

UNIVERSIDAD DE PANAMÁ
FACULTAD DE CIENCIAS NATURALES, EXACTAS Y TECNOLOGÍAS
ESCUELA DE BIOLOGÍA

DIVERSIDAD, RIQUEZA Y ABUNDANCIA DE SCARABAEOIDEOS
(Coleoptera: Scarabaeoidea) Y SU RELACIÓN CON EL ESTADO DE
CONSERVACIÓN DE UN BOSQUE NUBOSO DEL PARQUE
NACIONAL SANTA FÉ, VERAGUAS, PANAMÁ

POR:

CARLOS ARIEL GÓMEZ GONZÁLEZ

Trabajo de graduación presentado
a la Escuela de Biología como requisito
para optar por el título de Licenciado en
Biología con orientación en Zoología

PANAMÁ, REPÚBLICA DE PANAMÁ

2024.

UNIVERSIDAD DE PANAMÁ
FACULTAD DE CIENCIAS NATURALES, EXACTAS Y
TECNOLOGÍAS
ESCUELA DE BIOLOGÍA

DIVERSIDAD, RIQUEZA Y ABUNDANCIA DE SCARABAEOIDEOS
(Coleoptera: Scarabaeoidea) Y SU RELACIÓN CON EL ESTADO DE
CONSERVACIÓN DE UN BOSQUE NUBOSO DEL PARQUE
NACIONAL SANTA FÉ, VERAGUAS, PANAMÁ

Carlos A. Gómez González.

Tesis Licenciatura. Trabajo de graduación presentado a la Escuela de Biología como requisito para optar por el título de Licenciada en Biología con orientación en Zoología. Universidad de Panamá, Panamá.

Comité Asesor

Dra. Dora I. Quirós (Q.E.P.D). Departamento de Zoología, Universidad de Panamá, Facultad de Ciencias Naturales, Exactas y Tecnología, Universidad de Panamá, Ciudad de Panamá.

Dr. Daniel Emmen. Departamento de Zoología, Universidad de Panamá, Facultad de Ciencias Naturales, Exactas y Tecnología, Universidad de Panamá, Ciudad de Panamá.

Dr. Edwin Domínguez. Departamento de Zoología, Universidad de Panamá, Facultad de Ciencias Naturales, Exactas y Tecnología, Universidad de Panamá, Ciudad de Panamá.

Dedico este trabajo a mis padres, Rita González y Carlos Gómez, quienes han sido mi mayor soporte en toda mi vida. A mis hermanos, David y Arielys, quienes son mi fortaleza y fuente de inspiración para alcanzar mis metas.

A mi abuela, Migdalia, cuyos sabios consejos han contribuido enormemente a mi desarrollo personal. Gracias a su apoyo y guía, hoy puedo decir con orgullo: lo logré.

AGRADECIMIENTOS

Quiero expresar mi más sincero agradecimiento al licenciado Manuel D. Barría, quien ha sido un mentor, colega y amigo. Su vasto conocimiento sobre los coleópteros y su disposición para responder cada una de mis dudas han sido invaluable en este proceso.

Este trabajo fue realizado como parte del proyecto de investigación "Efecto de la intervención humana en la diversidad de Scarabaeoideos (Coleoptera: Scarabaeoidea) en los bosques nubosos de Panamá", financiado por la Secretaría Nacional de Ciencia, Tecnología e Innovación (SENACYT). Agradezco profundamente a esta institución por su apoyo financiero, sin el cual este estudio no habría sido posible.

Quiero agradecer al Laboratorio de Estudios Biológicos de Artrópodos de la Vicerrectoría de Investigación y Postgrado de la Universidad de Panamá, dirigido por la Dra. Dora Quirós (Q.E.P.D.), y por el Dr. Daniel Emmen, por proporcionarnos el lugar adecuado para el procesamiento y montaje de las muestras. Su infraestructura y recursos fueron esenciales para el desarrollo de este trabajo.

Expreso mi gratitud a mis asesores, los profesores Dora I. Quirós (q.e.p.d.), Daniel Emmen y Edwin Domínguez, por su orientación constante, sus valiosas correcciones y sus sabios consejos que me han permitido presentar un trabajo de calidad.

Agradezco a mis compañeros de campo: Vielkis, Sr. Manuel, Will y Stephy, por su colaboración y apoyo durante las giras. También quiero agradecer a mis amigos Gabriela, Allie, Hafe, Juanso, Cristhian, Luis y Alejandro, por su incondicional apoyo y por estar siempre presentes.

Finalmente, extendiendo mi agradecimiento a mis compañeros universitarios Gina, Kimberly, Naivelyn, Gabriela, Alisson y Manuel. Fue un verdadero placer compartir esta experiencia universitaria con ustedes. ¡Gracias por hacer de este viaje uno inolvidable!

ÍNDICE GENERAL

I.	INTRODUCCIÓN	9
II.	REVISIÓN DE LA LITERATURA	13
III.	MARCO TEÓRICO.....	16
a.	Biodiversidad y la Interacción de Especies:.....	16
b.	El Impacto de la Configuración Espacial:.....	16
c.	Respuestas a las Condiciones Ambientales:.....	17
d.	Impacto de la Fragmentación y Cambio Ambiental:	17
IV.	OBJETIVOS	18
V.	DESCRIPCION DEL AREA DE ESTUDIO	19
VI.	MATERIALES Y MÉTODOS	21
a.	Colectas de campo	21
b.	Trampas Utilizadas	22
c.	Montaje e Identificación de los especímenes.....	24
d.	Análisis de los datos.	25
VII.	RESULTADOS.....	27
a.	Área no perturbada:	27
b.	Área de Amortiguamiento:	30
c.	Área Perturbada	32
	Índices de diversidad:.....	34
a.	Área no perturbada.....	34
b.	Área de Amortiguamiento.....	36
c.	Área perturbada.....	37
	Índices de similitud	38
a.	Índice de Jaccard (Ij):.....	38
b.	Índice de Sorensen (Is):	39
	Disminución de la Diversidad.....	41
VIII.	DISCUSIÓN	43

a.	Diversidad y Estabilidad Ecológica	43
b.	La fragmentación del hábitat.....	44
c.	Especies Bioindicadoras.....	46
IX.	CONCLUSIONES	48
X.	ANEXOS	50
XI.	REFERENCIAS.....	58

ÍNDICE DE FIGURAS

Fig. 1	Ubicación del Parque Nacional Santa Fé en la República de Panamá..	19
Fig. 2	Ubicación de los sitios de estudios (área perturbada, área de amortiguamiento y área no perturbada).	22
Fig. 3	Necrotrampas colocadas en el área de estudio	23
Fig. 4	Trampa de luz colocada en área de estudio.	24
Fig. 5	Disminución de la diversidad, en las áreas estudiadas del Parque Nacional Santa Fé.....	41
Fig. 6	Disminución de la abundancia, en las áreas estudiadas del Parque Nacional Santa Fé.....	42
Fig. 7	a) <i>Chrysina aurora</i> b) <i>Platycoelia mesosternalis</i> c) <i>Phyleurus youngi</i> d) <i>Pucaya castanea</i> . c) <i>Spodistes armstrongi</i> d) <i>Phyllophaga densata densata</i>	50
Fig. 8	a) <i>Callistethus callonotus</i> b) <i>Paranomala sp.</i> c) <i>Plectris pavida</i> d) <i>Isonychus Grupo paradoxus sp.</i> e) <i>Cyclocephala erotylina</i> . d) <i>Cyclocephala brevis</i>	51
Fig. 9	a) <i>Coprophanaeus morenoi</i> . b) <i>Phanaeus coff. panamensis</i> c) <i>Deltochilum sp.</i> d) <i>Paratelaugis curoei</i> e) <i>Ancognatha vulgaris</i>	52

Fig. 10 a) <i>Phyllophaga</i> sp. nov 1. b) <i>Phyllophaga</i> sp. nov 2.	53
--	----

ÍNDICE DE TABLAS

Tabla 1. Especies de Scarabaeoideos encontradas en el área No Perturbada del Parque Nacional Santa Fé.	27
Tabla 2. Especies de Scarabaeoideos encontradas en el área Amortiguamiento del Parque Nacional Santa Fé	30
Tabla 3. Especies de Scarabaeoideos encontradas en el área Perturbada del Parque Nacional Santa Fé.	33
Tabla 4: Índices de diversidad de las diferentes áreas de estudio del Parque Nacional Santa Fé de Veraguas.....	34
Tabla 5. Porcentaje de similitud del Índice de Jaccard (Ij).....	39
Tabla 6. Porcentajes de similitud del Índice de Sorensen (Is)	40
Tabla 7. Especies Bioindicadoras encontradas en el Parque Nacional Santa Fé	47
Tabla 8. Total de especies de Scarabaeoideos encontradas en el Parque Nacional Santa Fé.....	54

I. INTRODUCCIÓN

Los bosques nubosos, también conocidos como bosques de niebla o bosques pluviales, son ecosistemas de montaña caracterizados por estar persistentemente envueltos en nubes y neblina (Foster, 2001; Bruijnzeel *et al.*, 2010). Estos entornos, ubicados en regiones elevadas y húmedas, albergan una biodiversidad excepcionalmente rica y frágil y desempeñan un papel fundamental en la regulación climática global y la provisión de servicios ecosistémicos esenciales (Pounds *et al.*, 1999; Bruijnzeel *et al.*, 2011).

La importancia ecológica de los bosques nubosos radica en su capacidad para albergar una amplia variedad de especies únicas y endémicas adaptadas a las condiciones de humedad constante y alta altitud (Bubb *et al.*, 2004; Martin y Bellingham, 2016). Estos ecosistemas proveen hábitats cruciales para una variedad de organismos, incluyendo aves, insectos y mamíferos, y juegan un papel esencial en la conservación de la biodiversidad global (Gotsh *et al.*, 2016).

La interacción entre los bosques nubosos y el ciclo del agua también es notable. Las plantas en estos ecosistemas interceptan la humedad de las nubes, lo que resulta en una alta tasa de captura de agua a través de la precipitación horizontal, un fenómeno que contribuye a la regulación de los flujos de agua en cuencas hidrográficas importantes (Bruijnzeel *et al.*, 2010). Además, la capacidad de los bosques nubosos para capturar agua y liberarla gradualmente a lo largo del tiempo es crucial para mantener el caudal de ríos y arroyos, especialmente durante los períodos secos (Martin y Bellingham, 2016).

