

Diversidad de escarabajos coprófagos (Scarabaeidae: Scarabaeinae) y su relación con factores ambientales en tres zonas de vida en Norte de Santander, Colombia.

Rafael Mauricio Cobos Hernández

Cód: 1116789517

Universidad de Pamplona
Facultad de Ciencias Básicas
Departamento de Biología
Pamplona, Norte de Santander

2017

Diversidad de la comunidad de escarabajos coprófagos (Scarabaeidae: Scarabaeinae) y su relación con factores ambientales en tres zonas de vida en Norte de Santander, Colombia.

Trabajo de grado para optar por el título de:

Biólogo

Director

Diego Armando Carrero Sarmiento B. Sc. M. Sc.

Universidad de Pamplona

Facultad de Ciencias Básicas

Departamento de Biología

Pamplona, Norte de Santander

2017

Agradecimientos

Agradezco a mi familia por el apoyo incondicional, emocional y monetario, así como a todas las personas que contribuyeron en mi formación profesional y en la culminación de este trabajo.

Contenido

Lista de tablas.

Lista de figuras.

RESUMEN.	1
1. INTRODUCCIÓN.....	3
2. MARCO DE REFERENCIA.....	5
2.1. Bosques andinos colombianos.	5
2.1.1. Bosque seco en Colombia (Piso térmico cálido o isomegatérmico).....	10
2.1.2. Bosque húmedo premontano en Colombia (Piso térmico templado isomacrotérmico).	12
2.1.3. Bosque húmedo montano bajo en Colombia (Piso térmico frío o isomesotérmico).....	12
2.2. Aspectos para la medición de la biodiversidad.	13
2.3. Escarabajos coprófagos como indicadores ecológicos.....	15
2.4. Descripción taxonómica de los escarabajos coprófagos de Colombia.....	22
3. OBJETIVOS.....	25
3.1. Objetivo general.....	25
3.2. Objetivos específicos.....	25
4. METODOLOGÍA.....	26
4.1. Área de estudio.....	26

4.1.1. Bosque Seco (La Garita - Cúcuta).....	27
4.1.2. Bosque húmedo premontano (La Cucalina - Pamplonita).	28
4.1.3. Bosque húmedo montano bajo (La Lejía- Pamplona).....	29
4.2. Diseño del estudio	29
4.2.1. Factores ambientales.....	29
4.2.1.1. Caracterización florística.....	29
4.2.1.2. Temperatura y humedad relativa.....	31
4.2.2. Muestreo y captura de escarabajos.	32
4.2.3. Identificación de los escarabajos.	33
4.3. ANÁLISIS DE DATOS.....	35
4.3.1. Diversidad y estructura de la comunidad de escarabajos coprófagos por zona de vida (diversidad alfa).....	35
4.3.2. Diversidad y estructura de la comunidad de escarabajos coprófagos entre zonas de vida (diversidad beta)	35
4.3.2.1. Análisis de clúster bajo el criterio de similaridad.....	35
4.3.2.2. Caracterización de los gremios de escarabajos coprófagos de acuerdo a la relocalización de sustrato.....	36
5. RESULTADOS.....	37
5.1. Estructura y composición del ensamblaje de escarabajos coprófagos (alfa).....	37
5.2. Diversidad de escarabajos por zona de vida (diversidad alfa).....	41

5.3.	Diversidad de escarabajos estercoleros entre zonas de vida (diversidad beta).....	42
5.3.1.	Análisis de clúster bajo el criterio de similaridad.....	42
5.3.2	Caracterización de los gremios de escarabajos coprófagos de acuerdo a la relocalización de sustrato.....	43
6.	DISCUSIÓN.....	48
6.1.	Estructura y composición del ensamblaje de escarabajos coprófagos (alfa).....	48
6.2.	Diversidad de escarabajos por zona de vida (diversidad alfa).....	52
6.3.	Diversidad de escarabajos estercoleros entre zonas de vida (diversidad beta).....	53
6.3.1.	Análisis de clúster bajo el criterio de similaridad.....	53
6.3.2	Caracterización de los gremios de escarabajos coprófagos de acuerdo a la relocalización de sustrato.....	54
7.	CONCLUSIONES.....	57
8.	BIBLIOGRAFÍA.....	59

Lista de tablas

Tabla 1. Tribus, géneros y autores.....	23
Tabla 2. Información de los sitios de muestreo de escarabajos coprófagos en la cuenca del río pamplonita.....	27
Tabla 3. Valores del coeficiente de correlación de Pearson para las variables abióticas en relación con los géneros de escarabajos coprófagos en las tres zonas de vida.....	46

Lista de figuras

Figura 1. Extensión de la cordillera andina.....	8
Figura 2. Variables de los bosques andinos en mm/año.....	9
Figura 3. Esquemmatización de los diferentes estratos del bosque tropical.....	9
Figura 4. Distribución de las 14.268.223 hectáreas de áreas protegidas en Colombia.....	10
Figura 5. Ontogenia de un escarabajo coprófago: A) Escarabajo de hábito rodador llevando sustrato para su galería. B) Galerías en el subsuelo del sustrato de los escarabajos de hábito cavador. C-F) Estadios metamórficos del escarabajo: huevo, larva, pupa, adulto.....	19
Figura 6. Morfología de un escarabajo coprófago en vista dorsal.....	20
Figura 7. Morfología de un escarabajo coprófago en vista ventral.....	21
Figura 8. Tipos de relocalización del sustrato: a) Telecópridos (Rodadores); b) paracópridos (Cavadores); c) Endocópridos (residentes) (Cultid-Medina, <i>et al.</i> , 2012).....	22
Figura 9. Morfología de un escarabajo coprófago en vista ventral.....	23
Figura 10. Extensión municipal de la cuenca del río Pamplonita. (Rozo-Jaimes, 2016).....	26
Figura 11. Esquemmatización de las parcelas y subparcelas temporales; A) parcela temporal con un área total aproximada de 0.1 ha. B) cuadrantes de la subparcela temporal, donde se tomarán los datos de la primera hierba, arbusto y árbol en cada diagonal (flecha roja)	30

Figura 12. Densímetro esférico. Instrumento portátil para medir la cobertura de un sistema vegetal con base en el número de cuadrantes no ocupados por el reflejo de la cobertura vegetal. Fotografía: ©Cobos, M., 2017.....	31
Figura 13. Termohigrómetro digital con sonda (HTC-2) para el registro de temperatura y humedad relativa. Fotografía: ©Cobos, M., 2017.....	31
Figura 14. Trampa de caída letal. Fotografía: ©Cobos, M., 2017.....	32
Figura 15. Montaje en alfiler usado con individuos con un largo corporal mayor a 10 mm: a) posición recomendada para la inserción del alfiler entomológico; b) orden en el cual deben ser colocadas las etiquetas con datos de localidad e identificación taxonómica; c) montaje en banderilla usado con individuos con un largo corporal menos a 10 mm (Cultid-Medina, <i>et al.</i> , 2012)	34
Figura 16. Pasos para el manejo y depósito del material en una colección de referencia (Cultid-Medina, <i>et al.</i> , 2012)	34
Figura 17. Diagrama de cajas de riqueza de la subfamilia Scarabaeinae durante el periodo de estudio de la cuenca del río Pamplonita en Colombia en las tres zonas de vida (bh-MB: bosque húmedo montano bajo; bh-PM: bosque húmedo premontano; bs: bosque seco)	38
Figura 18. Diagrama de cajas de abundancias de los escarabajos coprófagos capturados durante el período de estudio de la cuenca del río Pamplonita en Colombia, las medias con letra común no son significativamente diferentes (Tukey: 0,1412, $p>0,05$)	39
Figura 19. Curva de rarefacción para el ensamblaje de escarabajos coprófagos en las diferentes coberturas vegetales mediante el método Chao y Jost (bh-MB: bosque húmedo montano bajo; bh-	

PM: bosque húmedo premontano; bs: bosque seco)40

Figura 20. Curvas de distribución de abundancia de las especies de escarabajos estercoleros en los tres tipos de coberturas vegetales en Norte de Santander, Colombia. (bh-MB: bosque húmedo montano bajo; bs: bosque seco; bh-PM: bosque húmedo premontano), (A: *Uroxys* sp1; B: *Sylvicanthon* sp1; C: *Eurysternus* sp2; D: *Sylvicanthon* sp2; E: *Onthophagus* sp3; F: *Eurysternus* sp1; G: *Onthophagus* sp4; H: *Dichotomius* sp1; I: *Onthophagus* sp6; J: *Onthophagus* sp1; K: *Onthophagus* sp7; L: *Onthophagus* sp2; M: *Onthophagus* sp5; N: *Ontherus* sp1; O: *Ontherus* sp2; P: *Canthon* sp1; Q: *Cryptocanthon* sp1; R: *Dichotomius* sp2; S: *Uroxys* sp2; T: *Eurysternus* sp3; U: *Canthon* sp2; V: *Canthidium* sp1; W: *Onthophagus* sp8; X: *Dichotomius* sp3; Y: *Phanaeus Hermes*; Z: *Malagoniella astyanax*; AA: *Onthophagus* sp9; AB: *Eurysternus* sp4; AC: *Deltochium*sp1..... 41

Figura 21. Perfiles de diversidad alfa de los escarabajos coprófagos de las tres zonas de vida en norte de Santander, Colombia. Diversidad de orden 0D ; diversidad de orden 1D ; diversidad de orden 2D 42

Figura 22. Clúster por zonas de vida de la riqueza de especies de escarabajos coprófagos (a), clúster por zonas de vida de la riqueza y abundancia de especies de escarabajos coprófagos (b) en Norte de Santander, Colombia.....43

Figura 23. Riqueza de los gremios de escarabajos estercoleros en las tres zonas de vida de acuerdo al comportamiento de relocalización del sustrato (bh-MB: bosque húmedo montano bajo; bh-PM: bosque húmedo premontano; bs: bosque seco).....44

Figura 24. Abundancia de los gremios de escarabajos estercoleros de acuerdo al comportamiento de relocalización del sustrato en las tres zonas de vida muestreadas (bh-MB: bosque húmedo montano bajo; bh-PM: bosque húmedo premontano; bs: bosque seco).....45

Figura 25. Análisis de correspondencia canónica (ACC) de los géneros de escarabajos coprófagos observados y los factores ambientales en las diferentes Zonas de vida, (bh-MB: bosque húmedo montano bajo; bh-PM: bosque húmedo premontano; bs: bosque seco), (Temp: temperatura; Alti: Altitud), (*Canthidium*; *Canthon*; *Cryptocanthon*; *Deltochilum*; *Eurysternus*; *Malagoniella*; *Ontherus*; *Onthophagus*; *Phanaeus*; *Sylvicanthon*; *Uroxys*.....47

RESUMEN

El estudio se llevó a cabo en tres zonas de vida del departamento de Norte de Santander entre los meses de agosto y octubre de 2017, las cuales van de los 700 a los 2600 m.s.n.m. En cada zona de vida se estableció una parcela temporal de 0.1 ha, se tomaron datos de los factores ambientales como la altitud, temperatura y humedad relativa las cuales fueron tomadas cada dos horas por sitio, vegetación de cada zona compuesta por la altura de las plantas, circunferencia a la altura del pecho mayor o igual a 7.9 y el dosel del bosque. Para la captura de los escarabajos se instalaron 10 trampas de caída letal por zona, el esfuerzo de muestreo fue de 216 horas/zona, 720 horas/trampa/zona y 2160 horas/trampa para todo el estudio. Se registró un total de 3525 especímenes de escarabajos coprófagos distribuidos en 12 géneros y 29 especies, los valores de diversidad variaron entre las diferentes zonas de vida, y no compartieron especies debido a las diferencias de altitud y temperatura propias de cada zona de vida, ya que estas variables tuvieron la mayor influencia sobre el ensamble de escarabajos estercoleros. La riqueza reportada en este estudio representa un 96.66 % de las especies registradas para la región de Norte de Santander. La zona de vida con mayor riqueza registrada fue el bosque húmedo premontano (14), seguida por el bosque seco (9) y por el bosque húmedo montano bajo (6). La zona con mayor número efectivo de especies dominantes fue el bosque húmedo premontano (4.27) y en menor manera por el bosque húmedo montano bajo (3.14) y el bosque seco (3.09); La zona de vida más diversa del estudio fue el bosque húmedo premontano con 4.97 especies efectivas, siendo 0.16 veces más diverso que el bosque seco y 1.83 veces más diverso que el bosque húmedo montano bajo. Este estudio es un precedente a escala regional acerca de la riqueza, abundancia y distribución de escarabeidos coprófagos relacionada a la influencia de la temperatura y altitud sobre su incidencia y

permanencia, llenando así el vacío de conocimiento sobre esta subfamilia en el territorio colombiano.

Palabras clave: Bosque húmedo montano bajo, Bosque húmedo premontano, Bosque seco, Escarabajos, Indicadores biológicos, Diversidad, Región Andina.

1. INTRODUCCIÓN

Los bosques andinos son considerados representantes de la diversidad tropical y foco para la conservación, esto es debido a su alta complejidad geológica y su heterogeneidad climática-espacial, al poseer rangos altitudinales desde 65 a los 5500 m.s.n.m. abarcando múltiples ecosistemas, conteniendo una alta gama de organismos que se han adaptado a sus condiciones (Van Der Hammen, Witte, & Van Reenen 1995, Ulloa & Jørgensen 2005), como resultado los Andes poseen una alta tasa de endemismos (Rodríguez-Maecha, *et al.* 2004 y Tobón 2009).

El bosque andino colombiano representa el 29% de la flora mundial 200 familias, 1800 géneros y 10000 especies, en la actualidad se sabe que la mayor riqueza de estos bosques se encuentra representada por grupos como los insectos y los hongos, gran parte desconocida para el país (Victorino, 2011).

Sin embargo, las actividades humanas (agricultura, ganadería, tala de bosques, explotación no sostenible de los recursos naturales, urbanización, introducción de especies exóticas, contaminación, etc.), desde el año 1500 han tenido consecuencias negativas sobre la diversidad, transformando los paisajes naturales originales (Hood, 2010) donde las zonas de producción y/o desarrollo humano superan a las zonas con vegetación original, como resultado la composición del paisaje está conformada en mayor manera por unidades con uso del suelo diferente al original (Hernández A. , 2014).

La acelerada y masiva pérdida de la biodiversidad ha incrementado el interés por llevar a cabo estudios de evaluación desde los genes a los ecosistemas (Maclaurin & Sterelny 2008 y Halffter & Rös 2013), para abarcar la problemática de forma rápida y eficaz, se han buscado grupos indicadores que permitan evaluar el impacto de las actividades humanas sobre la diversidad, el uso de estos grupos ha sido bien documentado (Oliver & Beattie 1996 y Rodríguez, *et al.* 1998),

caracterizados por ser sensibles a las perturbaciones mínimas en el ecosistema, poseer un ciclo de vida corto, facilidad de captura y traslado e importancia funcional en el ecosistema (Favila 2004, Andrade 1998 y Holloway & Stork 1991). Un grupo de insectos que cumplen con estos requisitos son los escarabajos coprófagos, ya que presentan una fuerte relación con otros taxa (Nichols *et al.* 2009 y Barlow *et al.* 2010), participan en procesos ecológicos (Slade, *et al.* 2007) removiendo y enterrando el recurso mientras contribuyen a la fertilización y aireación del suelo, generan condiciones aeróbicas que permiten la proliferación de bacterias que mineralizan los suelos (Nichols, *et al.*, 2008), son dispersores secundarios de semillas (Andresen, 2005), tienen amplia distribución geográfica (Cambefort, 1991 y Davis *et al.* 2001), métodos de colecta sencillos y estandarizados (Cultid-Medina *et al.*, 2012), es una comunidad taxonómicamente accesible (Spector 2006 y Nichols 2009).

El conocimiento de la flora y fauna en los bosques colombianos es limitada (Pizano, *et al.*, 2014), así como los estudios de artropofauna en los bosques en la región Norte Santandereana que son bajos o nulos, donde las investigaciones se han concentrado en el municipio de Cúcuta bajo el uso de mamíferos, anfibios y reptiles (Proyecto Bosque Seco Cúcuta, 2012); exponiendo la necesidad de expansión de los estudios con escarabajos coprófagos y otros grupos de insectos en la región.

En este sentido, el presente trabajo estimó la diversidad y composición de escarabajos coprófagos y su relación con los factores ambientales en tres zonas de vida en Norte de Santander, Colombia, contribuyendo al conocimiento base de este grupo de insectos y sentando un precedente acerca del registro de los géneros de esta subfamilia a nivel local y regional.

2. MARCO DE REFERENCIA.

2.1. Bosques andinos colombianos.

Los andes tropicales se extienden aproximadamente 38 grados de latitud, desde la cordillera de Mérida en Venezuela hasta el noroeste Argentino, incluyendo a Bolivia, Perú, Colombia, Ecuador (ver figura 1), la región andina contiene el 9.5% de las reservas de agua dulce del mundo, la estabilidad hidrológica de la región depende del servicio que proveen los páramos, humedales y superpáramos, ya que regulan y alimentan durante el año la mayoría de ríos que desembocan en los océanos Pacífico y Atlántico (FAO, 2015).

Los bosques andinos son reconocidos como uno de los principales focos de diversidad, especiación y endemismos a nivel mundial (Hamilton 2001, Kappelle & Brown 2001 y Ulloa & Jørgensen 2005), esto es debido a su alta complejidad geológica, climática y fisiográfica, conformando un escenario de alta heterogeneidad (Van Der Hammen, Witte, & Van Reenen, 1995) ya que incluye un gran rango altitudinal que va desde los 65 m.s.n.m. en el Amazonas hasta los 5500 m.s.n.m. en la cordillera andina, abarcando una gran gama de ecosistemas como: los bosques inundables en la llanura amazónica; bosques subandinos; bosques montanos, bosques de yungas, bosques altimontanos, bosques altoandinos, páramos, valles interandinos y el pajonal andino de la Puna húmeda (Tognelli, *et al.*, 2016). En este sentido, los Andes se consideran un área de gran importancia al albergar especies que no se encontrarán en ninguna otra región del mundo, debido a las especializaciones de los organismos que la habitan a las condiciones de gran oferta de servicios ambientales que presentan los múltiples ecosistemas que la componen (Rodríguez-Maecha, *et al.* 2004 y Tobón 2009), pese a esto, en la región andina se ha estudiado ampliamente temas del ambiente natural y la distribución de especies (Kappelle & Brown, 2001), mientras

aspectos hidrológicos y efectos en el cambio del uso del suelo, han sido poco evaluados (Arroyave, 2007).

Los bosques andinos colombianos poseen gran biodiversidad, se estima que Colombia representa el 29% de la flora mundial (200 familias, 1800 géneros y 10000 especies), posicionándose sobre la Amazonia (13%) o el Pacífico (11%). Además, alberga 770 especies de aves, 485 de anfibios, 220 de reptiles, en la actualidad se sabe que la mayor riqueza de estos bosques se encuentra representada por grupos como los insectos y los hongos, gran parte desconocida para el país (Victorino, 2011).

La precipitación de los bosques andinos Colombianos están condicionados al grado de exposición a las corrientes de aire provenientes de la región Amazónica, Pacífica y los valles interandinos, presentando niveles de precipitación que van desde 1453 mm anuales hasta 3968 mm (ver figura 2) (Tobón, 2009), en la región del Chocó, las precipitaciones alcanzan valores de 12000 mm anuales (Pabón & Cordoba, 2008).

