

VARIACIÓN DE LA RIQUEZA Y ABUNDANCIA DE ESCARABAJOS
COPRÓFAGOS (SCARABAEIDAE: SCARABAEINAE) EN FRAGMENTOS DE
BOSQUE ANDINO DE LA RESERVA NATURAL EL CHARMOLAN, BUESACO,
NARIÑO.

ANDRÉS RAMIRO HIDALGO PATIÑO

UNIVERSIDAD DE NARIÑO
FACULTAD DE CIENCIAS EXACTAS Y NATURALES
DEPARTAMENTO DE BIOLOGÍA
PROGRAMA DE BIOLOGÍA
SAN JUAN DE PASTO
2011

VARIACIÓN DE LA RIQUEZA Y ABUNDANCIA DE ESCARABAJOS
COPRÓFAGOS (SCARABAEIDAE: SCARABAEINAE) EN FRAGMENTOS DE
BOSQUE ANDINO DE LA RESERVA NATURAL EL CHARMOLAN, BUESACO,
NARIÑO.

Trabajo de grado presentado como requisito
Parcial para optar el título de Biólogo.

ANDRÉS RAMIRO HIDALGO PATIÑO

DIRECTOR:
GUILLERMO CASTILLO BELALCAZAR
Esp. Profesor Asistente Programa de Biología - Udenar

CO-DIRECTOR:
LUIS CARLOS PARDO LOCARNO IA,
MSc PhD Profesor Asistente Programa de Biología - Univalle

UNIVERSIDAD DE NARIÑO
FACULTAD DE CIENCIAS EXACTAS Y NATURALES
DEPARTAMENTO DE BIOLOGÍA
PROGRAMA DE BIOLOGÍA
SAN JUAN DE PASTO
2011

Las ideas y conclusiones aportadas del trabajo de grado son responsabilidad exclusiva de su autor. Artículo 1ero acuerdo N° 324 del 11 de octubre de 1966 del honorable concejo directivo de la Universidad de Nariño.

Nota de aceptación

Director

Director

Jurado

Jurado

San Juan de Pasto, Agosto de 2011.

Con todo mi corazón a las dos personas
que me han sabido aguantar durante toda mi vida
a mis padres, por siempre creer en mí
a pesar de las circunstancias.

AGRADECIMIENTOS

Bueno, no conozco un orden para redactar esta sección pero si no le molesta a nadie comenzare por las personas más importantes para mí en este momento de mi vida.

A esas dos personas a quienes dedique este trabajo, a mis padres, que si no fuera por su apoyo, cuidado y respaldo eterno no podría haber llegado hasta aquí. Gracias a mi mamita bonita Gloria Patiño y a mi Pa Ramiro Hidalgo por todo su amor, cariño y compañía. Los amo.

A mis hermanos: Anita, “Beto” y el “Sancho”, por estar siempre dispuestos a escucharme de corazón, por ponerse en mis zapatos, ser las personas tan especiales que siempre me han acompañado, sobre todo el último, mi escudero y amigo las muchas desventuras de mi vida. A los tres que los amo por igual.

A mi mejor amiga durante estos casi 10 años de carrera profesional por saberme soportar, si hay una representación en este mundo de paciencia infinita y eterna tolerancia esa eres tú, que has sabido aguantar mis grandes embarradas pero te has mantenido a mi lado, te amo Sakura.

A la Universidad de Nariño por ser fuente de conocimiento y darme más que solo la academia, me dio los mejores años de mi vida, donde conocí a personas invaluable, maestros de la vida.

A todos los profesores que lograron inculcar en esta cabezota más que teorías y análisis, sino pasión por el estudio a pesar de que el tiempo y las circunstancias casi nunca parezcan favorables y se supieron ganar el respeto de sus estudiantes no por saberse de memoria sus materias sino por su total dedicación y amor por la biología: Gracias Jhon Jairo Calderón, Luz Estela Lagos, Jaqueline Mena, María Helena, Belisario, Marta Sofía, María Teresa, Arsenio Hidalgo, Julio Souza, Gloria Pantoja, Oscar Burbano, Pablo Fernandez y muchas disculpas a los demás profesores que mi memoria es muy floja para toda la gente importante.

Los más sinceros y humildes agradecimientos a la Asociación para el Desarrollo Campesino ADC, y la Asociación GAICA por todo su apoyo en gran parte de la financiación de este trabajo sin ellos no podría haber identificado hasta especies los escarabajos, pero infinitamente gracias a ASOUNIFICADOS por que sin ellos no estaría presentando nada, gracias por la comida y una cama donde dormir en esas terribles noches de campo. Muchisisisimas gracias.

A mis directores de trabajo Guillermo Castillo y Luis Carlos Pardo, por saber esperar y dar sabios consejos en momentos siempre oportunos, créanme que todos fueron bien recibidos y escuchados atentamente.

A mis dos jurados Ayda Elena Bacca y Dora Nancy Padilla por aceptar ser partes importantes y culminantes de mi formación como biólogo, sus recomendaciones serán siempre bien atendidas. Gracias.

Obviamente Mauricio Rodríguez también fue una parte fundamental e importantísima, además que a Trabajo de la de Nariño de insectos que se respete, no le puede faltar este valiosísimo personaje.

A todas mis importantísimas compañeras de carrera, bendito fui entre las mujeres y eso no se olvida hasta que llego Galo a quien también le debo muchos favores MUY importantes sobre todo en el desarrollo de trabajo, y pues gracias por ser mis grandes y queridas amigas a: Patricia Gonzales, Mercedes Ortega, Ana María Bastidas, Viviana Samboní y Sandra Alvarez, las quiero mucho. Y gracias también por acompañarme y apoyarme de cualquier forma pero siempre muy especial a: Marta Chalparizan, Carmen Embus, Jenifer Riascos, Jimena Nupan, Gina Narvaez, Diana Moncayo, Diana Caicedo, Lorena Rosero, Sandra Cabrera, Silvia Montenegro, Maritza Jaramillo y Carolina Obando.

Por último, pero no menos importantes a mis últimos compañeros de escritorio y aventuras a quienes me da mucho gusto nombrarlos aquí: Uzumaki Naruto, Monkey D. Luffy, Kurosaki Ichigo, Eduard y Alfonse Elrich y a todo el gremio de Fairy Tail, especialmente a Natsu, Happy, Lucy, Erza y Gray.

TABLA DE CONTENIDO

	Pág.
INTRODUCCIÓN.....	25
1. OBJETIVOS.....	28
1.1. OBJETIVO GENERAL.....	28
1.2. OBJETIVOS ESPECÍFICOS.....	28
1. MARCO TEÓRICO.....	29
1.1. GENERALIDADES.....	29
1.1.1. Clasificación Sistemática.....	29
2.1.2. Situación taxonómica.....	30
2.2. RIQUEZA DE ESPECIES.....	30
2.3. GREMIOS DE ESCARABAJOS COPRÓFAGOS.....	31
2.4. SELECCIÓN DE HÁBITAT – ESTIÉRCOL.....	32
2.4.1. Micro hábitat coprófago.....	33
2.5. DISTRIBUCIÓN ESPACIAL DE POBLACIONES.....	34
2.5.1. Distribución espacial de los escarabajos coprófagos.....	35
2.5.2. Distribución respecto a la disponibilidad de alimento.....	37
2.5.3. Estacionalidad.....	38
2.6. DESTRUCCIÓN DE HÁBITAT Y ALTERACIÓN DE PAISAJES Y ECOSISTEMAS.....	38

2.6.1. DISTURBIOS.....	38
2.6.1.1. Disturbios naturales.....	38
2.6.1.2. Disturbios antrópicos.....	39
2.6.2. Consecuencias de los disturbios.....	39
2.7. DEFORESTACIÓN Y FRAGMENTACIÓN DE BOSQUES.....	40
2.7.1. Especies vulnerables a la fragmentación.....	40
2.7.2. Exclusión inicial.....	41
2.7.3. Efecto de borde.....	41
2.7.4. Mecanismos de Exclusión.....	42
2.8 ESPECIES GENERALISTAS Y ESPECIALISTAS.....	43
2.9 ESPECIES INDICADORAS DEL ESTADO DE CONSERVACIÓN DE LOS BOSQUES.....	43
2.10 ANTECEDENTES.....	46
3. MATERIALES Y MÉTODOS.....	50
3.1. ÁREA DE ESTUDIO.....	50
3.2. CLIMATOLOGÍA.....	51
3.2.1. Precipitación.....	51
3.2.2 Humedad Relativa.....	51
3.2.3 Luz – Brillo Solar.....	53
3.2.4 Temperatura.....	53

3.3 SUELOS.....	54
3.4 MÉTODOS.....	54
3.4.1. SELECCIÓN Y DISEÑO DE LAS ZONAS DE MUESTREO.....	55
3.5 FASE DE CAMPO.....	55
3.5.1 Caracterización floral del hábitat.....	55
3.5.2. Disposición de los Transectos.....	56
3.5.3. Toma de datos de Campo.....	58
3.6. FASE DE LABORATORIO.....	58
3.7. ANÁLISIS Y PROCESAMIENTO DE LA INFORMACIÓN.....	58
3.7.1. Curva de Acumulación de Especies.....	58
3.7.2. Esfuerzo de muestreo.....	59
3.7.3. Variación de la Comunidad de Escarabajos Coprófagos.....	60
3.7.3.1. Efecto de la Transformación de Hábitat.....	60
3.7.3.2. Efecto de las Temporadas Climáticas.....	61
3.7.4. Índices de Diversidad Alfa.....	62
3.7.4.1. Riqueza de Especies.....	62
3.7.4.2. Abundancia.....	62
3.7.4.3. Índice de Dominancia de Simpson.....	63
3.7.4.4 Índice de Shannon – Wiener.....	63
3.7.4.5 Índice de Equidad de Pielou.....	64

3.7.4.6 Indicador de Valor Ecológico – IndVal.....	64
3.7.5. Diversidad Beta.....	65
3.7.5.1. Índice de Similitud – Bray Curtis.....	65
4. RESULTADOS.....	66
4.1. COMPOSICIÓN FLORÍSTICA.....	66
4.1.1. Bosque.....	66
4.1.2. Rastrojos.....	66
4.1.3. Potrero.....	69
4.2. COMPOSICIÓN DE LA COMUNIDAD DE ESCARABAJOS COPRÓFAGOS.....	70
4.2.1. Curva de Acumulación de Especies.....	70
4.2.2. Estimadores no Paramétricos de Riqueza.....	71
4.2.3. Efecto de la Transformación del Hábitat: Variación Espacial en la Riqueza y Abundancia.....	72
4.2.4. Efecto de la Transformación del Hábitat: Variación Temporal en la Riqueza y Abundancia.....	75
4.3. DIVERSIDAD.....	83
5. DISCUSIÓN.....	89
5.1. COMPOSICIÓN DE LA COMUNIDAD DE ESCARABAJOS COPRÓFAGOS.....	89
5.2. VARIACIÓN ESPACIAL DE LA RIQUEZA Y ABUNDANCIA DE ESCARABAJOS COPRÓFAGOS.....	92
5.3. VARIACIÓN TEMPORAL DE LA RIQUEZA Y ABUNDANCIA DE ESCARABAJOS COPRÓFAGOS.....	97

5.4. DIVERSIDAD.....	100
6. CONCLUSIONES.....	103
7. RECOMENDACIONES.....	104
BIBLIOGRAFÍA.....	105
ANEXOS.....	112

LISTA DE FIGURAS

	Pág.
Figura 1. Situación de la Distribución de la Familia Scarabaeidae en Colombia	29
Figura 2. Mapa de la Reserva Natural El Charmolan.....	50
Figura 3. Precipitación Total.....	52
Figura 4. Humedad Relativa.....	52
Figura 5. Brillo Solar.....	53
Figura 6. Temperatura Media, Máxima y Mínima.....	54
Figura 7. Trampa pitfall de potrero.....	57
Figura 8. Corredor biológico – Zona de Bosque de la Reserva Natural “El Charmolan”.....	67
Figura 9. Interior del Bosque de la Reserva Natural “El Charmolan”.....	67
Figura 10. Borde exterior de la zona de rastrojos de la Reserva Natural “El Charmolan”.....	68
Figura 11. Interior de la zona de rastrojos de la Reserva Natural “El Charmolan”.....	69
Figura 12. Potreros circundantes de la Reserva Natural “El Charmolan”.....	69
Figura 13. Curva de acumulación de especies.....	71
Figura 14. Abundancias relativas totales de cada una de las especies colectadas en las tres zonas de estudio en la Reserva Natural “El Charmolan”.....	73
Figura 15. Relación entre la precipitación (mm) y el número de individuos capturados durante la totalidad del muestreo en los tres hábitats en la Reserva Natural “El Charmolan”.....	76
Figura 16. Abundancias relativas del número de capturas durante las temporadas climáticas en cada uno de los hábitats muestreados en la Reserva Natural El	

Charmolan. Marzo 2007 – Enero 2008.....	77
Figura 17. Curvas de abundancia de <i>Dichotomius belus</i> en los tres hábitats muestreados durante las cuatro temporadas climáticas: BQ = Bosque, RS = Rastrojo y PT = Potrero.....	77
Figura 18. Curvas de abundancia de <i>Uroxys coarctatus</i> en los tres hábitats muestreados durante las cuatro temporadas climáticas: BQ = Bosque, RS = Rastrojo y PT = Potrero.....	78
Figura 19. Curvas de abundancia de <i>Onthophagus curvicornis</i> en los tres hábitats muestreados durante las cuatro temporadas climáticas: BQ = Bosque, RS = Rastrojo y PT = Potrero.....	78
Figura 20. Curvas de abundancia de <i>Dichotomius quinquelobatus</i> en los tres hábitats muestreados durante las cuatro temporadas climáticas: BQ = Bosque, RS = Rastrojo y PT = Potrero.....	79
Figura 21. Curvas de abundancia de <i>Ontherus brevicollis</i> en los tres hábitats muestreados durante las cuatro temporadas climáticas: BQ = Bosque, RS = Rastrojo y PT = Potrero.....	79
Figura 22. Curvas de abundancia de <i>Ontherus lunicollis</i> en los tres hábitats muestreados durante las cuatro temporadas climáticas: BQ = Bosque, RS = Rastrojo y PT = Potrero.....	80
Figura 23. Curvas de abundancia de <i>Eurysternus marmoreus</i> en los tres hábitats muestreados durante las cuatro temporadas climáticas: BQ = Bosque, RS = Rastrojo y PT = Potrero.....	80
Figura 24. Variación de la riqueza en el hábitat de Bosque durante las temporadas climáticas en la Reserva Natural El Charmolan. BQ = Bosque; LL = Lluvias; SQ = Sequía.....	81
Figura 25. Variación de la riqueza en el hábitat de Rastrojo durante las temporadas climáticas en la Reserva Natural El Charmolan. RS = Rastrojo; LL = Lluvias; SQ = Sequía.....	82
Figura 26. Variación de la riqueza en el hábitat de Potrero durante las temporadas climáticas en la Reserva Natural El Charmolan. PT = Potrero. LL = Lluvias, SQ = Sequía.....	83
Figura 27. Curvas de abundancia-diversidad para los tres hábitats muestreados.	84
Figura 28. Comparación simultanea de las tres curvas de abundancia –	

diversidad de las tres zonas de estudio.....	85
Figura 29. Dendograma que ilustra la similitud entre sitios de muestreo en la Reserva Natural “El Charmolan”.....	87
Figura 30. Dendograma que ilustra la similitud entre la comunidad de especies de escarabajos coprófagos de la Reserva Natural “El Charmolan”.....	88
Figura 31. Ciclo anual de floración y fructificación de las especies vegetales y precipitación promedio mensual en el área de la Reserva Natural El Charmolan.	98

LISTA DE TABLAS

	Pág.
Tabla 1. Características de un grupo indicador y la especificación para la subfamilia Scarabaeinae.....	44
Tabla 2. Clasificación de las Estaciones de Muestreo.....	55
Tabla 3. Interpretación de la frecuencia relativa.....	56
Tabla 4. Interpretación de los valores de la riqueza de especies.....	62
Tabla 5. Interpretación de los valores del índice de Simpson.....	63
Tabla 6. Interpretación de los valores del índice de Shannon – Weiner.....	63
Tabla 7. Especies colectadas en los sitios durante el periodo de muestreo.....	70
Tabla 8. Valores de riqueza estimados y observados en la reserva y los sitios muestreados.....	72
Tabla 9. Prueba de Kruskal-Wallis utilizada para comparar la riqueza de especies entre las tres zonas de muestreo de la Reserva Natural “El Charmolan”.....	72
Tabla 10. Prueba posteriori “Tipo Tukey” al comparar mediante la prueba Kruskal-Wallis las abundancias relativas de los tres sitios muestreados durante todas las salidas de muestreo.....	73
Tabla 11. Valores calculados de la biomasa en miligramos de los escarabajos coprófagos de cada una de las especies colectadas de cada uno de los sitios muestreados.....	74
Tabla 12. Resultados de la prueba de Kruskal-Wallis en la comparación de los valores de biomasa de los escarabajos coprófagos de cada uno de los sitios muestreados.....	75
Tabla 13. Tabla de valores de la prueba U de Mann – Whitney para diferenciar la distribución altitudinal de las especies (ANEXO G).....	75
Tabla 14. Comparación de los índices de diversidad entre los tres hábitats muestreados durante las temporadas climáticas de lluvia – sequía. BQ = Bosque;	

RS = Rastrojo; PT = Potrero.....	85
Tabla 15. Porcentajes de importancia del indicador de valor ecológico Ind – Val para todas las especies encontradas en los tres sitios de muestreo. BQ = Bosque; RS = Rastrojo; PT = Potrero.....	86
Tabla 16. Estudios sobre escarabajos coprófagos en bosques alto andinos de Colombia.....	90

LISTA DE ANEXOS

	Pág.
ANEXO A. Figuras esquemáticas de la taxonomía típica de un escarabajo coprófago subfamilia Scarabaeinae.....	112
ANEXO B. Clases de tamaños utilizadas en el cálculo de la biomasa.....	115
ANEXO C. Tablas de registro de las especies vegetales más representativas de cada una de las zonas de estudio.....	116
ANEXO D. Fotografías de las especies colectadas en el desarrollo del muestreo.	121
ANEXO E. Tablas de valores arrojados por el programa Stimates v. 6.0 de la riqueza esperada por los tres estimadores no paramétricos utilizados en el estudio para el total de la reserva y cada una de las áreas de muestreo.....	131
ANEXO F. Tabla de abundancias absolutas de escarabajos coprófagos para comparar la abundancia de especies entre las zonas de muestreo mediante la prueba de Kruskal-Wallis.....	134
ANEXO G. Tablas de abundancia absoluta de escarabajos coprófagos por especies utilizadas para comparar las diferencias altitudinales entre los transectos muestreados mediante la prueba de T (T1 a T4 = Transectos).....	134
ANEXO H. Tabla de datos utilizada para realizar la correlación de Spearman entre los valores de precipitación y el total de individuos por salida.....	135
ANEXO I. Tabla de valores utilizada para comparar la riqueza de especies entre las temporadas climáticas mediante la U de Mann Whitney.....	135
ANEXO F. Tabla de abundancias relativas transformadas con logaritmo utilizada para comparar las temporadas climáticas de lluvia y sequía mediante la prueba de T.....	136

GLOSARIO

ABIÓTICO: designado a todo aquello que no es biótico, es decir, que no forma parte o no es producto de los seres vivos.

ANTRÓPICOS: es decir, lo originado por la actividad humana (factores antrópicos, riesgos antrópicos, etc.).

BIODIVERSIDAD: se hace referencia a la amplia variedad de seres vivos sobre la Tierra y los patrones naturales que la conforman, resultado de miles de millones de años de evolución según procesos naturales y también de la influencia creciente de las actividades del ser humano.

BIOMAS: es el conjunto de ecosistemas característicos de una zona biogeográfica que es nombrado a partir de la vegetación y de las especies animales que predominan en él.

BIOMASA: materia total de los seres que viven en un lugar determinado, expresada en peso por unidad de área o de volumen.

BIÓTICO: En su uso más habitual, el término biota designa al conjunto de especies de plantas, animales y otros organismos que ocupan un área dada.

BIOTOPOS: es un área de condiciones ambientales uniformes que provee espacio vital a un conjunto de flora y fauna.

CLÍPEO: zona de la cabeza de los insectos situada bajo la frente y sobre el labro.

COMUNIDAD: es el conjunto de organismos de todas las especies que coexisten en un espacio definido llamado biotopo que ofrece las condiciones ambientales necesarias para su supervivencia.

COPRÓFAGO: se entiende como el organismo que consume heces, del griego, copros (heces) y phagein (comer).

CORREDOR BIOLÓGICO: se denomina como un área que es utilizada para realizar una regeneración o recuperación mediante procesos biológicos de las zonas de amortiguamiento de las grandes extensiones de bosques existentes que han sido degradados a causa de la deforestación.

CHARMOLAN: Nombre común de la especie *Geissanthus serrulatus* de fruto comestible y alimento usual para la avifauna.

DESERTIZACIÓN: es un proceso de degradación ecológica en el que el suelo fértil y productivo pierde total o parcialmente el potencial de producción. Esto sucede como

resultado de la destrucción de su cubierta vegetal, de la erosión del suelo y de la falta de agua.

ECOTONO: es un lugar donde los componentes ecológicos están en tensión. Es la zona de transición entre dos o más comunidades ecológicas (ecosistemas) distintas.

EDÁFICO: relativo a la edafología. La cuál es una rama de la ciencia del suelo que estudia la composición y naturaleza del suelo en su relación con las plantas y el entorno que le rodea.

ÉLITROS: son las alas anteriores, modificadas por endurecimiento (esclerotización), de ciertos órdenes de insectos como los coleópteros, los heterópteros y en general, los hemípteros.

ENDEMISMO: término utilizado para indicar que la distribución de un taxón está limitado a un ámbito geográfico reducido, no encontrándose de forma natural en ninguna otra parte del mundo.

ESTADÍSTICOS NO PARAMÉTRICOS: es una rama de la estadística que estudia las pruebas y modelos estadísticos cuya distribución no se ajusta a los llamados criterios paramétricos.

ESTADÍSTICOS PARAMÉTRICOS: es una rama de la estadística que comprende los procedimientos estadísticos y de decisión están basados en las distribuciones de los datos normales.

EURITÍPICO: Organismo que tolera una gran variedad de hábitat.

EXTINCIÓN ESTOCÁSTICA: importancia en la desaparición de poblaciones pequeñas.

FRAGMENTACIÓN DE HÁBITAT: describe la aparición de discontinuidades (fragmentación) en el medio ambiente de un organismo.

GRADIENTE ALTITUDINAL: cambio progresivo que se presenta en el ambiente (vegetación, suelo, fauna...) a lo largo de una pendiente.

GREMIO: grupo ecológico de organismos que explotan un mismo recurso dentro de un nicho multidimensional de diferentes maneras, con preferencia por determinadas porciones de la oferta de alimento, ocupación espacial y distintos periodos de actividad..

HÁBITAT: es un área de condiciones ambientales uniformes que provee espacio vital a un conjunto de especies o poblaciones.

LABRO o LABRUM = El labio superior, a continuación de clípeo en el frente de la boca.

LAMELICORNIO: Dícese de los coleópteros provistos de antenas en forma de láminas.

NICHO: término que describe la posición relacional de una especie o población en un ecosistema o el espacio concreto que ocupa en el ecosistema.

PATRÓN BIMODAL: Que tiene dos modos o formas de producirse. Por ejemplo, la precipitación bimodal presenta dos picos en la precipitación promedio anual.

PIGIDIO: es la parte posterior del cuerpo o caparazón de los crustáceos y de algunos otros artrópodos, como los insectos.

PLASTICIDAD FENOTÍPICA: capacidad de un genotipo dado de producir diferentes fenotipos en respuesta a diferentes condiciones ambientales.

POBLACIÓN: es un grupo de organismos de una especie particular, que vive en un área o espacio, y cuyo número de habitantes se determina normalmente por un censo.

RED TRÓFICA: es el proceso de transferencia de energía alimenticia a través de una serie de organismos, en el que cada uno se alimenta del precedente y es alimento del siguiente.

SCARABAEINAE: sub-familia de coleópteros de la familia Scarabaeidae.

SCARABAEIOIDEA: súper-familia del orden coleóptera.

SOTOBOSQUE: vegetación arbustiva que crece en el estrato inferior de un bosque y que tolera la sombra.

TAXONOMÍA: en su sentido más general, es la ciencia de la clasificación de los organismos.

TRIBUS: es una categoría taxonómica optativa, intermedia entre familia y el género, empleada para organizar las familias que contienen muchos géneros.

TUBÉRCULOS: son estructuras morfológicas presentes en machos o hembras de los insectos. Forman una protuberancia perceptible en ciertas regiones de la cabeza o el tórax.

VAGILIDAD: rapidez con que una población con capacidad de movilizarse reacciona ante las presiones demográficas en el sitio con su capacidad innata de dispersarse, evitando así el hacinamiento y la congestión

RESUMEN

Se estudio la variación de la riqueza, abundancia y diversidad de la comunidad de escarabajos coprófagos (Scarabaeidae: Scarabaeinae) en la Reserva Natural “El Charmolan” en la localidad de Hatotongosoy, Buesaco – Nariño (Colombia – N: 1° 22′ 38″ W: 77° 13′ 19″ - Altitud: 2100 – 2500 m) en tres estados diferentes de estructura vegetal (bosque continuo, rastrojos y potreros ganaderos), utilizando trampas pitfall, durante ocho muestreos ajustados al periodo climático bimodal regente en la zona (dos salidas por temporada), se colectaron un total de 3384 especímenes pertenecientes a cinco géneros y siete especies, valores promedio respecto a la altura en estudios similares. No se encontró exclusividad de especies en ninguna de las zonas de estudio pues todas ellas se encontraron en los tres sitios. La especie más abundante y dominante de las áreas de rastrojos y potreros fue *Onthophagus curvicornis* (2097 individuos). *Ontherus lunicollis* (530 individuos) y *Uroxys coarctatus* (319 individuos) completan el grupo de especies más abundantes conformando un 87 % del total de captura. La zona de rastrojos y bosque presentan valores similares y los más altos de diversidad y equitabilidad respecto a la zona de potreros, sugiriendo que la complejidad de la estructura vegetal en estas áreas posibilitan una mejor repartición del recurso trófico disminuyendo la competencia inter-específica.

Palabras claves: escarabajos, coprófagos, Scarabaeinae, Nariño.

ABSTRACT

Was studied the variation in richness, abundance and diversity of the community of dung beetles (Scarabaeidae: Scarabaeinae) in the Natural Reserve “El Charmolan” in the town of Hatotongosoy, Buesaco - Nariño (Colombia - N: 1 ° 22 ‘38” W: 77 ° 13 ‘19”- Altitude: 2100 - 2500 m) in three different stages of plant structure (continuous forest, crop residues and livestock grazing), using pitfall traps, for eight sampling period adjusted at the regent bimodal climate in the area (two outputs season), collected a total of 3384 specimens belonging to five genera and seven species, intermediate values to height in similar studies. There was no exclusivity of species in any of the study areas which are all found in the three sites. The most abundant and dominant in the areas of stubble and pastures was *Onthophagus curvicornis* (2097 individuals). *Ontherus lunicollis* (530 individuals) and *Uroxys coarctatus* (319 individuals) completed the most abundant group of species forming 87% of total capture. The area of forest residues and similar values and highest diversity and evenness over the area of pastures, suggesting that the complexity of vegetation structure in these areas provide a better distribution of food resource by reducing the inter-specific competition.

Key words: dung, beetles, Scarabaeinae, Nariño.

INTRODUCCIÓN

La región andina es actualmente considerada como prioritaria en el listado global de áreas de conservación principalmente por su riqueza biológica y alto nivel de endemismo. Además de mantener una alta diversidad, cumplen un importante papel en la conservación de los suelos y en la regulación del ciclo hídrico de tierras bajas.¹

En Colombia, la extracción de maderas finas y la adecuación de tierras para la agricultura y ganadería han ocasionado una gran pérdida de su biodiversidad y un mosaico compuesto por fragmentos del hábitat original y áreas deforestadas o entresacadas,² donde la mayoría de especies silvestres sobreviven en un remanente de bosque que interactúa con el sistema agrícola, ofreciendo un refugio a una gran diversidad de fauna de artrópodos dado que los paisajes de hoy en día son muy heterogéneos y comprenden un gran complejo de fragmentos de bosques, corredores biológicos y matrices que pueden constituirse como entidades físicas funcionales para describir y explicar la distribución de las poblaciones y comunidades.³

Aun así, por mucho que se ha estudiado de como el proceso de fragmentación por intervención antrópica deteriora en gran forma la diversidad biológica de los ecosistemas, poco se ha hecho para conocer cómo reaccionan las especies silvestres frente a esta situación. Más aún, cuando se han obtenido respuestas al respecto estas no aportan de la mejor manera al conocimiento general de la biodiversidad y dado que las condiciones de fragmentación y las características del área de estudio varían de un sitio a otro, se podría asumir que los resultados de cada investigación son únicos para cada lugar.⁴

Bajo este contexto, La Reserva Natural “El Charmolan” destinada como área privada para el resguardo de la vida silvestre que pertenece a la asociación de campesinos Aso-unificados, quienes preocupados por la escases de agua en la zona a causa de las prácticas agropecuarias poco sostenibles, unieron conciencia y esfuerzo con el fin de preservar estos cuerpos acuíferos, pues ponían en amenaza la permanencia de las especies silvestres como la de ellos mismos.⁵

La reserva cumple también un importante papel en el ecosistema andino, ya que hace parte de un corredor faunístico transicional entre bosques de roble de varias reservas conectadas

¹ OLSON^o & DINERSTEIN 1997, MITTERMEIER *et al.*, 1999, citados en PULIDO L., RIVEROS R., GAST F. & P. VON HILDEBRAND. Escarabajos Coprófagos Coleóptera: Scarabaeidae: Scarabaeinae) Del Parque Nacional Natural "Serranía De Chiribiquete", Caquetá, Colombia 2007. Pág. 306.

² ESCOBAR F. & P. CHACÓN. Distribución espacial y temporal en un gradiente de sucesión de la fauna de coleópteros coprófagos (Scarabaeinae, Aphodiinae) en un bosque tropical montano, Nariño – Colombia. 2000. p. 1.

³ IMMS 1995, citado en MOLINA L. Patrones de Diversidad de la Comunidad de Escarabajos Coprófagos (Coleóptera –Scarabaeidae Scarabaeinae) en la Zona Cafetera Quindío Colombia. 2005.

⁴ Laurence *et al.* 1997, y Crome. 1997, citados en AMÉZQUITA S., FORSYTH A., LOPERA-TORO A. & A. CAMACHO. Comparación de la Composición y la Riqueza de Especies de Escarabajos Coprófagos (Coleóptera: Scarabaeidae) en Remanentes de Bosque de la Orinoquía Colombiana.1999. p. 114.

⁵ RUIZ A. Caracterización de la Reserva “El Charmolan” Municipios de Chachagui y Buesaco, Nariño. Trabajo de grado. 2002. p. 7.

entre sí y áreas naturales, hasta el sur con los bosques alto-andinos de la Laguna de la Cocha, estableciéndolo como un paso obligado para las especies migratorias de la zona.

Más sin embargo, este corredor sufre la amenaza de desaparecer paulatinamente, no solo a causa del efecto que el hombre ha ido provocando en el medio ambiente, sino también por un proceso natural de desertización que se presenta desde el Valle del Patía provocando nuevas condiciones climáticas en el medio, a las cuales las especies deben de responder de la manera más adecuada posible para su supervivencia.⁶

Con lo mencionado anteriormente se ha manifestado el interés científico de conocer como están respondiendo las especies silvestres frente a esta variedad de fenómenos y como esto repercute en la recuperación o el deterioro de los bosques. Para tal fin, desde la ecología se propone el estudio de grupos animales específicos que cumplan un papel importante en el ecosistema cuya función se correlacione con otros taxones y se muestren como un indicador del estado de los bosques para tener un punto de vista más amplio de la problemática; dado el hecho que es imposible pretender estudiar todas las especies vivas (plantas y animales) de cualquiera que sea el lugar de trabajo y mucho menos el efecto del ambiente en cada una de ellas.⁷

Es por esta razón que muchos investigadores (Halffter & Fávila, 1993, Escobar 1994, Pardo Locarno *et al* 2004) han propuesto al gremio de los escarabajos coprófagos Scarabaeinae como grupo parámetro para ser usado como indicador en las formaciones de bosques tropicales y andinos.⁸

La selección de este grupo por los investigadores se debe a su descripción como un gremio bien definido, tanto en el sentido funcional como taxonómico. Su principal participación en el reciclaje del excremento los hacen realmente importantes para todo el ecosistema: reincorporando nutrientes al suelo, contribuyendo al mismo tiempo como dispersor secundarios de semillas. Además que ayudan a disminuir sustancialmente el número potencial de plagas que pueden llegar a formarse.⁹

Asimismo, las particulares condiciones de vida de estos organismos ha provocado que algunas especies de este grupo se especialicen en sus hábitos alimenticios, provocando que la composición estructural del gremio dentro del bosque sea completamente distinta en las locaciones en donde este ha sido cortado, pudiendo encontrar incluso gremios particulares en las áreas de ecotono con su propia función ecológica.¹⁰

⁶ CALDERÓN. Comunicación personal. Marzo 2007.

⁷ VILLARREAL H., *et al.* 2006. Manual de métodos para el desarrollo de inventarios de biodiversidad. Programa de Inventarios de Biodiversidad. Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt. Bogotá, Colombia. p. 24.

⁸ HALFFTER G. & M. FAVILA. The Scarabaeinae (Insecta: Coleoptera) an animal group for analyzing, inventorying and monitoring biodiversity in tropical rainforest and modified landscapes. 1993. p. 15.

⁹ PARDO – LOCARNO *et al.* Observaciones de los Escarabajos Copronecrófagos y Saprómelífagos de San Luis Robles, Nariño. Museo de Historia Natural. 2004. p. 116.

¹⁰ *Ibid.* p. 116.

Así, el objetivo de este trabajo comprendió en obtener información y registros de la abundancia y riqueza de escarabajos Scarabaeinae de la reserva “El Charmolan”, que son los datos completamente básicos y mínimos necesarios para comenzar a evaluar el estado de la biodiversidad local y poder establecer a futuro programas de monitoreo que posibiliten la formulación de propuestas conservación y producción de los bosques para esta zona de importancia ecológica.

1. OBJETIVOS

1.1 OBJETIVO GENERAL

Comparar la riqueza y la abundancia de la comunidad de coleópteros coprófagos (Scarabaeinae) en un gradiente sucesional de fragmentación vegetal entre bosques de roble, estados de regeneración y potreros en la Reserva Natural Privada “El Charmolan”, Buesaco, Nariño.

1.2 OBJETIVOS ESPECÍFICOS

Identificar las especies de escarabajos coprófagos encontradas en las diferentes zonas de estudio en la Reserva Natural Privada “El Charmolan”, Buesaco, Nariño.

Comparar la riqueza, la abundancia y la diversidad de las especies de escarabajos coprófagos capturadas en las zonas de estudio para observar si existen diferencias significativas entre los diferentes estados de conservación vegetal fragmentada en la Reserva Natural Privada “El Charmolan”, Buesaco, Nariño.

Comparar la riqueza, la abundancia y la diversidad de las especies de escarabajos coprófagos capturadas en las zonas de estudio para observar si existen diferencias significativas entre las diferentes temporadas climáticas en la Reserva Natural Privada “El Charmolan”, Buesaco, Nariño.

2. MARCO TEÓRICO

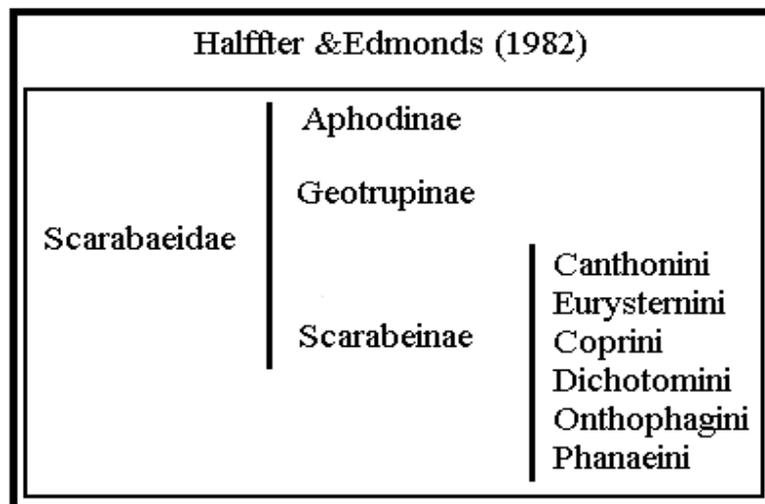
2.1 GENERALIDADES

2.1.1 Clasificación Sistemática

La familia Scarabaeidae agrupa cuatro subfamilias que presentan hábitos coprófagos: Aphodiinae, Geotrupinae, Hysoborinae y Scarabaeinae¹¹.