A pesar de la relativa extensión geográfica limitada de los bosques nubosos en comparación con otros tipos de bosques, estos ecosistemas se consideran puntos

calientes de biodiversidad debido a la concentración excepcional de especies endémicas y la alta tasa de especiación que ocurre en ellos (Martin y Bellingham, 2016). Sin embargo, esta riqueza biológica única se encuentra amenazada por diversos factores antropogénicos y ambientales.

En el caso de Panamá, un país que alberga una biodiversidad impresionante, los bosques nubosos son de especial importancia. Con aproximadamente 380,000 km² de bosques nubosos en la Cordillera de Talamanca, representando cerca del 0.26% del área total de la Tierra, Panamá es una de las naciones con presencia significativa de estos ecosistemas (Bubb *et al.*, 2004). Sin embargo, la protección de estos bosques es una cuestión de preocupación: de los 22,655 km² de bosques nubosos presentes en el país, solo 5,664 km² están bajo algún nivel de protección oficial (Brown y Kapelle, 2001). Esta brecha en la protección es preocupante, especialmente considerando la continua pérdida de cobertura forestal debido a actividades humanas y el impacto del cambio climático (Harvey *et al.*, 2008; Bubb *et al.*, 2004).

Los factores detrás de la degradación de los bosques nubosos en Panamá son variados y a menudo están ligados a actividades humanas. La agricultura comercial, la tala no sostenible, la minería y la expansión urbana han contribuido a la disminución de la cobertura forestal en muchas áreas (Ratcliffe, 2003). Entre los efectos colaterales de esta degradación se encuentra la pérdida de hábitat para muchas especies, incluyendo a los scarabaeoideos de la superfamilia Scarabaeoidea.

Los scarabaeoideos son un grupo diverso de insectos que desempeñan un papel ecológico vital en los ecosistemas terrestres al participar en procesos como el

reciclaje de nutrientes, la polinización de plantas y la dispersión de semillas (Nichols *et al.*, 2008). En particular, los bosques nubosos albergan una variedad de especies de scarabaeoideos de la superfamilia Scarabaeoidea que cumplen funciones ecológicas claves (Ratcliffe, 2003). A pesar de su importancia, la diversidad y distribución de estos scarabaeoideos en los bosques nubosos de Panamá han recibido una atención limitada en comparación con otros grupos de organismos.

El presente estudio tiene como finalidad investigar la diversidad, riqueza y abundancia de los Scarabaeoideos de la superfamilia Scarabaeoidea en los bosques nubosos de Panamá, con el fin de abordar la brecha de conocimiento existente en esta área. La evaluación se realizará en tres áreas de bosque nuboso en el Parque Nacional Santa Fé, Veraguas. Para ello, se emplearán métodos de muestreo estandarizados que permitan un análisis robusto de la comunidad de scarabaeoideos en las áreas seleccionadas.

Los resultados de este estudio no sólo proporcionarán información esencial sobre la diversidad de los Scarabaeoideos en los bosques nubosos de Panamá, sino que también contribuirán a la comprensión general de la importancia ecológica de estos insectos en los ecosistemas de bosques nubosos. Además, se espera que este estudio ayude a orientar futuros esfuerzos de conservación al proporcionar datos sólidos sobre la distribución y abundancia de estos scarabaeoideos, lo que puede tener implicaciones significativas para la gestión y protección de los bosques nubosos.

Esta investigación tiene como objetivo principal profundizar en el conocimiento de la diversidad y ecología de los scarabaeoideos de la superfamilia

Scarabaeoidea en los bosques nubosos de Panamá. Al lograrlo, se espera contribuir a la conservación de la biodiversidad en estos ecosistemas únicos y valiosos, así como establecer bases para futuros estudios y acciones de manejo de áreas de conservación.

II. REVISIÓN DE LA LITERATURA

La superfamilia Scarabaeoidea engloba una sorprendente diversidad de escarabajos, con más de 35,000 especies distribuidas en una variedad de hábitats a nivel mundial (Hanski, 1991). Esta diversidad taxonómica se acompaña de una amplia gama de funciones ecológicas, desde la descomposición de materia orgánica hasta la polinización de plantas y la dispersión de semillas (Wolf y Halffter, 2000; Nichols *et al.*, 2018). Sin embargo, su diversidad y distribución en los bosques nubosos de Panamá y el mundo han permanecido en gran parte desconocidos.

Los bosques nubosos, caracterizados por su humedad constante producto de la altitud, les ha permitido ser ecosistemas vitales para la conservación de la biodiversidad y la regulación climática global (Foster, 2001; Bruijnzeel *et al.*, 2010). A pesar de su relevancia ecológica, los estudios que se centran en la diversidad y distribución de Scarabaeoidea en los bosques nubosos de Panamá son limitados (Bubb *et al.*, 2004; Martin y Bellingham, 2016). Otros grupos de insectos, como las mariposas y las hormigas, han sido objeto de investigaciones más exhaustivas en estos ecosistemas (Kaspari *et al.*, 2000; Hill *et al.*, 2012), mientras que los escarabajos de la familia Scarabaeidae han quedado en gran medida en las sombras.

Investigaciones previas han demostrado que factores ambientales variables como la altitud, temperatura y humedad pueden influir en la diversidad de escarabajos modulando la composición y riqueza de especies de Scarabaeoidea (Ocampo y Chacón, 2016). En este sentido, los bosques nubosos, con sus

condiciones únicas de humedad y neblina, pueden albergar una diversidad de escarabajos adaptados a estos ambientes extremos (Wolf y Halffter, 2000).

Estudios realizados en Panamá en el Parque Nacional Volcán Barú han revelado la influencia de factores como la complejidad del hábitat y la disponibilidad de recursos en la diversidad de escarabajos peloteros (Noriega *et al.*, 2009). En bosques secos de Honduras se ha observado una mayor diversidad de escarabajos peloteros en áreas con una cobertura arbórea más extensa (Noriega *et al.*, 2009). De manera similar, en bosques tropicales de Costa Rica se ha establecido una relación entre la diversidad de escarabajos peloteros y factores como la disponibilidad de heces de animales y la complejidad del hábitat (Larsen *et al.*, 2005).

La escasa atención en los bosques nubosos de Panamá ha dejado un espacio para explorar la relación entre Scarabaeoidea y estos ecosistemas montañosos. La necesidad de investigaciones más detalladas es evidente, ya que la riqueza de especies y la complejidad de interacciones en estos bosques pueden influir en la diversidad y distribución de escarabajos de manera única (Bubb *et al.*, 2004; Bruijnzeel *et al.*, 2011). Las estrategias adaptativas de estos escarabajos incluyen comportamientos como el entierro de materia orgánica para la alimentación y reproducción, que les permite sobrevivir en ambientes con alta humedad y baja temperatura, típicos de los bosques nubosos (Wolf y Halffter, 2000). Además, algunos escarabajos han desarrollado adaptaciones morfológicas, como la resistencia al moho y la capacidad de moverse eficientemente en suelos húmedos y resbaladizos (Hanski y Cambefort, 1991).

Este trabajo de investigación busca llenar esta brecha de conocimiento al estudiar la diversidad y distribución de Scarabaeoidea en los bosques nubosos de Panamá y su relación con factores ambientales. Se espera que este estudio contribuya a un entendimiento más profundo de la biodiversidad de estos ecosistemas, arrojando luz sobre la complejidad de las interacciones entre los escarabajos y su entorno, contribuyendo así a la conservación de los bosques nubosos de Panamá.

III. MARCO TEÓRICO

La comprensión de la diversidad de la superfamilia Scarabaeoidea en los bosques nubosos de Panamá se apoya en una exploración profunda de conceptos clave en ecología, biodiversidad y entomología. Esta sección busca establecer un sólido fundamento teórico para analizar cómo los factores bióticos y abióticos influyen en la configuración de estos ecosistemas particulares y cómo estos escarabajos se adaptan y responden a las condiciones cambiantes.

a. Biodiversidad y la Interacción de Especies:

La biodiversidad, que abarca la riqueza de formas de vida en la Tierra, es esencial para la estabilidad y el funcionamiento de los ecosistemas (May, 1988). La teoría de la biodiversidad de especies, propuesta por MacArthur y Wilson en 1967, sugiere que la coexistencia de múltiples especies en un ecosistema se deriva de una intrincada danza de competencia, adaptación y extinción (MacArthur y Wilson, 1967). En el contexto de los bosques nubosos de Panamá, explorar la diversidad de Scarabaeoidea implica considerar cómo estas interacciones influyen en la composición de especies en estos hábitats específicos.

b. El Impacto de la Configuración Espacial:

Forman y Godron (1986) presentan la ecología de paisajes y ponen en relieve cómo la disposición espacial de los hábitats influye en la distribución y abundancia de especies (Forman y Godron, 1986). En el caso de los bosques nubosos, aspectos como la fragmentación del hábitat, la conectividad entre fragmentos y la variedad de paisajes pueden afectar dónde y cómo se encuentran los escarabajos de la superfamilia Scarabaeoidea. La estructura del hábitat y la

distancia entre áreas fragmentadas pueden moldear sus movimientos y patrones de vida.

c. Respuestas a las Condiciones Ambientales:

La altitud, temperatura, humedad y composición del suelo son factores ambientales que influyen en la distribución y diversidad de Scarabaeoidea (Davis *et al.* 2002). Estudios previos han señalado que estas condiciones determinan las preferencias de hábitat y las adaptaciones de estos escarabajos (Ocampo y Chacón, 2016). Los bosques nubosos, con su elevada humedad y presencia constante de niebla, ofrecen un escenario especial que puede favorecer a ciertas especies de escarabajos adaptadas a estas circunstancias.

d. Impacto de la Fragmentación y Cambio Ambiental:

La fragmentación del hábitat y los cambios provocados por la deforestación y el cambio climático son elementos que también impactan la diversidad de la superfamilia Scarabaeoidea. La pérdida de hábitat y la disminución de la conexión entre fragmentos de bosque pueden afectar cómo estos escarabajos se desplazan y encuentran recursos (Didham *et al.*, 1996). Además, el cambio climático podría alterar las condiciones de los bosques nubosos, modificando la disponibilidad de recursos y la capacidad de estos escarabajos para sobrevivir en diferentes condiciones climáticas (McCain, 2007).

