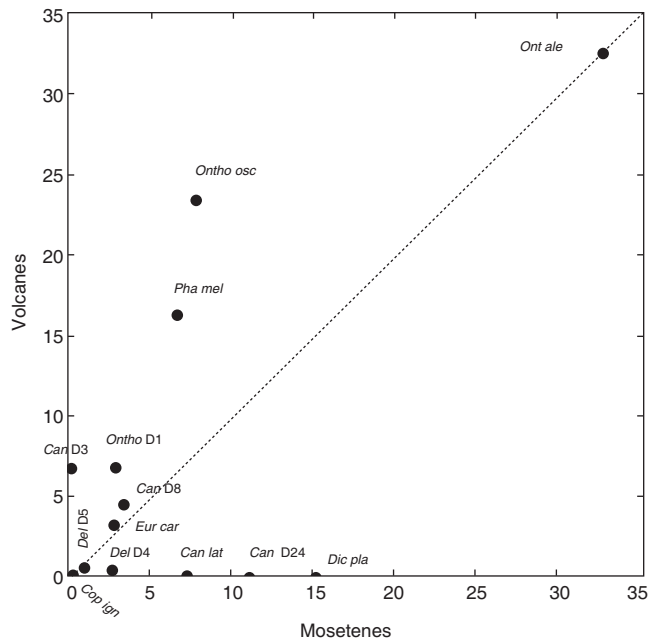


Figura 8. Comparación directa de la abundancia relativa (% de individuos por especie en la relación al total de individuos de todas las especies registradas) de especies selectas entre la Cordillera Mosestenes (T1 y T5) y la Serranía Volcanes. Se muestran las 10 especies registradas en ambas localidades (Can D8 = *Canthidium* sp. D8, Can lat = *Canthidium latum*, Cop ign = *Coprophanaeus ignecinctus*, Del D4 = *Deltochilum* sp. D4, Del D5 = *Deltochilum* sp. D5, Eur car = *Eurysternus caribaeus*, Ont ale = *Ontherus alexis*, Onto D1 = *Onthophagus* sp. D1, Onto osc = *Onthophagus osculatii*, Pha mel = *Phanaeus meleagris*), además de especies exclusivas para cada localidad (Mosestenes: Can D24 = *Canthidium* sp. D24, Dic pla = *Dichotomius planicollis*; Volcanes: Can D3 = *Canthidium* sp. D3) que contaban con más del 5 % del total de los individuos colectados en su respectiva localidad.

Ontherus alexis fue la especie más abundante tanto en Mosestenes como en Volcanes, obteniendo valores de abundancia relativa muy similares (32.75 % versus 32.53 % respectivamente). Sin embargo, la segunda y tercera especie más abundante en Mosestenes (*Dichotomius planicollis* y *Canthidium* sp. D24 respectivamente) no fueron registradas en Volcanes (Figura 8). La segunda especie más dominante en Volcanes (*Onthophagus osculatii*) obtuvo un valor de abundancia relativa tres veces mayor en esta localidad que en Mosestenes (23.36 % versus 7.72 % respectivamente), y una relación similar se observó también para *Phanaeus meleagris* (16.16% versus 6.55 % respectivamente). Pese a estas diferencias, la estructura de la comunidad de escarabajos peloteros fue muy similar en ambas localidades y fue caracterizada por pocas especies dominantes y una mayoría de especies raras a muy raras (Figura 9).