El bosque andino Colombiano es un escenario activo de la transformación del paisaje, debido a la óptima fertilidad del suelo y disposición para la producción (Chávez & Arango, 1988), lo que ha acelerado la expansión demográfica y sobreexplotación sus recursos naturales por la evidente falta de planificación (Alvear 2010 y Romero, *et al.* 2016). La pérdida acelerada de estos bosques tiene como principales factores la expansión agrícola y ganadera, afectando los recursos hídricos de la zona, empobreciendo sus suelos y contribuyendo a la desaparición de especies. (Vis 1995, Van Der Hammen & Rangel-Ch. 1997); en prácticas madereras y ganaderas, despejan el sotobosque (ver figura 3), en ésta última se hace para darle un lugar de descanso a los animales en horas de

mayor calor, destruyendo así microhábitats propios de este estrato incluyendo el suelo lo que afecta las cadenas tróficas (Victorino, 2011).

En Colombia, según el análisis de escala fina de la deforestación (1:100.000, períodos 1990, 2000, 2005 y 2010), en 1990 la cobertura boscosa era de 64'417.248 ha, representada principalmente por la región andina y amazónica, para 2010 esta cobertura a nivel nacional comprendía 58'633.631 ha representada principalmente por la Amazonía, se estima que el promedio de deforestación anual en la zona andina es de 82.661 hectáreas (Vidal & Ruíz 2014 y Cabrera, *et al.* 2011); los remanentes de bosques están representados principalmente por fragmentos de tamaño y grado de aislamiento variable según lo estimado por Henderson, Churchill, & Luteyn (1991), Carrizosa-U (1990) y Cavelier, *et al.* (2001).

Con el fin de conservar las áreas de bosque, Colombia cuenta con el Sistema de Parques Nacionales Naturales (SPNN), los cuales han definido 59 áreas protegidas (ver figura 4); según el SPNN es de suma importancia su función, ya que existen efectos (minería, explotación ilegal de recursos naturales, cultivos ilícitos, deforestación, colonización, solicitudes de restitución de tierras) que amenazan las zonas conservadas impactando sobre las que están por fuera del programa. La importancia de tener áreas protegidas radica en el aseguramiento de zonas consideradas centros de endemismo y del recurso hídrico, mitigan el almacenamiento de carbono en la biomasa del suelo y ecosistemas como los páramos, los ecosistemas preservados reducen la vulnerabilidad ante inundaciones y otros desastres naturales, protege especies de alta demanda comercial (camarón blanco, pelada, pargo rojo, etc.), productos propios del bosque (resinas, fibras, etc.) y a los polinizadores, ya que la producción del 80% de los cultivos Colombianos depende de los polinizadores que habitan en las áreas protegidas. Para la valoración de estos servicios y de los

ecosistemas protegidos el SPNN oferta espacios ecoturísticos donde se pueden llevar a cabo actividades como el senderismo, montañismo, buceo, entre otras (SPNN, 2017).

La región de Norte de Santander contiene tres áreas protegidas por el SPNN, el parque nacional natural Catatumbo-Barí creado en 1989 con una extensión de 158.125 hectáreas con un rango de altura de 200-1800 m.s.n.m., el área natural única Los Estoraques creado en 1988 con una extensión de 640.62 hectáreas con un rango de altura de 1450-1800 m.s.n.m. y el parque binacional El Tamá(Parques nacionales, 2017).



Figura 1. Extensión de la cordillera andina. (Tognelli, *et al.*, 2016).

Pais	Altitud (Msnm)	Precipitación (Mm/año)	Entradas por niebla (Mm/año)	Intercepción (Mm/año)	Evapotranspiración (Mm/año)	Fuente
Bolivia	1 850	2 310			1 190	Schawe et al., 2008
	2 600	3 970			462	
	3 050	5 150			403	
Perú	2 470	2 222	203	658		Gómez et al., 2008
	2 815	2 753		207		
	2 500	695			605	Cobeñas, 2007
	3 200	1 200			530	
Ecuador	1 950	2 079				Emck, 2007
	1 900	2 363		748	533	Fleischbein et al., 2006
	2 200	2 592		985		
	2 090	3 272	94	491	561	Motzer et al., 2008
	2 275	2 737	131	246		
	1 950	2 473	52	717		Rollenbeck et al., 2007
	1 800	1 800	50			Rollenbeck et al., 2008
	2 660	5 000	1 200			
3 200	4 400	1 700				
Colombia	1 700	3 968		976		Vis, 1986
	1 950	2 780		420		
	3 050	2 123		242		
	2 550	2 115		262		Veneklaas y Van Ek, 1990
	3 370	1 453		266		
	2 300	3 591	438	1580		Fonseca y Ataroff, 2005
	3 100	1 615	334	511	434	Tobón y Arroyave, 2007
Venezuela	2 250	1 174		317		Ataroff y Sánchez, 2000
	2 300	3 125	309	1 406	558	Ataroff, 2005
	2 300	2 965	124	1 245		
	3 100	2 010	72			
Panamá	1 200	3 510		1 306		Cavelier et al., 1997

Figura 2. Variables de los bosques andinos en mm/año (Tobón, 2009).

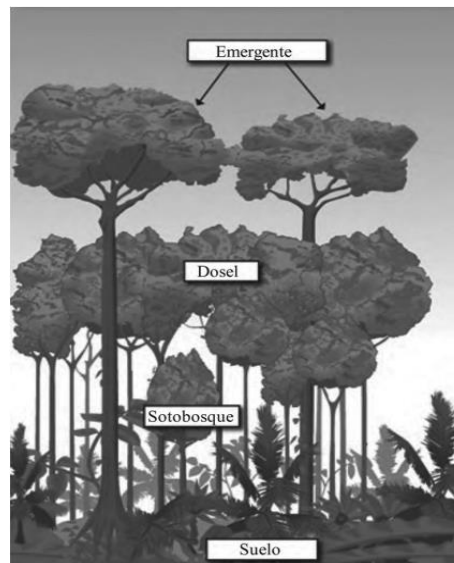


Figura 3. Esquematación de los diferentes estratos del bosque tropical (Victorino, 2011).



Figura 4. Distribución de las 14.268.223 hectáreas de áreas protegidas en Colombia. (Parques nacionales, 2017).

2.1.1. Bosque seco en Colombia (Piso térmico cálido o isomegatérmico).

El bosque seco es propio en tierras bajas, presenta una fuerte estacionalidad de lluvias; éste se define como la formación vegetal que presenta una cobertura boscosa continua distribuida entre los 0 a 1000 m.s.n.m. con temperaturas superiores a 24°C, precipitaciones entre los 700 y 2000 mm anuales, uno o dos periodos marcados de sequía y ubicación en el piso térmico cálido (IAvH, 1998)

En Colombia el bosque seco se encuentra distribuido en seis regiones: el Caribe, los valles interandinos de los ríos Cauca y Magdalena, la región NorAndina en Santander y Norte de Santander, el valle del Patía, Arauca y Vichada en los Llanos (IAvH, 2014); es uno de los ecosistemas más intervenidos en el mundo y uno de los menos estudiados (Pizano & García,

2014); por esta razón es uno de los que tiene más probabilidad de desaparecer (Espinal & Montenegro 1963, Dugand 1973). La cobertura original de este ecosistema era de más de 9 millones de hectáreas; de ellas solo existen 8% como consecuencia de la producción ganadera, agrícola, minera, urbanística y turística; según el análisis del mapa de distribución del bosque seco en el país indica que el 65% de las zonas intervenidas presentan desertificación. En otras palabras, las tierras están tan degradadas que la producción agrícola o ganadera, es insostenible; sólo el 5% de lo que queda está presente en el Sistema Nacional de Áreas Protegidas (SINAP). De ahí que el Ministerio del Medio Ambiente lo haya declarado como un ecosistema estratégico para la conservación, y el interés del Instituto Alexander von Humboldt de trabajar en su estudio y conservación (IAvH, 2014).

La importancia de este ecosistema se caracteriza por poseer una biodiversidad única en plantas y animales adaptados a condiciones de estrés hídrico, se han registrado 83 especies de plantas, 33 de aves y 3 de mamíferos endémicos; además, éste ecosistema es fundamental para el sostenimiento humano, ya que es responsable de la regulación hídrica, retención de suelos y captura de carbono, ésta última regula el clima, disponibilidad de agua y de nutrientes (IAvH, 2014).

Las coberturas vegetales arbóreas ubicadas en las márgenes de los cursos de agua en las zonas andinas son llamadas bosques riparios, también se les conoce como bosques de cañada o de galería en las sabanas (Sinchi, 2009), estos bosques son de suma importancia para la conservación del recurso hídrico, estabilización de los cauces, sirven como corredores de dispersión de la biota y refugio para para la fauna en los periodos secos (Hernández & Sánchez, 1990). Según el IDEAM (1996) se estima que el área total es de 3'907.090 hectáreas lo que

representa el 3,4% del área colombiana, su ubicación y fácil acceso los convierte en ecosistemas vulnerables.

2.1.2. Bosque húmedo premontano en Colombia (Piso térmico templado isomacrotérmico).

Comprende todas las áreas ubicadas entre los 1.000 y 2.000 metros de altura sobre el nivel del mar con variaciones de acuerdo a las condiciones locales, presenta biotemperaturas medias anuales entre los 18 y 24 °C y un promedio anual de lluvias de 1000 a 2000 mm perteneciendo a la provincia de humedad húmedo, equivale a la tierra templada, al piso premontano y a la zona subtropical de diversos autores. En Colombia este piso cubre 114.000 Km² correspondientes al 10% del territorio nacional, ubicándose en las zonas bajas de las montañas (Espinal-T, 1977, Hernández-Camacho 1992, Martínez 2017).

De no presentarse sequías muy fuertes en los meses de verano, el balance hídrico en esta formación no señala deficiencias de agua, observándose equilibrio entre el aporte de lluvia y la utilizada por la vegetación, sumada la temperatura agradable que posee este piso térmico, hace que las tierras del bosque húmedo premontano sean las que poseen mayor preferencia para los asentamientos humanos (Espinal-T, 1977)

2.1.3. Bosque húmedo montano bajo en Colombia (Piso térmico frío o isomesotérmico).

Corresponde a las zonas localizadas entre los 2.000 y 3.000 metros de altura sobre el nivel del mar, equivale a la tierra fría, al piso montano bajo y a la zona templada de varios autores, presenta biotemperaturas medias anuales entre los 12 y 18 °C y un promedio anual de lluvias de 1000 a 2000 mm perteneciendo a la provincia de humedad húmedo, con tiempos lluviosos en abril y mayo, octubre y noviembre, y dos periodos de verano, de diciembre a febrero, junio a septiembre, las oscilaciones de temperatura entre el día y la noche son fuertes; la extensión del bosque húmedo montano bajo es de 93.000 Km², correspondientes al 7.9% del territorio

nacional y ubicándose en las partes altas de las montañas; la topografía y paisajes geomorfológicos van desde pequeñas llanuras a piedemontes suavemente ondulados, la primitiva fisionomía vegetal ha sido transformada fuertemente por el hombre, el cual ha explotado sus tierras desde tiempos muy antiguos, ya que estas regiones fueron pobladas por prósperas comunidades indígenas (Espinal-T, 1977, Hernández-Camacho 1992, Martínez 2017).

2.2. Aspectos para la medición de la biodiversidad.

En la última década se ha incrementado el interés por estudiar y comprender la diversidad de especies en campos de investigación como la ecología, la biogeografía y la biología de la conservación, debido a su posible relación con la dinámica de los ecosistemas estudiando procesos como la estabilidad y productividad (Maclaurin & Sterelny, 2008); Se ve a la diversidad desde diferentes niveles de organización en que se manifiesta la vida desde los genes a los ecosistemas, y es preocupante cómo las actividades humanas están causando un irreparable pérdida masiva sobre la biodiversidad (Halffter & Rös, 2013).

Otra inquietud relacionada con la diversidad son los índices o medidas que se han aplicado, ya que en muchos casos generan respuestas (resultados) para preguntas que no se han generado (Poole, 1974); esta preocupación de acuerdo a Pielou (1979) se originó al tratar como iguales a la biodiversidad y al valor obtenido mediante la aplicación de algún índice de complejidad. Estos resultados extrapolados han sido criticados desde la metodología (Haila 2002, He & Hubbell 2011 y Rahbek & Colwell 2011) hasta la falta de evidencia en los estudios de campo de donde se han obtenido los resultados (Wright 2005, Wright & Muller-Landau 2006^{a,b} y Quintero & Halffter 2009).

Según Podani (2006), actualmente no existe duda sobre la existencia de la diversidad de especies como propiedad de las comunidades en los ecosistemas, lo cual le da mayor importancia a su evaluación. Aunque no sea una propiedad inequívoca e inherente (Molinari 1989 y Ricotta 2005) estas medidas permiten realizar comparaciones entre sistemas, describir los componentes de estos y generar teorías. (Maclaurin & Sterelny, 2008).

Por décadas se ha generalizado el uso de índices desarrollados en la teoría de la comunicación para evaluar la diversidad, en el caso del índice de Shannon, que mide la entropía y no la diversidad (Ulanowicz, 2001), donde se entiende por entropía como “el grado de incertidumbre en la identidad de la especie a la que pertenece un individuo seleccionado al azar de la comunidad”, por ende, Una comunidad con abundancia similar tendrá alta entropía lo que se ha asociado con alta diversidad (Moreno, *et al.*, 2011).

Con base en la problemática y después de un riguroso estudio, Jost en 2006 acuñó el término “diversidades verdaderas” refiriéndose a la suma de los diferentes elementos de una entidad. Donde la diversidad alfa y gamma se refiere al número efectivo de especies y la diversidad beta al número efectivo de las comunidades, Una de las ventajas de expresar la diversidad de una comunidad en números de especies efectivas es que permite comparar directamente la magnitud de la diferencia en la diversidad de dos o más comunidades, lo cual no es posible con índices tradicionales de diversidad (Jost, 2006, 2007, 2010).

Jost ha dado un aporte muy importante, evidenciado por el creciente uso de la “diversidad verdadera” (Moreno *et al.*, 2011), incluso su cálculo ha sido integrado en los programas más usados para la evaluación de la diversidad: EstimateS 8.2.0 (Colwell, 2009); Partition 3.0 (Veech & Crist, 2009); Spade (Chao & Shen, Program SPADE (Species prediction and diversity estimation), 2010); R-paquete vegetarian (Team R, 2013).

2.3. Escarabajos coprófagos como indicadores ecológicos.

El uso de grupos indicadores para evaluar el impacto de las actividades humanas sobre la diversidad ha sido muy bien documentado (Rodríguez, Pearson, & Barrera 1998 y Oliver & Beattie 1996); las características que permiten éste uso de los insectos son: Fácil manejo; fidelidad ecológica; Alta riqueza de especies; sensibilidad ante perturbaciones mínimas; ciclo de vida corto; facilidad de captura-traslado e importancia funcional en el ecosistema (Favila 2004, Andrade 1998 y Holloway & Stork 1991).

Existe una dificultad para escoger el sujeto de estudio entre los invertebrados que sea adecuado para llevar a cabo estudios de diversidad, dado que los resultados en muchos casos no fueron los esperados, hecho ocurrido con algunos grupos de insectos donde la mayor diversidad registrada para los diferentes grupos no está relacionada a las zonas más conservadas (Noriega, *et al.*, 2007), premisa soportada por baldi en 1990, donde la diversidad fue mayor para estadios medio y tardíos que con el estadio temprano; en coleópteros fitófagos se encontró mayor riqueza de especies en los estadios medios que en los tardíos (Brown & Hyman, 1986); similaridad registrada en hormigas (Estrada, 1996).

En este orden de ideas, los insectos que se deseen usar en estudios como indicadores ecológicos deben haber sido bien estudiados, ser bien conocidos taxonómicamente, fáciles de muestrear, de identificar, estar presentes en diferentes condiciones ambientales y presentar una gran relación con otros grupos (Spector 2006 y Gardner *et al.* 2008); es el caso de los escarabajos coprófagos, cuyo estudio ha sido impulsado por la sensibilidad que han presentado ante la transformación de ecosistemas por el hombre (Favila & Halfpeter 1997 y Spector & Forsyth 1998), son un grupo biológico de interés en estudios ecológicos y de conservación (Spector, 2006), ya que participan en procesos ecológicos (Gill, *et al.* 1993, Vulinec 2002, Bang *et al.* 2005 y Slade, *et al.* 2007)

removiendo y enterrando el recurso mientras contribuyen a la fertilización y aireación del suelo, generan condiciones aérobicas que permiten la proliferación de bacterias que mineralizan los suelos (Nichols, *et al.*, 2008), son dispersores secundarios de semillas (Andresen, 2005), tienen una amplia distribución geográfica (Cambefort, 1991 y Davis *et al.* 2001), métodos de colecta sencillos y estandarizados (Cultid-Medina *et al.*, 2012), es una comunidad taxonómicamente accesible (Spector 2006 y Nichols 2009), están correlacionados con otros taxa (Nichols *et al.* 2009 y Barlow, *et al.* 2010), siendo la estrategia ideal involucrar otros grupos biológicos cuando se estudian estos escarabeidos, minimizando los costos que representa el levantamiento y establecimiento de inventarios biológicos (Metzger 2006, Ueda *et al.* 2015 y da Silva & Medina 2016).

La comunidad de escarabajos coprófagos ha proliferado exitosamente en las sabanas africanas donde aprovechan el excremento de grandes mamíferos (Cambefort 1991, Halfpter & Halfpter 2009 y Aasland 2014); el mismo éxito se ha evidenciado en el neotrópico con la diferencia que allí aprovechan el excremento de vertebrados pequeños y medianos como primates, aves, reptiles y anfibios (Halfpter & Matthews 1966, Howden & Young 1981, Estrada *et al.* 1993, Castellanos, Escobar, & Stevenson 1999 y Morón 2004). Según Halfpter & Edmons (1982) el evento más importante en la diversificación de esta comunidad fue el cambio de la saprofagia a la coprofagia, donde se comienza a aprovechar la fuente alimenticia que las excretas les proveen como el humus y el sustrato acuoso rico en microorganismos (Halfpter & Matthews, 1966) ya que esta porción bacteriana es rica en proteínas (Hanski 1991).

Aunque sea común ver a estos escarabajos asociados a excremento, la denominación “coprófagos” no abarca todos los sustratos que son aprovechados por estos escarabeidos (Gill, 1991), se ha registrado el uso de sustratos como carroña, fruta en descomposición, hongos en descomposición

(Navarrete-Heredia & Galindo 1997 y Escobar & Chacón 2000) y depredación de otros invertebrados (Halffter & Matthews, 1966).

Las larvas y los adultos se alimentan de manera similar (Simmons & Ridsdill-Smith, 2011), su metamorfosis es completa, la mayoría de veces los huevos son ovopositados en galerías subterráneas hasta que llegan a estado adulto (ver figura 5). La morfología (ver figura 6 y 7) de los coprófagos es característica, su cuerpo es bastante compacto y esclerotizado lo que les dificulta moverse a gran velocidad, la mayoría son capaces de volar, aunque se suelen observar más por el suelo. Su cabeza comúnmente presenta cuernos siendo los machos los que los poseen mayor desarrollo que las hembras (Jessop, 1986). Además de servir como fuente de alimentación, los escarabajos estercoleros tienen una fuerte interacción con el excremento al usarlo como sustrato de nidificación y protección de las crías (Halffter & Matthews, 1966); de ésta manera los individuos de la subfamilia Scarabaeinae pueden dividirse en tres gremios: telecópridos (rodadores), paracópridos (cavadores) y endocópridos (residentes) (ver figura 8). Las especies endocópridas nidifican dentro del sustrato, mientras que las especies cavadoras contruyen las galerías debajo del recurso a diferentes profundidades, por otra parte los telecópridos forman una bola con una porción de excremento y lo trasladan con ayuda de sus metapatas (traseras) ya que sus tibias son alargadas y tubulares, una vez movilizado lo entierran a una distancia variable de la bosta o boñiga (Halffter & Edmonds 1982). El tipo de suelo, la cobertura vegetal, humedad relativa y la temperatura son variables de suma importancia para que los escarabajos coprófagos lleven a cabo su ciclo de vida, ya que un hábitat con un suelo muy arenoso, poca sombra, alta temperatura y baja humedad presenta baja riqueza y abundancia de estos escarabajos al no cumplir con las condiciones adecuadas para la nidificación, esta serie de condiciones afecta de mayor manera a las especies rodadoras que no pueden soportar altas temperaturas de manera prolongada (Verdú, *et*

al., 2012), los individuos de los gremios residentes y cavadores se ven afectados de igual manera al evaporarse rápidamente la parte acuosa del sustrato por lo que en estos hábitats la presencia de escarabajos estercoleros depende del régimen de lluvia, presentando valores favorables de diversidad en época lluviosa, escenario común en tierras con una altitud menor a 1000 metros, ya que en zonas de vida con una altura superior se han registrado de manera constante (Roman & Navarro 2009, Gómez 2012 y Aguilar-Garavito & Ramírez 2015).

