



UNIVERSIDAD NACIONAL DE COLOMBIA

**INFLUENCIA DEL HABITAT SOBRE EL
ENSAMBLAJE DE ESCARABAJOS
COPRÓFAGOS (Scarabaeidae:
Scarabaeinae) EN BOSQUES SECOS EN
EL MUNICIPIO DE CHIMICHAGUA
(CESAR)**

PAOLA DELGADO GÓMEZ

Universidad Nacional de Colombia
Facultad de ciencias, Departamento de Biología
Bogotá D. C., Colombia

2012

INFLUENCIA DEL HABITAT SOBRE EL ENSAMBLAJE DE ESCARABAJOS COPRÓFAGOS (Scarabaeidae: Scarabaeinae) EN BOSQUES SECOS EN EL MUNICIPIO DE CHIMICHAGUA (CESAR)

PAOLA DELGADO GÓMEZ

Tesis presentada como requisito parcial para optar al título de:

Magister en Ciencias Biológicas

Director:

ALEJANDRO LOPERA TORO Cand Ph.D.

Co-Director:

Dr. JESUS ORLANDO RANGEL-CH.

Línea de Investigación:

Biodiversidad y Conservación

Grupo de Investigación:

Biodiversidad y Conservación

Universidad Nacional de Colombia

Facultad de Ciencias, Departamento de Biología

Bogotá D.C., Colombia

2012

A mi familia y a mi tío Marquitos, que su fuerza y coraje sean ejemplo para todos.

La ciencia, a pesar de sus progresos increíbles, no puede ni podrá nunca explicarlo todo. Cada vez ganará nuevas zonas a lo que hoy parece inexplicable. Pero las rayas fronterizas del saber, por muy lejos que se eleven, tendrán siempre delante un infinito mundo de misterio.

Gregorio Marañón

Un científico debe tomarse la libertad de plantear cualquier cuestión, de dudar de cualquier afirmación y de corregir errores.

Julius Robert Oppenheimer

AGRADECIMIENTOS

A mi familia, mis padres María del Carmen y Hernando, mis hermanas Janeth y Alejandra y mis hermosos sobrinos, por todo su apoyo, comprensión, amor, dedicación y sacrificios. Y a mi tía Luisa, Manuel y familia, quienes me brindaron todo el apoyo y colaboración durante mi primer año de estadía en Bogotá.

Al proyecto “Valoración de la biodiversidad del Caribe Colombiano: síntesis del conocimiento y servicios ambientales (Captura de CO₂)” por la financiación otorgada para el desarrollo de este trabajo.

A mi director Alejandro Lopera por su constante apoyo, paciencia, orientación asesorías y por su amistad; al igual que a su esposa Ivonne por su amabilidad y hospitalidad durante mis visitas.

Al profesor Orlando Rangel por permitirme la vinculación al proyecto “Valoración de la biodiversidad del Caribe Colombiano: síntesis del conocimiento y servicios ambientales (Captura de CO₂)”, por su colaboración, apoyo, enseñanzas y regaños que aportaron mucho para el desarrollo de este documento.

A Jorge Armando Arias, quien con su apoyo, comprensión, compañía y opiniones, siempre ha estado a mi lado, en este proceso de formación personal y profesional. Al igual por su colaboración en la determinación taxonómica de los ejemplares colectados al igual que Fernando Vaz de Mello por la corroboración o determinación.

A Henry Arellano Peña por su colaboración en el proceso de determinación de las áreas de los bosques, por sus asesorías en la elaboración del mapa del área de estudio y por sus enseñanzas en estadística.

A mis compañeros y amigos de la maestría John Jader Rivera, Daniel León, Angélica Rincón, Mary Lee Berdugo, Leider Palacios, Juan Emiro Carvajal, Denisse Viviana Cortés, Laura Mesa, Carolina Isaza, Alejandra Pardo, Arturo González, Gina Rojas, Diana Mejía, Adela Vásquez y a todos con los que compartí en la maestría por su amistad, colaboración, ayuda, enseñanzas y todos los momentos buenos que pasamos.

A todas las personas que trabajan en el Laboratorio de Palinología del Instituto de Ciencias Naturales, por su paciencia durante el procesamiento de las muestras; en especial a Alejandra Betancourt, Mary Lee, Paula Rodríguez, Diego Ruíz y al profe Alexis Jaramillo.

A Jorge Contreras por las fotografías de las especies recolectadas y al Profesor Luis Carlos Jiménez por el acceso al equipo de estéreo con cámara para tomar las fotos de los ejemplares pequeños.

Al Instituto de Ciencias Naturales de la Universidad Nacional de Colombia y a todos los profesores del mismo que hicieron parte de mi formación profesional.

A mis amigos Adriana Rincón, Andrea Herrera, Adriana Rubiano, Javier Vega, Camilo Castro, Yamile Olarte, Sofía Díaz, John Fredy Torres, Vladimir Páez, Astrid Castro, Liliana Jiménez, Gina Garzón, Ariel Fernando Preciado, Jorge Gutiérrez, John Cesar Neita por todo el apoyo que me dieron en los momentos que hemos compartido y cuando lo necesitaba.

A Juan Carlos Barbosa y su familia, a Doña Yadira, Elizabeth, al señor Reyes y su familia, y a todas aquellas personas por todo el apoyo que me brindaron en campo y compañía durante mis estancias en Chimichagua.

A todas aquellas personas que de una u otra forma contribuyeron con un granito de arena en mi formación personal y profesional. Gracias.

Resumen

Se caracterizaron las comunidades de escarabajos coprófagos (Coleoptera: Scarabaeidae: Scarabaeinae) en cuatro fragmentos de bosque seco tropical en Chimichagua (Cesar). En cada sitio de muestreo se ubicaron diez trampas de caída modificadas y se hicieron en total cuatro muestreos, dos en época de lluvia y dos en época seca. Se recolectaron 7939 individuos pertenecientes a 21 especies y 12 géneros, riqueza similar a la hallada en diferentes estudios realizados en bosques secos de Colombia. *Canthon aequinoctialis* es la especie más abundante con el 37.61%, seguida de *C. acutus* con 19.61% y *Uroxys* sp. con 18.10%, las demás especies representan menos del 10% de los individuos colectados. De estas 21 especies e incluyendo a *Pseudocanthon perplexus* (colectada en el pre-muestreo), todas son nuevos registros para el departamento de Cesar, a excepción de *Eurysternus impressicollis* y *E. mexicanus*. En cuanto a la representatividad del muestreo, se colectó entre el 95 y 100% de las especies esperadas para la zona. La mayor riqueza la presentó el bosque seco en sitios planos (BSpl) y uno de los bosques secos en pendiente (BSpe1) con 18 especies cada uno; el palmar obtuvo la menor riqueza con 13 especies. La mayor diversidad la presentó otro bosque seco en pendiente (BSpe2, $H' = 1.959$). Comparando cada uno de los sitios con las épocas de muestreo se encontraron diferencias significativas en cuanto a la abundancia, ya que en la época seca se colectó el 67.93% de los individuos. La riqueza no varió entre épocas de lluvia y sequía (19 especies), pero si lo hizo la composición de especies. No se observa una relación entre el área con respecto a la riqueza o abundancia de escarabajos, pero se evidencia que la textura y cobertura arbórea si parecen tener una relación con estos atributos del ensamblaje de escarabajos. En cuanto al microclima se observa que la humedad relativa y el porcentaje y profundidad de la hojarasca pueden tener una relación con unas especies en la temporada de lluvia; en la

temporada de sequía solo se observa una posible influencia de la temperatura del aire y de suelo sobre *Malagoniella aff. astyanax* y de la luz sobre *Uroxys sp.*

Palabras Clave: Estacionalidad, Escarabajos coprófagos, Bosque seco tropical, Ensamblaje, microclima, área, forma, Influencia, Chimichagua, Cesar

Abstract

The dung beetle (Coleoptera: Scarabaeidae: Scarabaeinae) communities were characterized in four tropical dry forest fragments in Chimichagua (Cesar). 10 pitfall traps baited with human feces were located at each sampling site and all the sites were sampled twice during the dry and wet season. A total of 7939 individuals were collected belonging to 21 species and 12 genera. These values are similar to what has been found in similar studies across dry forests of Colombia. *Canthon aequinoctialis* is the most abundant species with 37.61%, of the abundance, followed by *C. acutus* with 19.61% and *Uroxys sp.* with 18.10%, all the other species added for less than 10% of what was collected. Of these 21 species, including *Pseudocanthon perplexus* (collected during the pre-sampling stage), all are new records for the department of Cesar, except *Eurysternus impressicollis* and *E. mexicanus*. Sampling effort was considered successful as 95 to 100% of the expected species for the area were collected. Richness values were higher at a flat dry forest site (BSpl) and a dry forest with slope (BSpe1), each with 18 species. Palm forest had the lowest richness with 13 species. The highest diversity values were in a dry forest with slope (BSpe2, $H' = 1,959$). Abundance was significantly different between sites and sampling season. Richness had no difference between seasons. Species composition was different among sites and seasons as expected. A relation is not observed between the area with respect to the richness or abundance of beetles, but there is demonstrated that the texture and tree coverage if they appear to have a relationship with these attributes of the assembly of beetles. In the microclimate is observed that the relative moisture and the percentage and depth of the trash can have a relation with a few species in the rain season; in the dry season only is observed a possible influence of the environmental temperature and of soil on *Malagoniella aff. astyanax* and of the light on *Uroxys sp.*

Keywords: Seasonality, dung beetles, tropical dry forest, Assembly, microclimate, area, shape, Influence, Chimichagua, Cesar.

CONTENIDO

	Pág.
RESUMEN.....	VI
LISTA DE FIGURAS	XI
LISTA DE TABLAS.....	XIII
LISTA DE ANEXOS	XV
1. CAPÍTULO UNO: GENERALIDADES Y OBJETO DE ESTUDIO.....	4
1.1 <i>MARCO TEÓRICO</i>	4
1.1.1 Fragmentación.....	4
1.1.2 Paisaje.....	5
1.1.3 Elementos del paisaje	6
1.1.4 Parche	6
1.1.5 Matriz	7
1.1.6 Corredores	7
1.1.7 Escarabajos coprófagos	8
1.1.8 Sistemática y taxonomía	8
1.1.9 Relocalización del alimento y patrones de nidificación	10
1.1.10 Importancia ecológica.....	11
1.2 <i>ANTECEDENTES</i>	12
1.3 <i>OBJETIVOS</i>	14
1.3.1 Objetivo general	14
1.3.2 Objetivos específicos.....	14
1.4 <i>ÁREA DE ESTUDIO</i>	15
1.4.1 Localización.....	15
1.4.2 Bosque seco en sitios planos (BSpl):	16
1.4.3 Bosque seco en sitios inclinados (pendiente) (BSpe):.....	17
1.4.4 Palmar (PL):.....	18
1.5 <i>MÉTODOLÓGIA</i>	18
1.5.1 Fase de campo.....	18
1.5.2 Fase de Laboratorio	21

2. CAPÍTULO DOS: VARIACIÓN ESPACIAL Y TEMPORAL DEL ENSAMBLAJE DE ESCARABAJOS COPRÓFAGOS (SCARABAEIDAE: SCARABAEINAE) EN REMANENTES DE BOSQUE SECO EN CHIMICHAGUA (CESAR)	22
2.1 INTRODUCCIÓN	22
2.2 MÉTODOLOGÍA	23
2.2.1 Análisis Estadísticos	23
2.3 RESULTADOS	24
2.3.1 Riqueza, abundancia y composición de especies entre sitios	25
2.3.2 Diversidad, Dominancia y Equidad entre sitios	28
2.3.3 Representatividad del muestreo	28
2.3.4 Estructura del ensamblaje de escarabajos coprófagos	28
2.3.5 Relocalización del recurso	31
2.3.6 Complementariedad	32
2.3.7 Similaridad o Beta Diversidad	33
2.3.8 Diferencias en la estructura del ensamblaje	33
2.3.9 Riqueza, abundancia y diversidad de especies por estacionalidades	36
2.4 DISCUSIÓN	40
2.4.1 Riqueza, abundancia, diversidad y representatividad del muestreo	40
2.4.2 Relocalización del recurso	44
2.4.3 Diversidad Beta	45
2.4.4 Estacionalidad	47
2.5 CONCLUSIONES	48
3. CAPITULO TRES: INFLUENCIA DE LA ESTRUCTURA DEL HÁBITAT SOBRE EL ENSAMBLAJE DE ESCARABAJOS COPRÓFAGOS (SCARABAEIDAE: SCARABAEINAE) EN FRAGMENTOS DE BOSQUE SECO DE CHIMICHAGUA (CESAR)	50
3.1 INTRODUCCIÓN	50
3.2 MÉTODOS	51
3.2.1 Medición de las variables	51
3.2.2 Análisis Estadísticos	53
3.3 RESULTADOS	55
3.3.1 Distribución de especies en las variables ambientales	56
3.4 DISCUSIÓN	64
3.5 CONCLUSIONES	67
4. CONSIDERACIONES FINALES	69
4.1 IMPLICACIONES PARA LA CONSERVACIÓN	70
4.2 RECOMENDACIONES	71
5. LITERATURA CITADA	88

Lista de figuras

Figura 1-1. a. Principales tipos de antenas de Scarabaeoidea. a. Lucanidae; b. Passalidae; c. Scarabaeinae; d. Melolonthidae. (Tomado de Costa-Lima 1953). b. Larva tipo scarabaeioforme de Scarabaeoidea. (Ilustración de Jhon Cesar Neita Moreno de <i>Aegopsis curvicornis</i>).....	9
Figura 1-2. Vista lateral a. Condición Pleurostricti; b. Condición Laparostricti. (ep: espiráculos abdominales; et: esternitos abdominales; el: élitros; pi= pigidio) (Tomado de Solís 2007).	10
Figura 1-3. Métodos de relocalización del excremento en escarabajos coprófagos. a. Telecópridos (rodadores), b. Paracópridos (cavadores) y c. Endocópridos (residentes) ..	11
Figura 1-4. Marcha mensual de la Precipitación media (mm) en Chimichagua (Cesar). Promedio multianual 1991- 2010.	16
Figura 1-5. Área de estudio. (BSpl: Bosque seco en plano; BSpe1: Bosque seco en pendiente 1; BSpe 2: Bosque seco en pendiente 2; PL: Palmar).	19
Figura 1-6. Diseño muestral de transectos y trampas de caída (TEH = Trampa con Excremento Humano y TPD = Trampas Pescado en Descomposición).....	20
Figura 2-1. Abundancia de especies en Chimichagua (Cesar).....	26
Figura 2-2. Curva de acumulación de especies en cada uno de los sitios muestreados. a) Bosque seco en sitio plano. b) Palmar. c) Bosque seco en sitio en pendiente 1. d) Bosque seco en sitio en Pendiente 2.	30
Figura 2-3. Curva de Rango-Abundancia. (BSpl: Bosque seco en sitio plano; BSpe1: Bosque seco en pendiente 1; BSpe 2: Bosque seco en pendiente 2; PL: Palmar. Véase la codificación de las especies en la Tabla 2-1).....	31
Figura 2-4. Clúster de Similitud de a) Jaccard y b) Morisita. (BSpl: Bosque seco en plano; BSpe1: Bosque seco en pendiente 1; BSpe2: Bosque seco en pendiente 2; PL: Palmar).	33
Figura 2-5. Diferencias mínimas significativas (LSD de Fisher con base en las medias) entre los sitios muestreados teniendo en cuenta: a) Riqueza, b) Diversidad y c) Abundancia. (BSpl: Bosque seco en plano; BSpe1: Bosque seco en pendiente 1; BSpe2: Bosque seco en pendiente 2; PL: Palmar).	35
Figura 2-6. Abundancia de individuos por períodos de muestreo.....	37
Figura 2-7. Diferencias mínimas significativas (LSD de Fisher con base en las medias) entre los sitios muestreados y la temporalidad teniendo en cuenta a) Riqueza, b)	

Diversidad y c) Abundancia. (BSpl: Bosque seco en plano; BSpe1: Bosque seco en pendiente 1; BSpe2: Bosque seco en pendiente 2; PL: Palmar; LI: Lluvia; SE: Seco).....	39
Figura 2-8. Variación de la abundancia de escarabajos coprófagos durante los muestreos realizados. Septiembre y Noviembre corresponden a época de lluvia y Enero y Marzo a Sequía.	48
Figura 3-1. Relación de a). Abundancia y b). Riqueza con el área de los fragmentos en el caribe Colombiano.....	55
Figura 3-2. Análisis de Componentes Principales para especies de Escarabajos coprófagos en localidades de Bosque seco y su relación con el PCA de las variables físico ambientales. Temporada de lluvias.....	60
Figura 3-3. Análisis de Componentes Principales para especies de Escarabajos coprófagos en localidades de Bosque seco y su relación con el PCA de las variables físico ambientales. Temporada de sequía.....	63

Lista de tablas

Tabla 2-1. Lista de especies y abundancias absolutas en los sitios muestreados en Chimichagua (Cesar) por temporadas. (BSpl: Bosque seco en plano; BSpe1: Bosque seco en pendiente 1; BSpe 2: Bosque seco en pendiente 2; PL: Palmar. Ca: Cavador; Ro: Rodador; E: Endocóprido. LL: Lluvia. SE: Seco).....	27
Tabla 2-2. Riqueza, Dominancia (Simpson), diversidad (Shannon) y equidad (Pielou) en cada sitio de muestreo. (BSpl: Bosque seco en plano; BSpe1: Bosque seco en pendiente 1; BSpe 2: Bosque seco en pendiente 2; PL: Palmar).....	28
Tabla 2-3. Índice de complementariedad en los sitios muestreados en Chimichagua (Cesar). Entre paréntesis se encuentra el número de especies en común. (BSpl: Bosque seco en sitio plano; BSpe1: Bosque seco en sitio en pendiente 1; BSpe 2: Bosque seco en sitio en pendiente 2; PL: Palmar).	32
Tabla 2-4. Riqueza, Dominancia (Simpson), diversidad (Shannon) y equidad (Pielou) en cada período de muestreo.	36
Tabla 2-5. Número total de especies y registros específicos en los períodos de lluvia y sequía en los remanentes muestreados (BSpl: Bosque seco en plano; BSpe1: Bosque seco en pendiente 1; BSpe2: Bosque seco en pendiente 2; PL: Palmar).....	38
Tabla 2-6. Comparación de la riqueza hallada en trabajos realizados en Bosque seco tropical en Colombia.	41
Tabla 3-1. Variables ambientales y técnicas de medida.....	51
Tabla 3-2. Área, perímetro y forma de los fragmentos estudiados en Chimichagua (Cesar). (ND=No disponible)	53
Tabla 3-3. Área, abundancia y riqueza en fragmentos de bosque seco tropical en el Caribe Colombiano. BSpl (Bosque seco en plano), BSpe1 (Bosque seco en pendiente 1), BSpe2 (Bosque seco en pendiente 2), PL (Palmar), estos son los fragmentos de Chimichagua (Cesar).....	54
Tabla 3-4. Medición de las variables en los fragmentos estudiados en Chimichagua (Cesar)	56
Tabla 3-5. Autovalores para el Análisis de Componentes Principales de las variables ambientales en la época de lluvia	57
Tabla 3-6. Valores de Autovectores para las variables ambientales en la época de lluvia.	58
Tabla 3-7. Autovalores para el Análisis de Componentes Principales de las especies en la época de lluvia.....	58

Tabla 3-8. Valores de Autovectores para las especies en la época de lluvia.	59
Tabla 3-9. Autovalores para el Análisis de Componentes Principales de las variables ambientales en la época de sequía.....	61
Tabla 3-10. Valores de Autovectores para las variables ambientales en la época de sequía.....	61
Tabla 3-11. Autovalores para el Análisis de Componentes Principales de las especies en la época de sequía.	62
Tabla 3-12. Valores de Autovectores para las especies en la época de sequía.	62

Lista de anexos

A.	Anexo A: Fotografías de las especies de escarabajos coprófagos colectados en Chimichagua (Cesar).....	72
B.	Anexo B: Tabla de abundancias absolutas de las especies colectadas en los fragmentos de bosque seco estudiados en Chimichagua (Cesar)p por temporadas. BSpl: Bosque seco en plano; BSpe1: Bosque seco en pendiente 1; BSpe2: Bosque seco en pendiente 2; PL: Palmar; LI: Lluvia; SE: Seco.....	81
C.	Anexo C: Valores registrados para cada una de las variables ambientales medidas por temporadas de lluvia y sequía en cada sitio.....	84

Introducción General

La fragmentación y la transformación de los hábitats naturales, con su consecuente pérdida de especies, es considerada una de las amenazas más frecuentes para la conservación de la biodiversidad (Primack *et al.* 2001; Fahrig 2003). Los efectos de la fragmentación se evidencian en cambios físicos, entre los que se encuentran variación en el microclima como aumento en la luminosidad, temperatura, viento, reducción en la humedad y biológicos como la disminución de la cobertura arbórea y de la hojarasca, que afectan la distribución y diversidad de especies. En Colombia, actividades como el establecimiento de cultivos, la apertura de caminos, la urbanización, la tala y la extensión de la frontera agrícola ocasionan la pérdida de bosques. Se ha disminuido el área con cobertura original y se ha generado una matriz con remanentes o parches, que por sus características como forma, área y distanciamiento entre sí, hacen que se dificulte la posibilidad de supervivencia de la fauna y la flora que queda atrapada o cuya movilidad queda limitada entre estos fragmentos (Fahrig 2003; Arellano y Rangel 2010).

El bosque tropical seco es considerado el ecosistema más amenazado del planeta (Janzen 1997) y representa cerca del 50% de las áreas de bosque en Centroamérica y un 22% en Sur América (Murphy y Lugo 1986). En Colombia se estima que la extensión total debió de ser de 80.000 km² del territorio nacional y que ahora solo queda cerca del 3% de superficie (Etter 1993; Díaz 2006). Esta fuerte disminución en la superficie con bosque seco se debe a la alta intervención para el establecimiento de poblaciones humanas y la transformación intensa dada por la ganadería, la tala, entresaca de madera y la quema para el establecimiento de cultivos (Escobar 1997; Rangel *et al.* 1997).

Los cambios en los ecosistemas debido a la fuerte intervención a la que se han sometido, han motivado que se incrementen los estudios sobre la manera de afectación a las

especies. Los cambios se dan principalmente en la distribución y fisiología y se han atribuido a la variación en la temperatura y disminución en la precipitación y alteración del hábitat (Hannah *et al.* 2005). Hay que tener en cuenta que la distribución de las especies está dada por una serie de variables tanto bióticas como abióticas (Pulido 2009), por esto es importante conocer cómo se relacionan las comunidades bióticas con las características físicas y biológicas, y así establecer el grado de afectación que se da en las especies por los cambios inducidos por la actividad humana.

Una de las alternativas para identificar los efectos de la fragmentación y sus consecuencias, ha sido el uso de los grupos bioindicadores y específicamente de insectos, debido a su alta riqueza y diversidad, fácil manipulación, corta temporalidad generacional y susceptibilidad ante la deforestación y reducción del hábitat, dado que estos fenómenos inducen cambios a corto plazo en la abundancia y distribución de numerosos grupos de insectos (Klein 1989; Andresen 2003). El uso de estos grupos bioindicadores, permite tomar decisiones de conservación por la fuerte relación que tienen con el hábitat.

Entre los insectos, se han utilizado a los escarabajos coprófagos (Scarabaeinae: Scarabaeidae) como grupo indicador de la perturbación antrópica, debido principalmente a su amplia distribución geográfica, rol funcional en el ecosistema, estrecha relación con otros taxones (especialmente mamíferos) y su sensibilidad a los cambios en el hábitat ya que dependen del excremento de vertebrados (usualmente de mamíferos) y de carroña como principales fuentes de alimento y sustratos de nidificación (Halffter y Matthews 1966; Halffter y Edmonds 1982).

En la formación bosque tropical húmedo se han documentado aspectos de la dinámica del ensamble de los escarabajos coprófagos asociados a los cambios estacionales (precipitación y temperatura) (Halffter y Mathews 1966; Andresen 2005, 2008b). En la formación de bosque seco, aunque en la mayoría de los estudios se han cubierto diferentes épocas de concentración de lluvias, no se ha abordado el análisis de las diferencias asociadas con la estacionalidad.

3 Influencia del hábitat sobre el ensamblaje de escarabajos coprófagos (Scarabaeidae: Scarabaeinae) en bosques secos del municipio de Chimichagua (Cesar)

En la región del caribe de Colombia la formación bosque tropical seco está muy bien representada (Rangel y Arellano 2009; Rangel y Carvajal 2010). Uno de los departamentos con mayor extensión de esta formación y donde no se han efectuado investigaciones sobre el ensamblaje de escarabajos coprófagos es el Cesar. Por las razones anteriormente mencionadas el propósito de este trabajo es realizar la caracterización del ensamblaje de escarabajos coprófagos en remanentes de bosque seco tropical en el municipio de Chimichagua (Cesar). Se pretende identificar el comportamiento del ensamble según la estacionalidad (lluvia – no lluvia) y relacionar las variables ambientales con parámetros del ensamble de escarabajos (riqueza, abundancia).

1. Capítulo uno: generalidades y objeto de estudio

1.1 MARCO TEÓRICO

1.1.1 Fragmentación

La fragmentación de los bosques nativos es una perturbación que consiste en la reducción y división de bosques originalmente continuos, en fragmentos de diferentes tamaños más o menos separados entre sí. La fragmentación se presenta en todos los hábitats a nivel mundial y constituye una de las mayores amenazas a la biodiversidad (Chapin *et al.* 2000; Primack *et al.* 2001; Kattan y Murcia 2003; Bustamante y Grez 2004). Se puede producir como consecuencia de eventos naturales (tormentas, derrumbes y erupciones volcánicas), pero principalmente se presenta como resultado de las actividades humanas como la ampliación de la frontera agrícola, la apertura de caminos, la tala de bosques y la urbanización (Bustamante y Grez 1995; Turner 1996; Primack *et al.* 2001; Fahrig 2003).

La reducción de un hábitat tiene efectos directos e indirectos sobre las poblaciones. Entre los directos figuran la creación de barreras para la dispersión, reducción de recursos, depresión endogámica, estocasticidad ambiental y demográfica, dependencia de la densidad, cambios en la distribución y en el tamaño poblacional de las especies, que pueden provocar la reducción de las poblaciones y la extinción de especies en escala local y regional (Primack *et al.* 2001; Kattan 2002). Igualmente se pueden presentar

efectos indirectos en cascada, como afectación de interacciones específicas como la dispersión de semillas, polinización y alteración de los patrones de reciclaje de nutrientes (Klein 1989; Kattan 2001; Hunter y Gibbs 2007).

Turner (1996) presenta seis mecanismos de extinción de especies en bosques tropicales fragmentados, los cuales son importantes para poder predecir las respuestas de las poblaciones a la fragmentación: 1) Deforestación relacionada con el disturbio del hábitat; 2) Restricción del tamaño de la población; 3) Reducción de la inmigración/emigración de individuos para colonizar fragmentos después del aislamiento; 4) Efectos de borde; 5) Efectos superiores por cascadas de interacciones específicas y 6) Colonización/Inmigración de especies exóticas.

Un bosque fragmentado puede ser descrito por atributos tales como número de fragmentos que lo componen, tamaño, forma y grado de aislamiento de los fragmentos (Bustamante y Grez 1995). Los fragmentos pequeños tienen una relación perímetro/área mayor que los fragmentos grandes, lo cual significa una mayor influencia de la matriz circundante. El conjunto de los efectos de la matriz sobre un fragmento se conoce como efecto borde, el cual se puede manifestar en cambios abióticos (microclimáticos, cambios en la luminosidad, evapotranspiración, temperatura) y bióticos (cambios en la abundancia y composición de especies, reducción de tamaños poblacionales, mortalidad) al interior de un fragmento, principalmente en su perímetro (Bustamante y Grez 1995).

1.1.2 Paisaje

El paisaje es una porción de territorio homogéneo cuyas características hacen posible distinguir el tipo de relaciones entre los elementos estructurales y funcionales. Así, la ecología del paisaje es el estudio de sistemas complejos que necesita como referente a los organismos para un mejor entendimiento (Farina 1998). Hay una tendencia a estudiar los paisajes que se extienden en metros o kilómetros, tanto en ecosistemas terrestres como en acuáticos (Turner *et al.* 2001). La escala del paisaje comprende un completo

juego de procesos socioeconómicos y ecológicos los cuales están combinados en el mundo real pero son considerados separadamente para adquirir un carácter funcional (Farina 1998).

1.1.3 Elementos del paisaje

Para caracterizar los elementos del paisaje se utiliza el modelo parche, corredor, matriz, propuesto por Forman (1995), el cual utiliza estos elementos para conceptualizar y representar los patrones del paisaje.

1.1.4 Parche

Es un área relativamente homogénea, no lineal que difiere de sus alrededores. Presenta los siguientes atributos:

- **Tamaño:** determina el tipo de procesos e interacciones biológicas que se pueden dar entre los organismos, como sucesión vegetal, sostenimiento del ciclo de vida u otros como dispersión de semillas e influye en la riqueza y composición de especies. El área y la proporción del parche se ve afectada por el efecto de borde (Forman 1995; Carvajal 2008; Medina 2009; Cárdenas 2011).
- **Forma:** Las formas irregulares y la relación perímetro/superficie, hacen que se presente efectos como cambios microclimáticos, de luminosidad, temperatura, viento y humedad, que hacen que el área efectiva para el desarrollo de ciertas especies no se presente (Schiffler 2003; Pulido 2009). Laurance y Bierregaard (1997) indican que el efecto de borde de especies de aves generalistas que compiten con las de interior de bosque, puede llegar hasta 50 m. En bosques del Amazonas, los mismos autores encontraron que el efecto de las condiciones climáticas externas incidió en el bosque hasta una distancia de 100m respecto al borde.

- Ubicación: La distancia afecta la probabilidad de que colonizadores o inmigrantes potenciales alcancen un parche, y por ende, afecta la viabilidad de las subpoblaciones, generando parches considerados sumideros (Pulliam 1988). De acuerdo a estas distancias es posible que muchos animales no puedan hacer el tránsito entre parches, aunque, es posible que algunos animales si logren atravesar las áreas abiertas, pero sin duda, a mayor distancia entre fragmentos, menor viabilidad para las poblaciones.