Sin embargo, investigadores como Hanski & Cambefort,¹² consideran a Scarabaeinae como la única familia de escarabajos coprófagos, siendo esta sobre la que se ha hecho la mayor parte de los estudios y análisis de campo. En la actualidad se conoce la existencia de 6 tribus de Scarabaeinae registradas para el territorio colombiano¹³.

Figura 1. Situación de la Distribución de la Familia Scarabaeidae en Colombia¹⁴



En este trabajo se siguió la propuesta de Halffter & Edmonds (1982)¹⁵ para describir las especies de escarabajos coprófagos.

¹¹ BORROR, D. & D. DeLONG. An introduction to the study of insects. 3 rd ed. 1964. p. 328.

¹² HANSKI I. & Y. CAMBEFORT. Dung Beetle Ecology. New Jersey. 1991. p. 35

¹³ MEDINA, C., LOPERA – TORO., VITOLO A. & GILL. Escarabajos Coprófagos (Coleóptera; Scarabaeidae; Scarabaeinae) de Colombia. 2001. p. 133.

¹⁴ Citados en FUENTES P. Composición y Distribución Espacio-Temporal de Escarabajos Coprófagos (Coleóptera: Scarabaeidae: Scarabaeinae) en el Bosque Municipal de Mariquita, Tolima. Trabajo de Grado. Bogotá. 2004. p. 11

¹⁵ Ibid. p. 11.

2.1.2 Situación taxonómica

Los coleópteros son insectos que se caracterizan por que el primer par de alas es esclerosado, formando un estuche generalmente rígido que protege al segundo par de alas membranosas y las partes blandas del dorso del abdomen, rasgo en el que se basa su etimología: “coleóptero” = “alas con estuche”. El término escarabajo se refiere estrictamente a las familias Scarabaeoidea o Lamellicornia, que casi siempre se identifican por presentar un par de antenas cuya parte terminal está formada por un paquete de laminillas o lamelas. Dentro de estos los Scarabaeinae se caracterizan por su cabeza generalmente pequeña, su cuerpo es ovalado y robusto, a veces globosos y rara vez aplanado (ver Anexo A, Figura A y subsiguientes); los estigmas respiratorios de los tres últimos segmentos del abdomen están sobre la membrana pleural y no se observan cuando los élitros están cerrados (condición Laparosticti): por último, la mayoría posee cinco artejos tarsales en los tres pares de patas con las uñas bien desarrolladas. En particular, los Scarabaeinae tienen patas posteriores anchas y están adaptadas para excavar; muchos presentan dimorfismo sexual acentuado que se evidencia principalmente por la presencia de cuernos, tubérculos, proyecciones ó depresiones en la cabeza y el pronoto de los machos. Entre otras características particulares se encuentra la presencia de un solo espolón en el ápice de las tibias posteriores; poseen el labro y las mandíbulas ocultas por el clípeo, el pigidio está expuesto, o sea que los élitros no lo cubren y puede ser visto desde arriba. Al igual que como en la sub-familia Geotrupinae, es muy frecuente encontrar especies que muestran cuernos, tubérculos u otras estructuras de diversas formas tanto en la cabeza como en el protórax, sobre todo en los machos¹⁶.

Una característica fundamental de este grupo es el comportamiento de construcción de nidos para la cría de las larvas, constituidos en la mayoría de los casos por túneles bajos tierra donde son almacenadas porciones de alimento y en donde son depositados los huevos¹⁷.

Adultos y larvas de casi todas las especies de esta subfamilia se alimentan de excrementos de mamíferos. Sin embargo, existen algunos que se alimentan predominantemente de carroña o de frutos semi-podridos, de semillas o de hongos¹⁸.

2.2 RIQUEZA DE ESPECIES

Se estima que la familia Scarabaeidae cuenta con alrededor de 35.000 especies de escarabajos conocidos representando un cuatro por ciento del total de insectos que viven en el mundo, sin embargo algunos científicos consideran que aún faltan por descubrir cerca de 70.000 especies de escarabajos. La mayoría de las especies de esta familia son coprófagos,

¹⁶ SOLÍS A. Instituto Nacional de Biodiversidad. La superfamilia Scarabaeoidea de costa Rica. <http://www.inbio.ac.cr/papers/lameli/scarab.html#Sca.2008>.

¹⁷ Ibid.

¹⁸ Ibid.

necrófagos y en menor grado saprófitos (fungívoros, frugívoros y fitomasa en descomposición)¹⁹.

Los escarabajos coprófagos se encuentran bien representados en la región Neotropical con cerca de 1.200 especies descritas en 70 géneros. En Colombia la familia Scarabaeidae tiene una distribución cosmopolita se han registrado hasta el momento 283 especies en 35 géneros.²⁰

La composición de las especies cambia drásticamente con la latitud, de casi un total dominio del genero *Aphopidus* (residentes) en el norte de las regiones templadas, a una mezcla de distintos tuneleros y rodadores en los biomas tropicales. El número de especies de residentes no disminuye con la disminución de la latitud, pero la disminución de su abundancia relativa se debe a la competencia con los tuneleros y rodadores y posiblemente, a un ritmo más rápido de desecamiento de excrementos en las zonas tropicales de climas templados. La riqueza de especies de escarabajos está generalmente relacionada con la riqueza de especies de mamíferos pero al parecer, el estiércol de ganado vacuno ha resultado ser un mejor soporte alimenticio para la mayoría de las especies tropicales en pastizales que el estiércol de herbívoros silvestres.²¹

Los patrones de riqueza de las especies mundiales sugieren que las tribus modernas como Onthophagini han afectado negativamente a la riqueza de especies de las tribus más antiguas como Canthonini y Dichotomini, que ahora están bien representados sólo en América del Sur, Madagascar y Australia. Sin embargo, los conjuntos de escarabajos coprófagos más competitivos aun existentes en las praderas tropicales tienen también el mayor número de especies, hasta 120 o más. Dos mecanismos que contribuyen a la coexistencia de un gran número de competidores son las distribuciones espaciales y la repartición de los recursos.²²

2.3 GREMIOS DE ESCARABAJOS COPRÓFAGOS

Según Halffter & Edmonds (1982),²³ de acuerdo al comportamiento que los escarabajos coprófagos tienen para recolectar su alimento se los ha clasificado en tres grandes grupos generales: 1) denominados telecópridos ó rodadores debido al diseño de su anatomía exterior y su comportamiento frente al recurso trófico de formar bolas de estiércol que luego son trasladadas lejos de la boñiga hasta su madriguera, donde la entierran dentro de una galería subterránea. El grupo 2) llamados paracópridos ó tuneleros son escarabajos que tienen las patas posteriores apicalmente expandidas, más que las de los rodadores,

¹⁹ MEDINA *et al.* 2001. Op. Cit. p. 131.

²⁰ Ibid. p. 131.

²¹ HANSKI I. & Y. CAMBEFORT. Op. Cit. p. 44.

²² Ibid., p. 45.

²³ CASTRO D. Estudio del comportamiento de la comunidad de escarabajos coprófagos (Scarabaeinae y Coprinae), en áreas de colonización de la selva amazónica, departamento del Guaviare. Trabajo de Grado. Bogotá. 2001. p. 19.

diseñadas para cavar pero a diferencia del primer grupo estos llevan la bola directamente debajo del sitio donde está la boñiga en galerías de varios centímetros de profundidad y el grupo 3) son los llamados endocópridos ó residentes, los cuales tienden a utilizar el recurso directamente dentro de este, debido principalmente a que tienen un tamaño reducido y esto les facilita la repartición del recurso.

Esta clasificación no solo permite separar a los individuos por sus hábitos alimenticios y anatomía, también han ayudado a categorizar a estos individuos mas allá de un grupo funcional dado que gremios y grupos funcionales pueden ser considerados sinónimos, estrictamente los gremios son agrupaciones de especies, más refinados que los grupos funcionales; en tanto que un grupo funcional puede integrarse con representantes de más de un gremio como producto de una alta convergencia evolutiva.²⁴

Considerando entonces que, todas las especies de la sub-familia Scarabaeinae tienen hábitos coprofágicos, en los últimos años se ha desarrollado sobre estos individuos el concepto de gremio, entendiéndolo más allá de un grupo funcional como: un número de especies que explotan un mismo recurso dentro de un nicho multidimensional de diferentes maneras, con preferencia por determinadas porciones de la oferta de alimento, ocupación espacial y distintos periodos de actividad. Los efectos de la competencia dentro de los gremios se minimizan por la oferta de recursos y la plasticidad de las estrategias comportamentales adoptadas por cada especie.²⁵

Por lo tanto, para lograr un mejor entendimiento de los gremios se debe considerar el mayor número de variables ecológicas posibles. De esta manera, cuantas más variables se incorporen para la definición de un gremio, se estará más cerca de la definición de nicho. Teniendo en cuenta este concepto, se podrían denominar 7 tipos de gremios correspondientes al grupo de los escarabajos coprófagos (Scarabaeidae).²⁶

1). Grandes rodadores, 2). Pequeños rodadores, 3). Excavadores tuneleros rápidos, 4). Excavadores tuneleros lentos de gran tamaño, 5). Excavadores tuneleros de pequeño tamaño 6) Cleptoparásitos y 7). Residentes.

2.4 SELECCIÓN DE HÁBITAT - ESTIÉRCOL

La selección del hábitat según Johnson (1965),²⁷ se la define como el proceso en que el animal escoge que componente del hábitat usar; mientras que Hutto, (1985),²⁸ lo describe como un proceso jerárquico que involucra una serie de comportamientos innatos y aprendidos, de decisiones tomadas por un animal sobre el hábitat que usará. En este contexto, Johnson considera que esta selección se presenta en cuatro niveles. El primero se da a una escala paisajística y a un nivel de especies con comportamientos genéticos innatos.

²⁴ AMAT – GARCÍA G. Fundamento y Métodos para el Estudio de los Insectos. Bogotá D.C. 2007. p. 90.

²⁵ AMAT – GARCÍA G. Op. Cit. p. 88.

²⁶ Ibid., p. 90.

²⁷ Citado en PANTOJA Y. Distribución Espacio Temporal y Comportamiento del Pato Pico de Oro (*Anas geórgica spinicauda*) en la Cuenca Alta del Río Guamues – Nariño. Trabajo de Grado. Pasto. 2007. p. 27.

²⁸ Ibid., p. 27.

El segundo nivel es a una escala de poblaciones, donde los animales son quienes regulan sus actividades y se toma como unidad espacial su área de vida ó territorio. El tercer nivel sucede a una escala de sitios ó componentes específicos dentro del área de vida (micro hábitat) y ocurre a escala de individuos ó poblaciones y el cuarto nivel ocurre a la escala de los individuos y como estos acceden a los recursos de cada micro sitio.

2.4.1 Micro hábitat coprófago.

El estiércol es el recurso básico para algunas especies de insectos en el que se puede conformar toda una red trófica entre estos organismos. Ya que la calidad del recurso cambia con el tiempo: la dinámica del recurso (de fresco a seco) se determina a través de dinámica de consumo por parte de las especies, representada por la sucesión en la composición y estructura de las especies que habitan ó visitan este recurso.²⁹

Por lo anterior, el excremento se considerara como un micro hábitat, especialmente para las especies que viven dentro de él, pero en otros casos puede ser visto como un “hábitat parche” ya que es un recurso disperso y efímero en el espacio y el tiempo; que pueden explicar muchos patrones de agregación y uso preferencial por parte de las especies. Algunos escarabajos prefieren el uso de un tipo particular de alimento dependiendo de factores como el tamaño, la textura, composición, contenido de humedad y temperatura siendo considerados así como especialistas.³⁰

En cuanto al tamaño, el excremento pequeño se seca más rápido que el grande, y es menos conveniente para insectos residentes en el caso de los escarabajos. El excremento de mayor talla admite un número mayor de individuos, en especial para las especies más grandes, ya que son más dependientes de las grandes masas de excremento para la reproducción y crianza³¹.

En cuanto al tipo de excremento según Halffter (1991),³² el excremento de mamíferos herbívoros es la principal fuente de alimento de esta subfamilia, y la mayoría de sus especies son generalistas lo que posibilita encontrar una gran abundancia de individuos en zonas de potrero con ganado pero con una baja riqueza, aún así la presencia de especialistas en el gremio incrementa la diversidad del mismo sin incrementar la competencia. Sin embargo, en los bosques andinos el excremento es escaso, debido a que depende de la distribución de los vertebrados que lo producen y de las condiciones micro climáticas que modifican sus propiedades, generando inevitablemente una fuerte competencia entre las especies que dependen de este.

²⁹ HANSKI & CAMBEFORT. Op. Cit. p. 56.

³⁰ Ibid., p. 56.

³¹ Ibid., p. 57.

³² Citado en, MOLINA L. 2005. Op. Cit. p. 1.

Por esto, Hanski & Cambefort (1991),³³ afirman que las especies generalistas tienen tamaños corporales menores que las especialistas en excremento o en carroña, lo cual les permite a las primeras hacer uso de un espectro más amplio de recursos y habitar más nichos. Las especies grandes pueden usar el excremento de varias clases para su propia nutrición, pero durante la estación reproductiva se restringen al excremento de grandes herbívoros debido a la mayor cantidad de alimento necesario para las larvas. Por su parte, muchas especies pequeñas y diurnas que incluyen a algunos rodadores, tienden a usar relativamente más excremento omnívoro que herbívoro; en los rodadores en general, aquellas especies que no logran hacer bolas grandes de excremento prefieren usar el de tipo omnívoro, lo cual parece ser una tendencia que asegura más la sobrevivencia, mientras que muchos cavadores grandes y muchas especies nocturnas como los Coprini, tienden a usar exclusivamente el excremento herbívoro. La mayoría de los escarabajos coprófagos deben de alimentar por un periodo relativamente largo de tiempo, incluso varios meses después de haber emergido del nido; esto es necesario para el completo desarrollo de las gónadas y los huevos³⁴.

La agregación y la temporalidad son características clave del micro-hábitat de estiércol, teniendo importantes consecuencias más allá del nivel de la población, contribuyendo a la variación en la composición de especies y el calendario de eventos en una sola pieza de excremento. Esta variación aumenta las posibilidades de que muchas especies puedan encontrarse en la misma localidad (comunidad), aunque dependan del mismo recurso³⁵.

El efecto que la temporalidad en el estiércol ejerce sobre los escarabajos coprófagos, varía de acuerdo a la tasa de colonización y la "edad" de este, pero no todas las especies se ven igualmente afectadas. Algunas prefieren estiércol fresco, mientras que otras lo prefieren más viejo haciendo que las pequeñas diferencias en el tiempo sean para algunas especies importantes. Sin embargo la actividad que se ve mejor arraigada a la temporalidad es la variación en la actividad de los escarabajos coprófagos a lo largo del día. Algunas especies diurnas (como ciertas del género *Onthophagus*) vuelan desde el amanecer hasta el ocaso y algunas especies nocturnas vuelan durante la noche (como la mayoría de la tribu *Dichotomini*) e incluso hay algunas especies que tienen estrictos periodos de actividad durante algunas pocas horas durante el día (especies del género *Sisyphus*)³⁶

2.5 DISTRIBUCIÓN ESPACIAL DE POBLACIONES

La distribución espacial se refiere al patrón de ubicación de los individuos en el espacio. En general, la distribución se presenta bajo tres formas distintas. Al azar, uniforme y

³³ HANSKI & CAMBEFORT. Op. Cit. p. 49.

³⁴ HALFFTER & MATTHEWS 1966, citado en HANSKI I. 1989. Dung Beetles. Rain Forest Ecosystems. p. 492.

³⁵ HORN & MaCARTHUR 1972, STLAKIN 1974, LEVIN 1978, HANSKI 1981, 1983, citados en HANSKI. Op. Cit. p. 489.

³⁶ HANSKI & CAMBEFORT 1991. Op. Cit. p. 148.

agregada³⁷.

La distribución al azar corresponde a la forma de ubicación de los individuos por una región sin regularidad ó grado de afinidad alguna de unos con respecto a otros, solo se da donde el medio ambiente es muy uniforme y cuando las especies no poseen la tendencia ni a agruparse a causa de atracciones sociales, ni a rechazarse mutuamente³⁸.

La distribución uniforme es predecible y constante, aunque en ella no tiene lugar agregación alguna de los individuos ya que se encuentran dispersos en el área de estudio. Este tipo de distribución, se produce donde la competencia por recursos entre individuos es aguda ó también ocurre como producto de la acción del ser humano, quien al cultivar modifica los espacios y en este caso la distribución es originada de forma artificial³⁹.

La distribución agregada es la más común en la naturaleza y se presenta cuando los organismos se ubican alrededor del lugar donde encuentran alimento, agua y condiciones óptimas para la vida. Un patrón agregado indica que los individuos se agregan en parches, dejando porciones del espacio disponible relativamente desocupadas, además que los individuos responden a las diferencias locales del hábitat dentro del área de distribución de la población buscando hábitats con la mejor combinación de factores como temperatura, luz, minerales, agua, entre otros⁴⁰.

2.5.1 Distribución espacial de los escarabajos coprófagos.

Según Hanski & Cambefort (1991),⁴¹ la distribución agregada o por contagio es la característica de los Scarabaeinae en los “bosques tropicales”, lo cual está asociado a la distribución discontinua de los recursos ó de parcheo y lo que se podría llegar a esperar es que a medida que aumenta la agregación en el hábitat y la estabilidad de la duración de los recursos de parcheo individuales disminuyen, el nivel de agregación espacial de las poblaciones de los escarabajos aumenten aún más.

La agregación territorial en pequeña escala, como ocurre en los escarabajos coprófagos dentro del estiércol como su micro-hábitat, por lo general tiene un efecto estabilizador sobre la dinámica de una sola especie, y si la agregación intraespecífica supera la interespecífica, la agregación en pequeña escala tiende a facilitar la coexistencia de las especies que compiten. Existen diferencias, pero en general hay altos niveles de agregación intraespecífica especialmente en pocas especies de escarabajos del estiércol⁴².

³⁷ CECERE 2003, citado en NUPAN M. & J. RIASCOS. Influencia de Factores Ambientales en el Patrón de Distribución de *Ischanocolus* Sp1 (Aranae: Mygalomorphae). Trabajo de grado. Pasto. 2008. p. 25.

³⁸ EMMEL 1975, citado en Ibid., p. 25.

³⁹ Ibid. p. 25.

⁴⁰ CECERE, 2003 citado en Ibid., p. 25.

⁴¹ HANSKI & CAMBEFORT 1991 Op. Cit. p. 59.

⁴² Ibid. p. 59.

Hanski & Cambefort (1991)⁴³ definen alternativamente dos posibles tipos de distribución para los escarabajos coprófagos en un tipo de hábitat particular usando trampas cebadas: 1) Que las especies presenten una abundancia similar en todas las trampas; es decir, exhibiendo una distribución al azar, ó 2) Que solo una especie sea muy abundante en algunas trampas pero esté completamente ausente en otras. No obstante el patrón usual de distribución espacial en escarabajos coprófagos es intermedio a esos dos extremos, es decir que generalmente no presentan una distribución azarosa y se guía más por la interrelación en la preferencia alimenticia, el tamaño de las especies, la actividad diaria y la estacionalidad.⁴⁴

Se han propuesto dos procesos no excluyentes como responsables de los ensamblajes de escarabajos coprófagos de montaña: 1) La colonización horizontal originada por linajes distribuidos en latitudes elevadas, asumiendo la hipótesis que cuando este proceso es dominante la fauna de montaña muestra una clara sustitución altitudinal entre taxones grandes con diferentes historias evolutivas (Scarabaeinae – Aphodinae) y el gradiente de reducción de especies es atenuado (esto ocurre usualmente en montañas de diferentes continentes) y 2) la colonización vertical que se desarrolla con elementos que tienen la misma latitud, pero en alturas diferentes, así que cuando es este proceso el que domina, la fauna de montaña muestra una leve sustitución altitudinal en los géneros y una reducción grande de la riqueza⁴⁵.

En general, los factores climáticos que más afectan la distribución espacial y temporal de los escarabajos son: la temperatura y la precipitación. La actividad de la mayoría de las especies está restringida a lugares donde la precipitación anual excede los 250 mm. y donde la temperatura diaria promedio anual supera los 15° C. Esto no solo sugiere que los individuos de la familia Scarabaeidae prefieren regiones tropicales ó templadas cálidas, sino que las actividades de los adultos normalmente están restringidas durante los periodos más cálidos y húmedos del año⁴⁶.

La elevación y el tipo de hábitat a menudo actúan juntos⁴⁷ claramente influenciando el microclima que se genera alrededor del estiércol y así es como la selección de hábitats por los escarabajos coprófagos es como ocurre a menudo. A consecuencia de esto, las comunidades de escarabajos tienden a diferir en el tipo de hábitats debido a la selección de las diferentes especies. Además, ya que la competencia por un hábitat efímero e irregular es muy fuerte⁴⁸, la diferencia en la selección de hábitats puede conducir a una efectiva

⁴³ Ibid. p. 60.

⁴⁴ Ibid. p. 60

⁴⁵ LOBO J. & G. HALFFTER. Biogeographical and ecological factors affecting the altitudinal variation of mountainous communities of coprophagous beetles (Coleoptera, Scarabaeoidea): a comparative study. 2000. p. 115.

⁴⁶ HOWDEN & YOUNG. Contributions of the American Entomological Institute. Vol. 18. 1981. p. 153.

⁴⁷ MENÉNDEZ & GUTIÉRREZ 1996, citados en ROMERO E. & J. ÁVILA. Effect of Elevation and Type of Habitat on the Abundance and Diversity of Scarabaeoid Dung Beetle Assamblages in a Meditarrean Area from Southern Peninsula Area. 2000. p. 351.

⁴⁸ KOSHELA & HANSKI 1977, citados en Ibid., p. 351.

separación de las especies y la coexistencia de algunas especies favorece la existencia de diferentes biotopos.

2.5.2 Distribución respecto a la disponibilidad de alimento

En general, las especies de escarabajos coprófagos son atraídas por estiércol de mamíferos, mientras que algunas especies *Sulcophanaeus* y *Canthon* tienen preferencia por la carroña, pero frecuentemente se sienten atraídas por ambas, estiércol y carroña⁴⁹. En algunos casos también suelen verse atraídas por hongos, vegetación y frutas en descomposición especies de los géneros *Aphodius*, *Oniticellus* y *Onthophagus*⁵⁰.

La disponibilidad de excremento fresco es mayor en espacio y tiempo que la de carroña fresca y a su vez el excremento de pequeños mamíferos está eventualmente más espaciado que el de mamíferos más grandes, por ello se espera que los escarabajos especializados en el excremento de pequeños mamíferos tengan los niveles más bajos de agregación en el espacio y por el contrario, se espera que la localización de excrementos de talla grande albergue una elevada tasa de agregación de especies⁵¹.

La selección del micro hábitat en pilas de excremento es otra causa que amplía los efectos de la agregación espacial ya que en algunos casos se pueden encontrar diferentes especies en distintas partes de él, como aquellas que se ubican en la parte superior, inferior o de la periferia usándolo en varias formas. Otro factor que afecta indudablemente el nivel de agregación es la distancia promedio entre las trampas o las posturas de excremento; distancias cortas no conducen necesariamente a distribuciones azarosas⁵².

También hay que tener en cuenta la ausencia ó la muy escasa influencia de las comunidades coprófagas sobre la tasa de producción del propio recurso. En las relaciones que hay de productor y consumidor en un ecosistema, suele haber una interdependencia entre el producto del recurso y la acción sobre este del consumidor generando una co-evolución. Aunque está demostrado que existe influencia de la comunidad de coleópteros coprófagos sobre la transformación de las heces en el suelo, resulta difícil que estos tengan una influencia en la producción de heces. De esta forma aunque el nivel del recurso afecte la dinámica de agregación y la estructura de esta comunidad, este nivel también depende de factores externos y, por tanto el micro-hábitat del excremento constituye un sub-sistema dependiente de un sistema más general, como pueden ser las condiciones ambientales⁵³.

⁴⁹ HOWDEN & YOUNG. Op. Cit. p. 153.

⁵⁰ ANDAGUA S. Escarabajos Coprófagos (Coleóptera: Scarabaeoidea) Asociados a Hongos en la Sierra Madre Occidental, Durango, Mexico: con una Compilación de las Especies Micetofagas. Mexico. 2000. p. 119.

⁵¹ GILÍ, 1991, citado en FUENTES. Op. Cit. p. 15.

⁵² HANSKI & CAMBEFORT. Op. Cit. p. 63.

⁵³ LOBO J. Los Escarabeidos Coprófagos: un Grupo de Insectos con Posibilidades.. Madrid, España.. 1992. p. 75.

2.5.3 Estacionalidad

La estacionalidad de los insectos es generalmente controlada por tres factores: disponibilidad de recurso, temperatura y precipitación⁵⁴. Según Escobar & Chacón (2000),⁵⁵ demostraron en su estudio en la Reserva Natural “La Planada” que la precipitación no es un factor importante para explicar los cambios en la abundancia de la fauna de escarabajos. Esto contrasta con lo encontrado en otras regiones tropicales (Barro Colorado / Panamá) en donde se registran marcados cambios en la riqueza, abundancia y composición de la comunidad de escarabajos coprófagos de acuerdo con los regímenes de lluvia⁵⁶.

Los picos de abundancia registrados para las especies que se encuentran en algunas regiones de los trópicos parecen alternarse a lo largo del año. Esta situación asincrónica permite la coexistencia de las especies, disminuyendo la competencia⁵⁷. Aunque la disponibilidad de excremento no es estacional⁵⁸, para muchos mamíferos, los picos en la oferta de alimento, como frutos y otros invertebrados, pueden determinar variaciones en la composición y disponibilidad del excremento a lo largo del año⁵⁹.

2.6 DESTRUCCIÓN DE HÁBITAT Y ALTERACIÓN DE PAISAJES Y ECOSISTEMAS

2.6.1 DISTURBIOS

Hay dos clases generales de disturbios: aquellos debidos a causas naturales, y aquellos, promovidos por actividades humanas.

2.6.1.1 Disturbios naturales

En general se consideran como disturbios naturales de tipo abiótico a eventos como los terremotos, huracanes, avalanchas, actividad volcánica,⁶⁰ algunos pueden presentarse y confundirse con sucesos de ocurrencia periódica (heladas, sequías, tormentas o inundaciones) que pueden ser diarias, mensuales, estacionales o anuales aunque no siempre las fluctuaciones ambientales significan la ocurrencia de un disturbio.

Los disturbios naturales de tipo biótico incluye a sucesos como las enfermedades, las plagas e incluso la depredación. Jeffries (1997)⁶¹ afirma que los disturbios naturales son comunes e importantes en virtualmente todos los ecosistemas y un factor importante en la creación o

⁵⁴ WOLDA, 1988, citado en ESCOBAR & CHACÓN. Op. Cit. p. 8.

⁵⁵ Ibid., p. 8.

⁵⁶ HOWDEN & YOUNG. Op. Cit. p. 153.

⁵⁷ HANSKI & CAMBEFORT. Op. Cit. p. 84.

⁵⁸ Ibid., p. 84.

⁵⁹ ESTRADA *et al.* 1993, citado en ESCOBAR & CHACÓN. Op. Cit. p. 8.

⁶⁰ WHITE & PICKET, 1985, citados en FUENTES, Op. Cit. p. 16.

⁶¹ Citado en Ibid., p. 26

destrucción de la diversidad local. Wiens (1985)⁶² asegura que incluso la actividad de algunos vertebrados puede influir en la alteración del paisaje y en la producción de una estructura de parches en él, debido a la modificación que trae consigo el forrajeo o rozamiento de la vegetación, el pisoteo, la compactación y la excavación del suelo.

2.6.1.2 Disturbios antrópicos.

Los disturbios antrópicos son aquellos ejercidos por la actividad del hombre que incluyen la deforestación, quema, establecimiento de cultivos y pastizales en áreas de bosque previamente removida su vegetación natural. Todo ello en general trae consigo consecuencias que retardan la regeneración vegetal debido a la ausencia de materiales en el suelo que sustenten el reciclado de nutrientes⁶³. Otro tipo de actividad que se suma a la lista es la remoción sistemática y a veces cotidiana de pequeñas fracciones de biomasa, generalmente leña, que en la mayoría de las ocasiones no le dan tiempo a la vegetación para que se recupere adecuadamente.

2.6.2 Consecuencias de los disturbios.

Los disturbios pueden llegar a afectar todos los niveles de la organización ecológica influyendo en los atributos de los individuos, poblaciones (estructura de edades, tamaño, crecimiento, estructura genética, reproducción), comunidades (pérdida de predadores, agentes polinizadores, dispersores de semillas, cambios en la riqueza, dominancia y estructura de las mismas) y ecosistemas (ciclo de los nutrientes y de la energía, productividad primaria y secundaria y acumulación de biomasa) en diferentes, escalas de espacio y tiempo, e igualmente, pueden afectar la naturaleza del paisaje⁶⁴.

Aunque los ecosistemas modificados por el hombre, no forzosamente pierden productividad, prácticamente en todas las ocasiones pierden diversidad debido al incremento directo en el área de bordes y potreros⁶⁵.

En general, la persistencia de las especies en estos nuevos ambientes dependen en su mayoría en la intensidad y la frecuencia de los disturbios y la distribución espacial de los hábitats naturales y antropogénicos.⁶⁶

⁶² Ibid., p. 26

⁶³ LUGO & SCATENA, 1996, citado en Ibid., p. 27.

⁶⁴ WHITE & PICKET, 1985 & JEFFRIES, 1997, citado en FUENTES, Op. Cit. p. 27.

⁶⁵ HALFFTER & EZCURRA, 1992, citado en ARDILA J. Diversidad de Escarabajos Coprófagos (Coleoptera: Scarabaeinae) en Transectos Borde – Interior en un Bosque Montano (Medina, Cundinamarca). Trabajo de Grado. Bogotá. 2005. p. 13.

⁶⁶ FORMAN 1995, citado en ESCOBAR F., J.M. LOBO AND G. HALFFTER. Altitudinal variation of dung beetle (Scarabaeidae: Scarabaeinae) assemblages in Neotropical mountains. 2004. p. 58.

2.7 DEFORESTACIÓN Y FRAGMENTACIÓN DE BOSQUES

La deforestación y la fragmentación de ecosistemas se han reconocido en muchos países como unas de las principales causas de pérdida de la biodiversidad y se ha alertado sobre las consecuencias que estos fenómenos pueden tener sobre el bienestar de la humanidad y la salud general del ambiente⁶⁷. En los países en vías de desarrollo, la deforestación se debe al cambio en el uso del suelo y la consiguiente transformación de bosques o selvas en zonas agrícolas o pecuarias, como resultado de una presión demográfica sobre el uso de los recursos naturales y de un aprovechamiento inadecuado de la tierra⁶⁸.

La deforestación es un proceso que afecta de manera negativa la estructura y el funcionamiento de los ecosistemas. La reducción de la cubierta vegetal ocasiona problemas como modificaciones en los ciclos hídricos y cambios regionales de los regímenes de temperatura y precipitación, favoreciendo con ello el calentamiento global, así como la pérdida de hábitats o la fragmentación de ecosistemas. La fragmentación de la vegetación tiene como consecuencia inmediata la reducción del hábitat para las especies, lo que puede ocasionar un proceso de pérdida de fauna o desaparición parcial o total de comunidades de algunos grupos de insectos, aves y mamíferos⁶⁹.

Las relaciones bióticas y abióticas de las comunidades también se pueden alterar en función del tamaño y la forma de los fragmentos, ya que al modificarse la distribución espacial de los recursos también se modifica su disponibilidad. El grado de interrelación de los fragmentos determina entonces la viabilidad de estas especies en el mediano y largo plazos, ya que si ésta no existe pueden producirse procesos de aislamiento, favorecerse procesos endogámicos o bien llegar hasta la extinción local de algunas especies⁷⁰.

2.7.1 Especies vulnerables a la fragmentación.

En un estudio extensivo adelantado en el Amazonas⁷¹ se encontró que muchas especies de mamíferos grandes como primates, aves de sotobosque, e incluso ciertos escarabajos, hormigas, abejas, termitas y especies de mariposas son altamente sensibles a la fragmentación del hábitat. La sensibilidad a la fragmentación (y en algunas ocasiones a ciertos disturbios) puede variar considerablemente entre especies o grupos taxonómicos.

Para Primack (1998)⁷² determinados rasgos de los paisajes fragmentados generan amenazas específicas para el mantenimiento de las poblaciones; no obstante, ello depende además de atributos propios de la especie como el grado de especialización ecológica, tamaño del cuerpo, patrón de desplazamiento entre otros; rasgos que son poco conocidos en el trópico.

⁶⁷ HARRIS, 1984; NOSS, 1994; citados en AGUILAR C., MARTÍNEZ E., & L. ARRIAGA. Deforestación y Fragmentación de Ecosistemas. ¿Qué tan Grave es el Problema en México? 2000. p. 7.

⁶⁸ FAO, 1993; citado en Ibid. p. 7.

⁶⁹ DIRZO & GARCÍA, 1992, citado en Ibid. p. 7.

⁷⁰ AGUILAR C. *et al* 2000. Op. Cit. p 8.

⁷¹ LAURENCE *et al.* 2002, citados en FUENTES. Op. Cit. p. 29.

⁷² Citado en Ibid. p. 29.

Adicionalmente, características como la variabilidad o plasticidad fenotípica y aclimatación fisiológica-morfológica de las especies pueden hacer que estas sean más tolerantes a un amplio rango de disturbios.

En los trópicos el factor que posee mayor efecto sobre la micro-distribución espacial de los escarabajos es la estructura vegetal. En el caso de los escarabajos coprófagos los cambios micro ambientales que ocurren como consecuencia del efecto de deterioro de la vegetación pueden incidir de manera positiva o negativa en la presencia y abundancia de algunas especies⁷³.

La deforestación, por tanto, puede ocasionar la extinción local o regional de las especies, la pérdida de recursos genéticos, el aumento en la ocurrencia de plagas, la alteración de procesos de formación y mantenimiento de los suelos (erosión), entre otros procesos de deterioro ambiental, dando a entender que la deforestación puede llegar a ser una causa de pérdida de la diversidad biológica tanto a nivel genético, poblacional y/o ecosistémico debido a la fuerte relación que sustentan entre la flora y fauna silvestre⁷⁴.

2.7.2 Exclusión inicial

La exclusión inicial es uno de los efectos más rápidos de la fragmentación. Significa la eliminación de las especies presentes solo en las porciones de hábitat destruidas, lo cual conlleva a cambios en la composición de las mismas. Ello se debe a que algunas especies son más vulnerables que otras a la reducción del área y al incremento del aislamiento. Cuando las poblaciones locales son aisladas, tienen una alta probabilidad de extinción, debido a factores bien sean demográficos o ambientales como resultado de la mayor sensibilidad frente a fluctuaciones azarosas que tienen las especies con tamaños poblacionales bajos, tamaño corporal grandes, comportamiento nómada o especialistas en hábitats; la reducción poblacional también está asociada a la disminución del área total⁷⁵.

2.7.3 Efecto de borde

La fragmentación de bosques da lugar a un límite que separa explícitamente dos ecosistemas adyacentes, a este límite se le ha denominado borde, una zona de transición o el empalme entre dos tipos de hábitat o estados sucesionales; el resultado de tal proceso implica la modificación de la distribución y abundancia de las poblaciones que habitan el bosque, esto se conoce como efecto de borde. Existe una influencia de las zonas no boscosas y el borde sobre la estructura y composición de especies de un bosque, ya que el hábitat alterado puede contribuir con la degradación y pérdida de biodiversidad del bosque en ambientes fragmentados⁷⁶.

⁷³ MARTÍNEZ *et al*, 1994; citado en CASTRO, Op. Cit. p. 76.

⁷⁴ FAO, 1993; TRANI & GILES, 1999; citados en AGUILAR *et al*. Op. Cit. p. 7.

⁷⁵ MURCIA C. Edge Effects in Fragmented Forest. Implications for conservation. Trends in Ecology and Evolution. 1995. p. 1.

⁷⁶ HARPER *et al*, 2005, citado en FUENTES, Op. Cit. p. 31.

Murcia (1995)⁷⁷ define al borde de bosque como un tipo de ecotono entre comunidades de bosque y áreas como pastizales, tierras de cultivos y otros hábitats más abiertos, entendiendo el término “ecotono” como una transición entre dos o más comunidades diversas. Con frecuencia, tanto el número de especies como la densidad de poblaciones de algunas de ellas son más grandes en el ecotono que en las comunidades que lo bordean. Los organismos que se encuentran ante todo o con mayor abundancia en las comunidades de transición o pasan la mayor parte del tiempo en estas, se designan a menudo como especies de borde.

Los hábitats fragmentados difieren de su hábitat original en dos modos importantes: tienen una mayor cantidad de borde para el área que ocupan y el centro de cada fragmento está más cerca al borde de forma tal que la vida en los bordes y en los hábitats cercanos a éstos es diferente, debido no solo los cambios micro-climáticos, también porque pueden estar expuestos o ser más vulnerables a disturbios como ventarrones, fuego, velocidad del viento, migración e invasión de especies generalmente oportunistas siendo todos estos factores negativos para la supervivencia de especies del hábitat natural⁷⁸.