La comunidad de escarabajos posee una amplia distribución geográfica, principalmente por su adaptabilidad a determinado rango longitudinal, tipo de suelo y tipo de bosque (Martínez, *et al.*, 2009), a nivel mundial se estima que existen alrededor de 6000 especies y 266 géneros (Nichols 2009, Schoolmeesters 2010 y Bouchard *et al.* 2011) ubicándose en su mayoría en la zona tropical (Cambefort 1991, Gill 1991, Halffter 1991, Medina, Lopera-Toro, Vitolo, & Gill 2001). De acuerdo a Escobar (2000), Medina *et al.* (2001), Medina & Lopera-Toro (2000) y Pardo-Lorcano (2007) en Colombia se han registrado alrededor de 35 géneros y 380 especies de Scarabaeinae, la región Andina ha reportado 23 géneros con 129 especies descritas de acuerdo a listas preliminares que se han realizado (Medina *et al.* 2001 y Pardo-Lorcano 2007), en este sentido los Andes Colombianos representan cerca del 45%-65% de las especies y géneros respectivamente reconocidos en el país; los registros de información es reducida a nivel geográfico para las principales especies; la razón de la distribución en esta zona se debe su geografía, geología y tipo de clima pues permite una mayor diversidad biológica y una gran cantidad de especies endémicas (Rangel, 2015).

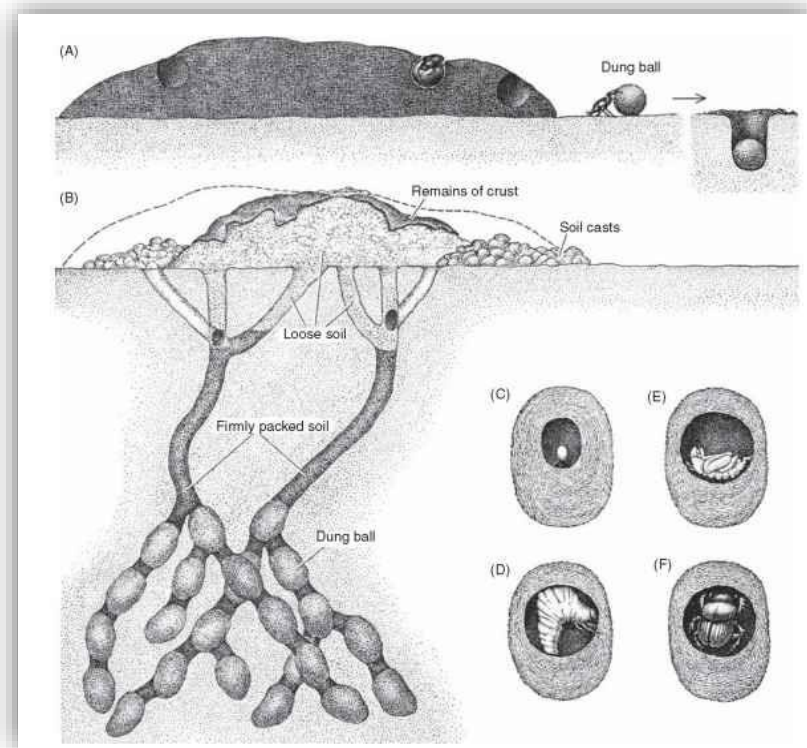


Figura 5. Ontogenia de un escarabajo coprófago: A) Escarabajo de hábito rodador llevando sustrato para su galería. B) Galerías en el subsuelo del sustrato de los escarabajos de hábito cavador. C-F) Estadios metamórficos del escarabajo: huevo, larva, pupa, adulto (Termeszettar, 2010).

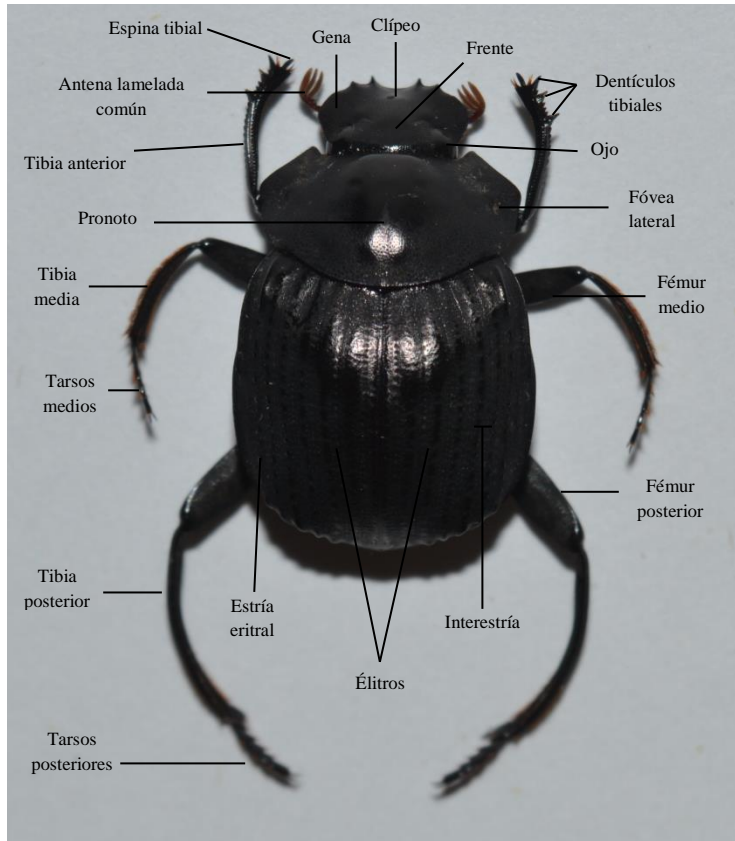


Figura 6. Morfología de un escarabajo coprófago en vista dorsal. Fotografía: ©Cobos, M., 2017.

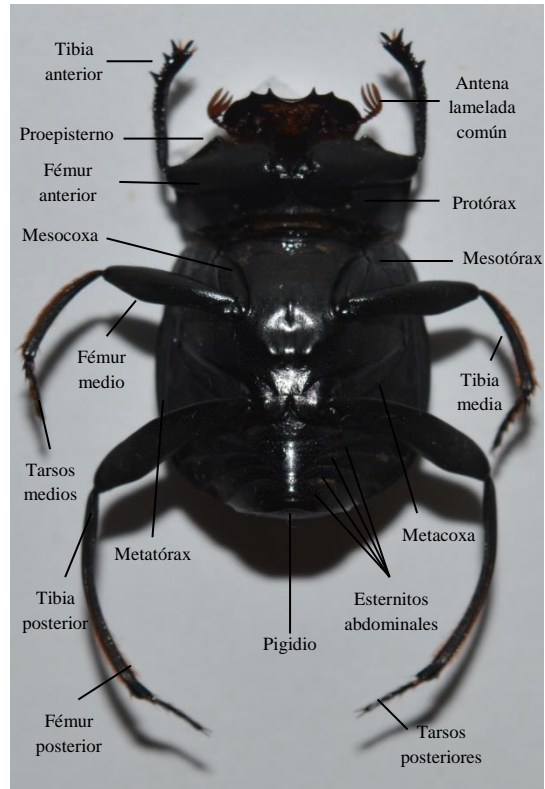


Figura 7. Morfología de un escarabajo coprófago en vista ventral. Fotografía: ©Cobos, M., 2017.

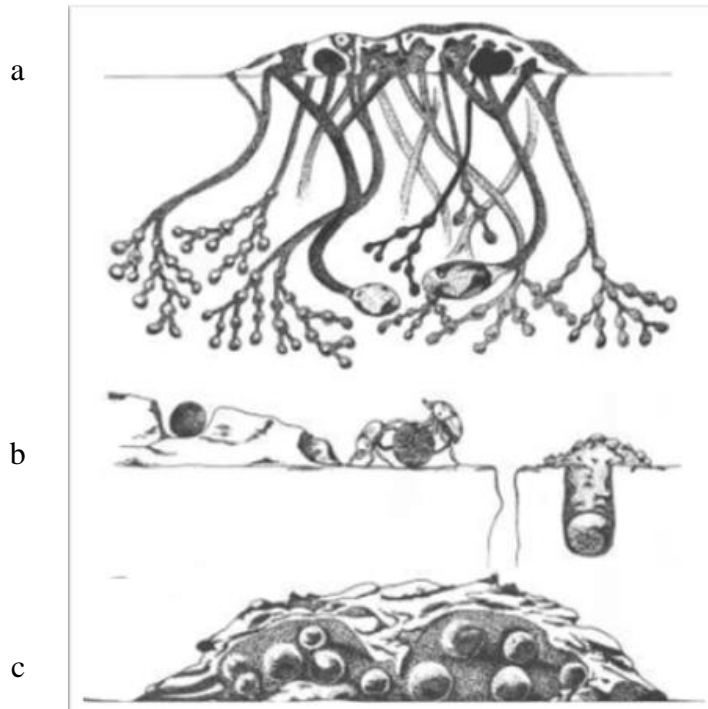


Figura 8. Tipos de relocalización del sustrato: a) Telecópridos (Rodadores); b) paracópridos (Cavadores); c) Endocópridos (residentes) (Cultid-Medina, *et al.*, 2012).

2.4. Descripción taxonómica de los escarabajos coprófagos de Colombia.

Los caracteres que definen a la subfamilia Scarabaeinae son: Clípeo expandido cubriendo las piezas bucales dorsalmente; mandíbula lameliforme comúnmente membranosa sólo con el margen externo endurecido; antena lamelada con 8-9 segmentos, en algunas especies el tercer segmento forma una maza cóncava que envuelve a los siguientes; coxas medias ampliamente separadas; tibia posterior la mayoría de las veces con una espuela simple, puede presentar dos; élitros exponiendo el pigidio (ver figura 9) (Gill, 2005).



Figura 9. Morfología de un escarabajo coprófago en vista ventral. Fotografía: ©Cobos, M., 2017.

Según Medina & Lopera (2001) y Cultid-Medina, *et al.* (2012) para Colombia se han registrado en la actualidad siete tribus y 21 géneros de la subfamilia Scarabeinae (ver tabla 1):

Tabla 1. Tribus, géneros y descubridores, modificado de (Cultid-Medina, *et al.*, 2012).

Tribu	Género	Autor
Onthophagini.	<i>Onthophagus</i>	Latreille, 1802
Coprini	<i>Ontherus</i>	Erichson, 1847
	<i>Dichotomius</i>	Hope, 1838
	<i>Canthidium</i>	Erichson, 1847
	<i>Uroxys</i>	Westwood, 1842
Phanaeini	<i>Coprophanaeus</i>	Olsoufieff, 1924

	<i>Oxysternon</i>	Laporte, 1840
	<i>Phanaeus</i>	MacLeay, 1819
	<i>Sulcophanaeus</i>	Plsoufieff, 1924
Ateuchini	<i>Ateuchus</i>	Weber, 1801
	<i>Genieridium</i>	Vaz de Mello, 2008
	<i>Trichillidium</i>	Vaz de Mello, 2008
	<i>Scatimus</i>	Erichson, 1847
Oniticellini	<i>Eurysternus</i>	Dalman, 1824
Demariziellini	<i>Cryptocanthon</i>	Balthasar, 1942
Canthonini	<i>Canthon</i>	Hoffmannsegg, 1817
	<i>Deltochilum</i>	Eschscholtz, 1822
	<i>Malagoniella</i>	Martínez, 1961
	<i>Pseudocanthon</i>	Bates, 1887

3. OBJETIVOS

3.1. Objetivo general

- Relacionar la diversidad y composición de escarabajos coprófagos con algunos factores ambientales en un bosque seco, un bosque húmedo premontano y un bosque húmedo montano bajo de Norte de Santander, Colombia.

3.2. Objetivos específicos

- Estimar la riqueza y abundancia de la comunidad de escarabajos coprófagos en un bosque seco, un bosque húmedo premontano y un bosque húmedo montano bajo de Norte de Santander, Colombia.
- Determinar los gremios de la comunidad de escarabajos coprófagos según la relocalización del recurso.
- Relacionar la diversidad de escarabajos coprófagos con la temperatura, humedad relativa y vegetación de cada zona de vida.

4. METODOLOGÍA

4.1. Área de estudio.

El estudio se llevó a cabo en un bosque seco, un bosque húmedo premontano y un bosque húmedo montano bajo, comprendidos por las zonas aledañas a la cuenca del río Pamplonita (ver figura 10) entre los 700 a 2600 metros de altitud, en los municipios de Pamplona, Pamplonita y Los Patios, pertenecientes al departamento de Norte de Santander, Colombia (ver tabla 2).

El río Pamplonita nace en el cerro de Altogrande (páramo de Fontibón) en el municipio de Pamplona a 3000 m.s.n.m. descendiendo por el valle del Cariongo del cual sale por el Boquerón de Pamplona; recibe la aguas del río Táchira en territorio del municipio de Cúcuta delante de su casco urbano, entregando finalmente sus aguas al río Zulia antes de Puerto Santander (Minambiente, 2016).

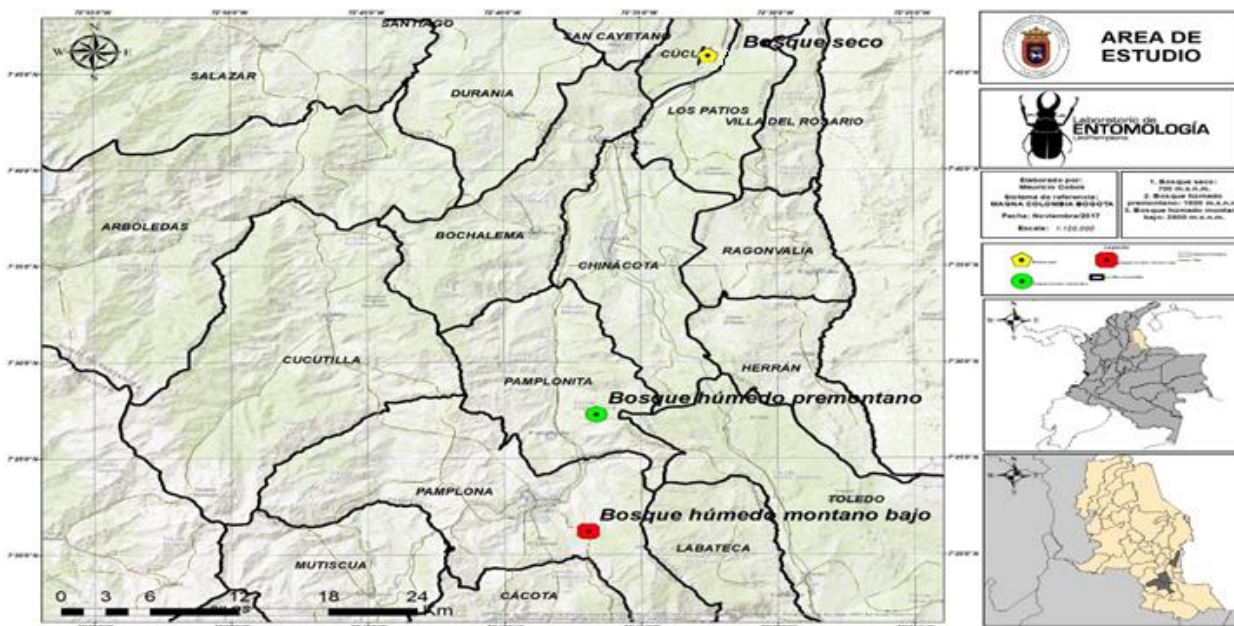


Figura 10. Ubicación del área de estudio sobre la cuenca del río Pamplonita. ©Cobos, M., 2017.

Tabla 2. Información de los sitios de muestreo de escarabajos coprófagos en la cuenca del río pamplonita.

Departamento	Municipio	Vereda	Coordenadas	Altitud
Norte de Santander	Cúcuta	La Garita	7° 45'45.61" N 72°31'35.45" W	700 metros sobre el nivel del mar
Norte de Santander	Pamplonita	La Cucalina	7° 27'16.28" N 72°36'37.59" W	1800 metros sobre el nivel del mar
Norte de Santander	Pamplona	La Lejía	7° 21'11.04" N 72°36'56.78" W	2600 metros sobre el nivel del mar

4.1.1. Bosque Seco (La Garita - Cúcuta).

El municipio de Los Patios se ubica fisiográficamente en una zona montañosa que hace parte del Macizo de Santander, ubicado en la Cordillera Oriental de los Andes Colombianos. Su red hídrica pertenece a la cuenca del río Pamplonita, que a su vez hace parte de la cuenca del Catatumbo. La mayor parte de su territorio es de relieve quebrado, con pendientes pronunciadas y escarpadas. Existen zonas planas y levemente inclinadas como la Meseta de Corozal y el área donde está edificada la ciudad de los Patios.

Posee una vegetación de tipo xerofítica sobre suelos muy bajos de fertilidad y poca profundidad efectiva, que tienen entre otras, las siguientes características, achaparrada, rala, espinosa, de hojas pequeñas y copas aparasoladas, en el estrato arbustivo las especies cactáceas son comunes.

La economía del municipio está basada en la actividad agrícola: Las tierras de la parte sur del municipio de Los Patios presentan mejores condiciones, tanto en el aspecto climático, como edáfico, para el desarrollo agropecuario, el terreno restante presenta condiciones de mayor temperatura y menor lluvia, además de suelos poco fértiles y arcillosos, que las hace económicamente no rentables, en el establecimiento de actividades agropecuarias.

Desde el Puente de San Rafael hasta la Vereda La Garita, por la margen derecha del Río Pamplonita se encuentran ubicados alrededor de 17 predios, que explotan cultivos de arroz, caña de azúcar, hortalizas, tabaco. La actividad pecuaria, es poca y está representada en los caprinos. En estas zonas de suelos áridos sobresale la industria del cemento y minera (arcillas, carbón y arena) (Cucutanuestra 2015 y Alcaldía de Los Patios, 2016).

4.1.2. Bosque húmedo premontano (La Cucalina - Pamplonita).

Uno de los factores característicos del territorio es el escarpado relieve que conforma el valle que en esta área de la cuenca forma el Río Pamplonita, compuesto por dos ramales que se desprenden de la bifurcación de la Cordillera Oriental que termina en Venezuela.

El Territorio Municipal presenta inclinaciones muy variables, aunque en general predominan las pendientes moderadas. Las pendientes más fuertes se localizan generalmente en los cauces de las microcuencas, especialmente las que conforman el valle del Río Pamplonita en su margen oriental.

El 96.76% del territorio del Municipio, corresponde a los 157.54 Km² de escarpado relieve que conforma el Valle que, en esta área de la Cuenca del Río Pamplonita, forma el mismo, posterior afluente de la Cuenca del río Zulia y en orden jerárquico de la Gran Cuenca del Catatumbo.