1.1.5 Matriz

Con la fragmentación y destrucción de un hábitat se produce un cambio progresivo en la configuración del paisaje que también se ve reflejado en las características de la matriz, que es el hábitat periférico a los parches. Las características de esta matriz, contribuyen al mayor efecto de borde y originan un deterioro de la calidad del hábitat, afectando la supervivencia de las poblaciones que quedan en los fragmentos (Fahrig 2003; Santos y Tellería 2006).

1.1.6 Corredores

Un Corredor Biológico es un territorio que proporciona conectividad entre paisajes, ecosistemas, y hábitats, sean éstos naturales o modificados, asegurando el mantenimiento de la diversidad biológica y de los procesos ecológicos (Corredor Biológico Mesoamericano 2001). Los corredores son elementos importantes del paisaje, que permiten mantener la conectividad entre los parches de vegetación, así se presenta un desplazamiento de los individuos entre hábitats adecuado para satisfacer las necesidades de alimento, resguardo o reproducción de las especies (Bennett 2004). Los “corredores” también han sido llamados como corredores de vida silvestre, enlaces paisajísticos, corredores de dispersión, cinturones verdes y vías verdes (Bennett 2004).

Al referirse a corredores, se habla también de la conectividad, la cual permite que los individuos de una especie determinada pueden desplazarse con libertad entre los hábitats que requieren para alimentarse y protegerse (Bennett 2004). Simberloff y Cox (1987) señalan que una red de refugios conectados por corredores aseguraría la subsistencia de especies que requieren más recursos que los disponibles en uno solo. La conectividad ecológica se mide mediante la aplicación de modelos espacialmente explícitos al supuesto de la dispersión de una especie.

La conectividad del paisaje viene determinada por el patrón o configuración del mismo y por la capacidad de las especies para dispersarse a través de distintas coberturas o usos del suelo, que ofrecen distinto grado de resistencia o inadecuación para la especie. Los cambios en el uso del suelo pueden afectar en gran medida a la capacidad de dispersión de las especies, dando lugar a procesos de fragmentación de las poblaciones y los consiguientes problemas para su conservación (Sastre *et al.* 2002).

Al igual que las anteriores ventajas como el aumento de la conectividad, los corredores pueden presentar las siguientes desventajas: Se incrementan las tasas de inmigración a hábitats aislados que podrían: facilitar la difusión de especies indeseables o exóticas, facilitar la difusión de enfermedades, introducir nuevos genes que podrían perturbar adaptaciones locales y complejos coadaptados de genes (depresión de reproducción) y promueven la hibridización entre formas taxonómicas previamente separadas (razas, subespecies). Incrementan la exposición de los animales a: depredadores, cacería o caza vedada de parte de humanos u otras fuentes de mortalidad. También facilitan la diseminación de incendios u otras perturbaciones abióticas (Hess 1994; Bennett 2004).

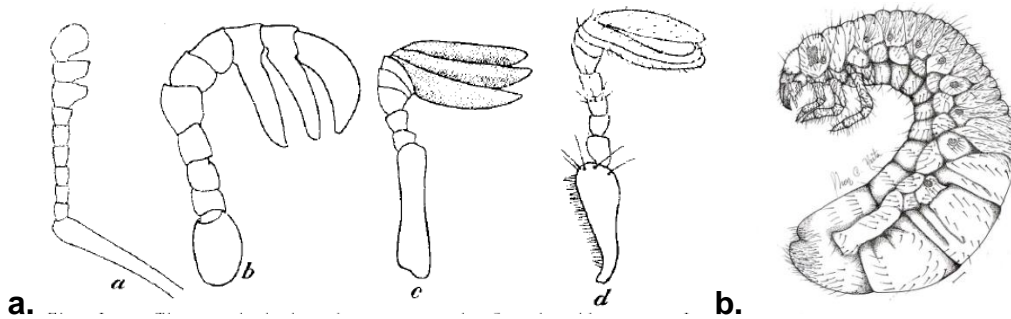
1.1.7 Escarabajos coprófagos

1.1.8 Sistemática y taxonomía

Taxonómicamente los escarabajos coprófagos pertenecen a la superfamilia Scarabaeoidea conocidos como escarabajos lamelicornios que se caracterizan por la

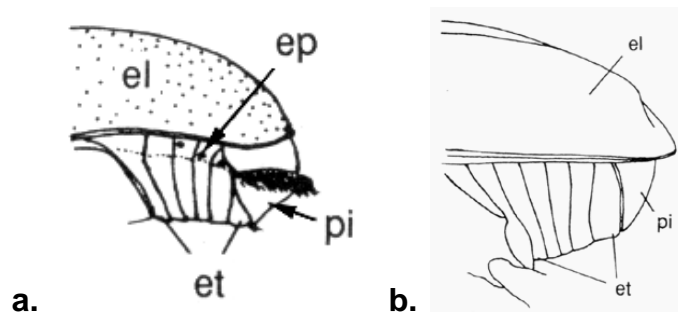
presencia de antenas terminadas en varios artejos comprimidos y alargados en forma de lamela, tarsos en sus patas con cinco segmentos y larvas de tipo escarabeiforme (Figura 1-1) (Morón 1984; Solís 1990; Amat *et al.* 2005). Es una de las subdivisiones más grandes de Coleoptera, con un estimado de 35000 especies a nivel mundial (Grebennikov y Scholtz 2004) y constituye uno de los grupos de insectos más diversificados en cuanto a forma, coloración, tamaño y hábitos (Delgado y Márquez 2006).

Figura 1-1. a. Principales tipos de antenas de Scarabaeoidea. a. Lucanidae; b. Passalidae; c. Scarabaeinae; d. Melolonthidae. (Tomado de Costa-Lima 1953). b. Larva tipo scarabaeiforme de Scarabaeoidea. (Ilustración de Jhon Cesar Neita Moreno de *Aegopsis curvicornis*)



La superfamilia Scacarabaeoidea se encuentra dividida en cinco familias (Endrödi 1985; Kohlmann y Morón 2003): Scarabaeidae, Lucanidae, Passalidae, Trogidae y Melolonthidae. La familia Melolonthidae se ubica en el grupo de los “Pleurostricti”, es decir, que los estigmas respiratorios abdominales están localizados sobre la región lateral de los esternitos y son visibles cuando los élitros están cerrados. El resto de las familias son “Laparstricti”, donde los estigmas respiratorios abdominales están localizados sobre la región pleural de los esternitos y no son visibles cuando los élitros están cerrados (Figura 1-2).

Figura 1-2. Vista lateral a. Condición Pleurostricti; b. Condición Laparostricti. (ep: espiráculos abdominales; et: esternitos abdominales; el: élitros; pi= pigidio) (Tomado de Solís 2007).

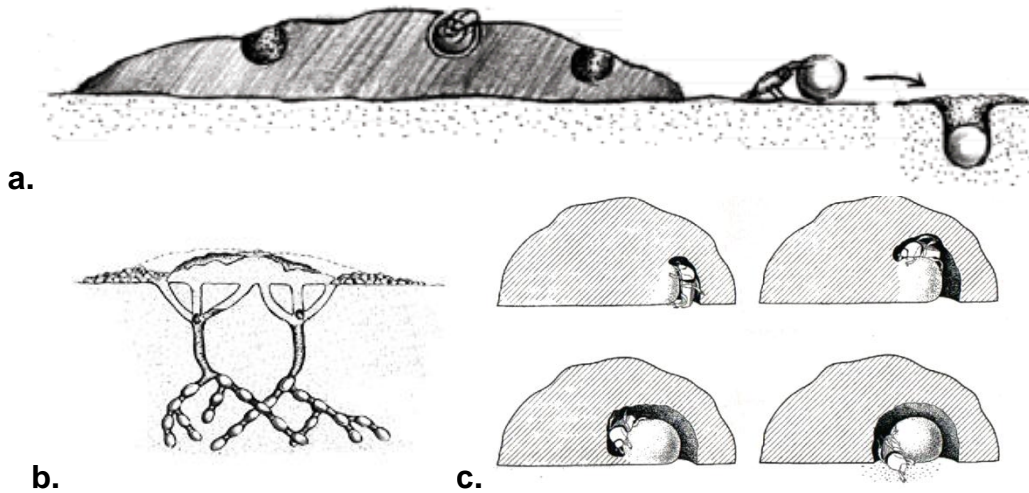


Específicamente los coprófagos sensu estricto pertenecen a la familia Scarabaeidae, subfamilia Scarabaeinae (Halffter y Edmonds 1982; Halffter 1991; Smith 2006). De este grupo, se han registrado mundialmente cerca de 6000 especies reunidas en 200 géneros (Halffter 1991; Davis *et al.* 2002; Smith 2006), de las cuales aproximadamente 1300 especies se encuentran en el neotrópico agrupadas en 70 géneros. En Colombia se registran 35 géneros y 288 especies, que significa el 50 % y 25 % respectivamente de la fauna neotropical de escarabajos coprófagos (Medina *et al.* 2001, Pulido *et al.* 2007).

1.1.9 Relocalización del alimento y patrones de nidificación

Una de las características más importantes en la biología de los coleópteros coprófagos, es la relocalización del recurso, que implica el uso del alimento como sustrato para nidificación y/o alimentación (Halffter y Matthews 1966). Según el método de relocalización, los coprófagos se clasifican en tres grupos funcionales (Figura 1-3): endocópidos o residentes, paracópidos o cavadores y telecópidos o rodadores (Halffter y Edmonds 1982; Hanski y Cambefort 1991), en los cuales la cantidad de bolas de crías, arquitectura y complejidad del nido varía de acuerdo con la especie (Doubé 1990).

Figura 1-3. Métodos de relocalización del excremento en escarabajos coprófagos. a. Telecópidos (rodadores), b. Paracópidos (cavadores) y c. Endocópidos (residentes)



Las especies con hábitos endocópidos, al llegar al excremento construyen su nido dentro o por debajo. Por su parte, los paracópidos (cavadores), hacen túneles por debajo del excremento, formando galerías donde estarán las bolas de cría. Los telecópidos (rodadores) extraen una parte del excremento en forma de bola y antes de enterrarlo, lo trasladan rodando con sus patas traseras cierta distancia (Halffter y Matthews 1966; Halffter y Edmonds 1982; Hanski y Cambefort 1991; Scheffler 2002).

1.1.10 Importancia ecológica

Los escarabajos coprófagos han sido propuestos como un grupo indicador de la perturbación antrópica y para monitorear la biodiversidad, ya que presentan las siguientes características: taxonomía bien conocida, son abundantes y sencillos de muestrear, grupo diversificado taxonómica y ecológicamente, presentan amplia distribución geográfica, son funcionalmente importantes en los ecosistemas, están relacionados con otros taxones (especialmente con mamíferos) y son muy sensibles a los cambios del hábitat (Howden y

Nealis 1975; Klein 1989; Halffter *et al.* 1992; Halffter y Favila 1993; Escobar 1994; Escobar 1997; Villarreal *et al.* 2004; Pineda *et al.* 2005).

Cumplen un papel importante en la dinámica de los bosques tropicales (Gill 1991; Nichols *et al.* 2008), contribuyendo a la dispersión secundaria de semillas (Estrada y Coates-Estrada 1991; Andresen, 2001,2002; Andresen y Feer 2005; Vulinec 2002), control de parásitos intestinales, aireación y remoción del suelo y reciclaje de nutrientes (Halffter y Edmonds 1982), además de ser fuente de alimento principalmente para aves, roedores y murciélagos.

1.2 ANTECEDENTES

Los escarabajos coprófagos a nivel mundial son un grupo bien estudiado, destacándose trabajos realizados en taxonomía (Halffter y Matthews 1966; Genier 1996, 1998; Cook 1998, 2002; Genier y Vaz de Mello 2002; Solís y Kohlmann 2002; Medina *et al.* 2003) y biogeografía (Lobo y Halffter 2000; Davis *et al.* 2002; Escobar *et al.* 2006; Padilla y Halffter 2007), pero la mayoría de estudios se han encaminado a establecer los efectos de la fragmentación y transformación del paisaje sobre la estructura de la comunidad de los escarabajos, evidenciándose principalmente que este grupo se ve afectado negativamente por los cambios en el paisaje (Howden y Nealis 1975; Klein 1989; Halffter y Matthews 1966; Estrada *et al.* 1998, 1999; Estrada y Coates 2002; Scheffler 2002, 2005; Schiffler 2003; Vulinec 2002; Andresen 2003; Avendaño-Mendoza *et al.* 2005; Feer y Hingrat 2005; Quintero y Roslin 2005; Davis y Philips 2009).

Sobre la función que desempeñan los escarabajos coprófagos en los ecosistemas se han realizado diferentes estudios destacándose los realizados por Andresen y Feer (2005); Larsen *et al.* (2008), Andresen y Laurance (2007), Andresen (2008a, 2008b), Arellano *et al.* (2008).

Entre los trabajos realizados que tratan las relaciones entre las variables ambientales y la comunidad de escarabajos coprófagos figuran los de Barbero *et al.* (1999), Schiffler (2003), Numa *et al.* (2009), Pulido (2009), Montes (2010) y Numa *et al.* (2011), quienes

mencionan que hay una relación entre los cambios de temperatura ambiental producidos por los eventos de fragmentación y la riqueza de escarabajos, a la vez que otras variables como tipo de suelo, área de los fragmentos, cobertura de la vegetación y humedad también están relacionadas con la distribución de los escarabajos. Para Colombia, se registran los realizados por Montes (2010) y Cárdenas (2011)

En Colombia, en taxonomía del grupo, figuran las contribuciones de Medina y Lopera (2000), Medina *et al.* (2001), Vitolo (2000, 2004), Noriega *et al.* (2007), Pulido *et al.* (2007), Sarmiento y Amat (2009), González *et al.* (2009), Camero (2010) y Molano y Medina (2010).

En cuanto a estudios en fragmentación se destacan los realizados por Escobar (1994, 1997, 2000, 2004), Amat *et al.* (1997), Amézquita *et al.* (1999), Escobar y Chacón-Ulloa (2001), García y Pardo (2004), Medina *et al.* (2002) y Arias (2008). Los resultados de estos trabajos muestran una tendencia a la disminución en la composición de especies desde ecosistemas conservados hacia los intervenidos; igualmente se han encontrado especies típicas de hábitats abiertos o de pastizal y de zonas boscosas. Otros trabajos que tienen en cuenta aspectos como la distribución en gradientes altitudinales son los de Medina *et al.* (2002), Escobar *et al.* (2005, 2006); determinación de patrones de segregación ecológica por Cultid (2007) e identificación de escarabajos asociados a excremento de mamíferos por Castellanos *et al.* (1999) y Molano y Morales (2006).

En localidades de bosque seco se han realizado trabajos con este grupo en México, Costa Rica, Bolivia y Colombia. En México los trabajos realizados por Halffter y Arellano (2002), Andresen (2005, 2008a, 2008b), estos trabajos mencionan entre 13 y 19 especies. Padilla-Gil y Halffter (2007) en Costa Rica registraron 29 especies y en Bolivia en el Jardín Botánico de Santa Cruz de la Sierra 42 especies (Vidaurre *et al.* 2009).

En Colombia se han realizado varios trabajos entre los que se encuentran los realizados por el Instituto de investigación en Recursos Biológicos (IAvH) en el Departamento de Bolívar y Magdalena en diferentes localidades donde se registran entre 14 y 21 especies (IAvH 1997a). Escobar (1997) para el departamento del Tolima en diferentes municipios

registró en total 22 especies. Bustos-Gómez y Lopera (2003) mencionaron 21 especies en un bosque en el Tolima; Rivera *et al.* (2006) en cuatro bosques secos de Sucre encontraron 14 especies; Bohórquez *et al.* (2008) también en Sucre (Colosó) encontró 17 especies; Jiménez-Ferrans *et al.* (2008) en varios sitios con diferentes grados de intervención en Santa Marta y en el PNN Tayrona registran desde 7 especies (para bosque en Santa Marta) hasta 18 especies (Gaira). Arias (2009) en Toloviejo, departamento de Sucre mencionó la mayor riqueza hasta ahora registrada para bosques secos en Colombia, con 28 especies. Navarro y Román (2009) para la serranía de la Coraza (Coloso, Sucre), 26 especies. Martínez *et al.* (2009) en la cuenca del río Gaira 29 especies. Ya más actualizados Barraza *et al.* (2010), Martínez *et al.* (2010), Martínez y López (2011), Solís *et al.* (2011) en diferentes localidades registran 22, 26, 21 y 35 especies respectivamente.

1.3 OBJETIVOS

1.3.1 Objetivo general

Establecer la relación entre la estructura de la comunidad de escarabajos coprófagos (Scarabaeidae: Scarabaeinae) y las variables ambientales en remanentes de bosque seco tropical en el municipio de Chimichagua (Cesar).

1.3.2 Objetivos específicos

- Describir la estructura del ensamblaje de escarabajos coprófagos en diferentes remanentes de bosque seco tropical
- Caracterizar la estructura del hábitat por medio de variables físicas, biológicas y ambientales.

- Identificar la influencia de las variables descritas sobre la comunidad de escarabajos coprófagos presentes en los remanentes.
- Comparar la estructura del ensamblaje de escarabajos coprófagos espacial entre los remanentes estudiados y la temporalidad.

Dada la importancia de estudiar el ensamblaje de escarabajos coprófagos en bosque seco, se plantearon las siguientes preguntas de investigación:

- ¿Cuál es el estado actual del ensamblaje de la comunidad de escarabajos coprófagos en diversos remanentes de bosque seco tropical?
- ¿Se presentan diferencias en la riqueza y abundancia de escarabajos coprófagos espacial y temporalmente en la matriz estudiada?
- ¿Cuáles variables de la estructura del hábitat explican la riqueza, abundancia y distribución del ensamblaje de escarabajos coprófagos?

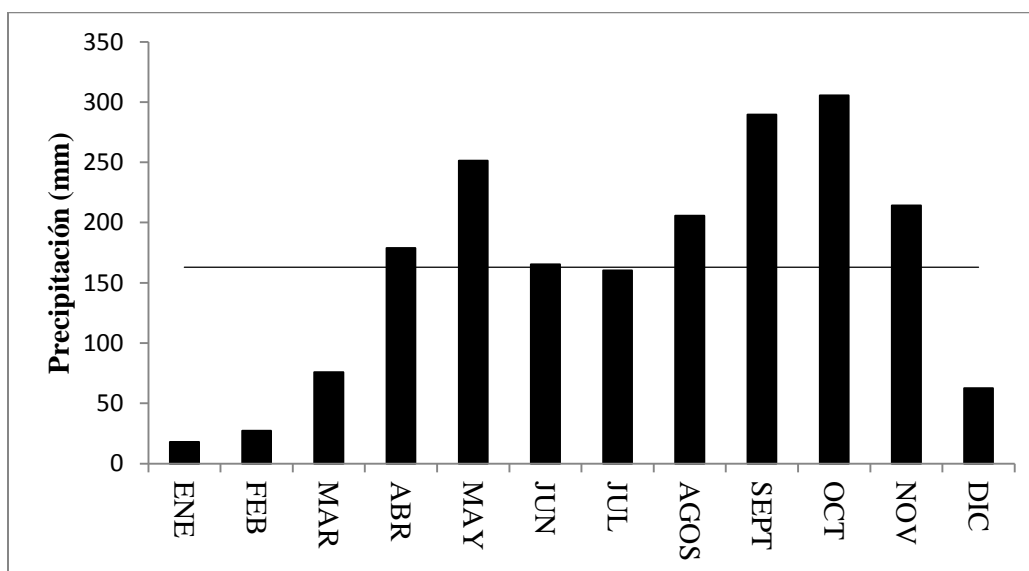
1.4 ÁREA DE ESTUDIO

1.4.1 Localización

El trabajo se desarrolló en el municipio de Chimichagua (Cesar). En esta zona se diferencian varios tipos de formaciones vegetales como bosques secos, bosques de ribera, rastrojo alto y bajo, palmares y pastizales (Rangel-Ch *et al.* 1997, Medina-Rangel 2009). La zona se clasifica como Bosque seco tropical (B-sT), la vegetación se desarrolla entre los 0 y 1100 metros de altitud, con follaje semi-caedizo o totalmente caedizo y con dosel arbóreo alto cerrado (Holdridge 1967; Rangel-Ch *et al.*, 1997). En la zona se presenta una precipitación media anual de 1400 a 2200mm (Figura 1-4).

El régimen de distribución de lluvia es bimodal tetraestacional, los períodos más lluviosos se presentan en los meses de abril-junio y agosto-noviembre, mientras que los períodos secos están entre diciembre y marzo y entre julio-agosto. El tipo de clima según Thornthwaite varía entre semi-seco con deficiencia moderada de agua en época seca (C1WA') hasta semi-húmedo con déficit moderado de agua en la primera época seca (C2WA') (Rangel-Ch y Carvajal 2009).

Figura 1-4. Marcha mensual de la Precipitación media (mm) en Chimichagua (Cesar). Promedio multianual 1991- 2010.



Los muestreos se realizaron en cuatro fragmentos de bosque (Figura 1-5) que se describen a continuación:

1.4.2 Bosque seco en sitios planos (BSpl):

Localizado en la Vereda Tierra Grata en la Finca Tierra Morena del Señor Reyes Mejía en los 9°21'14.2" N y 73°48'28" W a un altitud entre los 50 y 70m. Tiene un área de 897ha. El suelo es de textura Franco Arcillosa - Arenosa, de estructura migajosa fina y con fragmentos de grava redondeados, estos suelos tienen muy buena permeabilidad. La pendiente varía entre plano (<10%) a ligeramente inclinado (11-30%). Bosques dominados por *Cochlospermum vitifolium* y *Astrocaryum malybo*, asociados a especies de

Mabea montana, *Cordia collococca*, *Cordia* sp., *Clavija cauliflora*, *Hymenaea courbaril*, *Spondias mombin*, *Spondias purpurea*, *Cecropia peltata*, *Myroxylon balsamum*, *Nectandra turbacensis*, entre otros. La capa de hojarasca varía entre el 50% y 90% en promedio. Se presenta entrada constante de ganado; tala y quema en sectores con cultivos de palma aledaños.

1.4.3 Bosque seco en sitios inclinados (pendiente) (BSpe):

Se muestrearon dos fragmentos:

- Vereda El Cerro, Cerro Chimichagua o Cerro San Ecce Homo a 9°17'52.7"N y 73°46'42.2"W, entre 60-210m de altitud (BSpe1). Con un área de 34.15ha. Suelo de textura limo arcilloso no tixotrópico, muy orgánico, con estructura en bloques regulares de 1 a 2cm, horizonte A con presencia de tallos y raíces en un 5%, suelos muy orgánicos y con bastantes rocas. Pendientes fuerte entre el 30 y 80%. Bosques dominados por *Tabebuia ochracea* y *Spondias mombin*, asociados con especies de *Chrysophyllum lucentifolium*, *Zapoteca formosa*, *Acalypha macrostachya*, *Hiraea ternifolia*, *Pseudobombax septenatum*, *Tabebuia serratifolia*, *Centrosema vexillatum*, *Pithecellobium roseum*, entre otros. La capa de hojarasca varía entre el 25 a 75% de cobertura en época de lluvia y alcanza el 100% en época seca. El bosque se encuentra en recuperación sin intervención antrópica debido a las rocas, a la pendiente y a que según los pobladores de la zona está prohibida la tala y uso por ser propiedad del estado ya que en la antigüedad era fuertemente intervenido y era utilizado para la extracción de cal en hornos que todavía se conservan abandonados en la zona; en los alrededores hay presencia de ganado.
- Vereda el Cerro, Cerro La Calera, a 9°17'51.5"N y 73°46'29.7" W entre los 30 y 70m de altitud y un área de 2.34ha (BSpe2). Suelo limo arcilloso, con fracción gravosa, suelo pobre con porcentaje de raíces muy bajo y bastantes fragmentos de roca. Pendiente varía entre plana (<10%) hasta bastante inclinada (30-80%).

Bosque de dosel ralo y árboles no muy altos. Bosques de *Astronium graveolens* con *Chrysophyllum lucentifolium*, *Spondias mombin*, *Casearia aff. praecox*, *Acacia huilana*, *Psychotria microdon* y *Capparis frondosa*. La capa de hojarasca es leve, varía entre el 0-40% en época de lluvia y hasta el 100% en época seca. Se presenta ingreso de ganado y tala constante.

1.4.4 Palmar (PL):

Caño Guaraguau, Finca Guaraguau de Saúl Martínez rumbo a la vereda La Democracia. Localizado a 9°18'20.8"N y 73°48'50.8"W, 60m de altitud y área de 54ha. Suelo Arenoso ligeramente limoso con nódulos limo arenosos, suelos pobres, sin estructura. Pendiente leve de menos del 10%. Fuertemente intervenido con extracción de palma para la fabricación de escobas, abanicos, entre otros y con entrada de ganado. Presencia de caños que en época de lluvia se inundan. Vegetación dominada por palmares de *Elaeis oleifera*, asociados con especies de *Sterculia apetala*, *Trichilia palida*, *Cedrela odorata*, *Anacardium excelsum*, *Miconia impetiolearis*, *Piper peltatum*, entre otros.

1.5 MÉTODOLOGÍA

1.5.1 Fase de campo

Se realizaron cuatro salidas de campo, dos en la época de lluvias (septiembre y noviembre) y dos en la época de no lluvia (enero y marzo). En cada uno de los fragmentos de bosque descritos anteriormente se realizaron dos transectos lineales de 200m cada uno, separados 200m entre sí. El primero cebado con excremento humano y el otro con pescado en descomposición. Cada transecto está compuesto por cinco trampas de caída modificadas separadas 50m entre sí, de acuerdo con lo propuesto por Larsen y Forsyth (2005) (Figura 1-6).

Figura 1-5. Área de estudio. (BSpl: Bosque seco en plano; BSpe1: Bosque seco en pendiente 1; BSpe 2: Bosque seco en pendiente 2; PL: Palmar).

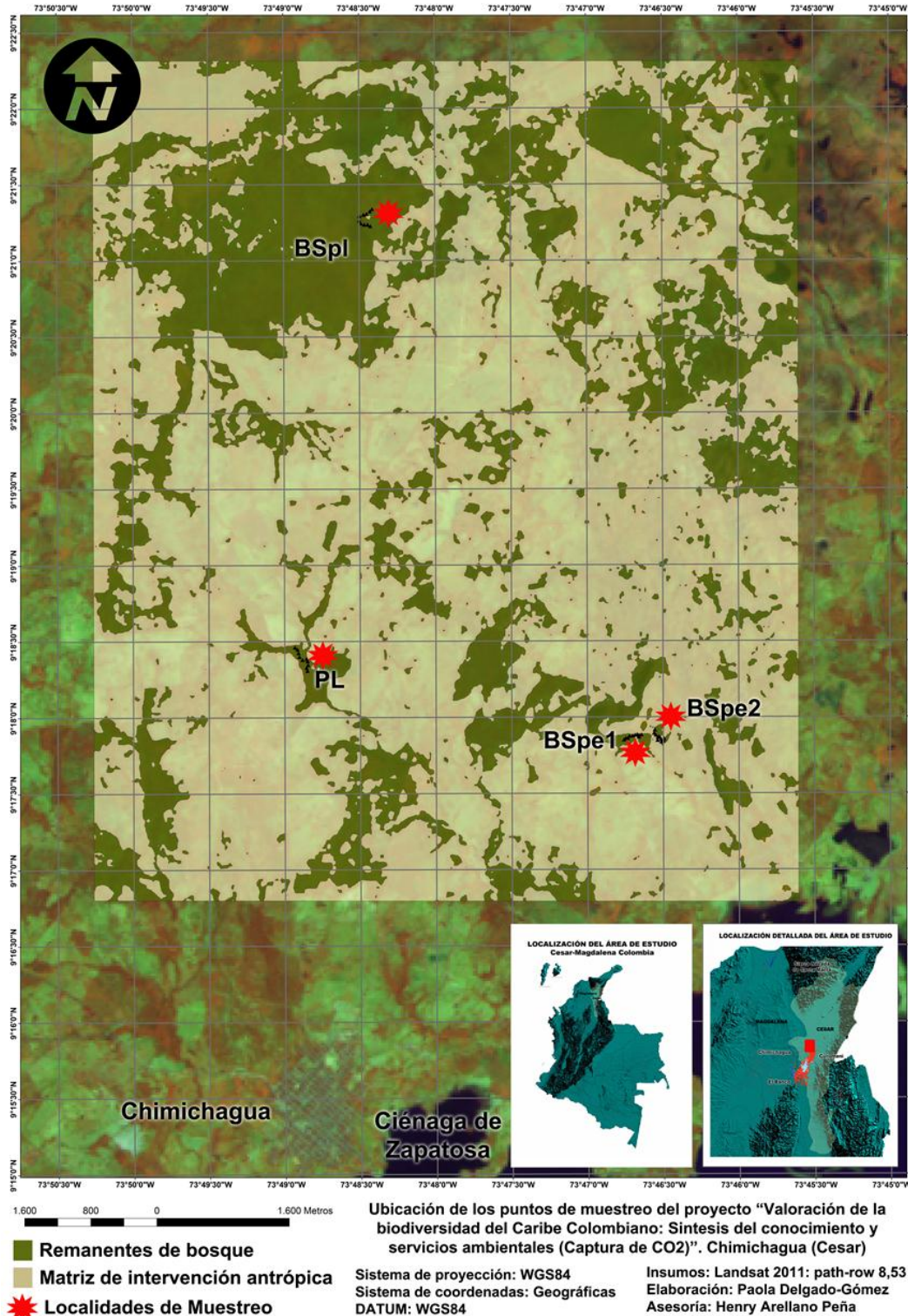
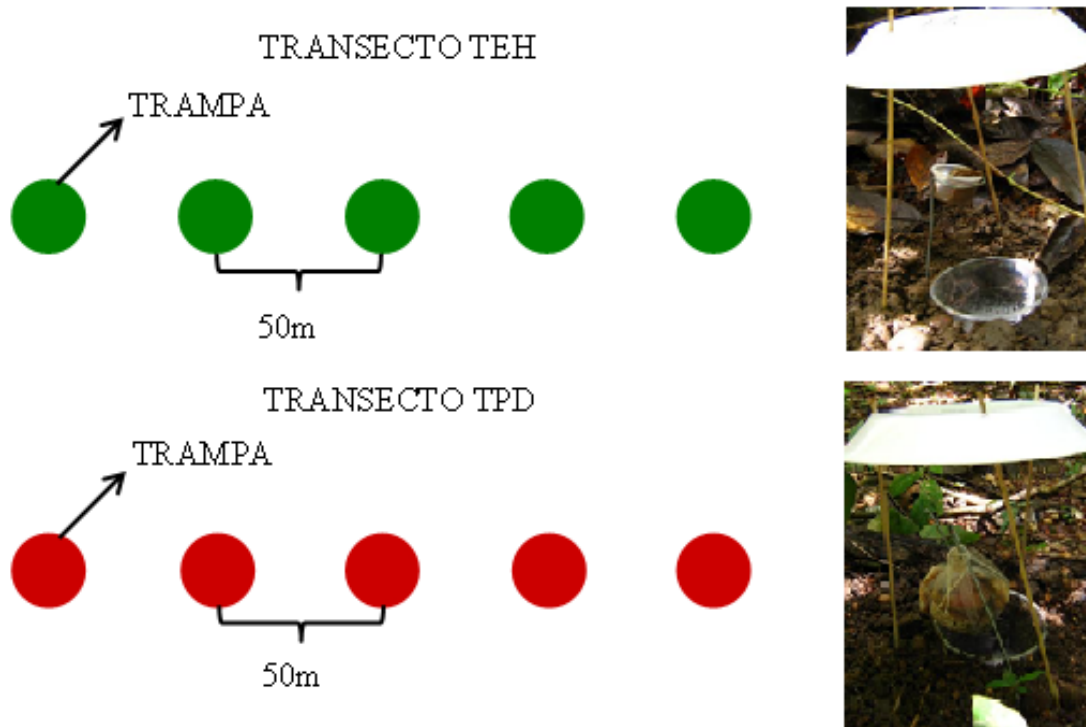


Figura 1-6. Diseño muestral de transectos y trampas de caída (TEH = Trampa con Excremento Humano y TPD = Trampas Pescado en Descomposición)



Las trampas consisten en dos vasos desechables de 500 ml apilados uno dentro del otro, los cuales se entierran a ras de suelo, se agrega una solución de agua, jabón y sal para conservar a los individuos capturados, luego se adapta un alambre en forma de L invertida en donde se ubica una copa desechable de 30 ml a la cual se le coloca aproximadamente 30 gr de cebo. Para proteger la trampa de la lluvia se cubrió con un plato de 25cm de diámetro. Las trampas estuvieron en campo por un período de 144 horas, recibadas y con recolectas cada 48 horas. En varias ocasiones el cebo de pescado en descomposición fue robado y algunas fueron destruidas por animales y los escarabajos fueron robados. El material se separó de acuerdo a la fecha de recolecta y se preservó en alcohol al 95% para su posterior determinación taxonómica en laboratorio.