2.7.4 Mecanismos de Exclusión

Así, las alteraciones en el microclima después de la fragmentación de los bosques pueden afectar las poblaciones de escarabajos coprófagos. Los cambios en la humedad y temperatura han mostrado que alteran el desarrollo y la supervivencia de los insectos tanto en laboratorio como en condiciones de campo⁷⁹. Se ha encontrado que la desecación de la larva de escarabajo coprófago en el suelo es un importante factor de mortalidad, siendo particularmente relevante en el borde de los fragmentos y zonas abiertas donde se recibe mayor cantidad de luz y la zona es más seca que al interior de los bosques⁸⁰. En adición, un gran incremento en la caída de árboles puede llegar a acentuar las diferencias micro climáticas entre los fragmentos y el bosque.

Pequeñas poblaciones aisladas corren el alto riesgo de extinción estocástica. Las poblaciones de insectos pueden ser especialmente propensas a la extinción estocástica⁸¹. La potencial importancia de este mecanismo se ve ilustrado por el incremento en el número de capturas de especies poco frecuentes (capturas menos de 6 veces) por zona.

Cualquiera que sea el mecanismo responsable se tiende a observar que todos los fragmentos de bosque en general perderán su riqueza de especies en el futuro⁸².

⁷⁷ MURCIA, Op. Cit. p. 1.

⁷⁸ PRIMACK, 1998, citado en FUENTES Op. Cit. p. 32.

⁷⁹ BAILEY, 1976, MURPHY & ELRICH, 1980 citados en KLEIN. Op. Cit. p. 1721.

⁸⁰ Ibid. p. 1721.

⁸¹ SOULÉ, 1984, citado en Ibid. p. 1721.

⁸² Ibid. p. 1722.

2.8 ESPECIES GENERALISTAS Y ESPECIALISTAS

La categoría de que una especie sea generalista o especialista se atribuye al tipo de interacción recurso-consumidor al que cada uno de los individuos se vea influenciado⁸³.

Las especies pueden ser consumidores generalistas (polífagas) y comer una amplia de variedad de especies o recursos como alimento de acuerdo a la disponibilidad de estos en el medio ambiente—aunque a menudo muestran un orden de preferencias entre los alimentos que ingieren. Pero un consumidor se puede especializar también en unas partes determinadas de sus presas aunque estas pueden pertenecer a diversas especies. Así, diversas aves se especializan en las semillas, aunque rara vez se limitan a las de una determinada especie o como las larvas de ciertos coleópteros que se alimentan especialmente de las raíces de de las plantas⁸⁴.

Cuanto más especializado es el recurso alimenticio que necesita un organismo, tanto más obligado se verá dicho organismo a vivir en zonas con el organismo en cuestión o a emplear tiempo y energía en buscar su alimento. La especialización puede estar determinada por ciertas estructuras peculiares, particularmente piezas bucales, que hacen posible aprovechar eficazmente el recurso⁸⁵.

Muchos recurso alimenticios muestran una disponibilidad estacional, que pueden llegar a favorecer de recursos útiles para individuos generalistas que se dedican a consumir a diferentes alimentos conforme avanzan las temporadas en cambio que los especialistas pueden una sola fase activa durante determinada época del año durante la estación apropiada y se pasan el resto del año sin necesidades alimenticias (en letargo o diapausa)⁸⁶.

2.9 ESPECIES INDICADORAS DEL ESTADO DE CONSERVACIÓN DE LOS BOSQUES

Las especies indicadores se pueden referir a varias situaciones: especies cuya presencia o ausencia indica la presencia o ausencia de otras especies; especies “clave” cuya adición o supresión en el ecosistema conduce a grandes cambios en la abundancia u ocurrencia de al menos una u otras especies, especies cuya presencia indica condiciones abióticas creadas por el hombre tales como polución del aire, especies que indican condiciones ambientales particulares, especies que son sensibles y por lo tanto sirven como indicadores que advierten sobre cambios ambientales, algunas veces llamadas especies bioindicadores y especies que reflejan los efectos de un régimen de disturbio o de la eficacia de los esfuerzos

⁸³ BEGON M., HARPER J. & C. TOWNSEND. Ecología: Individuos, Poblaciones y Comunidades. Ediciones Omega S. A. Barcelona 2006.

⁸⁴ BEGON *et al.* 1995 Op. Cit. p. 101.

⁸⁵ *Ibid.* p. 101.

⁸⁶ *Ibid.* p. 101.

para mitigarlos⁸⁷; por todo lo anterior, la utilidad de un grupo indicador depende del contexto en el cual se esté trabajando⁸⁸.

Halffter (1998)⁸⁹ y Halffter & Favila (1997)⁹⁰ proponen una serie de características particulares que deben identificar a un grupo indicador ó parámetro para el análisis de la biodiversidad a nivel de especies (ver Tabla 1). Respecto a las modificaciones en la comunidad por los efectos de la acción humana en lo referente a la alteración y fragmentación de hábitats⁹¹ Halffter & Favila (1997)⁹² también plantean el uso de escarabajos coprófagos como un grupo indicador para estudiar los tipos de comunidades que conforman los bosques tropicales y formaciones derivadas, así como un grupo a ser tenido en cuenta en la realización de estudios de biodiversidad a corto plazo a través de evaluaciones rápidas y largo plazo mediante monitoreo, labor que viene recibiendo una considerable atención en este grupo en particular.

Y aunque el análisis a través de este grupo de bioindicadores puede aplicarse a distintos enfoques del estudio de la biodiversidad a nivel de especies, lo que se pretende es utilizarlo como una medida adecuada para el análisis ecológico. Es decir, para el estudio de la biodiversidad puntual como elemento para la interpretación de la estructura y función de las comunidades⁹³.

Tabla 1. Características de un grupo indicador y la especificación para la subfamilia Scarabaeinae (Tomado de Favila & Halffter 1997)⁹⁴.

Características de un Grupo indicador	En los Scarabaeinae
a. Que esté constituido por un conjunto de organismos que integren un gremio rico en especies y bien definida su función ecológica en el paisaje cuya diversidad se debe interpretar. Este gremio debe ser importante en la estructura y funcionamiento de los resultados obtenidos.	a. Están bien representados en las áreas tropicales y comprenden un muy bien definido gremio tanto en el sentido funcional como en el taxonómico y es además un grupo claramente monofilético.
b. El conocimiento acerca de la historia natural y taxonomía del grupo debe ser lo suficientemente completo y disponible	b. En términos generales, la biología, comportamiento, ecología y taxonomía de los Scarabaeinae ha sido muy bien

⁸⁷ HALFFTER & FAVILA Op. Cit. p. 15.

⁸⁸ ESCOBAR & HALFFTER, 1999; citados en FUENTES, Op. Cit. p. 34.

⁸⁹ HALFFTER G. A Strategy for Measuring Landscape Biodiversity. *Biology International* 36. 1998. p.7.

⁹⁰ FAVILA M. & G. HALFFTER. The Use of Indicators Groups for Measuring Biodiversity Related to Community Structure and Function. 1997. p. 1.

⁹¹ FUENTES, Op. Cit. p. 34.

⁹² Op. Cit. p. 16

⁹³ Ibid. p. 16.

⁹⁴ Ibid. p. 16.

para permitir la identificación de las especies y la interpretación ecológica de los resultados.	estudiada.
c. Los organismos que integren el grupo parámetro tienen que ser de captura fácil y técnica estandarizable con el fin de asegurar la comparación con otros estudios, en distinto tiempo ó áreas a comparar y poder establecer consecuentemente diagnosis y predicciones adecuadas.	c. La metodología para la captura de estos organismos ha sido estandarizada para muestreos cuantitativos, además es simple y apropiada para el monitoreo de la abundancia de los mismos y para estudios cuyo objetivo es el análisis ecológico de la biodiversidad.
d. El grupo debe tener características tales que las colectas u otras actividades necesarias para su estudio no pongan en peligro su conservación.	d. Las experiencias adelantadas con las técnicas de colecta para Scarabaeinae indican que los muestreos (que de una u otra forma se basan en la extracción de individuos de su hábitat) no tienen repercusiones considerables sobre las poblaciones naturales.
e. Los datos de captura deben proveer información ecológica para determinar la composición y estructura del gremio y su interacción con el resto de la comunidad.	e. Este gremio tiene un papel definido en el ecosistema, en especial a nivel edáfico, por lo cual proveen información acerca de los cambios en la composición y estructura dentro del mismo y la vegetación.
f. El grupo parámetro no solo deberá proporcionar información sobre la comunidad intacta, sino también servir para medir la reducción de la biodiversidad por distintas causas: reducción del área por actividad humana ó cambios ambientales, distintos grados de perturbación, manejo u otra actividad antropogénica.	f. Hay suficiente evidencia basada en diversas investigaciones adelantadas en regiones tropicales acerca de que la composición y organización de los Scarabaeinae dentro de los bosques es diferente a la encontrada en áreas fuera de ellos, lo cual ha permitido hablar de dos gremios; los del interior del bosque y los de ambientes deforestados.

Por lo dicho anteriormente, las especies de la familia Scarabaeinae tienen las características adecuadas para ser considerados como potenciales indicadores ecosistémicos, sobre todo por: alta riqueza y diversidad de especies, su facilidad de captura, fidelidad ecológica a determinados rangos de tolerancia, fragilidad a las perturbaciones o modificaciones de su medio ambiente y una corta temporalidad generacional posibilitando gestiones de monitoreo a corto plazo⁹⁵.

⁹⁵ FUENTES. Op. Cit. p. 35.

2.10 ANTECEDENTES

Escobar (1993),⁹⁶ analizó la comunidad de coleópteros coprófagos en un remanente de bosque seco al norte del Tolima, caracterizado por una alta transformación del paisaje. Se realizó un muestreo en la época seca y otro en época lluviosa; en la época seca se realizaron colecciones en bosque de cerro, bosque de cañada, borde de bosque y potrero logrando coleccionar 871 individuos, mientras que en la época lluviosa se coleccionaron 2712 individuos en bosque de cañada y bosque de cerro obteniendo un total de 3538 individuos pertenecientes a 30 especies en 4 subfamilias. Se registraron cambios en la abundancia de las especies entre los períodos de muestreo y en la composición de especies entre zonas con cobertura boscosa y potreros. También se detectaron cambios en la estructura de los gremios, observándose un incremento de las especies de hábitos endocópidos en el borde de bosque y en potrero.

Amézquita *et al* (1999),⁹⁷ realizaron la comparación de la composición y riqueza de especies de escarabajos coprófagos en dos tipos de remanentes de bosque con formas diferentes pero igual tamaño, un corredor de bosque vs. tres parches aislados en una zona de la Orinoquia Colombiana. En total se capturaron 32 especies y 14 géneros, de estas, 30 se capturaron en corredor y 29 en parches. No se observó diferencia significativa en los valores de riqueza o de diversidad para los dos tipos de remanentes (H' corredor=2.302, H' parches=2.531). Los valores de equitabilidad fueron altos para los dos remanentes lo que indica una distribución relativamente homogénea de la abundancia, que se ajusta a la curva log normal para esta comunidad de escarabajos. Así mismo los valores de similitud fueron altos (Morisita-Horn = 0.877) con un 87.5% de las especies compartidas entre los dos tipos de remanentes. Según los autores es posible que la composición de especies que aún se encuentra en estas manchas de bosque sea igual para las dos áreas comparadas al ser especies con amplios rangos fisiológicos de tolerancia frente a los efectos de la fragmentación.

Escobar & Chacón (2000),⁹⁸ utilizaron los escarabajos coprófagos para evaluar el efecto de las actividades humanas en el área alrededor de la Reserva Natural “La Planada”, al suroccidente de Colombia. Durante 1993 se monitorearon tres tipos de hábitats: bosque primario y secundario, y aéreas abiertas destinadas a extracción de madera. Se capturaron 9.115 individuos (11 géneros, 18 especies) Se observaron diferencias en la riqueza ($F_{2,9} = 29.88$; $P < 0.001$) y en el número de individuos ($F_{2,9} = 36.22$; $P < 0.001$) entre los tres hábitats. Un análisis con clúster mostró una diferencia en la composición de las especies entre hábitats con y sin claros en el dosel. Las áreas abiertas actúan como barreras para el desplazamiento de las especies de bosque. Se asumió que las diferencias entre las zonas de estudio y la colecta en los mismos puede estar reflejando una alta heterogeneidad en el ambiente. Se conoce que algunas de las especies encontradas en las áreas abiertas,

⁹⁶ ESCOBAR F. Estudio de la Comunidad de Coleópteros Coprófagos (Scarabaeidae) en un remanente de bosque seco al Norte del Tolima, Colombia. 1993. p. 419.

⁹⁷ AMÉZQUITA *et al*. Op. Cit. p. 113.

⁹⁸ ESCOBAR & CHACÓN. Op. Cit. p. 1.

usualmente están asociadas a intensos disturbios por efecto antrópico. La proporción entre los individuos cavadores y rodadores fue similar para ambos tipos de bosque, pero no se encontraron rodadores en áreas abiertas y para todas las especies el número de individuos disminuyó en la época seca y en las bajas lluvias.

Hidalgo *et. al* (2003),⁹⁹ en una investigación sin publicar sobre la Coprofauna de la Reserva Natural Río Ñambí realizada en el mes de Septiembre, capturaron un total 757 coleópteros coprófagos pertenecientes a 9 morfo especies diferentes de la familia Scarabaeidae, además, encontraron que existía mayor abundancia de coprófagos en el bosque primario respecto al bosque secundario entresacado, afirmando la teoría de que los disturbios causados por el hombre en las zonas naturales causan alteraciones en el número de individuos que ahí habitan.

García & Pardo – Locarno (2004),¹⁰⁰ estudiaron en los bosques de niebla de Tambito (flanco oeste de la Cordillera Occidental, Cauca) el ensamblaje de escarabajos Scarabaeinae saprófagos con el propósito de examinar su estructura (composición y abundancia), hábitos alimenticios y hábitats preferidos. Entre los meses de Enero y Julio de 2001 se realizaron cuatro muestreos a través de transectos y trampas en bosque secundario maduro, bosque secundario temprano y pastizal en regeneración. Se acumuló un total de 2578 ejemplares de los géneros *Onthophagus*, *Dichotomius*, *Ontherus*, *Uroxys*, *Canthidium*, *Oxysternon*, *Sulcophanaeus*, *Scybalocanthon*, *Coprophanaeus*, *Deltochilum* y *Canthon*; 2271 corresponden a 16 especies atraídas a las copro-trampas y 307 a 11 especies atraídas a las necro-trampas. En ambos casos se observó mayor riqueza en el bosque secundario maduro, notando que la riqueza del gremio declina desde los ambientes de mayor estructura vegetal a los menos estructurados (23%) y desde la coprofagia a la necrofagia (31%). La abundancia total declinó de manera similar respecto al estado de regeneración del hábitat en ambos tratamientos (coprófagos 69%, necrófagos 91%). El pastizal exhibió una menor colecta explicable por la ausencia de vacunos que en otros casos han ocasionado una notable abundancia de coprófagos.

Fuentes P. (2004)¹⁰¹ estudió la composición y la distribución espacio-temporal de los escarabajos coprófagos en el bosque municipal Mariquita – Tolima, en el cual se realizaron cuatro muestreos a lo largo de ocho meses, que abarcaron tanto la época de lluvias como la de sequía, en cada muestreo se evaluaron cinco estaciones, tres de hábitats boscosos y dos de áreas abiertas. Se obtuvieron cinco de las seis tribus registradas para Colombia, un total de 3711 individuos agrupados en 13 géneros y 30 especies. 22 especies en bosque con 14 propias de este sitio y 16 especies para pastizales y rastrojos con 8 exclusivas de estos sitios. Los resultados muestran variaciones en parámetros como la riqueza, la frecuencia, la distribución y la diversidad en los dos ecosistemas. También se corroboró el efecto

⁹⁹ HIDALGO A.; JARAMILLO M.; JOJOA M. & NUPAN J. Comparación de la Diversidad de Coprófagos de Bosque Secundario y Primario de la Reserva Natural Río Ñambí. 2003.

¹⁰⁰ GARCÍA, J. & PARDO-LOCARNO. Escarabajos Scarabaeinae saprófagos (Coleoptera: Scarabaeidae) en un bosque muy húmedo pre montano de los Andes Occidentales Colombianos. . 2004. p. 59.

¹⁰¹ FUENTES. Op. Cit. Pág. 1

negativo de los disturbios y la deforestación sobre la población de estos individuos y su alta potencialidad de uso como bioindicadores.

Hidalgo & Ortega (2004),¹⁰² en un artículo sin publicar realizaron un estudio comparativo de riqueza, diversidad y abundancia de la comunidad de coleópteros coprófagos entre un bosque húmedo primario y un bosque húmedo secundario de la Reserva Natural Río Ñambí. La captura de coleópteros coprófagos se realizó durante los meses de Febrero, Marzo y Abril, Se capturaron un total de 1852 coleópteros coprófagos pertenecientes a 29 morfo especies, de las cuales, 24 son de 4 familias identificadas y 5 pertenecen a familias indeterminadas. Se encontró diferencias significativas en cuanto a la diversidad y abundancia de escarabajos coprófagos entre los bosques estudiados y se registró la presencia de un potencial bio-indicador del estado sucesional de los bosques.

Andresen (2008)¹⁰³ realizo muestreos de escarabajos coprófagos en dos hábitats intactos de bosques deciduos y bosque semi-caducifolio, y dos hábitats alterados: bosques secundarios y un hábitat de área abierta, en la región de Chamela-Cuixmala al occidente de México. Se identificaron especies de escarabajos coprófagos con un alto valor indicador para cada hábitat. La abundancia, la riqueza de especies observadas y la riqueza de especies estimadas fueron similares en los tres hábitats de bosques, pero significativamente menor en el hábitat de área abierta. A diferencia de estudios similares en otros sitios tropicales que han encontrado una disminución de la equidad en los conjuntos de los Scarabaeinae entre bosque prístino y bosque hábitat perturbado (especialmente a los hábitats abiertos), en la región de Chamela-Cuixmala los cuatro hábitats mostraron similares valores de equidad baja en la estructura de la comunidad, con dos o tres especies muy dominantes.

Horgan F. (2008)¹⁰⁴ examino los atributos funcionales de los escarabajos coprófagos neotropicales y con base en el análisis, evaluó el papel de los escarabajos en los pastizales y el bosque seco tropical en El Salvador. La diversidad escarabajo fue menor en los potreros que en los bosques. Sin embargo, la biomasa total de escarabajos en el estiércol de los cebos de tamaño similar fue con frecuencia mayor en los pastos. La pérdida de la diversidad siguió una serie de patrones estructurados: (1) los escarabajos que consumen carroña y frutos en descomposición están bien representados (número de especies) en los bosques, pero fueron en gran medida ausentes en los potreros, (2) rodadores de gran talla y tuneleros rápidos y pequeños estuvieron presentes en los bosques, pero están ausentes en los pastos, (3) tuneleros grandes rápidos y pequeños tuneleros lentos fueron poco representados en los pastos en comparación con los bosques, pero las pocas especies que sobrevivieron en los pastos alcanzaron niveles altos de abundancia, y (4) cada grupo

¹⁰² HIDALGO A. & M. ORTEGA. Comparación de Diversidad, Abundancia y Riqueza de la Comunidad de Coleópteros Coprófagos en un Bosque Húmedo Primario y Secundario de la Reserva Natural Río Ñambi. 2004.

¹⁰³ ANDRESEN E. Dung beetle assemblages in primary forest and disturbed habitats in a tropical dry forest landscape in western Mexico. 2008. p. 639.

¹⁰⁴ HORGAN F. Dung Beetle Assemblages in Forest and Pastures of El Salvador: A Functional comparison. Biodivers Conserv 17. 2008. p. 2961.

funcional en las asociaciones de pastizales pobres en especies se dividen casi a partes iguales en especies de día y de noche.

Quintero & Halffter (2009)¹⁰⁵ con el propósito de determinar los cambios en la diversidad biológica a través del tiempo en distintos hábitats de una selva lluviosa tropical fragmentada (Manaus, Brasil), compararon dos ventanas de biodiversidad: la primera correspondiente a las capturas realizadas en 1986, y la segunda en 2000. Como grupo indicador usaron los escarabajos de la subfamilia Scarabaeinae. En las dos ventanas, las colectas se realizaron en los mismos sitios y siguiendo la misma metodología. La única diferencia fue que para el 2000, la mayor parte de los pastizales establecidos como barreras de aislamiento habían sido remplazados por vegetación secundaria con distintos grados de desarrollo. Se colectó en los hábitats de pastizal, vegetación secundaria, fragmentos de bosque de 1 ha, y 10 ha y bosque original continuo. Resultando que: 1) Después de la reducción drástica en la riqueza de especies de Scarabaeinae que siguió a la creación de los pastizales, hubo una importante recuperación de la biodiversidad. Fenómeno asociado a la enorme extensión de selva continua que rodea al área de estudio, ya que la recolonización ocurrió con especies de selva. 2) El alto número de especies “turistas” encontradas en los pastizales es evidencia de la facilidad con que los Scarabaeinae “saltan” las barreras físicas impuestas por la fragmentación y con el tiempo muchas de estas especies que proceden del bosque continuo pueden convertirse en colonizadoras. 3) Aún sin ninguna intervención humana, existe un alto grado de heterogeneidad en las distribuciones espacial y temporal de los Scarabaeinae en la selva tropical lluviosa. 4) En lo que respecta a los efectos de la fragmentación del bosque sobre los escarabajos coprófagos, además de la extensión de los fragmentos, es importante la naturaleza de la matriz en que éstos quedan incluidos. En este estudio el desarrollo de la vegetación secundaria favoreció la interconexión entre los fragmentos y el bosque continuo.

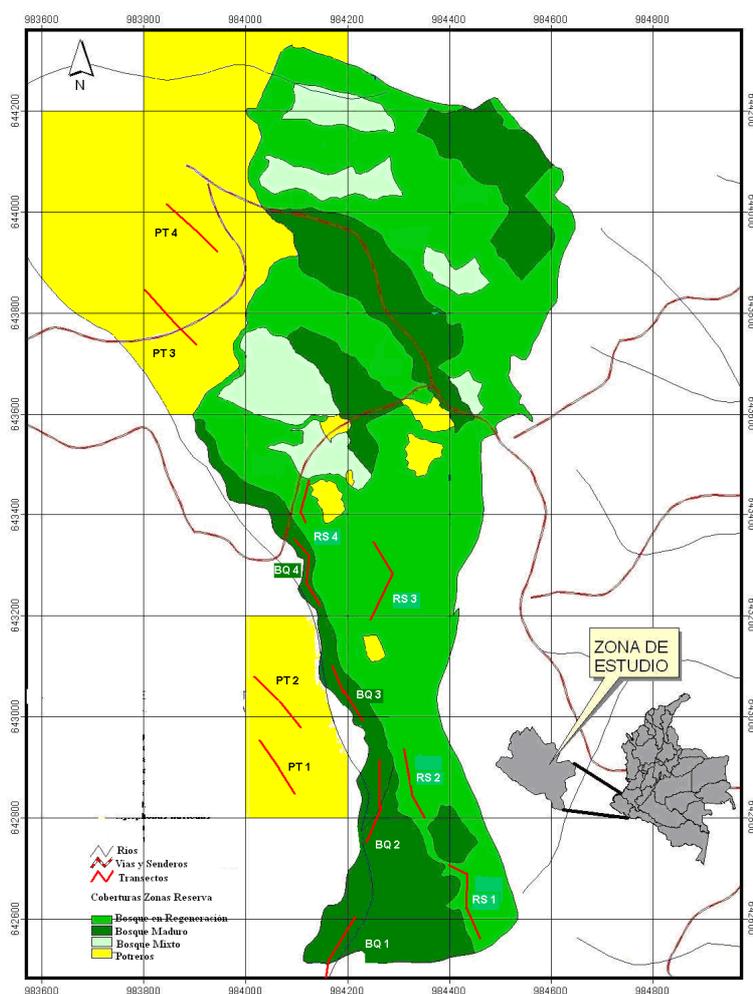
¹⁰⁵ QUINTERO, I. & G. HALFFTER. Temporal changes in a community of dung beetles (Insecta: Coleoptera: Scarabaeinae) resulting from the modification and fragmentation of tropical rain forest. 2009. pp. 625 – 649.

3. MATERIALES Y MÉTODOS

3.1 ÁREA DE ESTUDIO

La Reserva Natural Privada “El Charmolan” está ubicada en la vertiente occidental de la cordillera centro oriental, en la vereda de Hato Totongosoy, municipio de Buesaco, Nariño. El área de la reserva ocupa un rango altitudinal entre los 2100 y los 2450 m.s.n.m. (ver figura 2).

Figura 2. Mapa de la Reserva Natural El Charmolan.¹⁰⁶



Los terrenos se caracterizan por ser ondulados a fuertemente ondulados, con pendientes entre los 5 a 60 grados. Comprende un área de 85 ha. las cuales corresponden a áreas de bosque maduro de roble, regeneración temprana y avanzada, cultivos, pastizales y

¹⁰⁶ VELÁSQUEZ G. Dinámica Sucesional de un Bosque Sub-andino en la Reserva Natural Privada El Charmolan. Vereda Hatotongosoy, Buesaco Nariño. 2010. p. 20.

potreros¹⁰⁷. Según la clasificación de zonas de vida de Holdridge (1996),¹⁰⁸ la reserva pertenece a una transición entre bosque húmedo premontano (bh-PM) y bosque seco premontano (bs-PM).

3.2 CLIMATOLOGÍA

Teniendo en cuenta que los factores ambientales más importantes que determinan los procesos biológicos y la distribución de los insectos son la humedad, la precipitación, la luz y la temperatura; fueron estos cuatro conceptos los que se tuvieron en cuenta para la disposición de las salidas del muestreo, promediando los valores con datos recopilados desde 1980 hasta el 2005¹⁰⁹ de la estación meteorológica del Aeropuerto Antonio Nariño y la estación pluviométrica de Buesaco, y ya que este municipio no cuenta con una estación meteorológica este trabajo solo cuenta con sus respectivos valores de precipitación anual.

3.2.1 Precipitación

En la región donde se encuentra la reserva la cual se categoriza como un bosque seco montano, existe un patrón de pluviosidad bimodal con un periodo seco muy corto que inicia a finales del mes de diciembre y termina a inicios de febrero, luego le sigue la primera temporada de lluvias del mes de abril hasta mayo con un nivel de precipitación máximo de 118 mm/mes según la estación meteorológica de Buesaco y 135 mm/mes según la estación del Aeropuerto. En los meses de Junio, julio y Agosto se presenta el segundo periodo de sequia en la zona y en los meses de Octubre hasta Diciembre comienzan los meses de lluvias con la mayor precipitación (165 mm/mes en la estación meteorológica de Buesaco y 162 mm/mes en la estación del Aeropuerto) (Ver Figura 3).¹¹⁰

3.2.2 Humedad Relativa

En la figura 4 se pueden observar el valor promedio en porcentaje de la humedad relativa mensual registrados en la estación del aeropuerto Antonio Nariño. Como se puede observar, estos valores tienen un comportamiento muy similar a los de la precipitación dada su relación directa, dado que los picos de máxima humedad corresponden a las épocas de lluvias registradas para la zona.

¹⁰⁷ RUIZ Op. Cit. p. 7.

¹⁰⁸ Citado SAMBONI V. Interacción Colibrí - Flor en un Bosque Fragmentado Seco Montano. (Reserva Natural El Charmolan). Vereda Hatotongosoy. Buesaco. Trabajo de Grado. Pasto, Colombia. 2010. p. 28.

¹⁰⁹ IDEAM, 2006 citados en CALDERÓN. Op. Cit.

¹¹⁰ Ibid.

Figura 3. Precipitación Total.¹¹¹

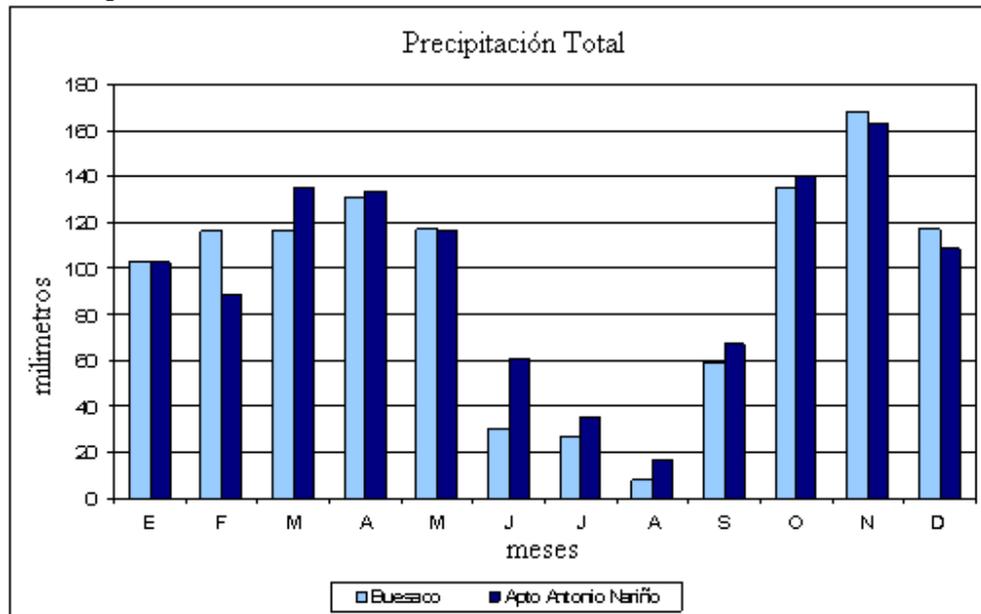
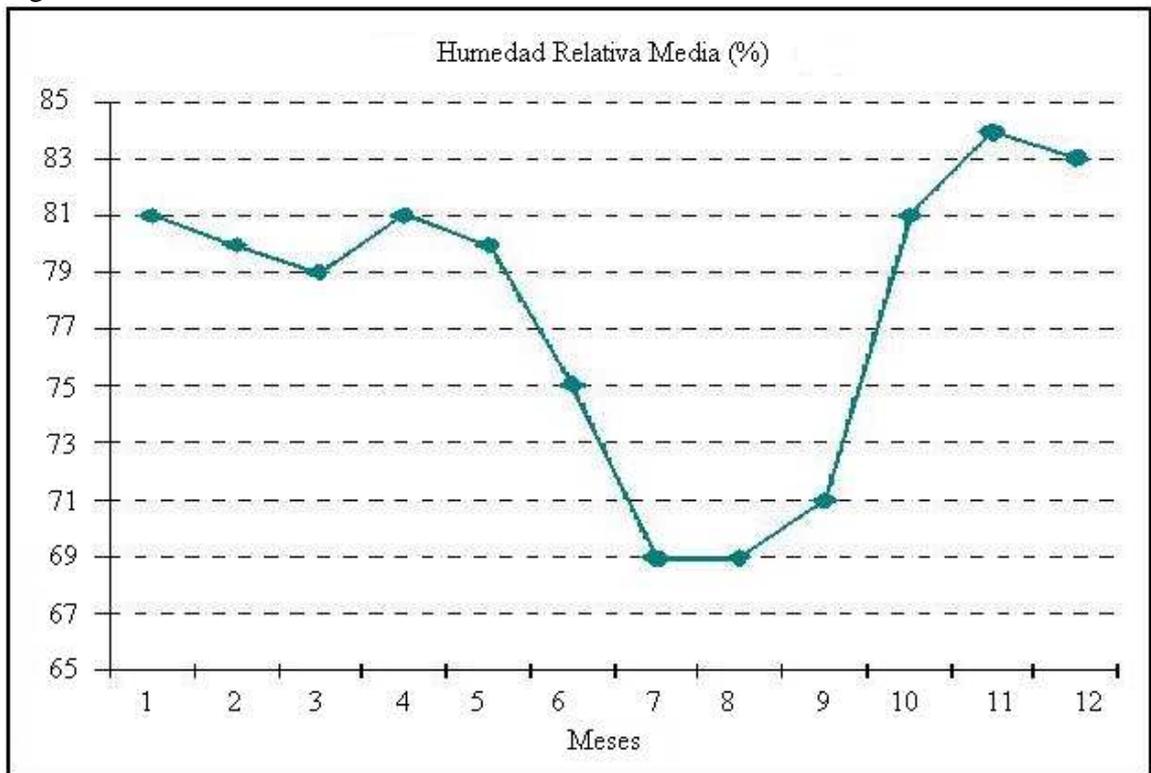


Figura 4. Humedad relativa media.¹¹²



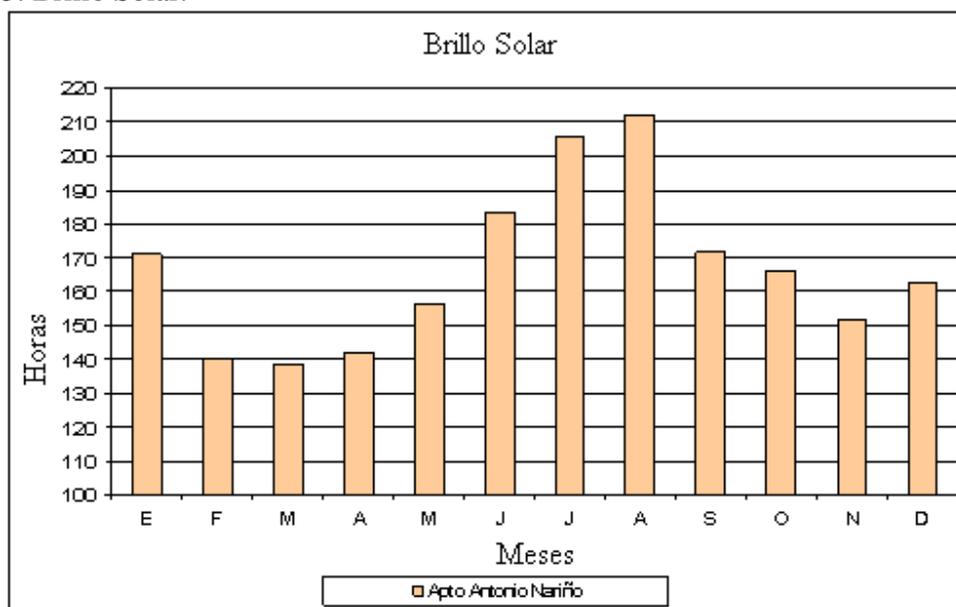
¹¹¹ CALDERON Op. Cit.

¹¹² Ibid.

3.2.3 Luz – Brillo Solar

De forma inversamente proporcional, los máximos valores tanto de brillo solar como los de la temperatura, se presentan en los meses de menor precipitación y viceversa. En este caso, los meses de mayor radiación del sol son junio, julio y agosto, en los cuales, el brillo solar asciende paulatinamente desde 183 horas mensuales en junio hasta 212 horas en agosto (ver Figura 5).¹¹³

Figura 5. Brillo Solar.¹¹⁴



3.2.4 Temperatura

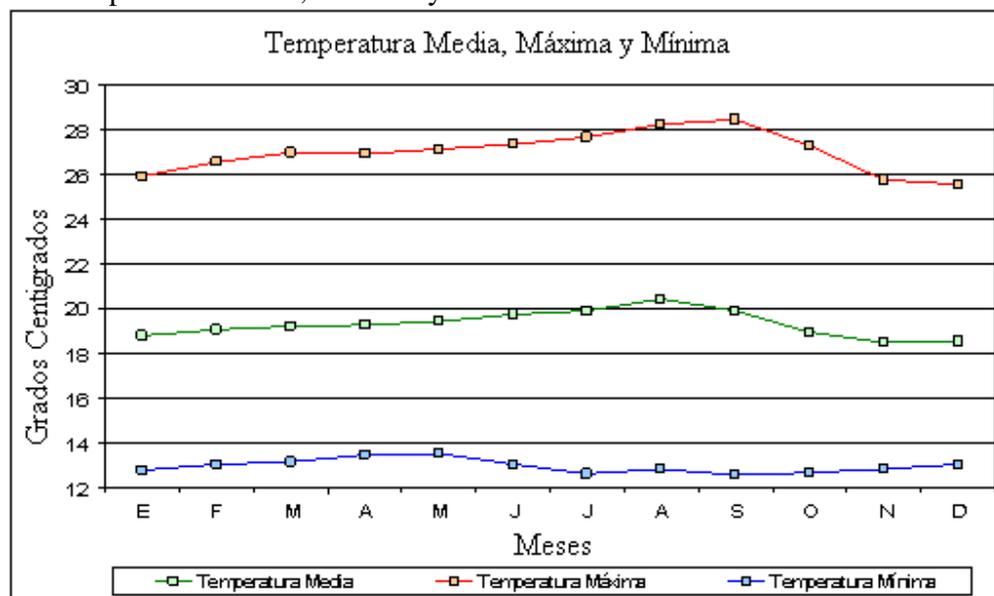
En la figura 6 se grafican los valores promedios de la temperatura media, máxima y mínima registrados en la estación del aeropuerto Antonio Nariño. Como se ve, la temperatura no tiene fluctuaciones importantes a lo largo del año, la temperatura media de aire en la estación de referencia es de 19.3 °C, con una fluctuación anual de apenas 2 °C, la cual corresponde a la diferencia existente entre el mes con la mayor temperatura media (agosto) y el mes con la menor temperatura media (noviembre).¹¹⁵

¹¹³ CALDERON J. "Charmolan". Rostros y Retos de la Conservación. En Impresión. 2008.