Se destacan productos agrícolas especialmente los cítricos, morón, fresa, y rosas de diferentes variedades (Cucutanuestra 2015 y Alcaldía de Pamplonita, 2013).

4.1.3. Bosque húmedo montano bajo (La Lejía- Pamplona).

Las actividades agrícolas y ganaderas predominan en el territorio pamplonés, así como las plantaciones de *Pinus patula*, por lo que las áreas de bosque nativo son pequeñas y están restringidas a las zonas de mayor altura, de manera que los bosques subandinos y andinos desaparecieron casi por completo desde las épocas de la conquista. En la actualidad sólo se perciben en estos lugares árboles aislados y algunas comunidades de vegetación arbórea de tipo secundario y matorrales. La franja de vida andina, se constituye en el epicentro de las actividades antrópicas, con áreas ocupadas por potreros, cultivos de hortalizas, fresa, flores y plantaciones de pino, principalmente en las veredas Tencalá- La Unión, Sabaneta Alto, Jurado, Navarro, El Rosal y Cimitarigua (Sánchez-Montaña & Gelviz, 2004).

4.2. Diseño del estudio.

4.2.1. Factores ambientales

4.2.1.1. Caracterización florística

En cada zona de vida se realizó el levantamiento de parcelas temporales (Melo-Cruz & Vargas-Ríos, 2002). El tamaño total de la parcela para cada uno de los sistemas boscosos fue de 150 m de largo y 7m de ancho, subdividida en 10 parcelas de 15m de largo y 7m de ancho, cubriendo un área total de 1050m² (~0.1 ha) según lo sugerido por Gentry (1995) (ver figura 11a), donde se registraron los individuos con un diámetro a la altura del pecho (DAP) mayor o igual a 2,5 cm o una circunferencia a la altura del pecho (CAP) mayor o igual a 7,9 cm, medida que se registró a 1,30 m del suelo (Melo-Cruz & Vargas-Ríos, 2002). En cada subparcela se empleó el método de

punto-centro-cuadrado, midiendo cuatro puntos a partir del centro de la subparcela, donde cada punto es ubicado por el establecimiento de cuatro líneas, dos horizontales y dos verticales formando así cuatro cuadrantes; por cuadrante se trazó una línea en diagonal para un total de cuatro diagonales (ver figura 11b) en la cuales se registraron ocho individuos por subparcela (Matteucci & Colma, 1989); además, la cobertura del dosel por zona de vida se registró mediante el uso del densiómetro esférico (Lemmon 1956, Lemmon 1957). Éste consiste en un espejo formado por un segmento convexo o cóncavo de una esfera grabado con una cuadrícula. Debido a su curvatura, el espejo refleja una gran área del hemisferio del cielo (ver figura 12). Para tomar lecturas, se asumen cuatro puntos equidistantes en cada cuadrado de la retícula (cuadrícula) y se cuenta cuántos de estos puntos no se interceptan con el reflejo de la copa, éste valor es multiplicado por 1.04 obteniéndose de ésta manera el porcentaje no ocupado por la cobertura, la diferencia entre este valor y 100 será el porcentaje estimado de la cobertura vegetal. Se deben llevar a cabo cuatro lecturas, una orientado al norte, una al sur, una al oriente y una al occidente (Jennings, Brown, & Sheil, 1999).

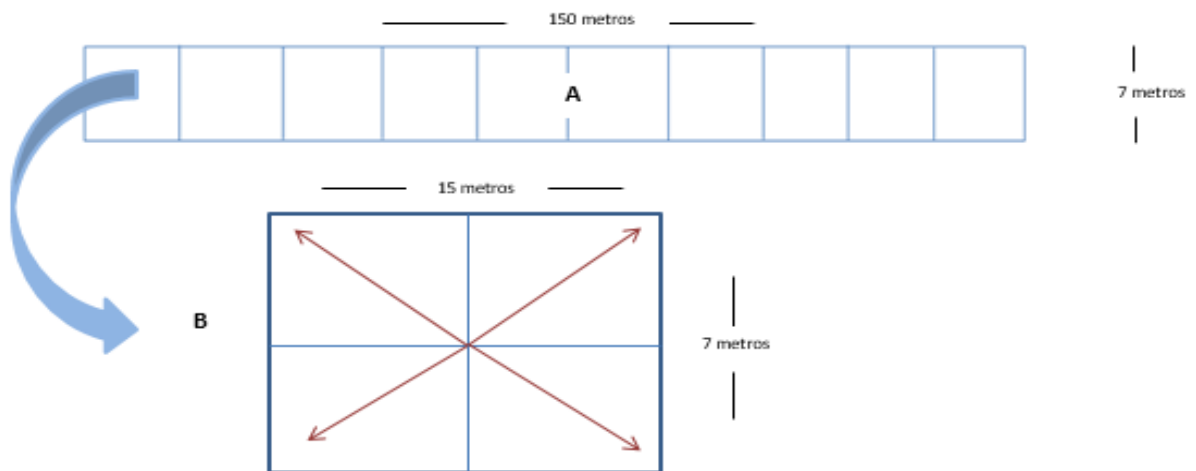


Figura 11. Esquematización de las parcelas y subparcelas temporales; A) parcela temporal con un área total aproximada de 0.1 ha. B) cuadrantes de la subparcela temporal, donde se tomaron los datos de los dos individuos en cada diagonal (flecha roja).



Figura 12. Densiómetro esférico. Instrumento portátil para medir el dosel de un sistema vegetal con base en el número de cuadrantes no ocupados por el reflejo de la cobertura vegetal.

Fotografía: ©Cobos, M., 2017.

4.2.1.2. Temperatura y humedad relativa.

En cada zona de vida se registró la humedad relativa y la temperatura promedio por medio de un termohigrómetro digital HTC-2 con sonda exterior (ver figura 13); las medidas fueron tomadas en intervalos de dos horas por 72 horas con el fin de conocer las condiciones ambientales de los tres transectos en el bosque seco, bosque húmedo premontano y bosque húmedo montano bajo.



Figura 13. Termohigrómetro digital con sonda (HTC-2) para el registro de temperatura y humedad relativa. Fotografía: ©Cobos, M., 2017.

4.2.2. Muestreo y captura de escarabajos.

En cada zona de vida se instalaron trampas de caída letales en el centro de las subparcelas, para un total de 10 trampas de caída letales por transecto, separadas 15 metros entre sí (Cultid-Medina *et al.*, 2012).

La trampa de caída consiste de un vaso plástico enterrado a nivel de suelo y llenos a la mitad de su capacidad con una solución de agua y sal (Montoya-Molina, *et al.*, 2016). Sobre cada vaso se colocó un soporte de alambre con atrayente (coprocebo humano), resguardado por un plato plástico desechable suspendido por encima de los vasos para evitar la desecación del cebo o la inundación de la trampa (ver figura 14). Las trampas ubicadas por sistema vegetal permanecieron activas durante 72 horas, donde se recolectaron los individuos cada 24 horas. El esfuerzo total por transecto fue de 720 horas/trampa/zona y 2160 horas/trampa para todo el estudio.



Figura 14. Trampa de caída letal. Fotografía: ©Cobos, M., 2017.

4.2.3. Identificación de los escarabajos.

Los especímenes recolectados fueron identificados a nivel de género mediante el uso de las claves de Vaz de Mello *et al.* (2011) y Medina *et al.* (2001). Las morfoespecies fueron separadas con base en sus características morfológicas externas y de la genitalia en el caso de los machos.

El conjunto de individuos identificados se sometió al proceso de curaduría para poder ser depositado en la colección entomológica de la Universidad de Pamplona (Norte de Santander, Colombia). Las actividades de curaduría de los especímenes consistieron en la remoción de cualquier material biológico o inerte bajo estereoscopia con ayuda de pinzas entomológicas, pincel y soluciones limpiadoras (varsol, detergente, etc.); una vez limpios, los individuos se almacenaron en contenedores plásticos cubiertos por bolsas de aseo negras selladas adecuadamente para ser refrigerados por al menos 48 horas. Trascurrido el tiempo mínimo se escogieron algunos escarabajos por especie para ser montados en seco (ver figura 15) y fueron etiquetados, la etiqueta contiene la información referente a la zona de colecta, altura, colector, coordenadas, género, especie, taxónomo, entre otras. Los individuos restantes se depositaron por especie y tamaño en sobres rotulados dentro de contenedores plásticos para ser almacenados en la colección entomológica (ver figura 16).

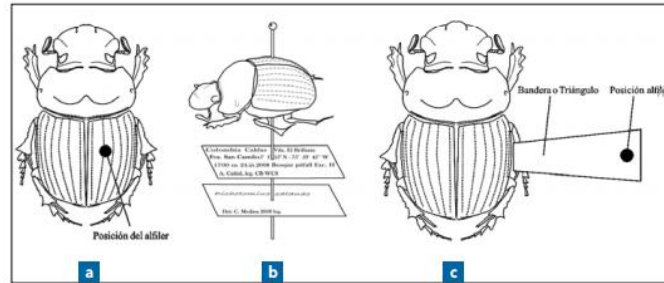


Figura 15. Montaje en alfiler usado con individuos con un largo corporal mayor a 10 mm: a) posición recomendada para la inserción del alfiler entomológico; b) orden en el cual deben ser colocadas las etiquetas con datos de localidad e identificación taxonómica; c) montaje en banderilla usado con individuos con un largo corporal menos a 10 mm (Cultid-Medina, *et al.*, 2012).

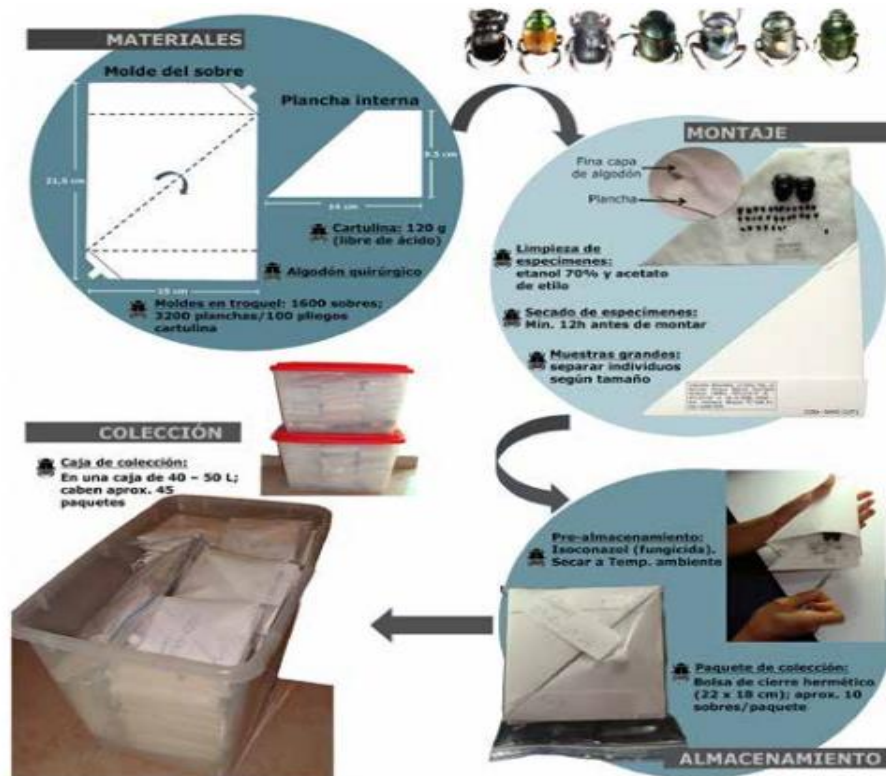


Figura 16. Pasos para el manejo y depósito del material en una colección de referencia (Cultid-Medina, *et al.*, 2012)

4.3. Análisis de datos

4.3.1. Diversidad y estructura de la comunidad de escarabajos coprófagos por zona de vida (diversidad alfa)

La para evaluar la completitud del muestreo a escala de zona de vida se empleó el estimador de riqueza-abundancia propuesto por Chao & Jost (2012) en el programa en línea iNext (Hsieh, *et al.*, 2016).

Para evaluar cómo varía la diversidad de escarabajos coprófagos en cada sistema boscoso, se analizó la diversidad alfa en números equivalentes de especies o números de Hill para la construcción de perfiles de diversidad: la diversidad de orden cero (0D = riqueza de especies), orden uno (1D = representado por las abundancias relativas, exponencial de Shannon ($\exp H'$) y orden dos (2D = representado por las especies abundantes, inverso de Simpson) (Jost, 2006,2007).

Para observar la existencia de patrones de distribución de las especies de coprófagos en las tres zonas vegetales se elaboraron curvas de rango de abundancia de las diferentes zonas de vida, ésta metodología permite describir o comparar gráficamente la estructura de los ensamblajes de escarabajos coprófagos, permitiendo evidenciar las especies únicas de cada cobertura y la relación de dominancia entre las diferentes especies que las componen (Feinsinger, 2003).

4.3.2. Diversidad y estructura de la comunidad de escarabajos coprófagos entre zonas de vida (diversidad beta)

4.3.2.1. Análisis de clúster bajo el criterio de similaridad

Se hizo uso del índice de Jaccard (Jaccard, 1908), medida de continuidad basada en presencia/ausencia de individuos (equivalente a diversidad beta de orden cero) para estimar la disimilitud entre dos puntos de muestreo.

Para comprobar la existencia de patrones de distribución entre las zonas vegetales se utilizó el índice de Morisita-Horn (1959), este índice responde a la abundancia de las especies más comunes sin verse afectado por la riqueza de especies y el tamaño de la muestra.

4.3.2.2. Caracterización de los gremios de escarabajos coprófagos de acuerdo a la relocalización de sustrato.

Se compararon las tres zonas de vida según el hábito de relocalización de sustrato de los escarabajos coprófagos agrupados en los gremios: Telecópridos, paracópridos y endocópridos, según los estudios realizados por Escobar (1997), Medina, *et al.* (2001) Roman & Navarro (2009), Cultid-Medina, *et al.*, (2012) y Aguilar-Garavito & Ramírez (2015).

Se usó el análisis de correlación de Pearson entre los factores ambientales y los géneros de escarabajos para reconocer las variables ambientales que mejor relacionen y ordenen las zonas de vida con el menor error posible.

Se realizó además un análisis de correspondencia canónica, para relacionar la abundancia y riqueza de los escarabajos coprófagos con las variables ambientales de mayor importancia (Ter Braak, 1986), éste análisis combina el Análisis de Componentes Principales y el análisis de Regresión Lineal (Olarde-Quñonez, *et al.*, 2016).

5. RESULTADOS

5.1. Estructura y composición del ensamblaje de escarabajos coprófagos (alfa)

Se recolectó un total de 3525 especímenes de escarabajos coprófagos (Scarabaeidae:Scarabaeinae) distribuidos en 12 géneros y 29 especies. El género mejor representado fue *Sylvicanthon* con el 37.73.06 % de la muestra, seguido por *Uroxys* con el 25.64 %, *Eurysternus* con 19.65 %, *Onthophagus* con 4.22 %, *Canthon* con 6,09 %, *Onthophagus* con 4,11%, *Ontherus* con 2.49 %, *Dichotomius* 1,30 %, *Canthidium* con 1.07 %, *Cryptocanthon* con 1,04%, *Phanaeus* con 0.42 %, y por último *Malagoniella* con 0.28 % del total de los individuos registrados; la zona de vida que presentó mayores valores de riqueza fue el bosque húmedo premontano con 14 especies, seguido por el bosque seco con nueve especies y por último el bosque húmedo montano bajo con seis especies, el valor del análisis de varianza fue de: Tukey=0,0099 (ver figura 17); el bosque húmedo premontano presentó el mayor valor respecto a la abundancia de las especies con el 86.35%, seguido por bosque seco con el 7.9% y por último, el bosque húmedo montano bajo con el 5.75% del total de individuos colectados, el valor del análisis de varianza fue de: Tukey=0,1412 (ver figura18).

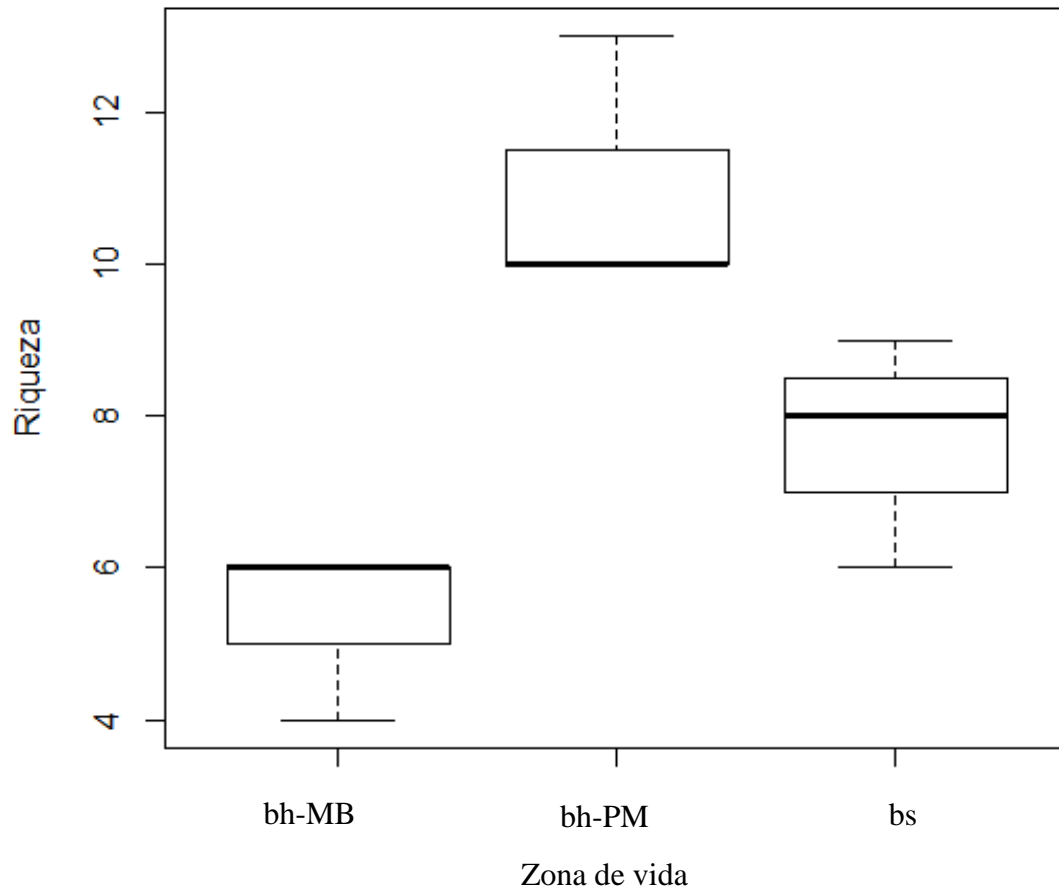


Figura 17. Diagrama de cajas de riqueza de la subfamilia Scarabaeinae durante el periodo de estudio de la cuenca del río Pamplonita en Colombia en las tres zonas de vida (bh-MB: bosque húmedo montano bajo; bh-PM: bosque húmedo premontano; bs: bosque seco).