Adicionalmente en cada sitio de muestreo se instalaron trampas de interceptación de vuelo, las cuales constan de tela de toldillo color negro de 2 m de largo por 1.2m de alto, y se ubican templadas a ras del suelo. En el suelo se realiza una zanja en donde se colocan 4

bandejas de aluminio de 60 cm de largo por 30 cm de ancho, a las cuales se les adiciona hasta la mitad la misma solución utilizada en las trampas de caída. Se instalaran dos trampas separadas 250 m entre sí, las cuales se dejaran durante el tiempo de muestreo en cada sitio. Esta técnica permite capturar especies raras, con baja densidad poblacional o con períodos de actividad muy cortos, que en muchas ocasiones no son capturadas en las trampas de caída o especies que no son raras pero de las cuales no se conocen sus hábitos alimenticios y por lo tanto no se tiene un sistema de captura eficiente como los cebos (Villareal *et al.* 2004). A pesar de ser efectivas en la colecta de especies raras, en el muestreo no se obtuvieron ejemplares en este tipo de trampas por lo que no fueron consideradas para el análisis.

1.5.2 Fase de Laboratorio

Los individuos recolectados fueron contados y montados para su posterior determinación hasta el máximo nivel taxonómico posible en el Laboratorio de Palinología del Instituto de Ciencias Naturales de la Universidad Nacional de Colombia, utilizando claves especializadas (Jessop 1985; Medina y Lopera 2000; Vitolo 2004; Vaz de Mello 2008; Genier 2009; Camero 2010; Edmonds y Zidek 2010; Vaz de Mello *et al.* 2011). Igualmente se contó con la colaboración de Alejandro Lopera, Jorge Arias, Arturo González y Fernando Vaz de Mello para la determinación y/o corroboración de los especímenes determinados. Los ejemplares fueron depositados en las colecciones entomológicas del Instituto de Ciencias Naturales de la Universidad Nacional de Colombia, Universidad Pedagógica y Tecnológica de Colombia y en la Colección Escarabajos Coprófagos de Colombia.

2. Capítulo dos: variación espacial y temporal del ensamblaje de escarabajos coprófagos (Scarabaeidae: Scarabaeinae) en remanentes de bosque seco en Chimichagua (Cesar)

2.1 INTRODUCCIÓN

El cambio climático es una de las amenazas más fuertes sobre la biodiversidad y al respecto en recientes estudios se ha encontrado que las comunidades están siendo afectadas por la variación en la temperatura y precipitación (Hannah *et al.* 2005; Pulido 2009). El Panel Intergubernamental de Cambio Climático (IPCC, 2007) señala que algunas actividades antropogénicas generan cambios en la temperatura del aire, lo que afecta las coberturas vegetales e impulsa la pérdida de diversidad biológica. Es por esto, que es necesario conocer la distribución de las especies lo cual permite tener herramientas que ayuden a tomar decisiones de conservación.

La estacionalidad afecta la estructura de las comunidades ya que se presentan cambios en la disponibilidad de recursos, lo que hace que las especies deban sincronizar aspectos de su biología ante estas variaciones. En el caso de los escarabajos coprófagos su comportamiento estacional depende de las condiciones climáticas a nivel local (Gill 1991). Los hábitats que tienen una marcada estacionalidad muestran cambios leves o marcados en la abundancia de los escarabajos (Doubt 1991; Howden & Nealis 1975; Peck & Forsyth 1982; Gill 1991; Escobar & Chacón 2000; Martínez y López 2011). Sin embargo,

aún no es claro el comportamiento de los escarabajos con respecto a la estacionalidad en bosques secos.

Por las razones mencionadas anteriormente, es importante conocer los efectos de la estacionalidad sobre el ensamblaje de los escarabajos coprófagos. Por lo que el propósito de este estudio es caracterizar el ensamblaje de escarabajos coprófagos en hábitats fragmentados de bosque tropical seco en el caribe colombiano e identificar los cambios en el ensamble según la estacionalidad (época de lluvia y sequía).

2.2 MÉTODOLÓGÍA

La fase de campo esta reseñada en el capítulo anterior. Del trabajo en laboratorio se relata lo siguiente:

2.2.1 Análisis Estadísticos

Se determinó la representatividad del muestreo realizando curvas de acumulación de especies con el número de individuos colectados sobre la base de los valores de abundancias, lo cual evita los sesgos debidos a las diferencias en la densidad de individuos colectados (Gotelli y Colwell 2001). Se utilizaron los índices estimadores Chao1 y ACE, ya que estos se basan en la riqueza (Moreno 2001; Villarreal *et al.* 2004), para esto se utilizó el programa Estimates versión 8.2.0 (Colwell 2009).

La riqueza se tomó como el número de especies y la abundancia absoluta como el número individuos por especie en cada uno de los sitios muestreados (Magurran 2004). La diversidad se estimó por medio de los índices de Shannon (H) y de dominancia de Simpson (D). Para evaluar el comportamiento de la abundancia en las comunidades de escarabajos coprófagos se realizaron curvas de rango-abundancia; estas curvas permiten visualizar diferencias en la abundancia relativa de las especies y su dominancia. El comportamiento de estas curvas está directamente asociado con los valores de los

índices de Shannon e inverso de Simpson ($1/D$) y equidad de Pielou, calculado utilizando la fórmula $q = \frac{H}{H_{max}}$, donde H es el índice de Shannon y H_{max} es el logaritmo natural de la riqueza. (Moreno 2001; Magurran 2004).

La diversidad Beta se estableció con el fin de comparar las comunidades encontradas, respecto a su composición de especies, para lo cual se realizó un análisis de agrupamientos de clúster basado en el índice cualitativo de Jaccard y cuantitativo de Morisita–Horn (Moreno 2001). Todos estos análisis se realizaron utilizando el programa PAST versión 2.09 (Hammer *et al.* 2001).

Para complementar la información sobre la diversidad Beta se realizó un análisis de recambio de especies (índice de complementariedad). El índice de complementariedad IC es una medida de cuanto se complementan dos comunidades si se juntan y comparan sus especies; tiene valores entre 0 y 1. Cuando el IC entre dos localidades es 0, quiere decir que todas las especies se comparten y no existe complementariedad; por el contrario si el IC es igual o cercano a 1, indica que la mayoría de las especies entre los dos sitios comparados son completamente diferentes, lo que permite, al juntarlas alta complementariedad (Colwell y Coddington 1994).

Para identificar diferencias en la riqueza, abundancia y diversidad de escarabajos coprófagos entre los fragmentos estudiados y entre las épocas de muestreo (lluvia y sequía) se realizaron pruebas no paramétricas de Kruskal-Wallis, ya que los datos no cumplieron los supuestos de independencia, normalidad y homogeneidad de varianzas. Si se encontraban diferencias significativas se comprobaron con una prueba a-posteriori de significancia de Fisher (LSD). Se estudiaron las diferencias en la riqueza y abundancia según la relocalización del recurso (gremios: rodadores, cavadores y endocópidos) por los escarabajos coprófagos entre los fragmentos. Estos análisis se realizaron utilizando el Programa Centurion XV versión 15.2.14.

2.3 RESULTADOS

2.3.1 Riqueza, abundancia y composición de especies entre sitios

Se recolectaron 7939 individuos pertenecientes a 21 especies de 12 géneros. El género más diverso fue *Canthon* con 7 especies, seguido de *Onthophagus* con 3 y *Eurysternus* con 2, el resto de géneros tienen solamente una especie. En cuanto a las abundancias por sitios, el 68.82% de los individuos fue colectado en Bosque Seco Plano (BSpl) siendo *Canthon aequinoctialis* la especie más abundante, seguido del Bosque seco en pendiente 1 (BSpe1) con el 20.93% y con *C. acutus* como la especie más abundante, el Bosque seco en pendiente 2 (BSpe2) con 8.51% y con *Canthidium* aff. *lebasi* como la más abundante y finalmente el Palmar (PL) con 1.73% y *Onthophagus marginicollis* como la especie más abundante en este sitio (Tabla 2-1. Anexo A).

En la pre-salida inicial se colectó un individuo de *Pseudocanthon perplexus* (LeConte, 1847) en BSpl, este individuo se incluye en la lista de especies de la zona, pero no se tiene en cuenta para los análisis estadísticos por haber sido colectado fuera de los períodos de muestreos seleccionados. La especie más abundante fue *C. aequinoctialis* con un 37.61% (a pesar de haber sido colectada en solamente dos de los sitios (BSpl y PL), seguida de *C. acutus* con 19.61% y *Uroxys* sp con 18.10%; el resto de las especies representan menos del 10% colectado. *Canthon subhyalinus*, *Coprophanæus gamezi*, *Scatimus ovatus* y *Trichillidium pilosum* presentaron menos de 10 individuos, de esta última especie solo se colectó un individuo (Figura 2-1).

Figura 2-1. Abundancia de especies en Chimichagua (Cesar).

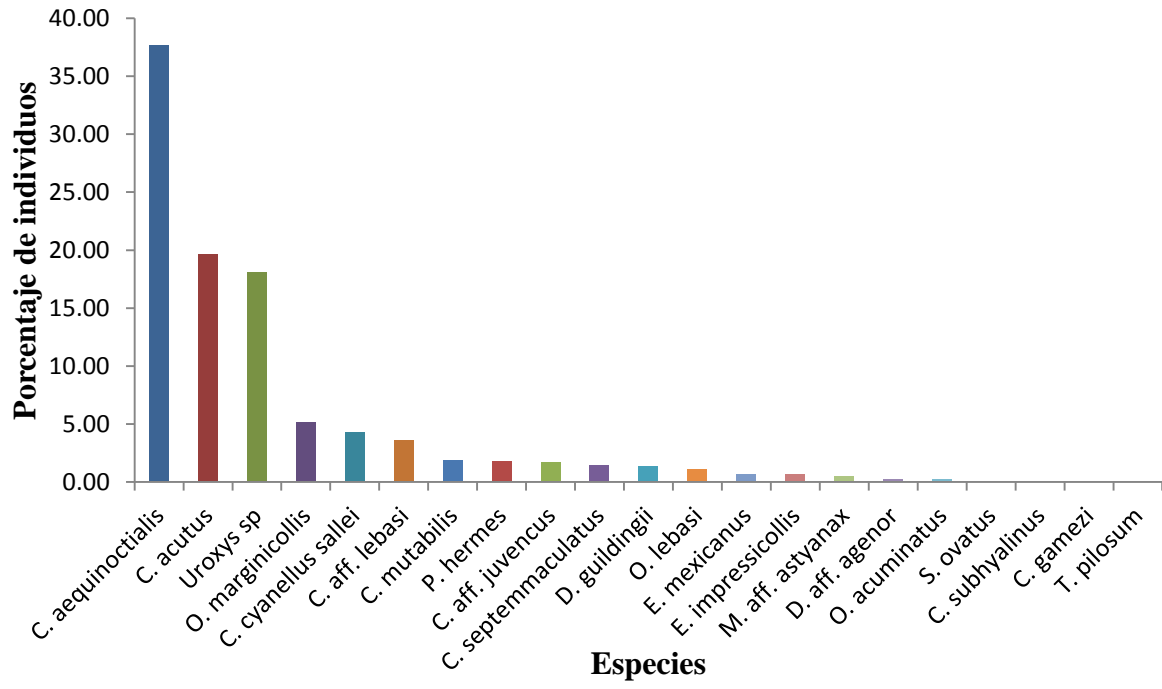


Tabla 2-1. Lista de especies y abundancias absolutas en los sitios muestreados en Chimichagua (Cesar) por temporadas. (BSpl: Bosque seco en plano; BSpe1: Bosque seco en pendiente 1; BSpe 2: Bosque seco en pendiente 2; PL: Palmar. Ca: Cavador; Ro: Rodador; E: Endocóprido. LL: lluvia. SE: Seco).

Cód.	Especie	Sitio		BSpe1		BSpe2		PL		BSpl		Total	Gremio
		Período		LL	SE	LL	SE	LL	SE	LL	SE		
a	<i>Canthidium</i> aff. <i>lebasi</i> (Harold, 1867)			58	26	172	9		3	8	10	286	Ca
b	<i>Canthon acutus</i> (Harold, 1868)			87	612	3	79			26	750	1557	Ro
c	<i>Canthon aequinoctialis</i> (Harold, 1868)							5	5	755	2221	2986	Ro
d	<i>Canthon</i> aff. <i>juvencus</i> (Harold, 1868)			5	100	3	6	1	14		5	134	Ro
e	<i>Canthon cyanellus sallei</i> (Harold, 1863)			261	52	5	21		1		2	342	Ro
f	<i>Canthon mutabilis</i> (Lucas, 1857)			2	14	89	12		8	3	23	151	Ro
g	<i>Canthon septemmaculatus</i> (Latreille, 1811)			49	14		1		2	6	41	113	Ro
h	<i>Canthon subhyalinus</i> (Harold, 1867)				5							5	Ro
i	<i>Coprophanæus gamezi</i> (Arnaud, 2002)								3	2		5	Ca
j	<i>Deltochilum guildingii</i> (Westwood, 1835)			2			2	1	1	74	25	105	Ro
k	<i>Dichotomius</i> aff. <i>agenor</i> (Harold, 1869)			2		11				7		20	Ca
l	<i>Eurysternus impressicollis</i> (Castelnau, 1840)				16	5	1			1	26	49	E
m	<i>Eurysternus mexicanus</i> (Harold, 1869)			2	19	5	1				24	51	E
n	<i>Malagoniella</i> aff. <i>astyanax</i> (Harold, 1867)				1					14	22	37	Ro
o	<i>Onthophagus acuminatus</i> (Harold, 1880)			12		2		3				17	Ca
p	<i>Onthophagus lebasi</i> (Boucomont, 1932)			58	15	4		1		6		84	Ca
q	<i>Onthophagus marginicollis</i> (Harold, 1880)			34	17	137	7	10	55	107	44	411	Ca
r	<i>Phanaeus hermes</i> (Harold, 1868)			28	3	2	1	2	1	33	71	141	Ca
s	<i>Scatimus ovatus</i> (Harold, 1862)					4				1	2	7	Ca
t	<i>Trichillidium pilosum</i> (Robinson, 1948)				1							1	Ca
u	<i>Uroxys</i> sp.			93	74	31	63	17	4	297	858	1437	Ca
	TOTAL INDIVIDUOS TEMPORADA			693	969	473	203	40	97	1340	4124		
	TOTAL INDIVIDUOS POR SITIOS			1662		676		137		5464		7939	

2.3.2 Diversidad, Dominancia y Equidad entre sitios

La mayor riqueza la presentaron los sitios BSpl (Bosque seco en sitio plano) y BSpe1 (Bosque seco en pendiente) con 18 especies cada uno, luego el BSpe2 con 16 y el PL con 13. La mayor diversidad la presentó el fragmento BSpe2, seguido de BSpe1, PL y BSpl. La mayor dominancia estuvo en BSpl. Finalmente la equidad se comportó similar a la diversidad con el valor más alto en el BSpe2 (Tabla 2-2).

Tabla 2-2. Riqueza, Dominancia (Simpson), diversidad (Shannon) y equidad (Pielou) en cada sitio de muestreo. (BSpl: Bosque seco en plano; BSpe1: Bosque seco en pendiente 1; BSpe 2: Bosque seco en pendiente 2; PL: Palmar).

	BSpe1	BSpe2	PL	BSpl
Riqueza	18	16	13	18
Dominancia_D	0.2341	0.1756	0.2718	0.3632
Shannon_H	1.9	1.959	1.77	1.385
Equidad E	0.66	0.71	0.69	0.48

2.3.3 Representatividad del muestreo

En cuanto a la representatividad en cada uno de los sitios, las curvas de acumulación de especies muestran que en los cuatro sitios los muestreos fueron significativos debido a que la curva llega a estabilizarse asintóticamente. Se confirma esta aseveración ya que se obtuvo entre el 95 y 100% de las especies esperadas como lo muestran los estimadores utilizados Chao 1 y ACE en cada uno de los fragmentos de bosque muestreados (Figura 2-2).

2.3.4 Estructura del ensamblaje de escarabajos coprófagos

Las curvas Rango-Abundancia muestran una pendiente similar entre los cuatro fragmentos, lo cual significa que la distribución de las abundancias se ajusta más a un modelo donde pocas especies son dominantes y por lo tanto hay una repartición desigual

del recurso, con unas pocas especies muy abundantes que posiblemente acapara la mayor parte del recurso y el resto de las especies con abundancias muy bajas y que posiblemente estén usando fuentes alternativas de alimentación para tener fuentes de alimentación.

En cada uno de los fragmentos es diferente la especie que domina el ensamblaje, en Bspl es *C. aequinoctialis*, en BSpe1 es *C. acutus*, en BSpe2 es *C. aff. lebasi* y en PL es *O. marginicollis* (Figura 2-3).

Figura 2-2. Curva de acumulación de especies en cada uno de los sitios muestreados. a) Bosque seco en sitio plano. b) Palmar. c) Bosque seco en sitio en pendiente 1. d) Bosque seco en sitio en Pendiente 2.

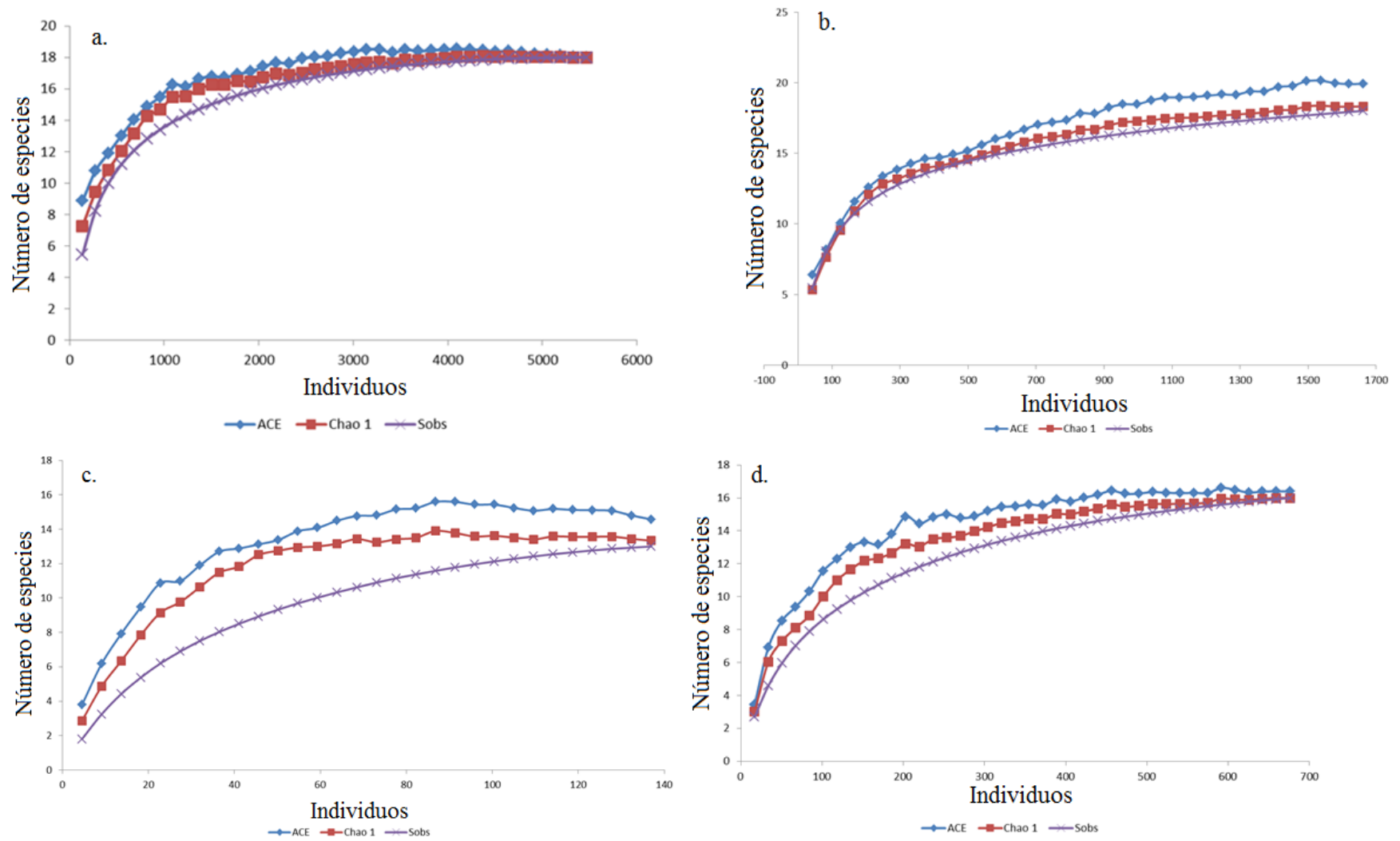
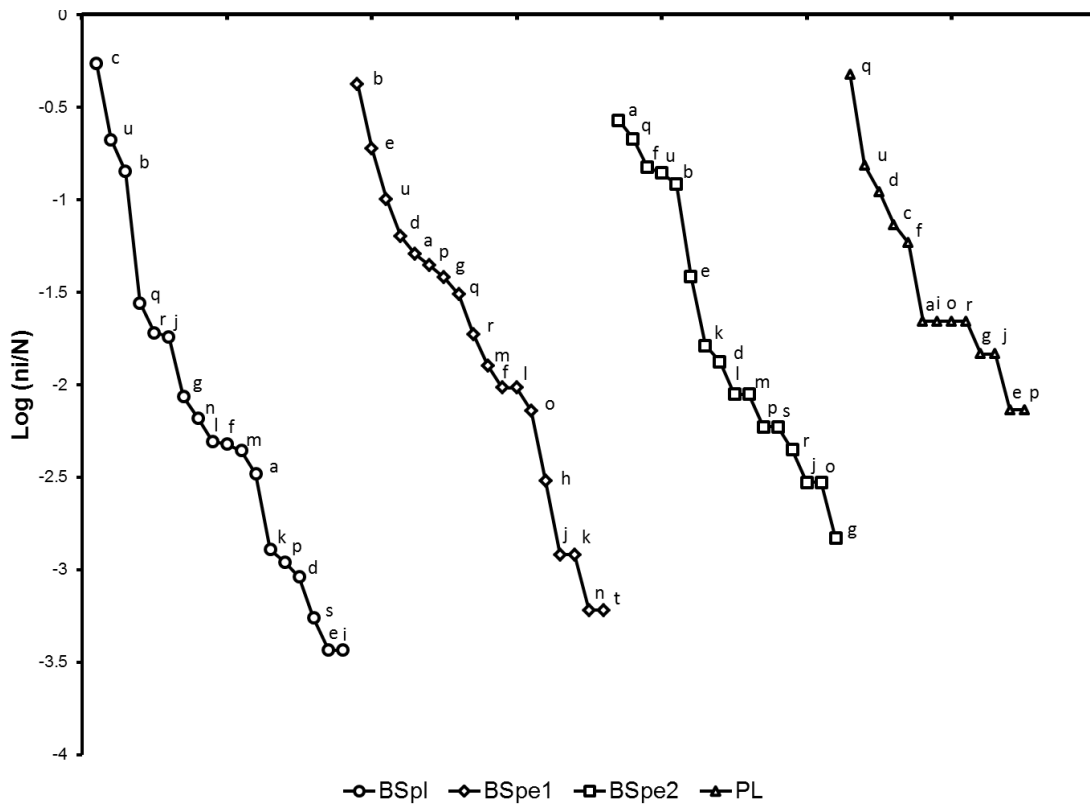


Figura 2-3. Curva de Rango-Abundancia. (BSpl: Bosque seco en sitio plano; BSpe1: Bosque seco en pendiente 1; BSpe 2: Bosque seco en pendiente 2; PL: Palmar. Véase la codificación de las especies en la Tabla 2-1)



2.3.5 Relocalización del recurso

De acuerdo con la relocalización del recurso (Hanski y Cambefort 1991) los escarabajos se han clasificado en tres gremios; los rodadores (telecópridos), los cavadores (paracópridos) y los residentes (endocópridos). Esta forma de relocalizar el recurso, les ha permitido reducir la competencia por comida y espacio y a la vez proteger la comida de las condiciones del medio (Scheffler 2002). De las especies recolectadas, diez son cavadoras, nueve son rodadoras y dos son endocópridas (Tabla 2-1), evidenciándose diferencias significativas en las distribuciones de estos valores entre los sitios ($H_{df3} = 78.85$; $p < 0.05$). Con la abundancia, los rodadores tienen un total de 5430 individuos

(68.40%), seguido de los cavadores con 2409 (30.34%) y los residentes con 100 (1.26%), presentándose diferencias significativas entre los sitios para estos hábitos ($H_{df3} = 68.87$; $p < 0.05$).

En cuanto al tipo de cebo utilizado, para la abundancia y la riqueza se presentaron diferencias estadísticamente significativas (Abundancia: $H_{df2} = 3.94$; $p = 0.047$; Riqueza: $H_{df2} = 10.39$; $p = 0.015$). De las 21 especies colectadas, 14 tienen hábito copro-necrófago y siete son coprófagas (*C. subhyalinus*, *E. impressicollis*, *E. mexicanus*, *M. aff. astyanax*, *O. acuminatus*, *S. ovatus* y *T. pilosum*); a pesar de no presentarse especies netamente necrófagas, *C. cyanellus sallei* y *C. gamezi* tuvieron su mayor abundancia (295 y 4 respectivamente) en las trampas de pescado en descomposición.

2.3.6 Complementariedad

Los valores del índice de complementariedad varían entre 0.2105 y 0.45; presentándose los valores más bajos entre los bosques secos en pendiente (BSpe1 y BSpe2) y entre el BSpe2 y el PSpl, sitios que comparten 15 especies. El mayor valor de complementariedad (0.45) se presenta entre BSpe1 y el PL, fragmentos que comparten 11 especies (Tabla 2-3). Esto se debe posiblemente a la intervención, asociado con el grado de conservación de los bosques.

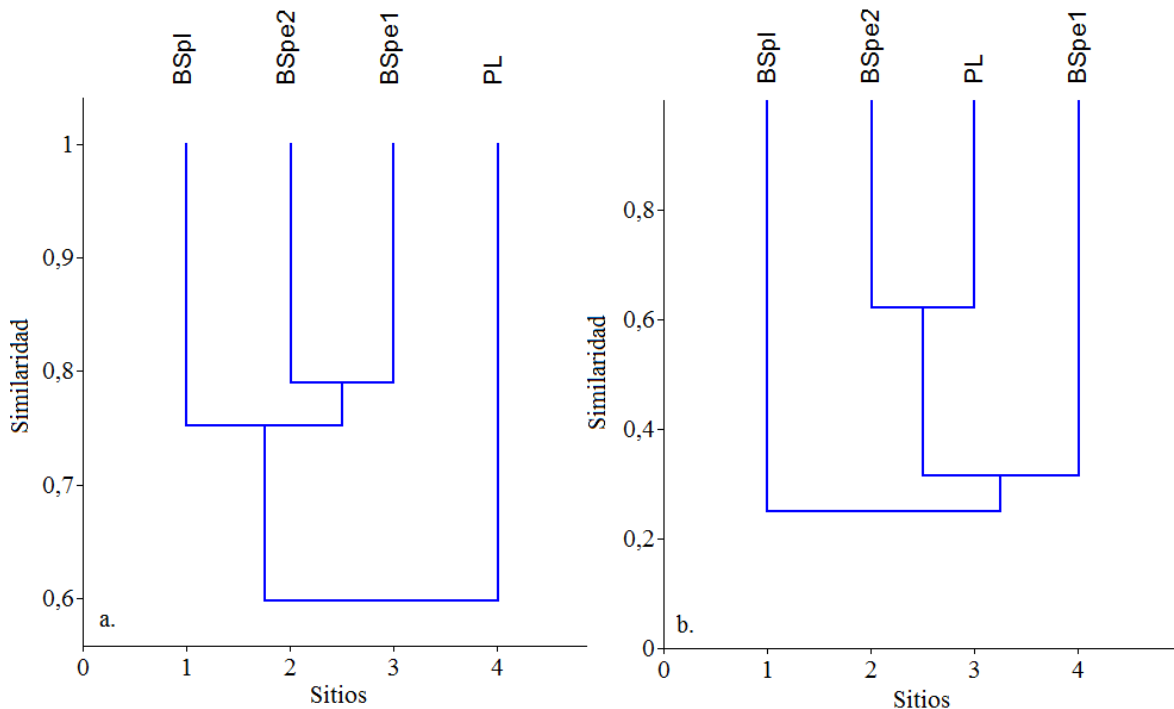
Tabla 2-3. Índice de complementariedad en los sitios muestreados en Chimichagua (Cesar). Entre paréntesis se encuentra el número de especies en común. (BSpl: Bosque seco en sitio plano; BSpe1: Bosque seco en sitio en pendiente 1; BSpe 2: Bosque seco en sitio en pendiente 2; PL: Palmar).