Esta base teórica proporciona la estructura necesaria para investigar cómo los factores teóricos y ambientales se entrelazan para moldear la diversidad de la superfamilia Scarabaeoidea en los bosques nubosos de Panamá. A medida que se avance en esta investigación, se buscará desentrañar cómo estos elementos

interaccionan para dar forma a los patrones de distribución y diversidad de estos escarabajos en estos ecosistemas únicos y amenazados.

IV. OBJETIVOS

Objetivo General

- Determinar la biodiversidad de Scarabaeoidea y su relación con el estado de conservación de un bosque nuboso en el Parque Nacional Santa Fé, Veraguas, Panamá.

Objetivos específicos:

- Determinar la diversidad, riqueza y abundancia de Scarabaeoidea en un bosque nuboso del Parque Nacional Santa Fé, Veraguas, Panamá.
- Identificar las familias, subfamilias y géneros de Scarabaeoidea más afectados por los cambios y alteraciones antropogénicas en un bosque nuboso del Parque Nacional Santa Fé, Veraguas, Panamá.
- Proporcionar un catálogo ilustrado de las especies de Scarabaeoidea de mayor importancia presentes en el Parque Nacional Santa Fé, que puedan ser utilizadas para la conservación de los bosques nubosos.

V. DESCRIPCION DEL AREA DE ESTUDIO

El Parque Nacional Santa Fé se encuentra ubicado en las tierras altas de la cordillera Central del país, específicamente en el distrito de Santa Fe, provincia de Veraguas, en la República de Panamá. Con una extensión de 72,636 hectáreas, este parque es reconocido por su abundante y biodiverso bosque nuboso, que cubre aproximadamente el 95% de su territorio (Barria, 2023).



Fig. 1 Ubicación del Parque Nacional Santa Fé en la República de Panamá.

Según Barria (2023), el Parque Nacional Santa Fé alberga un tipo de bosque perennifolio siempre verde, caracterizado por la presencia de dos estratos distintivos. El dosel del bosque está dominado por árboles de 30 a 35 metros de altura, como el *Quercus*, mientras que el sotobosque se presenta de manera abierta, con la presencia de pequeñas plantas de hojas grandes y algunos arbustos. El suelo del bosque suele estar cubierto de helechos y una capa de hojas húmedas y en descomposición, que contribuye a la riqueza del ecosistema.

Además, es común encontrar lianas entrelazadas en los árboles. En cuanto a las condiciones climáticas, se estima que el Parque Nacional Santa Fé recibe una precipitación anual de alrededor de 1000 a 2000 mm, o incluso más.

VI. MATERIALES Y MÉTODOS

a. Colectas de campo

Se realizaron los trámites en MiAmbiente para el permiso de colecta de especímenes en las áreas de colecta seleccionadas. Las colectas se realizaron durante cuatro meses (junio, julio y agosto de 2022 y mayo de 2023), en un bosque nuboso de la Provincia de Veraguas del Parque Nacional Santa Fé. Los meses elegidos fueron aquellos donde se encuentra la mayor actividad de la mayoría de los grupos de Scarabaeoidea (mayo, junio, julio y agosto). Se establecieron tres zonas de estudio con un campamento: bosque primario no alterado (control), bosque secundario (zona de amortiguamiento) y bosque primario alterado por actividades humanas.

Se establecieron tres estaciones y cada estación estaba separada por una distancia aproximada de 300 m una de la otra. Cada mes se colectaron durante tres o cuatro días, realizando un total de tres giras durante el estudio.



Fig. 2 Ubicación de los sitios de estudios (área perturbada, área de amortiguamiento y área no perturbada).

En cada sitio se colectaron los scarabaeoideos utilizando dos tipos de trampa: necrotrampas y trampas de luz (UV y por vapor de mercurio). Además, se utilizó un GPS Garmin para georreferenciación de los sitios de colecta.

b. Trampas Utilizadas

Necrotrampas: estas trampas utilizan un cebo (carroña de origen vacuno) sobre un agujero que tiene un vaso a nivel del suelo con un líquido preservante (agua con sal y alcohol). Estas trampas estaban separadas por una distancia de 100 metros y eran revisadas cada 12 horas para recolectar los coleópteros y cambiar el líquido preservante.



Fig. 3 Necrotrampas colocadas en el área de estudio

Trampas de Luz: Las trampas de luz constan de dos sábanas, una perpendicular al suelo y la otra, debajo de la primera sobre el suelo; las bombillas de vapor de mercurio y ultravioleta son colocadas sobre las mantas de manera que se refleje la luz sobre éstas. La luz emitida por ambos tipos de lámpara crea un espectro de luz que atrae a los escarabajos y otros insectos desde grandes distancias por lo que éstos se acercan. Las trampas de luz fueron colocadas por un período de 12 horas por cuatro días, en horario de 6.00 pm a 6.00 am. Los especímenes colectados en campo fueron conservados en alcohol al 70%, procesados e identificados en el Laboratorio de Estudios Biológicos de Artrópodos (Gemelo I) de la Vicerrectoría de Investigación y Postgrado de la Universidad de Panamá.



Fig. 4 Trampa de luz colocada en área de estudio.

c. Montaje e Identificación de los especímenes.

Los especímenes adultos, se colectaron y almacenaron en alcohol al 70%. Posteriormente fueron montados en seco con alfileres entomológicos, etiquetados con sus datos de colecta y depositados en cajas Cornell en la colección de referencia del Laboratorio de Estudios Biológicos de Artrópodos (Gemelo I) de la Vicerrectoría de Investigación y Postgrado de la Universidad de Panamá y en el Museo de Invertebrados de la Facultad de Ciencias Naturales, Exactas y Tecnología de la Universidad de Panamá. Para la identificación de las familias, géneros y especies se utilizó la literatura de los distintos grupos de Scarabaeoidea disponible como Ratcliffe (2003, 2013, 2018), Soula (2009), Morón (1990), Ocampo (2006) entre otras, así como la asesoría de especialistas en los diferentes grupos: Andrés Ramirez-Ponce para Anomalini (Rutelinae); Julian Clavijo-Bustos para Aphodiinae, Geotrupidae, Hybosoridae,

Ochodaeidae y Scarabaeinae; Larry Jimenes para Passalidae. El material insectil montado y etiquetado fue fotografiado con una cámara Canon EOS M100 con un lente macro de 28 mm para los especímenes de mayor tamaño. El material fotografiado fue almacenado en un dispositivo usb donde las imágenes están organizadas en carpetas por subfamilias. Algunas de las fotografías fueron enviadas a diversos especialistas por correo electrónico para conocer la identidad de algunas especies que no se lograron identificar o para confirmar la identificación. Una vez obtenida la confirmación y/o identificación por parte de los especialistas se colocaron las etiquetas con el nombre del taxón debajo de los especímenes junto con el nombre de la persona que determinó la especie. Luego de obtener la identidad de los diversos individuos, los datos de todos los especímenes serán colocados en una base de datos en el programa informático Excel; las tablas estarán señaladas como: números de individuos, fecha de colecta, altitud, coordenadas, método de captura, colectores y nombre de los taxa.

d. Análisis de los datos.

Para el análisis de los datos obtenidos, se definirá el área (No Perturbada) como control y se utilizará la metodología propuesta por Otavo *et al.* (2017); el análisis de la riqueza específica por zona se determinará por medio del índice de Margalef, mientras que el índice de Shannon-Wiener (H') utilizará para calcular la equidad en la abundancia proporcional y el índice de Simpson (D') será utilizado para calcular el grado de dominancia en la abundancia relativa de las especies (Halffter *et al.* 2001). Para cuantificar la similitud cualitativa entre las diferentes zonas se emplearán los coeficientes de Jaccard (I_j) y Sorensen (I_s), (Halffter *et al.* 2001).

El bosque primario no alterado es el nivel de referencia en la variable categórica de uso forestal; en este sentido, se analizará la proporción de especies encontradas en cada nivel de alteración y la proporción de especies únicas para cada nivel de alteración (Barlow *et al.* 2007). En este último, se dividió el número de especies que ocurren únicamente en un nivel de alteración por la riqueza total observada para el taxón respectivo. Para el análisis se adoptará la metodología y observaciones realizadas por Ratcliffe (2003) y Curoe (2012) que durante varios años de colecta observaron la desaparición de diversas familias y géneros de Scarabaeoidea en áreas de bosques nubosos de Panamá donde el ser humano intervino para realizar actividades ganaderas y/o agrícolas. De igual forma, se utilizará como ejemplo la metodología de Otavo *et al.* (2013), para determinar las especies bioindicadoras con base en los tres grados de perturbación de bosques (poco intervenido, medianamente intervenido, altamente intervenido). Se creará un cuadro para señalar en qué zona de perturbación se colectó la especie. De esta manera se podrá determinar aquellas especies que son más comunes de áreas más o menos perturbadas y el efecto que puede estar teniendo la perturbación de los bosques en la biodiversidad de los Scarabaeoidea.

Los resultados obtenidos del número de taxa nos permitirán proponer soluciones para la conservación tanto de las especies de scarabaeoideos y artrópodos en general, lo cual, hasta el momento, no se ha realizado en ninguno de los bosques nubosos de Panamá. Los estudios que tomen en cuenta a invertebrados como los Scarabaeoidea, servirán para determinar el estado de perturbación del bosque mediante una tabla guía donde se incluirán aquellos géneros y/o especies de Scarabaeoidea dentro de los rangos altitudinales que sirven como bioindicadores de la salud de los bosques nubosos. Una vez

analizados los datos, estos serán interpretados mediante escritura e ilustrados por medio de gráficas y tablas en el manuscrito final.

VII. RESULTADOS

Nuestro estudio se centró en tres áreas diferentes: No Perturbada, Amortiguamiento y Perturbada, con el objetivo de entender mejor la diversidad de especies en cada una. Se logró identificar 56 especies de scarabaeoideos y 458 individuos distribuidos de la siguiente manera:

a. Área no perturbada:

En el área No Perturbada, se registró la mayor diversidad con un total de 45 especies y 245 individuos.

Tabla 1. Especies de Scarabaeoideos encontradas en el área No Perturbada del Parque Nacional Santa Fé.