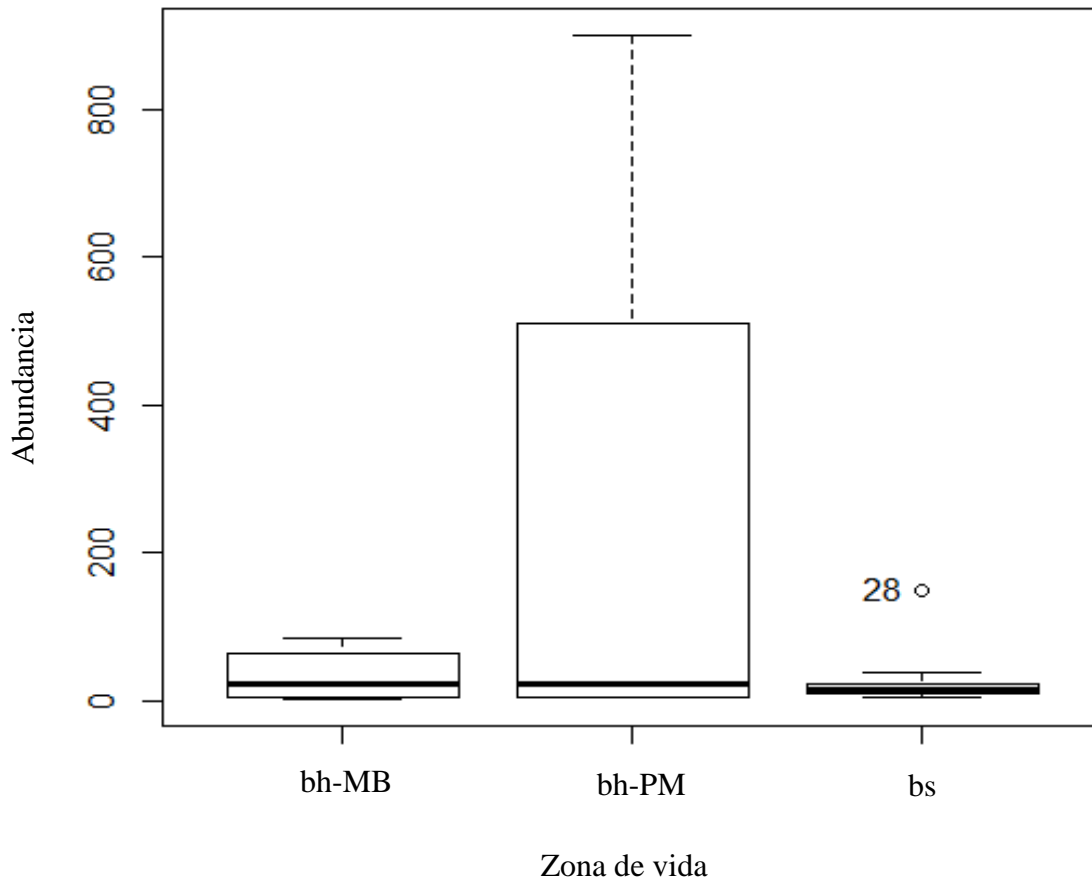


Figura 18. Diagrama de cajas de abundancias de los escarabajos coprófagos capturados durante el período de estudio de la cuenca del río Pamplonita en Colombia.

La completitud general del muestreo para el número real de especies fue representativa en cada zona de vida, el bosque seco alcanzó la mayor representatividad en relación al número de especies y su baja incertidumbre (sombreado que acompaña la línea de interpolación y extrapolación), seguido por el bosque húmedo premontano y el bosque húmedo montano bajo (ver figura 19).

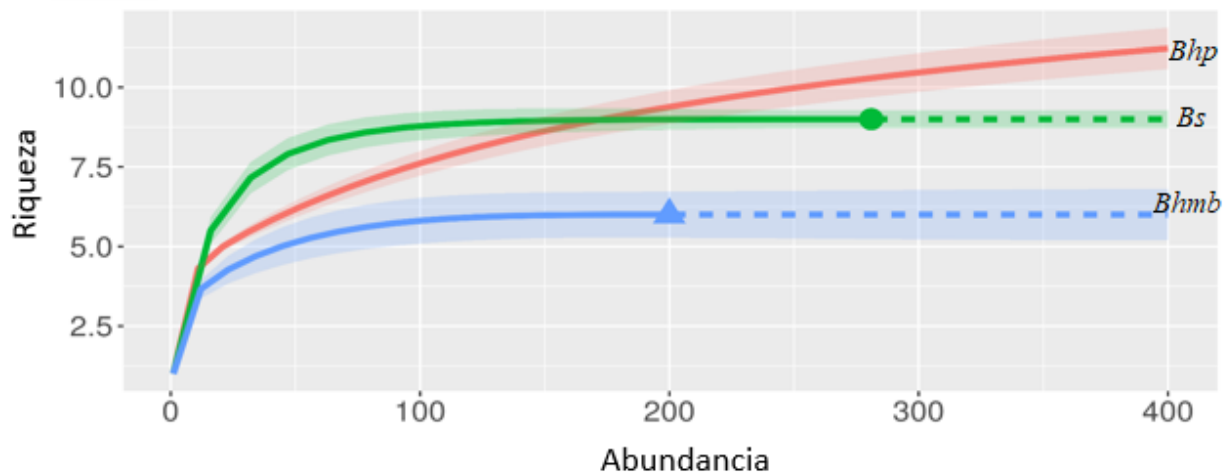


Figura 19. Curva de rarefacción para el ensamblaje de escarabajos coprófagos en las diferentes coberturas vegetales mediante el método Chao y Jost (2012) (Bhmb: bosque húmedo montano bajo; Bhp: bosque húmedo premontano; Bs: bosque seco).

La curva de rango-abundancia permite ver la distribución de las especies en las diferentes zonas de vida con base en su incidencia, agrupando las especies de cada zona de vida en: especies dominantes, especies abundantes y especies raras. En éste orden de ideas, en el bosque húmedo premontano las especies dominantes fueron: *Uroxys* sp1, *Sylvicanthon* sp1 y *Eurysternus* sp2, las especies comunes fueron: *Onthophagus* sp3, *Eurysternus* sp1 y *Onthophagus* sp4 y las especies raras fueron: *Onthophagus* sp2, *Onthophagus* sp5 y *Ontherus* sp1. Por otra parte, para el bosque húmedo premontano premontano la especie dominante fue: *Ontherus* sp2, las especies comunes fueron: *Canthon* sp1, *Cryptocanthon* sp1 y *Dichotomius* sp2 y las especies raras fueron: *Canthidium* sp1 y *Onthophagus* sp8. Finalmente, en el bosque seco las especies dominantes fueron: *Dichotomius* sp3 y *Phanaeus* *Hermes*, la especie común fue: *Onthophagus* sp9 y las especies raras fueron: *Eurysternus* sp4 y *Deltochium* sp1(ver figura 20).

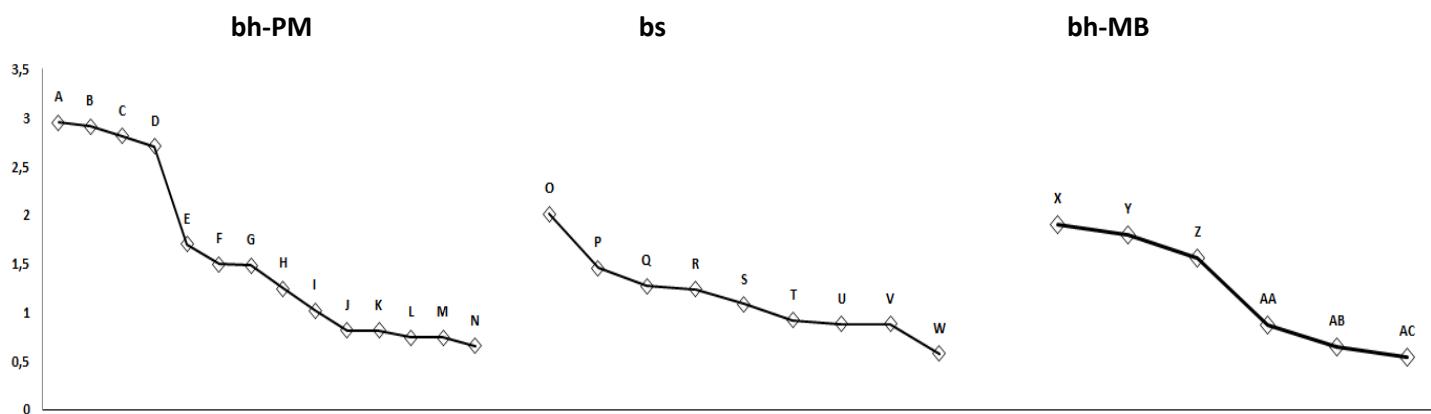


Figura 20. Curvas de distribución de abundancia de las especies de escarabajos estercoleros en los tres tipos de coberturas vegetales en Norte de Santander, Colombia. (bh-MB: bosque húmedo montano bajo; bs: bosque seco; bh-PM: bosque húmedo premontano), (A: *Uroxys* sp1; B: *Sylvicanthon* sp1; C: *Eurysternus* sp2; D: *Sylvicanthon* sp2; E: *Onthophagus* sp3; F: *Eurysternus* sp1; G: *Onthophagus* sp4; H: *Dichotomius* sp1; I: *Onthophagus* sp6; J: *Onthophagus* sp1; K: *Onthophagus* sp7; L: *Onthophagus* sp2; M: *Onthophagus* sp5; N: *Ontherus* sp1; O: *Ontherus* sp2; P: *Canthon* sp1; Q: *Cryptocanthon* sp1; R: *Dichotomius* sp2; S: *Uroxys* sp2; T: *Eurysternus* sp3; U: *Canthon* sp2; V: *Canthidium* sp1; W: *Onthophagus* sp8; X: *Dichotomius* sp3; Y: *Phanaeus Hermes*; Z: *Malagoniella astyanax*; AA: *Onthophagus* sp9; AB: *Eurysternus* sp4; AC: *Deltochium* sp1).

5.2. Diversidad de escarabajos por zona de vida (diversidad alfa).

La diversidad 0D mostró que la zona de vida que presentó la mayor riqueza de especies fue el bosque húmedo premontano con un valor de 14 especies efectivas, seguida del bosque seco con nueve especies, por último, el bosque húmedo montano bajo con seis especies efectivas. Para el orden de diversidad 1D se encontró que las zonas de vida con mayor cantidad de especies abundantes fueron bosque húmedo premontano y bosque seco con 4.97 y 4.81 especies efectivas respectivamente, la zona de vida que presenta la menor cantidad de especies abundantes es el

bosque húmedo montano bajo con 3,14 especies efectivas. Finalmente, para 2D , se observó que el bosque húmedo premontano presenta el mayor valor de especies dominantes con 4,27 especies efectivas, seguido del bosque húmedo montano bajo con 3,09 especies efectivas, la zona de vida que presentó el menor valor es el bosque seco con 3,14 especies efectivas (Figura 21).

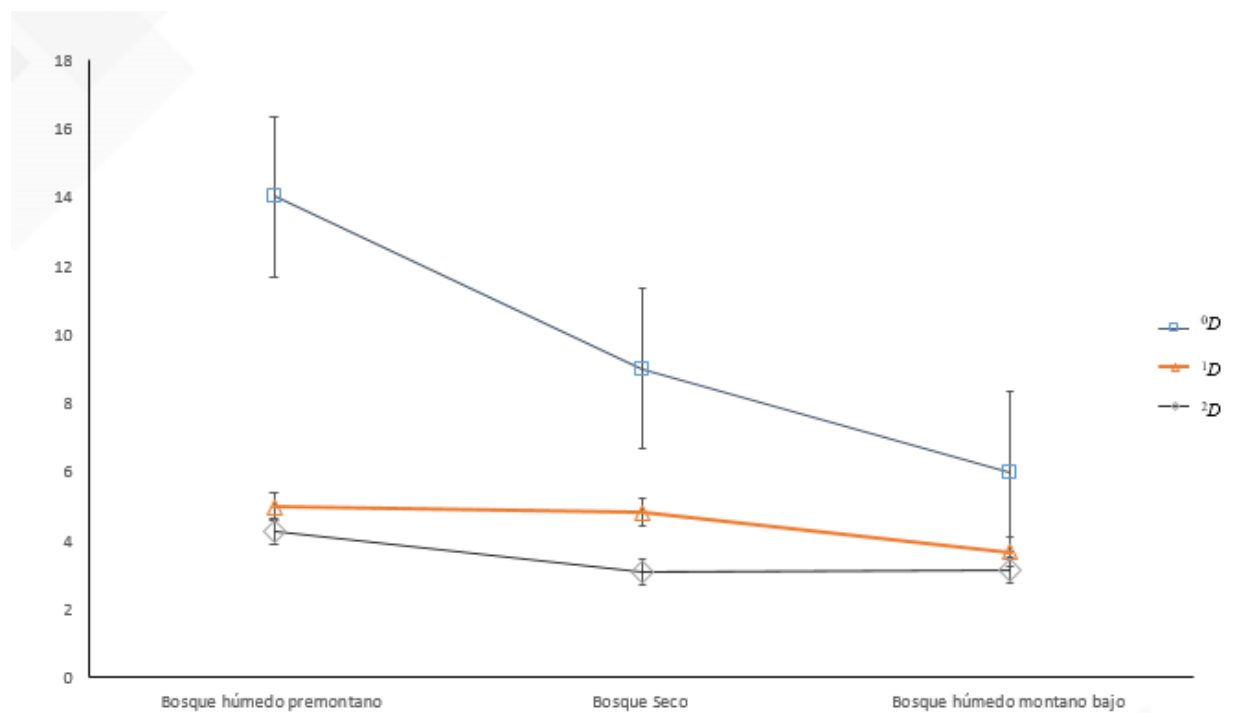


Figura 21. Perfiles de diversidad alfa de los escarabajos coprófagos de las tres zonas de vida en norte de Santander, Colombia. Diversidad de orden 0D ; diversidad de orden 1D ; diversidad de orden 2D .

5.3. Diversidad de escarabajos estercoleros entre zonas de vida (diversidad beta).

5.3.1. Análisis de clúster bajo el criterio de similitud.

El análisis de similitud mediante el uso del índice cualitativo de Jaccard con base en presencia/ausencia de los individuos, permite ver la existencia tres comunidades de escarabajos bien definidas con un valor de 0% de similitud (ver figura 22a). De manera paralela el índice

cuantitativo de Morisita basado en las abundancias de las especies, muestra que la similitud con un valor del 0% representando la diferencia entre las tres comunidades (ver figura 22b).

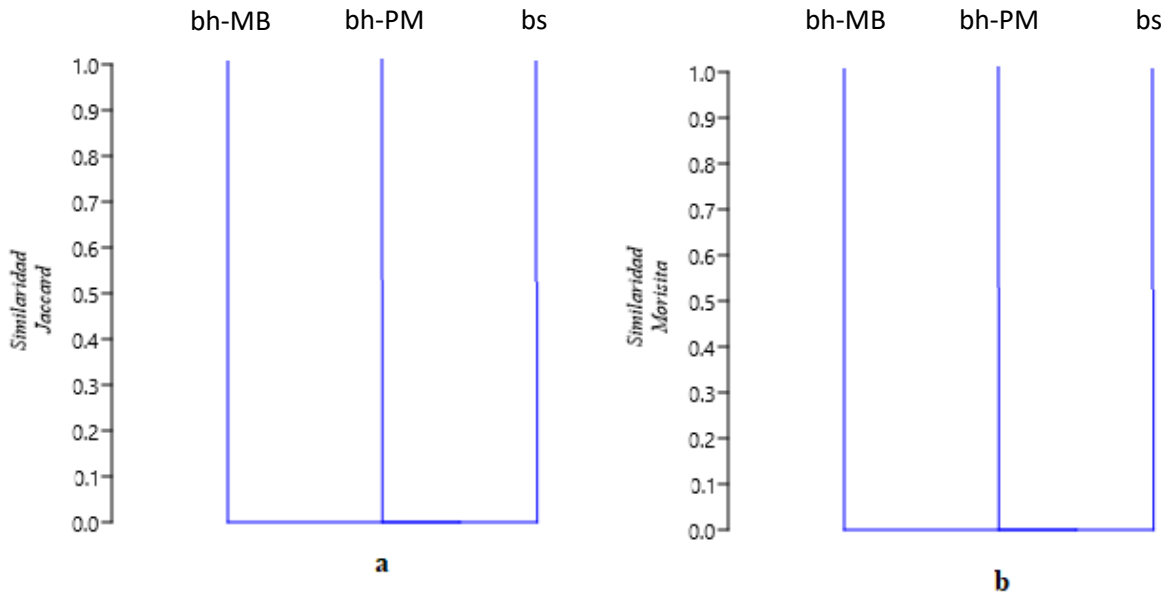


Figura 22. Clúster por zonas de vida de la riqueza de especies de escarabajos coprófagos (a), clúster por zonas de vida de la riqueza y abundancia de especies de escarabajos coprófagos (b) en Norte de Santander, Colombia.

5.3.2. Caracterización de los gremios de escarabajos coprófagos de acuerdo a la relocalización de sustrato.

Tanto la zona de vida de bosque húmedo premontano como la de bosque seco presentaron igual número de especies del gremio rodador con dos especies, seguidos por el bosque húmedo montano bajo con una especie; El bosque húmedo premontano presentó el mayor número de especies del gremio cavador con un total de diez especies, el bosque seco presentó cinco especies y el bosque húmedo montano bajo presentó cuatro especies de este gremio. Por último, el gremio residente se vio representado de igual manera por en el bosque húmedo premontano y el bosque seco con dos

especies cada uno, el bosque húmedo montano bajo presentó una sola especie (ver figura 23), sin embargo, el análisis de varianza de los gremios entre las zonas de vida no obtuvo diferencias significativas (Tukey= 0,0983) mostrando así, un patrón de dominancia de los gremios en las diferentes zonas de vida inherente a la diferencia espacial, características de la vegetación y disponibilidad de nutrientes; por otra parte, la comparación de gremios para cada una de las zonas de vida confirma la prevalencia del gremio cavador sobre los otros dos gremios (bh-MB= 0.0004; bh-PM= 0.0005; bs= 0.0020).

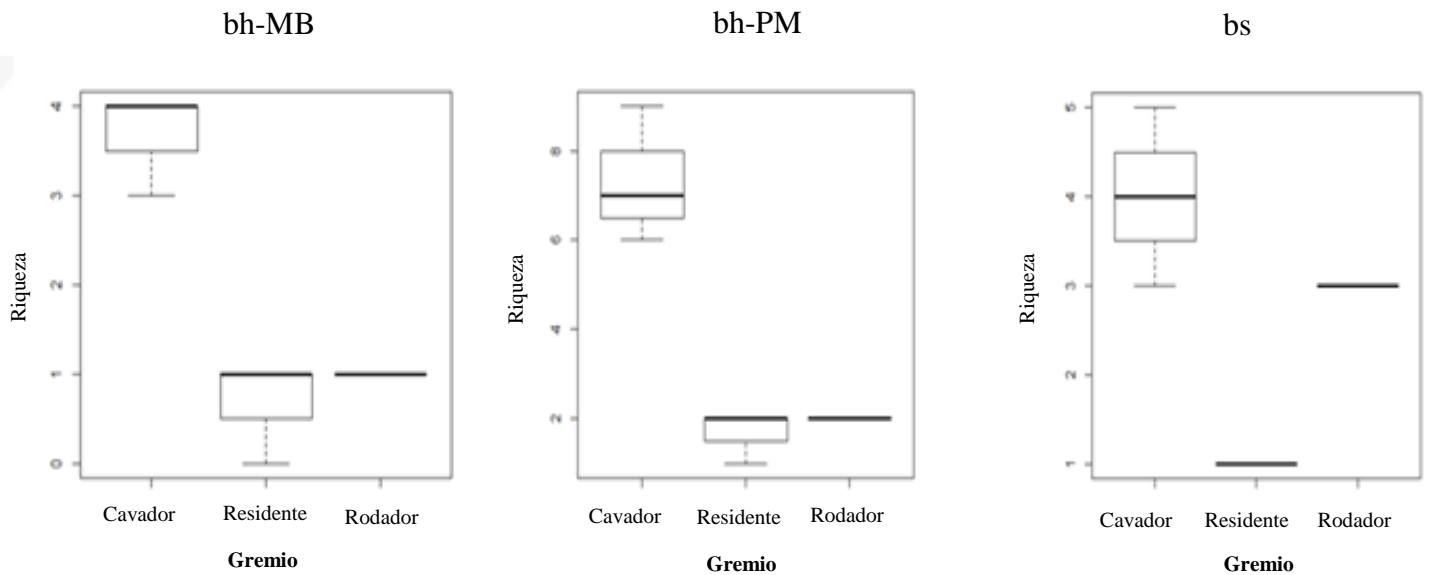


Figura 23. Riqueza de los gremios de escarabajos estercoleros en las tres zonas de vida de acuerdo al comportamiento de relocalización del sustrato (bh-MB: bosque húmedo montano bajo; bh-PM: bosque húmedo premontano; bs: bosque seco).