SITIOS	BSpe1	BSpe2	PL	BSpl
BSpe1	--	(15)	(11)	(15)
BSpe2	0.2105	--	(11)	(15)
PL	0.45	0.3889	--	(12)
BSpl	0.2857	0.2105	0.3684	--

2.3.7 Similitud o Beta Diversidad

De acuerdo con el análisis de agrupamiento realizado, se observa que con el índice de Jaccard los sitios más similares son los dos bosques secos con diferente grado de pendiente (BSpe1 y BSpe2) con un 80%. El más disímil o el que menos similitud tiene de todos es el PL que tiene cerca del 60% de similitud con el restos de los sitios (Figura 2-4a). Cuantitativamente, con el índice de Morisita-Horn se obtienen bajas similitudes entre los sitios, el valor más alto es de 60% entre el BSpe2 y PL; BSpl es el sitio más disímil de todos con el 25% (Figura 2-4b).

Figura 2-4. Clúster de Similitud de a) Jaccard y b) Morisita. (BSpl: Bosque seco en plano; BSpe1: Bosque seco en pendiente 1; BSpe2: Bosque seco en pendiente 2; PL: Palmar).

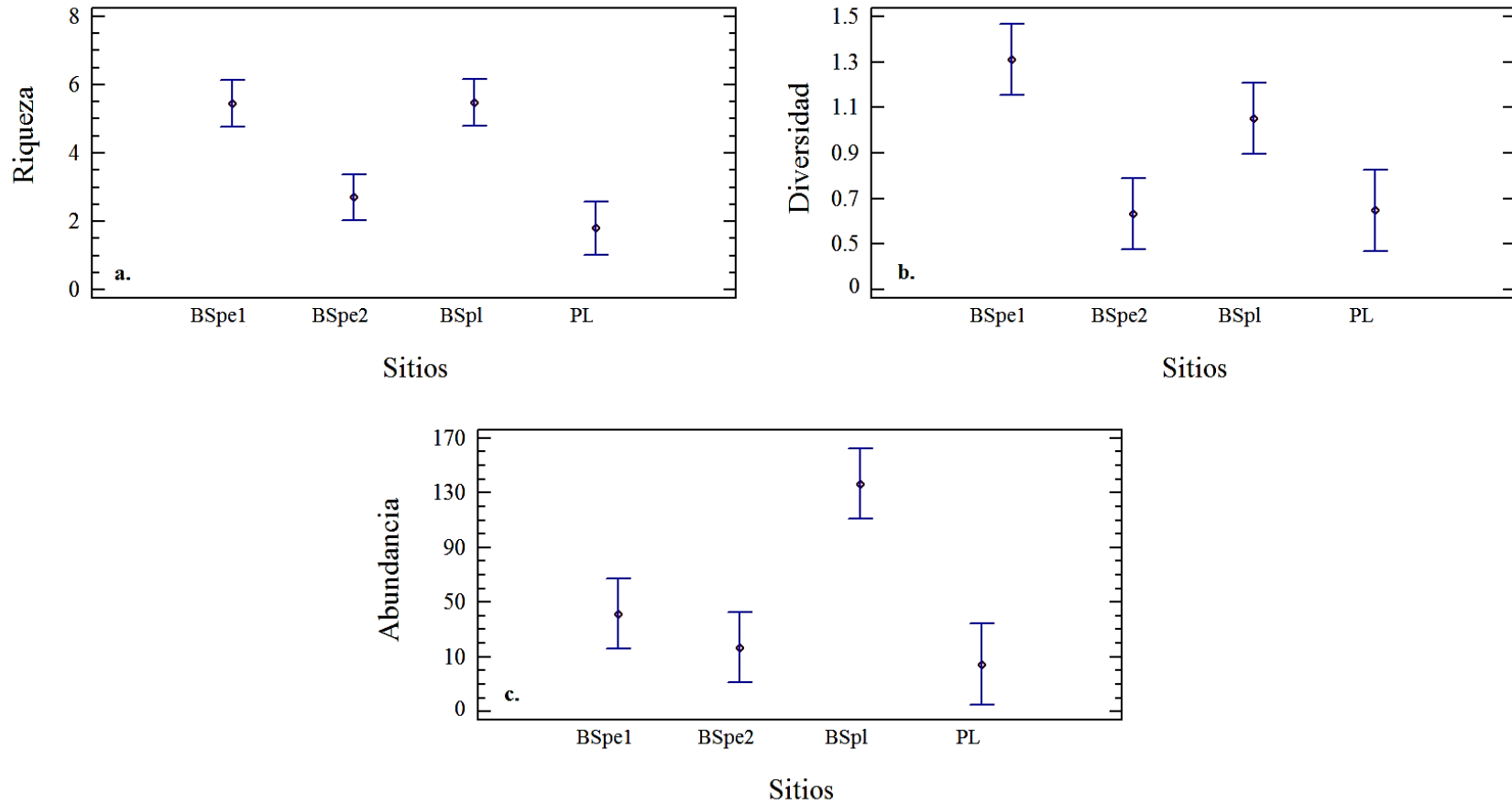


2.3.8 Diferencias en la estructura del ensamblaje

Teniendo en cuenta la riqueza, la diversidad y la abundancia en cada uno de los remanentes muestreados, se observaron que para cada una de las variables se

presentaron diferencias estadísticamente significativas con la prueba de Kruskal-Wallis con un nivel de confianza del 95%. Con la prueba de diferencias mínimas de Fisher (teniendo en cuenta las medias) en cuanto a la riqueza ($H_{df3} = 34.18$; $p < 0.05$) los cuatro sitios son diferentes siendo el Palmar el que difiere del resto, Bspl y BSpe1 son similares ya que tienen la misma riqueza. Con la abundancia ($H_{df3} = 48.02$; $p < 0.05$) hay diferencias significativas, siendo el BSpl el que difiere del resto de los sitios, debido a que allí se colectaron la mayor cantidad de individuos. Finalmente con la diversidad de Shannon ($H_{df3} = 19.8646$; $p < 0.05$), todos los sitios son diferentes, con BSpe1 como el que más difiere del resto de los sitios (Figura 2-5).

Figura 2-5. Diferencias mínimas significativas (LSD de Fisher con base en las medias) entre los sitios muestreados teniendo en cuenta: a) Riqueza, b) Diversidad y c) Abundancia. (BSpl: Bosque seco en plano; BSpe1: Bosque seco en pendiente 1; BSpe2: Bosque seco en pendiente 2; PL: Palmar).



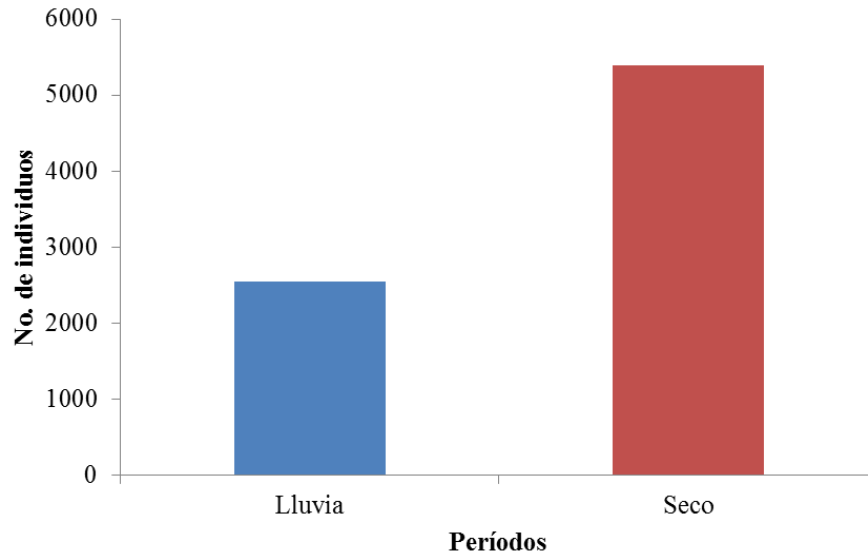
2.3.9 Riqueza, abundancia y diversidad de especies por estacionalidades

En términos generales para los períodos lluviosos y secos no se presentaron diferencias en cuanto la riqueza, ya que se colectaron la misma cantidad de especies (19) entre los períodos, pero la composición es diferente. Hay un espectro típico en la comunidad de escarabajos coprófagos, constituido por las siguientes 17 especies *Canthidium* aff. *lebasi*, *Canthon acutus*, *C. aequinoctialis*, *C. aff. juvenicus*, *C. cyanellus sallei*, *C. mutabilis*, *C. septemmaculatus*, *Coprophanaeus gamezi*, *Deltochilum guildingii*, *Eurysternus impressicollis*, *E. mexicanus*, *Malagoniella* aff. *astyanax*, *Onthophagus lebasi*, *O. marginicollis*, *Phanaeus hermes*, *Scatimus ovatus* y *Uroxys* sp. Se diferencian dos especies solamente registradas en el período lluvioso *C. subhyalinus* y *T. pilosum* y dos especies *D. aff. agenor* y *O. acuminatus* asociadas al período seco (Tabla 2-1). Para la diversidad los mayores registros se presentaron en el período de lluvias y la mayor dominancia en el período seco (Tabla 2-4). La abundancia fue mayor en el período seco (67.93%) (Figura 2-6).

Tabla 2-4. Riqueza, Dominancia (Simpson), diversidad (Shannon) y equidad (Pielou) en cada período de muestreo.

	Lluvia	Seco
Riqueza	19	19
Dominancia_D	0.1575	0.278
Shannon_H	2.179	1.623
Equidad_E	0.74	0.55

Figura 2-6. Abundancia de individuos por períodos de muestreo



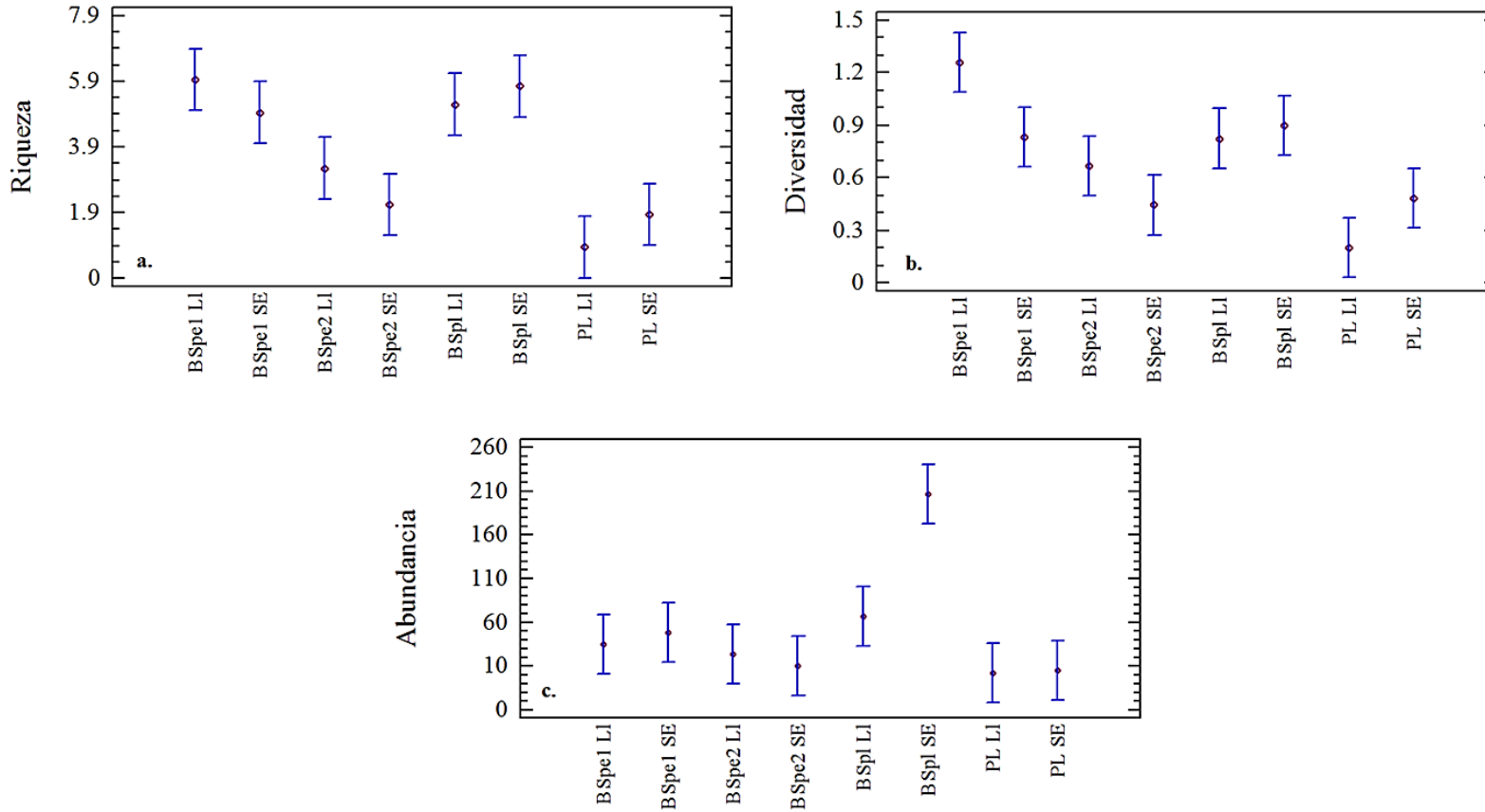
Comparando los resultados obtenidos de la abundancia, la riqueza y la diversidad entre los sitios muestreados por períodos, se obtuvieron diferencias estadísticamente significativas con un nivel de confianza del 95% (Figura 2-7. Anexo B). La abundancia en la época seca del remanente BSpl es la que más difiere ($H_{df7}=68.4655$; $P<<0.05$) de los otros ya que para el período seco se colectaron 51.95% (4124 individuos), con *C. aequinoctialis* como la especie que domina con 2221 individuos colectados en la época de sequía.

Para la riqueza todos los sitios son diferentes ($H_{df7}=54.1538$; $P<<0.05$). En el BSpe1 y PL se presenta un aumento de especies entre los períodos de lluvia y sequía. Para BSpe2 hay una disminución de la riqueza entre lluvia y sequía, con 14 y 13 especies respectivamente. En BSpl la riqueza es igual entre los períodos (15 especies) pero la composición es diferente (Tabla 2-5) En cuanto a la diversidad hay diferencias entre todos los sitios ($H_{df7}=36.0649$; $p<<0.05$), pero el que más difiere del resto es la época de lluvia del BSpe1.

Tabla 2-5. Número total de especies y registros específicos en los períodos de lluvia y sequía en los remanentes muestreados (BSpl: Bosque seco en plano; BSpe1: Bosque seco en pendiente 1; BSpe2: Bosque seco en pendiente 2; PL: Palmar).

Sitio	Período			
	Lluvia		Sequía	
	Riqueza	Especie	Riqueza	Especie
BSpe1	14	<i>Deltochilum guildingii</i>	16	<i>Canthon subhyalinus</i>
		<i>Dichotomius aff. agenor</i>		<i>Eurysternus impressicollis</i>
		<i>Onthophagus acuminatus</i>		<i>Malagoniella aff. astyanax</i>
				<i>Trichillidium pilosum</i>
BSpe2	14	<i>Dichotomius aff. agenor</i>	13	<i>Canthon septemmaculatus</i>
		<i>Onthophagus acuminatus</i>		<i>Deltochilum guildingii</i>
		<i>Onthophagus lebasi</i>		
		<i>Scatimus ovatus</i>		
PL	8	<i>Onthophagus acuminatus</i>	11	<i>Canthidium aff. lebasi</i>
		<i>Onthophagus lebasi</i>		<i>Canthon cyanellus sallei</i>
				<i>Canthon mutabilis</i>
				<i>Canthon septemmaculatus</i>
				<i>Coprophanaeus gamezi</i>
BSpl	15	<i>Coprophanaeus gamezi</i>	15	<i>Canthon aff. juvencus</i>
		<i>Onthophagus lebasi</i>		<i>Canthon cyanellus sallei</i>

Figura 2-7. Diferencias mínimas significativas (LSD de Fisher con base en las medias) entre los sitios muestreados y la temporalidad teniendo en cuenta a) Riqueza, b) Diversidad y c) Abundancia. (BSpl: Bosque seco en plano; BSpe1: Bosque seco en pendiente 1; BSpe2: Bosque seco en pendiente 2; PL: Palmar; LI: Lluvia; SE: Seco).



2.4 DISCUSIÓN

2.4.1 Riqueza, abundancia, diversidad y representatividad del muestreo

Si se comparan los resultados obtenidos en nuestro estudio con otros estudios realizados en localidades de bosque tropical seco de América Latina, la riqueza hallada (21 especies) es superior a la que se encontró en diferentes bosques secos de México, donde osciló entre 13 y 19 especies (Halffter y Arellano 2002; Andresen 2005, 2008a, 2008b). Es inferior a la encontrada en la localidad de Palo Verde, Costa Rica con 29 especies (Padilla-Gil y Halffter 2007) y en Santa Cruz de la Sierra, Bolivia con 42 especies (Vidaurre *et al.* 2009).

Con relación a los estudios realizados en Colombia, la riqueza obtenida es igual a la registrada recientemente en localidades de Buritaca (Magdalena) por Martínez y López (2011), y similar o superior a la registrada en los estudios realizados por el IAvH (1997) en Bolívar y Magdalena. Escobar (1997) y Bustos-Gómez y Lopera (2003) en el departamento del Tolima, registraron 22 y 21 especies respectivamente. En Sucre se tienen registros desde 10 hasta 28 especies (Rivera *et al.* 2006; Bohórquez *et al.* 2008; Navarro y Román 2009; Arias 2009). Jiménez-Ferbans *et al.* (2008) y Barraza *et al.* (2010) en diferentes sitios del departamento de Magdalena encontraron entre 7 y 22 especies. Solís *et al.* (2011) en diferentes bosques del departamento del Atlántico registraron 35 especies, aunque es necesario revisar buena parte del material identificado. Los trabajos mencionados anteriormente, se realizaron en un mayor número de remanentes y de hábitats que los incluidos en nuestro trabajo y algunos en zonas como Neguanje (PNN Tayrona) que es considerado una de las zonas de bosque seco mejor conservadas del país (Tabla 2-6).

Es importante resaltar, que con la metodología empleada en nuestros muestreos se obtuvo una buena representatividad de las especies en la zona de estudio (Figura 2-5), ya que se halló más del 95% de representatividad con los estimadores utilizados, lo cual

permite realizar comparaciones entre hábitats y zonas muestreadas (Escobar 2000, Villareal *et al.* 2006).

La riqueza que se obtuvo, 21 especies, representa el 7.42% de las 288 especies registradas para Colombia (Medina *et al.* 2001; Pulido *et al.* 2007; González *et al.* 2009; Camero 2010; Molano y Medina 2010). Con nuestros resultados (21 especies) y los registros de otras localidades, la riqueza de especies de escarabajos coprófagos es baja cuando se le compara con otras regiones como la Orinoquía y la Amazonía (70 especies).

A excepción de *Eurysternus impresicollis* y de *E. mexicanus* (Medina *et al.* 2001; Genier 2009) las especies recolectadas son nuevos registros para el departamento del Cesar, con lo cual se llena un vacío de información y se amplían los límites de distribución geográfica de estas especies en Colombia. *Pseudocanthon perplexus* se incluyó entre los nuevos registros geográficos, pero no se utilizó en los análisis estadísticos, debido a que se colectó en el pre-muestreo. Su ausencia en las épocas de muestreo, se puede asociar con su condición de “rareza” (Medina *et al.* 2001). Solo recientemente, se han conocido localidades precisas para la especie (Arias 2009 y este estudio).

Tabla 2-6. Comparación de la riqueza hallada en trabajos realizados en Bosque seco tropical en Colombia.

Autor	Localidad	No de especies
IAvH (1997a)	Forestal Monterrey, Zambrano (Bolívar)	16
	Los Colorados, San Juan de Nepomuceno (Bolívar)	21
	Isla Tierra Bomba, Cartagena (Bolívar)	14
	Neguanje (PNN Tayrona), Santa Marta (Magdalena)	18
Escobar (1997)	Armero-Guayabal, Honda (Tolima)	22
Bustos-Gómez y Lopera (2003)	Hacienda el Cardonal, Cerro Cuchilla la Colorada (Tolima)	21
Rivera <i>et al.</i> (2006)	Cuatro fragmentos de bosque seco (Sucre)	14
Jiménez-Ferbans <i>et al.</i> (2008)	Cerros de Santa Marta	12
	Puerto Mosquita, Gaira	18
	Palangana (PNN Tayrona)	15
Bohórquez <i>et al.</i> (2008)	Quinta San Pedro Alejandrino	7
	Reserva Forestal, Colosó (Sucre)	17

Navarro y Román (2009)	Serranía de Coraza, Vereda el Paraíso, Municipio de Coloso (Sucre)	26
	Colosó (Sucre)	23
Arias (2009)	San Benito Abad 1 (Sucre)	11
	San Benito Abad 2 (Sucre)	10
	Toluviejo (Sucre)	28
Martínez <i>et al.</i> (2009)	Cuenca río Gaira (SNSM, Magdalena)	29
Barraza <i>et al.</i> (2010)	Bahía Concha (Santa Marta)	22
Martínez <i>et al.</i> (2010)	Reserva Tierra Arena (Juan de Acosta, Atlántico)	26
Martínez y López (2011)	Buritaca (Magdalena)	21
Solís <i>et al.</i> (2011)	Barranquilla, Tubará y Piojó (Atlántico)	35
Este estudio (2011)	Chimichagua (Cesar)	21

Al género *Canthon* pertenecen siete especies y tres a *Onthophagus*, patrón similar que se repite en otros trabajos (Jiménez-Ferbans *et al.* 2008; Martínez *et al.* 2009; Martínez *et al.* 2010). El resultado sugiere que estos géneros son representantes de bosques secos del caribe colombiano (Martínez *et al.* 2010). El género *Canthon* está ampliamente distribuido en el Neotrópico y se ha demostrado la asociación de las especies de este género con bosques en buen estado de conservación (Medina 2000). En cada uno de los sitios, se presentan pocas diferencias en cuanto a la composición de especies del género (Tabla 1-1); *C. aequinoctialis* fue la más abundante de todo el muestreo; domina en el fragmento BSpl (2976 individuos). Es muy común y está ampliamente distribuida en bosques de tierras bajas, en zonas inundables y en tierra firme (Larsen y Forsyth Submit), se le asocia con bosques y áreas semialteradas de tierras bajas (Solís y Kohlmann 2002), condición que nos da indicio del estado de conservación de las localidades para el caso de Chimichagua.

Canthon acutus fue capturada en los bosques secos del Norte del departamento de Tolima donde era una de las especies dominantes (Escobar 1997) al igual que en el presente estudio. Por otra parte, *C. subhyalinus* no parece ser una especie de bosques en buen estado de conservación; su distribución coincide con la del Mono aullador (*Alloua palliata* y *A. seniculus*.) y ha sido comúnmente asociada con las heces de estos monos (Medina 2000; Molano y Morales 2006; Padilla-Gil y Halffter 2007). La especie fue colectada poco (cinco individuos) en el BSpe1, donde se observó una vez la presencia de los monos.

De *Malagoniella* aff. *astyanax* especie considerada como principal indicadora de bosque tropical seco, se capturaron 27 individuos (Escobar 1997; Padilla-Gil y Halffter 2007). Su mayor abundancia se presentó en el bosque de sitios planos (BSpl), donde igualmente se encontró la mayor abundancia de *C. aequinoctialis*, por el contrario especie típica de bosque húmedo. El hallazgo de *M.* aff. *astyanax* podría indicar que la especie tiene requerimientos de humedad similares a los de *C. aequinoctialis*, que se presentan en este fragmento.

En el caso de las especies del género *Onthophagus* como *O. marginicollis*, especie de potreros y bosques secundarios abiertos, su distribución muy posiblemente se ha extendido con la deforestación (Kohlmann y Solís 2001). Individuos de la especie se recolectaron en todos los fragmentos muestreados, pero en el palmar y en el bosque en pendiente 2 (BSpe2) fue una de las más abundantes, lo cual puede asociarse con la condición de alta intervención que se encontró en estos bosques. La intervención antrópica está dada por la ganadería y la tala y en el caso del palmar también por el corte de hojas de palma para elaboración de escobas y otros utensilios.

En cuanto a la relación rango-abundancia (Figura 2-3), el patrón diferenciado es similar al encontrado por Andresen (2008a). Las curvas tienen pendientes similares con pocas especies dominantes, patrón típico de otras localidades de bosques secos en Colombia (Martínez *et al.* 2009; Martínez *et al.* 2010; Martínez y López 2011). Este patrón puede deberse a que los sitios presentan una fuerte intervención (como el caso del Palmar) que hace que pocas especies dominen y el resto de ellas posiblemente utilicen recursos alternos para su supervivencia, aunque de acuerdo con Rangel (2009, 2010) es un patrón (dominancia de pocos) muy común en la biodiversidad de Colombia.

En el Bosque en sitios planos (BSpl) se presentó la mayor dominancia, las especies *C. aequinoctialis*, *Uroxys* sp. y *C. acutus* presentaron valores muy altos en la abundancia. El patrón es de pocas especies dominantes que acaparan la mayor parte del recurso y el resto de especies con valores bajos en la abundancia.

Las diferencias en los valores de abundancia entre los sitios pueden asociarse con el nivel de intervención de los bosques. Los sitios menos transformados (BSpl y BSpe1) presentan mayores valores de abundancia y de riqueza. El fragmento BSpe1 es un cerro donde está prohibida y se controla la tala y por tal razón se encuentra en proceso de regeneración, con lo cual el efecto de las variaciones microclimáticas es menos drástico, hay un mayor número de microhábitats y se facilita entonces la variedad en la fauna de escarabajos coprófagos (Bustos-Gómez y Lopera 2003). También debe tenerse en cuenta que en los sitios más conservados se presentan poblaciones de monos aulladores.

El bosque en pendiente 2 (BSpe2) presentó valores altos en riqueza, diversidad y equidad (Tabla 2-2), que puede indicar una distribución homogénea de las especies, a pesar de ser un remanente de bosque muy intervenido, condición que se refuerza por los valores altos en la abundancia de *Canthidium* aff. *lebasi* y *O. marginicollis*, especies con preferencia de hábitats perturbados.

Las diferencias en riqueza y abundancia entre el Palmar (PL) y los otros fragmentos, se pueden asociar a la presión de inundación de los caños cercanos que en épocas lluviosas impiden el establecimiento de los nidos. También debe tenerse en cuenta que la intervención puede haber afectado la estructura del suelo.

2.4.2 Relocalización del recurso

El patrón hallado para los gremios, en cuanto a la riqueza, es de un mayor número de especies cavadoras, mientras que en la abundancia son mayores los valores en las especies rodadoras, similar a lo encontrado por Arias (2009) en bosque secos del departamento de Sucre. La mayor cantidad de especies cavadoras, puede estar relacionada con la abundancia del recurso y con características de la localidad que hacen que ser cavador sea más exitoso (por ejemplo los escarabajos cavadores tienen más fuerza para cavar en suelos duros, característica que no tienen los rodadores, Noriega *et al.* 2008). Encontrar un mayor número de especies cavadoras, tiende a ser un patrón que concuerda con lo hallado en otras localidades de Bosque tropical seco (Padilla-Gil y Halffter 2007). Los mayores valores en la abundancia del gremio rodador pueden deberse

a la presencia de monos aulladores que proporcionan un buen recurso de excremento para especies como *C. acutus*. Adicionalmente a esta condición, conviene recordar que las especies rodadoras pueden ser más eficientes usando pequeñas cantidades del recurso (Peck y Forsyth 1982).

El predominio de especies copro-necrófagas (14 especies) igualmente ha sido referenciado en otros estudios en los cuales se concluyó que si hay una variedad de excrementos a disposición, los escarabajos pueden reducir la competencia por un solo tipo de recurso (Halffter *et al.* 1992; Martín-Piera y Lobo 1996; Louzada y Lopes 1997), presentándose repartición del recurso, que está modulado por la segregación ecológica de las especies, la selección del recurso, la variación del tamaño corporal, la segregación temporal y las preferencias de hábitat (Hanski y Cambefort 1991). El predominio de estas especies copro-necrófagas o generalistas es una tendencia común en el bosque tropical seco (Padilla-Gil y Halffter 2007). Esta aseveración se sustenta con el patrón que muestran las curvas de rango-abundancia. Las especies que usan el mismo recurso tienen una fuerte competencia entre sí, por lo que una especie más competitiva hace que disminuya el número de individuos de otra especie (Giller y Doube 1989; Cultid 2007). La alta abundancia de *C. aequinoctialis*, *Canthidium* aff. *lebasi* y *Uroxys* sp. indican que estas especies pueden ser fuertes competidoras y que afectan la abundancia de otras especies.

La preferencia por el excremento humano (omnívoro) se asocia con compuestos derivados del nitrógeno que detectan los escarabajos y hacen que las heces humanas sean muy atractivas (Bustos-Gómez y Lopera 2003).

2.4.3 Diversidad Beta

La mayor complementariedad se observó entre los sitios BSpe1 y PL (45%), lo cual indica que la tasa de recambio de especies es mayor en la medida en que se va de bosques en mejor estado de conservación hacia bosques más intervenidos. Los valores de 45% de complementariedad no permiten demostrar una composición particular de especies (Pulido 2009). La misma situación se evidencia en otros bosques del caribe colombiano,

donde la mayoría de las especies registradas en este trabajo estaban igualmente presentes.