¹¹⁴ Ibid.

¹¹⁵ CALDERÓN Op. Cit.

Figura 6. Temperatura Media, Máxima y Mínima.¹¹⁶



3.3 SUELOS

La información secundaria disponible sobre suelos se refiere a la asociación Cortijo, entre las veredas Cortijo y Hatotogoso, cerca de la reserva. Estos corresponden a suelos superficiales, muy superficiales y profundos, bien drenados, de textura arcillosa fina y francofina, ligeramente ácidos, con muy alta saturación de base y niveles bajos de materia orgánica. El material parental está conformado por esquistos, filitas, pizarras y arcilla. Las características del suelo sumadas al relieve de ladera, quebrado y fuertemente quebrado, determinan los procesos geomorfológicos actuales: deslizamientos, escurrimiento difuso y el fenómeno conocido como “pata de vaca”.¹¹⁷

Los suelos en el área abierta de potreros son frágiles y erosionables, deteriorados por los procesos antrópicos: la deforestación, el establecimiento cercano de monocultivos sin la rotación del mismo y el efecto de la “pata de vaca”.¹¹⁸

3.4 MÉTODOS

El diseño metodológico de este trabajo se realizó teniendo en cuenta las técnicas propuestas en el Manual de Métodos e Inventarios de Biodiversidad del Instituto Alexander von Humboldt¹¹⁹ y los objetivos propuestos:

¹¹⁶ CALDERÓN Op. Cit.

¹¹⁷ RUIZ, Op. Cit. p. 18.

¹¹⁸ Ibid. p. 18.

¹¹⁹ VILLARREAL H., *et al.* 2006. Op. Cit. pp. 152 – 154.

3.4.1 SELECCIÓN Y DISEÑO DE LAS ZONAS DE MUESTREO

Los sitios de muestreo utilizados para el desarrollo de este trabajo se escogieron mediante el análisis directo de las condiciones vegetales de la reserva y un estudio previo realizado en la reserva por Ruiz (2002)¹²⁰ que se presentan en tabla 2:

Tabla 2. Clasificación de las Estaciones de Muestreo.¹²¹

AREA	SITIOS DE MUESTREO	
	Estado	Descripción
Bosque	Bosque Maduro de Galería	Es una zona de bosque continuo de galería cuyas especies arbóreas más frecuentes son <i>Palicourea angustifolia</i> , <i>Quercus humboldtii</i> y <i>Lafoensia acuminata</i> . Predomina el estrato arbóreo con sotobosque bajo sombra debido al denso dosel, suelos con gran cantidad de hojarasca y mayor humedad que en las áreas abiertas.
Rastrojo	Regeneración Avanzada	En esta zona se manifiestan cuatro estratos arbustivos: el semi-arbustivo, el arbustivo, el estrato sub-arbóreo ó de arbolitos y el Arbóreo. Las familias con mayor número de especies en esta área fueron Piperáceas, Asteraceae y Melastomataceae. Igualmente sobresale el género <i>Piper</i> .
	Regeneración Temprana	Esta dominado principalmente por arbustos. Las familias mejor representadas por su número de especies son Fabaceae, Asteraceae y Melastomataceae y el género <i>Mimosa</i> . La mayoría de los individuos se distribuyen en los estratos sub-arbustivo y arbustivos. El sotobosque es bastante denso debido a la intrincada ramificación del estrato arbustivo.
Abierta	Potrero	Hay predominancia de pastos del género <i>Pennisetum</i> y <i>Paspalum</i> como alimento de ganado y estratos aislados del tipo arbustivos como <i>Baccharis latifolia</i> , <i>Calea glomerata</i> y <i>Mimosa albida</i> . El área ofrece condiciones de hábitat extremas diferentes de las existentes en los bosques originales como la reducción absoluta de sombra, temperaturas ambientales elevadas, disminución de la humedad relativa y diversidad floral.

3.5 FASE DE CAMPO

3.5.1 Caracterización floral del hábitat

Para cada zona de estudio (bosque, rastrojo y potrero) se realizó una descripción del hábitat mediante el establecimiento de dos parcelas de 50 x 2 m. para el bosque y el rastrojo y ocho

¹²⁰ RUIZ. Op. Cit. p. 30.

¹²¹ Ibid. p. 30.

parcelas de 5 x 5 m. para potreros, evaluando un área de 200 m² por zona y un área total de 600 m² con la finalidad de tener un conocimiento general de áreas de estudio. Además que se tuvo en cuenta los resultados obtenidos por Velásquez (2010)¹²² en su trabajo de grado en esta zona.

Se evaluaron los estratos herbáceo, arbustivo y arbóreo mediante tres criterios de medida en base a la altura de la planta: herbáceo (0 – 1.0 m.), arbustivo (1.0 m. – 5.0 m.) y arbóreo (> a 5.0 m.) solo como parámetro de descripción del área pero no para su análisis.

La composición de la flora fue categorizada según su abundancia en las zonas de estudio, siguiendo como pauta una variación a lo establecido por en el Sistema de Monitoreo de Áreas Forestales del Pacífico Colombiano¹²³ para la interpretación de la abundancia relativa (ver tabla 3):

Tabla 3. Interpretación de la abundancia relativa¹²⁴

Abundancia Relativa (%)	Característica
< 1	Pobre
> 1 – 10	Escasa
> 10 – 25	No numerosa
> 25 – 50	Abundante
> 50	Dominante

En base a esta tabla, se determino la abundancia de las especies vegetales para este estudio en tres categorías (entendiéndose como frecuencia relativa como un indicativo de que tan común o rara es una especie vegetal en el área de estudio) en forma del porcentaje de individuos en el área de la siguiente forma: Escasa: > 0 – 20%, Frecuente: 20 - 50% y Abundante: > 50%.

Las especies vegetales se identificaron en campo gracias al acompañamiento de Velásquez y los excicados correspondientes a estas especies hacen parte del trabajo del trabajo de grado de este autor y se encuentran depositados en los herbarios de la Universidad de Nariño y la Universidad del Cauca.

3.5.2 Disposición de los Transectos

A fin de obtener información que reflejara el estado de la diversidad en la zona de estudio, las salidas de campo coincidieron con las temporadas de lluvias y sequías existentes en la zona. Se hizo una réplica de cada uno de los muestreos por cada temporada climática para que la obtención de los datos sea confiable, es decir, que por cada estación de lluvia y sequía se hicieron 2 salidas de muestreo, dando un total de 8 salidas de muestreo (periodo

¹²² VELÁSQUEZ Op. Cit. 2010, pp. 27-33.

¹²³ PARAMO G. Manual de Métodos y Procedimientos. Sistema de Monitoreos de Áreas Forestales del Pacífico Colombiano. 1999.

¹²⁴ Ibid. p. 29.

bimodal), correspondientes a los meses donde los periodos de sequía y lluvias son más marcados (ver figura 3).

Para determinar la variación de riqueza y abundancia de coleópteros coprófagos en cada uno de los tres sitios de muestreo (Bosque, rastrojos y potreros) según lo establecido en la tabla 2, dejando en claro que los dos estados de regeneración temprana y tardía en los rastrojos se tomaron como una sola área. Se colocaron 4 transectos de 250 metros cada uno, separados uno del otro por al menos 250 metros. En cada uno de los transectos se colocaron 5 trampas pitfall construidas cada una con un vaso plástico de 500 ml (16 onzas) que fue enterrado a ras del suelo con copro-cebo como atrayente que se depositaba dentro del vaso siendo sostenido por un envase plástico de media onza con un alambre (ver figura 7) y alcohol al 60% como reactivo mortífero y preservante. También se colocaban hojas de plantas cercanas para proteger la trampa de la lluvia. Cada una de las trampas se separó la una de la otra con 50 metros de distancia¹²⁵.

Figura 7. Trampa pitfall de potrero. Fuente (este trabajo).



También se tuvo en cuenta que debido a que las diferentes áreas del estudio presentaron una diferencia altitudinal entre los 2100 y los 2450 m y previniendo que este factor podría establecer diferencias en los resultados, los transectos T1 y T2 de cada una de las tres áreas de estudio se ubicaron por encima de los 2300 m y los otros dos transectos T3 y T4 se ubicaron por debajo de esta altura.

En total se realizaron cinco días efectivos de captura durante cada una de las salidas. La revisión de las trampas se hizo cada 24 horas a partir de la hora en que se cebaron las pitfall y se cambio el copro-cebo para mantener fresco el atrayente. Los individuos que caían en

¹²⁵ PARDO – LOCARNO, Comunicación personal. Octubre 2006.

las trampas se extraían usando pinzas planas de disección y se colocaron en bolsas plásticas debidamente rotuladas, posteriormente se los limpio con hipoclorito de sodio comercial (Clorox) al 5% y se los coloco en un frasco de plástico tapa rosca con alcohol al 70% para la preservación de los individuos hasta su tratamiento en la fase de laboratorio.

Conjuntamente con la captura realizada con las trampas pitfall se dedicaron dos horas diarias a un trabajo captura manual de individuos, en los sitios de estudio examinando estiércol de vaca para complementar datos ecológicos de los individuos.

3.5.3 Toma de datos de Campo

Cada una de las trampas en las que cayeron individuos fue registrada en una base de datos para su posterior análisis.

3.6 FASE DE LABORATORIO

El material colectado en campo se colocó en plantillas de algodón de forma triangular y se almacenaron con sus respectivos datos de captura para su posterior identificación. La identificación taxonómica y sistemática se realizó por medio de claves taxonómicas,¹²⁶ por comparaciones con el material de la colección entomológica de la Universidad de Nariño (PSO - CZ), la colección privada del asesor externo del trabajo: Luís Carlos Pardo Locarno y en la Colección Entomológica del Instituto Alexander von Humboldt.

Los individuos capturados en la fase de campo están depositados en la Colección Entomológica de la Universidad de Nariño (PSO - CZ) y dos replicas de las especies identificadas: una en la colección privada de Luís Carlos Pardo Locarno y otra en el Instituto Alexander von Humboldt.

3.7 ANÁLISIS Y PROCESAMIENTO DE LA INFORMACIÓN.

Con base en los datos de campo se determinaron variables e índices ecológicos que permitieron analizar el comportamiento de la comunidad de escarabajos coprófagos.

Teniendo en cuenta la metodología propuesta por el Instituto Alexander von Humboldt (2006)¹²⁷ para el análisis de escarabajos coprófagos provenientes de caracterizaciones de biodiversidad, en el presente estudio se utilizaron las variables e índices ecológicos:

3.7.1 Curva de Acumulación de Especies

Para evaluar la efectividad del muestreo se realizó una curva de acumulación de especies teniendo en cuenta los análisis propuestos en Valverde & Hortal¹²⁸ y el Instituto

¹²⁶ MEDINA, C. & LOPERA – TORO. Clave ilustrada para la identificación de géneros de escarabajos coprófagos (Coleoptera: Scarabaeinae) de Colombia. 2000. pp. 299- 315.

¹²⁷ VILLARREAL H., *et al.* 2006. Op. Cit. p. 185.

Humboldt¹²⁹ con los datos de primer muestro ajustando la curva al modelo de Crench, para establecer el mínimo de unidades muestrales necesarias para que sea posible garantizar la riqueza del estudio.

Mediante el mismo modelo se pudo evaluar la calidad del inventario, calculando la pendiente al final de la curva utilizando la formula:

$$S_n = a / (1 + b \cdot n)^2,$$

siendo S_n : la pendiente en un punto n , a es la tasa de incremento de nuevas especies al comienzo del muestreo y b es un parámetro relacionado con la forma de la curva. Si la pendiente es menor de 0.1, esto indica que se ha logrado un inventario bastante completo y altamente fiable.

También se logro obtener la proporción de la fauna que fue registrada, permitiendo dar idea de la calidad del inventario, mediante la fórmula:

$$\% = \text{Sobs}/(a/b);$$

siendo Sobs, el número de especies observadas (Sobs = Muestras), a = la tasa de incremento de nuevas especies y b = es un parámetro relacionado con la forma de la curva. Para el caso de la obtención de la curva de acumulación de especies se utilizo el programa Stimates 6.0 recomendado por el Instituto Humboldt (2006) y la obtención de los valores de ambas fórmulas fueron calculados mediante el programa STATISTICA, según lo estipulado por Valverde & Horgan (2003)¹³⁰.

3.7.2 Esfuerzo de muestreo

También se tomaron en cuenta para el área de estudio en general y en cada uno de los hábitats, los estimadores ACE el cual es un estimador de la riqueza de especies basado en la presencia/ausencia de las especies; Chao2 el cual estima el número de especies esperados considerando la relación entre el número de especies únicas vs. las especies duplicadas (que aparecen en dos muestras) y el modelo de Michaels Menten que estima la riqueza de las especies por muestra dentro del total de las especies: los cuales pertenecen a tres distintos modelos de aproximación para estimar la riqueza. ACE y Chao2 son estimadores no paramétricos y Michaels Menten es un modelo de extrapolación de curvas de acumulación.

Se eligieron estos debido a que se aproximaban más a lo que Colwell y Coddington¹³⁰ consideran como un estimador ideal: independientes al tamaño del muestreo, son estables y

¹²⁸ VALVERDE A. & J. HORTAL. Las Curvas de Acumulación de Especies y la Necesidad de Evaluar la Calidad de los Inventarios Biológicos. 2003. pp. 151 – 161.

¹²⁹ Ibid. p. 159.

¹³⁰ COLWELL, R. & J. A. CODDINGTON. Estimating terrestrial biodiversity through extrapolation. 1994. p. 105.

constantes a través del incremento de éste e indiferente a la distribución de la riqueza a través del incremento de las unidades de muestreo. Los datos tabulados fueron procesados a través del programa Stimates 6.0 según la propuesta del Instituto Humboldt¹³¹ y se la trampa como unidad de muestreo y se uso una prueba de Chi cuadrado para observar si existían diferencias estadísticas entre las muestras.

Para la realización de pruebas de comparación entre los sitios de muestreo, de forma previa se realizaron pruebas de normalidad Kolmogorov – Smirnov con la ayuda del Software SPSS para Windows (versión 15.0 en español) por su facilidad para la interpretación de la información en este tipo de pruebas.

3.7.3 Variación de la Comunidad de Escarabajos Coprófagos

3.7.3.1 Efecto de la Transformación de Hábitat

Para los análisis de distribución de datos de la riqueza y abundancia entre los sitios de estudio se utilizaron pruebas no paramétricas ya que en ninguno de los casos se presentó una distribución normal. Se utilizó una prueba de Kruskal – Wallis tanto para comparar los datos referentes a la riqueza como para la abundancia de especies y únicamente para la segunda variable se utilizó una prueba “tipo Tukey” para establecer entre que sitios se presentó una diferencia estadística. Estas pruebas se desarrollaron con el programa estadístico SigmaStat 3.5 ya que fue el único programa que ofreció la prueba posteriori.

Para determinar una posible variación en las abundancias teniendo en cuenta el efecto de la distribución de los transectos en cada uno de los hábitats con respecto a la elevación (variación por encima de los 2300 m. y por debajo de esta altura) se utilizó la prueba U de Mann – Whitney mediante el programa estadístico SigmaStat 3.5.

Se realizó una estimación indirecta de la biomasa, con el objetivo de determinar si esta variable se vio relacionada de forma directa o indirecta con la abundancia de los individuos en cada una de las zonas de estudio, ya que de acuerdo a Amat¹³² esta medida permite predicciones más directas sobre el uso de recursos que el número de individuos.

Para cada especie se calculó la biomasa usando la ecuación de relación longitud/biomasa propuesta por Rogers *et al.* (1967):¹³³

$$Be = N (0.0305 L^{2.62}),$$

donde Be es la biomasa seca en mg, N es la abundancia de la especie y L es el promedio de la longitud corporal en mm, según la escala utilizada en las tabla de clases de tamaños (Anexo B). Después se calculó la biomasa total para cada zona de estudio y luego se

¹³¹ VILLARREAL H., *et al.* 2006. Op. Cit. 2006. p. 197.

¹³² AMAT – GARCÍA Op. Cit. p. 103.

¹³³ Citado AMAT – GARCÍA. Op. Cit. p. 103.

compararon estos valores mediante una prueba de Kruskal-Wallis con el programa SigmaStat 3.5.

Por último, a partir de los datos de abundancia por especie se llevaron a cabo los cálculos correspondientes según Moreno,¹³⁴ para determinar los modelos de abundancia de las especies y se utilizó la prueba de Chi cuadrado con el fin de establecer si había o no diferencias significativas entre los datos observados y los esperados.

También se construyeron gráficos conocidos como curvas de abundancia-diversidad calculando la proporción de los individuos de las especies en cada bosque de acuerdo a la ecuación:

$$P_i = n_i / N$$

Donde n_i es el número de individuos de la i -ésima especie y N el número total de individuos de todas las especies de cada área de estudio. Luego, a cada valor de P_i se le calculó el logaritmo en base 10, el mismo logaritmo usado para el cálculo de diversidad con el índice de Shannon. Los valores obtenidos del $\text{Log}_{10}P_i$ son menores o iguales a 0.0. En el eje "x" se ubican las especies de la más abundante a la menos abundante y en el eje "y" los valores del $\text{Log}_{10}P_i$.¹³⁵

En los gráficos, las especies son mencionadas con la primera letra de su nombre genérico y las tres primeras letras de su epíteto específico, la longitud de cada línea refleja la riqueza S o el número de especies en cada bosque. Si la pendiente de la curva es más plana determinará una mayor uniformidad en la distribución de las especies y si la pendiente de la curva es muy pronunciada entonces existe dominancia numérica de una o varias especies y la uniformidad disminuye.

3.7.3.2 Efecto de las Temporadas Climáticas

Para comparar el efecto de las temporadas climáticas de lluvia y sequía con respecto a la riqueza se utilizó la prueba no paramétrica U de Mann - Withney y determinar la existencia o no de diferencias significativas de riqueza entre estas variables.

Para comparar la distribución de los datos de abundancia entre el factor de las temporadas climáticas se utilizó una prueba de T , para lo cual los datos de abundancia fueron transformados con logaritmo. Tanto en los casos de las pruebas paramétricas como las no paramétricas se utilizó el transecto como unidad de muestreo para eliminar el efecto de sesgo producido por los ceros.

¹³⁴ MORENO, C. E. Métodos para medir la biodiversidad. M&T-Manuales y Trabajo SEA. 2001. p. 34.

¹³⁵ FEINSINGER, P. El diseño de estudios de campo para la conservación de la biodiversidad. Editorial Fundación Amigos de la Naturaleza. Santa Cruz de la Sierra, Bolivia. 2004.

Se aplicó también una prueba de correlación de Spearman para comprobar la existencia de una relación estadística entre los datos de abundancia y la precipitación en el sitio de muestreo y se usó la misma prueba con la abundancia de cada una de las especies colectadas en los ocho muestreos.

Todos los análisis estadísticos de esta sección fueron realizados mediante el programa SigmaStat 3.5.

3.7.4 Índices de Diversidad Alfa

Para el análisis de estos valores se tuvieron en cuenta las pautas de manejo de biodiversidad establecidas por el Instituto Humboldt (2006)¹³⁶ y Paramo G.¹³⁷

3.7.4.1 Riqueza de Especies.

La riqueza de especies fue catalogada en su forma más sencilla como el número de especies o taxones en una comunidad:

$$S = \text{número de especies}$$

Cuya interpretación puede entenderse según los valores consignados en la tabla 4.

Tabla 4. Interpretación de los valores de la riqueza de especies.¹³⁸

Riqueza S	Característica
< 5	Muy baja riqueza
> 5 – 10	Baja riqueza
> 10 – 15	Riqueza media
> 15 – 20	Alta riqueza
> 20	Muy alta riqueza

3.7.4.2 Abundancia

El término de abundancia también fue catalogado en su forma más sencilla como el número de individuos que pertenecen a una misma especie o población.

¹³⁶ VILLARREAL H., *et al.* 2006. Op. Cit. p. 189.

¹³⁷ PARAMO G. 1999. Op. Cit. p. 70.

¹³⁸ *Ibid.* p. 70.

3.7.4.3 Índice de dominancia de Simpson

Se emplea en comunidades a las cuales se les han determinado las especies presentes y sus respectivas abundancias. Generalmente se interpreta como un índice que mide la dominancia de las especies, respecto al hecho de que todas tuvieran un único individuo. Se utilizo la fórmula:

$$\lambda = \sum (n^2/N^2) = \sum p_i^2$$

Donde: p_i = abundancia proporcional de la especie i , lo cual implica obtener el número de individuos de la especie i dividida entre el número total de individuos de la muestra y para interpretar del valor de la dominancia se tuvo como parámetro los valores de la tabla 5:

Tabla 5. Interpretación de los valores del índice de Simpson.¹³⁹

Valor	Característica
0 – 0,5	Muy alta dominancia
> 0,5 – 0,7	Alta dominancia
> 0,7 – 0,8	Dominancia media
> 0,8 – 0,9	Baja Dominancia
> 0,9 – 1	Muy baja dominancia

3.7.4.4 Índice de Shannon – Wiener

El índice de Shannon mide la heterogeneidad de la comunidad, el valor máximo será indicador de una situación en la cual todas las especies son igualmente abundantes. Es utilizado cuando los datos son una muestra representativa de la comunidad, se puede utilizar cualquier base logarítmica, para este estudio se utilizó el logaritmo en base 10. Para el cálculo de diversidad Alfa, se utilizó el programa de análisis estadísticos PAST debido a la facilidad de manejo para la obtención de esta información.

$$(\text{Shannon}) = H' = - \sum p_i * L_{10} p_i$$

Para la interpretación de los valores de diversidad alfa se tuvieron en cuenta los parámetros establecidos en la tabla 6.

Tabla 6. Interpretación de los valores del índice de Shannon – Weiner.¹⁴⁰

Valor	Característica
< 1	Muy baja diversidad
> 1 – 1,8	Baja diversidad
> 1,8 – 2,1	Diversidad media

¹³⁹PARAMO G. Op. Cit. p. 90.

¹⁴⁰ Ibid. p. 80.

> 2,1 – 2,3	Alta diversidad
> 2,3	Muy alta diversidad

3.7.4.5 Índice de Equidad de Pielou

Expresa la equidad como la proporción de la diversidad observada en relación con la máxima diversidad esperada.

$$J' = H' / H'_{max}$$

Donde:

$$H'_{max} = \ln(S)$$

y H' es el valor del índice de Shannon-Wiener.

Es una relación entre la diversidad observada y el máximo valor de diversidad esperado que varía entre cero (0) y uno (1), donde se adquiere el valor de uno cuando todas las especies presentan la misma abundancia y por tanto la uniformidad sería igual para todas las especies.

Todos los índices fueron calculados mediante el programa PAST, debido a la facilidad que muestra el programa para la obtención de estos valores.

No se efectuaron análisis de complementariedad, a causa de que en los tres sitios por tener todos los mismos valores de riqueza por lo tanto su valor es de cero.

3.7.4.6 Indicador de Valor Ecológico – IndVal

Este método se trata de un método cuantificable para determinar a una especie como indicadora en base al grado de especificidad (exclusividad a un hábitat particular), y el grado de fidelidad (frecuencia de ocurrencia dentro del mismo hábitat), ambos medidos de manera independiente para cada especie y expresados como un porcentaje según Tejada *et al* (2008)¹⁴¹.

La utilidad de cada especie como indicador ecológico, medido de manera independiente, fue propuesto por Dufrene & Legendre (1997).¹⁴² Este índice se calcula con la siguiente fórmula:

$$IndVal_{ij} = A_{ij} \times B_{ij} \times 100$$

¹⁴¹ TEJADA-CRUZ C, MEHLTRETER K & V. JOSA. Agroecosistemas cafetaleros de Veracruz: Indicadores ecológicos multi-taxonómicos 2008. p. 273

¹⁴² Ibid. p. 273.

En donde:

$$A_{ij} = N_{\text{individuos}_{ij}} / N_{\text{individuos}_i}$$

Tejada *et al* (2008)

A_{ij} es una medida de especificidad, $N_{\text{individuos}_{ij}}$ es el número promedio de individuos de la especie i en todos los sitios del grupo j , y $N_{\text{individuos}_i}$ es la suma de los números promedios de individuos de la especie i en todos los grupos; y

$$B_{ij} = N_{\text{sitios}_{ij}} / N_{\text{sitios}_j}$$

en donde B_{ij} es una medida de fidelidad, $N_{\text{sitios}_{ij}}$ es el número de sitios en el grupo j en donde la especie i está presente, mientras que N_{sitios_j} es el número total de sitios en ese grupo.

Según lo expresado por Tejada *et al* (2008)¹⁴³, las especies con valor IndVal igual o superior al 50% deben ser consideradas indicadoras de estados de conservación o perturbación (según sea el caso) del sitio particular al que el valor corresponde, mientras que las especies con valor IndVal menor a 50% pero mayor o igual al 25% se pueden llegar a considerar especies “detectoras” ósea que estas especies pueden llegar responder mejor a cambios ambientales, ya que generalmente proveen información para más de un hábitat.

3.7.5 Diversidad Beta

3.7.5.1 Índice de Similitud – Bray - Curtis.

Según el Páramo G.¹⁴⁴ el índice de Bray – Curtis se puede establecer la similitud entre las comunidades o especies presentes 2 o más estaciones, teniendo en cuenta las abundancias de las especies. Este índice se emplea cuando se diseña el muestreo de tal forma que contabilizan los individuos colectados u observados.

Mediante el programa PAST se estableció la similitud entre los sitios de muestreo (columnas) y entre especies (filas) teniendo en cuenta sus valores de abundancia, por ser el único programa con contar con este tipo de análisis. El agrupamiento y los dendogramas construidos se realizaron mediante un análisis de similitud cuantitativo de Bray Curtis. Estos valores varían en un rango de un 100% cuando las muestras son idénticas a 0% cuando ningún taxa es común entre las dos muestras.

¹⁴³ Ibid. p. 273.

¹⁴⁴ Paramo G. Op. Cit. 1999. p. 120.

4. RESULTADOS

4.1 COMPOSICIÓN FLORÍSTICA

A continuación se describen las especies vegetales más abundantes en cada una de las zonas muestreadas así como algunas características de cada una de ellas, las listas de todas las especies encontradas están en la sección del ANEXO C. Además cabe aclarar, que durante el muestreo de la flora en el área de rastrojos se observaron diferentes niveles de heterogeneidad en la composición de las especies conforme aumentaba el gradiente altitudinal, razón por la cual en los ANEXOS del inventario florístico se consignan cuatro diferentes listados de especies vegetales para esta zona, contrario a un solo listado para el bosque y potreros debido a que estas zonas presentaron características más homogéneas.

4.1.1 Bosque

Este es un bosque de galería (robleal maduro) con árboles entre los 20 a 25 metros, con epifitismo medio, presencia abundantes de especies vegetales como helechos, musgos, orquídeas, bromelias y hepáticas. Según lo establecido por Velásquez G. (2010) esta zona es corresponde a su estudio de bosque con 24 años de regeneración. El estrato herbáceo es escasamente representado por *Anthurium pedatum* que crecen cerca del río. Las especies arbustivas más abundantes son *Palicourea angustifolia*, *Annona quinduensis* y *Piper pubiovarium*, en cambio que especies como *Maytenus verticillata* y *Miconia versicolor* son escasas en esta parte del bosque.

El estrato arbóreo se encuentra bien representado por especies como *Geissanthus sp.*, *Oreopanax floribundus* y *Palicourea angustifolia* que es igual de abundante como en su estrato arbustivo. Otras especies como *Annona quinduensis*, *Cinchona pubescens* y *Piper lacunosum* se encuentran de forma frecuente, así como también se encuentra *Quercus humboldtii*, teniendo como connotación especial que a pesar de que esta especie no es abundante abarca el mayor espacio del dosel en el bosque.

En esta zona también se encuentran de forma escasa algunos árboles de las especies *Senna pistacifolia*, *Rhamnus sphaerosperma*, *Maytenus verticillata* y *Myrcianthes orthostemon* (Figuras 8 y 9).

4.1.2 Rastrojos

Las zonas de regeneración natural se destacan por ser un sitio semicubierto con poca sombra. Presenta especies arbustivas jóvenes y de baja altura en las zonas de regeneración temprana condicionadas al uso anterior que se le haya dado al suelo y en la mayoría de los casos el acceso a este tipo de zonas se dificulta por la gran cantidad de ramas entrelazadas. El desarrollo de especies vegetales de distribución vertical herbácea, predominan en regiones donde la degradación ha sido mayor, allí se encuentran especies vegetales como *Desmodium sericophyllum* y *Andropogon bicornis*.

Figura 8. Corredor biológico – Zona de Bosque de la Reserva Natural “El Charmolan” (fuente este trabajo).



Figura 9. Interior del Bosque de la Reserva Natural “El Charmolan” (fuente este trabajo).



En el estrato arbustivo la especie más abundante es *Miconia versicolor*, de la cual muchas aves consumen en época de fructificación. Otras especies arbustivas que se encuentran en esta zona de manera frecuente son *Liabum sp.*, *Mimosa albida*, *Rubus urticifolius* y *Baccharis trinervis*.

Conforme se avanza en las zonas con mayor tiempo de regeneración el estrato arbóreo en esta área cuenta con mayor número de especies en la categoría de abundantes tales como: *Delostoma integrifolium*, *Dodonea viscosa*, *Miconia versicolor*, *Mimosa albida*, *Geissanthus sp.*, *Lafoensia acuminata*, *Mimosa quitensis*, *Oreopanax floribundus* y *Palicourea angustifolia* y también muchas otras especies que se presentan de forma frecuente como: *Lafoensia acuminata*, *Leandra subseriata* y *Senna pistacifolia* llegando a tener mucha similitud con el área de bosque, sobre todo por la cercanía entre los dos estados de conservación.

Tal y como lo establece Velásquez,¹⁴⁵ esta zona corresponde a los resultados de la caracterización que obtuvo en los bosques con ocho y 18 años de regeneración, además que se observó que en los estados tempranos de regeneración se han introducido dos especies vegetales *Montanoa quadrangularis* y *Tithonia diversiflora*, utilizadas ampliamente en muchos territorios con fines de reforestación (Figura 10 y 11).

Figura 10. Borde exterior de la zona de rastrojos de la Reserva Natural “El Charmolan” (fuente este trabajo).



¹⁴⁵ VELÁSQUEZ Op. Cit. pp. 35-50.

Figura 11. Interior de la zona de rastrojos de la Reserva Natural “El Charmolan” (fuente este trabajo).



4.1.3 Potrero

Esta zona cuenta con menos especies florísticas que las otras dos muestreadas. Hay una predominancia absoluta en el estrato herbáceo de la familia Poaceae con especies como *Pennisetum clandestinum* y *Paspalum macrophyllum*. Además se presentan especies arbustivas de categoría herbácea y arbustiva (por su altura) de manera aislada como: *Baccharis latifolia*, *Calea glomerata*, *Mimosa albida* y *Mimosa quitensis* (Figura 12).

Figura 12. Potreros circundantes de la Reserva Natural “El Charmolan” (fuente este trabajo).



4.2 COMPOSICIÓN DE LA COMUNIDAD DE ESCARABAJOS COPRÓFAGOS

La comunidad de coleópteros coprófagos del área de estudio está representada por siete especies y cinco géneros pertenecientes a tres de las seis tribus reportadas para Colombia: *Dichotomini*, *Eurysternini* y *Onthophagini* (ver tabla 7).

En total se colectaron 3384 individuos de los cuales, la tribu con mayor número de especies es *Dichotomini* a la cual pertenecen los géneros con mayor número de especies que fueron *Dichotomius* y *Ontherus* cada uno con dos especies y los otros tres géneros tuvieron una especie cada uno: *Eurysternus*, *Onthophagus* y *Uroxys*.

Según lo establecido por Medina *et al* (2001)¹⁴⁶, tres especies constituyen nuevos registros de distribución para el departamento de Nariño *Dichotomius belus*, *Dichotomius quinquelobatus* y *Onthophagus curvicornis* y de estas mismas *D. belus* y *O. curvicornis* se encuentran ubicadas en alturas que constituyen un nuevo registro de distribución en el país.

Tabla 7. Especies colectadas en los sitios durante el periodo de muestreo (fuente este trabajo).

Especies	BQ1	BQ2	BQ3	BQ4	RS1	RS2	RS3	RS4	PT1	PT2	PT3	PT4	%
<i>Dichotomius belus</i> (C*)	1	0	5	0	0	0	4	7	0	0	23	13	1,56
<i>Dichotomius quinquelobatus</i> (C*)	0	0	23	9	0	0	37	12	0	4	18	47	4,43
<i>Eurysternus marmoreus</i> (E**)	1	2	1	5	6	1	6	11	3	2	1	0	1,15
<i>Ontherus brevicollis</i> (C*)	7	27	10	11	23	55	8	11	23	11	1	9	5,79
<i>Ontherus lunicollis</i> (C*)	2	32	117	131	11	9	62	62	48	39	5	12	15,6
<i>Onthophagus curvicornis</i> (C*)	5	1	11	12	26	3	298	108	218	273	498	644	61,9
<i>Uroxys coarctatus</i> (C*)	10	97	2	10	37	108	2	7	26	17	0	3	9,42
Total	26	159	169	178	103	176	417	218	318	346	546	728	100

* Cavadador, ** Endocoprído. BQ = Bosque; RS = Rastrojo; PT = Potrero. BQ1 a PT4 = sitios de muestreo.

4.2.1 Curva de Acumulación de Especies

Con los datos obtenidos en el primer muestreo se realizó una curva de acumulación de especies (Figura 13) en la cual se puede observar una tendencia de la estabilización de la curva a partir de la muestra 22 (trampa), que en este caso, fue el número de muestras

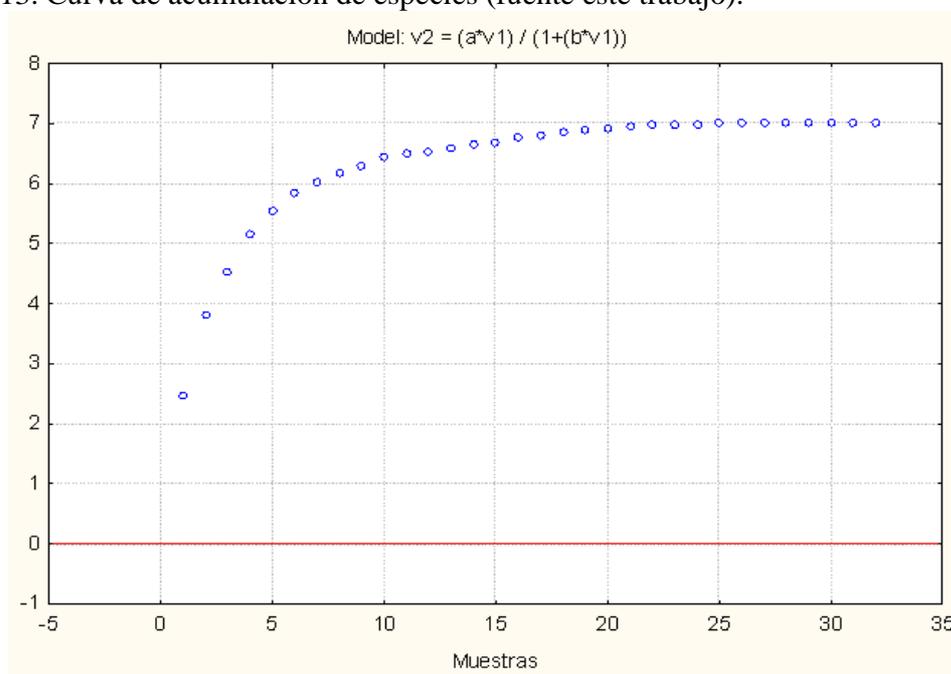
¹⁴⁶ MEDINA. *et al.* 2001. Op. Cit. pp. 135-140.

mínimas necesarias para obtener la mayor cifra de riqueza para esta zona, aunque futuros estudios podrían incrementar este valor. La curva del muestreo fue ajustada al modelo matemático de Clench, el cual mostró un valor de $R^2 = 0.9958$ lo que muestra un buen ajuste al modelo.

Mediante el mismo modelo se pudo evaluar la calidad del inventario, calculando la pendiente al final de la curva:

Pendiente en un punto $n = 0.012$; ya que esta pendiente es menor de 0.1 es un indicativo de un muestreo representativo, abarcando el 93% de la expectativa de colecta del grupo para este hábitat.

Figura 13. Curva de acumulación de especies (fuente este trabajo).