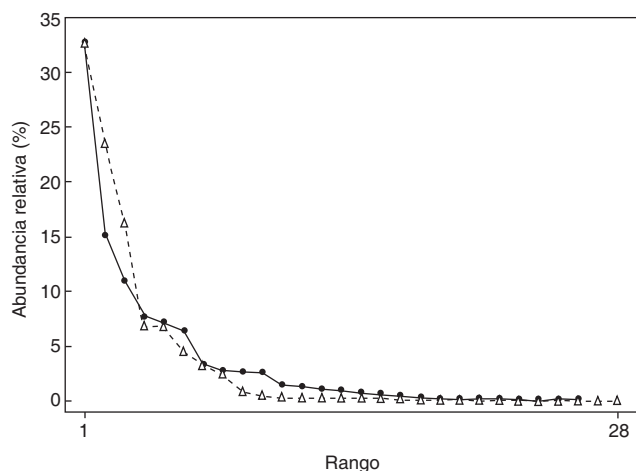


Figura 9. Comparación de las curva de rango-abundancia de las comunidades de escarabajos peloteros en la Cordillera Mosestenes (T1 y T5; círculos, línea continua) y en la Serranía Volcanes (triángulos, línea entrecortada).

Esta comparación entre las dos comunidades de escarabajos peloteros sugiere que el recambio latitudinal de especies en los Yungas es alto. Sólo 10 de las 44 especies registradas fueron compartidas entre la Cordillera Mosestenes y la Serranía Volcanes, y de estas sólo cinco se caracterizaban por tener abundancias relativas similares en ambas localidades (Figura 8). La mayor abundancia total de escarabajos peloteros en la Serranía Volcanes es notable, sin embargo, esto probablemente se debe a que el muestreo en la Serranía Volcanes se realizó al inicio de la época lluviosa. La abundancia de escarabajos peloteros generalmente es más baja durante la época seca (mayo a octubre) que durante la época

lluviosa (autores, datos no publicados), hecho que también fue observado por Escobar & Chacón de Ulloa (2000).

Por otro lado, la similitud en la estructura de ambas comunidades, con dos a tres especies abundantes y una mayoría de especies raras a muy raras (Figura 9), sugiere que esto es un patrón común en las comunidades de escarabajos peloteros en los Yungas bajos de Bolivia. Este patrón también fue encontrado por Escobar & Chacón de Ulloa (2000) y Escobar *et al.* (2007) en los Andes de Colombia. Sin embargo, en los Andes colombianos también se han documentado comunidades de escarabajos peloteros con una estructura más uniforme, donde no existen especies altamente dominantes (Medina *et al.*, 2002; Escobar, 2004; Escobar *et al.*, 2007). Aún se deben investigar los factores que determinan estas diferencias. De manera general, Nichols *et al.* (2007) determinaron que la equitatividad de comunidades de escarabajos peloteros en bosques tropicales disminuye conforme aumenta la alteración del hábitat. No obstante, en cuanto a nuestra comparación entre la Cordillera Mosestenes y la Serranía Volcanes no parece ser el caso, ya que el grado de perturbación (natural) fue mucho más alto en la Cordillera Mosestenes que en la Serranía Volcanes.

Nuestro conocimiento sobre los escarabajos peloteros en bosques andinos no sólo es escaso en Bolivia. En los Andes peruanos, por ejemplo, uno de los pocos inventarios publicados hasta la fecha fue realizado por Larsen (2004) en los Yungas del departamento de Cusco en la Zona Reservada Megantoni aproximadamente 800 km al noroeste de la Cordillera Mosestenes. De las cuatro localidades muestreadas por Larsen (2004), el sitio Katarompanaki (plataforma baja) es el más comparable debido a su rango altitudinal de 1350-1500 m.s.n.m., donde se colectaron 1081 individuos de 30 especies de escarabajos peloteros en bosque yungueño maduro. Sólo seis de ellas también fueron colectadas en la Cordillera Mosestenes (*Dichotomius planicollis*, *Ontherus alexis*, *O. obliquus*, *Eurysternus caribaeus*, *Coprophanæus ignecinctus*, *Phanaeus meleagris*). El número de individuos colectados en las transectas T1 y T5 de la Cordillera Mosestenes (1191) es bastante similar, lo que permite una comparación directa de la riqueza de especies. Dicha comparación demuestra una disminución latitudinal de la riqueza de especies de 30 en Megantoni a 26 en la Cordillera Mosestenes a aproximadamente 22 en la Serranía Volcanes.