El alto número de especies compartidas entre los sitios, como se observa en la Tabla 2-3 (entre 11 y 15 especies), sugieren que la comunidad de escarabajos coprófagos de las localidades del bosque seco de Chimichagua toleran las condiciones de hábitats típicos de esta región (Bustos-Gómez y Lopera 2003; Martínez *et al.* 2010). Las tasas de recambio entre los bosques y el Palmar pueden asociarse al grado de alteración, que se refleja en la reducción de la cobertura arbustiva y arbórea por entresaca en el Palmar. Este sitio puede ser parte de un subsistema, en el cual la composición básica de especies proviene de los otros remanentes como el bosque de sitios planos con el cual comparte 11 de sus 13 especies. Es posible que el Palmar esté funcionando como un hábitat de paso (corredor) de los escarabajos entre los bosques.

La baja similaridad entre el Bosque Seco de sitio plano (BSpl) y los otros bosques, se puede asociar con la condición de conservación que se observó. En los otros sitios por el contrario, los diferentes grados de disturbio afectan el recambio de especies y probablemente causan la desaparición de especies típicas del ambiente boscoso por especies propias de áreas abiertas como la situación que se presenta en el Palmar.

Los valores de recambio ilustran la importancia de conservar los remanentes de bosque estudiados, ya que cada uno puede tener una función a nivel regional. Los bosques con mayor área y menos intervenidos son fuente de recursos con poblaciones viables de escarabajos. El Palmar es un corredor que permite el paso de especies de escarabajos entre remanentes; y las áreas de tamaño pequeño (BSpe2) son sumideros que permite que las especies se mantengan viables. Esta calificación tendría que estudiarse con mayor detalle para identificar la dinámica de la distribución y los movimientos de las especies entre los fragmentos.

2.4.4 Estacionalidad

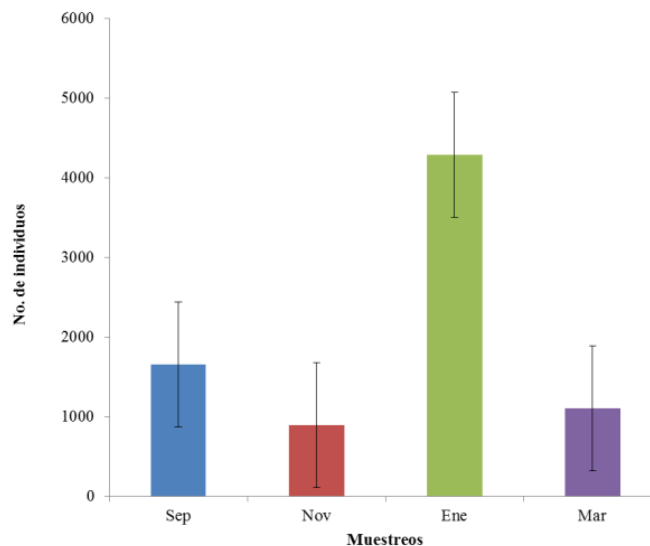
A nivel general cuantitativamente no hay diferencias en los dos periodos climáticos (19 especies en cada una). Se presenta diferencia a nivel cualitativo (composición de especies) con *C. subhyalinus* y *T. pilosum* como las especies colectadas únicamente en época seca y *D. aff. agenor* y *O. acuminatus* de época de lluvias. Cuando se examinan los resultados por sitios, por el contrario si se presentan diferencias. Entre los sitios y temporadas en BSpe1 y PL hay un aumento en la riqueza, en BSpe1 una disminución y para BSpl se mantiene igual (ver Tabla 2-5). Estos resultados sugieren que en cada fragmento las especies se comportan de manera distinta en los períodos pluviométricos. El aumento de la riqueza registrado en algunos remanentes (BSpe1 y PL) de período de lluvia a sequía, no coincide con lo que se ha mencionado en otras localidades de bosque tropical seco (Bustos-Gómez y Lopera 2003; Padilla y Halffter 2007; Vidaurre 2009; Barraza *et al.* 2010; Martínez *et al.* 2010). La disminución de la riqueza en el período de lluvia se puede deber a que durante esta época, el bosque se encuentra inundado, por lo cual los escarabajos no pueden establecer los nidos en el suelo. La disminución de la riqueza presentada en BSpe2 no es significativa ya que solo se disminuye en una especie, por lo que no se puede decir que este remanente se comporte de manera similar a lo hallado en otros estudios.

En los valores de la abundancia, las diferencias se expresan en la época seca, tiene un mayor peso el remanente BSpl, debido a la abundancia de *C. aequinoctialis*. Los muestreos correspondientes a la época de sequía se realizaron en enero y en marzo de 2011 (Figura 2-8). Es factible que en enero (mes de mayor abundancia) hasta ahora se estuviese presentando la época de transición entre los períodos de lluvia y sequía, ya que la emergencia del adulto se da con el aumento de la humedad en el suelo durante las lluvias (Bustos-Gómez y Lopera 2003).

Generalmente, en los bosques húmedos hay mayor abundancia y riqueza en el período lluvioso, ya que es en este período cuando los escarabajos tienen su época reproductiva (Halffter y Mathews 1966; Andresen 2008b). El patrón de mayor abundancia en la época de sequía que se encontró en los remanentes boscosos de Chimichagua, solamente

había sido registrado en Los Tuxtlas localidad mexicana del bosque húmedo tropical de México (Amézquita y Favila 2010), donde se asoció este patrón con la mayor cantidad de excremento de mono araña (*Ateles geoffroyi*) durante este período. En las localidades estudiadas de bosque tropical seco en Colombia (Ver Tabla 2-6), solamente en el trabajo de Martínez y López (2011) realizado entre octubre de 2010 y febrero de 2011, meses cercanos a los periodos muestreados en nuestro trabajo, se documentó este patrón (mayor abundancia en los periodos secos). El resultado quizá se pueda asociar con el comportamiento del ensamble de escarabajos coprófagos en Chimichagua y un patrón anormal de las lluvias en la región, que muestran la alteración del ciclo pluviométrico que se presenta en un año típico de la expresión del fenómeno de la niña.

Figura 2-8. Variación de la abundancia de escarabajos coprófagos durante los muestreos realizados. Septiembre y Noviembre corresponden a época de lluvia y Enero y Marzo a Sequía.



2.5 CONCLUSIONES

Con los resultados de este estudio, se amplía la distribución geográfica de 19 especies; las cifras sobre el número de especies son similares mencionadas en otros estudios en el Caribe colombiano.

Se encontraron especies típicas de bosques en buen estado de conservación (*Deltochilum guildingii*, *Canthon subhyalinus*) y de áreas semialteradas (*Onthopagus acuminatus*, *O. landolti*, *O. marginicollis*), lo cual nos da indicios del estado de conservación de los fragmentos. Se encontraron bosques de superficie grande, pocos intervenidos, así como también remanentes de área reducida, muy intervenidos, condiciones que indudablemente afectan la distribución, abundancia y riqueza de las especies. La riqueza disminuye en la medida en que aumenta el nivel de intervención.

Se encontraron especies catalogadas como típicas de bosque seco tropical como *Malagoniella* aff. *astyanax* junto a especies típicas de bosques tropicales húmedos (*Canthon aequinoctialis*). Esta condición puede ser indicadora de la capacidad de respuesta y adaptación diferencial, según los ecosistemas que presentan los escarabajos coprófagos.

Las diferencias en riqueza, diversidad y abundancia entre los remanentes de bosque estudiados, pueden deberse al nivel de intervención que presentan. Los fragmentos con mayor riqueza fueron los que tenían menos intervención, por el contrario en los remanentes con menor área había una alta intervención dada por la entresaca y la ganadería. De acuerdo con nuestra aproximación inicial, los remanentes de bosque de acuerdo con su tamaño y con ciertas condiciones físicas podrían estar funcionando como fuente sumidero y corredor, condiciones que permiten el intercambio de especies en el área de estudio.

El ensamble de escarabajos coprófagos responde a la estacionalidad pluviométrica en la zona; se encontró una mayor abundancia en la época seca, condición contraria a lo registrado en diferentes estudios. El resultado puede deberse al impacto que tiene la modificación del ciclo pluviométrico un año niña con la extensión de las lluvias más de lo previsto).

3. CAPITULO TRES: INFLUENCIA DE LA ESTRUCTURA DEL HÁBITAT SOBRE EL ENSAMBLAJE DE ESCARABAJOS COPRÓFAGOS (Scarabaeidae: Scarabaeinae) EN FRAGMENTOS DE BOSQUE SECO DE CHIMICHAGUA (CESAR)

3.1 INTRODUCCIÓN

Los cambios producidos en el hábitat como consecuencia de la intervención antrópica hace que la biodiversidad se encuentre altamente amenazada (Primack *et al.* 2001; Kattan y Murcia 2003). Las poblaciones se ven afectadas de manera que se presenta aislamiento, pérdida de especies, cambios en su distribución y tamaño poblacional, lo que en muchos casos convierte a las poblaciones que quedan en los fragmentos en metapoblaciones que pueden sobrevivir, solo si se dan procesos de recolonización a través de la dispersión, donde los corredores juegan un papel importante para la supervivencia de las poblaciones (Hess 1994).

Turner (1996), presenta seis mecanismos de extinción de especies en bosques tropicales fragmentados, los cuales son importantes para poder predecir las respuestas de las poblaciones a la fragmentación: 1) Deforestación relacionada con el disturbio del hábitat; 2) Restricción del tamaño de la población; 3) Reducción de la inmigración/emigración de individuos para colonizar fragmentos después del aislamiento; 4) Efectos de borde; 5)

Efectos superiores por cascadas de interacciones específicas y 6) Colonización/Inmigración de especies exóticas.

Como ya se ha mencionado los escarabajos son sensibles a los cambios producidos luego de la transformación de los ecosistemas. Las condiciones microclimáticas tienen un efecto crítico en la selección de los hábitat por los escarabajos coprófagos (Barbero *et al.* 1999), por lo que el seguimiento se convierte en una forma de observar como los cambios en el hábitat afectan a las especies.

Es por estas razones que es importante identificar como la estructura del hábitat y el microclima tiene influencia sobre la capacidad de los animales de dispersarse en los paisajes. Por lo tanto en este capítulo se busca determinar la influencia de la estructura del hábitat y del microclima sobre el ensamblaje de escarabajos coprófagos.

3.2 MÉTODOS

3.2.1 Medición de las variables

En cada trampa se midieron variables ambientales bióticas y abióticas (Tabla 3-1) y se tomaron datos ecológicos del micro hábitat; la medición de estas variables se realizó en un espacio no mayor a 3 metros de la trampa, adaptando lo realizado por Pulido (2009). Las variables medidas y la forma en que fueron medidas se muestran a continuación:

Tabla 3-1. Variables ambientales y técnicas de medida

Variab ambien tales	Tipo de variable	Técnica de medida
Bióticas	Porcentaje y profundidad de Hojarasca	Un área de 1m ² se dividió en 4 cuadrantes y se tomó el porcentaje de Hojarasca, la profundidad se midió con una regla (Carvajal 2008).
Abióticas	Temperatura ambiental	Se tomó con un Termohigrómetro ambiental en °C.
	Humedad Relativa	Se tomó con un Termohigrómetro ambiental en %.

Textura del suelo	Se tomó una muestra de suelo en cada trampa, con un peso aproximado de 200gr cada una. Estas muestras se llevaron al laboratorio para identificar la textura.
Conductividad	Se tomó una muestra de suelo de 20gr y se disolvió en 20ml de agua destilada. Se agitó por varios minutos y se dejó reposar. Al paso de unos minutos, se tomó la medida en el sobrenadante con un Combo Hanna pH, EC/TDS HI 98129. Con unidades de medición en ms/cm.
Sólidos Totales disueltos (TDS)	Procedimiento igual que el de conductividad. Tomado con Combo Hanna pH/Conductividad HI 98129, con unidades de medición en ppm (partes por millón)
pH	Procedimiento igual que el de conductividad y Sólidos disueltos. Tomado con Combo Hanna pH/Conductividad HI 98129.
Temperatura de suelo	Se tomó con un Termómetro digital BRIXCO Modelo 5055
Humedad de suelo	Se tomó una muestra de suelo, se pesó para obtener el peso húmedo, luego se puso a secar en un horno por 72 horas a 70°C, este suelo se pesó de nuevo y se obtuvo el peso seco. Con estos pesos se utilizó la siguiente fórmula para obtener la humedad en %: $\left(\frac{(\text{Peso húmedo} - \text{Peso Seco})}{\text{Peso seco}} \right) * 100$
Luz	Tomado con Luxímetro LM-81lx

En cada uno de los fragmentos se tomaron las siguientes variables: 1). Pendiente medida con un clinómetro, 2). Cobertura de dosel tomada con un densitómetro,

De igual manera, se determinó el área y el perímetro de los fragmentos estudiados, para estos se utilizaron imágenes satelitales de febrero de 2011, descargadas de la página web <http://glovis.usgs.gov/>; para procesar las imágenes se utilizó la metodología desarrollada por Arellano y Rangel (2010). A su vez, se incluyeron datos de área de otros fragmentos de bosque seco tropical del caribe colombiano para realizar los análisis estadísticos.

La forma de los fragmentos se determinó utilizando el índice de Patton (1975):

$$D = \frac{p}{2\sqrt{\pi A}}$$

Donde, p es el perímetro y A es el área del fragmento (Tabla 3-2). El valor del índice varía entre uno para un fragmento en forma de círculo e infinito para formas altamente irregulares (Pincheira *et al.* 2009).

Tabla 3-2. Área, perímetro y forma de los fragmentos estudiados en Chimichagua (Cesar). (ND=No disponible)

Fragmento	Área (m ²)	Perímetro (m)	Forma
BSpl	8972883.1	104751.26	9.86
BSpe1	341507.92	7820.12	3.77
BSpe2	23441.73	962.25	1.77
PL	546665.35	15367.25	5.86
Martínez <i>et al.</i> 2010	470000	ND	ND
Martínez y López 2011	300000	ND	ND
Martínez y López 2011	100000	ND	ND
Martínez y López 2011	100000	ND	ND

3.2.2 Análisis Estadísticos

Para realizar el análisis de las áreas, se tomaron las abundancias y riqueza halladas en cada uno de los fragmentos estudiados, como solo se trabajaron cuatro fragmentos en este estudio, se incluyeron otros trabajos realizados en el Caribe colombiano donde se tuviera el área de los fragmentos, las abundancias y las riquezas (Tabla 3-3). Con estos datos, se realizó un análisis de regresión lineal simple para ver si hay relación con los atributos de la comunidad (Riqueza y abundancia), utilizando el programa StatGraphics Centurion XV versión 15.2.14.

Tabla 3-3. Área, abundancia y riqueza en fragmentos de bosque seco tropical en el Caribe Colombiano. BSpl (Bosque seco en plano), BSpe1 (Bosque seco en pendiente 1), BSpe2 (Bosque seco en pendiente 2), PL (Palmar), estos son los fragmentos de Chimichagua (Cesar).

Fragmento	Área (ha)	Abundancia	Riqueza
BSpl	897.28	5464	18
BSpe1	34.15	1662	18
BSpe2	2.34	676	16
PL	54.6	177	13
Martínez <i>et al.</i> 2010	47	2882	26
Martínez y López 2011	30	2134	19
	10	1795	17
	10	1810	19

Los registros de abundancia por trampas para las temporadas húmeda y seca analizadas fueron tratados mediante un análisis indirecto de gradientes DCA (análisis de correspondencias sin tendencias), con el fin de identificar las características de dispersión de los datos y así determinar la longitud de los gradientes según sus desviaciones estándar. Desviaciones superiores a cuatro indican buena dispersión de los registros y modelos de distribución con tendencia normal por lo cual se aconseja la utilización de métodos directos de análisis de gradientes como el Análisis de Correspondencia Canónicas (ACC), el Análisis de redundancias (RD) o el Análisis de Correlaciones Canónica; por el contrario si el largo del gradiente no supera esta desviación se aconseja la implementación de métodos indirectos como el Análisis de Componentes Principales (PCA en inglés o ACP en español) ya que optimizan las distribuciones de tipo lineal (segmentos de gradiente normal) (Ter Braak 1995; Arellano y Rangel 2009).

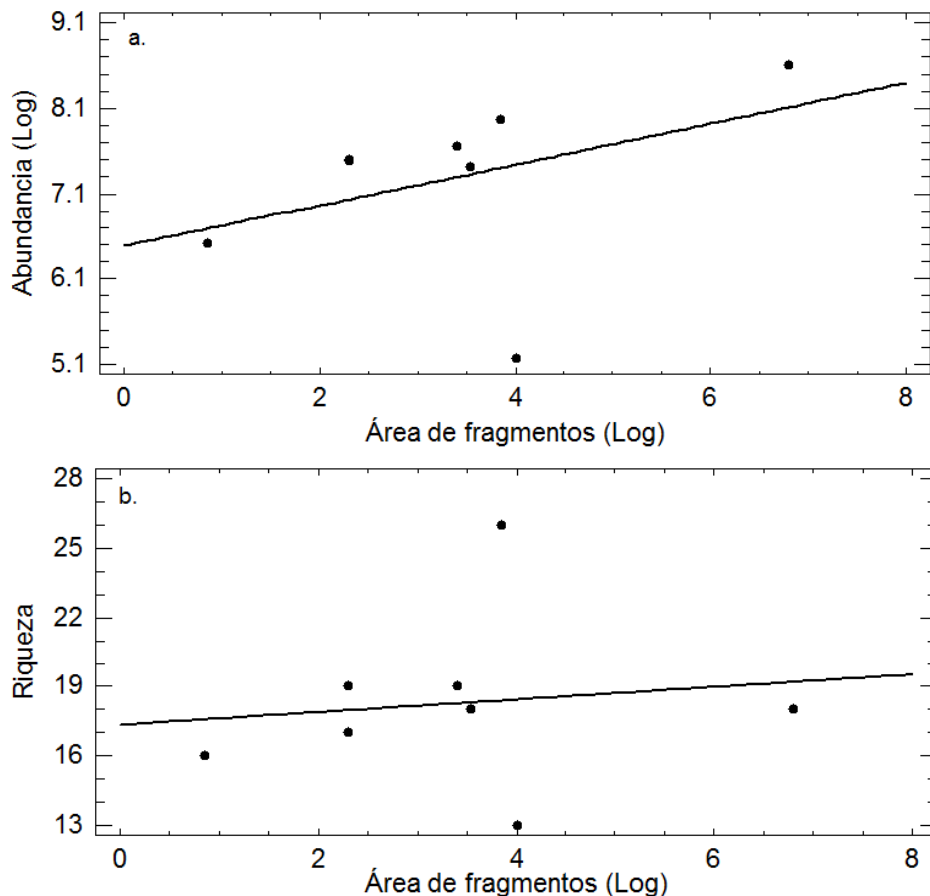
Las pruebas preliminares mostraron tendencias lineales en las distribuciones de los registros de las especies y de las trampas por lo cual se optó por la utilización del método indirecto ACP. Debido a que este análisis no relaciona directamente las dispersiones de los registros de las especies con las variables ambientales medidas se realizó la prueba para los valores centrados y normalizados para las especies y las variables ambientales por separado con el fin de compararlos mediante superposición. Estos análisis se realizaron con el software PC-ORD v 5.10 (McCune y Mefford 2006).

3.3 RESULTADOS

Para el análisis del área de los fragmentos se observa que no existe una relación lineal con la abundancia ($R^2=16.13\%$; $F_{1,6}=1.15$; $p=0.3240$) ni con la riqueza ($R^2=0.032\%$; $F_{1,6}=0$; $p=0.94$) (Figura 3-1).

En términos generales y de acuerdo con el índice de Patton (1975), los cuatro fragmentos tienen una forma irregular, pero el fragmento más grande (Bspl) es el que tiene un mayor valor del índice (Tabla 3-2) y el de menor tamaño (BSpe2) el menor valor del índice, lo cual corresponde a la geometría de los parches, donde a menor tamaño los fragmentos tienden a ser más redondos.

Figura 3-1. Relación de a). Abundancia y b). Riqueza con el área de los fragmentos en el Caribe Colombiano



La textura del suelo en los fragmentos analizados es FrancoArcillosoArenoso (BSpl, BSpe1, y BSpe2) y Arenoso (PL). El porcentaje de la cobertura arbórea disminuye entre el período de lluvia y el de sequía, presentándose mayor pérdida de cobertura en los Bosques secos en pendiente (BSpe1 y BSpe2) (Tabla 3-4).

Tabla 3-4. Medición de las variables en los fragmentos estudiados en Chimichagua (Cesar)

Fragmento	Textura del suelo *	Cobertura arbórea (%)		Forma
		Lluvia	Sequía	
BSpl	FArA	73.57	65.77	9.86
BSpe1	FArA	75.95	47.38	3.77
BSpe2	FArA	63.92	42.55	1.77
PL	Ar	71.25	58.49	5.86

*FArA: FrancoArcilloArenoso; Ar: Arenoso

3.3.1 Distribución de especies en las variables ambientales

Las variables ambientales medidas presentan cambios entre las temporadas y entre los sitios, presentándose un aumento de los valores en algunas variables de temporada de lluvia a seca, como es el caso de la temperatura del aire y del suelo, intensidad de luz, profundidad y porcentaje de hojarasca, mientras que otras como humedad presentan una disminución en los valores. Hay que aclarar que el aumento o disminución de los valores obtenidos para cada una de las variables es diferente en cada uno de los sitios, por ejemplo con respecto a la temperatura (del aire y del suelo) en el Bosque en sitio plano se presenta una disminución pero es leve (ver Anexo C). Cabe resaltar que la conductividad y sólidos disueltos totales son variables que son relacionadas, lo que se observa gráficamente en cada uno de los análisis obtenidos, donde estas dos variables se comportan igual.

Para la época de lluvia, el Análisis de Componentes Principales (ACP) evidencia que los tres primeros ejes explican el 74.329% de la variación de los datos (Tabla 3-5), de acuerdo con esto solo se tomaron y graficaron los ejes uno y dos ya que explican la mayor variación en las variables ambientales con el 57.025% (35.27% y 21.74%

respectivamente); se presentan los autovectores correspondientes a los registros de las variables ambientales en la región y representan su ubicación en el espacio vectorial del ACP, de esta manera, por ejemplo la variable temperatura del aire se encuentra ubicada en el cuadrante positivo del eje uno y negativo en el 2 y 3 con coordenadas x,y y z (0.4914, -0.1, -0.0011) (Tabla 3-6), los autovectores restantes representan los residuos de los vectores en tres dimensiones y su representación/interpretación resultan complejos. Cómo se explicó en la metodología el análisis es un método indirecto, también se obtuvieron los autovalores y autovectores para las especies colectadas en el período (Tabla 3-7 y 3-8) con los cuáles se graficó el ACP. Gráficamente, se observa que para esta época hay un grupo de especies (*E. Impressicollis*, *E. mexicanus*, *C. mutabilis* y *Canthidium* aff. *lebas*) que posiblemente se relacionan con la humedad relativa y otro grupo con el porcentaje y profundidad de hojarasca (Figura 3-2).

Tabla 3-5. Autovalores para el Análisis de Componentes Principales de las variables ambientales en la época de lluvia

EJE	Autovalores	Porcentaje de Varianza	Porcentaje de Varianza acumulada
1	3.528	35.277	35.277
2	2.175	21.748	57.025
3	1.73	17.304	74.329
4	1.033	10.331	84.66
5	0.639	6.392	91.052
6	0.451	4.514	95.566
7	0.198	1.983	97.549
8	0.152	1.518	99.068
9	0.091	0.914	99.981
10	0.002	0.019	100

Tabla 3-6. Valores de Autovectores para las variables ambientales en la época de lluvia.

Variable ambiental	Autovectores					
	1	2	3	4	5	6
Humedad del suelo	-0.134	0.0731	-0.0072	0.9162	-0.1102	0.3191
pH	-0.2796	0.414	-0.158	-0.0334	-0.6139	-0.1793
Temperatura del suelo	0.4868	-0.0261	-0.1312	-0.0784	-0.1451	0.3233
Conductividad	-0.1456	-0.5128	-0.4473	0.0326	-0.0756	-0.036
Sólidos Disueltos Totales	-0.1457	-0.5052	-0.4573	0.0251	-0.0819	-0.0358
Temperatura Ambiental	0.4914	-0.0966	0.0032	0.0718	-0.0031	-0.1362
Humedad Relativa	-0.4486	0.0743	-0.0501	-0.3324	-0.1654	0.3437
Porcentaje de Hojarasca	0.0128	-0.3681	0.4822	0.0983	-0.5011	-0.4811
Profundidad de Hojarasca	-0.0797	-0.3771	0.5028	-0.1365	-0.1655	0.5794
Luz	0.4186	0.1086	-0.2465	-0.0873	-0.5212	0.2348

Tabla 3-7. Autovalores para el Análisis de Componentes Principales de las especies en la época de lluvia

EJE	Autovalores	Porcentaje de Varianza	Porcentaje de Varianza acumulada
1	4.746	24.977	24.977
2	3.557	18.721	43.698
3	2.562	13.485	57.183
4	1.603	8.438	65.621
5	1.149	6.048	71.669
6	1.017	5.355	77.024
7	0.926	4.873	81.897
8	0.734	3.865	85.763
9	0.691	3.637	89.4
10	0.462	2.43	91.83

Tabla 3-8. Valores de Autovectores para las especies en la época de lluvia.

Variable ambiental	Autovectores					
	1	2	3	4	5	6
<i>Canthidium aff. lebasi</i>	-0.3902	0.1392	0.0137	0.0892	-0.0504	0.0577
<i>Canthon acutus</i>	-0.0224	-0.0554	0.408	0.4868	-0.0838	0.1145
<i>Canthon aequinoctialis</i>	-0.0433	-0.4767	-0.0874	0.0063	0.1504	0.0625
<i>Canthon aff. juvenus</i>	-0.038	0.0794	0.1597	0.555	-0.0416	0.4301
<i>Canthon cyanellus sallei</i>	0.0799	0.1157	0.0134	0.1823	0.0784	-0.1612
<i>Canthon mutabilis</i>	-0.3727	0.1311	-0.1373	-0.0108	-0.0338	0.0218
<i>Canthon septemmaculatus</i>	-0.0029	-0.0054	0.4582	0.0053	0.0782	-0.1989
<i>Coprophanaeus gamezi</i>	-0.0287	-0.2425	-0.0103	0.0936	-0.6612	-0.2649
<i>Deltochilum guildingii</i>	-0.0466	-0.4852	-0.0761	0.0065	-0.0366	0.0245
<i>Dichotomius aff. agenor</i>	-0.3994	-0.0727	-0.0385	-0.0049	-0.2251	-0.0682
<i>Eurysternus impressicollis</i>	-0.4002	0.0536	-0.0729	-0.0679	0.1078	-0.0587
<i>Eurysternus mexicanus</i>	-0.4072	0.1105	0.0211	0.0501	-0.0134	0.0236
<i>Malagoniella aff. astyanax</i>	-0.0377	-0.4257	-0.0823	-0.0131	0.3784	0.1191
<i>Onthophagus acuminatus</i>	-0.0061	0.0252	0.4039	-0.4945	-0.0803	0.081
<i>Onthophagus lebasi</i>	-0.0872	-0.0318	0.5472	-0.2302	-0.0399	-0.0938
<i>Onthophagus marginicollis</i>	-0.4297	-0.0709	-0.0247	-0.0825	0.1197	0.002
<i>Phanaeus hermes</i>	-0.1273	-0.2591	0.2958	0.0913	0.3437	-0.0159
<i>Scatimus ovatus</i>	0.016	-0.0174	0.0138	-0.2899	-0.2247	0.7868
<i>Uroxys sp.</i>	-0.0028	-0.3787	0.0211	0.0269	-0.3429	-0.0194

Para la época de sequía, los tres primeros ejes explican el 71.038% de la variación (Tabla 3-9), y para el análisis se tomaron los dos primeros ejes que explican el 58.35% de la variación en las variables ambientales (eje uno el 35.27% y el dos 23.03%). Se muestran los autovectores de las variables ambientales que permiten realizar la gráfica del análisis (Tabla 3-10), al igual que las tablas de autovalores y autovectores obtenidos para las especies en la época de sequía (Tabla 3-11 y 3-12). El ACP no muestra una agrupación definida como en el caso de la temporada de lluvias (Figura 3-3), pero se observa primero que la temperatura del aire y del suelo están relacionadas positivamente y también que estas variables posiblemente están relacionadas con *Malagoniella aff. astyanax*; y *Uroxys sp.* está relacionada con la Luz.

Figura 3-2. Análisis de Componentes Principales para especies de Escarabajos coprófagos en localidades de Bosque seco y su relación con el PCA de las variables físico ambientales. Temporada de Lluvias.