Especies	Número de individuos	Pi	Pi*LnPi	Pi^2
<i>Ancognatha vulgaris</i>	25	0.102	-0.233	0.010
<i>Aspidolea fuliginea</i>	17	0.070	-0.186	0.005
<i>Aspidolea singularis</i>	2	0.008	-0.039	0.000
<i>Callistethus aff. calonotus</i>	3	0.012	-0.054	0.000
<i>Callistethus jordani</i>	4	0.016	-0.067	0.000
<i>Callistethus sp1</i>	8	0.033	-0.112	0.001
<i>Callistethus sp2</i>	3	0.012	-0.054	0.000

<i>Callistethus sp3</i>	1	0.004	-0.023	0.000
<i>Canthidium sp1</i>	2	0.008	-0.039	0.000
<i>Chrysina aurora</i>	3	0.012	-0.054	0.000
<i>Coprophanæus sp1</i>	4	0.016	-0.067	0.000
<i>Coprophanæus sp2</i>	1	0.004	-0.023	0.000
<i>Cyclocephala brevis</i>	10	0.041	-0.131	0.002
<i>Cyclocephala carbonaria</i>	18	0.074	-0.192	0.005
<i>Cyclocephala coff. fulgurata</i>	4	0.016	-0.067	0.000
<i>Cyclocephala coff. zodion</i>	11	0.045	-0.140	0.002
<i>Cyclocephala confusa</i>	1	0.004	-0.023	0.000
<i>Cyclocephala conspicua</i>	1	0.004	-0.023	0.000
<i>Cyclocephala erotylina</i>	4	0.016	-0.067	0.000
<i>Cyclocephala porioni</i>	3	0.012	-0.054	0.000
<i>Cyclocephala weidneri</i>	4	0.016	-0.067	0.000
<i>Dichotomius sp1</i>	3	0.012	-0.054	0.000
<i>Geniates flaviventris</i>	5	0.020	-0.080	0.000
<i>Gonaphodiellus sp1</i>	7	0.029	-0.102	0.001
<i>Isonychus sp. nov.1</i>	18	0.074	-0.192	0.005
<i>Ontherus pseudodidymus</i>	2	0.008	-0.039	0.000
<i>Paranomala aff. clarivillosa</i>	2	0.008	-0.039	0.000

<i>Paranomala sp1 aff subaenea</i>	17	0.070	-0.186	0.005
<i>Paranomala sp2</i>	4	0.016	-0.067	0.000
<i>Paranomala sp3 aff anphiocoma</i>	2	0.008	-0.039	0.000
<i>Pasallus instertitialis</i>	2	0.008	-0.039	0.000
<i>Pelidnota hirsutiphallica</i>	3	0.012	-0.054	0.000
<i>Pelidnota parallela</i>	8	0.033	-0.112	0.001
<i>Phanaeus sp1 azul</i>	2	0.008	-0.039	0.000
<i>Phanaeus pyrois</i>	2	0.008	-0.039	0.000
<i>Phyleurini youngi</i>	5	0.020	-0.080	0.000
<i>Phyllophaga densata densata</i>	7	0.029	-0.102	0.001
<i>Phyllophaga larai</i>	3	0.012	-0.054	0.000
<i>Phyllophaga schizorhina</i>	4	0.016	-0.067	0.000
<i>Phyllophaga sp. nov.2</i>	2	0.008	-0.039	0.000
<i>Platycoelia grandicula</i>	8	0.033	-0.112	0.001
<i>Platycoelia mesosternalis</i>	5	0.020	-0.080	0.000
<i>Plectris pavidia</i>	3	0.012	-0.054	0.000
<i>Pucaya castanea</i>	1	0.004	-0.023	0.000
Total general	244	1.000	-3.410	0.045

b. Área de Amortiguamiento:

En el área de Amortiguamiento, se identificaron 41 especies, una cantidad cercana a la del área No Perturbada. Sin embargo, la abundancia de individuos fue notablemente menor, con solo 162 registrados.

Tabla 2. Especies de Scarabaeoideos encontradas en el área Amortiguamiento del Parque Nacional Santa Fé

Especies	Número de individuos	Pi	Pi*LnPi	Pi^2
<i>Aegidium cribatum</i>	1	0.006	-0.031	0.000
<i>Ancognatha vulgaris</i>	17	0.105	-0.237	0.011
<i>Aspidolea fuliginea</i>	2	0.012	-0.054	0.000
<i>Bolax sp. nov1</i>	2	0.012	-0.054	0.000
<i>Callistethus aff calonotus</i>	1	0.006	-0.031	0.000
<i>Callistethus carbo</i>	2	0.012	-0.054	0.000
<i>Callistethus sp1</i>	2	0.012	-0.054	0.000
<i>Callistethus sp2</i>	4	0.025	-0.091	0.001
<i>Canthidium sp1.</i>	2	0.012	-0.054	0.000
<i>Chrysina aurora</i>	4	0.025	-0.091	0.001
<i>Coprophanaeus morenoi</i>	3	0.019	-0.074	0.000
<i>Coprophanaeus sp1</i>	1	0.006	-0.031	0.000
<i>Coprophanaeus sp2 azul</i>	1	0.006	-0.031	0.000
<i>Cyclocephala carbonaria</i>	4	0.025	-0.091	0.001

<i>Cyclocephala coff. fulgurata</i>	5	0.031	-0.107	0.001
<i>Cyclocephala coff. zodion</i>	6	0.037	-0.122	0.001
<i>Cyclocephala confusa</i>	7	0.043	-0.136	0.002
<i>Cyclocephala conspicua</i>	1	0.006	-0.031	0.000
<i>Cyclocephala erotylina</i>	2	0.012	-0.054	0.000
<i>Cyclocephala porioni</i>	1	0.006	-0.031	0.000
<i>Cyclocephala sp1</i>	1	0.006	-0.031	0.000
<i>Dichotomius sp1</i>	3	0.019	-0.074	0.000
<i>Geniates sp1</i>	2	0.012	-0.054	0.000
<i>Isonychus sp. nov.1</i>	39	0.241	-0.343	0.058
<i>Ontherus pseudodidymus</i>	1	0.006	-0.031	0.000
<i>Onthopagus coff. Cyanellus</i>	1	0.006	-0.031	0.000
<i>Paranomala sp1 aff subaenea</i>	8	0.049	-0.149	0.002
<i>Paranomala sp2</i>	3	0.019	-0.074	0.000
<i>Paranomala sp3 aff anphiocoma</i>	2	0.012	-0.054	0.000
<i>Paratelaugis curoei</i>	1	0.006	-0.031	0.000
<i>Passallus instertitialis</i>	2	0.012	-0.054	0.000
<i>Pelidnota hirsutiphallica</i>	3	0.019	-0.074	0.000
<i>Pelidnota parallela</i>	4	0.025	-0.091	0.001
<i>Phyleurus youngi</i>	1	0.006	-0.031	0.000

<i>Phyllophaga sp.nov1</i>	5	0.031	-0.107	0.001
<i>Phyllophaga schizorhina</i>	2	0.012	-0.054	0.000
<i>Platycoelia grandicula</i>	5	0.031	-0.107	0.001
<i>Platycoelia mesosternalis</i>	5	0.031	-0.107	0.001
<i>Plectris pavidia</i>	4	0.025	-0.091	0.001
<i>Pucaya castanea</i>	1	0.006	-0.031	0.000
<i>Spodistes armstrongi</i>	1	0.006	-0.031	0.000
Total general	162	1.000	-3.118	0.085

c. Área Perturbada

El área Perturbada mostró una notable reducción tanto en la riqueza de especies como en la abundancia de individuos, con solo 15 especies y 52 individuos registrados.

Tabla 3. Especies de Scarabaeoideos encontradas en el área Perturbada del Parque Nacional Santa Fé.

Especies	Número de individuos	Pi	Pi*LnPi	Pi^2
<i>Ancognatha vulgaris</i>	13	0.250	-0.347	0.063
<i>Aspidolea fuliginea</i>	3	0.058	-0.165	0.003
<i>Callistethus sp2</i>	1	0.019	-0.076	0.000
<i>Cyclocephala carbonaria</i>	7	0.135	-0.270	0.018
<i>Cyclocephala coff. fulgurata</i>	1	0.019	-0.076	0.000
<i>Cyclocephala coff. zodion</i>	4	0.077	-0.197	0.006
<i>Cyclocephala confusa</i>	5	0.096	-0.225	0.009
<i>Cyclocephala erotylina</i>	2	0.038	-0.125	0.001
<i>Neoathyreus sp1</i>	1	0.019	-0.076	0.000
<i>Paranomala sp1 aff subaenea</i>	2	0.038	-0.125	0.001
<i>Paranomala sp2</i>	3	0.058	-0.165	0.003
<i>Paranomala sp3 aff anphiocoma</i>	1	0.019	-0.076	0.000
<i>Phyllophaga sp nov. 1</i>	1	0.019	-0.076	0.000
<i>Plectris pavidia</i>	1	0.019	-0.076	0.000
<i>Pucaya castanea</i>	7	0.135	-0.270	0.018
TOTAL	52	1.000	-2.345	0.126

Índices de diversidad:

Los índices de diversidad calculados en el presente estudio proporcionan una visión detallada de la estructura de la comunidad en las áreas analizadas. A continuación, se presentan los resultados obtenidos para los índices de Shannon-Wiener (H'), Simpson (D), y Margalef (D_{Mg}).

Tabla 4: Índices de diversidad de las diferentes áreas de estudio del Parque Nacional Santa Fé de Veraguas.

Área de estudio	Índice de Shannon-Wiener (H')	Índice de Simpson (D)	Índice de Margalef (D_{Mg})
No Perturbada	3.41	0.96	7.82
Amortiguamiento	3.12	0.92	7.86
Perturbada	2.34	0.87	3.54

a. Área no perturbada

1. Índice de Shannon-Wiener (H') = 3.41

Este valor sugiere una alta diversidad dentro de la muestra. El Índice de Shannon toma en cuenta tanto la riqueza de especies como la equidad en la distribución de los individuos entre esas especies. Un valor de 3.41 indica que la comunidad es diversa, con una mezcla equilibrada de especies y sin una dominancia significativa de unas pocas especies. Esto

refleja un ecosistema saludable, donde las especies están bien representadas y distribuidas.

2. Índice de Simpson (D) = 0.96

Índice de Simpson obtenido de 0.96 indica que hay una alta probabilidad de que dos individuos seleccionados al azar pertenezcan a la misma especie. Aunque este índice generalmente sugiere baja diversidad cuando los valores son altos, en este caso, el resultado sugiere que, aunque la comunidad cuenta con una buena cantidad de especies, algunas de ellas son particularmente dominantes. Esto puede reflejar una estructura comunitaria en la que ciertas especies predominan, lo que podría estar relacionado con las condiciones ambientales o la presión selectiva en la zona.