4.2.2 Estimadores no Paramétricos de Riqueza

En general los valores observados de riqueza se acercan bastante a los valores de los estimadores considerados. Los resultados expresados en la tabla 8, apuntan a un buen esfuerzo de muestro total para la reserva y para cada uno de los hábitats muestreados. Para los cuatro sitios que se tienen en cuenta en la tabla 4, la riqueza observada se acerca más al valor estimado con base en el modelo de extrapolación ACE (Abundance-based Coverage Estimator). Los valores que más se alejan de la riqueza observada son los calculados por el modelo Chao 2. La prueba de bondad de ajuste de CHI indica que no hay diferencias significativas ente los valores observados y los estimadores de riqueza ACE ($P > 0.05$), Chao 2 ($P > 0.05$) y Michaelis Menten ($P > 0,05$).

Tabla 8. Valores de riqueza estimados y observados en la reserva y los sitios muestreados (datos provenientes de las tablas de Anexo E – fuente este trabajo).

	ACE	Chao 2	Michaelis - Menten	Riqueza Observada
Reserva	6,83	6,51	7,28	7
Bosque	6,85	6,56	7,25	7
Rastrojo	6,83	6,51	7,28	7
Potrero	6,83	6,51	7,28	7

4.2.3 Efecto de la Transformación del Hábitat: Variación Espacial en la Riqueza y Abundancia

A lo largo de todo el muestreo se encontró que el área que más aportó a la abundancia total del muestreo fue la zona de potreros con un 57% siendo casi dos tercios del total de individuos cuyo valor corresponde casi en su totalidad en una sola especie – *Onthophagus curvicornis*, le siguen los rastrojo con un 27% y el menor aporte en todo el estudio fue para la zona de bosque con un 16%, situación que presumiblemente, podría deberse al deterioro del ecosistema de bosques altoandinos, que al estar fragmentados se ven afectados en su estructura (especialmente masto y avifauna) y por lo mismo, de manera parcialmente disfuncional, han perdido la capacidad de soporte, para este gremio razón por la cual las especies buscan alimento en el potrero que es la única zona que se los puede proveer en las cantidades que estas la requieren.

Aunque no se encontraron especies exclusivas para alguno de los hábitats muestreados (tabla 3), algunas disminuyen su abundancia en los hábitats perturbados (*Ontherus brevicollis*, *O. lunicollis* y *Uroxys coarctatus*), mientras que otras, presumiblemente preadaptadas a hábitats abiertos o más intervenidos, se muestran mejor representadas poblacionalmente (*Dichotomius belus*, *D. quinquelobatus* y *Onthophagus curvicornis*) (figura 14).

Mediante el uso de la prueba de Kruskal – Wallis no se encontró diferencias significativas entre las tres zonas de muestreo en cuanto al número de especies ($H_c = 8,15$; $p = 0.1629$) (ver tabla 9) pero si en cuanto a abundancia (tabla 7, $H_c = 8,015$; $p = 0.018$). La prueba posteriori “Tipo Tukey” estableció dicha diferencia como altamente significativa entre el bosque y el potrero, confirmando una distribución muy similar de las abundancias entre el bosque y los rastrojos (ver tabla 10).

Tabla 9. Prueba de Kruskal-Wallis utilizada para comparar la riqueza de especies entre las tres zonas de muestreo de la Reserva Natural “El Charmolan” (Anexo F – fuente este trabajo).

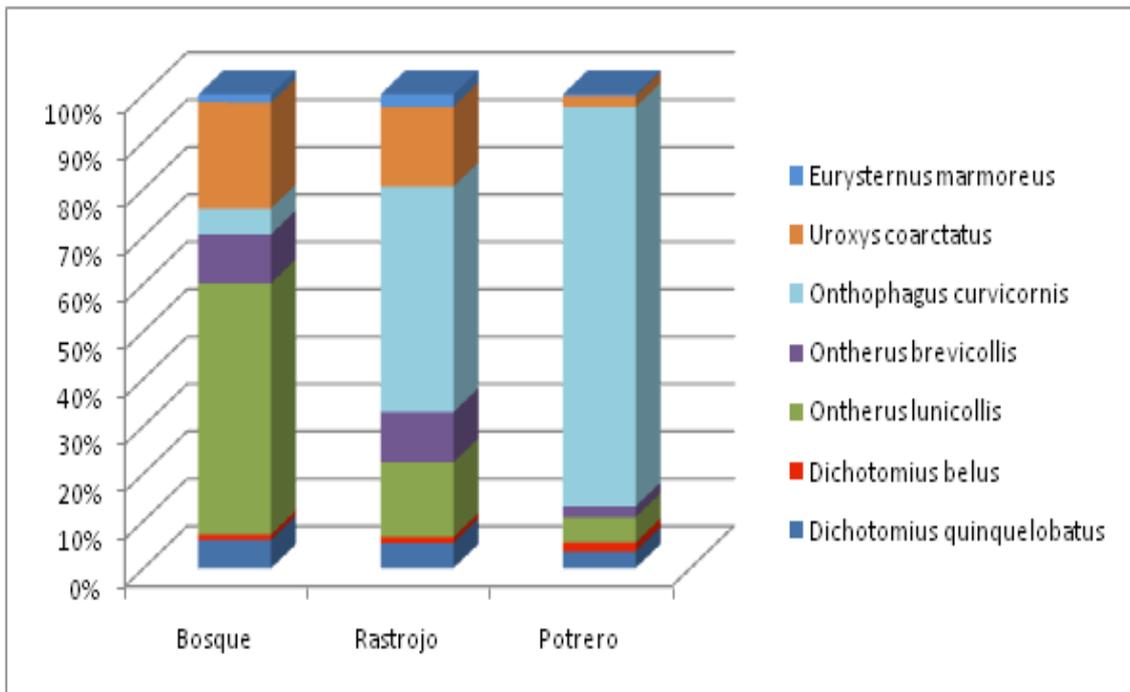
K-W	Bosque	Rastrojo	Potrero
Bosque	0	0,06057	0,1152
Rastrojo		0	0,4948
Potrero			0

Tabla 10. Prueba posteriori “Tipo Tukey” al comparar mediante la prueba Kruskal-Wallis las abundancias relativas de los tres sitios muestreados durante todas las salidas de muestreo (fuente este trabajo).

K-W	Bosque	Rastrojo	Potrero
Bosque	0	0,1563	0,01008
Rastrojo		0	0,1036
Potrero			0

Como se puede observar en la figura 14 para la zona del Bosque *O. lunicollis* es la especie más abundante en esta zona con un valor aproximado al 53 % seguida de *U. coarctatus* representando el 22,3% del total. Las especies menos abundantes fueron *D. belus* y *E. marmoreus* con 6 y 9 individuos respectivamente (representando 1,4 % cada una del total). En consecuencia, el hábitat de los rastrojos presenta los números intermedios de abundancia en la mayoría de los muestreos realizados (figura 14). *O. curvicornis* es la especie más abundante representando un 47,6% del total en proporción muy cercana 2 a 1 respecto a las otras dos especies más abundantes que son *U. coarctatus* (16,8 %) y *O. lunicollis* (15,7 %) cuyos valores de abundancia para el rastrojo presenta una disminución muy notable en comparación a los presentados en bosque, lo que hace suponer que la acción competitiva de *O. curvicornis* es muy significativa en zonas perturbadas. La especie menos abundante fue *D. belus* (1,2%).

Figura 14. Abundancias relativas totales de las especies colectadas en las tres zonas de estudio en la Reserva Natural “El Charmolan” (fuente este trabajo).



Por último, como se puede apreciar para el hábitat de potreros, la presencia del resto de las especies es muy poco significativa en comparación a los valores de abundancia de *O. curvicornis* el cual representa un 84% del total de individuos para esta área, prácticamente la totalidad de la abundancia, aún así es importante recalcar que las especies de *Dichotomius* también tienen un incremento en el número de individuos en este lugar (Tabla 3).

Con base en la figura 13 es importante mencionar que la variación inversamente proporcional que tienen las especies *O. lunicollis* / *O. curvicornis*, podría sustentar utilizarlas como parámetro biológico para monitorear de estados de conservación / alteración de estados sucesionales respectivamente.

La estimación indirecta de la biomasa en mg de cada una de las especies de los tres sitios muestreados, tal y como se ve en el total de los valores de la tabla 11, muestra un incremento de la biomasa conforme se deteriora la estructura vegetal de los hábitats, pudiendo plantear como hipótesis biológica, que las zonas abiertas tienden a tener mayor capacidad de soporte, y oferta alimenticia que los hábitats de estructura más compleja, que como ya se anotó estarían afectados de disfuncionalidad ecológica, sin embargo no existe una diferencia estadística (tabla 12) que respalde dicha propuesta.

Extra-resultados y descartando por poca base de datos a *Eurysternus marmoreus*, se puede apreciar una tendencia entre las especies a distribuirse a cierto nivel altitudinal. En la tabla 3 se observa que el número de individuos de las especies *Dichotomius belus*, *Dichotomius quinquelobatus*, *Ontherus lunicollis* y *Onthophagus curvicornis* tienden a ser mayor por debajo de los 2300 m (transectos T3 y T4 de cada hábitat). En cambio otras especies tienden a ser más abundantes por encima de los 2300 m *Ontherus brevicollis* y *Uroxys coarctatus* (transectos T1 y T2 de cada hábitat).

Tabla 11. Valores calculados de la biomasa en miligramos de los escarabajos coprófagos de cada una de las especies colectadas de cada uno de los sitios muestreados (fuente este trabajo).

Especies	Bosque	Rastrojo	Potrero
<i>D. belus</i>	261,36 mg	479,16 mg	1568,18 mg
<i>D. quinquelobatus</i>	3023,00 mg	4628,97 mg	6518,34 mg
<i>O. lunicollis</i>	12284,08 mg	6272,72 mg	4530,30 mg
<i>O. brevicollis</i>	2395,83 mg	4225,37 mg	1916,66 mg
<i>O. curvicornis</i>	255,95 mg	3839,96 mg	14415,30 mg
<i>U. coarctatus</i>	1050,47 mg	1359,43 mg	406,06 mg
<i>E. marmoreus</i>	174,59 mg	465,59 mg	116,39 mg
Total	19445,35 mg	21271,23 mg	29471,26 mg

Tabla 12. Resultados de la prueba de Kruskal-Wallis en la comparación de los valores de biomasa de los escarabajos coprófagos de cada uno de los sitios muestreados (Tabla 8 - fuente este trabajo).

Hc = 1,165; p = 0,5585			
Kruskal-Wallis	Bosque	Rastrojo	Potrero
Bosque	0	0,2502	0,7983
Rastrojo		0	0,7015
Potrero			0

Se utilizó la prueba U de Mann - Whitney para comparar las muestras de cada una de las especies entre los dos niveles de alturas establecidos – transectos T1 y T2 vs. transectos T3 y T4 – la confirma el supuesto explicado anteriormente al encontrarse diferencias altamente significativas ($p < 0.01$) para casi todas las situaciones (tabla 13) excepto para *Ontherus brevicollis* y *Onthophagus curvicornis* ($p > 0.05$ y $p < 0.05$ respectivamente) ya que el valor de la última está muy cercano al alfa.

Tabla 13. Tabla de valores de la prueba U de Mann – Whitney para diferenciar la distribución altitudinal de las especies (ANEXO G - fuente este trabajo).

ESPECIES	Z	P
<i>Dichotomius belus</i>	-2,929	0,003
<i>Dichotomius quinquelobatus</i>	-2,806	0,005
<i>Ontherus brevicollis</i>	-1,8	0,071
<i>Ontherus lunicollis</i>	-2,627	0,008
<i>Onthophagus curvicornis</i>	-2,048	0,04
<i>Uroxys coarctatus</i>	-2,537	0,01

4.2.4 Efecto de la Transformación del Hábitat: Variación Temporal en la Riqueza y Abundancia

El análisis de correlación de Spearman (ANEXO H) en el que se comparó el incremento de las abundancias de las especies con el incremento de la precipitación ocuriente entre Marzo del 2007 a Febrero del 2008¹⁴⁷ mostró que no existe una relación directa ni estadísticamente significativa ($Rho = -0.289$; figura 15) entre el nivel de la precipitación y la abundancia de los Scarabaeidos a lo largo del periodo muestreado. Aún así se observa un notable incremento de la abundancia de escarabajos en los periodos de Marzo y Noviembre en los que se realizaron muestreos, lo que desencadena un supuesto en la emergencia de adultos después de las primeras lluvias (ver figura 16).

La figura 16, representa el total de individuos capturados durante cada salida en los tres hábitats. Al comparar las curvas, se observa que en potreros y rastrojos existen marcados cambios en el número de individuos a lo largo del muestreo, con dos picos bien definidos, el primero durante las primeras lluvias (a finales de marzo/07) y el segundo en las segundas

¹⁴⁷ (IDEAM, 2010).

lluvias (en noviembre/07). Mientras ocurre lo contrario en el bosque donde el número de individuos se incrementa en las dos temporadas de sequía (agosto/07 y enero/08) y tienden a disminuir durante las lluvias.

Para establecer las variaciones de abundancia de cada una de las especies teniendo en cuenta los resultados de la Figura 16, se esquematizaron de forma gráfica el número de capturas de cada una de las especies a todo lo largo del muestro y se establecieron cuatro patrones en el comportamiento de su abundancia: el primer patrón está compuesto por las especies que tienen un solo pico de abundancia durante una sola temporada de lluvia en los tres sitios como *D. belus* y *U. coarctatus* (exceptuando el pico en bosque para la última especie lo cual no varía mucho de su patrón general – figuras 17 y 18), del segundo patrón hacen parte *O. curvicornis*, *O. brevicollis* y *D. quinquelobatus* los cuales incrementan de sus abundancias en dos ocasiones (en la primera y segunda temporada de lluvias) en los tres sitios muestreados (figuras 19, 20 y 21) aún cuando la última de estas tres especies muestra un pequeño aumento en temporada de sequía, el patrón general se mantiene. Del tercer patrón hace parte la especie *O. lunicollis* por presentar un fenómeno muy particular con cuatro picos de abundancia, dos de ellos corresponden a las temporadas de sequía para el área de bosque y los otros 2 ocurren durante las temporadas de lluvia para las áreas de rastrojo y potrero (figura 22). Por último, *E. marmoreus*, no parece mostrar un patrón de distribución definido (figura 23) debido principalmente a que su abundancia para el total del muestreo fue la mas baja de todas las especies lo que puede catalogarla como rara para esta región en particular.

Figura 15. Relación entre la precipitación (mm) y el número de individuos capturados durante la totalidad del muestreo en los tres hábitats en la Reserva Natural “El Charmolan”. $Rho = -0.289$. Los valores de M1 a M8 corresponden a las ocho salidas de muestreo (fuente este trabajo).

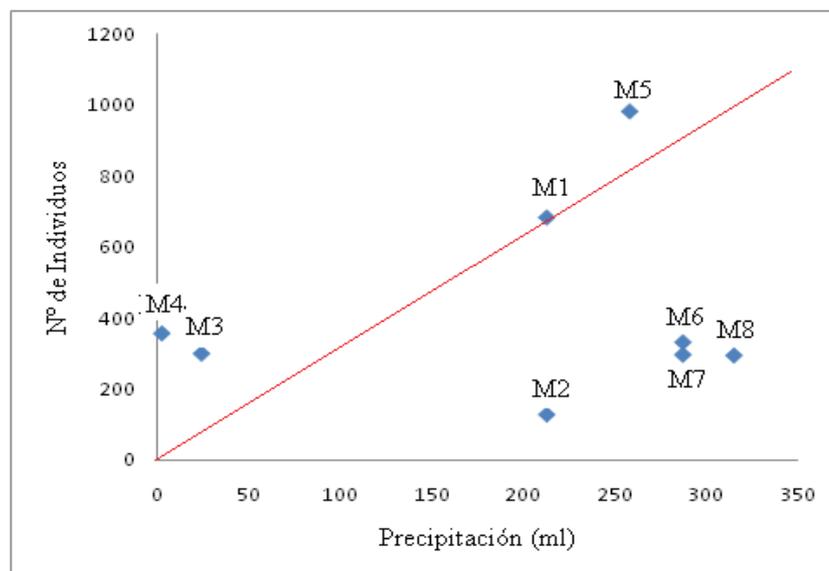


Figura 16. Abundancias relativas del número de capturas durante las temporadas climáticas en cada uno de los hábitats muestreados en la Reserva Natural El Charmolan. Marzo 2007 – Enero 2008 (fuente este trabajo).

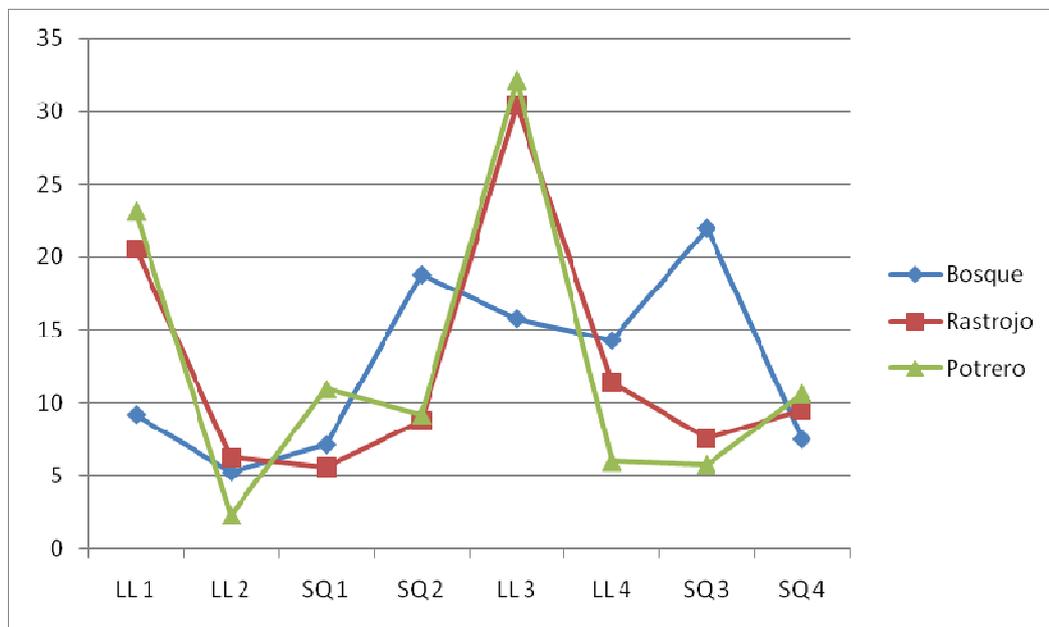


Figura 17. Curvas de abundancia de *Dichotomius belus* en los tres hábitats muestreados durante las cuatro temporadas climáticas: BQ = Bosque, RS = Rastrojo y PT = Potrero (fuente este trabajo).

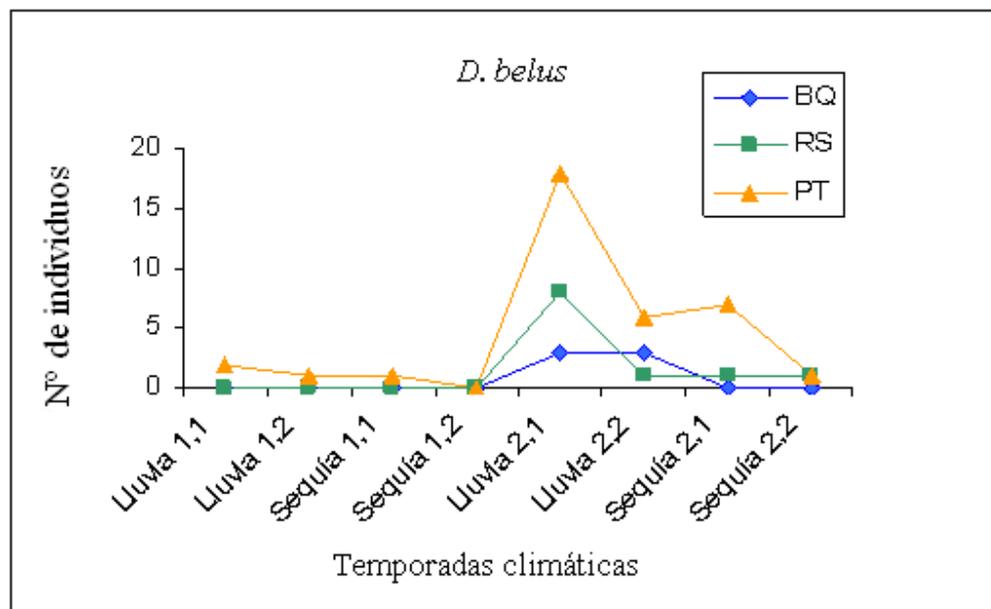


Figura 18. Curvas de abundancia de *Uroxys coarctatus* en los tres hábitats muestreados durante las cuatro temporadas climáticas: BQ = Bosque, RS = Rastrojo y PT = Potrero (fuente este trabajo).

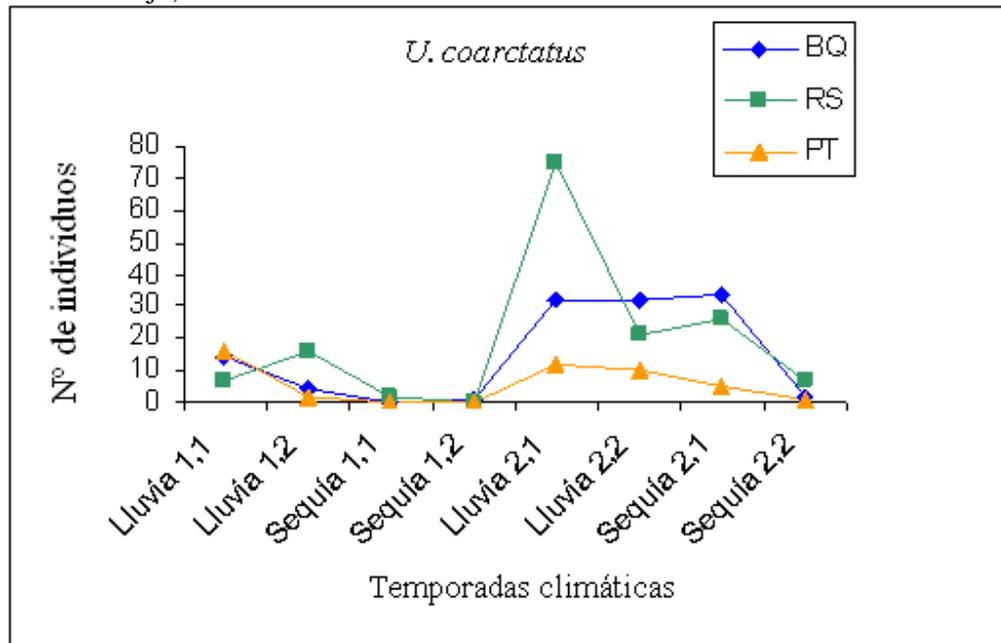


Figura 19. Curvas de abundancia de *Onthophagus curvicornis* en los tres hábitats muestreados durante las cuatro temporadas climáticas: BQ = Bosque, RS = Rastrojo y PT = Potrero (fuente este trabajo).

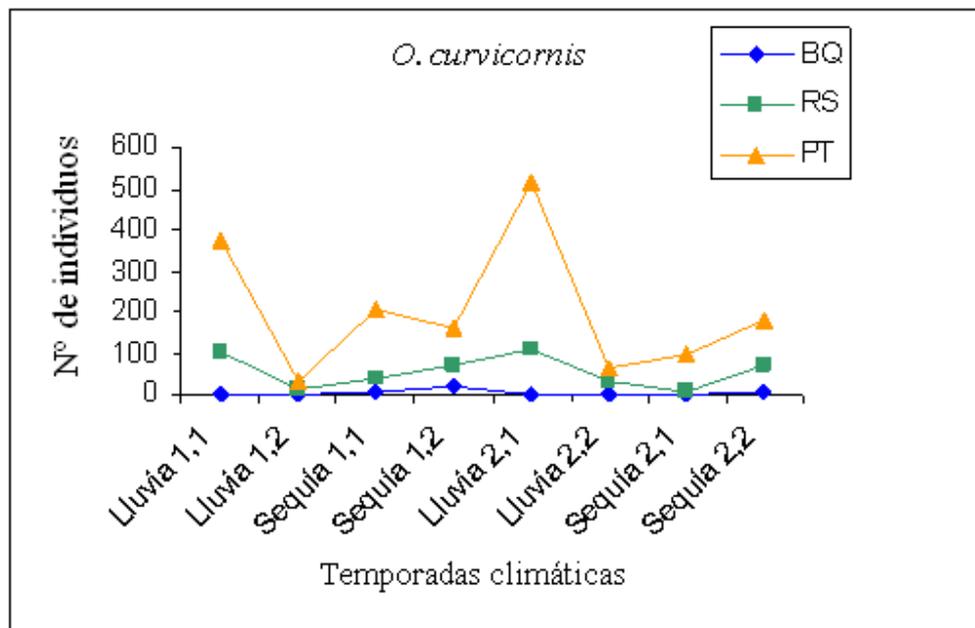


Figura 20. Curvas de abundancia de *Dichotomius quinquelobatus* en los tres hábitats muestreados durante las cuatro temporadas climáticas: BQ = Bosque, RS = Rastrojo y PT = Potrero (fuente este trabajo).

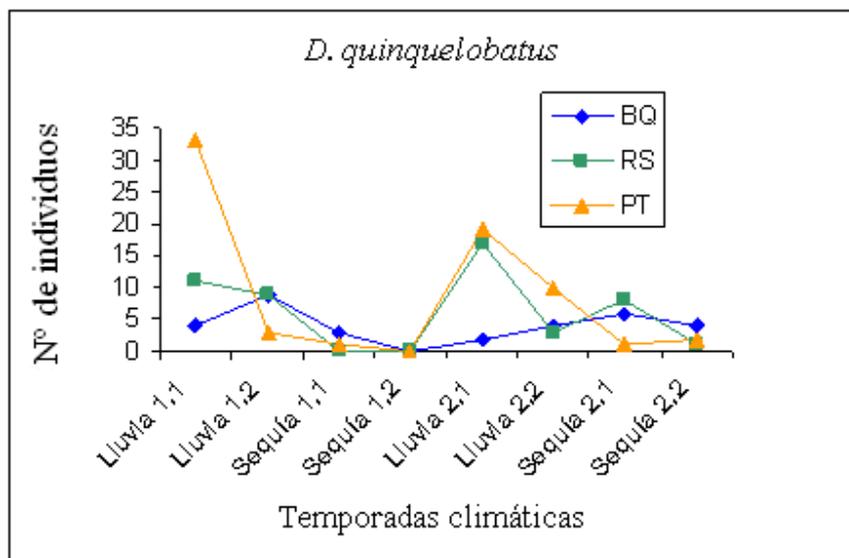


Figura 21. Curvas de abundancia de *Ontherus brevicollis* en los tres hábitats muestreados durante las cuatro temporadas climáticas: BQ = Bosque, RS = Rastrojo y PT = Potrero (fuente este trabajo).

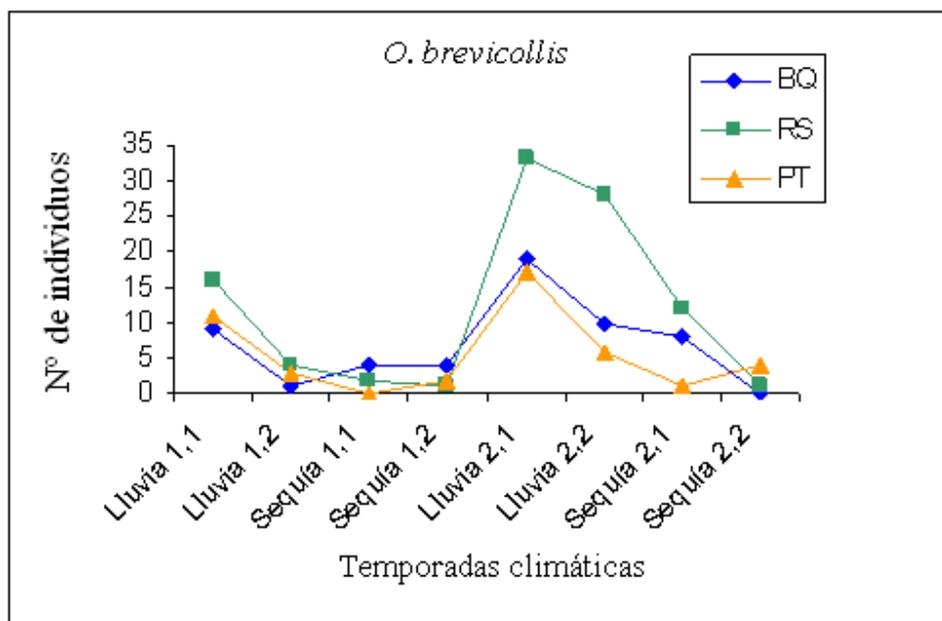


Figura 22. Curvas de abundancia de *Ontherus lunicollis* en los tres hábitats muestreados durante las cuatro temporadas climáticas: BQ = Bosque, RS = Rastrojo y PT = Potrero (fuente este trabajo).

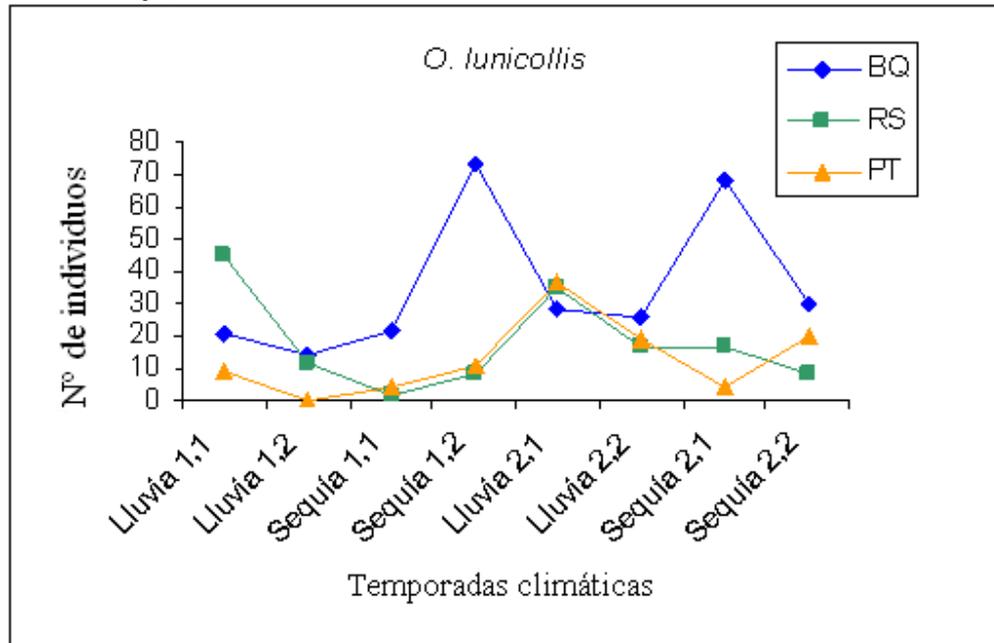
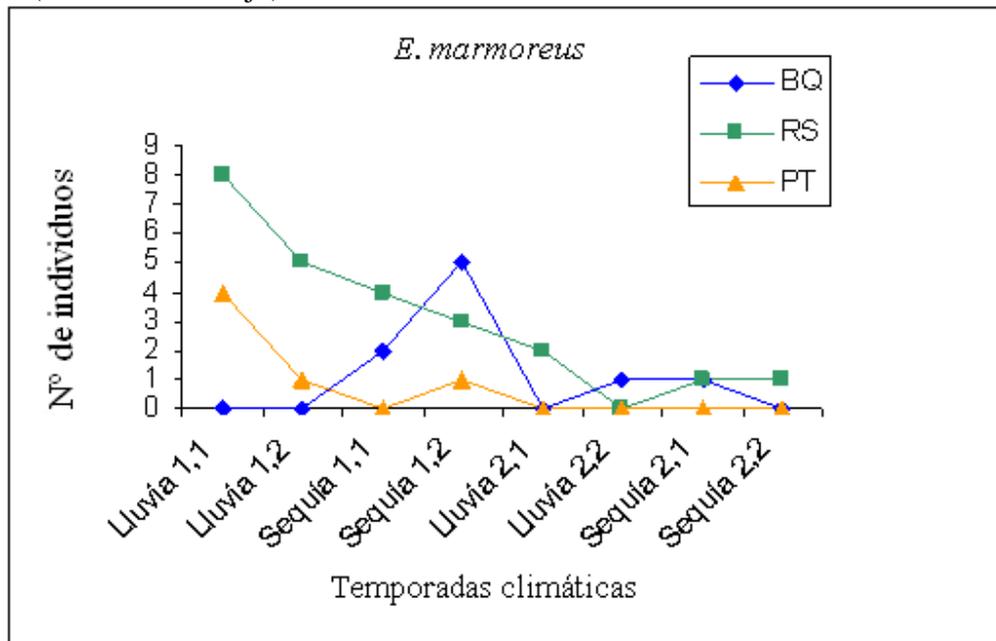


Figura 23. Curvas de abundancia de *Eurysternus marmoreus* en los tres hábitats muestreados durante las cuatro temporadas climáticas: BQ = Bosque, RS = Rastrojo y PT = Potrero (fuente este trabajo).



La abundancia de las especies varía durante las temporadas climáticas al punto en que en algunas fechas de muestreo hay una ausencia absoluta de dos ó más especies en una o las tres zonas durante todo la época muestreada.

Así es como se observa una tendencia a mantener un número promedio de 6 especies durante las cuatro temporadas muestreadas a excepción de algunas situaciones en particular: Para el hábitat de bosque existen tres especies que se mantienen ausentes ó casi inexistentes durante la mayor parte del muestreo para esta zona, estas son *D. belus*, *E. marmoreus* y *O. curvicornis* (figura 24) *D. belus* solo se encuentra presente durante la segunda temporada de lluvias (llámense en adelante: LL2) en un número muy bajo, *E. marmoreus* presenta una presencia muy similar a la anterior descrita ya que está ausente en la primera temporada de lluvia (LL1) y durante la segunda temporada de lluvia y sequía (llámense en adelante: SQ2) cuenta con solo un individuo en cada zona cuya presencia no es significativa y por último *O. curvicornis* se muestra ausente en esta zona durante LL1 y LL2 pero durante la temporada de SQ1 su número de individuos aumenta más que las otras especies a excepción de *O. lunicollis*.

Para el hábitat de rastrojos se presento una situación similar, comenzando nuevamente con la especie *D. belus* la cual estuvo presente en esta área solo durante LL2, mientras que en LL1 y SQ1 no se capturó ningún individuo y solamente dos individuos se colectaron en SQ2 (figura 25). De la especie *D. quinquelobatus* no se capturó ningún individuo durante SQ1. La población de *E. marmoreus* presento su abundancia más alta de todo en el muestreo en esta zona aunque en LL2 y SQ2 tan solo se capturaron 2 individuos para cada temporada. Y por último se puede observar que la presencia *U. coarctatus* y *O. brevicollis* durante la temporada SQ1 es muy baja con solo 3 individuos de cada especie.

Para el hábitat de potreros, se puede observar que la abundancia del las otras seis especies es muy en comparación en comparación a *O. curvicornis* y a la abundancia de las mismas en las otras áreas de estudio durante el tiempo de muestreo. Más aún cuando cinco de las siete especies tuvieron capturas de menos de tres individuos en alguna de las temporadas como puede observar en la figura 26, para *D. belus*, *D. quinquelobatus*, *E. marmoreus* *O. brevicollis* y *U. coarctatus* en SQ1. Y no se no se capturaron individuos en LL2 y SQ2 para *E. marmoreus*, lo que hace que esta especies sea la menos abundante en este sitio.

Cabe resaltar que aunque *O. lunicollis* fue la especie que se mantuvo siempre presente durante todo el muestreo en los tres zonas de estudio, la presencia de *O. curvicornis* es más significativa durante todas las temporadas climáticas para las zonas rastrojo y potreros salvo en el área de bosque.

Figura 24. Variación de la riqueza en el hábitat de Bosque durante las temporadas climáticas en la Reserva Natural El Charmolan. BQ = Bosque; LL = Lluvias; SQ = Sequía (fuente este trabajo).