El gremio de los escarabajos cavadores fue más abundante en la zona de vida bh-PM con el 83.49%, seguido por bh-MB con el 12.43% y por último el bs con el 4.08% del total de individuos; los escarabajos residentes tuvieron una mejor representación en el bh-PM con el 98,24 %, seguido por el bs con el 1.32% y el bh-MB con 0,44% (ver figura 24). Los valores del análisis de varianza

(con la prueba de comparación Tukey) por gremios fue: Cavadores: $p= 0,2406$; Residentes: $p= 0,0190$; Rodadores: $p= 0,2828$.

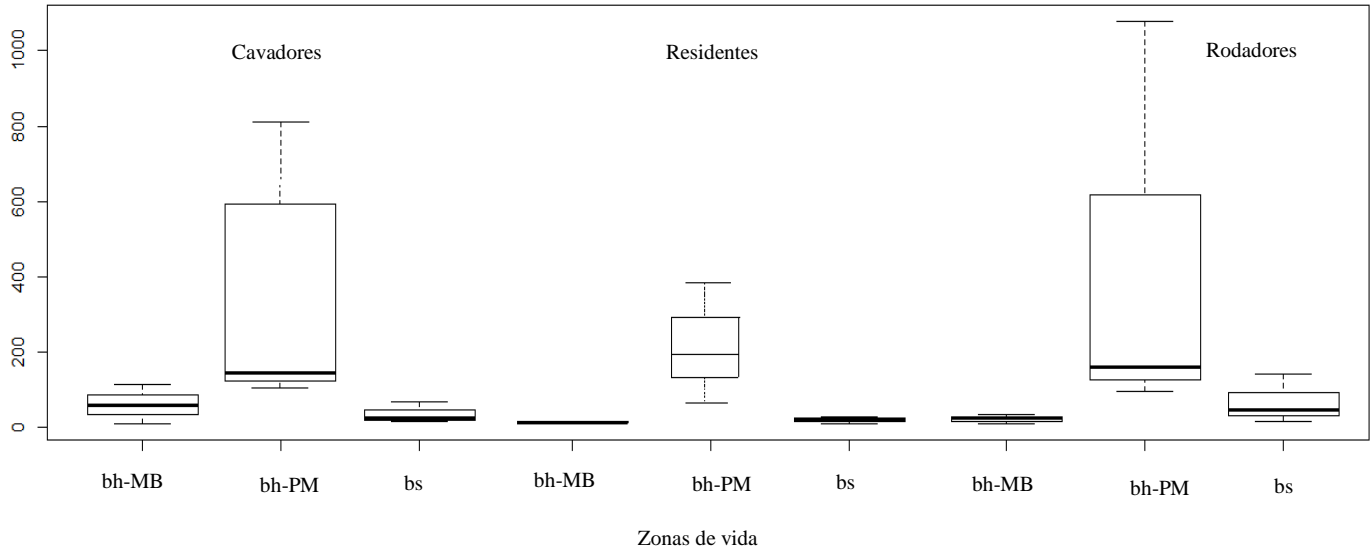


Figura 24. Abundancia de los gremios de escarabajos estercoleros de acuerdo al comportamiento de relocalización del sustrato en las tres zonas de vida muestreadas (bh-MB: bosque húmedo montano bajo; bh-PM: bosque húmedo premontano; bs: bosque seco).

La correlación de Pearson entre los factores ambientales y los géneros de cada zona de vida, mostró la interacción de las variables abióticas con el ensamble de escarabajos coprófagos; las variables que menor dependencia mostraron sobre el ensamble de escarabeidos fueron la altura de la vegetación, la circunferencia a la altura del pecho (cap) y la humedad relativa, influyendo sobre los géneros *Cryptocanthon* y *Ontherus* con valores del coeficiente de Pearson mayores a 0.50; en este mismo sentido, el dosel del bosque se correlacionó positivamente con los géneros *Eurysternus*, *Sylvicanthon* y *Uroxys*. Por último, el análisis de correlación evidenció a la temperatura y altitud como las variables de mayor influencia con altos valores de correlación, los géneros relacionados

con la variable altitud fueron *Eurysternus*, *Onthophagus*, *Sylvicanthon* y *Uroxys*; en el caso de la variable la temperatura los géneros *Canthidium*, *Canthon*, *Deltochilum*, *Dichotomius*, *Malagioniella* y *Phanaeus* mostraron dependencia (ver tabla 3).

Tabla 3. Valores del coeficiente de correlación de Pearson para las variables abióticas en relación con los géneros de escarabajos coprófagos en las tres zonas de vida.

Variables \ Géneros	Géneros											
	Canthidium	Canthon	Cryptocanthon	Deltochilum	Dichotomius	Eurysternus	Malagioniella	Ontherus	Onthophagus	Phanaeus	Sylvicanthon	Uroxys
Temperatura	0,92	0,66	-0,79	0,92	0,95	-0,11	0,92	-0,82	0,16	0,92	-0,12	-0,12
Altura	-0,96	-0,75	0,70	-0,96	-0,89	0,25	-0,96	0,73	-0,02	-0,96	0,25	0,26
Dosel	-0,98	-0,96	0,32	-0,98	-0,61	0,64	-0,98	0,36	0,41	-0,98	0,65	0,66
Cap	-0,91	-0,65	0,80	-0,91	-0,95	0,10	-0,915	0,83	-0,18	-0,91	0,10	0,11
Altitud	-0,90	-0,99	0,09	-0,90	-0,4	0,81	-0,90	0,13	0,61	-0,9	0,81	0,82
Humedad relativa	-0,99	-0,88	0,5	-0,99	-0,77	0,46	-0,99	0,56	0,19	-0,99	0,46	0,47

El análisis de correspondencia canónica de los diferentes géneros con dos de los seis factores ambientales en las tres zonas de vida, permitió analizar la exclusividad de algunos géneros a una zona de vida en particular y evidenció a la altitud como el factor fundamental en la distribución de los escarabajos coprófagos, seguida por la altitud; estos factores segregan al ensamble de escarabajos en tres grupos principales: 1) grupo integrado por los géneros *Ontherus* y *Cryptocanthon*, este último exclusivo del bosque húmedo montano bajo; este grupo está influenciado de mayor manera por la temperatura y de menor forma por la altitud. 2) esta agrupación determinada sólo por la altitud y está compuesta por los géneros *Eurysternus*, *Uroxys* y *Sylvicanthon*, género exclusivo del bosque húmedo premontano. 3) por último, esta agrupación integrada por los géneros *Malagioniella*, *Phanaeus*, *Deltochilum* y *Canthidium*, se distingue más por la altitud que por la temperatura y son exclusivos de bosque seco (ver figura 25).

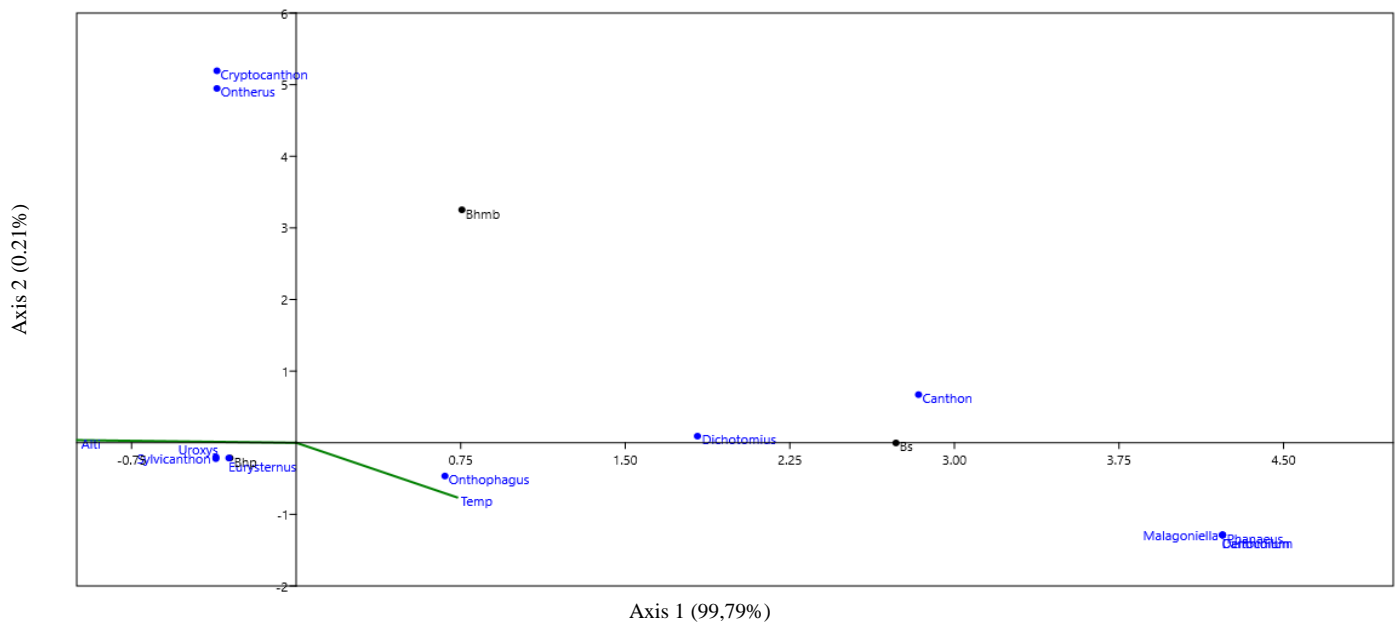


Figura 25. Análisis de correspondencia canónica (ACC) de los géneros de escarabajos coprófagos observados, temperatura y altura en las diferentes Zonas de vida, (Bhmb: bosque húmedo montano bajo; Bhp: bosque húmedo premontano; Bs: bosque seco), (Temp: temperatura; Alti: Altitud), (géneros: *Canthidium*; *Canthon*; *Cryptocanthon*; *Deltochilum*; *Eurysternus*; *Malagoniella*; *Ontherus*; *Onthophagus*; *Phanaeus*; *Sylvicanthon*; *Uroxys*).

6. DISCUSIÓN.

6.1. Estructura y composición del ensamblaje de escarabajos coprófagos (alfa)

Este trabajo registró 12 géneros en total de escarabajos estercoleros, 34% de los registrados para Colombia y 52.17% de los registrados para la región andina (Medina *et al* 2001, Pardo-Lorcano 2007, Cultid, *et al.* 2012). De los 12 géneros registrados por este estudio cinco fueron únicos de cada zona de vida, el mayor número se encontró en el bosque seco (*Canthidium*, *Malagoniella* y *Phanaeus*), el bosque húmedo premontano registró al género *Sylvicanthon* y el bosque húmedo montano bajo al género *Cryptocanthon*. Cuatro de los cinco géneros son considerados positivos de acuerdo al buen estado de conservación de los hábitats, *Sylvicanthon* no fue registrado en el listado de géneros positivos y negativos (Aguilar-Garavito & Ramírez, 2015). *Sylvicanthon* es el género con mayor cantidad de individuos registrados entre las tres zonas de vida distribuidos en dos especies, valores que coinciden con el estudio de Medina *et al.* en 2001 que registran para Colombia dos de las cinco especies encontradas en el neotrópico, éste género carece de información exceptuando datos de ubicación, altitud y relocalización de sustrato (Medina *et al.* 2001 y Noriega *et al.* 2008). Este estudio registra al género *Sylvicanthon* a los 1800 m.s.n.m. difiriendo con los registros altitudinales en Colombia por parte de Medina *et al.* en 2001, ellos reportan a las dos especies entre los 200-300 m.s.n.m.; en concordancia con Aguilar-Garavito & Ramírez (2015) el género *Cryptocanthon* presentó una baja abundancia en el muestreo y se capturó en una altitud mayor a los 2000 m.s.n.m., se colectó una de las 12 especies registradas por Arias *et al.*, (2014) para Colombia. *Canthidium* fue el género con mayor valor de abundancia entre los tres géneros exclusivos para el bosque seco, correspondiendo con Aguilar-Garavito & Ramírez (2015) en relación a la abundancia y en altitud con Medina *et al.* (2001). Por otra parte, las abundancias de *Malagoniella* y *Phanaeus* fueron bajas, géneros que son propios de interior de

bosques secos y bosques maduros, el género *Malagoniella* sólo contiene la especie *M. astyanax* recolectada en este estudio, por parte del género *Phanaeus* la especie capturada fue *P. hermes*, reportando nuevos registros altitudinales para este estudio a los 700 m.s.n.m. a diferencia de Medina et al. (2001) que los registran a los 300 y 100 m.s.n.m. respectivamente.

De los siete géneros restantes encontrados en este estudio, sólo el género *Onthophagus* se considera negativo (excepto *O. mirabilis* y *O. coscineus*) ya que la mayoría de sus especies se asocian a zonas abiertas o de disturbio como potreros, matorrales, cultivos y zonas urbanas; *Onthophagus* reportó un total de 145 individuos y ocho especies, siendo el género con mayor cantidad de especies del muestreo, aunque menor número de riqueza para este género en comparación con la región Caribe con 15 especies (Noriega, et al., 2013), restringiéndose a las zonas de vida entre los 700 y 1800 m.s.n.m., alcanzando una distribución altitudinal mayor a la planteada por Medina et al. (2001) que va de los 50 a los 1000 m.s.n.m., especies endémicas como *O. sanctaemartae* poseen un rango altitudinal de 700-2500 (Noriega, et al., 2013).

Con relación a la riqueza de especies de cada zona de vida, la mayor riqueza se concentra en el bosque húmedo premontano (1800 m.s.n.m.) con 14 especies, valores similares a los encontrados por Orozco (2008) en la región andina (Norte de Santander) con 15 especies, estudio llevado a cabo en un rango de altitud de los 1410 m.s.n.m. a los 2230 m.s.n.m, 14 especies reportadas por Botina y Castillo (2012) en la misma región (Nariño) a los 1480 m.s.n.m y Noriega (2009) que encontró 56 especies en Cundinamarca, a diferencia de Ardila S. (2008) que para la región andina (Norte de Santander) registró nueve especies entre los 1200-1600 m.s.n.m. Los valores de riqueza para esta altitud contrastan con la región caribe, la cual registra valores cercanos a 16 especies a los 1650 m.s.n.m. ya en los 1800 m.s.n.m. los valores de riqueza para la zona Caribe se encuentran entre las 5-7 especies (Noriega, 2013). La zona de vida de bosque seco (700 m.s.n.m.) fue la

segunda en términos de riqueza con nueve especies, difiriendo con Cobos y Carrero en 2017 (datos sin publicar) los cuales reconocen 15 especies para la región andina (Norte de Santander) a una altitud de 200 m.s.n.m. valores lejanos respecto a la riqueza de especies hallada por Esparza-León y Amat (2007) en Norte de Santander con 30 especies en un gradiente altitudinal de los 200-800 m.s.n.m. y con Escobar (1997) que reporta 22 especies en los bosques secos de Tolima. Finalizando con el bosque húmedo montano bajo (2600 m.s.n.m.) en el cual el valor de riqueza fue de seis especies, por debajo de los trabajos de Amat *et al.* (1997) con 11 especies, Gasca y Ospina (2000) con 12 especies, y un valor superior a Mora, J. (2017) con dos especies, investigaciones llevadas a cabo en bosques con altitudes entre 2245 y 2900 m.s.n.m.

El valor del análisis de varianza (ANOVA) para la riqueza entre zonas de vida fue de: $p= 0,0099$ (ver figura 17), por lo tanto, es significativamente diferente el valor riqueza del bosque húmedo premontano del bosque seco y el bosque húmedo montano bajo, lo que apoya la capacidad de este taxón como indicador para el conocimiento en términos de funcionalidad y entendimiento de los ecosistemas (Villareal, *et al.* 2004, 2006, Aguilar-Garavito & Ramírez, 2015 y Murillo-Ramos *et al.* 2016) corroborando que para la región andina el uso de escarabajos estercoleros como herramienta en estudios de impacto ambiental y planeación en estrategias de protección y conservación de áreas prioritarias

El total de individuos capturados corresponde a 39,2 individuos/trampa/día valor superior a los estudios de Peck & Howden (1984) con 7,03 individuos/trampa/día y 2,55 individuos/trampa/día dependiendo el tamaño del cebo y Lorcano-pardo (2007) con 12 individuos/trampa/día e inferior a Peck & Forsyth (1982) con 190 ejemplares/trampa/día. El alto nivel de captura demuestra la capacidad que tienen los hábitats que componen la región andina, particularmente las zonas de

vida donde se llevó a cabo este estudio para el sostenimiento de múltiples taxa; la vegetación se compone de especies de familias como: Cunoniaceae; Rutaceae; Araliaceae; Clusiaceae; Brunelliaceae; Cyatheaceae; Aquifoliaceae; Laureaceae; Chloranthaceae y Pentaphragmataceae en el caso del bosque húmedo montano bajo. Primulaceae; Meliaceae; Anacardiaceae; Myrtaceae y Nyctaginaceae en el bosque húmedo premontano y finalmente Myrtaceae; Capparaceae; Euphorbiaceae; Fabaceae; Phyllanthaceae; Rutaceae; Verbenaceae y Asteraceae en el bosque seco.

La curva de rarefacción bajo el método de Chao y Jost, (2012) indica que este estudio alcanzó un número considerable de especies reales en las distintas zonas de vida, representatividad atribuida a las condiciones óptimas durante el muestreo (Olarte-Quíñonez, *et al.*, 2016). La distribución de las abundancias de los escarabajos coprófagos por zona de vida indicó que las especies registradas en cada zona de vida no se repiten entre sí (ver figura 20).; las especies dominantes de los bosques permiten entender el estado actual de los ecosistemas, en el bosque húmedo premontano *Uroxys sp1*, *Sylvicanthon sp1* y *Eurysternus sp2* fueron los especímenes dominantes; resultados análogos a los estudios de Escobar (1997), Esparza-León & Amat-García (2007), Orozco & Pérez (2008), Neis *et al.* (2009), Botina & Castillo (2012) y Montoya-Molina (2016); las especies del género *Uroxys* suelen observarse abundantemente en bosques maduros y conservados según lo dicho por Aguilar-Garavito & Ramírez (2015), los géneros *Eurysternus* y *Sylvicanthon* carecen de información ecológica, están restringidos a la taxonomía (Camero, 2010); *Ontherus sp2* fue la especie dominante del bosque húmedo montano bajo coincidiendo con Pardo-Lorcano (2007), Botina & Castillo (2012), Amat-García *et al.* (2014) y Franca (2016), las especies de este género son abundantes en los bosques andinos por lo general sobre los 1000 metros de altitud, se les puede capturar en zonas con un área menor a 50 ha desde que exista dosel, no son frecuentes en áreas abiertas (Aguilar-Garavito & Ramírez, 2015) por lo que su abundancia representa un indicativo

positivo del buen estado conservacional del bosque muestreado en este estudio. Ulteriormente, las especies dominantes del bosque seco fueron *Dichotomius* sp3 y *Phanaeus hermes* similar a lo encontrado por Bohórquez, (2009) y Acevedo *et al.* (datos sin publicar); las especies del género *Phanaeus* son comunes de las tierras bajas y su abundancia se ve reducida con el aumento de la altitud, lo que explica su exclusividad por el bosque seco y por su sensibilidad es un grupo potencial en estudios de monitoreo de los procesos de restauración (Aguilar-Garavito & Ramírez,2015).