3. Índice de Margalef (D_{Mg}) = 7.82

El índice de Margalef obtenido en el presente estudio fue de 7.82. Este valor sugiere una alta riqueza de especies en la comunidad analizada, indicando la presencia de una considerable variedad de especies en relación con el número total de individuos muestreados. Un índice de Margalef elevado, como el registrado, refleja un ambiente ecológico relativamente diverso y complejo, donde una amplia gama de especies puede coexistir. Esta alta diversidad taxonómica podría ser indicativa de condiciones ambientales favorables y un hábitat estable, capaz de soportar una comunidad biológica diversa.

b. Área de Amortiguamiento

1. Índice de Shannon-Wiener (H') = 3.12

El Índice de Shannon-Wiener de 3.12 indica una alta diversidad dentro del área de Amortiguamiento. Este valor sugiere que la comunidad en esta área tiene una mezcla significativa de especies y que los individuos están distribuidos de manera relativamente equilibrada entre ellas. La alta diversidad observada refleja una comunidad rica en especies, similar en diversidad a la encontrada en el área No Perturbada, lo que sugiere que, a pesar de su función de amortiguamiento, esta zona aún mantiene una estructura ecológica compleja y diversa.

2. Índice de Simpson (D) = 0.92

El Índice de Simpson de 0.92 señala una alta diversidad en la muestra, indicando que la probabilidad de que dos individuos seleccionados al azar pertenezcan a la misma especie es baja. Esto sugiere que, aunque varias especies están presentes, ninguna domina en exceso la comunidad, lo que es indicativo de una estructura comunitaria equilibrada. Este resultado es consistente con la función de amortiguamiento del área, donde la presión por dominancia de una especie sobre otra es menor comparada con áreas perturbadas.

3. Índice de Margalef (D_{Mg}) = 7.86

Un Índice de Margalef de 7.86 indica una alta riqueza de especies en relación con el número total de individuos presentes en el área de Amortiguamiento. Este resultado refleja que, aunque la abundancia de individuos es menor que en el área No Perturbada, la riqueza de especies

sigue siendo significativa, lo que sugiere una buena capacidad del ecosistema para sostener una variedad de especies.

c. Área perturbada

1. Índice de Shannon-Wiener (H') = 2.34

El Índice de Shannon-Wiener de 2.34 indica una diversidad moderada en el área Perturbada. Este valor sugiere que, aunque hay una variedad de especies presentes, la distribución de los individuos entre estas especies es menos equitativa en comparación con las áreas menos perturbadas. La perturbación ha impactado negativamente en la diversidad de la comunidad, limitando la capacidad de las especies para coexistir en equilibrio.

2. Índice de Simpson (D) = 0.87

Índice de Simpson de 0.87 refleja que la probabilidad de que dos individuos seleccionados al azar pertenezcan a la misma especie es relativamente alta, lo que indica una cierta dominancia de algunas especies. En el contexto del área Perturbada, este valor sugiere que algunas especies, probablemente más resistentes o adaptadas a las condiciones alteradas, dominan la comunidad, desplazando a las especies menos tolerantes.

3. Índice de Margalef (D_{Mg}) = 3.54

El Índice de Margalef de 3.54 sugiere una riqueza de especies relativamente baja en relación con el número total de individuos presentes en el área Perturbada. Este valor refleja que la perturbación ha

reducido tanto el número de especies como la abundancia de individuos, lo que ha impactado en la riqueza y diversidad de la comunidad ecológica en esta zona.

Índices de similitud

El análisis de similitud entre las diferentes áreas utilizando los Índices de Jaccard (Ij) y Sorensen (Is), revela variaciones en la composición de especies entre las áreas estudiadas. Los resultados son los siguientes:

a. Índice de Jaccard (Ij):

- **Amortiguamiento vs. No Perturbada:** La similitud entre el área de Amortiguamiento y el área No Perturbada es de 0.574, lo que corresponde a 57.4%. Este valor muestra una alta similitud en la composición de especies, sugiriendo que el área de Amortiguamiento mantiene una comunidad de especies similar a la del área No Perturbada.
- **Perturbada vs. Amortiguamiento:** El Índice de Jaccard para la comparación entre el área Perturbada y el área de Amortiguamiento es de 0.302, lo que equivale a 30.2%. Este valor indica una baja similitud en la composición de especies entre estas áreas.
- **Perturbada vs. No Perturbada:** El Índice de Jaccard entre el área Perturbada y el área No Perturbada es de 0.283, equivalente a 28.3%. Este

bajo porcentaje refleja una notable diferencia en la composición de especies entre estas áreas.

Tabla 5. Porcentaje de similitud del Índice de Jaccard (Ij)

Áreas	Porcentaje de Similitud (%)
Amortiguamiento-No Perturbada	57.4%
Perturbada-No Perturbada	28.3%
Perturbada-Amortiguamiento	30.2%

b. Índice de Sorensen (Is):

- **Amortiguamiento vs. No Perturbada:** El Índice de Sorensen entre el Área de Amortiguamiento y el Área No Perturbada es de 0.729, que se traduce en 72.9%. Este alto porcentaje indica una fuerte similitud en la composición de especies entre estas dos áreas.
- **Perturbada vs. Amortiguamiento:** El Índice de Sorensen para la comparación entre el Área Perturbada y el Área de Amortiguamiento es de 0.464, o 46.4%. Este valor indica una similitud moderada en la composición de especies entre estas áreas.
- **Perturbada vs. No Perturbada:** La similitud entre el Área Perturbada y el Área No Perturbada, según el Índice de Sorensen, es de 0.441, equivalente a 44.1%. Este porcentaje también refleja una similitud

moderada, aunque algo menor en comparación con la de Amortiguamiento.

Tabla 6. Porcentajes de similitud del Índice de Sorensen (Is)

Áreas	Porcentaje de Similitud (%)
Perturbada y Amortiguamiento	46.42%
Perturbada y No perturbado	40%
Amortiguamiento y No perturbada	72.10%

El análisis de similitud basado en los índices de Jaccard (Ij) y Sorensen (Is) muestra que las áreas de Amortiguamiento y No Perturbada comparten una mayor similitud en términos de composición de especies en comparación con las otras combinaciones de áreas, esto sugiere que el área de Amortiguamiento aún conserva características importantes para la biodiversidad. Las áreas Perturbada y de Amortiguamiento, así como Perturbada y No Perturbada, presentan niveles moderados de similitud, indicando cierta superposición en sus comunidades de especies. Estos resultados proporcionan información valiosa sobre las relaciones entre las áreas en términos de diversidad biológica y pueden tener implicaciones importantes para la conservación y el manejo de los ecosistemas.

Disminución de la Diversidad

Al comparar las áreas de estudio, se observa una disminución clara en la diversidad y abundancia de especies en las zonas perturbadas. En el Área de Amortiguamiento, el número de especies disminuyó en un 8.9% en comparación con el Área No Perturbada, reduciéndose de 45 especies a 41. La abundancia de individuos también mostró una caída significativa del 33.9%, con una reducción de 245 a 162 individuos.

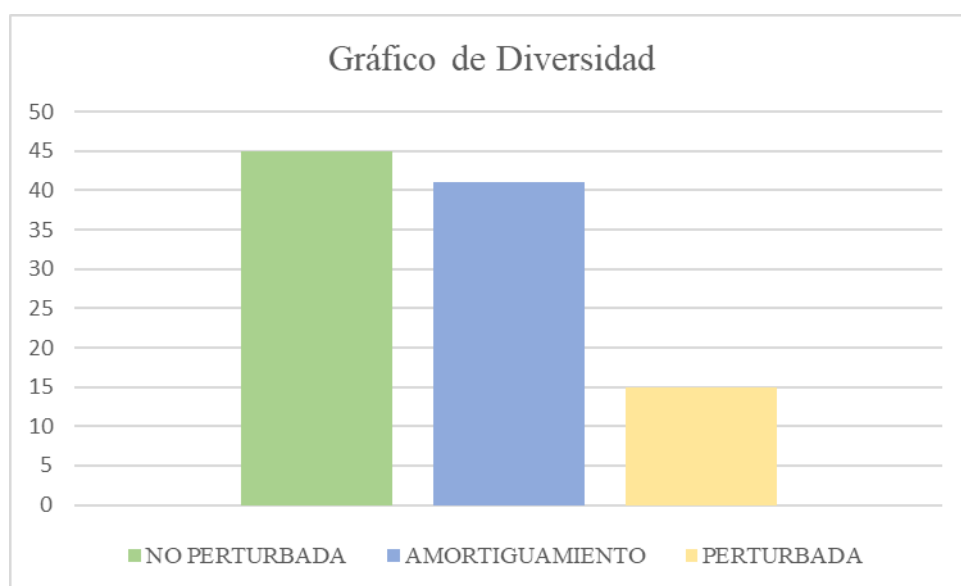


Fig. 5 Disminución de la diversidad, en las áreas estudiadas del Parque Nacional Santa Fé.

En el Área Perturbada, la disminución es aún más pronunciada. El número de especies se redujo en un 66.7%, con solo 15 especies registradas en comparación con las 45 del Área No Perturbada. La abundancia de individuos también se vio drásticamente afectada, disminuyendo en un 78.8%, de 245 a tan

solo 52 individuos. Estos resultados ilustran cómo la fragmentación y la perturbación del hábitat tienen un impacto severo en la biodiversidad, reduciendo tanto la riqueza de especies como la abundancia total en las áreas más afectadas.

