

ESTRUCTURA DE LAS COMUNIDADES DE ESCARABAJOS
COPRÓFAGOS (COLEOPTERA: SCARABAEIDAE: SCARABAEINAE) EN
UN GRADIENTE ALTITUDINAL EN EL DEPARTAMENTO DE NARIÑO AL
SUROCCIDENTE DE COLOMBIA

Carmen Patricia Botina Beltrán
Jhoana Isabel Castillo García

UNIVERSIDAD DE NARIÑO
FACULTAD DE CIENCIAS EXACTAS Y NATURALES
DEPARTAMENTO DE BIOLOGÍA
SAN JUAN DE PASTO
2012

ESTRUCTURA DE LAS COMUNIDADES DE ESCARABAJOS
COPRÓFAGOS (COLEOPTERA: SCARABAEIDAE: SCARABAEINAE) EN
UN GRADIENTE ALTITUDINAL EN EL DEPARTAMENTO DE NARIÑO AL
SUROCCIDENTE DE COLOMBIA

Carmen Patricia Botina Beltrán
Jhoana Isabel Castillo García

Trabajo de grado presentado como requisito para optar al título de Biólogo

Director:
E. Aquiles Gutiérrez Zamora
Msc.

UNIVERSIDAD DE NARIÑO
FACULTAD DE CIENCIAS EXACTAS Y NATURALES
DEPARTAMENTO DE BIOLOGÍA
SAN JUAN DE PASTO
2012

“Las ideas y conclusiones aportadas del trabajo de grado, son responsabilidad exclusiva de su autor”.

Artículo 1° del acuerdo N° 324 del 11 de octubre de 1966, por el honorable Concejo Directivo de la Universidad de Nariño.

Nota de aceptación

E. AQUILES GUTIERREZ Z.

Director

DORA NACY PADILLA GIL

Jurado

GUILLERMO CASTILLO BELÁLCAZAR

Jurado

DEDICATORIA

A la familia CENTI porque allí conocí de
mi Papito Dios y su asombroso amor.

A mi familia: mi papá, mamá y hermano
por quererme y apoyarme.

A mi amor Wiki por amarme.

Patricia Botina Beltrán

A mis padres Olga y Gerardo;
mis hermanos: Juan, Alex, Andrés y Royer
por su amor, sus consejos,
su apoyo en todo momento y por motivarme
constantemente para que nunca desfallezca. Los quiero

Jhoana Castillo García

AGRADECIMIENTOS

Al Sistema de Investigaciones de la Vicerrectoría de Investigaciones, Postgrados y Relaciones Internacionales (VIPRI) de la Universidad de Nariño por la aprobación y el financiamiento de la tesis.

A la Fundación Ecológica Los Colibríes de Altaquer por su apoyo, colaboración y por permitirnos trabajar en la Reserva Natural Río Ñambí.

A la Universidad de Nariño, el laboratorio de entomología y a su encargado Mauricio Rodríguez Valencia, por su valiosa colaboración y amistad en todo el transcurso de la carrera.

Al Instituto Alexander von Humboldt y a su encargada Claudia Medina y su asistente Luis Edier Franco por su ayuda en la determinación taxonómica.

Al Instituto de Ciencias Naturales de la Universidad Nacional Sede Bogotá y su encargado Germán Amat García por permitirnos el ingreso a la colección de entomología y su colaboración en los inicios de este trabajo.

A nuestros jurados Dora Nancy Padilla y Guillermo Castillo Belalcázar por sus valiosos aportes.

A nuestro asesor Aquiles Gutiérrez por su amistad, enseñanzas, sugerencias y colaboración en el desarrollo de este trabajo.

A Alejandro Lopera por sus sugerencias y ayuda en la identificación de algunos ejemplares.

Al programa de Biología de la Universidad de Nariño y su directora Martha Sofía González.

A José Ernesto Pérez y Yuly Caicedo nuestros grandes amigos quienes nos han acompañado y ayudado de manera desinteresada en el transcurso de estos años.

A Diego Martínez por su amistad y ayuda en la realización del trabajo.

A todos los compañeros que con su compañía a lo largo de la carrera han hecho nuestros días agradables.

Y a todas esas personas que conocimos en el transcurso de la fase de campo y que nos colaboraron de manera incondicional.

A nuestros padres, familiares y amigos.