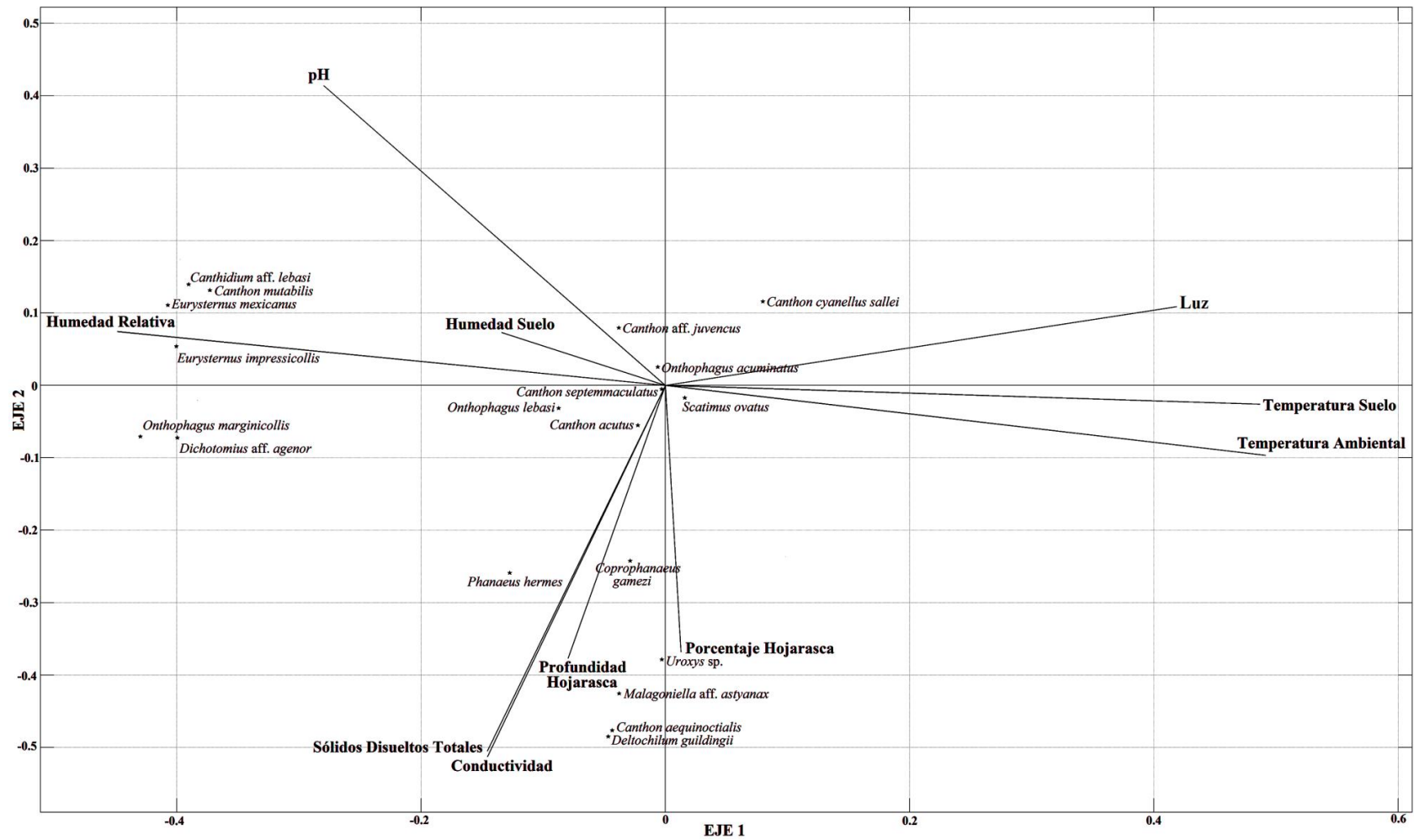


Tabla 3-9. Autovalores para el Análisis de Componentes Principales de las variables ambientales en la época de sequía.

EJE	Autovalores	Porcentaje de Varianza	Porcentaje de Varianza acumulada
1	3.527	35.271	35.271
2	2.308	23.083	58.353
3	1.268	12.685	71.038
4	1.084	10.841	81.879
5	0.897	8.97	90.85
6	0.513	5.131	95.98
7	0.274	2.744	98.724
8	0.086	0.855	99.579
9	0.041	0.406	99.985
10	0.002	0.015	100

Tabla 3-10. Valores de Autovectores para las variables ambientales en la época de sequía.

Variable Ambiental	Autovectores					
	1	2	3	4	5	6
Humedad del suelo	-0.0804	-0.21	-0.3646	-0.5461	0.608	-0.2887
pH	0.2022	-0.0085	-0.6741	-0.209	-0.2028	0.6089
Temperatura del suelo	0.4493	0.2634	-0.1125	0.0109	-0.2212	-0.1385
Conductividad	0.3451	-0.3854	-0.115	0.4073	0.2071	-0.0151
Sólidos Disueltos Totales	0.3434	-0.3878	-0.1118	0.411	0.2001	-0.0315
Temperatura Ambiental	0.4151	0.2421	0.2532	-0.2988	0.1909	0.1919
Humedad Relativa	-0.4134	-0.1028	-0.4116	0.1482	-0.2676	-0.2618
Porcentaje de Hojarasca	0.0827	-0.4672	0.1122	-0.293	-0.5373	-0.0646
Profundidad de Hojarasca	0.1396	-0.4858	0.2744	-0.3459	-0.1402	-0.0459
Luz	0.3796	0.2532	-0.2299	-0.0801	-0.2022	-0.6433

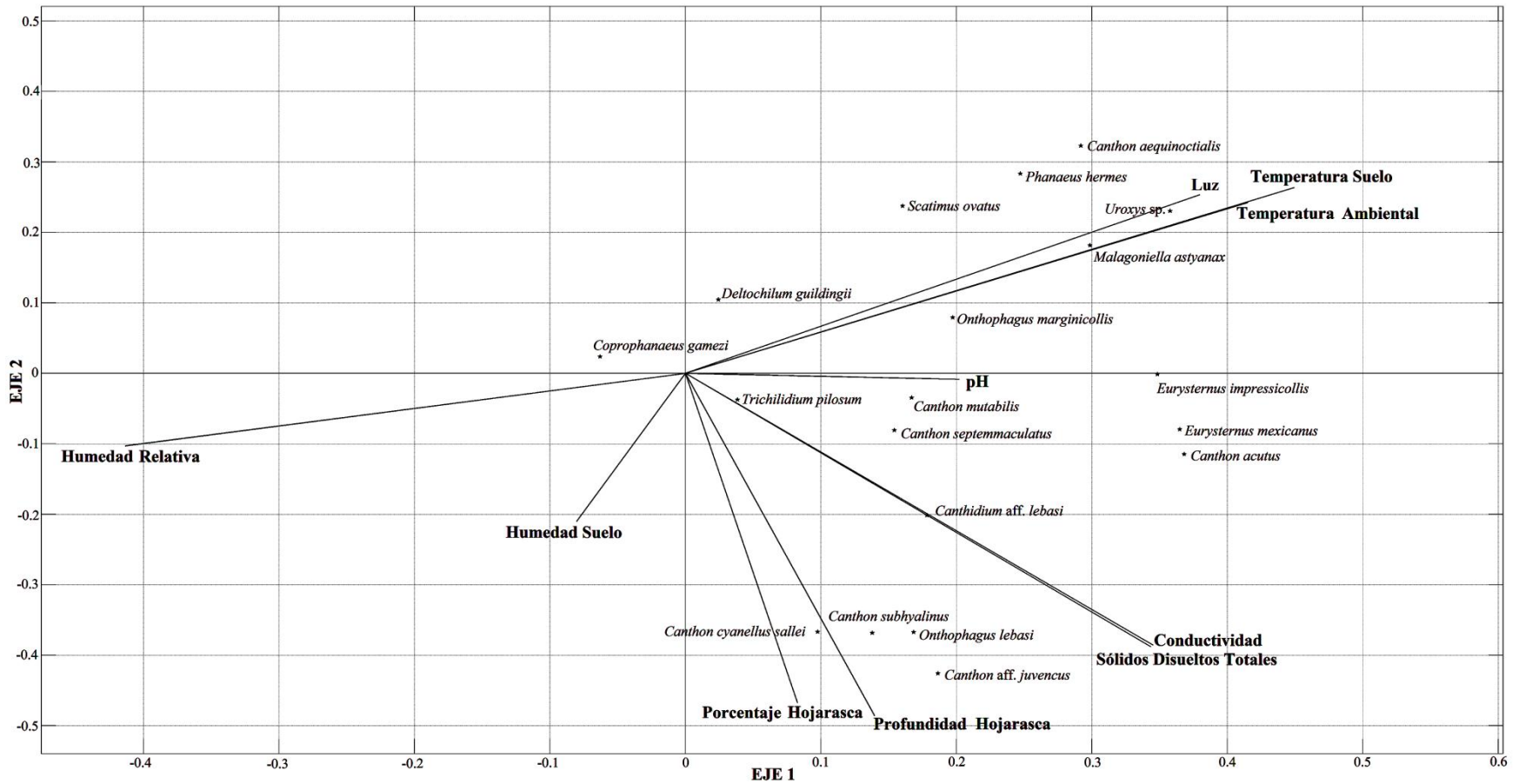
Tabla 3-11. Autovalores para el Análisis de Componentes Principales de las especies en la época de sequía.

EJE	Autovalores	Porcentaje de Varianza	Porcentaje de Varianza acumulada
1	5.567	29.302	29.302
2	3.497	18.408	47.71
3	1.822	9.59	57.299
4	1.348	7.093	64.392
5	1.219	6.413	70.806
6	1.016	5.346	76.151
7	0.915	4.816	80.967
8	0.777	4.089	85.057
9	0.717	3.773	88.83
10	0.618	3.253	92.083

Tabla 3-12. Valores de Autovectores para las especies en la época de sequía.

Variable ambiental	Autovectores					
	1	2	3	4	5	6
<i>Canthidium aff. lebasi</i>	0.1785	-0.2016	-0.1753	0.1824	-0.2467	-0.1557
<i>Canthon acutus</i>	0.3682	-0.1147	0.2321	0.0647	-0.0024	0.0458
<i>Canthon aequinoctialis</i>	0.292	0.3227	-0.2024	0.0216	-0.0937	0.0302
<i>Canthon aff. juvenus</i>	0.1865	-0.4259	-0.1401	0.0798	-0.0726	0.0052
<i>Canthon cyanellus sallei</i>	0.0977	-0.3667	-0.1743	0.0259	-0.0121	0.027
<i>Canthon mutabilis</i>	0.1671	-0.0347	-0.1416	-0.5719	0.193	0.204
<i>Canthon septemmaculatus</i>	0.1544	-0.0808	-0.0279	-0.6574	-0.0082	0.0927
<i>Canthon subhyalinus</i>	0.138	-0.3683	-0.2245	0.015	-0.1643	0.1423
<i>Coprophanæus gamezi</i>	-0.0629	0.0237	0.0212	0.1624	0.2363	0.8532
<i>Deltochilum guildingii</i>	0.0245	0.1044	0.2323	-0.3594	-0.4649	-0.0891
<i>Eurysternus impressicollis</i>	0.3485	-0.0015	0.3317	0.0474	0.2073	-0.0395
<i>Eurysternus mexicanus</i>	0.3649	-0.0797	0.2608	0.0882	0.0732	0.0119
<i>Malagoniella aff. astyanax</i>	0.2987	0.1814	0.2318	0.0934	-0.228	0.127
<i>Onthophagus lebasi</i>	0.1686	-0.3674	-0.0661	0.0202	0.0907	-0.0393
<i>Onthophagus marginicollis</i>	0.1974	0.079	-0.1386	0.0481	0.1586	-0.1883
<i>Phanaeus hermes</i>	0.2473	0.2831	-0.3832	0.0058	0.0674	-0.0183
<i>Scatimus ovatus</i>	0.1604	0.2373	-0.5113	0.0521	0.1209	-0.0591
<i>Trichillidium pilosum</i>	0.0385	-0.0374	0.1657	-0.0704	0.6534	-0.3177
<i>Uroxys sp.</i>	0.3578	0.2303	0.0883	0.1044	-0.0942	0.0778

Figura 3-3. Análisis de Componentes Principales para especies de Escarabajos coprófagos en localidades de Bosque seco y su relación con el PCA de las variables físico ambientales. Temporada de sequía.



3.4 DISCUSIÓN

Para los remanentes de bosque que se estudiaron en Chimichagua y para los otros cuatro del Caribe colombiano (Figura 3-1), no se logró detectar una relación directa entre el tamaño de los fragmentos y los valores de la abundancia y de la riqueza de especies.

Los resultados de este trabajo muestran que la abundancia disminuye en la medida en que disminuye el área de los fragmentos, como se observa en la Tabla 3-2. La riqueza no presenta esta tendencia claramente definida, ya que hay una disminución de las especies entre los remanentes grandes (BSpl y BSpe1). Por el contrario el fragmento más pequeño (BSpe2) tiene mayor cantidad de especies que el Palmar (PL). Esta condición puede indicar que los estados de conservación de estos bosques son diferentes, y que a pesar de tener un área más pequeña sus características han permitido el establecimiento y permanencia de los escarabajos. Para corroborar esta consideración, se requieren trabajos que permitan entender el comportamiento de las poblaciones de escarabajos en estos remanentes y como se realizan los movimientos entre los mismos.

En contraste con nuestros resultados, otros estudios en bosques húmedos muestran una relación entre el área y la abundancia y la riqueza de especies (Klein 1989; Didham *et al.* 1998; Schiffler 2003; Andresen 2003; Chapman *et al.* 2003; Feer & Hingrat 2005; Montes 2010). Los valores de la abundancia y la riqueza disminuyeron en la medida en que lo hicieron los tamaños de los remanentes, como resultado de los procesos de fragmentación. La falta de relación hallada entre el área y la riqueza de especies en este estudio se puede dar porque las especies de los pastizales están en los bosques, con lo cual los fragmentos pequeños aumentan su riqueza. La comunidad es resistente a los cambios que se presentan en los bosques secos o se presentan un fenómeno de fuente-sumidero, donde es posible que los fragmentos grandes (BSpl) estén enviando individuos hacia los fragmentos más pequeños (BSpe2). En este caso, también tendrían los fragmentos que funcionan como corredores por donde van los individuos de un fragmento a otro como es el caso del Palmar (PL).

Hay que tener en cuenta el nivel de intervención y el tipo de vegetación y la forma de estos fragmentos. El Palmar (PL) es el sitio más intervenido y afectado por procesos de entresaca de palma y ganadería; la forma del fragmento tiende a ser lineal (Tabla 3-2), con menos área con vegetación efectiva, lo cual sumado a las consideraciones realizadas con respecto al área pueden influir en las bajas abundancias y riqueza en este fragmento, mientras que BSpe2, a pesar de ser el más pequeño, tiene el menor valor de índice de forma generando mayor área efectiva que favorece el establecimiento de los escarabajos. Los fragmentos que presentan un mayor índice de forma, tienden a tener mayor número de especies (Montes 2010), lo cual puede deberse a que en estos fragmentos se presente una variedad de microclima. Otra explicación a lo que sucede en el fragmento de menor área, puede tener como fundamento lo planteado por Brown y Kodric (1977), en el sentido de que en las áreas de menor tamaño puede presentarse una colonización de especies que vienen de los hábitats cercanos.

En relación con la cobertura de la vegetación, es importante resaltar que puede estar relacionada con la expresión de la abundancia. En el Bosque en sitios planos (BSpl) se presentan los menores cambios en la cobertura arbórea y a la vez las mayores abundancias (Tabla 3-3). Una mayor cobertura arbórea proporciona condiciones estables de temperatura, hojarasca, humedad, que permiten el aumento de los valores de la abundancia y riqueza de especies, como se ha mencionado en otros escarabajos de la familia Carabidae (Pearce *et al.* 2003) y otros escarabajos (Álvarez y Barrera 2007).

Otra variable importante a analizar, es el tipo de suelo. El suelo es el sitio de nidificación y cuidado parental de los escarabajos (Hanski y Cambefort 1991; Halffter y Favila 1993). En suelos arenosos se presentan menores valores de abundancia y de riqueza (Orozco y Pérez 2008), como sucede en el PL, sitio con la menor abundancia y riqueza y que presenta suelos con textura arenosa (Tabla 3-3 y 3-4). Los otros fragmentos (BSpl, BSpe1 y BSpe2) tienen suelos con textura Franco-Arcillo-Arenosa donde se facilita la nidificación y el cuidado parental (Orozco y Pérez 2008; Schiffler 2003). En el fragmento del palmar, aparte de la textura del suelo hay que tener en cuenta, que durante la época de lluvia, se inunda, razón por la cual hace que los escarabajos deban buscar otros sitios para alimentarse y nidificar.

Aunque el área, la forma del remanente boscoso y el tipo de suelos juegan un papel importante en la distribución de las especies, es necesario explorar las condiciones del microclima que pueden influir en la presencia de los escarabajos, ya que su respuesta característica a los cambios ambientales ha sido reconocida. Sobre la base de esta consideración se hizo un análisis detallado de variables medioambientales para detectar influencias sobre el ensamblaje de escarabajos en estos remanentes de bosque.

Los análisis de componentes principales (ACP) para los períodos climáticos, muestran que en la temporada de lluvias (Figura 3-2), hay un grupo de especies conformado por *E. impressicollis*, *E. mexicanus*, *C. mutabilis* y *Canthidium aff. lebasi* que se agrupan bajo la variable de humedad relativa de manera positiva, lo cual indica que estas especies requieren de más humedad para su establecimiento. Se diferencia también un grupo de especies de la tribu Canthonini (*Malagoniella aff. astyanax*, *C. aequinoctialis* y *D. guildingii*), que se encuentra influenciado por el porcentaje y profundidad de hojarasca, lo cual puede deberse a que estas especies por ser de tamaño grande (más de 1cm) y color oscuro se puedan detectar más fácil por potenciales depredadores, lo que hace que necesiten la hojarasca para su protección, establecimiento y fabricación de nidos superficiales. En otros grupos de artrópodos la hojarasca y su profundidad, se convierten en una fuente de alimento, en un refugio contra depredadores y protección contra la en la época seca, con lo cual se previene el descenso de las poblaciones (Levings y Windsor 1985; Kattan *et al.* 2006; Pearce y Venier 2006). Scholtz *et al.* (2009) menciona especies de escarabajos coprófagos de los bosques, que tienen un microhábitat restringido bajo la corteza y hojarasca, sitios donde pueden estar menos expuestos a variaciones climáticas extremas y a la depredación.

En el caso del período de sequía, no se presenta una diferenciación clara de grupos de especies influenciados por alguna variable ambiental (Figura 3-3). Se observa que *M. aff. astyanax* se encuentra estrechamente relacionada con la temperatura del aire y del suelo. Esta especie, ha sido catalogada como típica de bosques secos (Escobar 1997; Padilla-Gil y Halffter 2007), puede que esté adaptada a los cambios microclimáticos que se presentan durante la temporada de sequía. Las abundancias de esta especie aumenta durante la época seca y se colectó en el remanente que tiene los menores cambios de

cobertura y temperatura (entre otros) durante la esta época (BSpl). *Uroxys* sp. puede relacionarse con la intensidad de luz, es decir que esta especie puede soportar de mejor manera un aumento en la intensidad de la luz recibida en los fragmentos y con lo cual podrían pasar de un sitio a otro a través de un área descubierta.

Comparando los ACP en los períodos de lluvia y de sequía, se observa que no hay una agrupación definida de respuesta al microclima por parte de las especies. Es posible que los requerimientos microambientales de los escarabajos durante las épocas cambien, pero con los análisis realizados no se logró detectar las variables ambientales que están relacionadas con los cambios de la comunidad de escarabajos coprófagos. En trabajos de corte metodológico similar, solo se halló que variables como la textura del suelo y el área basal de los árboles tienen una relación con el ensamblaje de escarabajos coprófagos (Schiffler 2003; Pulido 2009).

Se ha sugerido que la selección de los hábitats y la distribución geográfica están relacionados con las estrategias de termorregulación de los escarabajos y las variaciones de la temperatura en los microhábitats (Verdú *et al.* 2006), pero con las mediciones que se efectuaron en este trabajo, estas aseveraciones no se pudieron comprobar. Conviene hacer un seguimiento a las variaciones microclimáticas y la respuesta a nivel fisiológico de las especies a estas alteraciones, de trata de corroborar las variables del microclima que pueden determinar su presencia o ausencia en un hábitat determinado.

3.5 CONCLUSIONES

Aunque se diferenció una leve tendencia a disminuir la abundancia y la riqueza en la medida en que disminuye el área y la forma de los remanentes, no se encontró una relación directa entre el área y la forma de los remanentes estudiados con la riqueza y abundancia del ensamble de escarabajos coprófagos. En un futuro deberá comprobarse con información de otros remanentes si realmente hay o no una relación entre estos atributos y el ensamble de escarabajos.

El tipo de suelo (textura) es un factor que puede limitar la presencia de los escarabajos. En suelos arenosos se dificulta el proceso de nidificación, como en el caso del Palmar, en donde se presentaron los menores valores de riqueza y abundancia de escarabajos; por el contrario a los sitios con suelos Franco arcillosos se alcanzaron mayores valores en abundancia y riqueza.

El análisis asociado a la estacionalidad muestra una posible relación a nivel de especies con la humedad relativa (determinadas especies necesitarían menos requerimientos de humedad para su establecimiento). Otra relación fue con la hojarasca, ya que es una forma importante de protección ante condiciones adversas.

Malagoniella aff. *astyanax* parece soportar los aumentos en la temperatura del aire y del suelo que se presentan en los remanentes boscosos en la época de sequía, con lo cuál se confirmaría su calificación de especie típica de bosque seco tropical.. Los valores mayores en abundancia de esta especie se encontraron en los sitios en donde la oscilación térmica fue menor (diferencia de temperatura entre época de lluvia y no lluvia), razón que indica la conveniencia de continuar los estudios sobre la biología de la especie.

No se logró establecer de manera directa la variable ambiental que influye decisivamente en el ensamble de escarabajos. Se establecieron variables que influyen sobre una o un grupo de especies, con lo cual se abre un interrogante para establecer las relaciones del microclima con el ensamble de escarabajos.

4. CONSIDERACIONES FINALES

Los resultados de esta investigación permiten llenar el vacío en cuanto a presencia y distribución de escarabajos coprófagos en el departamento del Cesar. Los valores sobre riqueza y abundancia en los remanentes de bosque seco tropical, señalan que estos parches constituyen áreas apropiadas para impulsar programas de conservación.

Se documentaron los efectos de la estacionalidad marcada en la zona; se encontraron variaciones en la abundancia, que fue mayor en la época de sequía. Estos resultados se apartan de las consideraciones mencionadas en otros estudios hasta ahora, en los cuáles, la abundancia siempre fue mayor en las épocas lluviosas.

El nivel de intervención sobre los remanentes de bosque seco, afecta a la biodiversidad en general, y en particular se evidencia una disminución de la riqueza y abundancia de los escarabajos en los sitios con menor grado de conservación de las condiciones originales (más transformados). Es probable que la intervención antrópica se manifieste en cambios en parámetros como la textura del suelo. La condición arenosa como la que se presenta en el Palmar, no favorece algunos procesos del ensamble de escarabajos (nidificación) contrario a los otros fragmentos en donde se presenta la condición Franco-Arenosa. Si esta interpretación es válida, es posible considerar que el Palmar que se estudió se comporta más como un corredor que hace permite el tránsito de las especies entre los remanentes.

No se logró establecer una relación directa entre tamaño y la forma del fragmento y los valores de abundancia ni número de especies. A este respecto, preliminarmente consideramos que los fragmentos de mayor tamaño funcionan como fuente de escarabajos para mantener el ensamblaje en fragmentos más pequeños, utilizando

corredores. Obviamente es necesario continuar con este tipo de investigaciones para documentar plenamente esta condición.

No se logró discriminar cual variable ambiental influye decisivamente sobre las variaciones (riqueza y abundancia) del ensamble de escarabajos. Probablemente en la composición del ensamble debería ser apropiado discriminar a las especies, ya que el comportamiento particular puede verse enmascarado al considerar la totalidad del ensamble. Debido a esto quizá sea conveniente seleccionar a determinadas especies para establecer las relaciones con las variables.

4.1 IMPLICACIONES PARA LA CONSERVACIÓN

De acuerdo con los resultados expuestos anteriormente, los remanentes de bosque estudiados tienen una alta representatividad de la fauna escarabajos coprófagos y elevado grado de recambio de especies, lo cual permite pensar que los fragmentos en conjunto están funcionando como un sistema metapoblacional, donde algunos fragmentos son corredores (como en el caso del Palmar) que permiten los procesos de dispersión de especies entre fragmentos grandes, ya que a los escarabajos se les dificulta cruzar por áreas abiertas, dadas las condiciones adversas que allí se presentan. Estos corredores que están siendo utilizados no solamente por los escarabajos sino también por otros grupos como primates (obs. Personal) facilitarían la conservación de la mayor parte del especies del ensamble de escarabajos de la zona.

Otros remanentes como el Bosque en pendiente 2 por su tamaño y la riqueza de especies aparentemente está funcionando como sumidero, ya que los valores bajos en abundancia influyen en el no mantenimiento de poblaciones viables. Finalmente fragmentos grandes como el Bosque en sitio plano (BSpl) puede ser una fuente que mantiene un ensamblaje estable de escarabajos que migran a otros remanentes a través de los corredores.

El ensamblaje de escarabajos coprófagos que se encontró en los remanentes de bosque tropical seco, responde de manera distinta al de los escarabajos de los bosques tropicales húmedos. Los resultados obtenidos ilustran la importancia de conservar y mantener estos remanentes de bosques.

No obstante las consideraciones anteriores, es conveniente desarrollar otros estudios para determinar de manera precisa los procesos de dispersión de los escarabajos entre remanentes (fragmentos) y las respuestas de las poblaciones a los cambios originados por el hombre. Es importante también esclarecer la influencia de los potreros y ecotonos, sobre la riqueza de especies.

4.2 RECOMENDACIONES

Se sugiere continuar con estudios de este tipo en áreas representativas de la formación bosques tropical seco del caribe colombiano. Se deben definir claramente los patrones de distribución de las especies y el grado de afectación a los escarabajos coprófagos por la intervención de las áreas. En el mismo sentido, es necesario mejorar la identificación del material colectado en este tipo de trabajos y unificar los métodos de captura con lo cual será posible realizar de mejor manera las comparaciones.

Igualmente, debe considerarse la posibilidad de realizar estudios de la biología de las especies de escarabajos y de los requerimientos microclimáticos. Se trata de establecer de mejor manera las relaciones entre el clima y el ensamblaje de los escarabajos.

De igual manera, cabe resaltar, que es importante continuar haciendo este tipo de estudios en la zona, debido a que los ecosistemas de bosque seco se encuentran en peligro por la fuerte intervención antrópica. Estos trabajos permitirán conocer la fauna de escarabajos coprófagos y contribuir de esta manera a su conservación.

A. Anexo A: Fotografías de las especies de escarabajos coprófagos colectados en Chimichagua (Cesar).



Canthidium aff. *lebasi* (Harold, 1867)



Canthon acutus (Harold, 1868)



Canthon aequinoctialis (Harold, 1868)



Canthon aff. *juvenicus* (Harold, 1868)



Canthon cyanellus sallei (Harold, 1863)



Canthon cyanellus sallei (Harold, 1863)



Canthon mutabilis (Lucas, 1857)



Canthon septemmaculatus (Latreille, 1811)



Canthon subhyalinus (Harold, 1867)



Coprophanaeus gamezi (Arnaud, 2002) ♂



Coprophanaeus gamezi (Arnaud, 2002) ♀



Deltochilum guildingii (Westwood, 1835)



Dichotomius aff. agenor (Harold, 1869) ♂



Dichotomius aff. agenor (Harold, 1869) ♀



Eurysternus impressicollis (Castelnau, 1840)



Eurysternus mexicanus (Harold, 1869)



Malagoniella aff. astyanax (Harold, 1867)



Onthophagus acuminatus (Harold, 1880) ♀



Onthophagus acuminatus (Harold, 1880) ♂



Onthophagus lebasi (Boucomont, 1932)



Onthophagus marginicollis (Harold, 1880) ♀



Onthophagus marginicollis (Harold, 1880) ♂



Phanaeus hermes (Harold, 1868) ♂



Phanaeus hermes (Harold, 1868) ♂



Phanaeus hermes (Harold, 1868) ♀



Scatimus ovatus (Harold, 1868)



Trichillidium pilosum (Robinson, 1948)



Uroxys sp. ♂



Uroxys sp. ♀



Pseudocanthon perplexus (LeConte, 1847)

B. Anexo B: Tabla de abundancias absolutas de las especies colectadas en los fragmentos de bosque seco estudiados en Chimichagua (Cesar)p por temporadas. BSpl: Bosque seco en plano; BSpe1: Bosque seco en pendiente 1; BSpe2: Bosque seco en pendiente 2; PL: Palmar; LI: Lluvia; SE: Seco

Sitio Período Trampa Especie	BSpe1										BSpe2																												
	LL					SE					LL					SE																							
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10									
<i>Canthidium aff. lebasi</i>	5	3	13	22	7	4	0	2	2	0	3	12	7	2	0	0	0	0	2	0	2	33	54	53	20	1	0	6	2	1	3	0	0	1	4	0	0	0	1
<i>Canthon acutus</i>	6	3	21	24	9	9	11	3	1	0	118	115	137	120	70	45	2	1	2	2	0	2	0	0	1	0	0	0	0	0	43	5	3	4	22	1	1	0	0
<i>Canthon aequinoctialis</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Canthon aff. juvenus</i>	0	0	3	0	0	0	2	0	0	0	14	25	27	25	4	5	0	0	0	0	0	1	1	0	1	0	0	0	0	0	3	0	1	2	0	0	0	0	0
<i>Canthon cyanellus sallei</i>	2	3	6	8	17	45	49	41	60	30	9	8	12	7	2	10	0	1	2	1	2	0	0	0	0	0	0	1	0	2	0	0	0	0	2	14	5	0	0
<i>Canthon mutabilis</i>	0	0	0	0	0	1	0	0	1	0	0	1	4	1	2	2	0	0	3	1	0	2	21	24	21	2	4	8	7	0	1	5	3	1	1	0	1	0	1
<i>Canthon septemmaculatus</i>	3	3	9	17	11	3	0	1	0	2	5	2	2	3	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0
<i>Canthon subhyalinus</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	3	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Coprophanaeus gamezi</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Deltochilum guildingii</i>	0	0	0	2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	2	0	0	0	0	0	0
<i>Dichotomius aff. agenor</i>	1	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	2	4	4	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Eurysternus impressicollis</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	7	2	0	2	5	0	0	0	0	0	0	0	4	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0
<i>Eurysternus mexicanus</i>	0	0	1	0	1	0	0	0	0	0	5	7	3	1	3	0	0	0	0	0	0	0	3	2	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0
<i>Malagoniella aff. astyanax</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Onthophagus acuminatus</i>	5	0	5	0	2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Onthophagus lebasi</i>	12	3	19	12	9	3	0	0	0	0	7	2	4	1	1	0	0	0	0	0	1	0	3	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Onthophagus marginicollis</i>	11	4	6	7	4	2	0	0	0	0	7	5	3	0	2	0	0	0	0	0	5	1	70	38	23	0	0	0	0	0	1	0	4	0	2	0	0	0	0
<i>Phanaeus hermes</i>	5	0	7	13	2	1	0	0	0	0	0	0	1	1	1	0	0	0	0	0	0	0	1	1	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Scatimus ovatus</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	4	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Trichillidium pilosum</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Uroxys sp.</i>	4	6	16	26	5	4	17	6	8	1	6	15	21	14	11	7	0	0	0	0	6	9	9	3	2	0	1	1	0	0	21	2	6	14	14	6	0	0	0

83 Influencia del hábitat sobre el ensamblaje de escarabajos coprófagos (Scarabaeidae: Scarabaeinae) en bosques secos del municipio de Chimichagua (Cesar)

Cont. Anexo B.