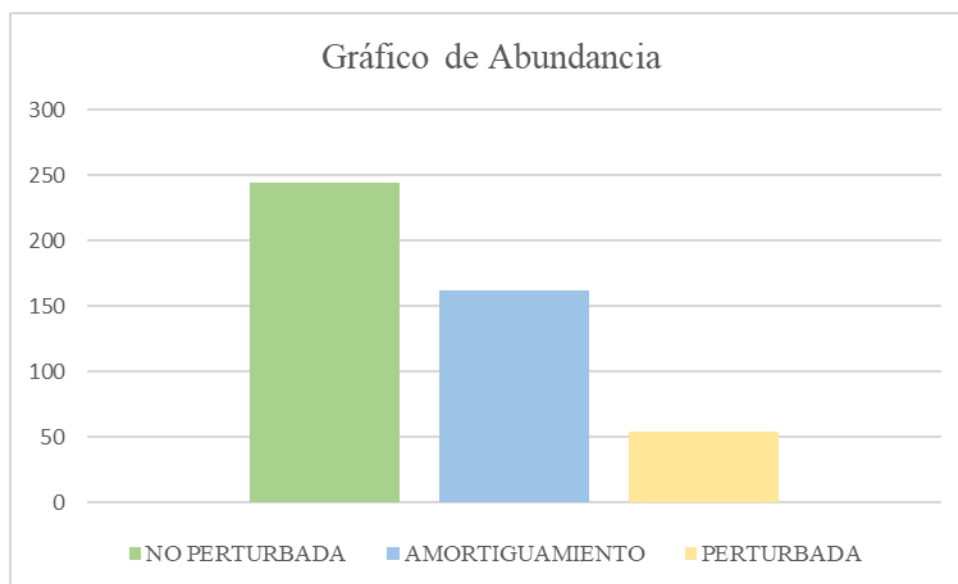


Fig. 6 Disminución de la abundancia, en las áreas estudiadas del Parque Nacional Santa Fé.

VIII. DISCUSIÓN

c. Diversidad y Estabilidad Ecológica

La alta diversidad y estabilidad ecológica observadas en el Área No Perturbada de este estudio, donde se registraron 45 especies y 245 individuos, son consistentes con investigaciones previas que han demostrado la relación entre diversidad y estabilidad en ecosistemas no fragmentados. Tilman *et al.* (2006) encontraron que la diversidad de especies está positivamente correlacionada con la estabilidad de los ecosistemas, ya que una mayor diversidad reduce la variabilidad en la producción primaria y aumenta la resiliencia del ecosistema frente a perturbaciones. Esto concuerda con nuestros hallazgos en el Área No Perturbada y, este resultado sugiere que esta área al mantenerse sin alteraciones significativas ofrece un entorno favorable para una amplia variedad de especies, permitiendo una mayor densidad poblacional, donde la alta diversidad sugiere una mayor estabilidad y capacidad para mantener funciones ecológicas clave (ver Tabla 8).

Otro estudio de Cardinale *et al.* (2012) reforzó esta relación al demostrar que los ecosistemas más diversos tienden a ser más productivos y estables a lo largo del tiempo. Sus resultados indicaron que la pérdida de especies puede reducir la eficiencia con la que los ecosistemas capturan recursos biológicos esenciales, como la luz solar, nutrientes y agua, lo que puede comprometer su estabilidad. Este hallazgo es coherente con la estabilidad observada en el Área No Perturbada, donde la alta diversidad de especies probablemente contribuye a un uso eficiente de los recursos y a la estabilidad general del ecosistema.

Asimismo, Loreau *et al.* (2001) sugirieron que la biodiversidad contribuye a la estabilidad ecológica a través de mecanismos de complementación y facilitación entre especies, lo que permite que el ecosistema mantenga sus funciones a pesar de las fluctuaciones ambientales. Este concepto es aplicable a los resultados de nuestro estudio, donde la alta diversidad en el Área No Perturbada podría estar relacionada con una red ecológica compleja y robusta que favorece la estabilidad del ecosistema.

Finalmente, un estudio de Ives y Carpenter (2007) sobre la estabilidad ecológica y la biodiversidad concluyó que los ecosistemas con mayor diversidad son menos susceptibles a la invasión de especies no nativas y a la pérdida de especies clave, lo que refuerza la estabilidad a largo plazo. Estos resultados apoyan la idea de que la alta diversidad en el Área No Perturbada de nuestro estudio está asociada con una mayor estabilidad ecológica, lo que la convierte en una prioridad para la conservación según Haddad *et al.* (2015).

d. La fragmentación del hábitat

Diversos estudios han documentado los impactos negativos de la fragmentación del hábitat en la biodiversidad de insectos, reflejando patrones similares a los observados en este estudio. Por ejemplo, Didham *et al.* (1998) demostraron que, en fragmentos de bosque tropical en Nueva Zelanda, la abundancia y riqueza de especies de coleópteros disminuyeron significativamente en los bordes del hábitat en comparación con el interior del bosque. Este hallazgo es coherente con nuestros resultados en el Área Perturbada y el Área de Amortiguamiento.

Aunque esta última aún mantiene una diversidad significativa, la reducción en el número de individuos sugiere que su función como amortiguador no es completamente efectiva para proteger a las poblaciones de las perturbaciones. Sugiriendo que la fragmentación y la proximidad a bordes reducen tanto la diversidad como la abundancia de especies.

Otro estudio realizado por Klein (1989) en bosques fragmentados de la Amazonía brasileña mostró que la fragmentación del hábitat provocó una disminución en la riqueza de especies de insectos herbívoros, con una pérdida especialmente notable de especies especializadas en hábitats forestales. Estos resultados son consistentes con lo observado en el Área Perturbada de nuestro estudio, donde se evidencia el impacto negativo de las perturbaciones antropogénicas sobre la biodiversidad, resultando en un entorno menos diverso y con menor capacidad para sostener grandes poblaciones de especies. Además, se detectó la desaparición de especies bioindicadoras como *Chrysina* y *Spodistes*, que no se encontraron en las áreas perturbadas, lo que resalta su alta sensibilidad a la fragmentación del hábitat.

Además, un meta-análisis realizado por Haddad *et al.* (2015) examinó los efectos de la fragmentación en la diversidad de insectos en diferentes regiones del mundo. Este estudio concluyó que la fragmentación del hábitat redujo significativamente la riqueza de especies y la abundancia en más del 70% de los casos estudiados, un hallazgo que coincide con la disminución del 66.7% en el número de especies y del 78.8% en la abundancia observada en nuestra Área Perturbada.

En el Neotrópico, investigaciones como las realizadas por Gómez *et al.* (2013) han demostrado que la fragmentación de los hábitats tropicales y la perturbación de los ecosistemas resultan en una notable reducción en la diversidad de insectos, lo que a su vez afecta la funcionalidad del ecosistema. De manera similar a lo que observamos en nuestro estudio, donde las áreas perturbadas mostraron una disminución en la diversidad y abundancia de scarabaeoideos, lo que sugiere una funcionalidad del ecosistema comprometida. Los hallazgos de Gómez *et al.* (2013) reflejan cómo la pérdida de complejidad ecológica y la reducción de la diversidad de especies impactan negativamente las funciones esenciales del ecosistema, tales como la polinización y la descomposición. Estos estudios resaltan la importancia de mantener la integridad de los hábitats naturales para preservar tanto la biodiversidad como las funciones ecológicas cruciales.

e. Especies Bioindicadoras

En cuanto a las especies bioindicadoras, los análisis por taxa demuestra que en efecto existen algunas más sensibles que otras. Teniendo en cuenta lo mencionado por Barria (2023) el género *Chrysina* es uno de los principales géneros que deber ser considerado como bioindicador dada su alta sensibilidad a los cambios en los ecosistemas y hábitos higrofílicos, esto contrasta con los resultados encontrados en las tres diferentes áreas (ver Tabla 8), donde el género solo se encontró las zonas con cobertura boscosa (Amortiguamiento y No Perturbada) pero ausentes en las zonas perturbadas, caso similar ocurre con los Generos *Paratelaugis*, *Phyllophaga*, *Spodistes*, *Aegidium* y *Bolax*.

Tabla 7. Especies Bioindicadoras encontradas en el Parque Nacional Santa Fé

Especies	No Perturbada	Amortiguamiento	Perturbada
<i>Chrysina aurora</i>	X	X	
<i>Paratelaugis cof. curoei</i>		X	
<i>Phyllophaga sp. nov.2</i>	X		
<i>Phyllophaga sp. nov1</i>			X
<i>Spodistes aff. armstrongi</i>		X	
<i>Aegidium cribratum</i>		X	
<i>Bolax sp. nov1</i>		X	

Teniendo en cuenta que las tres áreas de estudio están en una zona pequeña, se esperaría que en las tres zonas se encontrarán las mismas especies. Sin embargo, y como se esperaba, esto no ocurre con todas las especies a pesar de estar en la misma zona. Géneros como *Chrysina* y *Spodistes* están ausentes en la zona perturbada. En este trabajo estos dos géneros son considerados como bioindicadores ya que estos géneros parecen requerir condiciones ambientales específicas que se ven comprometidas en los hábitats perturbados. Los cambios en el hábitat, como la alteración del suelo, la pérdida de vegetación o la modificación de los microhábitats, podrían estar afectando directamente a estos escarabajos al eliminar los recursos o las condiciones necesarias para su supervivencia. Al no ser colectados en la zona perturbada nos podría estar indicando que efectivamente son géneros muy sensibles a cambios del ecosistema.

Estos resultados tienen importantes implicaciones para la conservación de los bosques nubosos en Panamá. La alta diversidad encontrada en las áreas menos

perturbadas subraya la necesidad de proteger estos hábitats para mantener la biodiversidad y las funciones ecológicas que sustentan.

IX. CONCLUSIONES

Nuestro estudio ha revelado que la diversidad, riqueza y abundancia de scarabaeoideos varían considerablemente entre las áreas perturbadas, de amortiguamiento y no perturbadas del bosque nublado en el Parque Nacional Santa Fé. Las áreas menos perturbadas presentan una mayor diversidad y abundancia de estas especies, lo que destaca su importancia crítica para la conservación. Estos hallazgos corroboran la relación entre la salud del ecosistema y el estado de conservación del bosque nuboso, mostrando que las áreas menos alteradas son vitales para mantener la biodiversidad de estos insectos.

La investigación también ha mostrado que las alteraciones provocadas por la actividad humana afectan negativamente a las familias, subfamilias y géneros de scarabaeoideos, reduciendo su diversidad y riqueza en las zonas perturbadas. Esta evidencia subraya la necesidad de enfocar nuestros esfuerzos en proteger y restaurar las áreas menos perturbadas y de amortiguamiento para preservar la salud del ecosistema forestal.

Con base en estos resultados, es fundamental implementar estrategias de conservación que prioricen la protección de estos hábitats críticos. Reducir las perturbaciones humanas en las áreas menos alteradas no solo beneficiará a los scarabaeoideos, sino que también contribuirá a la salud general del ecosistema. Además, se recomienda realizar estudios a largo plazo para monitorizar las

variaciones estacionales en la diversidad de estos insectos, así como explorar con mayor profundidad las variables ambientales que influyen en su presencia.