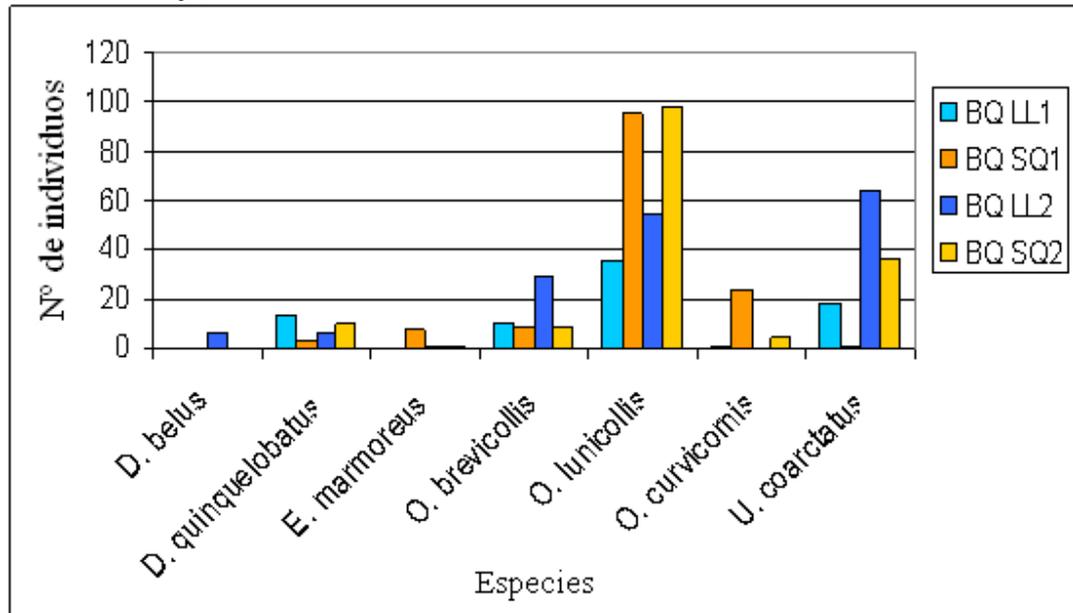
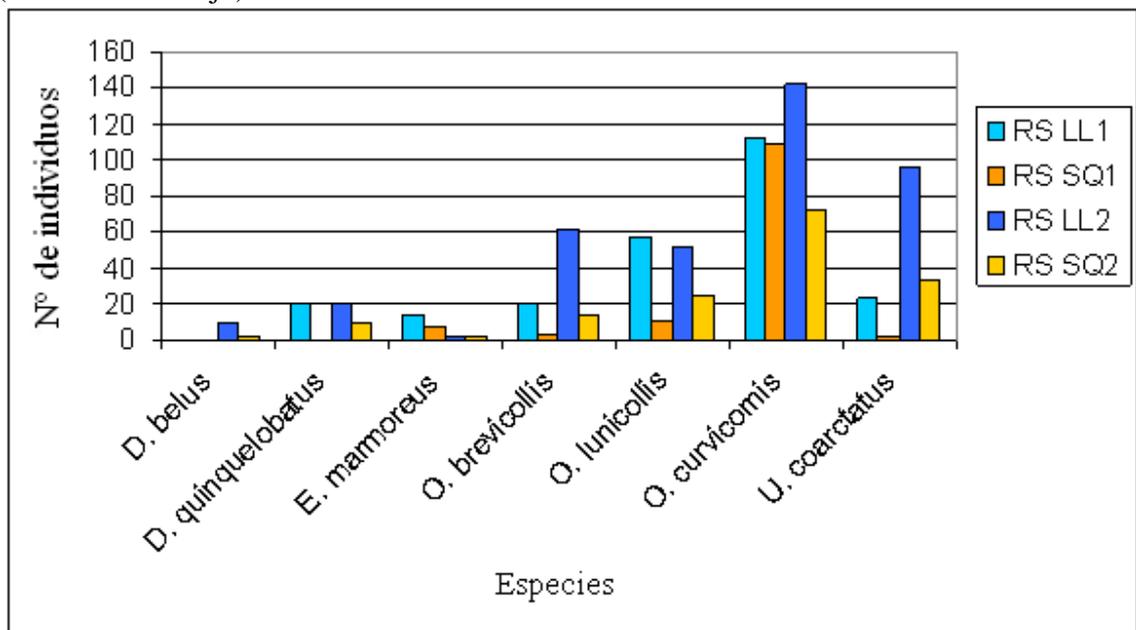
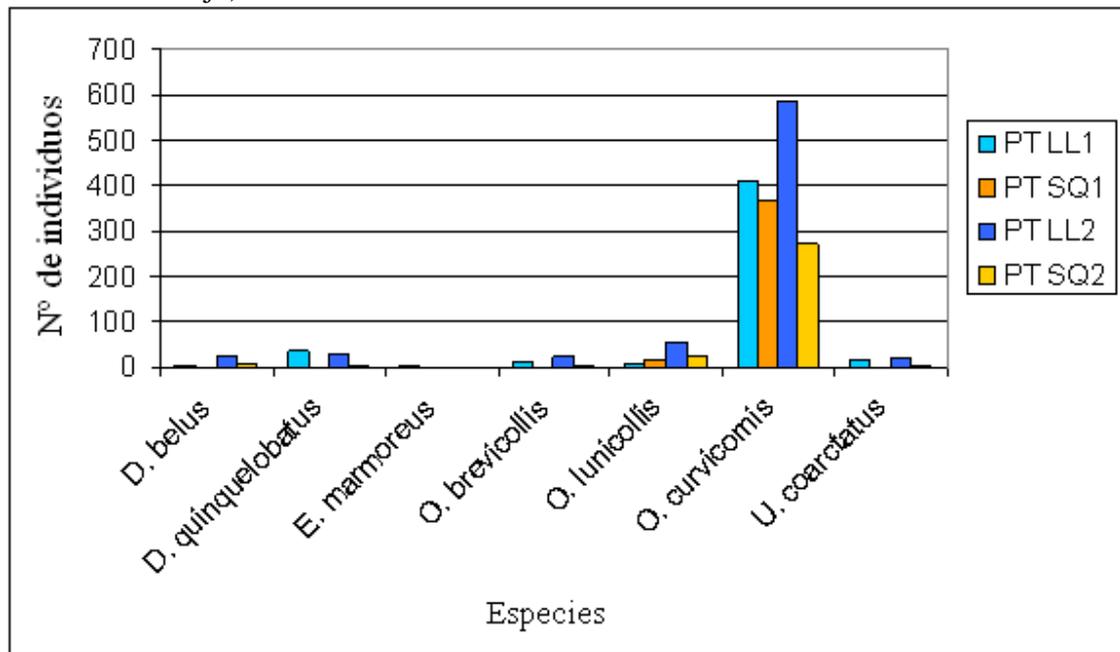


Figura 25. Variación de la riqueza en el hábitat de Rastrojo durante las temporadas climáticas en la Reserva Natural El Charmolan. RS = Rastrojo; LL = Lluvias; SQ = Sequía (fuente este trabajo).



Para la comparación de los datos de riqueza entre las temporadas climáticas se realizó la prueba no paramétrica U de Mann-Whitney la cual no mostró diferencias significativas entre las dos muestras ($Z = -1.595$; $p > 0.1$), lo mismo que sucedió frente a la comparación de las abundancias relativas entre las temporadas climáticas mediante una prueba de T ($t = 0,595$; $p > 0,5$) ya que los datos presentaron normalidad) Las tablas usadas tanto para la U de Mann-Whitney y la T están en la sección de ANEXOS (I - F).

Figura 26. Variación de la riqueza en el hábitat de Potrero durante las temporadas climáticas en la Reserva Natural El Charmolan. PT = Potrero. LL = Lluvias, SQ = Sequía (fuente este trabajo).



4.3 DIVERSIDAD

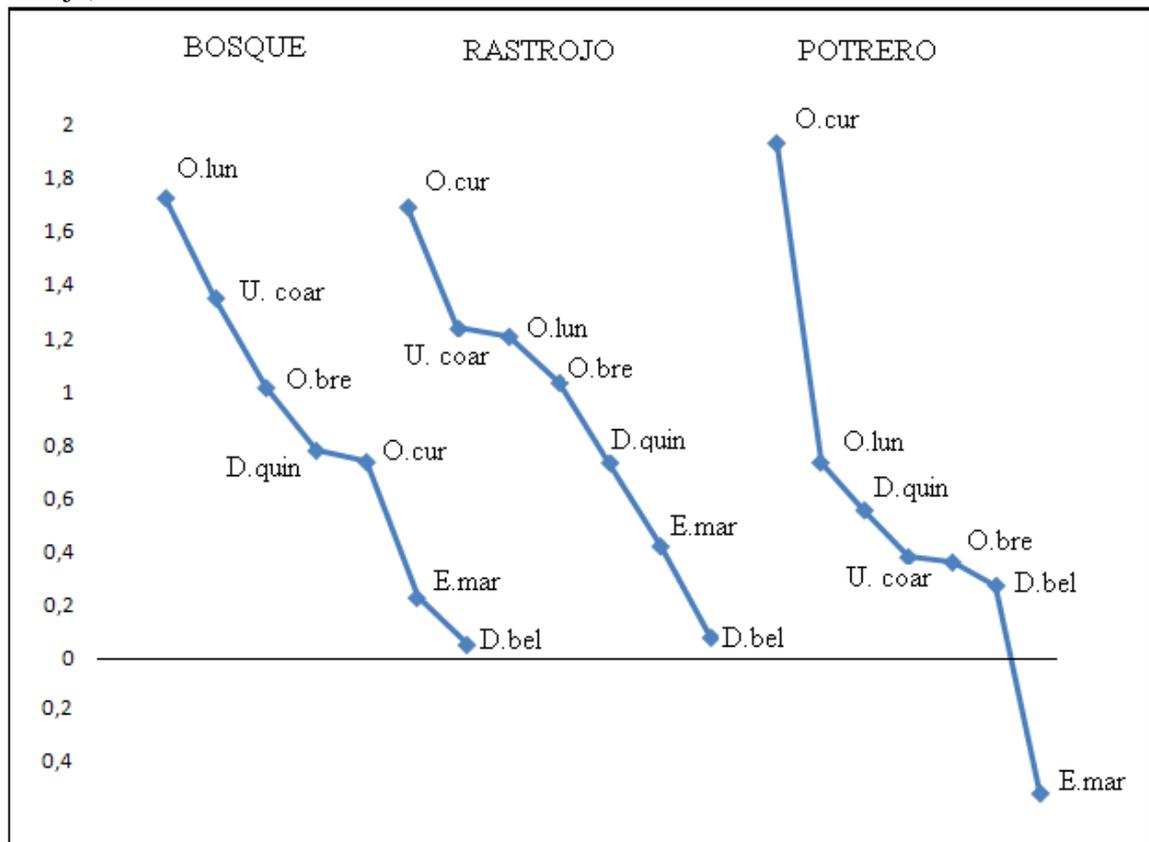
Al modelar las curvas de abundancia y comparar los valores de abundancia esperadas vs observadas con la prueba de Chi cuadrado se obtuvo que los tres sitios se ajustaron al modelo geométrico, que según Moreno,¹⁴⁸ este modelo es característico en estadios tempranos de sucesión o en ambientes pobres en cuanto a número de especies donde una sola especie es la que domina sobre el recurso trófico y el resto de las especies se reparten el recurso de acuerdo a su grado de dominancia.

Con la misma información resumida en las figuras 27 y 28 se determinó que las zonas de bosque y rastrojo presentar curvas de abundancia-diversidad muy similares tanto en la curvatura de la pendiente como en la distancia total de las mismas, permitiendo dar a entender que la diversidad en estas dos zonas es muy similar posiblemente atribuido a la cercanía que

¹⁴⁸ MORENO. Op. Cit. p. 34.

presentan entre si. Esta situación es diferente para la zona de potreros cuya pendiente es bastante pronunciada comenzando con la especie *O. curvicornis* la cual domina notablemente de manera muy distanciada sobre las demás especies que se concentran relativamente más uniformes pero la última especie también se aleja de las demás (*E.marmoreus*) cuya distribución es muy escasa y errática.

Figura 27. Curvas de abundancia-diversidad para los tres hábitats muestreados (fuente este trabajo).



Los valores de dominancia para bosque y rastrojos (ver tabla 14) tanto durante las lluvias como en las sequías representan una categoría de dominancia alta (tabla 5) mostrando que las especies *O. lunicollis* y *O. curvicornis* dominan la zona de manera poco separada de las demás especies, mientras que en los potreros la presencia de *O. curvicornis* determino que en esta zona existe una muy alta dominancia en ambas temporadas climáticas.

En cuanto al índice de diversidad de Shannon para los tres lugares (tabla 14), los valores demuestran una tendencia de mayor diversidad en bosques y rastrojos categorizadas como una diversidad baja (tabla 6 y en comparación a zonas de bosque ubicadas a una menor altitud donde la diversidad suele ser más alta por el mayor número de especies) sobre la zona de potreros, la cual presenta una muy baja diversidad pero que en comparación con zonas de alturas más bajas sigue siendo la igual de baja dada la dominancia que ejercen una

o dos especies sobre el recurso. Aún así se podría asumir que en las zonas de bosque y rastrojos puede existir una mejor repartición de los recursos sobre la abundancia de las especies tal y como se observa en los valores de la equitabilidad. Complementando el anterior resultado, el valor bajo en la dominancia de Simpson para la zona de potreros hace referencia al papel que desempeña la especie *O. curvicornis* como la población más abundante del área quien domina el uso del recurso. En comparación el bosque y los rastrojos que demuestran valores más elevados y similares entre sí, lo que corrobora lo anteriormente mencionado de que la similitud en la distribución de la abundancia y riqueza de las dos zonas actúan casi como una sola comunidad.

Figura 28. Comparación simultanea de las tres curvas de abundancia – diversidad de las tres zonas de estudio (fuente este trabajo).

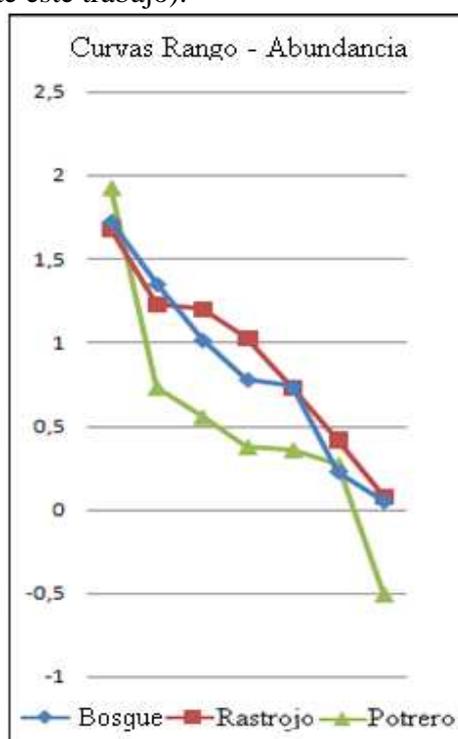


Tabla 14. Comparación de los índices de diversidad entre los tres hábitats muestreados durante las temporadas climáticas de lluvia – sequía. BQ = Bosque; RS = Rastrojo; PT = Potrero (fuente este trabajo).

Índices	LLUVIA			SEQUIA		
	BQ	RS	PT	BQ	RS	PT
S (Riqueza)	7	7	7	6	7	7
Shannon - Weiner	1,373	1,576	0,808	1,155	1,217	0,43
Dominancia Simpson	0,7051	0,7481	0,343	0,542	0,567	0,17
Equitabilidad J Pielou	0,7058	0,8098	0,415	0,645	0,625	0,22

Del total de siete especies encontradas en este estudio dos fueron catalogadas como especies indicadoras tanto de estados de conservación como de perturbación (*Ontherus lunicollis* / *Onthophagus curvicornis*) por encontrarse sus valores de IndVal¹⁴⁹ por encima del 50% (tabla 15).

También se encontraron otro grupo de especies que se catalogaron como “detectoras” con la capacidad de brindar información ecológica de más de un hábitat por tener valores entre el 25 y 50%. Como se puede ver en la tabla 15 para la zona de bosque se encontraron dos especies (*Ontherus brevicollis* y *Uroxys coarctatus*). Tres especies para la zona de rastrojo (*Ontherus brevicollis*, *Ontherus lunicollis* y *Uroxys coarctatus*) y dos especies para los potreros (*Dichotomius belus* y *Dichotomius quinquelobatus*).

Tabla 15. Porcentajes de importancia del indicador de valor ecológico Ind – Val para todas las especies encontradas en los tres sitios de muestreo. BQ = Bosque; RS = Rastrojo; PT = Potrero (fuente este trabajo).

Especies	BQ	RS	PT
<i>Dichotomius belus</i>	5,6 %	10,3 %	33,9 %
<i>Dichotomius quinquelobatus</i>	10,6 %	16,3 %	34,5 %
<i>Eurysternus marmoreus</i>	23,0 %	21,5 %	11,5 %
<i>Ontherus brevicollis</i>	28,0 %	49,4 %	22,4 %
<i>Ontherus lunicollis</i>	53,2 %	27,1 %	19,6 %
<i>Onthophagus curvicornis</i>	1,3 %	20,7 %	77,8 %
<i>Uroxys coarctatus</i>	37,3 %	48,2 %	10,8 %

Los resultados del análisis de agrupamiento entre sitios de muestreo respecto a la abundancia de las especies muestra la formación de “dos” grupos (figura 29), el primer grupo muestra claramente que las zonas de bosque y rastrojos tienen una alta similitud en la distribución de las especies, básicamente comportándose en los dos sitios de la misma forma. En cambio que la zona de potreros se comporta de forma completamente diferente, aislándose notablemente de las otras dos zonas seguramente por la dominancia que ejerce *O. curvicornis* en esta zona sobre las demás especies.

En el sentido contrario, al establecer la similitud de la riqueza de especies de acuerdo a su abundancia entre los sitios de muestreo en cada hábitat (figura 30), el dendograma separa 3 grupos: el primero formado por las especies *Dichotomius belus*, y *Eurysternus marmoreus* las cuales representan el grupo que presentaron el número de individuos más bajos durante cada uno de los muestreos y su captura fue muy errática. El segundo grupo, está conformado por las especies que presentaron una distribución más uniforme de las abundancias entre las zonas de muestreo, especialmente en los bosques y rastrojos. Analizando en más en detalle se observa que una mayor similitud entre *O. brevicollis* y *U. coarctatus* cuya distribución fue muy equitativa tanto en bosque como en potrero, seguidos por *O. lunicollis* quien presentó una mayor abundancia en bosque pero aun así su abundancia en rastrojo también es representativa y por último se une *D. quinquelobatus*

¹⁴⁹ TEJADA et al. Op. Cit. 2008. p. 273.

cuya abundancia aun cuando es más alta es potreros no parece ejercer una influencia significativa en esta zona, como si lo puede hacer en los rastrojos. Finalmente, *O. curvicornis* muestra el porcentaje de similitud más bajo entre las especies, cercano al 15%, y se encuentra completamente aislado, muy probablemente al gran efecto dominante de esta especie sobre las otras en la zona abierta de los potreros y una marcado efecto sobre los rastrojos.

Figura 29. Dendograma que ilustra la similitud entre sitios de muestreo en la Reserva Natural “El Charmolan” (datos provenientes de la Tabla 3 - fuente este trabajo).

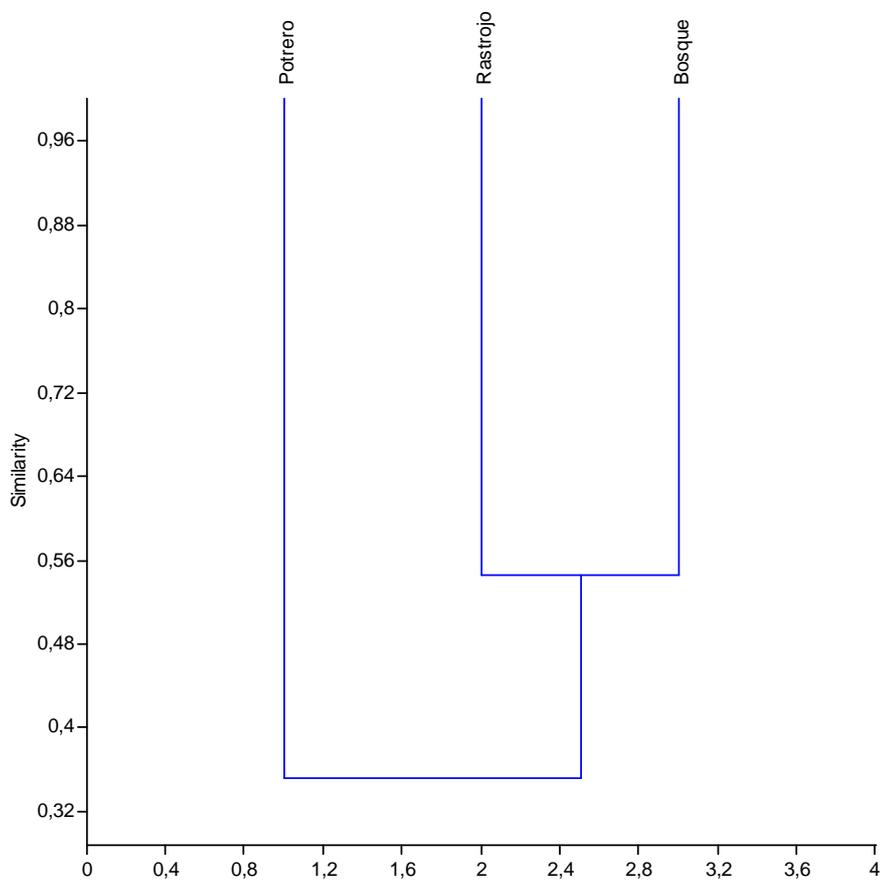
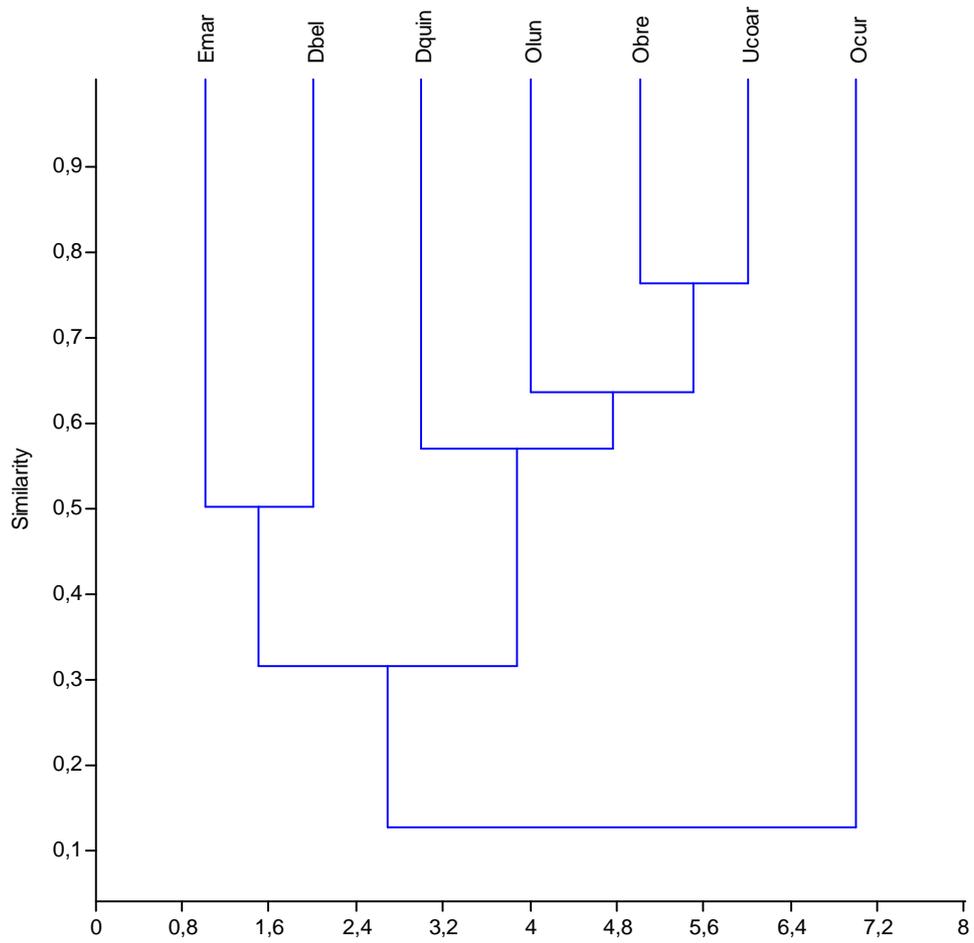


Figura 30. Dendograma que ilustra la similitud entre la comunidad de especies de escarabajos coprófagos de la Reserva Natural “El Charmolan” (datos provenientes de la tabla 3 - (fuente este trabajo).



5. DISCUSIÓN

5.1 COMPOSICIÓN DE LA COMUNIDAD DE ESCARABAJOS COPRÓFAGOS

Varios estudios locales en diferentes ecosistemas del país, muestran que tanto los patrones de diversidad de escarabajos del estiércol como la distribución de las especies están determinados por las características del suelo, la estructura de la vegetación y la oferta de alimento.¹⁵⁰ Una clasificación de las formaciones vegetales de acuerdo con los diferentes pisos térmicos presentes en el país, muestra una mayor riqueza de especies en los bosques de tierras bajas, mientras que la riqueza de especies disminuye a medida que se asciende en las montañas.

La composición de la comunidad de escarabajos coprófagos de la reserva natural “El Charmolan, presenta un bajo número de especies, sin embargo en comparación con otros estudios que han sido realizados en condiciones similares (tabla 16) superando los 2000 metros de elevación se obtuvieron resultados similares:

Al comparar el número de las especies de acuerdo con los registros establecidos por Medina *et al* (2001),¹⁵¹ este muestreo logró coleccionar el 38,8 % de las especies y el 55,5 % de los géneros registrados para la cordillera occidental, en alturas similares en las que se realizó este trabajo, además que el número de especies encontradas coincide con las especies reportadas para zonas por encima de los 2000 m. de altura. Los valores de riqueza encontrados en este trabajo se encuentran dentro del rango esperado ya que en comparación con diferentes estudios realizados en bosques con la misma altura en Colombia, los resultados obtenidos han sido muy similares (tabla 16).

Para el caso en el que los estudios se realizaron por debajo de los 2100 m. de altura existen registros en donde por encima de esta elevación ocurre una fuerte disminución en el número de especies de escarabajos coprófagos tal y como en los dos primeros reportes de la tabla 16 donde Medina *et al.* comparan la riqueza de escarabajos en una misma zona a diferentes alturas y esta se reduce en un 50%. Además que aún cuando se han desarrollado grandes esfuerzos de conservación y protección de las áreas vegetales para mantener los cuerpos acuíferos en la reserva de “El Charmolan”, todavía se sostienen algunos hábitos de entresacado de leña desde la zona de bosque y la escasa población de mamíferos silvestres de talla grande que pueden aportar un recurso valioso para estos escarabajos son objetivo de cacería (*Eira barbara*. Obs. Pers. 2007). Estas características disminuyen la capacidad de los escarabajos para encontrar recursos favorables para su desarrollo y por tanto disminuye la riqueza de especies de escarabajos coprófagos.

¹⁵⁰ CASTELLANOS *et al.*, 1999; ESCOBAR, 1994, 1997, 2000; MEDINA & KATTAN, 1996, citados en ESCOBAR F. Diversidad y distribución de los escarabajos del estiércol (Coleóptera: Scarabaeidae: Scarabaeinae) de Colombia, 2000a. p. 202.

¹⁵¹ MEDINA. *et al.* 2001. Op. Cit. pp. 135-140.

Tabla 16. Estudios sobre escarabajos coprófagos en bosques alto andinos de Colombia.

Localidad Altitud	especies/ cantidad	Especies más frecuentes	Fuente
La Suiza, Santuario Otún- Quimbaya, Risaralda (1900 m)	15 387	<i>Ontherus lunicollis</i> , <i>Uroxys pauliani</i> , <i>Canthidium sp 1.</i>	Medina <i>et al.</i> , 2002 ¹⁵²
La Pastora, Santuario Otún Quimbaya, Risaralda, (2300 m.)	8 1057	<i>Ontherus brevicollis</i> , <i>Uroxys pauliani.</i>	Medina <i>et al.</i> , 2002. ¹⁵³
El Rosal, Munchique, Cauca (1750-2000m)	18 2865	<i>Uroxys depresifrons</i> , <i>Uroxys sp 2 y</i> <i>Dichotomius satanas</i>	Narváez, Pardo- Locarno & Sevilla. 2002. ¹⁵⁴
Sabana de Bogotá, Cundinamarca (2700 m)	11 2486	<i>Ontherus brevicollis</i> , <i>Dichotomius achamas</i> y <i>Uroxys sp.</i>	Amat <i>et</i> <i>al.</i> 1997. ¹⁵⁵
Reserva Natural El Charmolán, Buesaco, Nariño (2100- 2450m.)	7 3384	<i>Onthophagus</i> <i>curvicornis</i> , <i>Ontherus</i> <i>lunicollis</i> y <i>Uroxys</i> <i>coarctatus</i>	Este trabajo
Clarete, Popayán, Cauca (1890-1940 m.)	10 1075	<i>Ontherus lunicollis</i> , <i>Uroxys aff caucanus</i> y <i>Canthidium aurifex</i>	Concha <i>et al.</i> 2010. ¹⁵⁶

También es importante mencionar que durante todo el tiempo en que se desarrollo la colecta de individuos no se encontraron especies del gremio de escarabajos rodadores como los géneros *Canthon* ó *Deltochilum* registrados en otros lugares como La Suiza o El Rosal e incluso en sitios de mayor altura como la sabana de Bogotá y a su vez muchas de estas mismas especies solo fueron colectadas en no más de 5 ocasiones que podrían llegar a considerarse especies raras o aleatorias, situación que puede verse influenciada dependiendo de la vertiente montañosa sobre la que se esté ubicada. Según Escobar¹⁵⁷ las

¹⁵² MEDINA. *et al.* 2002. Op. Cit. p. 22.

¹⁵³ MEDINA. *et al.* 2002. Op. Cit. p. 183.

¹⁵⁴ NARVÁEZ G., C.P.; PARDO LOCARNO, L.C.; SEVILLA G., F. & MADRID, O., Escarabajos saprófagos (Coleoptera: Scarabaeidae) del Parque Nacional Natural Munchique, Cauca. 2002. pp. 279.

¹⁵⁵ AMAT – GARCÍA G., LOPERA-TORO A, AMÉZQUITA-MELO S. Patrones de distribución de escarabajos coprófagos (Coleoptera: Scarabaeidae) en relicto del bosque altoandino, Cordillera oriental, Colombia. 1997. pp. 191-204.

¹⁵⁶ CONCHA C., GALLEGÓ M. & L. PARDO – LOCARNO. Fragmentación de Ecosistemas Montanos e Impactos Estructurales y Poblacionales Sobre la Comunidad de Escarabajos Coprófagos (Col.: Scarabaeinae) en el Alto Río Cauca, Popayán, Cauca. 2010. pp. 43 – 55.

¹⁵⁷ ESCOBAR F. Diversidad de coleópteros coprófagos (Scarabaeidae: Scarabaeinae) en un mosaico de hábitats en la Reserva Natural Nukak, Guaviare, Colombia. 2000b p. 203.

especies que muestran hábitos rodadores tienden a ser más abundantes en la cordillera oriental, mientras que las del tipo cavador especialmente de los géneros *Dichotomius* y *Uroxys* son más abundantes en la cordillera occidental, en tanto que la cordillera central parece tener una gran influencia desde las dos vertientes pero quizás un poco más de la cordillera oriental según lo que se puede analizar en algunos estudios realizados en departamentos como el Huila¹⁵⁸ y el Tolima^{159/160}, donde la presencia de escarabajos rodadores es más alta.

Aun así, el paisaje de la reserva “El Charmolan” ha sufrido un deterioro severo del medio ambiente por acción antrópica lo que pudo haber provocado que especies de este tipo pudieron haber existido pero se extinguieron a nivel local ya que hay registros de especies del género *Canthon* para el municipio de Chachagui (CEUN – PSO). Así se puede suponer que especies que pudieron ser muy dependientes de las zonas con vegetación boscosa probablemente fueron perdidas hace tiempo y por falta de estudios previos en la región se desconoce de su posible existencia.

Otros factores como la localización de las poblaciones de escarabajos, la alta incidencia solar en la superficie del suelo y la poca oferta de alimento, son factores que pueden explicar los valores reducidos en el número de especies o incluso las diferencias en la capacidad de atracción del estiércol utilizado en las pitfall pudieron también haber alterado los resultados, ya que para este tipo de estudios ecológicos el tipo de trampas utilizado para las colectas puede llegar a afectar significativamente los resultados. Barbero *et al.*¹⁶¹ encontraron que para los Scarabaeinae el excremento “sin uso de trampas” fue significativamente más atrayente que las trampas pitfall, resultados similares a los que obtuvo Veiga (1989)¹⁶² quien comparo diferentes modelos de trampas con cebo (trampas pitfall – cebo en la superficie de una red y estiércol libre) demostrando que mientras más “natural” sea el sistema de la trampa, más escarabajos coprófagos pueden llegar a ser colectados.

La disminución de la riqueza también podría estar influenciada por el ambiente relativamente árido en el que se ha ido transformando esta zona, lo cual puede ser consecuencia de las prácticas agrícolas intensivas de la región.

En cuanto al conjunto de la composición taxonómica de escarabajos coprófagos en la zona de estudio y trabajos similares, se reflejan parcialmente, proporciones biogeográficas similares por sobretodo dada que la dominancia de la tribu Dichotomini en la distribución de las especies en alturas que superan los 2000 m. Este hecho se explica a que casi la mitad de los escarabajos coprófagos reportados para América Latina pertenecen a los 23 géneros

¹⁵⁸ ESCOBAR F. *et al.* 2005. Op cit. p. 331.

¹⁵⁹ ESCOBAR F. Op. Cit. 1993.

¹⁶⁰ BUSTO F. & LOPERA – TORO. Preferencia por Cebo de los Escarabajos Coprofagos (Coleoptera: Scarabaeidae: Scarabaeinae) de un Remanente de Bosque Seco Tropical al Norte del Tolima (Colombia). 2003. p. 63.

¹⁶¹ BARBERO E., PALESTRINI C. & A. ROLANDO. Dung beetle conservation: effects of habitat and resource selection (Coleoptera: Scarabaeoidea).1998. p. 81.

¹⁶² Citado en Ibid. p. 81.

de esta tribu,¹⁶³ además, diferentes estudios realizados en los andes colombianos confirman que las especies pertenecientes a los géneros de *Dichotomius*, *Ontherus* y *Uroxys* cuyas historias evolutivas se remontan desde una amplia distribución en las tierras bajas, habiéndoles posibilitado dominar gran parte de las tierras altas.¹⁶⁴

La prueba de Chi cuadrado de bondad de ajuste utilizada en los estimadores en la predicción de la riqueza indicó que ninguno de estos presentaron diferencias significativas con los valores de riqueza observados, lo que asegura que el muestreo fue razonablemente confiable; sin embargo se debe recalcar que los resultados están sujetos a un tipo de muestreo (trampas pitfall – coprocebo), en un área fija (bosque sub-andino, Municipio de Buesaco) y a un periodo puntual (Marzo/07 a Ene/08) por lo tanto no se pretende reflejar valores absolutos de la zona ni de áreas similares.

Probablemente los datos difieran con respecto a la época en que fueron tomados teniendo en cuenta que según Howden & Young (1981)¹⁶⁵, las densidades poblacionales cambian de un año para otro, debido a factores climáticos como la temperatura y la precipitación, los cuales determinan la distribución espacio-tiempo de los Scarabaeidae. Aún así, se sabe que la relación entre la riqueza de especies observada y los modelos de acumulación de especies realizados alcanzó una curva asintótica cercana al 93 %, lo cual indica que el muestreo fue representativo tanto para la heterogeneidad espacial como para las épocas climáticas en las que se realizó el estudio. De manera que, aún cuando la riqueza fue bastante baja la metodología que se empleó, representa un muestreo significativo para la zona de estudio.

5.2 VARIACIÓN ESPACIAL DE LA RIQUEZA Y ABUNDANCIA DE ESCARABAJOS COPRÓFAGOS

Los efectos secundarios de la desaparición y cambios en la composición de especies de escarabajos coprófagos en zonas deforestadas en los bosques andinos son poco conocidos. Los cambios en la comunidad de estos escarabajos podrían llegar a alterar la completa funcionalidad de los ecosistemas.¹⁶⁶

Tal y como se observa en los resultados de la tabla 7 al parecer todas las especies pueden distribuirse en las tres zonas en las que se realizó el muestreo (euritípicas) aun cuando sea con muy pocos individuos. Dos de los factores que puede estar determinando este tipo de comportamiento posiblemente sean 1) la disponibilidad del recurso trófico y 2) la diversidad de la estructura vegetal.¹⁶⁷ El primero que es comúnmente un factor limitante para los escarabajos coprófagos en cualquier clase de hábitat, para este tipo de paisaje en particular puede llegar a ser mucho más intenso debido a la escases de mamíferos de gran tamaño en las zonas de bosque que les provean de fuentes de alimento, contrario a la alta

¹⁶³ GILL, 1991, citado en CASTRO. Op. Cit. p. 70.

¹⁶⁴ MEDINA *et al.* 2002 Op. Cit. p. 5.

¹⁶⁵ HOWDEN & YOUNG Op. Cit. p. 153.

¹⁶⁶ ESCOBAR 1994. Op. Cit. p. 52.

¹⁶⁷ HALFFTER & MATHEWS 1966, citados en ESCOBAR *et al.* 2004. Op. Cit. p. 66.

abundancia de estiércol de ganado que se ofrece en el área de potreros lo que pudo provocar una posible pérdida de especies. El segundo determina los niveles de riqueza y abundancia en los escarabajos coprófagos debido a la cantidad de recursos que un mayor número de estratos vegetales pueden llegar a proveer a distintos tipos de aves y mamíferos y en consecuencia mayor y más diversos recursos para escarabajos coprófagos, particularmente en los Scarabaeinae de las regiones tropicales donde la transformación de los bosques es muy intensa.