En conclusión, a pesar del escaso conocimiento taxonómico y biogeográfico de los escarabajos peloteros en Bolivia, es evidente un alto nivel de endemismo en la Cordillera Mosetenes y probablemente también en los bosques yungueños en general. Aparentemente los Yungas además se caracterizan por un alto recambio tanto latitudinal como altitudinal de especies. Estas características indican que los Yungas son de alta prioridad para la conservación de los escarabajos peloteros. Sin embargo, se requiere de estudios futuros, tanto taxonómicos como inventarios de campo, para comprobar estas conclusiones algo preliminares.

AGRADECIMIENTOS

Agradecemos a la Colección Boliviana de Fauna, La Paz, por el apoyo en la obtención de los permisos de colecta. La expedición a la Laguna Carachupa fue posible gracias al financiamiento otorgado por las siguientes instituciones: Conservation, Research and Exploration Fund de la National Geographic Society, German Research Council, Weeden Foundation, BIOPAT y A.F.W.-Schimper Foundation. Gracias a nuestros compañeros D. Embert, J. Fuertes, F. Guerra, I. Jiménez, M. Kessler, T. Krömer, M. Macía, T. Tarifa y E. Yensen por la buena compañía en el campo y por sus donaciones, y a J. Hamel por el apoyo logístico. Agradecemos a W.D. Edmonds y B.D. Gill por su revisión desinteresada de la colección de referencia, a F. Génier por la información sobre la nueva especie de *Eurysternus* y a F. Escobar por la revisión del manuscrito. G. Brehm y K. Fiedler amablemente proporcionaron el programa para la computación del índice NESS. A.C.H.L. agradece a todo el equipo de Hope Entomological Collections por el apoyo y la hospitalidad; su viaje a Oxford fue posible gracias al apoyo del proyecto Áreas Claves para la Biodiversidad en Bolivia dirigido por R. MacLeod y A. McCormick.

BIBLIOGRAFÍA

- Brehm, G. y K. Fiedler. 2004. Ordinating tropical moth ensembles from an elevational gradient: a comparison of common methods. *Journal of Tropical Ecology* 20: 165-172.
- Chao, A. 1984. Non-parametric estimation of the number of classes in a population. *Scandinavian Journal of Statistics* 11: 265-270.
- Colwell, R.K. 2000. EstimateS: Statistical estimation of species richness and shared species from samples. Version 6.0b1. User's guide and application published at: <http://viceroy.eeb.uconn.edu/EstimateS>.
- Edmonds, W.D. 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* 443: 1-105.
- Edmonds, W.D. 2008. A new species of *Coprophanæus* Olsoufieff (Coleoptera: Scarabaeidae) from Bolivia. *Zootaxa* 1723: 42-46.
- Escobar, F. 2004. Diversity and composition of dung beetle (Scarabaeinae) assemblages in a heterogeneous Andean landscape. *Tropical Zoology* 17: 123-136.
- Escobar, F. y P. Chacón de Ulloa. 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. *Revista de Biología Tropical* 48: 961-975.
- Escobar, F., G. Halffter y L. Arellano. 2007. From forest to pasture: an evaluation of the influence of environment and biogeography on the structure of dung beetle (Scarabaeinae) assemblages along three altitudinal gradients in the Neotropical region. *Ecography* 30: 193-208.
- Génier, F. 1996. A revision of the Neotropical genus *Ontherus* Erichson (Coleoptera: Scarabaeidae, Scarabaeinae). *Memoirs of the Entomological Society of Canada* 170: 1-169.
- Grassle, J.F. y W. Smith. 1976. A similarity measure sensitive to the contribution of rare species and its use in investigation of variation in marine benthic communities. *Oecologia* 25: 13-22.
- Halffter, G. y M.E. Fávila. 1993. The Scarabaeinae (Insecta: Coleoptera) an animal group for analysing, inventorying and monitoring biodiversity in tropical rainforest and modified landscapes. *Biology International* 27: 15-21.
- Hamel-Leigue, A.C., D.J. Mann, F.Z. Vaz-de-Mello y S.K. Herzog. 2006. Hacia un inventario de los escarabajos peloteros (Coleoptera: Scarabaeinae) de Bolivia: primera compilación de los géneros y especies registrados para el país. *Revista Boliviana de Ecología y Conservación Ambiental* 20: 1-18.
- Hanski, I. y Y. Cambefort (Eds.). 1991. *Dung beetle ecology*. Princeton University Press. Princeton, New Jersey, EE.UU.
- Herzog, S.K. y M. Kessler. 2002. Biogeography and composition of dry forest bird communities in Bolivia. *Journal für Ornithologie* 143: 171-204.