Comparar nuestros hallazgos con datos de otras áreas protegidas podría ofrecer una perspectiva más amplia sobre la diversidad de scarabaeoideos en diferentes contextos de conservación. También es importante continuar con la elaboración de un catálogo ilustrado de las especies presentes en el Parque Nacional Santa Fé, herramienta que será invaluable para las futuras estrategias de conservación.

Este estudio no solo amplía nuestro conocimiento sobre la ecología de los scarabaeoideos en los bosques nubosos, sino que también pone de manifiesto la urgencia de conservar estos ecosistemas para asegurar la biodiversidad y las funciones ecológicas esenciales que sostienen.

X. ANEXOS

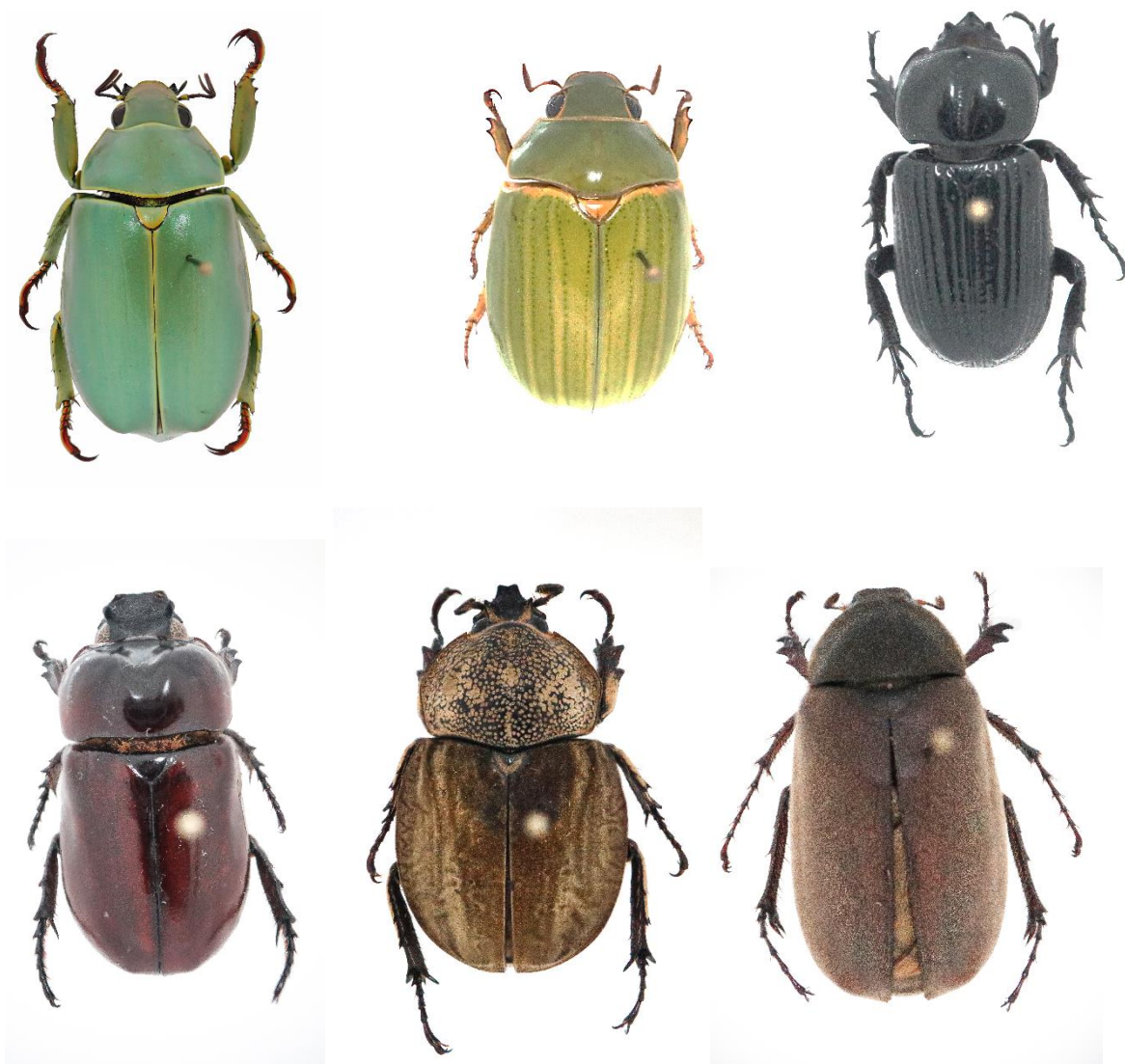


Fig. 7 a) *Chrysina aurora* b) *Platycoelia mesosternalis* c) *Phyleurus youngi* d) *Pucaya castanea*. e) *Spodistes armstrongi* f) *Phyllophaga densata densata*



Fig. 8 a) *Callistethus callonotus* b) *Paranomala* sp. c) *Plectris pavida* d) *Isonychus Grupo paradoxus* sp. e) *Cyclocephala erotylina*. d) *Cyclocephala brevis*



Fig. 9 a) *Coprophanaeus morenoi*. b) *Phanaeus coff. panamensis*
c) *Deltochilum* sp. d) *Paratelaugis curoei* e) *Ancognatha vulgaris*



Fig. 10 a) *Phyllophaga* sp. nov 1. b) *Phyllophaga* sp. nov 2.

Especies de *Phyllophaga* (*Phyllophaga*). Macho holotipo de *Phyllophaga* (*Phyllophaga*) Barria, Gómez-González & Clavijo-Bustos, sp. nov. a) Adulto, vista dorsal. Figura b. Macho holotipo de *Phyllophaga* (*Phyllophaga*) Barria, Bayfield-Farrell & Barclay, sp. nov. e) Adulto, vista dorsal.

Tabla 8. Total de especies de Scarabaeoideos encontradas en el Parque Nacional Santa Fé.

Especies	Perturbada	Amortiguamiento	No Perturbada	Total de individuos
<i>Aegidium cribatum</i>	0	1	0	1
<i>Ancognatha vulgaris</i>	13	17	25	55
<i>Aspidolea fuliginea</i>	3	2	17	22
<i>Aspidolea singularis</i>	0	0	2	2
<i>Bolax sp. nov1</i>	0	2	0	2
<i>Callistethus aff calonotus</i>	0	1	3	4
<i>Callistethus carbo</i>	0	2	0	2
<i>Callistethus jordani</i>	0	0	4	4
<i>Callistethus sp1</i>	0	2	8	10
<i>Callistethus sp2</i>	1	4	3	8
<i>Callistethus sp3</i>	0	0	1	1
<i>Canthidium sp1</i>	0	2	2	4
<i>Chrysina aurora</i>	0	4	3	7
<i>Coprophanaeus morenoi</i>	0	3	0	3
<i>Coprophanaeus sp1</i>	0	1	4	5
<i>Coprophanaeus sp2</i>	0	1	1	2

<i>Cyclocephala brevis</i>	0	0	10	10
<i>Cyclocephala carbonaria</i>	7	4	18	29
<i>Cyclocephala fulgurata</i>	1	5	4	10
<i>Cyclocephala zodion</i>	4	6	11	21
<i>Cyclocephala confusa</i>	5	7	1	13
<i>Cyclocephala conspicua</i>	0	1	1	2
<i>Cyclocephala erotylina</i>	2	2	4	8
<i>Cyclocephala porioni</i>	0	1	3	4
<i>Cyclocephala sp1</i>	0	1	0	1
<i>Cyclocephala weidneri</i>	0	0	4	4
<i>Dichotomius sp1</i>	0	3	3	6
<i>Geniates flaviventris</i>	0	0	5	5
<i>Geniates sp1</i>	0	2	0	2
<i>Gonaphodiellus sp1</i>	0	0	7	7
<i>Isonychus sp. nov.1</i>	0	39	18	57
<i>Neoathyreus sp1</i>	1	0	0	1
<i>Ontherus pseudodidymus</i>	0	1	2	3
<i>Onthopagus coff.</i> <i>Cyanellus</i>	0	1	0	1

<i>Paranomala aff. clarivillosa</i>	0	0	2	2
<i>Paranomala aff. subaenea</i>	2	8	17	27
<i>Paranomala sp2</i>	3	3	4	10
<i>Paranomala aff. anphiocoma</i>	1	2	2	5
<i>Paratelaugis curoei</i>	0	1	0	1
<i>Passallus instertialis</i>	0	2	2	4
<i>Pelidnota hirsutiphallica</i>	0	3	3	6
<i>Pelidnota parallela</i>	0	4	8	12
<i>Phanaeus coff. panamensis</i>	0	0	2	2
<i>Phanaeus sp1</i>	0	0	2	2
<i>Phyleurus youngi</i>	0	1	5	6
<i>Phyllophaga sp.nov3</i>	0	5	0	5
<i>Phyllophaga densata densata</i>	0	0	7	7
<i>Phyllophaga larai</i>	0	0	3	3
<i>Phyllophaga schizorhina</i>	0	2	4	6
<i>Phyllophaga sp. nov.1</i>	1	0	0	1

<i>Phyllophaga sp. nov.2</i>	0	0	2	2
<i>Platycoelia grandicula</i>	0	5	8	13
<i>Platycoelia mesosternalis</i>	0	5	5	10
<i>Plectris pavidia</i>	1	4	3	8
<i>Pucaya castanea</i>	7	1	1	9
<i>Spodistes armstrongi</i>	0	1	0	1
TOTAL	52	162	244	458

XI. REFERENCIAS

- Barlow, J., Gardner, T. A., Araujo, I. S., Avila-Pires, T. C., Bonaldo, A. B., Costa, J. E., & Peres, C. A. (2007). Quantifying the biodiversity value of tropical primary, secondary, and plantation forests. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 104, 18555–18560. Obtenido de <https://doi.org/10.1073/pnas.0703333104>
- Brown, A., & Kapelle, M. (2001). *Introducción a los bosques nublados del neotrópico: una síntesis regional*. Santo Domingo de Heredia: Instituto Nacional de Biodiversidad (INBio).
- Brown, K., Green, D., & Black, L. (2019). The role of protected areas in preserving biodiversity: Insights from the Amazon Basin. *Conservation Biology*, 33, 1204-1215.
- Bruijnzeel, L. A., & Hamilton, L. S. (2011). Decision time for cloud forests. *Environmental Research Letters*, 6, 041501.
- Bruijnzeel, L. A., Hamilton, L. S., & Scatena, F. N. (Edits.). (2010). *Tropical montane cloud forests: Science for conservation and management*. Cambridge University Press.
- Bruijnzeel, L. A., Mulligan, M., & Scatena, F. N. (2011). Hydrometeorology of tropical montane cloud forests: Emerging patterns. *Hydrological Processes*, 25, 465-498.
- Bubb, P., May, I., & Miles, L. (2004). Cloud Forest Agenda. *Cloud Forest Agenda*.
- Bubb, P., May, I., & Miles, L. (2004). Cloud forests: A review of their status, threats and management strategies. *Cloud forests: A review of their status, threats and management strategies*. Gland, Switzerland: WWF International.
- Cardinale, B. J., Duffy, J. E., Gonzalez, A., Hooper, D. U., Perrings, C., Venail, P., . . . Naeem, S. (2012). Biodiversity loss and its impact on humanity. *Nature*, 486, 59-67. Obtenido de <https://doi.org/10.1038/nature11148>