Especie	Sitio Período Trampa	PL										BSpl																								
		LL					SE					LL					SE																			
		1	2	3	6	7	10	1	2	3	4	5	6	8	10	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	
<i>Canthidium aff. lebasi</i>		0	0	0	0	0	0	0	1	2	0	0	0	0	0	5	0	1	0	0	0	0	0	1	1	0	5	0	1	4	0	0	0	0	0	0
<i>Canthon acutus</i>		0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	5	7	0	0	0	0	0	0	0	8	6	120	404	105	65	26	0	0	4	4	22
<i>Canthon aequinoctialis</i>		0	2	3	0	0	0	0	0	2	3	0	0	0	0	130	304	167	116	21	1	1	9	1	5	221	301	595	796	288	0	0	11	7	2	
<i>Canthon aff. juvenus</i>		1	0	0	0	0	0	4	6	2	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	2	3	0	0	0	0	0	0	0	0	
<i>Canthon cyanellus sallei</i>		0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	1	0	
<i>Canthon mutabilis</i>		0	0	0	0	0	0	0	0	2	2	2	1	0	1	3	0	0	0	0	0	0	0	0	0	2	3	1	4	4	8	0	1	0	0	
<i>Canthon septemmaculatus</i>		0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	0	0	0	0	3	0	0	0	2	0	0	0	0	1	7	3	0	1	14	9	7	0	0	0	
<i>Canthon subhyalinus</i>		0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	
<i>Coprophanæus gamezi</i>		0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	1	0	1	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	
<i>Deltochilum guildingii</i>		0	1	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	15	21	11	9	9	0	1	4	1	3	3	3	0	3	3	0	1	5	6	1	
<i>Dichotomius aff. agenor</i>		0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	3	0	1	0	0	0	0	0	2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	
<i>Eurysternus impressicollis</i>		0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	6	13	4	2	1	0	0	0	0	0	
<i>Eurysternus mexicanus</i>		0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	5	13	3	3	0	0	0	0	0	0	
<i>Malagoniella aff. astyanax</i>		0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	3	3	6	2	0	0	0	0	0	0	4	6	9	3	0	0	0	0	0	0	
<i>Onthophagus acuminatus</i>		0	1	2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	
<i>Onthophagus lebasi</i>		0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	2	3	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	
<i>Onthophagus marginicollis</i>		1	3	6	0	0	0	3	2	30	3	17	0	0	0	28	18	12	37	11	0	1	0	0	0	8	9	9	12	6	0	0	0	0	0	
<i>Phanaeus hermes</i>		0	2	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	7	6	2	16	1	0	0	1	0	0	4	7	11	31	18	0	0	0	0	0	
<i>Scatimus ovatus</i>		0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	2	0	0	0	0	0	0	
<i>Trichillidium pilosum</i>		0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	
<i>Uroxys sp.</i>		4	1	7	2	2	1	1	1	0	1	1	0	0	0	48	46	53	6	1	34	20	37	24	28	155	214	238	210	10	0	5	11	6	9	

C. Anexo C: Valores registrados para cada una de las variables ambientales medidas por temporadas de lluvia y sequía en cada sitio.

SITIO	T	TEMPORADA DE LLUVIA										TEMPORADA DE SEQUÍA									
		HS	pH	TS	Cd	SDT	TA	HA	H%	Hp	Luz	HS	pH	TS	Cd	SDT	TA	HA	H%	Hp	Luz
BSpe1	1	58.75	8.17	25.57	0.35	0.16	28.43	87.33	0	0	1748.67	11.78	7.05	26.77	0.06	0.03	28.60	72.67	40	2	743.00
	2	50.00	8.03	26.07	0.10	0.05	29.43	83.67	0	0	2195.50	12.56	7.12	26.47	0.04	0.01	28.93	72.00	30	2	5351.67
	3	39.61	8.10	25.93	0.07	0.03	29.23	82.67	75	1	1190.00	15.67	7.28	26.37	0.02	0.00	29.50	73.67	70	3	1759.67
	4	48.33	7.89	26.17	0.08	0.04	29.67	80.67	25	1	1370.00	9.62	7.46	26.87	0.06	0.03	29.73	71.00	25	2	1244.00
	5	63.77	8.28	26.17	0.07	0.03	29.70	79.00	75	1	1872.00	12.45	7.47	28.77	0.09	0.03	30.43	69.33	100	4	5183.33
	6	60.79	8.13	27.07	0.07	0.03	30.63	76.67	0	0	12963.33	17.35	7.68	26.20	0.01	0.01	30.50	68.33	100	5	1427.33
	7	42.73	7.92	26.97	0.06	0.03	30.30	77.33	75	1	2683.00	7.41	7.52	30.47	0.12	0.06	31.47	63.67	100	3	10976.67
	8	57.58	7.96	26.13	0.04	0.02	30.43	78.67	50	1	1337.33	19.57	7.65	28.67	0.08	0.04	31.23	65.33	100	4	4740.00
	9	74.75	8.05	26.40	0.07	0.03	30.70	76.67	100	1	3480.00	14.62	7.82	27.43	0.01	0.01	31.23	65.67	100	3	6890.00
	10	28.42	7.90	25.87	0.04	0.02	30.70	77.00	25	2	2573.33	16.22	7.75	26.70	0.07	0.04	30.70	64.00	100	4	2971.33
	11	35.43	8.98	24.97	0.04	0.02	27.47	87.00	10	2	275.00	7.62	7.46	27.60	0.28	0.14	30.03	65.67	100	8	6400.00
	12	31.52	9.22	25.13	0.05	0.02	27.50	86.67	0	0	868.67	9.08	7.45	28.47	0.19	0.09	31.23	64.67	100	4	11103.33
	13	52.22	9.18	25.00	0.01	0.01	27.80	88.67	50	2	549.33	9.39	7.61	27.67	0.12	0.06	32.57	62.67	100	4	3490.00
	14	48.24	9.16	25.60	0.05	0.03	28.57	86.33	15	1	1911.00	7.28	7.44	28.30	0.52	0.26	31.70	59.00	100	7	6110.00
	15	44.44	9.22	25.13	0.02	0.01	28.60	86.00	70	1	469.67	8.89	7.40	29.80	0.21	0.10	33.33	61.00	100	6	14466.67
	16	23.89	9.11	26.90	0.03	0.01	29.13	85.33	10	2	6160.00	10.57	7.36	27.13	0.16	0.07	32.40	58.67	100	3	5600.00
	17	49.29	8.98	25.53	0.08	0.04	29.17	81.67	45	2	2641.00	7.51	7.47	31.97	0.15	0.08	33.43	58.33	100	4	18760.00
	18	78.95	9.11	25.33	0.02	0.01	29.00	83.67	30	1	2704.00	15.63	7.56	30.00	0.11	0.06	32.43	56.00	100	3	11470.00
	19	116.67	9.19	25.00	0.05	0.03	28.83	84.67	70	3	384.33	14.16	7.41	28.50	0.64	0.33	32.27	55.33	100	5	5843.33
	20	67.58	9.13	25.30	0.07	0.04	28.80	85.33	0	0	2114.33	12.97	7.48	27.93	0.21	0.10	32.13	58.00	100	4	7373.33

Convenciones: BSpl: Bosque seco en plano; BSpe1: Bosque seco en pendiente 1; BSpe2: Bosque seco en pendiente 2. T: Trampa. HS: Humedad del suelo, TS: Temperatura del suelo; Cd: Conductividad; SDT: Sólidos Totales Disueltos; TA: Temperatura Ambiental; HA: Humedad Relativa; H%: Porcentaje de Hojarasca; Hp: Profundidad de Hojarasca. Nd: No hay Dato.

85 Influencia del hábitat sobre el ensamblaje de escarabajos coprófagos (Scarabaeidae: Scarabaeinae) en bosques secos del municipio de Chimichagua (Cesar)

Cont. Anexo C.

SITIO	T	TEMPORADA DE LLUVIA										TEMPORADA DE SEQUÍA									
		HS	pH	TS	Cd	SDT	TA	HA	H%	Hp	Luz	HS	pH	TS	Cd	SDT	TA	HA	H%	Hp	Luz
BSpe2	1	32.92	7.70	26.00	0.04	0.02	30.50	77.00	100	2	5692.00	3.87	7.51	27.03	0.06	0.02	31.27	64.00	30	2	2368.67
	2	28.57	7.39	27.57	0.03	0.01	30.27	81.33	15	1	3530.00	2.06	7.43	28.93	0.04	0.02	31.77	65.33	10	1	5970.00
	3	17.00	7.40	28.33	0.02	0.01	31.57	75.67	25	1	9073.33	1.52	7.50	30.80	0.03	0.02	33.63	62.67	10	1	16170.00
	4	24.33	7.29	27.77	0.02	0.01	33.03	72.33	75	1	9693.33	4.40	7.51	29.20	0.01	0.00	34.40	60.33	15	1	9623.33
	5	12.50	7.22	28.37	0.02	0.01	32.70	73.67	25	1	13980.00	3.79	7.44	28.07	0.04	0.01	34.37	60.33	60	3	9733.33
	6	63.33	7.28	29.43	0.04	0.02	32.77	76.33	25	1	14850.00	1.16	7.42	35.17	0.01	0.00	36.20	55.67	10	1	13500.00
	7	29.29	7.18	29.80	0.01	0.00	33.33	71.33	50	1	11696.67	1.62	7.35	36.00	0.09	0.04	37.70	55.33	5	1	18470.00
	8	37.88	7.17	28.03	0.03	0.01	33.37	67.33	50	1	6203.33	2.07	7.48	30.67	0.02	0.01	36.73	51.00	100	2	12700.00
	9	25.00	7.41	28.67	0.04	0.02	33.60	71.00	25	1	11720.00	2.29	7.40	36.47	0.02	0.01	36.47	49.67	30	2	12553.33
	10	42.67	7.45	26.30	0.04	0.02	32.40	71.00	25	1	1689.33	2.35	7.50	30.00	0.04	0.01	35.27	51.67	10	1	7633.33
	11	35.00	9.34	25.90	0.01	0.01	29.43	86.00	0	0	1767.67	2.98	7.02	28.40	0.11	0.06	32.27	56.33	70	2	6196.67
	12	31.54	9.24	26.37	0.03	0.01	30.20	85.33	0	0	2112.67	1.68	6.92	30.47	0.09	0.04	32.87	57.00	10	1	9830.00
	13	12.13	9.15	27.40	0.02	0.01	30.33	83.33	0	0	14275.00	2.61	6.92	33.57	0.11	0.05	34.23	54.67	50	1	18453.33
	14	21.59	9.09	27.07	0.03	0.02	31.17	84.67	90	2	13170.00	2.78	6.77	31.97	0.08	0.04	34.20	52.67	40	2	11593.33
	15	32.31	9.09	26.77	0.04	0.02	31.13	84.00	100	3	7750.00	3.98	6.60	31.10	0.13	0.06	34.50	53.00	80	4	9930.00
	16	25.00	9.03	29.73	0.00	0.00	31.00	82.33	0	0	16675.00	5.89	6.70	27.63	0.06	0.03	34.13	52.00	100	8	3566.67
	17	25.40	9.03	28.00	0.01	0.01	30.93	82.67	0	0	10865.00	22.40	7.34	26.07	0.18	0.09	33.87	52.00	80	4	11542.33
	18	18.82	9.00	27.60	0.25	0.12	30.67	85.00	0	0	4155.00	14.56	7.73	25.90	0.08	0.03	33.17	55.00	100	6	936.33
	19	42.00	9.10	27.33	0.00	0.00	30.93	81.33	0	0	12195.00	21.81	7.81	25.73	0.13	0.06	32.57	57.33	80	3	684.00
	20	33.93	8.97	26.63	0.00	0.00	31.50	80.67	0	0	3070.00	48.29	7.87	25.63	0.12	0.06	32.80	59.00	50	4	4948.33

Cont. Anexo C.

SITIO	T	TEMPORADA DE LLUVIA										TEMPORADA DE SEQUÍA									
		HS	pH	TS	Cd	SDT	TA	HA	H%	Hp	Luz	HS	pH	TS	Cd	SDT	TA	HA	H%	Hp	Luz
BSpl	1	35.90	7.41	26.13	0.03	0.01	29.37	82.00	75	2	1541.00	3.50	7.04	24.37	0.05	0.03	27.47	74.33	90	1	970.00
	2	18.25	8.03	25.83	0.07	0.03	29.40	84.33	100	2	499.50	4.36	6.87	24.57	0.02	0.01	27.50	73.33	100	2	587.00
	3	9.69	7.69	25.87	0.02	0.01	29.27	86.33	10	2	1007.50	2.23	6.97	24.23	0.01	0.00	27.80	76.00	85	2	677.67
	4	29.23	7.69	26.07	0.02	0.00	32.50	86.33	75	2	1968.00	13.92	6.97	23.97	0.04	0.01	28.57	76.33	70	2	1068.33
	5	33.00	7.74	25.60	0.12	0.05	29.27	86.33	75	2	942.00	21.67	7.10	24.03	0.00	0.00	28.60	75.00	100	3	892.67
	6	25.56	7.84	26.20	0.05	0.02	29.27	86.33	75	2	1335.00	29.35	7.14	24.10	0.00	0.00	29.13	74.33	70	1	1440.67
	7	23.20	7.81	25.90	0.88	0.45	29.53	88.33	50	2	2433.50	29.90	6.76	24.53	0.01	0.00	29.17	75.33	50	2	7210.00
	8	24.26	7.76	26.23	0.05	0.03	29.73	86.33	75	2	1096.50	2.56	6.93	25.07	0.02	0.01	29.00	72.33	90	3	1493.67
	9	14.81	8.12	25.90	0.02	0.01	29.60	83.33	100	3	424.00	1.55	7.07	25.43	0.00	0.00	28.83	73.00	30	1	1813.00
	10	22.50	7.38	26.07	0.09	0.04	29.60	85.67	100	3	592.50	2.38	7.05	25.40	0.01	0.01	28.80	71.67	70	3	1005.67
	11	33.97	8.82	25.23	0.06	0.03	28.33	85.33	10	1	1968.00	6.80	6.37	25.43	0.32	0.15	29.77	62.00	100	3	2702.33
	12	28.33	9.17	25.10	0.00	0.00	29.03	86.33	15	1	507.33	3.72	6.78	25.10	0.04	0.02	29.60	67.00	100	4	1178.33
	13	31.73	9.06	25.17	0.01	0.00	29.43	86.67	20	1	986.00	2.58	6.62	25.00	0.09	0.04	29.27	68.33	80	2	1795.67
	14	26.64	9.14	25.33	0.00	0.00	29.07	86.33	15	1	1830.33	9.86	6.66	24.67	0.03	0.01	29.30	69.33	60	2	2003.33
	15	22.50	8.86	25.17	0.00	0.00	29.20	87.00	0	0	876.33	21.50	6.67	24.90	0.04	0.02	30.20	68.67	100	6	1909.00
	16	39.50	9.00	26.13	0.00	0.00	29.50	86.67	0	0	5873.33	26.38	6.54	25.37	0.02	0.01	29.83	69.67	10	3	5874.33
	17	60.26	8.69	26.10	0.03	0.02	29.90	85.00	0	0	5360.00	24.80	6.47	25.90	0.00	0.00	30.60	69.33	100	4	12573.33
	18	24.26	8.72	25.60	0.05	0.02	29.80	84.00	0	0	4116.67	2.38	6.55	25.63	0.04	0.02	30.37	67.00	30	3	2441.00
	19	36.21	8.78	25.50	0.00	0.00	29.70	85.67	75	2	618.00	2.20	6.44	26.53	0.03	0.01	30.43	68.00	80	4	3920.00
	20	34.09	8.76	25.33	0.03	0.02	29.50	85.33	80	2	315.33	4.41	6.35	26.07	0.04	0.02	30.27	66.00	100	4	1227.67

87 Influencia del hábitat sobre el ensamblaje de escarabajos coprófagos (Scarabaeidae: Scarabaeinae) en bosques secos del municipio de Chimichagua (Cesar)

Cont. Anexo C.

SITIO	T	TEMPORADA DE LLUVIA										TEMPORADA DE SEQUÍA									
		HS	pH	TS	Cd	SDT	TA	HA	H%	Hp	Luz	HS	pH	TS	Cd	SDT	TA	HA	H%	Hp	Luz
PL	1	39.29	8.12	26.13	0.09	0.04	29.90	84.67	25	1	434.50	9.33	6.62	24.87	0.02	0.01	31.23	63.33	40	3	428.33
	2	64.17	7.92	25.93	0.03	0.01	29.97	84.67	10	2	448.00	26.24	6.76	25.03	0.08	0.04	31.37	67.00	100	5	659.67
	3	35.44	7.83	25.97	0.04	0.02	29.80	86.00	10	1	5748.50	25.68	6.79	24.97	0.04	0.02	31.23	68.00	20	2	1141.00
	4	60.73	7.62	26.00	0.01	0.00	29.90	88.67	40	2	862.50	20.30	6.84	24.70	0.05	0.02	31.17	65.00	40	2	404.00
	5	33.33	7.70	26.20	0.04	0.02	30.07	87.00	20	2	1050.50	8.97	6.80	25.20	0.02	0.01	30.97	67.00	80	6	723.67
	6	32.96	8.47	26.17	0.07	0.04	29.47	87.33	0	0	505.00	5.87	6.97	25.40	0.00	0.00	31.17	65.67	15	2	622.33
	7	63.46	8.12	26.10	0.07	0.04	29.57	86.67	20	1	220.50	20.16	6.68	25.20	0.07	0.03	31.37	65.00	100	6	434.67
	8	24.81	7.77	26.27	0.05	0.02	29.63	88.33	10	2	752.00	14.22	6.94	25.20	0.01	0.00	31.40	65.67	100	2	752.33
	9	33.19	6.88	26.73	0.01	0.00	30.00	88.67	90	3	423.00	12.45	6.98	25.33	0.00	0.00	31.27	66.00	100	15	749.33
	10	27.94	6.76	27.07	0.03	0.01	29.70	87.00	10	5	301.00	10.19	6.95	25.03	0.00	0.00	31.20	62.67	80	3	387.00
	11	ND	ND	ND	ND	ND	ND	ND	ND	ND	ND	2.30	6.31	26.40	0.09	0.04	33.10	54.67	100	7	1130.33
	12	ND	ND	ND	ND	ND	ND	ND	ND	ND	ND	8.49	6.16	26.07	0.03	0.02	32.77	56.00	100	8	1531.67
	13	ND	ND	ND	ND	ND	ND	ND	ND	ND	ND	11.79	5.89	26.13	0.11	0.05	32.50	54.67	10	1	1797.33
	14	ND	ND	ND	ND	ND	ND	ND	ND	ND	ND	8.22	6.32	25.83	0.03	0.01	32.77	59.33	30	2	4694.00
	15	ND	ND	ND	ND	ND	ND	ND	ND	ND	ND	5.71	6.23	26.00	0.03	0.01	32.40	59.00	80	4	679.67
	16	ND	ND	ND	ND	ND	ND	ND	ND	ND	ND	2.61	6.18	26.20	0.03	0.01	32.17	57.00	30	2	954.00
	17	ND	ND	ND	ND	ND	ND	ND	ND	ND	ND	12.38	6.15	26.07	0.04	0.02	32.00	57.33	100	10	561.67
	18	ND	ND	ND	ND	ND	ND	ND	ND	ND	ND	14.53	6.26	25.73	0.02	0.01	31.90	55.67	100	5	1128.67
	19	ND	ND	ND	ND	ND	ND	ND	ND	ND	ND	8.61	6.45	26.07	0.03	0.01	32.73	57.00	100	2	3251.00
	20	ND	ND	ND	ND	ND	ND	ND	ND	ND	ND	5.04	6.37	25.40	0.03	0.01	32.33	58.00	100	4	847.67

5.LITERATURA CITADA

Álvarez-Duarte, A. y J. Barrera-Cataño. 2007. Estudio comparativo del ensamblaje de coleópteros en diferentes áreas de la cantera Soratama, localidad de Usaquén, Bogotá. UNIVERSIETAS SCIENTIARIUM. Revista de la Facultad de Ciencias. Edición especial II. 12: 47-56.

Amat-García, G., A. Lopera-Toro y Amézquita, S. 1997. Patrones de distribución de escarabajos coprofagos (Coleoptera: Scarabaeidae) en relicto del bosque altoandino, cordillera Oriental de Colombia. Caldasia. 19 (1-2): 191-204.

Amat-García, G., H. Gasca y Amat-García, E. 2005. Guía para la cría de escarabajos. Fundación Natura – Universidad Nacional de Colombia. Bogotá, Colombia. Bancoideas impresores. 80pp.

Amézquita, S., A. Forsyth, A., A. Lopera-Toro y A. Camacho. 1999. comparación de la composición y riqueza de especies de escarabajos coprófagos (Coleoptera: Scarabaeidae) en remanentes de bosque de la Orinoquía Colombiana. Acta zoológica mexicana (n.s.). 76: 113-126.

Andresen, E. 2001. Effect of dung presence, dung amount and secondary dispersal by dung beetles on the fate of *Micropholis guyanensis* (Sapotaceae) seeds in central amazonia. *Journal of Tropical Ecology*. 17: 61-78.

Andresen, E. 2002. Dung beetles in a Central Amazonian rain forest and their ecological role as secondary seed dispersers. *Ecological Entomology*. 27: 257-270.

Andresen, E. 2003. Effect of forest fragmentation on dung beetle communities and functional consequences for plant regeneration. *Ecography*. 26: 87-97.

Andresen, E. 2005. Effects of Season and Vegetation Type on Community Organization of Dung Beetles in a Tropical Dry Forest. *Biotropica*. 37(2): 291-300.

Andresen, E. 2008a. Short-term temporal variability in the abundance of tropical dung beetle. *Insect Conservation and Diversity*. 1: 120-124.

Andresen, E. 2008b. Dung beetle assemblages in primary forest and disturbed habitats in a tropical dry forest landscape in western Mexico. *Journal Insect Conservation*. 12: 639-650.

Andresen, E. y F. Feer. 2005. The role of dung beetles as secondary seed dispersers and their effect on plant regeneration in tropical rainforest. pp. 331-349. En: Forget, P., J. Lambert, P. Hulme y S. Vander. (Eds). *Seed fate predation, dispersal and seedling establishment*. CABI, Oxon, UK.

Andresen, E. y S. Laurance. 2007. Possible indirect effects of mammal hunting on dung beetle assemblages in Panama. *Biotropica*. 39(1): 141-146.

Amézquita, S. y M. Favila. 2010. Removal Rates of Native and Exotic Dung by Dung Beetles (Scarabaeidae: Scarabaeinae) in a Fragmented Tropical Rain Forest. *Environmental Entomology*. 39(2):328-336.

Arellano, L., J. León-Cortés y G. Halffter. 2008. Response of dung beetle assemblages to landscape structure in remnant natural and modified habitats in southern Mexico. *Insect Conservation and Diversity*. 1: 253-262.

Arellano-P, H. y O. Rangel-CH. 2009. Patrones de distribución de las especies dominantes en la vegetación de la serranía de Perijá, sectores norte y centro. En: J.O. Rangel-Ch (Ed.). *Colombia Diversidad Biótica VIII. Media y baja montaña de la serranía de Perijá*. Instituto de Ciencias Naturales, Universidad Nacional de Colombia. Bogotá, D.C. 728pp.

Arellano-P, H. y O. Rangel-CH. 2010. Fragmentación y estado de conservación en páramos de Colombia. En: Rangel-Ch (Ed). *Colombia Diversidad Biótica X: Cambios global (natural) y climático (antrópico) en el páramo colombiano*. Bogotá. Instituto de Ciencias Naturales. Universidad Nacional de Colombia. 556pp.

Arias-Buriticá, J.A. 2008. Estructura de la comunidad de escarabajos coprófagos (Scarabaeidae: Scarabaeinae) en tres paisaje fragmentados en Arcabuco (Boyacá). [Tesis de pregrado]. Universidad Pedagógica y Tecnológica de Colombia, Facultad de Ciencias, Escuela de Ciencias Biológicas. Tunja. 82pp.

Arias-Buriticá, J.A. 2009. Escarabajos coprófagos (Coleoptera: Scarabaeidae: Scarabaeinae) de los sistemas de uso en áreas de influencia de la corporación autónoma regional de Sucre (Carsucre). En: Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt (IAvH). 2009. Informe del proyecto “Caracterización de la biodiversidad y de los sistemas de uso en áreas de influencia de la corporación autónoma regional de Sucre (Carsucre)”. Grupo de Exploraciones y Monitoreo Ambiental (GEMA).

Avendaño-Mendoza, C., A. Morón-Ríos, E. Cano y J. León-Cortés. 2005. Dung beetle community (Coleoptera: Scarabaeidae: Scarabaeinae) in a tropical landscape at the Lachua Region, Guatemala. *Biodiversity and Conservation*. 14: 801–822, 2005.

Barbero, C., C. Palestini y A. Rolando. 1999. Dung beetle conservation: effects of habitat and resource selection (Coleoptera: Scarabaeoidea). *Journal of Insect Conservation*. 3: 75 – 84.

Barraza, J., J. Montes, N. Martínez y D. Cuauhtémoc. 2010. Ensamblaje de escarabajos coprófagos (Scarabaeidae: Scarabaeinae) del Bosque Tropical Seco, Bahía Concha, Santa Marta (Colombia). *Revista Colombiana de Entomología*. 36 (2): 285-291.

Bennett, A. 2004. Enlazando el paisaje: el papel de los corredores y la conectividad en la conservación de la vida silvestre. UICN. San José, Costa Rica. 276pp.

Bohórquez J.C., J. Montoya y L. Pardo. 2008. Estudio de la comunidad de los coleópteros coprófagos (Coleoptera: Scarabaeidae, Scarabaeinae) presentes en la reserva forestal de Colosó, Sucre. En: Chacón P. y Osorio L. (Comp). Resúmenes del XXXV Congreso de la Sociedad Colombiana de Entomología, Cali, Colombia, 16 al 18 de julio de 2008. Cali, Colombia, Talleres gráficos de impresora Feriva S.A. 252pp.

Brown, J. y A. Kodric-Brown. 1977. Turnover rates in insular biogeography: Effect of immigration on extinction. *Ecology*. 58: 445-49.

Bustamante, R. y A. Grez. 1995. Consecuencias ecológicas de la fragmentación de los bosques nativos. *Revista Ambiente y desarrollo*. 11(2): 58-63.

Bustamante, R. y A. Grez. 2004. Fragmentación del bosque nativo: ¿en qué estamos?. *Revista Ambiente y Desarrollo*. 20(1): 89-91.

Bustos-Gómez, L. y A. Lopera-Toro. 2003. Preferencia por cebo de los escarabajos coprófagos (Coleoptera: Scarabaeidae: Scarabaeinae) de un remanente de bosque seco tropical al norte del Tolima (Colombia). En; Onore, G., P. Reyes-Castillo y M. Zunino (Comp.) *Escarabeidos de Latinoamérica: Estado del conocimiento*. Monografías Tercer Milenio. Zaragoza. Vol. 3: 59 – 65.

Camero. E. 2010. Los escarabajos del género *Eurysternus* Dalman, 1824 (Coleoptera: Scarabaeidae) de Colombia. *Boletín de la Sociedad Entomológica Aragonesa (S.E.A.)*, 46: 147-179.

Cárdenas, J. 2011. Escarabajos Coprófagos (Scarabaeidae: Scarabaeinae) en dos fragmentos de bosque y su matriz circundante en el Caribe Colombiano. [Tesis de pregrado]. Universidad Pedagógica y Tecnológica de Colombia, Facultad de Ciencias, Escuela de Ciencias Biológicas. Tunja. 85pp.

Carvajal-Cogollo, J. 2008. Evaluación de efectos antropogénicos sobre la diversidad de reptiles de un bosque fragmentado en el departamento de Córdoba, Colombia. [Tesis de Maestría]. Universidad Nacional de Colombia, Facultad de Ciencias, Instituto de Ciencias Naturales. Bogotá. 90pp.

Castellanos, M., F. Escobar y P. Stevenson. 1999. Dung beetles (Scarabaeidae: Scarabaeinae) attracted to woolly monkey (*Lagothrix lagothericha* Humboldt) dung at Tinigua National Park, Colombia. *The coleopterists Bulletin*. 53(2): 155-159.

Colwell, R. K. y J. Coddington. 1994. Estimating terrestrial biodiversity through extrapolation. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London*. 345: 101-118.

Colwell, R. K. 2009. EstimateS: Statistical estimation of species richness and shared species from samples Versión 8.2.0 para Windows. <http://viceroy.eeb.uconn.edu/EstimateS>.

Cook, J. 1998. Révision du genre néotropical *Bdelyrus* Harold (Coleoptera: Scarabaeidae). *The Canadian Entomologist*. 130: 631-689.

Cook, J. 2002, A revision of the Neotropical genus *Cryptocanthon* Balthasar (Coleoptera: Scarabaeidae: Scarabaeinae). *Coleopterists Society Monograph*. 1: 1-96.

Corredor Biológico Mesoamericano. 2001. Conceptualización y Criterios para el Diseño y Establecimiento de Corredores Biológicos en Mesoamérica (Documento Borrador). Serie

Documentos Técnicos de Trabajo. Proyecto para la Consolidación del Corredor Biológico Mesoamericano. Managua, Nicaragua. 20 pp.

Costa Lima, A. 1953. Insectos do Brasil. Tomo 8. Capítulo XXIX: COLEOPTEROS. Segunda Parte. ESCOLA NACIONAL DE AGRONOMIA. SERIE DIDÁCTICA No. 10.

Cultid, C. 2007. Ritmos de actividad diaria de vuelo en una comunidad de Coleópteros coprófagos (scarabaeidae: scarabaeinae) de un Paisaje andino, Risaralda, Colombia. [Tesis de pregrado]. Universidad del Valle. Facultad de ciencias. Programa academico de biologia. Santiago de cali. 77pp.

Chapin, F., E. Zavaleta, V. Eviner, R. Naylor, P. Vitousek, H. Reynolds, D. Hooper, S. Lavorel, O. Sala, S. Hobbie, M. Marck y S. Díaz. 2000. Consequences of changing biodiversity. *Nature*. 405: 234-242.

Chapman, C., L. Chapman, L. K. Vulinec, A. Zanne y M. Lawes. 2003. Fragmentation and alteration of seed dispersal processes: An initial evaluation of dung beetles, seed fate, and seedling diversity. *Biotropica*. 35 (3): 382-393.

Davis, A., C. Scholtz y T. Philips. 2002 .Historical biogeography of scarabaeine dung beetles. *Journal of Biogeography*. 29: 1217-1256.

Davis, A. y T. Philips. 2009. Regional fragmentation of rain forest in West Africa and its effect on local dung beetle assemblage structure. *Biotropica*. 41(2): 215–220.