Esta cercana asociación impone restricciones de movimiento en las especies y el uso de sus hábitats.¹⁶⁸ Pero según Estrada *et al.* (1998)¹⁶⁹ algunas especies de escarabajos coprófagos pueden llegar a usar hábitats transformados por el hombre como las plantaciones de árboles y áreas de regeneración con algún grado de complejidad estructural (estratificación y dosel cerrado) similar a los bosques logrando llegar incluso a tener más especies que los hábitats boscosos.

Otra posible razón puede estar involucrada con la vagilidad de las especies (que es considerable en estos organismos voladores)¹⁷⁰ teniendo en cuenta que las distancias que separan a las zonas de muestreo pudieron no ser efectivas, además de que el estado de transición entre los hábitats que los separa puede no estar actuando como una barrera sino como un filtro selectivo¹⁷¹ posibilitando algunos ensanchamientos en los rangos de tolerancia y adaptabilidad en las especies encontradas a fin de que estas pudieran hacer uso del recurso alimenticio que se ofrece en las zonas perturbadas.

Frente a esta posición, Klein (1989)¹⁷² postula que la mayoría de las especies de escarabajos coprófagos parecen contar con adaptaciones físicas o conductuales para tolerar las condiciones adversas como las que se presentan en las zonas de potreros y los rastrojos tempranos, existiendo la probabilidad de que algunas de estas especies sean tolerantes a los cambios que se originan por la reducción de la flora silvestre. Esta situación podría estar relacionada con lo que se describe como los fenómenos de segregación e invasión de especies.

En la segregación, las especies que habitan al interior del bosque como *O. lunicollis* y *U. coarctatus* pueden lograr penetrar áreas deforestadas y en algunos de los casos pueden explotar ambientes contrastantes (bosque/potreros) evidenciando la facilidad con que los Scarabaeinae “saltan” las barreras físicas impuestas por la fragmentación y al repetirse este tipo de casos algunas especies que proceden del bosque continuo pueden convertirse en colonizadoras.¹⁷³ En la invasión por el contrario, es posible que algunas especies utilicen “corredores deforestados” para invadir zonas de mayor altura (*D. quinquelobatus* y

¹⁶⁸ DAVIS *et al.* 2001, citados en *Ibid.* p. 67).

¹⁶⁹ Citados en MEDINA *et al.* Op. Cit. p. 4.

¹⁷⁰ PECK *et al.* 1982 citado en CASTRO Op. Cit. p. 88.

¹⁷¹ GASCON *et al.* 1999, citado en *Ibid.* p. 88.

¹⁷² KLEIN. Op. Cit 1989. p. 1716.

¹⁷³ QUINTERO & HALFFTER. Op. Cit. p. 625.

O. curvicornis), aprovechando las condiciones micro climáticas similares a las que ocurren en las zonas abiertas.¹⁷⁴

Estos dos fenómenos permitirían poner en consideración la posible relación de que si las distancias entre las tres zonas de estudio no fueron lo suficientemente amplias, las estructuras del paisaje y las cercanías entre las zonas de muestreo no impedirían que las especies se trasladen entre sitios próximos y haya solapamiento en la riqueza de especies debido a que el estiércol de mamíferos y aves puede disminuir en la zona de bosque, mientras el estiércol de animales domesticados puede ser abundante y llegar a mantener a las especies dominantes de áreas abiertas.¹⁷⁵

Además, Alcaraz & Ávila (2000)¹⁷⁶ concluyeron que aunque los hábitats abiertos parecen más adecuados para los escarabajos coprófagos por la abundancia de alimento que suelen presentar, la existencia de diferentes patrones en la formación de las comunidades probablemente refleja la importancia de mantener una alta heterogeneidad en el paisaje en el orden para preservar la biodiversidad de escarabajos coprófagos.

Así mismo, el efecto de la escasez del recurso trófico, la reducción de las áreas de bosque estudiadas y la gran cercanía de estas con las áreas en estados de regeneración disminuyen la probabilidad de que persistan especies exclusivas en un solo hábitat, lo que significa que como elemento del paisaje, los fragmentos boscosos tienen un efecto adicional sobre la riqueza de especies local y hacen parte complementaria de los requerimientos de las especies permitiéndoles desarrollar una mayor plasticidad fenotípica.

También cabe la posibilidad de que la presencia de algunas especies como *D. belus* en la zona de bosque y rastrojos, y *O. curvicornis* en la zona de bosque pudieron ocurrir de manera casual o fuertemente influenciada por un factor aleatorio, como la disponibilidad de estiércol ubicado de manera fortuita dentro de las áreas boscosas por acción del ganado que pasaba de un potrero a otro entre el bosque.

Los valores de variación encontrados tanto para la riqueza de especies como para la abundancia en cada hábitat (figura 13), posiblemente sean el reflejo del grado de heterogeneidad espacial y del efecto de la simplificación del hábitat, ocasionada por la deforestación sobre los escarabajos coprófagos. La explicación a la diferencia significativa entre bosques y potreros es que aunque están todas las especies presentes en las tres zonas de muestreo la abundancia de *Onthophagus curvicornis* es muy diferente entre los dos hábitats y es la principal causa de dicha variación. Esta especie ha sido catalogada por algunos autores como “especialista de zonas abiertas”¹⁷⁷ debido a la gran capacidad que ha desarrollado para colonizar este tipo de zonas con gran abundancia de estiércol vacuno.

¹⁷⁴ HALFFTER *et al.*, 1992, citado en ESCOBAR. Op. Cit. p. 46.

¹⁷⁵ HORGAN F. Dung beetles in pasture landscapes of Central America: proliferation of synanthropic species and decline of forest specialists. 2007. p. 2163.

¹⁷⁶ Citados en *Ibid.* p. 2164.

¹⁷⁷ MEDINA *et al.* 2002. Op. Cit. Pág. 13.

La similitud de la abundancia entre el bosque y los rastrojos se ve respaldada por el hecho de que la diversidad de la estructura vegetal, es muy importante para determinar la presencia y la abundancia de escarabajos coprófagos en bosques del Neotrópico.¹⁷⁸ De hecho, esta característica en particular se usa para argumentar en favor de los Scarabaeinae como grupo indicador de bosques perturbados y modificados.¹⁷⁹ Los rastrojos de la reserva El Charmolan se formaron desde un área originalmente de bosque y aunque en este momento las dos zonas tienen una flora diferente, las partes de los rastrojos más cercanas al bosque estructuralmente son muy similares, posiblemente la distancia de los transectos entre ambas zonas no fue suficiente para establecer una diferencia entre ambas comunidades.

La disminución en la abundancia de *O. curvicornis* y el incremento de las otras especies en los bosques y rastrojos radica en la variación de la estructura vegetal. En estas zonas se presentan tanto fuertes pendientes con un suelo poco compacto, como un sotobosque espeso, compuesto de arbustos muy ramificados respectivamente lo cual puede llegar a dificultar el acceso del ganado a estas zonas y disminuir la probabilidad de encontrar individuos de esta especie de escarabajos al interior de estos hábitats.

En cambio la alta distribución de especies como *Ontherus lunicollis* y *Uroxys coarctatus* en los bosques puede estar fuertemente asociada a algún tipo de explotación especializada de los recursos como estrategias de vuelo o de parcheo en la vegetación para la localización de estiércol de animales silvestres o el uso de otras fuentes de alimento como frutos en descomposición, ya que el estiércol de ganado en esta zona es escaso. *Uroxys* es un género que posee un grupo de especies típicas de interior de bosque y otro grupo de especies comunes en potreros asociadas a excremento de ganado (Medina et al. 2002); sin embargo algunos autores han reportado que la especie *Uroxys coarctatus* se distribuye por igual tanto en zonas de bosque como en pastizales manteniéndose únicamente restringida a los bosques altoandinos y zonas de páramo por encima de los 2250 m. de elevación.^{180/181} *Ontherus lunicollis* tiene amplios requerimientos de hábitat, y está ampliamente distribuida en Colombia.¹⁸² Actualmente ha sido utilizada en estudios para la conversión de los potreros de ganado convencionales en Sistemas Silvo-Pastoriles (SSP) con una consistente recuperación de los suelos y procesos ecológicos controlados por estos escarabajos.¹⁸³

Se podría decir que el número de pequeños y grandes cavadores se incrementa conforme aumenta el grado de perturbación en el ambiente, tal es el caso de especies como *D. belus*, *D. quinquelobatus* y *O. curvicornis*, sin embargo en *U. coarctatus* y *O. brevicollis* aún cuando se incrementa el número de individuos colectados de bosque a rastrojos, este

¹⁷⁸ HALFFTER and MATTHEWS 1966; HALFFTER et al. 1992, citados en ANDRESEN E. Op. Cit. p. 646.

¹⁷⁹ DAVIS et al. 2001, HALFFTER & ARELLANO 2002, DAVIS & PHILIPS 2005, citados en Ibid. p. 646.

¹⁸⁰ ESCOBAR 2000a Op. Cit. p. 203.

¹⁸¹ MEDINA et al. 2002. Op Cit. p. 13.

¹⁸² Ibid. p. 139.

¹⁸³ GIRALDO C., ESCOBAR F., CHARA J. & Z. CALLE. The Adoption of Silvopastoral System Promotes the Recovery of Ecological Processes Regulated by Dung Beetles in the Colombian Andes. 2010. p. 6.

disminuye hacia las zonas más degradadas de potreros, sugiriendo que el área de rastrojos favorece el desarrollo de estas dos poblaciones.

Los muestreos con diferencia en el gradiente altitudinal que presenta el áreas de estudio, indican que la composición de especies es diferente al comparar los dos extremos en el rango de elevación (2100 – 2500 m). Al parecer el límite de distribución de algunas especies se encuentra cerca de los 2300 m debido a limitaciones fisiológicas que no les permiten cruzar ciertos límites climáticos.¹⁸⁴

Escobar et al.¹⁸⁵ evidenciaron que ciertos grupos de especies están relacionados a ciertos rangos de elevación como *Bdelyrus taplanadae*, *Canthon avernas*, *Canthon politus*, *Dichotomius protectus*, *Deltochilum mexicanum*, *Ontherus cypressicornis*, *Ontherus kirschi*, *Eurysternus marmoreus* y *Sulcophanaeus velutinus* habitan en bosques sub-andinos entre los 1250 – 2000 m. de elevación, mientras que *Deltochilum hypponum*, *Dichotomius achamas*, *Cryptocanthon altus*, *Ontherus brevicollis*, *Uroxys coarctatus* y *Uroxys caucanus* están restringidas a bosques alto andinos y zonas de páramos por encima de los 2250 m de elevación.

Pero la elevación por sí sola no es un factor que pueda explicar los factores de abundancia de las especies de escarabajos coprófagos y las variaciones de la diversidad en las comunidades. Por lo tanto, el factor que más influye en la distribución de las comunidades es la complejidad de la estructura vegetal presente en las zonas de estudio, observándose como en las zonas con una mayor diversidad vegetal como en el bosque y los rastrojos se reflejan los valores de abundancia mas uniformes entre las especies debido a la capacidad de los hábitats para ofrecer diferentes tipos de recursos, contrario a lo que ocurre en la matriz de los potreros donde a pesar de la abundancia del estiércol de ganado, las condiciones ambientales extremas como la radiación solar directa, disminución de la humedad relativa y suelos blandos que se originan por ausencia de estructuras vegetales favorecen a solo unas pocas especies capacitadas para consumir el recurso en medio de las condiciones externas en que se encuentra.

Otra manifestación de los reajustes en la comunidad de coprófagos como consecuencia de la deforestación está relacionada con la segregación temporal durante el día respecto a la repartición del recurso. Los escarabajos coprófagos exhiben patrones de actividad durante el día, que les permiten una mejor repartición del recurso. Algunas especies concentran su habilidad en el alba o el crepúsculo, otras durante la mañana y algunas durante las primeras horas de la noche.¹⁸⁶ En la zona de estudio se presume que la mayoría de las especies son de hábitos nocturnos o crepusculares a excepción de *O. curvicornis* que tiene una actividad netamente diurna como lo establecen Medina et al.¹⁸⁷ razón por la cual su actividad puede

¹⁸⁴ LOBO & HALFFTER. Op. Cit. p. 122.

¹⁸⁵ ESCOBAR et al. Op. Cit. p. 8.

¹⁸⁶ HANSKI & CAMBEFORT, 1991, p. 148.

¹⁸⁷ Ibid. p. 148.

verse fuertemente afectada cuando el recurso ha sido previamente ocupado por especies nocturnas o crepusculares como las de rastrojos.¹⁸⁸

Respecto a los resultados obtenidos en el cálculo de la biomasa (tabla 7) según Cepeda *et al.*,¹⁸⁹ los escarabajos atraídos por las trampas pitfall en las zonas de bosque son a menudo menores en equivalencia a las de potreros en territorios de alta montaña, una explicación para esto puede ser que debido a la alta abundancia de recurso disponible en los potreros para los escarabajos que toleran las condiciones de esta zona, estos manifiestan una gran abundancia de individuos.

Analizando toda la situación se puede observar cómo el desarrollo de la vegetación secundaria de los rastrojos y la disponibilidad de estiércol en sitios abiertos con respecto a sitios con densa formación vegetal han favorecido la interconexión entre los fragmentos y el bosque continuo, ya que la abundancia del estrato arbóreo puede ayudar a mitigar la pérdida de las especies que mejor se asocian al bosque,¹⁹⁰ facilitando la dispersión de los individuos entre las zonas de distintos hábitats¹⁹¹ y reduciendo la severidad en la reducción de las especies de escarabajos por efecto de la potrerización,¹⁹² todo esto ha facilitado el mantenimiento de la comunidad de escarabajos coprófagos y evitar la pérdida de las especies existentes.

5.3 VARIACIÓN TEMPORAL DE LA RIQUEZA Y ABUNDANCIA DE ESCARABAJOS COPRÓFAGOS

La estacionalidad y la abundancia en las especies de Scarabaeinae es generalmente controlada por tres factores ambientales: la temperatura, la humedad y la precipitación¹⁹³ y algunos factores biológicos como el movimiento de diversos vertebrados a lo largo de los hábitats y la disponibilidad del recurso¹⁹⁴. Las abundancias de escarabajos coprófagos que se registraron, típicamente presentan cambios estacionales relacionados con la llegada de las épocas lluviosas y un descenso de la abundancia durante la época seca.

En muchos casos la severidad de la estación seca restringe la actividad de mucha especies de coleópteros coprófagos.¹⁹⁵ En el desarrollo de este estudio no se evidenció una estacionalidad climática significativa en la abundancia de los escarabajos coprófagos (figura 15), pero se observa la disminución en la abundancia de algunas especies durante

¹⁸⁸ HANSKI & CAMBEFORT, 1991, p. 148.

¹⁸⁹ CEPEDA J., SABOGAL A. & T. LEÓN. Aproximación Comparativa a La Diversidad de Arañas y Coleópteros en Cultivos de Café Bajo Manejo Convencional y Orgánico. 2009. p. 2065.

¹⁹⁰ PERFECTO & VANDERMEER 2002, PINEDA et al. 2005; citados en QUINTERO & HALFFTER Op. Cit. p. 626.

¹⁹¹ ABERG *et al.* 1995, RENJIFO 2001; citados en Ibid. p. 626.

¹⁹² GASCON *et al.* 1999, BORGES & STOUFFER 1999; citados en Quintero Ibid. p. 626.

¹⁹³ WOLDA, 1988, citado en ESCOBAR. Op. Cit. p. 51.

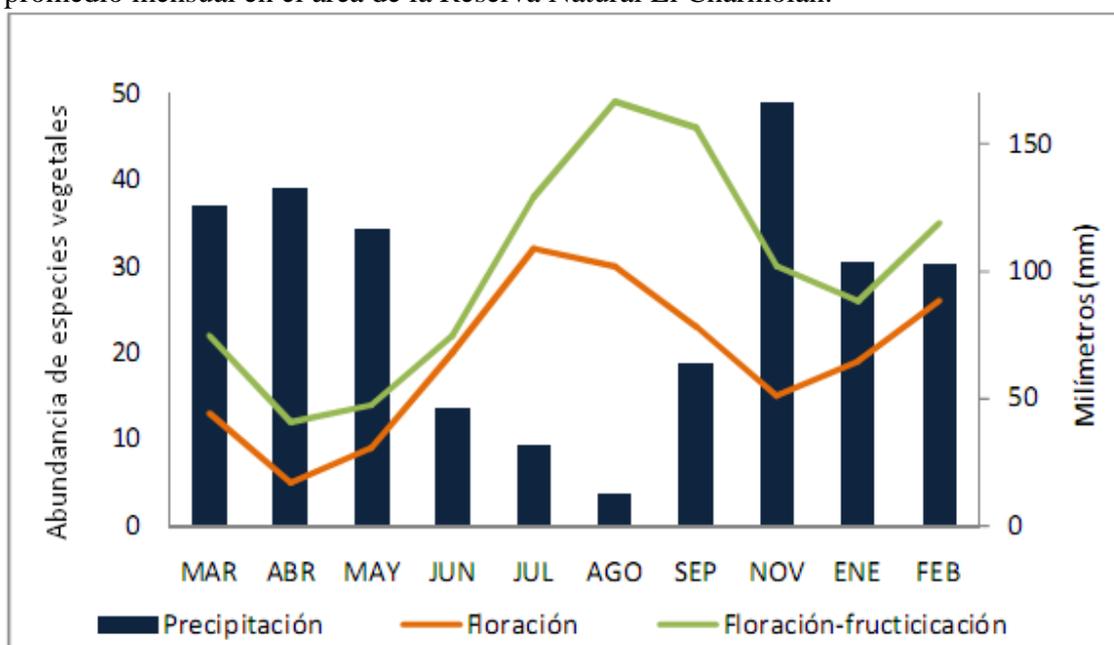
¹⁹⁴ HANSKI & CAMBEFORT, 1991. p. 149.

¹⁹⁵ JANZEN 1983, citado en ESCOBAR, 1994. Op. Cit. p. 51.

las épocas de sequía y un incremento de esta hacia las épocas de lluvias (figuras 17 a 26), para la mayoría de las especies en la zona de rastrojos y potreros.

Los picos de abundancia para todas las especies en los sitios de muestreo parecen alternarse a lo largo del año permitiendo la explotación de los recursos en diferentes épocas, estimulando la coexistencia como en el caso de *Ontherus lunicollis* y *Uroxys coarctatus* que de forma contraria aumentan su abundancia hacia épocas de sequía en la zona de bosques a como lo hacen las otras especies. Este evento puede explicarse debido a que aún cuando el recurso excremento no es estacional, durante la época de sequía existen picos en la producción de frutos en el interior del bosque (figura 31) otorgando la disponibilidad de recursos para aves y mamíferos, y a su vez para los escarabajos.

Figura 31. Ciclo anual de floración y fructificación de las especies vegetales y precipitación promedio mensual en el área de la Reserva Natural El Charmolan.¹⁹⁶



Este comportamiento de *O. lunicollis* y *U. coarctatus* cuando la actividad de las otras especies del gremio disminuye, notablemente les permite a estas una mejor explotación del recurso pudiendo ser esta una adaptación asincrónica tendiente a la coexistencia con otras especies para reducir la competencia inter-específica. Esta estrategia de colonización es conocida como: dinámica de lotería¹⁹⁷ que resulta de especies que tienen la exclusividad en el uso del recurso en un determinado hábitat, lo mismo que ocurre para *O. curvicornis* para la zona de potreros.

¹⁹⁶ Samboni V. Op. Cit. p. 46.

¹⁹⁷ HANSKI 1991, citado en MONTES DE OCA ET & G. HALFFTER. Daily and seasonal activities of a guild of the coprophagous, burrowing beetle (Coleoptera Scarabaeidae Scarabaeinae) in tropical grassland. 1995. Pág. 178.

El comportamiento bimodal de la mayoría de las especies de bosque y rastrojos (figura 16) corresponde a los meses de mayor humedad (figura 3). El segundo pico corresponde a una masiva emergencia de adultos desde los nidos hechos tras un largo periodo de sequía. Estos escarabajos esperan estas lluvias para salir a la superficie. Por consiguiente, el primer pico corresponde a una no bien definida época seca correspondiente a los nidos hechos por los adultos que salieron en las lluvias del segundo pico hacia el mes de noviembre. Esta tendencia se ve relacionada con la disponibilidad de alimento en las zonas de estudio y la fenología de las plantas.

Debido a esta característica, la distribución espacial de las especies de escarabajos coprófagos no es homogénea a lo largo del tiempo. Un escarabajo coprófago puede ampliar o reducir su distribución en función de cambios en el ambiente. Además, algunos tipos de escarabajos pueden variar su fenología en función, por ejemplo, de las condiciones de un año determinado, pudiendo llegar a no emerger o ser detectables todos los años.¹⁹⁸

Los escarabajos coprófagos de la reserva El Charmolan por ejemplo, son un grupo que parecen presentar importantes tasas anuales de recambio faunístico. Howden & Young¹⁹⁹ anotan que en áreas con una prolongada temporada de sequía la pupa puede mantenerse dentro de la cámara de cría, hasta que haya suficiente humedad para que el adulto emerja. En otra instancia, de acuerdo a Janzen (1983)²⁰⁰ la temporada de sequía limita la actividad de muchas especies de escarabajos coprófagos al impedir la elaboración de galerías en el suelo, debido a la dureza y compactación del mismo. Razón por demás que muchas de las especies de escarabajos de “El Charmolan” incrementen su actividad reproductiva durante los inicios de las lluvias, puesto que les permiten un mejor uso de los suelos para la nidificación.

Sin embargo, en el caso de los potreros el estiércol de vaca no se ve afectado en su consistencia y calidad por las intensas lluvias, ni tampoco por una severa sequía y dado que el estiércol es un recurso de distribución no aleatoria y efímero con un alto nivel nutritivo para algunos insectos pero sujeto a ligeros cambios físicos y químicos que lo convierte en un recurso de uso rápido.²⁰¹ Estas características del recurso propiciarían el incremento en el número de individuos de la especie *Onthophagus curvicornis* sin importar la temporada en la que se encuentre, información muy similar a la reportada en Barro Colorado, Panamá²⁰² donde por ejemplo, frecuentemente durante todo el año hay varias generaciones de escarabajos, pero hay variación en el tamaño de la población de las especies entre temporadas de lluvia y sequía.

¹⁹⁸ Valverde A. & J. Hortal. Op. Cit. p. 152.

¹⁹⁹ HOWDEN & YOUNG. Op. Cit. p. 152

²⁰⁰ citado en BOHÓRQUEZ J. C. & J. MONTROYA. Abundancia Y Preferencia Trófica de *Dichotomius belus* (Coleoptera: Scarabaeidae) En La Reserva Forestal De Colosó, Sucre. 2009. p. 5.

²⁰¹ HANSKI & CAMBEFORT, 1991, citados en CASTRO. Op. Cit. p. 70.

²⁰² HOWDEN & YOUNG. Op. Cit. p. 153.

Por último, la escasa abundancia de *E. marmoreus* a todo lo largo del muestreo puede deberse a que según varios autores ^{203/204/205}, esta especie tiende a ser más abundante en bosques y selvas húmedas por debajo de los 2000 m de elevación lo que explicaría que su presencia en “El Charmolan” se encuentra en sus límites de tolerancia fisiológica tanto por el gradiente de elevación como en el de humedad. Este último factor en particular podría ser un útil como indicador para evaluar a futuro cambios en el gradiente de humedad dentro de los bosques andinos por acción de la desertificación tanto antrópica como natural que se está formando en la reserva.

5.4 DIVERSIDAD

Los cálculos desarrollados para las curvas de abundancia-diversidad indican que según lo establecido por Moreno (2001),²⁰⁶ en todos los casos, las áreas de muestreo se ajustan al modelo de serie geométrica el cual se considera un patrón de repartición de recursos que surge del mecanismo de preferencia de nicho²⁰⁷ que se encuentra con frecuencia en los ecosistemas severos, donde los individuos compiten por el acceso a los recursos escasos, y por tanto, esto explicaría las distribuciones encontradas debido a la baja diversidad y alta dominancia que se presenta.

Igualmente se le considera un indicador de equitabilidad, en donde se asume que la primera especie en colonizar el recurso obtiene una fracción “k” del total de este; la segunda especie toma una fracción “k” de lo que sobra y la repartición continúa este proceso de división hasta que el total del nicho queda completo. El ensamblaje más uniforme, es aquel cuya pendiente este menos pronunciada.²⁰⁸

De los resultados la zona de potreros obtuvo la mayor pendiente en la curva, lo que indica que la comunidad es significativamente menos uniformemente estructurada que en los hábitats forestales de bosque y rastrojo. Ineludiblemente la zona de potreros es la que presenta los valores más bajos de diversidad en la región tal como se menciona en otros estudios (aún cuando se encuentran a una menor altitud), debido a las condiciones del efecto de intervención antrópica²⁰⁹ o por factores como la reducción de la disponibilidad de alimento y condiciones edáficas desfavorables para la fauna coprófaga,²¹⁰ (pero con una alta abundancia de individuos de una sola especie que refleja un ajuste de las poblaciones al recurso disponible).

²⁰³ OROZCO J. & M. PÉREZ. 2008. Escarabajos Coprófagos (Coleoptera, Scaraboidea) del Parque Nacional Los Estoraques (Norte de Santander, Colombia). Pág. 38.

²⁰⁴ ESCOBAR 1994, Op. Cit. p. 46.

²⁰⁵ CONCHA *et al.* 2010. Op. Cit. Pág.54.

²⁰⁶ MORENO. Op. Cit. p. 34.

²⁰⁷ HE & TANG 2008, citados en MACAGNO A. & C. PALESTRINI. The maintenance of extensively exploited pastures within the Alpine mountain belt: implications for dung beetle conservation (Coleoptera: Scarabaeoidea). 2009. Pág. 3318.

²⁰⁸ *Ibid.* p. 3318.

²⁰⁹ ESCOBAR 1994, Op. Cit. p. 46.

²¹⁰ AMÁT *et al.* Op. Cit. p. 200.

Dentro de los factores determinantes de la distribución de escarabajos coprófagos a lo largo de un determinado hábitat, el componente vegetal puede influenciar esta distribución.²¹¹ En la reserva natural “El Charmolan” las zonas de bosque y rastrojos, presenta una fuerte influencia de muchas especies arbustivas con diferentes grados de crecimiento (ANEXO C), en los cuales se puede observar un sotobosque muy denso y ramificado en rastrojos hasta estratos arbóreos con luminosidad variable y suelos cubiertos con una gran capa de hojarasca en los bosques, lo cual indicaría una alta heterogeneidad ambiental. Según Lopera (1996),²¹² este tipo de composición vegetal a lo largo de un gradiente horizontal podría estar afectado la distribución de las especies de escarabajos coprófagos, pues en el interior del bosque la diversidad vegetal (que en la mayoría de las ocasiones tiende a ser más elevada que las zonas menos conservadas), existe una mayor cantidad de recursos alimenticios que lo que pueden ofrecer las zonas perturbadas, para que un mayor número de especies de aves y mamíferos y que en consecuencia ofrecerá mayor número de recursos a la comunidad de escarabajos coprófagos posibilitando una mayor distribución de este mismo aumentando la diversidad del gremio.

Por lo anterior, los valores más elevados de diversidad en estas zonas, podrían deberse tanto por la estratificación vertical como de la densidad de la vegetación de sotobosque, factores que explican los cambios en la riqueza y la abundancia en otras regiones.²¹³

De esta forma Halffter y Arellano (2002)²¹⁴ también concluyen que en condiciones tropicales, el grado de diversidad de la estructura vegetal es el parámetro de la comunidad que más influye en el gremio de los Scarabaeinae. Para la zona estudiada, la zona de bosques continuos y las áreas de rastrojos con avanzados periodos de recuperación parecen constituir un elemento esencial para el establecimiento de la comunidad, demostrando que a pesar del tamaño reducido de estas zonas y su baja representatividad en el paisaje son un factor fundamental para la sobrevivencia de las especies de Scarabaeinae.

Los resultados del método del índice de valor ecológico “Ind-Val” ayudaron a determinar que una gran parte de las especies con un valor entre el 25% y 50 % de este índice tienen potencial para indicar diferencias estructurales entre los sitios estudiados. Sin embargo, hay que considerar que estos resultados podrían cambiar con la inclusión de un mayor número de sitios.

Se esperaría que el número de especies indicadoras disminuyera, porque de esta forma resultarían típicas para un grupo de sitios en vez de una sola área de estudio. Sin embargo, también es de esperarse que algunas especies sean robustas al incremento de sitios y se mantengan las características como buenas indicadoras (tabla 1), es por esto que la especie más abundante de la zona de potreros y las rastrojos: *Onthophagus curvicornis* que ha sido

²¹¹ NEALIS, 1977; LUMARET, 1983; HANSKI, 1989 Y DOUBE, 1991; citados en ESCOBAR Op. Cit. p. 48.

²¹² Citado en ARDILA, Op. Cit. p. 64.

²¹³ ARELLANO 2002, citados en MOLINA. Op. Cit. p. 15.

²¹⁴ Ibid. p. 15.

catalogada como una especie dominante de zonas abiertas²¹⁵ se la propone como bioindicadora de hábitats perturbados por intervención de actividad ganadera, cuya abundancia en este tipo de ambientes posiblemente se explique porque: 1) sus ciclos biológicos requieren de condiciones de baja humedad y alta temperatura, 2) sus estrategias de nidificación involucran una alta fecundidad y 3) en estas áreas la oferta del recurso es mayor por la actividad ganadera que se desarrolla en la zona, lo que permite que haya abundancia de estiércol vacuno, el cual prefieren estos escarabajos para anidar.

²¹⁵ MEDINA *et al.* Op. Cit. 2002. p. 185.

6. CONCLUSIONES

1. En la Reserva Natural El Charmolan se encuentran siete especies de escarabajos coprófagos que son: *Dichotomius belus*, *D. quinquelobatus*, *Eurysternus marmoreus*, *Ontherus brevicollis*, *O. lunicollis* y *Onthophagus curvicornis*), un bajo número de especies encontradas que se justifica por el rango de elevación en el cuál se encuentra ubicada la reserva y la ausencia de escarabajos coprófagos del gremio de los rodadores.
2. El principal factor que esta determinando de la distribución espacial de los escarabajos coprófagos en la RN El Charmolan especialmente hacia las zonas de bosque y rastrojo es la diversidad vegetal y en segunda instancia la abundancia y disponibilidad del recurso trófico, este último con mayor repercusión hacia las zonas de potrero por acción de la abundancia del estiércol de ganado.
3. Existen patrones claros en la distribución temporal de las especies de escarabajos coprófagos de acuerdo a la disponibilidad del recurso trófico y la fenología de las plantas
4. Las áreas de bosque y rastrojos presentan una baja diversidad de especies de escarabajos coprófagos en comparación con áreas de estudio similares que se encuentran ubicadas a menores altitudes, como el pie de monte andino donde la diversidad es mucho más elevada por la mayor cantidad de recursos existentes
5. Las áreas de potreros presentan una muy baja diversidad de especies de escarabajos coprófagos que es muy similar a otras zonas con las mismas características incluso ubicadas a menor altitud, debido a la dominancia de una sola especie sobre el uso del recurso alimenticio.
6. La compleja estructura de las áreas vegetales de los bosques y rastrojos en la reserva “El Charmolan” y la mayor diversidad de recursos y nichos tróficos disponibles para la comunidad de masto y avifauna silvestres favorece el incremento de la diversidad de escarabajos coprófagos dentro de la reserva.
7. La asincronía a nivel espacio-temporal en que la cual las especies pueden hacer uso del mismo recurso trófico en el mismo espacio a lo largo de los meses posibilitando la coexistencia de las mismas.
8. Existen diferencias altamente significativas en la distribución altitudinal que tienen algunas especies de escarabajos coprófagos por encima de los 2300 metros de elevación a través de las distintas áreas de estudio, debido a factores de limitación fisiológica para este grupo de insectos.
9. La conservación de las áreas de bosques y rastrojos es adecuada en comparación con otros sitios ubicados a la misma altura, lo cual se ve reflejado en el estado de diversidad de la comunidad de escarabajos coprófagos en estas mismas zonas.

7. RECOMENDACIONES

1. Se sugiere realizar una ampliación de este estudio en diferentes zonas de la región a fin de registrar si las comunidades con una alta dominancia de la especie *O. curvicornis* pueden estar relacionada con zonas altamente intervenidas.
2. Mantener monitoreos periódicos en esta zona de estudio para observar los estados de la diversidad en los diferentes grados de regeneración vegetal a fin de establecer diferentes estrategias de conservación.
3. Estudiar la composición de la comunidad de escarabajos coprófagos en relictos de bosque cercanos a El Charmolan con mejor grado de conservación con la finalidad de encontrar un mayor número ó diferentes especies que las registradas en este estudio.
4. Estudiar la historia natural y distribución geográfica de la especie *E. marmoreus*, la cual podría estar relacionada con un gradiente de humedad y ser útil en la evaluación de la desertificación.

BIBLIOGRAFÍA

AGUILAR C., MARTÍNEZ E., & L. ARRIAGA. Deforestación y Fragmentación de Ecosistemas. ¿Qué tan Grave es el Problema en México? Biodiversitas. Año 5. numero 30. 2000. pp. 7 – 11. México D. F.

AMÉZQUITA S., FORSYTH A., LOPERA-TORO A. & A. CAMACHO. Comparación de la Composición y la Riqueza de Especies de Escarabajos Coprófagos (Coleóptera: Scarabaeidae) en Remanentes de Bosque de la Orinoquía Colombiana. Acta Zoológica Mexicana. 76. 1999. pp. 113 – 126.

AMAT – GARCÍA G. LOPERA-TORO A, AMÉZQUITA-MELO S. Patrones de distribución de escarabajos coprófagos (Coleóptera: Scarabaeidae) en relicto del bosque altoandino, Cordillera oriental, Colombia. Caldasia. 19 (1-2). 1997. pp. 191-204.

_____. -- _____. Fundamento y Métodos para el Estudio de los Insectos. Universidad Nacional de Colombia. Facultad de Ciencias. Instituto de Ciencias Naturales. Bogotá D.C. 2007.

ANDAGUA S. Escarabajos Coprófagos (Coleóptera: Scarabaeoidea) Asociados a Hongos en la Sierra Madre Occidental, Durango, México: con una Compilación de las Especies Micetofagas. México. Acta Zool. Mex: Vol 80. 2000. p. 119 - 130.

ANDRESEN E. Dung beetle assemblages in primary forest and disturbed habitats in a tropical dry forest landscape in western Mexico. J Insect Conserv 12. 2008. pp. 639–650.

ARDILA J. Diversidad de Escarabajos Coprófagos (Coleóptera: Scarabaeinae) en Transectos Borde – Interior en un Bosque Montano (Medina, Cundinamarca). Trabajo de Grado. Bogotá D. C. 2005. Universidad Pontificia Javeriana. Programa de Biología.

BARBERO E., PALESTRINI C. & A. ROLANDO. Dung beetle conservation: effects of habitat and resource selection (Coleoptera: Scarabaeoidea). Journal of Insect Conservation, Vol. 3. 1999. pp. 75–84.

BEGON M., HARPER J. & C. TOWNSEND. Ecología: Individuos, Poblaciones y Comunidades. Ediciones Omega S. A. Barcelona 2006.

BOHÓRQUEZ J. C. & J. MONTOYA. Abundancia Y Preferencia Trófica de *Dichotomius belus* (Coleóptera: Scarabaeidae) En La Reserva Forestal De Coloso, Sucre. Boletín del Museo de Entomología de la Universidad del Valle 10(1). 2009. pp. 1-7.

BORROR, D. & D. DeLong. An introduction to the study of insects. 3 rd ed. Holt, Rinehart Winston. Engelhardt, W. 1964.

BUSTO F. & LOPERA – TORO. Preferencia por Cebo de los Escarabajos Coprófagos (Coleóptera: Scarabaeidae: Scarabaeinae) de un Remanente de Bosque Seco Tropical al Norte del Tolima (Colombia). 2003. Sociedad entomológica Aragonesa. pp. 59 – 65.

CALDERÓN J. “Charmolan”. Rostros y Retos de la Conservación. En Impresión. Ed. Universidad de Nariño. 2008.

CASTRO D. Estudio del comportamiento de la comunidad de escarabajos coprófagos (Scarabaeinae y Coprinae), en áreas de colonización de la selva amazónica, departamento del Guaviare. Universidad Nacional de Colombia. Programa de Biología. Bogotá D.C. 2001.

CEPEDA J., SABOGAL A. & T. LEÓN. Aproximación Comparativa a La Diversidad de Arañas y Coleópteros en Cultivos de Café Bajo Manejo Convencional y Orgánico. Rev. Bras. De Agro ecología/nov. Vol. 4 No. 2. 2009. pp. 2063 – 2066.

COLWELL, R. & J. A. CODDINGTON. Estimating terrestrial biodiversity through extrapolation. *Philosophical Transactions of the Royal Society (Series B)* 345. 1994. pp. 101-118.