- Collins, S. L., & others. (2009). Long-term ecological research and the dynamics of biodiversity. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 40, 643-669.
- Curoe, D. J. (2012). Two new species of *Chrysina* Kirby of the aurora group. *Gironale Italiano di Entomologia*, 13, 9-16.
- Davis, A. L., Scholtz, C. H., & Philips, T. K. (2002). Scarabaeine dung beetles of South Africa: Vision and visual signals. *Journal of Experimental Biology*, 205, 1801-1811.
- Didham, R. K., Ghazoul, J., Stork, N. E., & Davis, A. J. (1996). Insects in fragmented forests: a functional approach. *Trends in Ecology & Evolution*, 11, 255-260.
- Didham, R. K., Hammond, P. M., Lawton, J. H., Eggleton, P., & Stork, N. E. (1998). Beetle species responses to tropical forest fragmentation. *Ecological Monographs*, 68, 295-323. Obtenido de [https://doi.org/10.1890/0012-9615\(1998\)068\[0295:BSRTTF\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1890/0012-9615(1998)068[0295:BSRTTF]2.0.CO;2)
- Ewers, R. M., & Didham, R. K. (2006). Confounding factors in the detection of species responses to habitat fragmentation. *Biological Reviews*, 81, 117-142.
- Forman, R. T., & Godron, M. (1986). *Landscape ecology*. Wiley.
- Foster, P. (2001). The potential negative impacts of global climate change on tropical montane cloud forests. *Earth-Science Reviews*, 55, 73-106.
- Gómez, J., Fernández, C., & Martínez, A. (2013). Impactos de la fragmentación del hábitat en la diversidad de insectos y funcionalidad del ecosistema en bosques tropicales. *Revista de Ecología Tropical*, 42, 245-260.
- Gotsh, J. D., Higgins, A. T., Swaddle, J. P., & Turpie, J. K. (2016). The value of ecotourism for bird conservation and poverty alleviation in a biodiversity hotspot. *PLoS ONE*, 11, e0167072.
- Haddad, N. M., Brudvig, L. A., Clobert, J., Davies, K. F., Gonzalez, A., Holt, R. D., . . . Townshend, J. R. (2015). Habitat fragmentation and its lasting impact on Earth's ecosystems. *Science Advances*, 1, e1500052. Obtenido de <https://doi.org/10.1126/sciadv.1500052>

- Halffter, G., Moreno, C. E., & Pineda, E. O. (2001). *Manual para evaluación de la biodiversidad en Reservas de la Biosfera* (Vol. 2). Zaragoza, España.
- Hanski, I. (1987). Nutritional ecology of dung and carrion feeding beetles. *Annual Review of Entomology*, 32, 201-218.
- Hanski, I. (1991). *Scarabaeoidea* (Vol. 4). Walter de Gruyter.
- Harvey, C. A., Komar, O., Chazdon, R., Ferguson, B. G., Finegan, B., Griffith, D. M., & Wishnie, M. (2008). Integrating agricultural landscapes with biodiversity conservation in the Mesoamerican hotspot. *Conservation Biology*, 22, 8-15.
- Hill, C. J., Currie, D. J., & Small, G. E. (2012). Insect species richness and distribution in tropical montane forests along a gradient of disturbance. *Ecography*, 35, 1-10.
- Ives, A. R., & Carpenter, S. R. (2007). Stability and diversity of ecosystems. *Science*, 317, 58-62. Obtenido de <https://doi.org/10.1126/science.1133258>
- Jones, P., White, R., & Smith, J. (2020). Biodiversity and habitat complexity in tropical forests. *Ecological Applications*, 30, e02003.
- Kaspari, M., Ward, P. S., & Yuan, M. (2000). Energy, density, and constraints to species richness: Ant assemblages along a productivity gradient. *The American Naturalist*, 155, 280-293.
- Klein, B. C. (1989). Effects of forest fragmentation on dung and carrion beetle communities in Central Amazonia. *Ecology*, 70, 1715-1725. Obtenido de <https://doi.org/10.2307/1938105>
- Larsen, T. H., Forsyth, A., Munkes, L., & Rahbek, C. (2005). Scarabaeine dung beetle diversity along a gradient of tropical forest disturbance: A canopy-based survey. *Diversity and Distributions*, 11, 441-450.
- Laurance, W. F., & others. (2011). The fate of Amazonian forest fragments: A 32-year investigation. *Biological Conservation*, 144, 56-67.
- Loreau, M., Naeem, S., Inchausti, P., Bengtsson, J., Grime, J. P., Hector, A., . . . Wardle, D. A. (2001). Biodiversity and ecosystem functioning: Current

knowledge and future challenges. *Science*, 294, 804-808. Obtenido de <https://doi.org/10.1126/science.1064088>

MacArthur, R. H., & Wilson, E. O. (1967). *The theory of island biogeography*. Princeton University Press.

Martin, P. H., & Bellingham, P. J. (2016). Intermontane wetlands of Oceania: Historical ecology, biogeography and conservation. *Pacific Conservation Biology*, 22, 193-205.

Martin, P., & Bellingham, P. (2016). Towards integrated ecological research in tropical montane cloud forests. *Journal of Tropical Ecology*, 32, 345-354.

May, R. M. (1988). How many species are there on Earth? *Science*, 241, 1441-1449.

McCain, C. M. (2007). Could temperature and water availability drive elevational species richness patterns? A global case study for bats. *Global Ecology and Biogeography*, 16, 1-13.

Morón, M. A. (1990). *The Beetles of the World volume 10, Rutelini, Part I*. Compiegne: Sciences Nat.

Nichols, E., Spector, S., Louzada, J., Larsen, T., Amezquita, S., Favila, M. E., & Lobo, J. M. (2008). Ecological functions and ecosystem services provided by Scarabaeinae dung beetles. *Biological Conservation*, 141, 1461-1474.

Noriega, J. A., Realpe, E., & Fagua, G. (2009). Diversidad de escarabajos coprófagos (Coleoptera: Scarabaeidae) en un bosque de galería con tres estadios de alteración. *Universitas Scientiarum*, 1, 51-63.

Ocampo, F. C. (2006). Phylogenetic analysis of the scarab family Hybosoridae and monographic revision of the New World subfamily Anaidinae. 1. Introduction to the scarab family Hybosoridae. *Bulletin of the University of Nebraska State Museum*, 19, 3-6.

Ocampo, F. C., & Chacón, P. (2016). Effect of altitude and seasonality on the structure of Scarabaeinae assemblages (Coleoptera: Scarabaeidae) in a

tropical montane cloud forest. *Insect Conservation and Diversity*, 9, 13-23. doi:10.1111/icad.12168

Otavo, S. E., Parrado-Rosselli, A., & Noriega, J. A. (2013). Superfamilia Scarabaeoidea (Insecta: Coleoptera) como elemento bioindicador de perturbación antropogénica en un parque nacional amazónico. *Revista de Biología Tropical*, 61, 735-752.

Otavo, S., & Echeverría, C. (2017). Fragmentación progresiva y pérdida de hábitat de bosques naturales en uno de los hotspot mundiales de biodiversidad. *Revista Mexicana de Biodiversidad*, 88, 924-935. doi:10.1016/j.rmb.2017.10.041

P. Bubb, I. M. (2004). *Cloud Forest Agenda*. UNEP-WCMC.

Pounds, J. A., Fogden, M. P., & Campbell, J. H. (1999). Biological response to climate change on a tropical mountain. *Nature*, 398, 611-615.

Prevedello, J. A., & Vieira, M. V. (2010). Does the type of matrix matter? A quantitative review of the evidence. *Biodiversity and Conservation*, 19, 1205-1223.

Quintero, D., & Aiello, A. (Edits.). (1992). *Insects of Panama and Mesoamerica: selected studies*. Oxford: Oxford University Press.

Ratcliffe, B. C. (2002). A checklist of the Scarabaeoidea of Panama. *Zootaxa*, 32, 1-48.

Ratcliffe, B. C. (2003). The Dynastinae Scarab beetles of Costa Rica and Panama. *Bulletin of the University of Nebraska State Museum*, 16, 1-506.

Ratcliffe, B. C. (2003). *The scarab beetles of Florida (Coleoptera: Scarabaeidae) part II. The May Beetles, Chafers, and Stag Beetles* (Vol. 16).

Ratcliffe, B. C. (2018). A monographic revision of the genus *Gymnetis* Macleay, 1819. *Bulletin of the University of Nebraska State Museum*, 31, 1-249.

Smith, J., Jones, P., & Brown, K. (2018). Effects of habitat disturbance on scarab beetle diversity in Central America. *Journal of Insect Conservation*, 22, 567-579.

- Soula, M. (2009). *Les Coléoptères du Nouveau Monde. Rutelini 3. Révision des "Pelidnotina 3"* (Vol. 3).
- Tilman, D., Reich, P. B., & Knops, J. M. (2006). Biodiversity and ecosystem stability in a decade-long grassland experiment. *Nature*, 441, 629-632. Obtenido de <https://doi.org/10.1038/nature04742>
- Tscharntke, T., Klein, A. M., Kruess, A., Steffan-Dewenter, I., & Thies, C. (2002). Landscape perspectives on agricultural intensification and biodiversity–ecosystem service management. *Ecology Letters*, 8, 857-874. Obtenido de <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2005.00782.x>
- Wolf, J. M., & Halffter, G. (2000). Biogeographical and ecological factors affecting the altitudinal variation of mountainous communities of coprophagous beetles (Coleoptera: Scarabaeoidea): A comparative study. *Annales Zoologici Fennici*, 37, 239-255.