6.2. Diversidad de escarabajos por zona de vida (diversidad alfa).

En común acuerdo con lo planteado por Montoya-Molina *et al.* (2016) estimar la diversidad mediante el uso del número efectivo de especies permite una mejor comparación e interpretación de la diversidad de las zonas de vida. De esta manera, la diversidad de orden 0D se diferencia de forma clara al bosque húmedo premontano como la zona de vida más rica en especies (Moreno *et al.*, 2011), al incluirse la abundancia de las especies en la diversidad de orden 1D cambia la tendencia pues a pesar que el bosque húmedo premontano sea más rico, posee un número efectivo de especies semejante de especies abundantes con el bosque seco (4.97 y 4.81 respectivamente), de forma similar sucede respecto a la diversidad de orden 2D , donde se mantiene la mayor diversidad por parte del bosque húmedo premontano, pero esta vez es precedida por el bosque húmedo montano bajo en términos del número efectivo de especies dominantes (4,27 y 3,14 correspondientemente), este comportamiento en términos de diversidad se asemeja a lo presentado en el trabajo de García-Morales *et al.* (2011) con quirópteros.

La comparación más acertada entre zonas de vida es basada en la diversidad de orden 1D , ya que la diversidad de orden 0D no tiene en cuenta las abundancias, mientras la diversidad de orden 2D

se enfoca en las especies dominantes y no contempla a las especies raras (singletons y doubletons). en este sentido, el bosque húmedo premontano es 0.16 veces más diverso que el bosque seco y 1.3 veces más diverso que el bosque húmedo montano bajo. A su vez, el bosque seco es 1.14 veces más diverso que el bosque húmedo montano bajo; estas comparaciones se basan estadísticamente en las investigaciones de Jost (2006, 2007), Moreno *et al.* 2011 y Jost & Gonzales-Oreja 2012, siendo de gran utilidad para el desarrollo de este trabajo (ver figura 21).

6.3. Diversidad de escarabajos estercoleros entre zonas de vida (diversidad beta).

6.3.1. Análisis de clúster bajo el criterio de similaridad

Comparando las especies de cada zona de vida (0D) tanto el análisis de similitud de Jaccard como el de Morisita, expresan la presencia de tres comunidades bien definidas con porcentajes de similitud de 0% cada uno (ver figura 22 y 23), dicho de otra manera, no comparten ninguna especie, reiterando la importancia del estudio de los escarabajos coprófagos como indicador de la diversidad regional al permitir entender la funcionalidad ecosistémica, ya que el ensamble de escarabajos coprófagos refleja la interacción de espacial de los diferentes taxa con el microclima, suelo y vegetación de los bosques que residen por su fuerte relación con ellos (Andresen 2005, Barlow, *et al.*, 2010). La abundancia de estos ensambles relega según Jankielsohn (2001) una porción considerable de vegetación madura con capacidad de sostenimiento de la fauna, lo que lo convierte en una excelente herramienta de evaluación tanto local, regional y nacional del buen estado de los bosques.

6.3.2. Caracterización de los gremios de escarabajos coprófagos de acuerdo a la relocalización de sustrato.

Respecto a los gremios o grupos funcionales, el estudio reporta 19 especies de hábito de relocalización cavador, cinco especies de hábito residente y cinco especies de hábito rodador. El patrón de prevalencia del gremio cavador, seguido por el gremio rodador y por último el residente (ver figura 24), concuerda con los estudios de Noriega *et al.* (2008), Martínez *et al.* (2009), Noriega *et al.* (2012), y Uribe y Vallejo (2013), difiriendo con Escobar (1997) que en su estudio el gremio principal fue el rodador. Esta dominancia de los cavadores se relaciona a su baja sensibilidad a los disturbios al ser de hábitos generalistas, esto les permite aprovechar mayor diversidad de recurso (Noriega *et al.*, 2012), evitan el sobre calentamiento (Verdú, et al., 2012) en las zonas expuestas con poca cobertura vegetal al construir sus galerías debajo del excremento, donde depositan sus huevos dando paso a una nueva generación (Uribe & Vallejo, 2013). Sólo cinco de las 29 especies registradas son de hábito rodador, comportamiento debido posiblemente a las bajas poblaciones o desaparición de las poblaciones de mamíferos (Noriega *et al.*, 2012), ya que según lo postulado por Jankielsohn (2001), una mayor abundancia de especies de escarabajos coprófagos rodadores refleja una mayor área vegetal conservada o de bosque maduro; las especies rodadoras son un componente importante en los hábitats, son más efectivas removiendo las deposiciones en términos de cantidad/tiempo, se ha registrado que los rodadores entierran 2/3 del estiércol del hábitat, acelerando la dinámica de degradación del sustrato (Doubt 1991), de manera complementaria, las especies rodadoras, son las más susceptibles a los disturbios antrópicos de sus hábitats, ya que no poseen estrategias termoreguladoras para estar en zonas con poca sombra como pastizales donde mueren por el aumento interno de temperatura, por lo que están restringidos a zonas con una cobertura vegetal y dosel considerables (Verdú, et al., 2012). Los valores del análisis

de varianza mostraron la existencia de diferencias significativas en la distribución de los valores de riqueza por gremio en cada una de las zonas de vida ($B_{hp}= 0.0004$; $b_{hp}= 0.0005$ y $bs= 0,0020$) caso contrario de acuerdo a la distribución de los valores de riqueza de los gremios entre las tres zonas de vida ($p= 0.0983$).

La diferencia de los valores de abundancia entre las zonas de vida por gremios sólo fue significativa según el análisis de varianza para el gremio de los residentes cuya abundancia tanto para el estudio en general como para cada zona de vida fue el más bajo (Cavadores= 0,2406; Residentes= 0,0190; Rodadores= 0,2828), lo cual es bueno, ya que el gremio cavador y rodador que fueron los más abundantes en términos de individuos, están bien representados en las tres zonas de vida sin diferencias significativas (ver figura 25). Lo que demuestra la gran oferta de nutrientes que tienen estas zonas en relación a la fauna que a su vez proporciona el sustrato a esta comunidad de escarabajos permitiendo la aireación del suelo y la dispersión secundaria de semillas contribuyendo positivamente al sostenimiento, expansión y/o restauración del bosque (Andresen2005 y Barlow *et al.* 2010 y Aguilar-Garavito & Ramírez 2015).

El análisis de correlación de Pearson fue de gran utilidad para escoger los factores ambientales relacionados de mayor manera con los géneros de escarabajos coprófagos en las tres zonas de vida (tabla 3), para la elaboración del análisis de correspondencia canónica con el menor error posible al usar dos (Temperatura y altitud) de las seis variables abióticas registradas que no mostraron relación con el grupo de estudio.

El análisis de correspondencia canónica establece a la Temperatura como elemento principal del ordenamiento de los géneros (ver figura 27) seguida por la altitud, factores inversamente relacionados, ya que con el aumento de la altitud disminuye la temperatura a razón de aproximadamente $6,5\text{ }^{\circ}\text{C}$ por kilómetro de altura (Martínez, 2017). Coincidiendo con los estudios

altitudinales con escarabajos coprófagos donde sin importar la escala del estudio la variable altitud marcó la diferencia de la riqueza de especies entre los puntos de muestreo (Esparza-León & Amat 2007, Martínez *et al.* 2009 y Noriega 2013). Por otra parte, la temperatura es un factor muy importante en la colonización y establecimiento de las especies y que se puede comportar de similar forma a la altitud como barrera en la segregación de las poblaciones (Gutiérrez-Illán *et al.* 2012 y Kampichler *et al.* 2012) Los escarabajos coprófagos son muy vulnerables a condiciones elevadas de temperatura ambiente debido a que son ectotermos y todas sus funciones biológicas están influidas por la temperatura (Deutsch *et al.* 2008) por que se han propuesto como organismos sonda para estudios de variaciones altitudinales (Espinoza, 2015).

7. CONCLUSIONES

- Los bosques de estos tres municipios albergan 29 especies de las cuales seis son propias de cada zona de vida estudiada, debido a la alta heterogeneidad de su vegetación en términos regionales, es de esperar que los valores de riqueza aumenten incluyendo los demás municipios que conforman el departamento de Norte de Santander para así, llenar el vacío de conocimiento que se tiene sobre la riqueza, abundancia y distribución de los escarabajos coprófagos de la región, complementando de ésta manera la información de la subfamilia Scarabaeinae a nivel nacional.
- El aumento de los estudios ecológicos, taxonómicos y conservacionales usando a los escarabajos coprófagos como este trabajo, demostró la gran relación con las zonas de vida y la independencia específica particularmente en las zonas de vida bosque húmedo montano bajo, bosque húmedo premontano y bosque seco, permitiendo evaluar y conocer hábitats en un corto tiempo respecto al tiempo de evaluación con otros taxa, lo que facilita la generación y empleo de estrategias de manera eficaz, facilitando el rápido conocimiento de la diversidad de la artropofauna y el estado de conservación de los bosques donde residen, priorizando las zonas donde la antropización aumenta de manera acelerada, así como la pérdida de diversidad y fragmentación del hábitat.
- El uso de los grupos funcionales como escarabajos coprófagos con base en su incidencia, es una herramienta útil para comprender la susceptibilidad de este taxón a los cambios antrópicos, comparando los escarabajos propios de hábitats conservados con los escarabajos con mayor adaptación a la transformación. Este estudio reporta 19 especies de habito de relocalización cavador, cinco especies de habito residente y cinco especies de habito rodador, que muestran la susceptibilidad y sensibilidad de estos ambientes a los

cambios antrópicos ya que lo ideal sería que el gremio rodador fuera el que predomine dada su importancia como mejor dispersor secundario de semillas entre los tres gremios, y principal fertilizador de los suelos.

- La inclusión de los factores ambientales y relacionarlos con los escarabajos coprófagos es de gran importancia para entender cuáles son factores que limitan la distribución geográfica de las especies, con mayor atención hacia la temperatura y la altitud ya que definen las barreras, establecimiento y mantenimiento del ensamble de escarabajos coprófagos, permitiendo delimitar de mejor manera las áreas prioritarias para la conservación con base en su relación de estos dos factores, ya que si una zona cumple con las condiciones óptimas de altitud y temperatura registrará los valores máximos de diversidad de este importante grupo indicador, reflejando una alta diversidad general en términos de fauna y flora que el hábitat sostiene.

8) BIBLIOGRAFÍA

- Aasland, A. (2014). Dung beetle (Scarabaeidae, Scarabaeinae) communities in mountain rain forest (Tanzania): a biodiversity survey from Amani nature reserve and Udzungwa mountain national park. Norwegian University of Life Sciences; Faculty of Environmental Science and Technology; Department of Ecology and natural Resource, 2.
- Acevedo, A. & Aguas, A (2006). Distribución y abundancia de escarabajos coprófagos en tres comunidades de selva alto andina, municipio de Pamplona, norte de Santander, Colombia. Tesis para optar por el título de bióloga. Universidad de Pamplona, Pamplona, Colombia
- Aguilar-Garavito, M., & Ramírez, W. (2015). Monitoreo a procesos de restauración ecológica, aplicado a ecosistemas terrestres. *IAvH (Instituto Alexander von Humbolt)*, 132.
- Alvear, M. (2010). Diversidad florística y estructura de remanentes de bosque andino en la zona de amortiguación del parque nacional natural Los Nevados, Cordillera Central Colombiana. *Caldasia*, 32(1): 40.
- Andrade, C. (1998). Utilización de las mariposas como bioindicadoras del tipo de hábitat y su biodiversidad en Colombia. *Revista Académica Colombiana de Ciencias*, 22(84): 407-421.
- Andresen, E. (2005). Interacción entre primates, semillas y escarabajos coprófagos en bosques húmedos tropicales: un caso de diplocora. *Universidad y Ciencia*, 2: 73-84.
- Ardila, S. (2010). Diversidad y distribución de escarabajos coprófagos (Coleoptera: Scarabaeidae) en un gradiente altitudinal en la granja experimental Villa Marina, N. de S. Tesis para optar por el título de bióloga. Universidad de Pamplona, Pamplona, Colombia.

- Arias, J. & Medina, A. (2014). Tres nuevas especies de *Cryptocanthon* Balthasar, 1942 (Coleoptera: Scarabaeidae: Scarabaeinae) para Colombia. *Caldasia*. 36. 165-180. 10.15446/caldasia.v36n1.43898.
- Arroyave, F. (2007). Contribución de la precipitación horizontal al ciclo hidrológico de los páramos con referencia inicial al páramo de Guerrero. *Tesis MSc. Universidad Nacional de Colombia*, 112.
- Baldi, A. (1990). Species richness, abundance y diversity of beetle (Coleoptera) in relation to ecological sucesion. *Folia entomologica Hungarica*, 17-24.
- Bang, H., Lee, J., Kwon, O., NA, Y., Jang, Y., & Kim, W. (2005). Effects of paracoprid dung beetles (Coleoptera: Scarabaeidae) on the growth of pasture herbage and on the underlying soil. *Applied Soil Ecology*, 29: 165-171.
- Barlow, J., Louzada, J., Parry, L., Hernández, I., Hawes, J., Peres, C., . . . Gardner, T. (2010). Improving the desing and manegemnet of forest strips in human-dominated tropiac l landscapes: a field test on Amazonian dung beetles. *Journal of Applied Ecology*, 779-788.
- Bohórquez, J. (2009). Abundancia y preferencia trófica de *Dichotomius belus* (Coleoptera: Scarabaeidae) en la reserva forestal de Coloso, Sucre. *Boletín del Museo de Entomología de la Universidad del Valle*, 10: 1-7.
- Botina, C. & Castillo, J. (2012). Estructura de als comunidades de escarabajos coprófagos (Coleoptera: Scarabaeidae: Scarabaeinae) en un gradiente altitudinal en el departamneto

- de Nariño al suroccidente de Colombia. Tesis para optar por el título de bióloga.
Universidad de Nariño, Pasto, Colombia
- Bouchard, P., Bousqueti, Y., Davies, A., Alonso-Zarazaga, M., Lawrence, J., Lyal, C., . . . Smith, A. (2011). Family-group names in Coleoptera (Insecta). *Zookeys*, 88: 1-972.
- Brown, A., & Kappelle, M. (2001). Introducción a los bosques nublados del neotrópico: una síntesis regional. *Instituto nacional de biodiversidad*, 25-40.
- Brown, V., & Hyman, P. (1986). Sucesional communities of plants and phytophagus Coleoptera. *Journal of tropical*, 74: 963-975.
- Cabrera, E., Galindo, G., & Vargas, D. (2011). Protocolo de procesamiento digital de imágenes para la identificación de la deforestación en Colombia, Nivel estacional escala gruesa y fina. *Instituto de hidrología, meteorología y Estudios ambientales (IDEAM)*, 44.
- Cambefort, Y. (1991). Biogeography and evolution. En I. Hanski, & Y. Cmabefort, *Dung Beetle Ecology* (pág. 475). Pinceton: Pinceton University Press.
- Camero, E. (2010). Los escarabajos del género *Eurysternus* Dalman, 1824 (Coleoptera: Scarabaeidae) de Colombia. *Boletín de la Sociedad Entomológica Aragonesa*, 6:147-179.
- Carrizosa-U, J. (1990). La selva andina. En J. Carrizosa-U, & Hernández-Camacho, *Selva y futuro* (págs. 151-184). Bogotá: El Sello.
- Castaño-Urbe, C. (1991). Oasis de niebla. En C. Uribe, *Bosques de niebla de Colombia* (págs. 53-68). Cali: Banco de Occidente.

- Cavelier, J. (1991). El ciclo del agua en bosques montanos. En C. Uribe, *Bosques de niebla de Colombia* (págs. 69-83). Cali: Banco de Occidente.
- Cavelier, J., Lizcano, D., & Pulido, M. (2001). Colombia. En M. Kappelle, & A. Brown, *Bosques nublados del neotrópico* (págs. 443-496). Santo Domingo de Heredia: Instituto Nacional de Biodiversidad.
- Cayuela, L., Rey-Benayas, J., & Echeverría, C. (2006). Clearance and fragmentation of tropical montane forests in the Highlands of Chiapas, Mexico (1975-2000). *Forest Ecology and Management*, 7, 208-218.
- Chao, A., & Jost, L. (2012). Coverage-based rarefaction and extrapolation: standardizing samples by completeness tan size. *Ecology*, 93(12): 2533-2547.
- Chao, A., & Shen, T. (2010). *Program SPADE (Species prediction and diversity estimation)*.
Obtenido de <https://chao.stat.nthu.edu.tw>
- Chávez, M., & Arango, N. (1988). *Informe nacional sobre el estado de la biodiversidad en Colombia*. Bogotá: Ministerio de medio ambiente/ United Nations.
- Colwell, R. (2009). *EstimateS: Statistical estimation of species richness and shared soecies from samples*. Obtenido de <https://purl.oclc.org/estimates>
- Cucutanuestra. (2015). *Cúcuta Nuestra*. Obtenido de <http://www.cucutanuestra.com/temas/geografia/municipios/region-centro/los-patios/los-patios.htm>

Cucutanuestra. (2015). *Cucutanuestra*. Obtenido de <http://www.cucutanuestra.com/temas/geografia/municipios/region-sur/pamplonita/pamplonita.htm>

Cultid-Medina, C., Medina, C., Martinez, B., Escobar, A., Constantino, L., & Betancur, N. (2012). *Escarabajos coprófagos (Scarabaeinae) del eje cafetero: guía para el estudio ecológico*. Colombia: WCS Books.

Davis, A., Holloway, J., Huijbregts, H., Krikken, J., Kirk-Springs, A., & Sutton, S. (2001). Dung beetles as indicators of change in the forests of northern Borneo. *Journal of Applied Ecology*, 38: 593-616.

da Silva, P., & Medina, M. (2016). Spatial variation of dung beetle assemblages associated with forest structure in remnants of southern Brazilian Atlantic Forest. *Revista Brasileira de Entomologia*, (60) 73-81.

Dugand, A. (1973). Apuntes para un curso de geobotánica en Colombia. *Cespedesia*, 2(8): 1-481.

Escobar, F., & Chacón, P. (2000). 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: 961-975.

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

- Espinal, L., & Montenegro, E. (1963). *Formaciones vegetales de Colombia*. Bogotá: Canal Ramírez.
- Espinal-T, L. (1977). *Zonas de vida o formaciones vegetales de Colombia : memoria explicativa sobre el mapa ecologico*. Instituto geográfico Agustín Codazzi.
- Estrada, C. (1996). Tesis de biología. *Hormigas (Hymenoptera: Formicidae) como indicadores de perturbación*. Bogotá, Colombia: Universidad de los Andes.
- FAO. (2015). Climate change adaptation in the Tropical Andes. *FAO*, 1.
- Favila, M. (2004). Los escarabajos y la fragmentación. En S. Guevara, J. Laborde, & G. Sánchez-Ríos, *Los Tuxtlas: El paisaje de la sierra*. (págs. 135-157). Unión Europea-Instituto de Ecología.
- Favila, M., & Halffter, G. (1997). Indicator groups for measuring biodiversity. *Acta Zoológica Mexicana*, 1-25.
- Feinsinger. (2003). *El diseño de estudios de campo para la conservación de la biodiversidad*. Bolivia: FAN.
- Franca, F., Korasaki, V., Louzada, J., & Vaz-de-Mello, F. (2016). First report on dung beetles in intra-Amazonian savannahs in Roraima, Brazil. *Biotaneotropica*, 3.
- Gardner, T., Barlow, J., Araujo, I., Ávila-Pires, C., Bonaldo, A., Costa, J., . . . al, e. (2008). The cost-effectiveness of biodiversity surveys in. *Ecology Letters*, 11: 139-150.