CONCHA C., GALLEGO M. & L. PARDO – LOCARNO. Fragmentación de Ecosistemas Montanos e Impactos Estructurales y Poblacionales Sobre la Comunidad de Escarabajos Coprófagos (Col.: Scarabaeinae) en el Alto Río Cauca, Popayán, Cauca. bol. cient. mus. hist. nat. 14 (1). 2010. pp. 43 – 55.

ESCOBAR F. Estudio de la Comunidad de Coleópteros Coprófagos (Scarabaeidae) en un remanente de bosque seco al Norte del Tolima, Colombia. *Caldasia* 19 (3). 1993. pp. 419 – 430.

_____. Excremento, Coprófagos y Deforestación en Bosques de Montaña al Sur Occidente de Colombia. Trabajo de grado. Cali. 1994. Universidad del Valle. Departamento de Biología.

_____. Diversidad y distribución de los escarabajos del estiércol (Coleóptera: Scarabaeidae: Scarabaeinae) de Colombia, En: F. Martín-Piera, J. J. Morrone & A. Melic (Editores). Hacia un proyecto CYTED para el inventario y estimación de la diversidad entomológica de Iberoamérica PRIBES. Monografías Tercer Milenio, Vol. 1. Sociedad Entomológica Aragonesa. CYTED, Instituto Humboldt. 2000^a. 326 p. ISBN: 84-922495-1-X.

_____. Diversidad de coleópteros coprófagos (Scarabaeidae: Scarabaeinae) en un mosaico de hábitats en la Reserva Natural Nukak, Guaviare, Colombia. *Acta Zoológica Mexicana* (n.s) 79. 2000b. pp. 103-121.

- _____. & P. CHACÓN. Distribución espacial y temporal en un gradiente de sucesión de la fauna de coleópteros coprófagos (Scarabaeinae, Aphodiinae) en un bosque tropical montano, Nariño – Colombia. *Revista Biología Tropical*. Vol. 48 N° 4. 2000.
- _____. J.M. LOBO AND G. HALFFTER. Altitudinal variation of dung beetle (Scarabaeidae: Scarabaeinae) assemblages in Neotropical mountains. *Global Ecology and Biogeography – Journal of Macroecology*. 2004. GEB-2004-2007.
- FAVILA M. & G. HALFFTER. The Use of Indicators Groups for Measuring Biodiversity Related to Community Structure and Function. *Acta Zoológica Mexicana*. Nueva serie. N° 72. 1997.
- FEINSINGER, P. El diseño de estudios de campo para la conservación de la biodiversidad. Editorial Fundación Amigos de la Naturaleza. Santa Cruz de la Sierra, Bolivia. 2004.
- FUENTES P. Composición y Distribución Espacio-Temporal de Escarabajos Coprófagos (Coleóptera: Scarabaeidae: Scarabaeinae) en el Bosque Municipal de Mariquita, Tolima. Trabajo de Grado. Universidad Nacional de Colombia. Bogotá D.C. 2004.
- GARCÍA, J, & PARDO-LOCARNO. Escarabajos Scarabaeinae saprófagos (Coleóptera: Scarabaeidae) en un bosque muy húmedo pre montano de los Andes Occidentales Colombianos. *Ecología aplicada* Diciembre. vol.3, no.1-2. 2004. pp. 59-63.
- GIRALDO C., ESCOBAR F., CHARA J. & Z. CALLE. The Adoption of Silvopastoral System Promotes the Recovery of Ecological Processes Regulated by Dung Beetles in the Colombian Andes. *Insect Conservation and Diversity*. 2010. Pp. 1 – 8.
- HALFFTER G. A Strategy for Measuring Landscape Biodiversity. *Biology International* 36. 1998. pp. 3-17.
- HALFFTER G. & M. FAVILA. The Scarabaeinae (Insecta: Coleoptera) an animal group for analyzing, inventorying and monitoring biodiversity in tropical rainforest and modified landscapes. *Biology International* 27: 15 – 22. 1993.
- HANSKI I. Dung Beetles. *Rain Forest Ecosystems*. Chapter 28. 1989.
- _____. & Y. CAMBEFORT. *Dung Beetle Ecology*. Princeton University Press. New Jersey. 1991.
- HIDALGO A.; JARAMILLO M.; JOJOA M. & NUPAN J. Comparación de la Diversidad de Coprófagos de Bosque Secundario y Primario de la Reserva Natural Río Ñambi. Universidad de Nariño. Facultad de Ciencias Naturales y Matemáticas. Programa de Biología. 2003. Artículo sin Publicar.

_____. & M. ORTEGA. Comparación de Diversidad, Abundancia y Riqueza de la Comunidad de Coleópteros Coprófagos en un Bosque Húmedo Primario y Secundario de la Reserva Natural Río Nambi. Universidad de Nariño. Programa de Biología. 2004. Artículo sin Publicar.

HORGAN F. Dung beetles in pasture landscapes of Central America: proliferation of synanthropic species and decline of forest specialists. *Biodivers Conserv* 16. 2007. pp. 2149–2165.

HORGAN F. Dung Beetle Assemblages in Forest and Pastures of El Salvador: A Functional comparison. *Biodivers Conserv* 17. 2008. pp. 2961 – 2978.

HOWDEN & YOUNG. Contributions of the American Entomological Institute. Vol. 18. 1981. pp. 1-204.

LOBO J. Los Escarabeidos Coprófagos: un Grupo de Insectos con Posibilidades. *Revista Aragonesa Entomológica*. Madrid, España. 1 (2). 1992. pp. 73 – 78.

_____. & G. HALFFTER. Biogeographical and ecological factors affecting the altitudinal variation of mountainous communities of coprophagous beetles (Coleoptera, Scarabaeoidea): a comparative study. *Annals of the Entomological Society of America* 93. 2000. pp 115-126.

KLEIN B. Effects of forest fragmentation on dung and carrion beetle communities in central Amazonia. *Ecology* 70. 1989. pp. 1715-1725.

MACAGNO A. & C. PALESTRINI. The maintenance of extensively exploited pastures within the Alpine mountain belt: implications for dung beetle conservation (Coleoptera: Scarabaeoidea). *Biodivers Conserv* Vol. 18. 2009. pp. 3309–3323.

MEDINA, C. & LOPERA – TORO. Clave ilustrada para la identificación de géneros de escarabajos coprófagos (Coleóptera: Scarabaeinae) de Colombia. *Caldasia*, 22(2). 2000. pp. 299- 315.

_____, _____--_____, VITOLO A. & GILL. Escarabajos Coprófagos (Coleóptera; Scarabaeidae; Scarabaeinae) de Colombia. *Biota Colombiana* 2(2). 2001. pp. 131 – 144.

_____, F. ESCOBAR & G. KATTAN. Diversity, habitat use of dung beetles in a restored Andean landscapes. *Biotropica* 34(1). 2002. pp. 181-187

MOLINA L. Patrones de Diversidad de la Comunidad de Escarabajos Coprófagos (Coleóptera –Scarabaeidae Scarabaeinae) en la Zona Cafetera Quindío Colombia. Bogotá D.C. Trabajo de Grado. 2005. Universidad Nacional de Colombia. Programa de Biología.

- MONTES DE OCA ET & G. HALFFTER. Daily and Seasonal Activities of a Guild of the Coprophagous, Burrowing Beetle (Coleoptera Scarabaeidae Scarabaeinae) in Tropical Grassland. *Tropical Zoology*. 8. 1995. pp.159-180.
- MORENO, C. E. Métodos para medir la biodiversidad. M&T–Manuales y Trabajo SEA, Vol. 1. Zaragoza, 2001. pp. 84.
- MURCIA C. Edge Effects in Fragmented Forest. Implications for Conservation. *Trends in Ecology and Evolution TREE* 10 (2). 1995. pp. 58-62.
- NARVÁEZ G., C.P.; PARDO LOCARNO, L.C.; SEVILLA G., F. & MADRID, O., Escarabajos saprófagos (Coleóptera: Scarabaeidae) del Parque Nacional Natural Munchique, Cauca (en) Resúmenes XXXVII Congreso Nacional de Ciencias Biológicas (ACCB). San Juan de Pasto-Nariño-Colombia. 2002. pp. 279.
- NUPAN M. & J. RIASCOS. Influencia de Factores Ambientales en el Patrón de Distribución de *Ischanocolus* Spl (Aranae: Mygalomorphae). Trabajo de grado. Pasto. Colombia. 2008. Universidad de Nariño. Facultad de Ciencias Exactas y Matemáticas. Programa de Biología.
- OROZCO J. & M. PÉREZ. 2008. Escarabajos Coprófagos (Coleoptera, Scaraboidea) del Parque Nacional Los Estoraques (Norte de Santander, Colombia). *Revista Brasileira de Entomologia*. 52 (1): 36-40.
- PANTOJA Y. Distribución Espacio Temporal y Comportamiento del Pato Pico de Oro (*Anas geórgica spinicauda*) en la Cuenca Alta del Río Guamues – Nariño. Colombia. Trabajo de Grado. Pasto. Colombia. 2007. Universidad de Nariño. Facultad de Ciencias Exactas y Matemáticas. Programa de Biología.
- PARAMO G. Manual de Métodos y Procedimientos. Sistema de Monitoreos de Áreas Forestales del Pacífico Colombiano. 1999. Santa Fé de Bogotá. Ministerio de Medio Ambiente. Conif. Birf. Primera Edición. 510 p.
- PARDO – LOCARNO L., ARROYO J. & F. QUIÑONEZ. Observaciones de los Escarabajos Copronecrófagos y Sapromelífagos de San Luis Robles, Nariño. Museo de Historia Natural. 2004.
- _____ – _____ L., & SEVILLA, F. Reconocimiento sistemático y filiaciones geográficas de la comunidad de escarabajos coprófagos (Col. Scarabaeidae) de Munchique, Tambo, Cauca (en) XXXIV Congreso de la Sociedad Colombiana de Entomología SOCOLEN. Libro de resúmenes. Cartagena. 2007. pp. 30.
- PULIDO L., RIVEROS R., GAST F. & P. VON HILDEBRAND. Escarabajos Coprófagos (Coleoptera: Scarabaeidae: Scarabaeinae) Del Parque Nacional Natural “Serranía De

Chiribiquete”, Caquetá, Colombia (Parte I). Escarabeidos de Latinoamérica: estado del conocimiento. 2003. pp. 51-58. ISBN 84-932807-4-7.

QUINTERO, I. & G. HALFFTER. Temporal changes in a community of dung beetles (Insecta: Coleoptera: Scarabaeinae) resulting from the modification and fragmentation of tropical rain forest. *Acta Zoológica Mexicana* (n. s.), 25(3). 2009. pp. 625-649.

ROMERO E. & J. ÁVILA. Effect of Elevation and Type of Habitat on the Abundance and Diversity of Scarabaeoid Dung Beetle Assamblages in a Meditarrean Area from Southern Peninsula Area. *Zoological Studies* 39(4). 2000. pp. 351 – 359.

RUIZ A. Caracterización de la Reserva “El Charmolan” Municipios de Chachagui y Buesaco, Nariño. Trabajo de grado. Universidad del Tolima. Ibagué. 2002. Facultad de Ciencias. Programa de Biología.

SAMBONI V. Interacción Colibrí - Flor en un Bosque Fragmentado Seco Montano. (Reserva Natural El Charmolan). Vereda Hatotongosoy. Buesaco. Trabajo de Grado. Pasto, Colombia. 2010. Universidad de Nariño. Facultad de Ciencias Exactas y Matemáticas. Programa de Biología.

SOLÍS A. Instituto Nacional de Biodiversidad. La superfamilia Scarabaeoidea de costa Rica. <http://www.inbio.ac.cr/papers/lameli/scarab.html#Sca>. [Consulta: viernes 3 de octubre de 2008].

TEJADA-CRUZ C, MEHLTRETER K & V. JOSA. Agroecosistemas cafetaleros de Veracruz: Indicadores ecológicos multi-taxonómicos: Capítulo 20. 2008.

TORRES O., C.A.; PARDO-LOCARNO, L.C. & MADRID, O. Escarabajos copronecrófagos (Scarabaeinae) en tres circunstancias ambientales en la zona de amortiguamiento del santuario de fauna y flora Otún-Quimbaya, Risaralda, Colombia (en) Resúmenes XXXVII Congreso Nacional de Ciencias Biológicas (ACCB). San Juan de Pasto-Nariño-Colombia. 2002. p. 249.

VALVERDE A. & J. HORTAL. Las Curvas de Acumulación de Especies y la Necesidad de Evaluar la Calidad de los Inventarios Biológicos. *Revista Ibérica de Aracnología*. Vol. 8, 31-XII. 2003. pp. 151 – 161.

VELÁSQUEZ G. Dinámica Sucesional de un Bosque Sub-andino en la Reserva Natural Privada “El Charmolan”, Vereda Hatotongosoy, Buesaco, Nariño. Trabajo de grado. Pasto, Colombia. 2010. Universidad de Nariño. Facultad de Ciencias Exactas y Matemáticas. Programa de Biología.

VILLARREAL H., M. ÁLVAREZ, S. CÓRDOBA, F. ESCOBAR, G. FAGUA, F. GAST, H. MENDOZA, M. OSPINA y A.M. UMAÑA. Segunda edición. 2006. Manual de métodos para el desarrollo de inventarios de biodiversidad. Programa de Inventarios de

Biodiversidad. Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt.
Bogotá, Colombia. p. 236.

ANEXOS

ANEXO A. Figuras esquemáticas de la morfología típica de un escarabajo coprófago subfamilia Scarabaeinae.²¹⁶

Figura A. Vista dorsal del escarabajo *Sulcophanaeus velutinus* en que se muestra algunas de las principales partes de su cuerpo. (ant= antena; ca= cabeza; el= élitro; es= escutelo; fe= femur; pi= pigidio; pr= protórax; ta= tarso; ti= tibia).

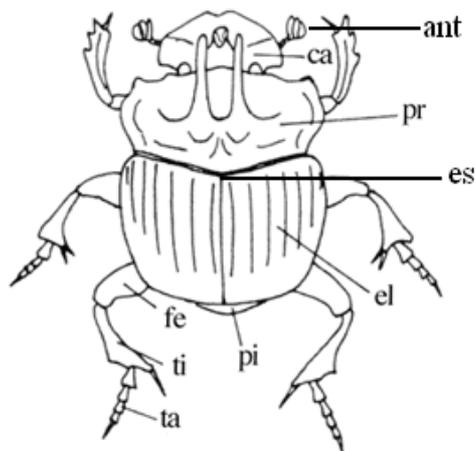
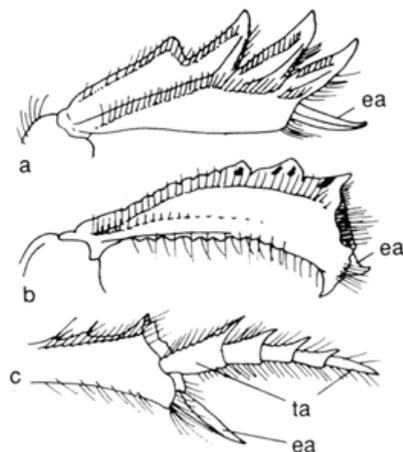


Figura B. Patas de escarabeidos: a, pata anterior de un *Coprophanaeus solisi*; b, pata anterior de un *Eurysternus foedus*; c, pata posterior de un *Coprophanaeus solisi* en que se nota la ausencia de uñas tarsales. (ea= espolón apical; ta= tarsos).



²¹⁶ Solis Op. cit. <http://www.inbio.ac.cr/papers/lameli/scarab.html#Sca.2008>.

Figura C. Vista dorsal de la pata anterior izquierda de un escarabeino (*Dichotomius annae*). (ea= espolón apical; fe= femur; ta= tarsos; ti= tibia).

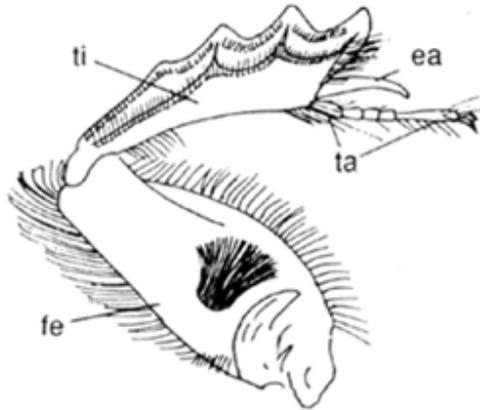


Figura D. Vista dorsal de la cabeza de un escarabeino (*Canthon deyrollei*). (cl= cípeo; fr= frente).

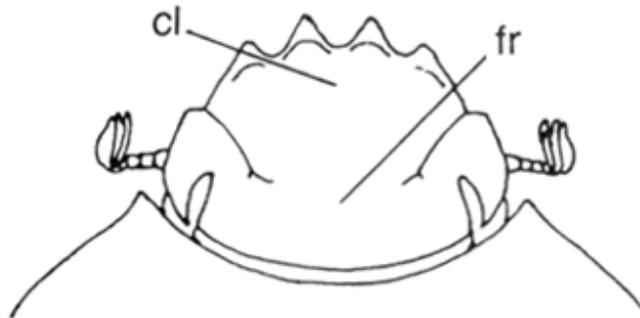


Figura E. Vista lateral del extremo posterior del cuerpo de representantes de dos grupos de lamelicornios: a, Passalidae; b, Scarabaeinae. (el= elitro; et= esternitos abdominales; pi= pigidio).

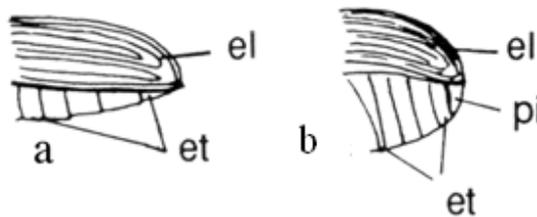
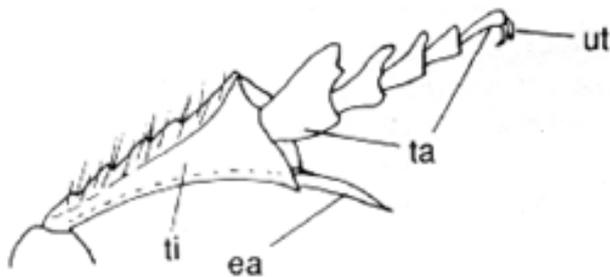


Figura F. Pata posterior de Scarabaeinae (*Dichotomius* sp) (ea= espolón apical; ta= tarsos; ti= tibia; ut= uñas tarsales).



ANEXO B. Clases de tamaños utilizadas en el cálculo de la biomasa (fuente este trabajo).

Clases de Tamaño	Rango (mm)	Media Geométrica (mm)
1	0 - 0,5	0,42
2	0,5 - 0,64	57
3	0,64 - 0,9	0,77
4	0,9 - 1,2	1,04
5	1,2 - 1,7	1,43
6	1,7 - 2,1	1,92
7	2,1 - 3,0	2,6
8	3,0 - 4,1	3,51
9	4,1 - 5,4	4,75
10	5,4 - 7,5	6,43
11	7,5 - 10	8,7
12	10 - 13,5	11,75
13	13,5 - 18	16
14	18 - 25	21,5
15	25 - 33	29
16	33 - 46	39,5
17	46 - 60	53,5
18	60 - 83	72

ANEXO C. Tablas de registro de las especies vegetales más representativas de cada una de las zonas de estudio (fuente este trabajo).

ESPECIES DEL BOSQUE EN ESTRATO ARBUSTIVO				
FAMILIA	Especie	Abundante	Frecuente	Escasa
Annonaceae	<i>Annona quinduensis</i> Kunth	X		
Rubiaceae	<i>Palicuorea angustifolia</i> Kunth	X		
Piperaceae	<i>Piper pubiovarium</i> C. DC	X		
Piperaceae	<i>Piper lacunosum</i> Kunth		X	
Piperaceae	<i>Piper bogotense</i> C. DC.		X	
Celastraceae	<i>Maytenus verticillata</i> (Ruiz & Pav.) DC.			X
Melastomataceae	<i>Miconia versicolor</i> Naudin			X

ESPECIES DEL BOSQUE EN ESTRATO ARBÓREO				
FAMILIA	Especie	Abundante	Frecuente	Escasa
Myrsinaceae	<i>Geissanthus sp.</i>	X		
Araliaceae	<i>Oreopanax floribundus</i> Kunth	X		
Rubiaceae	<i>Palicuorea angustifolia</i> Kunth	X		
Annonaceae	<i>Annona quinduensis</i> Kunth		X	
Rubiaceae	<i>Cinchona pubescens</i> Vahl		X	
Moraceae	<i>Ficus velutina</i> Humb. & Bonpl. ex Willd.		X	
Piperaceae	<i>Piper lacunosum</i> Kunth		X	
Fagaceae	<i>Quercus humboldtii</i> Bonpl.		X	
Celastraceae	<i>Maytenus verticillata</i> (Ruiz & Pav.) DC.			X
Melastomataceae	<i>Miconia versicolor</i> Naudin			X
Myrtaceae	<i>Myrcianthes orthostemon</i> (O. Berg) Grifo			X
Piperaceae	<i>Piper bogotense</i> C. DC.			X
Rhamnaceae	<i>Rhamnus sphaerosperma</i> Sw.			X
Fabaceae	<i>Senna pistacifolia</i> (Kunth) H. S. Irwin & Barneby.			X

ESPECIES DEL RASTROJO I EN ESTRATO ARBUSTIVO				
FAMILIA	Especie	Abundante	Frecuente	Escasa
Asteraceae	<i>Liabum sp.</i>		X	
Rosaceae	<i>Rubus urticifolius</i> Poir.		X	

Annonaceae	<i>Annona quinduensis</i> Kunth.		X	
Melastomataceae	<i>Miconia versicolor</i> Naudin.			X
Piperaceae	<i>Piper subflavum</i> C. DC.			X
Myrtaceae	<i>Psidium guianensis</i> Sw.			X
Lamiaceae	<i>Salvia tortuosa</i> Kunth			X

ESPECIES DEL RASTROJO I EN ESTADO ARBÓREO				
FAMILIA	Especies	Abundante	Frecuente	Escasa
Lythraceae	<i>Lafoensia acuminata</i> Ruiz & Pav.	X		
Araliaceae	<i>Oreopanax floribundus</i> Kunth	X		
Rubiaceae	<i>Palicourea angustifolia</i> Kunth	X		
Fabaceae	<i>Mimosa quitensis</i> Kunth		X	
Fabaceae	<i>Senna pistacifolia</i> (Kunth) H. S. Irwin & Barneby		X	
Monimiaceae	<i>Siparuna echinata</i> (Kunth) A. DC.		X	
Bignoniaceae	<i>Delostoma integrifolium</i> D. Don			X
Myrcinaceae	<i>Geissanthus sp.</i>			X
Melastomataceae	<i>Leandra subseriata</i> (Naudin) Cogn.			X
Polygalaceae	<i>Monina sp.</i>			X
Myrsinaceae	<i>Myrsine coriácea</i> (Sw.) R. Br.			X

ESPECIES INTRODUCIDAS PARA REFORESTACIÓN				
FAMILIA	Especies	Abundante	Frecuente	Escasa
Asteraceae	<i>Montanoa quadrangularis</i> Shultz Bip		X	
Asteraceae	<i>Tithonia diversiflora</i> (Hemsl.) A. Gray.		X	

ESPECIES DEL RASTROJO II EN ESTRATO ARBUSTIVO				
FAMILIA	Especie	Abundante	Frecuente	Escasa
Melastomataceae	<i>Miconia versicolor</i> Naudin.	X		
Asteraceae	<i>Baccharis trinervis</i> (Lam.)		X	
Asteraceae	<i>Liabum sp.</i>		X	
Fabaceae	<i>Mimosa quitensis</i> Kunth		X	
Fabaceae	<i>Mimosa albida</i> Humb. &		X	

	Bonpl. ex Willd.			
Sapindaceae	<i>Dodonea viscosa</i> Jacq.			X
Melastomataceae	<i>Leandra subseriata</i> (Naudin) Cogn.			X
Rubiaceae	<i>Palicourea angustifolia</i> Kunth			X
Rosaceae	<i>Rubus urticifolius</i> Poir.			X

ESPECIES DEL RASTROJO II EN ESTADO ARBÓREO				
FAMILIA	Especies	Abundante	Frecuente	Escasa
Fabaceae	<i>Mimosa quitensis</i> Kunth	X		
Melastomataceae	<i>Miconia versicolor</i> Naudin		X	
Fabaceae	<i>Senna pistacifolia</i> (Kunth) H. S. Irwin & Barneby		X	
Melastomataceae	<i>Leandra subseriata</i> (Naudin) Cogn.			X
Araliaceae	<i>Oreopanax floribundus</i> Kunth			X

ESPECIES DEL RASTROJO II EN ESTRATO ARBUSTIVO				
FAMILIA	Especie	Abundante	Frecuente	Escasa
Melastomataceae	<i>Leandra subseriata</i> (Naudin) Cogn.		X	
Asteraceae	<i>Liabum sp.</i>		X	
Melastomataceae	<i>Miconia versicolor</i> Naudin		X	
Fabaceae	<i>Mimosa albida</i> Humb. & Bonpl. ex Willd.		X	
Lamiaceae	<i>Salvia tortuosa</i> Kunth		X	
Rosaceae	<i>Rubus urticifolius</i> Poir.		X	
Annonaceae	<i>Annona quinduensis</i> Kunth			X
Asteraceae	<i>Baccharis trinervis</i> (Lam.)			X
Sapindaceae	<i>Dodonea viscosa</i> Jacq.			X
Celastraceae	<i>Maytenus verticillata</i> (Ruiz & Pav.) DC.			X
Fabaceae	<i>Mimosa quitensis</i> Kunth			X
Piperaceae	<i>Piper subflavum</i> C. DC.			X
Rubiaceae	<i>Palicourea angustifolia</i> Kunth			X

ESPECIES DEL RASTROJO III EN ESTADO ARBÓREO				
FAMILIA	Especies	Abundante	Frecuente	Escasa
Myrsinaceae	<i>Geissanthus sp.</i>	X		
Lythraceae	<i>Lafoensia acuminata</i> Ruiz & Pav.		X	
Melastomataceae	<i>Leandra subseriata</i> Ruiz & Pav.		X	

Melastomataceae	<i>Miconia versicolor</i> Naudin		X	
Fabaceae	<i>Mimosa quitensis</i> Kunth		X	
Araliaceae	<i>Oreopanax floribundus</i> Kunth		X	
Rubiaceae	<i>Palicourea angustifolia</i> Kunth		X	
Piperaceae	<i>Piper subflavum</i> C. DC.		X	
Fabaceae	<i>Senna pistacifolia</i> (Kunth) H. S. Irwin & Barneby		X	
Rubiaceae	<i>Cinchona pubescens</i> Vahl			X
Bignoniaceae	<i>Delostoma integrifolium</i> D. Don			X
Celastraceae	<i>Maytenus verticillata</i> (Ruiz & Pav.) DC.			X
Myrtaceae	<i>Myrcianthes orthostemon</i> (O. Berg) Grifo			X

ESPECIES DEL RASTROJO II EN ESTADO HERBÁCEO				
FAMILIA	Especies	Abundante	Frecuente	Escasa
Fabaceae	<i>Desmodium sericophyllum</i> Schlttdl.	XX		
Poaceae	<i>Andropogon bicornis</i> L.		X	
Papilionaceae	<i>Otholobium mexicanum</i> (L. f.) jw Grimes			X

ESPECIES DEL RASTROJO IV EN ESTADO ARBUSTIVO				
FAMILIA	Especies	Abundante	Frecuente	Escasa
Sapindaceae	<i>Dodonea viscosa</i> Jacq.		X	
Melastomataceae	<i>Miconia versicolor</i> Naudin		X	
Fabaceae	<i>Mimosa albida</i> Humb. & Bonpl. ex Willd.		X	
Myrtaceae	<i>Psidium guianensis</i> Sw.		X	
Asteraceae	<i>Chromolaena taconata</i> (Klatt) R. M. King & H. Rob.		X	
Asteraceae	<i>Clibadium suriname</i> L.		X	
Asteraceae	<i>Baccharis trinervis</i> (Lam.)		X	
Asteraceae	<i>Calea glomerata</i> Klatt			X

ESPECIES DEL RASTROJO IV EN ESTADO ARBÓREO				
FAMILIA	Especies	Abundante	Frecuente	Escasa
Bignoniaceae	<i>Delostoma integrifolium</i> D. Don	XX		
Sapindaceae	<i>Dodonea viscosa</i> Jacq.	X		
Melastomataceae	<i>Miconia versicolor</i> Naudin	X		
Fabaceae	<i>Mimosa albida</i> Humb. & Bonpl. ex Willd.	X		

Lythraceae	<i>Lafoensia acuminata</i> Ruiz & Pav.		X	
Melastomataceae	<i>Leandra subseriata</i> Ruiz & Pav.		X	
Myrcinaceae	<i>Myrsine guianensis</i> (Aubl.) O. Kuntze		X	
Fabaceae	<i>Mimosa quitensis</i> Kunth		X	
Fabaceae	<i>Senna pistacifolia</i> (Kunth) H. S. Irwin & Barneby		X	
Asteraceae	<i>Steiractinia sodiroi</i> (Hieron.) S. F. Blake		X	
Asteraceae	<i>Lepidaploa canescens</i> (Kunth) H. Rob.			X
Polygalaceae	<i>Monina sp.</i>			X
Myrcinaceae	<i>Myrsine coriácea</i> (Sw.) R. Br.			X
Araliaceae	<i>Oreopanax floribundus</i> Kunth			X
Rubiaceae	<i>Palicourea angustifolia</i> Kunth			X
Monimiaceae	<i>Siparuna echinata</i> (Kunth) A. DC.			X
Bignoniaceae	<i>Tecoma stans</i> (L.) Juss.			X

ESPECIES DE POTRERO EN ESTADO HERBÁCEO				
FAMILIA	Especies	Abundante	Frecuente	Escasa
Poaceae	<i>Pennisetum clandestinum</i> Hochst. ex Chiov.	XX		
Poaceae	<i>Paspalum macrophyllum</i> Kunth		X	
Poaceae	<i>Calamagrostis sp.</i>			X
Fabaceae	<i>Desmodium sercophyllum</i> Schldtl.			X
Fabaceae	<i>Desmodium molliculum</i> (HBK) L.			X
Poaceae	<i>Setaria parviflora</i> (Poir.) Kerguélen.			X

ESPECIES DE POTRERO EN ESTADO ARBUSTIVO				
FAMILIA	Especies	Abundante	Frecuente	Escasa
Asteraceae	<i>Baccharis latifolia</i> (Ruiz & Pav.) Pers.		X	
Asteraceae	<i>Calea glomerata</i> Klatt			X
Asteraceae	<i>Chromolaena taconata</i> (Klatt) R. M. King & H. Rob.			X
Fabaceae	<i>Mimosa albida</i> Humb. & Bonpl. ex Willd.			X
Fabaceae	<i>Mimosa quitensis</i> Kunth			X
Myrtaceae	<i>Psidium guianensis</i> (Aubl.) O. Kuntze			X

ANEXO D. Fotografías de las especies colectadas en el desarrollo del muestreo (fuente este trabajo).

Dichotomius belus macho (vista de planta)



Dichotomius belus macho (vista lateral)



Dichotomius belus hembra (vista de planta)



Dichotomius belus hembra (vista lateral)



Dichotomius quinquelobatus macho (vista de planta)



Dichotomius quinquelobatus macho (vista lateral)



Dichotomius quinquelobatus hembra (vista de planta)



Dichotomius quinquelobatus hembra (vista lateral)



Eurysternus marmoreus (vista de planta)



Eurysternus marmoreus (vista lateral)



Ontherus brevicollis (vista de planta)



Ontherus lunicollis macho (vista de planta)



Ontherus lunicollis macho (vista lateral)



Ontherus lunicollis hembra (vista de planta)



Ontherus lunicollis hembra (vista lateral)



Onthophagus curvicornis macho (vista de planta)



Onthophagus curvicornis macho (vista lateral)



Onthophagus curvicornis hembra (vista de planta)



Onthophagus curvicornis hembra (vista lateral)



Uroxys coarctatus (vista de planta)



6	7	7	7
7	7	7	7
7	7	7	7
7	7	7	7
7	7	7	7
7	7	7	7
7	7	7	7
7	7	7	7
7	7	7	7
Promedios	6,85	6,55	7,25

RASTROJO			
MUESTRA	ACE	CHAO 2	Michael-Menten
3	5	0,11	7
4	6	7	7
5	7	6	8
6	7	7	8
6	7	7	8
6	7	7	8
6	7	7	8
6	7	6	7
6	7	7	7
6	7	7	7
6	7	7	7
6	7	7	7
7	7	7	7
7	7	7	7
7	7	7	7
7	7	7	7
7	7	7	7
7	7	7	7
7	7	7	7
Promedio	6,83	6,5	7,27

POTRERO			
MUESTRA	ACE	CHAO 2	Michael-Menten
3	5	0,11	7
4	6	7	7
5	7	6	8
6	7	7	8
6	7	7	8
6	7	7	8
6	7	7	8
6	7	6	7
6	7	7	7
6	7	7	7
6	7	7	7
7	7	7	7
7	7	7	7
7	7	7	7
7	7	7	7
7	7	7	7
7	7	7	7
7	7	7	7
Promedio	6,83	6,5	7,27

ANEXO F. Tabla de abundancias absolutas de escarabajos coprófagos para comparar la abundancia de especies entre las zonas de muestreo mediante la prueba de Kruskal-Wallis (fuente este trabajo).

Salidas de Muestreo	Bosque	Rastrojo	Potrero
1	49	188	448
2	28	57	44
3	38	51	212
4	100	80	178
5	84	278	622
6	76	104	116
7	117	69	112
8	40	87	206
Total	532	914	1938

ANEXO G. Tablas de abundancia absoluta de escarabajos coprófagos por especies utilizadas para comparar las diferencias altitudinales entre los transectos muestreados mediante la prueba de T (T1 a T4 = Transectos) (fuente este trabajo).

Salidas de Muestreo	<i>D. bel</i>		<i>D. quin</i>		<i>O. bre</i>		<i>O. lun</i>		<i>O. cur</i>		<i>U. coar</i>	
	T1/T2	T3/T4	T1/T2	T3/T4	T1/T2	T3/T4	T1/T2	T3/T4	T1/T2	T3/T4	T1/T2	T3/T4
1	0	2	0	48	33	3	15	60	62	413	37	0
2	0	1	0	20	7	1	2	23	14	31	21	1
3	0	1	1	3	3	3	6	22	64	190	2	0
4	0	0	0	0	3	4	14	78	126	123	1	0
5	1	28	0	38	55	14	46	54	133	494	117	2
6	0	10	1	16	37	7	28	34	32	67	62	1
7	0	8	0	15	15	6	8	81	5	93	48	17
8	0	2	2	5	5	0	22	36	66	184	7	3

ANEXO H. Tabla de datos utilizada para realizar la correlación de Spearman entre los valores de precipitación y el total de individuos por salida (fuente este trabajo).

Salidas de Muestreo	Precipitación en ml	Total de Individuos por Salida
1	212,9	685
2	212,9	129
3	24,6	301
4	3	358
5	258,1	984
6	315	296
7	287,2	298
8	287,2	333

ANEXO I. Tabla de valores utilizada para comparar la riqueza de especies entre las temporadas climáticas mediante la U de Mann Whitney. Los valores de M1 a M3 corresponden a la riqueza de las especies en cada temporada: cuatro de lluvia – cuatro de sequía por zona muestreada (fuente este trabajo).

Muestras	TEMPORADA	
	Lluvias	Sequias
M1 – Bosque	5	5
M1 – Bosque	4	5
M1 – Bosque	5	5
M1 – Bosque	6	4
M2 – Rastrojo	6	5
M2 – Rastrojo	6	4
M2 – Rastrojo	7	7
M2 – Rastrojo	6	7
M3 - Potrero	7	4
M3 – Potrero	6	4
M3 – Potrero	6	6
M3 – Potrero	6	6
Promedio	5,83	5,16

ANEXO F. Tabla de abundancias relativas transformadas con logaritmo utilizada para comparar las temporadas climáticas de lluvia y sequia mediante la prueba de T. Nota: los valores de M1 a M3 corresponden a las abundancias relativas transformadas con logaritmo en cada temporada: Cuatro de lluvia – cuatro de sequía por zona muestreada (fuente este trabajo).

Muestras	TEMPORADA	
	Lluvia	Sequia
M1 – Bosque	1,6902	1,5798
M1 – Bosque	2,2742	1,7076
M1 – Bosque	2,6513	2,3263
M1 – Bosque	1,4472	2
M2 – Rastrojo	1,7559	1,9031
M2 – Rastrojo	1,6435	2,2504
M2 – Rastrojo	1,9243	2,0682
M2 – Rastrojo	2,444	1,8388
M3 - Potrero	2,7938	2,0492
M3 – Potrero	1,8808	1,6021
M3 – Potrero	2,017	1,9395
M3 – Potrero	2,0645	2,3139