Delgado, L. y J. Márquez. 2006. Estado del conocimiento y conservación de los Coleóptera Scarabaeoidea (insecta) del estado de Hidalgo, México. *Acta Zoológica Mexicana* (n.s). 22(2): 57-108.

Díaz, J. M. 2006. Bosque seco tropical Colombia. Banco de Occidente. Santiago de Cali, Colombia. En: <http://www.imeditores.com/banocc/seco/presentacion.htm>.

Didham, R., P. Hammond, J. Lawton, P. Eggleton y N. Stork. 1998. Beetle species responses to tropical forest fragmentation. *Ecological Monographs*. 68 (3): 195-323.

Doube, B. M. 1990. A functional classifications for analysis of the structure of dung beetles assemblages. *Ecological Entomology* 15, 371-383.

Doube, B. M. 1991. Dung beetles of Southern African. En: Hanski, I y Y. Cambefort (Eds), *Dung beetle ecology*. Princeton University Press. Princeton, New Jersey. Págs: 133-155.

Edmonds, W. y J. Zidek. 2010. A taxonomic review of the neotropical genus *Coprophanæus* Olsoufieff, 1924 (Coleoptera: Scarabaeidae, Scarabaeinae). *Insecta Mundi* 0129: 1-111.

Endrödi, S. 1985. *The Dynastinae of the World*. Series Entomologie. 28, Akadémiai Kiadó, Budapest y Junk, Hagen, 800 pp. 46 plates.

Escobar, F. 1994. Excremento, coprófagos y deforestación en bosques de montaña al suroccidente de Colombia. Tesis de Pregrado. Universidad del Valle. Cali, Valle-Colombia.

Escobar, F. 1997. Estudio de la comunidad de coleópteros coprófagos (Scarabaeidae: Scarabaeinae) en un remanente de bosque seco al norte del Tolima. *Caldasia* 19 (3-4): 419-430.

Escobar, F. 2000. Diversidad de coleópteros coprófagos (Scarabaeida: Scarabaeinae) en un mosaico de hábitat en la reserva Natural Nukak, Guaviare, Colombia. *Acta Zoológica Mexicana* (n.s.) 79: 103-121.

Escobar, F. 2004. Diversity and composition of dung beetles (Scarabaeinae) assemblages in a heterogeneous Andean landscape. *Tropical Zoology* 17: 123-136.

Escobar, F. y P. Chacón-Ulloa. 2001. Distribución espacial y temporal en un gradiente de sucesión de la fauna de escarabajos coprófagos (Scarabaeinae, Aphodiinae) en un bosque tropical montano, Nariño-Colombia. *Revista de Biología Tropical*. 48(4): 961-975.

Escobar, F., J. Lobo y G. Halffter. 2005. Altitudinal variation of dung beetle (Scarabaeidae: Scarabaeinae) assemblages in the Colombian Andes. *Global ecology and biogeography*. 14: 327-337.

Escobar, F., J. Lobo y G. Halffter. 2006. Assessing the origin of Neotropical mountain dung beetle assemblages (Scarabaeidae: Scarabaeinae): the comparative influence of vertical and horizontal colonization. *Journal of Biogeography*. 33: 1793-1803.

Estrada, A., R. Coates-Estrada y P. Cammarano. 1998. Dung and carrion beetles in tropical rain forest fragments and agricultural habitats at Los Tuxtlas, Mexico. *Journal of Tropical Ecology*. 14: 577-593.

Estrada, A., A. Anzures y R. Coates-Estrada. 1999. Tropical rain forest fragmentation, Howler monkeys (*Alouatta palliata*) and dung beetles at Los Tuxtlas, Mexico. *American Journal of Primatology*. 48: 253-262.

Estrada, A y R. Coates-Estrada. 1991. Howler monkey (*Alouatta palliata*), dung beetles (Scarabaeidae) and seed dispersal: ecological interactions in the tropical rain forest of Tuxtlas. *Journal of Tropical Ecology*. 7: 475-490.

Estrada, A y R. Coates-Estrada. 2002. Bats in continuous forest, forest fragments and in an agricultural mosaic habitat-island at Los Tuxtlas, Mexico. *Biological Conservation*. 103: 237-245

Etter, A. 1993. Diversidad ecosistémica en Colombia hoy. *Nuestra Diversidad Biótica*. CEREC y Fundación Alejandro Angel Escobar, Bogotá.

Fahrig, L. 2003. Effects of habitat fragmentation on biodiversity. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*. 34: 487 – 515.

Farina, A. 1998. Principles and methods in landscape ecology. Chapman y Hall. New York. 235pp.

Feer, F. y Y. Hingrat. 2005. Effects of forest fragmentation on a Dung Beetle community in French Guiana. *Conservation Biology*. 19(4): 1103-1112.

Forman, R. 1995. Land Mosaics: The Ecology of Landscapes and Regions. Cambridge University Press, Cambridge, UK.

García, J. y L. Pardo. 2004. Escarabajos Scarabaeinae saprófagos (Coleoptera: Scarabaeidae) en un bosque muy húmedo premontano de los Andes occidentales Colombianos. *Ecología aplicada* 3(1,2): 59-63.

Genier, F. 1996. A revision of the neotropical genus *Ontherus* Erichson. *Memoirs of the Entomological Society of Canada* 170: 168pp.

Genier, F. 1998. A revision on the neotropical genus *Ontherus* Erichson (Coleoptera: Scarabaeidae, Scarabaeinae), supplement 1. *The Coleopteristis Bulletin*. 52 (3) : 270-274.

Genier, F. y F. Vaz de Mello. 2002. A review of Arrow's types of *Trichillum* and *Pedaridium* with description of two new species of *Pedaridium* (Coleoptera: Scarabaeinae, Ateuchini). *Acta zoologica cracoviensia*. 45(3): 185-196.

Gill, B. 1991. Dung beetles in tropical American forest. pp: 211-229. En: Hanski, I.; Cambefort, Y. (Eds.). *Dung beetle ecology*. Princeton University Press. Princeton, New Jersey.

Giller, P. y B. Doube. 1989. Experimental analysis of inter and intraspecific competition in dung beetles communities. *The Journal of Animal Ecology*. 58(1): 129-142.

González, A., Molano, F. y C. Medina. 2009. Los subgéneros *Calhyboma*, *Hybomidium* y *Telhyboma* (Coleoptera: Scarabaeidae: Scarabaeinae: *Deltochilum*) en Colombia. *Revista Colombiana de Entomología*. 35 (2): 253-274.

Gotelli, N. y R. Colwell. 2001. Quantifying biodiversity: procedures and pitfalls in the measurement and comparison of species richness. *Ecology Letters*. 4: 379-391.

Grebennikov, V. y C. Scholtz. 2004. The basal phylogeny of Scarabaeoidea (Insecta: Coleoptera) inferred from larval morphology. *Invertebrate Systematics*. 18: 321–348.

Halffter, G.; 1991. Historical and ecological factors determining the geographical distribution of beetles (Coleoptera: Scarabaeidae: Scarabaeinae). *Folia Entomológica Mexicana* 82: 195-238.

Halffter, G. y W. Edmonds. 1982. The nesting behaviour of dung beetles (Scarabaeinae): An ecological and evolutive approach. Instituto de Ecología, Xalapa Mexico, DF.

Halffter, G., M. Favila y V. Halffter. 1992. A comparative study of the structure of the scarab guild in Mexican tropical rain forests and derived ecosystems. *Folia Entomológica Mexicana*. 84: 131-156.

Halffter, G. y M. Favila. 1993. The Scarabaeinae (Insecta: Coleoptera) an animal group for analyzing, inventorying and monitoring biodiversity in tropical rainforest and modified landscapes. *Biology International*. 27:15-21.

Halffter, G. y E. Matthews. 1966. The natural history of dung beetles of the subfamily Scarabaeinae (Coleoptera, Scarabaeidae). *Folia Entomológica Mexicana*. 12-14: 1-313.

Halffter, G. y L. Arellano. 2002. Response of Dung Beetle Diversity to Human-induced Changes in a Tropical Landscape. *Biotropica* 34(1): 144-154.

Hammer, O., D. Harper y P. Ryan. 2001. PAST: Paleontological Statistica software package for education and data analysis. *Paleontologia Electrónica*. 4(1): 9pp.

Hannah, L., T. Lovejoy y S. Schneider. 2005. Biodiversity and climate change in context. En: Lovejoy, T. y L. Hannah (Eds) 2005. *Climate Change and Biodiversity*. Yale University Press New Haven y London.

Hanski, I. y Y. Cambefort. 1991. *Dung Beetle Ecology*. Princeton University Press. New Jersey, USA. 481pp.

Hess, G. 1994. Conservation Corridors and Contagious Disease: A Cautionary Note. *Conservation Biology*. 8 (1): 256-262.

Holdridge, L. R. 1967. *Life zone ecology*. Revised edition. Centro Científico Tropical, San José, Costa Rica. 106pp.

Howden, H. y V. Nealis. 1975. Effects of clearing in a tropical forest on the composition of the coprophagous scarab beetle fauna (Coleoptera). *Biotropica*. 7: 77-83.

Hunter, M. y J. Gibbs. 2007. *Fundamentals of Conservation Biology*. Third Edition. Blackwell Publishing Ltd. Oxford. 497pp.

Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt (IAvH). 1997a. Caracterización ecológica de cuatro remanentes de bosque seco tropical de la región Caribe colombiana. Grupo de Exploraciones y Monitoreo Ambiental (GEMA). IAvH. Villa de Leyva. Colombia.

Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt (IAvH). 1997b. El Bosque seco Tropical (Bs--T) en Colombia. Instituto de Investigaciones Alexander von Humboldt. Programa de Inventario de la Biodiversidad. Grupo de Exploraciones y Monitoreo Ambiental (GEMA).

IPCC. 2007. Resumen para Responsables de Políticas. En: Parry, M., O.Canziani, J. Palutikof, P. Van der Linden y C. Hanson (Eds). *Cambio Climatico 2007: Impactos y Vulnerabilidad*. Contribucion del Grupo de Trabajo II al Cuarto Informe de Evaluacion del IPCC. Cambridge University Press, Cambridge, Reino Unido.

Janzen, D.H. 1997. Florestas tropicais secas: o mais ameaçado dos ecossistemas tropicais. Em Wilson, E.O (Ed.). Biodiversidade. Nova Fronteira. Rio de Janeiro. Pp. 166-176.

Jessop, L. 1985. An identification guide to Eurysternine dung beetles (Coleoptera, Scarabaeidae). *Journal of Natural History*. 19: 1087-1111.

Jiménez-Ferbans L., W. Mendieta-Otálora, H. García, y G. Amat-García. 2008. Notas sobre los escarabajos coprófagos (Coleoptera: Scarabaeinae) en ambientes secos de la región de Santa Marta, Colombia. *Acta biológica. Colombiana*. 13 (2):203 – 208.

Kattan, G. 2001. Extinción de especies y fragmentación del hábitat en el Neotrópico. En: Primack, R.; Roiz, R.; Feinsinger, P.; Dirzo, R.; Massardo, F. (Eds). 2001. *Fundamentos de Conservación Biológica. Perspectivas Latinoamericanas*. Fondo de Cultura Económica de México. Pp: 205-207.

Kattan, G. 2002. Fragmentación: Patrones y mecanismos de extinción de especies. En: Guariguata, M.; Kattan, G. (Eds). *Ecología y conservación de Bosques Neotropicales*. Guariguata y Kattam Editores. Costa Rica.

Kattan, G. y C. Murcia. 2003. A review and synthesis of conceptual frameworks for the study of forest fragmentation. pp. 183- 200. En: Bradshaw, G. y P. Marquet. (Eds). *How landscapes change. Human disturbance and ecosystem fragmentation in the Americas*. Springer-Verlag, New York.

Kattan, G., D. Correa, F. Escobar y C. Medina. 2006. Leaf-Litter Arthropods in Restored Forests in the Colombian Andes: A Comparison Between Secondary Forest and Tree Plantations. *Restoration Ecology*. 14(1): 95–102

Klein, B. 1989. Effects of forest fragmentation on Dung and carrion Beetle communities in Central Amazonia. *Ecology* 70(6): 1715-1725.

Kohlmann, B y A. Solís. 2001. El género *Onthophagus* (Coleoptera: Scarabaeidae) en Costa Rica. *Giornale Italiano di Entomologia*. (49): 159-261.

Kohlmann, B. y M. Morón. 2003. Análisis histórico de la clasificación de los Coleoptera Scarabaeoidea o lamellicornia. *Acta Zoológica Mexicana* (n.s.). 90: 175-280.

Larsen, T. H. y A. Forsyth. 2005. Trap spacing and transect design for dung beetle biodiversity studies. *Biotropica*. 37(2): 322-325.

Larsen, T. H. y A. Forsyth. (Submitted). *Dung Beetles of the Upper Amazon*. (Book about the ecology, natural history, distribution, identification and conservation of Scarabaeine dung beetles of the southwest Amazon in Peru and Bolivia, based on unpublished research by the authors and many other researchers).

Larsen, T., A. Lopera-Toro y A. Forsyth. 2008. Understanding trait-dependent community disassembly: dung beetle, density functions and forest fragmentation. *Conservation Biology*. 22(5): 1288-1298.

Laurance, W. y R. Bierregaard. 1997. *Tropical forest remnants: Ecology, Management and Conservation of fragmented communities*. The University of Chicago. Chicago.

Levings, S. y D. Windsor. 1985. Litter arthropod populations in a tropical deciduous forest: relationships between years and arthropod. *Journal of Animal Ecology*. 54: 61-69.

Lobo, J. y G. Halffter. 2000. Biogeographical and ecological factors affecting the altitudinal variation of mountainous communities of coprophagous beetles (Coleoptera: Scarabaeoidea): a comparative study. *Annals of the Entomological Society of America*. 93(1): 115-126.

Louzada N.C., y F. Lopes, 1997. A comunidade de Scarabaeidae copro-necrofagos (Coleoptera) de um fragmento de mata Atlântica. *Revista Brasileira de Entomologia*. 41(1): 117-121.

Magurran, A. E. 2004 Measuring biological diversity. Oxford: Blackwell Science. 256pp.

Martín-Piera, F. y J. Lobo. 1996. A comparative discussion of trophic preferences in dung beetle communities. *Miscel-lánia Zoológica* 19 (1): 13-31.

Martínez, N., H. García, A. Pulido, D. Ospino y J. Narváez. 2009. Escarabajos Coprófagos (Coleoptera: Scarabaeinae) de la Vertiente Noroccidental, Sierra Nevada de Santa Marta, Colombia. *Neotropical Entomology*. 38(6):708-715.

Martínez, N., L. Cañas, J. Rangel, J. Barraza, J. Montes y O. Blanco. 2010. Coleópteros coprófagos (Scarabaeidae: Scarabaeinae) en un fragmento de bosque seco tropical en el departamento del Atlántico, Colombia. *Boletín del Museo de Entomología de la Universidad del Valle*. 11(1): 21-30.

Martínez, E. y R. López. 2011. Ensamblaje de escarabajos coprófagos (Coleoptera: Scarabaeidae: Scarabaeinae) en cultivos de banano bajo manejo orgánico en Buritaca, Magdalena, Colombia. Tesis de pregrado. Programa de Biología. Facultad de Ciencias. Universidad del Magdalena. 116pp.

McCune, B. y M. Mefford. 2006. PC-ORD. Multivariate Analysis of Ecological Data. Version 5.10 MjM Software, Gleneden Beach, Oregon, U.S.A.

Medina, C. 2000. Diagnostic and phylogenetic character variation in the genus *Canthon* Hoffmannsegg and related genera (Coleoptera: Scarabaeidae: Scarabaeinae). Tesis de Maestría. University of Pretoria, Department of Zoology and Entomology, Sur África. 95 pp.

Medina, C. y A. Lopera-Toro. 2000. Clave ilustrada para la identificación de géneros de escarabajos coprófagos (Coleoptera: Scarabaeinae) de Colombia. *Caldasia* 22(2): 299-315.

Medina, C., A. Lopera-Toro, A. Vitolo y B. Gill. 2001. Escarabajos Coprófagos (Coleoptera: Scarabaeidae: Scarabaeinae) de Colombia. *Biota Colombiana*. 2(2): 131-144.

Medina, C., F. Escobar y G. Kattan. 2002. Diversity and Habitat Use of Dung Beetles in a Restored Andean Landscape. *Biotropica*. 34(1): 181–187.

Medina, C., C. Scholtz y B. Gill. 2003. Morphological variation and systematics of *Canthon* and related genera of new world *Canthonini* dung beetles. *Deutsche Entomologische Zeitschrift*. 50(1): 23-68.

Medina-Rangel, G. 2009. Estructura de la comunidad de réptiles en los alrededores del complejo cenagoso de Zapatosa, Departamento del Cesar, Colombia. Tesis de Maestría. Instituto de Ciencias Naturales, Departamento de Biología, Facultad de Ciencias, Universidad Nacional de Colombia. 136pp.

Molano F. y I. Morales. 2006. Escarabajos Coprófagos (Coleoptera: Scarabaeinae) asociados al excremento del mono aullador (*Alouatta seniculus*) de la Reserva Natural La Montaña del Ocaso, Quimbaya, Quindío. *Riqueza Biótica Quindiana*, 1 ed. Armenia. Universidad del Quindío. 395 – 398.

Molano, F. y C. Medina. 2010. Especie nueva de *Scybalocanthon* (Coleoptera: Scarabaeinae: *Canthonini*) y descripción de la variación del órgano genital masculino. *Revista Mexicana de Biodiversidad*. 81: 689 – 699.

Montes, M. 2010. Efecto de borde en ensamblajes de escarabajos coprófagos (Coleoptera: Scarabaeidae) en fragmentos de bosque en el nordeste antioqueño, Colombia. Tesis Maestría en Ciencias, área de entomología, Facultad de Ciencias, Universidad Nacional de Colombia, sede Medellín. 53pp.

Moreno, C. 2001. Métodos para medir la biodiversidad. Volumen 1. M&T Manuales y Tesis SEA. Zaragoza, España. 83pp.

Morón, M. 1984. Escarabajos 200 millones de años de evolución. Instituto de ecología, Museo de Historia Natural de la Ciudad de México. México D.F.

Murphy, P. y A. Lugo. 1986. Ecology of Tropical Dry Forest. *Annual Review of Ecology and Systematics* 17: 67-88.

Navarro, L. y K. Román. 2009. Comparación de la comunidad de escarabajos coprófagos (Coleoptera: Scarabaeidae: Scarabaeinae) en una zona de uso ganadero y en un relicto de bosque seco tropical del departamento de Sucre. [Tesis de Pregrado]. Departamento de Biología. Facultad de Educación y Ciencias. Universidad de Sucre. 87pp.

Nichols, E., S. Spector, J. Louzada, T. Larsen, S. Amézquita y M. Favila. 2008. Ecological functions and ecosystem services provided by Scarabaeinae dung beetles. *Biological conservation*. 141: 1461 –1474.

Noriega, J., A. Cubillos, C. Castañeda y A. Sánchez. 2008. Actividad diaria de colonización del recurso alimenticio en un ensamblaje de escarabajos coprófagos (Coleoptera: Scarabaeidae) en la Amazonía Colombiana. *Acta biológica Colombiana*. 13 (3): 73 – 84.

Numa, C., J. Verdú, A. Sánchez y E. Galante. 2009. Effect of landscape structure on the spatial distribution of Mediterranean dung beetle diversity. *Diversity and Distributions*. 15: 489–501.

Numa, C., J. Lobo y J. Verdú. 2011. Scaling local abundance determinants in mediterranean dung beetles. *Insect Conservation and Diversity*. doi: 10.1111/j.1752-4598.2011.00137.x. 1 – 12.

Orozco, J. y M. Pérez. 2008. Escarabajos coprófagos (Coleoptera, Scarabaeoidea) del Parque Nacional Los Estoraques (Norte de Santander, Colombia). *Revista Brasileira de Entomologia* 52(1): 36-40.

Padilla-Gil, D. y G. Halffter. 2007. Biogeography of the areas and Canthonini (Coleoptera: Scarabaeidae) of dry tropical forests in Mesoamerica and Colombia. *Acta Zoológica Mexicana*. 23(1): 73 – 108.

Patton, D. (1975). A diversity index for quantifying habitat edge. *Wildlife Society Bulletin*. 394: 171-173.

Pearce, J., A. Venier, J. Mckee, J. Pediar y D. Mckenney. 2003. Influence of habitat and microhabitat on Carabid (Coleoptera: Carabidae) Assemblages in four stand types. *Canadian Entomologist*. 135: 337-357.

Pearce, J. y L. Venier. 2006. The use of ground beetles (Coleoptera: Carabidae) and spiders (Araneae) as bioindicators of sustainable forest management: A review. *Ecological Indicators*. 6: 780–793.

Peck S. y A. Forsyth. 1982. Composition, structure and competitive behavior in a guild of Ecuadorian rain forest dung beetles (Coleoptera, Scarabaeidae). *Canadian Journal of Zoology*. 60: 1624 – 1634.

Pincheira-Ulbrich, J., J. Rau y F. Peña-Cortés. 2009. Tamaño y forma de fragmentos de bosque y su relación con la riqueza de especies de árboles y arbustos. *Phyton, International Journal of Experimental Botany*. 78: 121-128.

Pineda, E. C. Moreno, F. Escobar y G. Halffter. 2005. Frog, Bat, and Dung Beetle Diversity in Cloud Forest and Coffee Agroecosystems of Veracruz, Mexico. *Conservation Biology*. 19(2): 1-11.

Primack, R., R. Roiz, P. Feinsinger, R. Dirzo y F. Massardo. 2001. *Fundamentos de Conservación Biológica. Perspectivas Latinoamericanas*. Fondo de Cultura Económica de México. 797 pp.

Pulido, L., C. Medina y R. Riveros. 2007. Nuevos registros de escarabajos coprófagos (Scarabaeidae: Scarabaeinae) para la región andina de Colombia. *Revista de la Academia Colombia de Ciencias Físicas y Exactas*. 31(119): 305-310.

Pulido, L. 2009. Diversidad y distribución potencial de escarabajos coprófagos (Coleoptera: Scarabaeidae: Scarabaeinae) bajo escenarios de cambio climático en un paisaje fragmentado al Sur de Costa Rica. [Tesis de Maestría]. Escuela de Posgrado. Centro Agronómico Tropical de Investigación y Enseñanza – CATIE. 88pp.

Pulliam, H. 1988, Sources, sink and population regulation. *The American Naturalist*. 132: 652-661

Quintero, I. y T. Roslin. 2005. Rapid recovery of dung beetle communities following habitat fragmentation in central Amazonia. *Ecology*. 86(12): 3303-3311.

Rangel-Ch, J., P. Lowy y M. Aguilar. 1997. Colombia Diversidad Biótica II. Tipos de vegetación en Colombia. Instituto de Ciencias Naturales. Universidad Nacional de Colombia. Bogotá. 436pp.

Rangel-Ch, J. (Ed). 2009. Colombia Diversidad Biótica VIII. Media y baja montaña de la Serranía de Perijá. Instituto de Ciencias Naturales. Universidad Nacional de Colombia. Bogotá. 728pp.

Rangel-Ch, J. y H. Arellano. 2009. La vegetación de las selvas y los bosques de la serranía de Perijá. En: Rangel-Ch (Ed). Colombia Diversidad Biótica VIII. Media y baja montaña de la Serranía de Perijá. Instituto de Ciencias Naturales. Universidad Nacional de Colombia. Bogotá. Pag. 245-298.

Rangel-Ch, J. y J. Carvajal-Cogollo. 2009. Clima de la Serranía de Perija. En: Rangel-Ch (Ed). Colombia Diversidad Biótica VIII. Media y baja montaña de la Serranía de Perijá. Instituto de Ciencias Naturales. Universidad Nacional de Colombia. Bogotá. Pag. 3-49.

Rangel-Ch, J. (Ed). 2010. Colombia Diversidad Biótica IX. Ciénagas de Córdoba: Biodiversidad-ecología y manejo ambiental. Instituto de Ciencias Naturales. Universidad Nacional de Colombia. Bogotá. 818pp.

Rangel-Ch, J. y H. Arellano. 2010. Amenazas a la biota (vegetación, fauna, flora, ecosistemas) de las ciénagas del departamento de Córdoba. En: Rangel-Ch (Ed). Colombia Diversidad Biótica IX. Ciénagas de Córdoba: Biodiversidad-ecología y manejo ambiental. Instituto de Ciencias Naturales. Universidad Nacional de Colombia. Bogotá. Pag. 245-298.

Rivera C., P. Duque y M. Wolff M. 2006. Biodiversidad de escarabajos copronecrófagos (Scarabaeidae: Scarabaeinae) en bosque seco tropical, Sucre – Colombia. En: Andrade *et al.* (Eds). Memorias segundo Congreso Colombiano de Zoología, Santa Marta, Colombia, Noviembre 25 al 1 de Diciembre de 2006. Bogotá, Colombia, Panamericana Formas e impresos S.A. 572pp.

Santos, T. y J. Tellería. 2006. Pérdida y fragmentación del hábitat: efecto sobre la conservación de las especies. Ecosistemas. 15 (2): 3-12.

Sarmiento-Garcés R. y G. Amat-García. 2009. Escarabajos del género *Dichotomius* Hope 1838 (Scarabaeidae: Scarabaeinae) en la Amazonía colombiana. Rev. Acad. Colomb. Cienc. 33(127): 285-296.

Sastre, P., J. De Lucio y C. Martínez. 2002. Modelos de conectividad del paisaje a distintas escalas. Ejemplos de aplicación en la Comunidad de Madrid. Ecosistemas 2002/2. (URL: <http://www.aeet.org/ecosistemas/022/investigacion5.htm>)

Scheffler, P. 2002. Dung beetle (Coleoptera: Scarabaeidae) ecology in the intact and modified landscape of Eastern Amazonian. Tesis - Doutored in Ecology. The Pennsylvania State University. 257pp.

Scheffler, P. 2005. Dung beetle (Coleoptera: Scarabaeidae) diversity and community structure across three disturbance regimes in eastern Amazonia. *Journal of Tropical Ecology*. 21:9–19.

Schiffler, G. 2003. Factores determinantes da riqueza local de espécies de Scarabaeidae (Insecta: Coleoptera) em fragmentos de floresta estacional semidecídua. Disertación presentada para obtener el título de magister en Agronomía. Universidad Federal de Lavras. Minas Gerais, Brasil. 68pp.

Scholtz, C., A. Davis y U. Kryger. 2009. Evolutionary biology and conservation of dung beetles. Pensoft Publishers. Sofia – Moscow. 567pp.

Simberloff, D., J. Cox. 1987. Consequences and costs of conservation corridors. *Conservation Biology*. 1(1): 63-70.

Smith, A. 2006. A review of the family-group names for Superfamily Scarabaeoidea (Coleoptera) with corrections to nomenclature and a current classification. *Coleopterists Society Monograph*. 5: 144-204.

Solís, A. 1990. Los Lamelicornios de Costa Rica. Museo Nacional de Costa Rica. San José, Costa Rica.

Solis, A. y B. Kohlmann. 2002. El género *Canthon* (Coleoptera: Scarabaeidae) en Costa Rica. *Giornale Italiano di Entomologia* 10: 1 - 68.

Solís, A. 2007. La superfamilia Scarabaeoidea de Costa Rica. <http://www.inbio.ac.cr/papers/lameli/index.html>

Solís, C., J. Noriega y G. Herrera. 2011. Escarabajos coprófagos (Coleoptera: Scarabaeinae) en tres bosques secos del departamento del Atlántico-Colombia. *Boletín del Museo de Entomología de la Universidad del Valle* 12(1):33-41.

Ter Braak, C. 1995. Ordination. En: Jongman, R., C. Ter Braak y O. Van Tongeren. Data analysis in community and landscape ecology. Cambridge University Press, Cambridge.

Turner, I. 1996. Species loss in fragments of tropical rain forest: a review of the evidence. *Journal of Applied Ecology*. 33(2):200-209

Turner, M., R. Gardner, y O'Neill. 2001. Landscape ecology in theory and practice Pattern and Process. Springer-Verlag New York, Inc. 401pp.

Vaz de Mello, F. 2008. Synopsis of the new subtribe Scatimina (Coleoptera: Scarabaeidae: Scarabaeinae: Ateuchini), with descriptions of twelve new genera and review of *Genieridium*, new genus. *Zootaxa* 1955: 1–75.

Vaz de Mello, F., W. Edmonds, F. Ocampo y P. Schoolmeesters. 2011. A multilingual key to the genera and subgenera of the subfamily Scarabaeinae of the New World (Coleoptera: Scarabaeidae). *Zootaxa*. 2854: 1-73.

Verdú, J., L. Arellano y C. Numa. 2006. Thermoregulation in endothermic dung beetles (Coleoptera: Scarabaeidae): Effect of body size and ecophysiological constraints in flight. *Journal of Insect Physiology*. 52: 854–860.

Vidaurre, T., J. Ledezma, M. Amaya y K. Fuentes. 2009. Variación temporal de los escarabajos coprófagos (Coleoptera: Scarabaeidae: Scarabaeinae) del jardín botánico municipal de Santa Cruz de la Sierra, Bolivia. Anais do III Congresso Latino Americano de Ecologia, 10 a 13 de Setembro de 2009, Sao Lourenco – MG.

Villarreal, H., M. Alvarez, S. Cordoba, F. Escobar, G. Fagua, F. Gast, H. Mendoza, M. Ospina y A. Umaña. 2004. Manual de métodos para el desarrollo de inventarios de biodiversidad. Programa de inventarios de Biodiversidad. Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander Von Humboldt. Bogotá. Colombia. 236 pp.

Vitolo, A. 2000. Clave para la identificación de los géneros y especies Phanaeinas (Coleoptera: Scarabaeoidea: Scarabaeidae: Coprinae: Phanaeini) de Colombia. Revista de la Academia Colombiana de Ciencias Físicas y Exactas. 24(93): 591-601.

Vitolo, A. 2004. Escarabajos estercoleros de la tribu Phanaeini de Colombia (Coleoptera: Scarabaeoidea: Scarabaeidae) En: Insectos de Colombia. Volumen III. Fernández, F, G. Andrade y G. Amat (Eds). Universidad nacional de Colombia. Facultad de Ciencias. Primera edición.

Vulinec, K. 2002. Dung beetles communities and seed dispersal in primary forest and disturbed land in Amazonia. Biotropica 34(2):297-309.