- Gentry, A. (1995). Patterns of diversity and floristic composition in neotropical montane forest. En A. Gentry, *Biodiversity and conservation of neotropical montane forest* (págs. 103-126). New York: New York Botanical Garden.
- Gill, B. (01 de Diciembre de 2005). *Generic guide to new world scarab beetles*. Obtenido de UNL State Museum- Division of Entomology: <http://museum.unl.edu/research/entomology/Guide/Scarabaeoidea/Scarabaeidae/Scarabaeinae/Scarabaeinae-Overview/ScarabaeinaeO.html>
- Gómez, P. (2012). Influencia del hábitat sobre el ensamblaje de escarabajos coprófagos (Scarabaeidae: Scarabaeinae) en bosques secos en el municipio de Chimichagua (Cesar). *Tesis de grado. Universidad nacional de Colombia*, 68.
- H, V., Álvarez, M., Córdova, S., Escobar, F., Fagua, G., Gast, F., . . . Umaña, A. (2004). *Manual de métodos para el desarrollo de inventarios de biodiversidad*. IAvH.
- Haila, Y. (2002). A conceptual genealogy of fragmentation research: From island biogeography to landscape ecology. *Ecological Applications*, 12: 321-334.
- Halfpter, G. (1991). Historical and ecological factors determining the geographical distribution of beetles (Coleoptera: Scarabaeidae: Scarabaeinae). *Folia Entomológica Mexicana*, 82: 195-238.
- Halfpter, G., & Edmons, W. (1982). The nesting behaviour of dung beetles (Scarabaeinae): An ecological and evolutive approach. *Instituto de Ecología, Xalapa, México*, 173.

- Halfpter, G., & Halfpter, V. (2009). Why and where coprophagous beetles (Coleoptera: Scarabaeinae) eat seeds, fruits or vegetable detritus. *Bol. Soc. Entomol. Aragon.*, 45, 1-22.
- Halfpter, G., & Matthews, E. (1966). The natural history of dung beetles of the subfamily Scarabaeinae. *Folia Entomológica Mexicana*, 12-14: 1-312.
- Halfpter, G., & Rös, M. (2013). A strategy for measuring biodiversity. *Acta zoológica Mexicana*, 29 (2): 400-411.
- Hamilton, L. (2001). Una campaña por los bosques nublados: ecosistemas únicos y valiosos en peligro. *Instituto Nacional de Biodiversidad*, 41-49.
- He, F., & Hubbell, S. (2011). Species-area relationships always overestimate extinction rates from habitat loss. *Nature*, 473: 368-371.
- Henderson, A., Churchill, S., & Luteyn, J. (1991). Neotropical plant diversity. *Nature*, 351: 21-22.
- Hernández, A. (2014). En el umbral de la extinción. *CONABIO.Biodiversitas*, 113: 1-7.
- Hernández, C., & Sánchez, H. (1990). Volumen especial del Acta zoológica Mexicana . En G. Halfpter, *La diversidad biológica de iberoamérica* (pág. 389). Xalapa, Veracruz: Programa Iberoamericano de Ciencia y Tecnología para el Desarrollo, Instituto de Ecología.
- Hernández-Camacho, J. (1990). La selva en Colombia. En J. Carrizosa-U, & J. Hernández-Camacho, *Selva del futuro* (págs. 13-47). Bogotá: El Sello.

- Holloway, J., & Stork, N. (1991). The dimensions of biodiversity: The use of invertebrates as indicators of human impact. En D. Hawsworth, *The biodiversity of microorganisms and invertebrates: Its role in sustainable agriculture*. (págs. 37-62). CAB International.
- Hood, L. (08 de Octubre de 2010). *SciDevNet*. Obtenido de <http://www.scidev.net/americas-latina/biodiversidad/especial/biodiversidad-hechos-y-cifras.html>
- Howden, H., & Young, O. (1981). Panamanian Scarabaeinae: taxonomy, distribution, and habits (Coleoptera: Scarabaeidae). *Contributions of the American Entomological Institute*, 18(1): 1-224.
- IAvH. (2014). *Instituto de Investigación de recursos Biológicos Alexander von Humbolt*. Obtenido de <http://www.humboldt.org.co/es/investigacion/proyectos/en-desarrollo/item/158-bosques-secos-tropicales-en-colombia>
- IAvH, I. d. (1998). Informe nacional sobre le estado de la biodiversidad. En M. Chaves, & N. Arango, *Diversidad biológica* (págs. 32-78). Bogotá: IAvH.
- IDEAM, Posada, F., & BARbosa C y Gutiérrez, H. (1996). Mapa de coberturas vegetales, uso y ocupación del espacio en Colombia. *Instituto de hidrología, metereología y estudios ambientales*.
- Jaccard, P. (1908). Nouvelles recherches sur la distribution florale. *Bull. Soc. Vaudoise Sci. Nat*, 44: 223-270.
- Jennings, S., Brown, D., & Sheil, D. (1999). assessing forest canopies and understorey illumination: canopy closure, canopy cover and other measures. *Institute of chartered foresters*, 72: 59.

- Jessop, L. (1986). *Dung beetles and chafers, Coleoptera: Scarabaoidea*. Londres: Royal Entomological Society of London.
- Jost, L. (2006). Entropy and diversity. *Oikos*, 113: 363-375.
- Jost, L. (2007). Partitioning diversity into dependent alpha na beta components. *Ecology*, 88: 2427-2439.
- Jot, L. (2010). The raltion between evenness and diversity. *Diversity*, 2: 207-232.
- Kappelle, M., & Brown, A. (2001). *Bosques nublados del neotrópico*. Santo Domingo de Heredia: Instituto Nacional de Biodiversidad.
- Maclaurin, J., & Sterelny, K. (2008). What is biodiversity. *The University of Chicago*, 224.
- Martínez, A. (2017). *www.todacolombia.com*. Recuperado el 2 de Agosto de 2017, de <http://www.todacolombia.com/geografia-colombia/pisos-termicos.html>
- Martínez, I. (2017). <http://webserver.dmt.upm.es>. Obtenido de <http://webserver.dmt.upm.es/~isidoro/Env/Atmospheric%20thermodynamics.pdf>
- Martínez, N. *et al.* (2009). Escarabajos Coprófagos (Coleoptera: Scarabaeinae) de la Vertiente Noroccidental, Sierra Nevada de Santa Marta, Colombia. *Neotropical Entomology* 38(6):708-715
- Medina, C., Lopera-Toro, A., Vitolo, A., & Gill, B. (2001). Escarabajos coprófagos (Coleoptera: Scarabaeidae: Scarabaeinae) de Colombia. *Biota Colombiana*, 2(2): 131-144.

- Melo-Cruz, O., & Vargas-Ríos, R. (2002). *Evaluación ecológica y silvicultura de ecosistemas boscosos*. Universidad de Tolima, CRQ, CARDER, CORPOCALDAS, CORTOLIMA.
- Metzger, J. (2006). How deal with non-obvious rules for biodiversity conservation in fragmented areas. *Nat. Conservacao*, 4: 125-137.
- Minambiente. (2016). <http://biblovirtual.minambiente.gov.co>. Recuperado el 7 de Agosto de 2017, de <http://biblovirtual.minambiente.gov.co:3000/DOCS/MEMORIA/MMA-0039/MMA-0039-CAPITULO8.pdf>
- Montoya-Molina, S., Isaza-López, L., & León, J. (2016). Esracabajos coprófagos (Scarabaeidae: Sacarabeinae) de la cuenca del Río Dagua, Valle del Cauca, Colombia. *Dugesiana*, 23(2): 125-133.
- Moreno, C., Barragán, F., Pineda, E., & Pavón, N. (2011). Reanálisis de la diversidad alfa: alternativas para interpretar y comparar información sobre comunidades ecológicas. *Revista mexicana de biodiversidad*, 82: 1249-1261.
- Morisita, M. (1959). Measuring of interspecific association and similarity between communities. *. Mem. Fac. Sci. Kyushu. Univ. Ser. E. Bio*, 3: 65-80.
- Morón, M. (2004). Escarabajos, 200 millones de años de evolución. *Instituto de Ecología A. C. México y Sociedad Entomológica Aragonesa. Zaragoza*, 204.
- nacionales, P. (2017). www.parquesnacionales.gov.co. Obtenido de www.parquesnacionales.gov.co

- Murillo-Ramos, L., Ayazo, R., & Medina, C. (2016). Diversidad de escarabajos coprófagos (Coleoptera: Scarabaeinae) en un remanente ribereño y un fragmento de bosque humedo tropical en Córdoba, Colombia. *Asociación Argentina de Ecología*, 26: 17-26.
- Nichols, E., Gardner, C., Peres, C., Spector, S., & Network, T. S. (2009). Co-declining mammals and dung beetles: an impending ecological cascade. *Oikos*, 118: 481-487.
- Nichols, E., Larsen, B., Spector, S., Davis, L., Escobar, F., Favila, M., & Vulinec, K. (2007). Global dung beetle response to tropical forest modification and fragmentation: a quantitative literature review and meta-analysis. *Biological Conservation*, 137: 1-19.
- Nichols, E., Larsen, T., Spector, S., Davis, A., Escobaar, F., Favila, M., & Vulinec, K. (2008). Global dung beetle response to tropical forest modification and fragmentation: A quantitative literature review and meta-analysis. *Biological Conservation*, 137 (1):1-19.
- Noriega, J., Realpe, E., & Fagua, G. (2007). Diversidad de escarabajos coprófagos (Coleoptera: Scarabaeidae) en un bosque de galería con tres estadios de alteración. *Universitas Scientiarum*, 1(12): 51-63.
- Noriega, J., *et al.* Sinopsis de los escarabajos coprófagos (coleoptera: scarabaeinae) del caribe colombiano. *Caldasia*, [S.l.], v. 35, n. 2, p. 465-477, jul. 2013. ISSN 2357-3759. Disponible en: <<https://revistas.unal.edu.co/index.php/cal/article/view/41212>>. Fecha de acceso: 03 dic. 2017
- Oliver, I., & Beattie, A. (1996). Defining a cost- effective invertebrate survey: A test of methods for rapid assessment of biodiversity. . *Ecological Applications*, 6(2): 594-607.

- Pabón, J., & Cordoba, S. (2008). El monzón de la América Ecuatorial. *VII Congreso Colombiano de Meteorología. Adaptación a la Variabilidad y al Cambio Climático.*
- Pamplonita, A. d. (2013). *Pamplonita-nortedesantander*. Obtenido de http://pamplonita-nortedesantander.gov.co/informacion_general.shtml#ecologia
- Pardo-Lorcano, L. (2007). Escarabajos coprófagos (Coleoptera: Scarabaeidae) de Lloró, departamento del Chocó, Colombia. *Boletín Científico Centro de museos- Museo de Historia Natural*, 11: 377-388.
- Patios, A. d. (2016). *Alcaldía de Los Patios - Norte de Santander*. Obtenido de <http://www.lospatios-nortedesantander.gov.co/MiMunicipio/Paginas/Informacion-del-Municipio.aspx>
- Pielou, E. (1979). Review. En G. e. al, *Biometrics* (págs. 36: 742-743).
- Pizano, C., & García, H. (2014). *El bosque seco tropical en Colombia*. Bogotá: Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander von Humbolt (IAvH).
- Poole, R. (1974). a la falta de evidencia en los estudios de campo. *McGraw-Hill*, 532.
- Proyecto Bosque Seco Cúcuta. (2012). <http://proyectobosquesecocucuta.weebly.com>. Obtenido de <http://proyectobosquesecocucuta.weebly.com/publicaciones.html>
- Quintero, I., & Halffter, G. (2009). Temporal changes in a community of dung beetles (Insecta: Coleoptera: Scarabaeinae) resulting from the modification and fragmentation of tropical rain forest. . *Zoológica Mexicana*, 25: 625-649.
- Rahbek, C., & Colwell, R. (2011). Biodiversity: Species loss revisited. . *Nature*, 158: 87-99.

- Rangel, J. (2015). La biodiversidad de Colombia: significado y distribución regional. *Revista de la Academia Colombiana de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales*, 39(151), 176-200.
- Rangel, J. (2015). La biodiversidad de Colombia: significado y distribución regional. *Revista de la Academia Colombiana de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales*.
- Rodríguez, J., Pearson, D., & Barrera, R. (1998). A test for adequacy of bioindicator taxa: are tiger beetles (Coleoptera: Cicindellidae) appropriate indicators for monitoring the degradation of tropical forest in Venezuela. . *Biological Conservation*, 83(1): 69-76.
- Rodríguez-Maecha, J., Salaman, P., Jørgensen, P., Consiglio, T., Suárez, F., & Bensted-Smith, R. (2004). Tropical Andes. *Comez*, 73-79.
- Roman, K., & Navarro, L. (2009). Comparación de la comunidad de escarabajos coprófagos (Coleoptera: Scarabaeidae: Scarabaeinae) en una zona de uso ganadero y un relicto de bosque seco tropical del departamento de Sucre. *Researchgate*, 24.
- Romero, A., Baquero, N., & Beltrán, H. (2016). Banco de semillas en áreas perturbadas de bosque subandino en San Bernardo (Cundinamarca, Colombia). *Colombia forestal*, 19(2): 181-194.
- Rozo-Jaimes, E. (21 de Febrero de 2016). *www.laopinion.com.co*. Obtenido de <http://www.laopinion.com.co/region/estoy-condenado-morir-de-sed-rio-pamplonita-107232>
- Sánchez-Montaña, L. R., & Gelviz, S. M. (2004). Aspectos florísticos y fitogeográficos de Pamplona. *Bistua*.

- Schoolmeesters, P. (2010). World Scarabaeidae database. *Annual Checklist CD-Rom, Species 2000*.
- Sinchi, I. (2009). *Bosque de galería y ripario. Fichas de los patrones de las coberturas de la tierra de la Amazonia Colombiana*. Bogotá: Instituto Sinchi.
- Simmons, L., & Ridsdill-Smith, J. (2011). Ecology and evolution of dung beetles. *Oxford, Wiley-Blackwell*, 368.
- Slade, E., Mann, D., Villanueva, J., & Lewis, O. (2007). Experimental evidence for the effects of dung beetle functional group richness and composition on ecosystem function in a tropical forest. *Journal of Animal Ecology*, 76: 1094-1104.
- Spector, S. (2006). Scarabaeinae dung beetles (Coleoptera: Scarabaeidae; Scarabaeinae) an invertebre focal taxon for biodiversity research and conservation. *The coleopterist Bulletin*, 5: 71-83.
- Spector, S., & Forsyth, A. (1998). Indicator taxa in the vanishing tropics. En G. Mace, A. Balmford, & J. Ginsberg, *Conservation in a changing world* (págs. 181-210). Londrés: Cambridge University Press.
- SPNN, P. n. (2017). *aporte de los parques nacionales naturales al desarrollo socio-económico de Colombia*. Bogotá: Parques nacionales naturales de Colombia-Ministerio de Medio ambiente.
- Team, R. C. (2013). *R: A language and environment for statistical computing*. *R Foundation for Statistical Computing*,. Obtenido de <http://www.R-project.org/>.

- Termesztettar. (2010). *www.termesztettar.hu*. Obtenido de <http://www.termesztettar.hu/anyagok/skarabeus/skarabeus.htm>
- Tobón, C. (2009). . *Los bosques andinos y el agua. Serie investigación y sistematización #4*. Quito: Programa Regional ECOBONA-INTERCOOPERATION-CONDESAN.
- Tognelli, M., Lasso, C., Bota-Sierra, C., Jiménez-Segura, L., & Cox, N. (2016). *Estado de conservación y distribución de la biodiversidad de agua dulce en los Andes Tropicales*. Gland, Suiza, Cambridge, UK y Arlington, USA: UICN.
- Ueda, A., Dwibadra, D., Noerdjito, W., Kon, M., & Fukuyama, K. (2015). Comparison of baits and types of pitfall traps for capturing dung and carrion scarabaeoid beetles in East Kalimantan. *Bulletin of FFPRI*, vol.14 (No.434) 15-28.
- Ulanowicz, R. (2001). Information theory in ecology. *Computers and Chemistry*, 25: 393- 399.
- Ulloa Ulloa, C., & Jørgensen, P. (2005). *Endemic plant genera of the Tropical Andes*. St. Louis: Database v. Jan Missouri Botanical Garden.
- Van Der Hammen, T., & Rangel-Ch, J. (1997). El estudio de la vegetación en Colombia. En J. Rangel, P. Lowy, & M. Aguilar-P, *Colombia Diversidad Biótica II, tipos de vegetación en colombia* (págs. 17-57). Bogotá: Instituto de Ciencias Naturales, Universidad Nacional de Colombia.
- Van Der Hammen, T., Witte, H., & Van Reenen, G. (1995). Aspectos ecoclimatológicos del área del transecto Parque Los Nevados. *Estudio de ecosistemas tropandinos*, 3299- 364.

- Vaz de Mello, F., Edmonds, W., Ocampo, F., & Schoolmeesters, P. (2011). A multilingual key to the genera and subgenera of the subfamily Scarabaeinae of the new world (Coleoptera: Scarabaeinae). *Zootaxa*, 2854: 1-73.
- Veech, J., & Crist, T. (2009). *Partition: Software for hierarchical partitioning species diversity*. Obtenido de <https://www.users.muohio.edu/cristto/partition.htm>
- Verdú, J., Alba-Tercedor, J., & Jiménez-Manrique, M. (2012). Evidence of different thermoregulatory mechanisms between two sympatric scarabaeus species using infrared thermography and micro-computer tomography. *Plos One*, 7(3): e33914.
- Victorino, A. (2011). *Bosques para las personas: Memorias del año internacional de los bosques*. Bogotá, D.C.: Instituto de Investigación de Recursos biológicos Alexander von Humboldt y Ministerio de Ambiente y Desarrollo Sostenible.
- Vidal, L., & Ruíz, J. (2014). V informe nacional de biodiversidad de Colombia, ante el convenio de diversidad biológica. *Programa para el desarrollo de las naciones unidas UNDP/ Ministerio de Ambiente y Desarrollo Sostenible*, 66-67.
- Villareal, H., Álvarez, M., Córdoba, S., Escobar, F., Fagua, G., Gast, F., . . . Umaña, A. (2006). *Manual de métodos para el desarrollo de inventarios de biodiversidad*. IAvH.
- Vis, M. (1995). Proceses and patterns of erosion in natural and disturbed Andean forest ecosystems. En T. Van Der Hammen, & A. Dos Santos, *La Cordillera Central Colombiana, transecto Parque los Nevados (tercera parte)*. (págs. 17-182). Berlín: Estudios de ecosistemas tropandinos.

- Vulinec, K. (2002). Dung beetle communities and seed dispersal in primary forest and disturbed land in Amazonia. *Biotropica*, 34: 297-309.
- Whitaker, R. (1972). Evolution and measurements of species diversity. *Taxon*, 21: 213-251.
- Wright, S. (2005). Tropical forests in a changing environment. *Trends in Ecology & Evolution*, 20: 553-560.
- Wright, S., & Muller-Landau, H. (2006a). The Future of Tropical Forest Species. *Biotropica*, 38: 287-301.
- Wright, S., & Muller-Landau, H. (2006b). The uncertain future of tropical forest species. *Biotropica*, 38: 443-445.