- Herzog, S.K., R. Soria Auza y A.B. Hennessey. 2005. Patrones ecorregionales de la riqueza, endemismo y amenaza en la avifauna boliviana: prioridades para la planificación ecorregional. *Ecología en Bolivia* 40(2): 27-40.
- Ibisch, P.L., S.G. Beck, B. Gerkmann y A. Carretero. Ecorregiones y ecosistemas. 2003. En: Ibisch, P.L. y G. Mérida (Eds.). *Biodiversidad: la riqueza de Bolivia*. Editorial FAN. Santa Cruz de la Sierra, Bolivia. Pp. 47-88.
- Kessler, M. 2001. Pteridophyte species richness in Andean forests in Bolivia. *Biodiversity and Conservation* 10: 1473-1495.
- Köhler, J. 2000. Amphibian diversity in Bolivia: a study with special reference to montane forest regions. *Bonner zoologische Monographien* 48: 1-243.
- Larsen, T. 2004. Escarabajos peloteros (Coleoptera: Scarabaeidae: Scarabaeinae). En: Vriesendorp, C., L. Rivera Chávez, D. Moskovits y J. Shopland (Eds.). *Perú: Megantoni. Rapid Biological Inventories Report 15*. The Field Museum. Chicago, Illinois, EE.UU. Pp. 77-84 y 259-261.
- Macía, M.J. y J. Fuertes. Composición florística y estructura de los árboles en un bosque tropical montano de la Cordillera Mosestenes, Bolivia. *Revista Boliviana de Ecología y Conservación Ambiental* 23: 1-14.
- Magurran, A.E. 1988. *Ecological diversity and its measurement*. Princeton University Press. Princeton, New Jersey, EE.UU.
- Medina, C.A., F. Escobar y G.H. Kattan. 2002. Diversity and habitat use of dung beetles in a restored Andean landscape. *Biotropica* 34: 181-187.
- Meßner, S. 1996. *Untersuchungen zur Biodiversität der Myrmecofauna (Formicidae) im Parc National de la Comoé (Elfenbeinküste)*. Thesis de Diploma. Universidad de Würzburg, Würzburg, Germany.
- Nichols, E., T.H. Larsen, S. Spector, A. Davis, K. Vulinec, F. Escobar y the Scarabaeinae Research Network. 2007. Global dung beetle response to tropical forest modification and fragmentation: A quantitative literature review and meta-analysis. *Biological Conservation* 137: 1-19
- Spector, S. 2006. Scarabaeine dung beetles (Coleoptera: Scarabaeidae: Scarabaeinae): an invertebrate focal taxon for biodiversity research and conservation. *Coleopterists Bulletin* 60:71-83.
- Spector, S. y S. Ayzama. 2003. Rapid turnover and edge effects in dung beetle assemblages (Scarabaeidae) at a Bolivian Neotropical forest-savanna ecotone. *Biotropica* 35: 394-404.
- Vulinec, K. 2002. Dung beetle communities and seed dispersal in primary forest and disturbed land in Amazonia. *Biotropica* 34: 297-309.
- Wolda, H. 1983. Diversity, diversity indices and tropical cockroaches. *Oecologia* 58: 290-298.