TABLA DE CONTENIDO

	Pág.
INTRODUCCIÓN.....	21
1. OBJETIVOS.....	25
1.1 OBJETIVO GENERAL.....	25
1.2 OBJETIVOS ESPECÍFICOS.....	25
2. MARCO TEÓRICO.....	26
2.1 ECOLOGÍA DE GRADIENTES.....	26
2.1.1. Patrones de distribución de las especies a lo largo de gradientes altitudinales.....	27
2.2. ECOLOGÍA DE COMUNIDADES.....	30
2.2.1. Composición y riqueza de especies.....	32
2.2.2. Abundancia.....	32
2.2.3. Diversidad.....	33
2.2.4. Ecomorfología.....	34
2.3. CONCEPTO DE GREMIOS.....	34
2.3.1. Gremios de coprófagos.....	35
2.4. EFECTO DE BORDE.....	36
2.5. INSECTOS BIOINDICADORES.....	38
3 ANTECEDENTES.....	40
4. MATERIALES Y MÉTODOS.....	43
4.1 DESCRIPCIÓN GENERAL DEL ÁREA DE ESTUDIO.....	43
4.1.1 Localidad 1. Vereda Buenavista, Localidad El Peje.....	44
4.1.2 Localidad 2. Reserva Natural Río Ñambí.....	46
4.1.3 Localidad 3. Vereda Andalucía.....	47
4.1.4 Localidad 4. Vereda La Oscurana.....	49
4.2 FASE DE CAMPO.....	50
4.2.1 Métodos de muestreo y captura.....	51
4.3 FASE DE LABORATORIO.....	52
4.3.1. Procesamiento de ejemplares.....	52

4.3.2. Determinación de los ejemplares.....	52
4.4 ESTRATEGIAS DEL ANÁLISIS DE LA INFORMACIÓN.....	53
5. RESULTADOS.....	57
5.1 CARACTERIZACIÓN DE LA COMPOSICIÓN, RIQUEZA Y ABUNDANCIA.....	57
5.1.1. Composición.....	57
5.1.2. Riqueza.....	60
5.1.3. Abundancia.....	65
5.1.4. Modelos para la distribución de la abundancia relativa.....	66
5.1.5. Curvas de abundancia relativa.....	67
5.1.6. Índices de diversidad.....	69
5.2. ASOCIACIÓN ESPACIAL DE LA COMPOSICIÓN DE LAS COMUNIDADES DE ESCARABAJOS COPRÓFAGOS.....	72
5.3 GREMIOS DE LAS COMUNIDADES DE ESCARABAJOS COPRÓFAGOS.....	74
5.4 CARACTERÍSTICAS ECOMORFOLÓGICAS DE LAS COMUNIDADES DE ESCARABAJOS.....	76
6. DISCUSIÓN.....	78
CONCLUSIONES.....	87
RECOMENDACIONES.....	89
BIBLIOGRAFÍA.....	90

LISTA DE TABLAS

	Pág.
Tabla 1. Categrías de abundancia.....	54
Tabla 2. Composición, riqueza y gremio funcional de las comunidades de escarabajos coprófagos a lo largo del gradiente altitudinal.....	58
Tabla 3. Prueba de Tukey ($\alpha = 0.05$), muestra las diferencias de la riqueza en los interiores y bordes de cada gradiente.....	64
Tabla 4. Valores de los modelos teóricos de la distribución de la abundancia relativa.....	66
Tabla 5. Categrías de abundancias de las comunidades de escarabajos coprófagos en el gradiente altitudinal.....	67
Tabla 6. Índices de riqueza y diversidad de las comunidades de escarabajos coprófagos en interior y borde de bosque, a lo largo del gradiente altitudinal.....	69
Tabla 7. Prueba posterior de Tukey ($\alpha = 0.05$), muestra las diferencias de la diversidad en los interiores y bordes de cada gradiente.....	70
Tabla 8. Índice de similitud y complementariedad a lo largo del gradiente altitudinal.....	71

Tabla 9. Índice de similitud y complementariedad entre interior y
borde de bosque de cada gradiente..... 71

Tabla 10. Valores propios para cada componente..... 77

LISTA DE FIGURAS

	Pág.
Figura 1. Modelos de variación de la riqueza a lo largo de un gradiente altitudinal. La gráfica de la izquierda muestra la disminución de la riqueza con la elevación y la gráfica de la derecha el aumento de la riqueza en los puntos medios de la elevación o en “forma de joroba”.....	27
Figura 2. Modelo 1. La gráfica izquierda muestra la abundancia de diferentes especies y sus amplitudes ecológicas en un gradiente ambiental. La gráfica de la derecha muestra la fauna esperada sin la influencia de variables externas.....	28
Figura 3. Modelo 2. Curvas de densidad de poblaciones. Las amplitudes de las especies de la serie tres es menor que las amplitudes de la serie de dos (compresión de amplitud). Dado que se espera que las especies se reemplacen entre sí en puntos aleatorios a lo largo del gradiente, se prevé curvas menos truncadas.....	29
Figura 4. Modelo 3. Las curvas de densidad poblacional se truncan en ecotonos, dando lugar a curvas en forma de ondas cuadradas en lugar de curvas en forma de campana. Las altas tasas de recambio de especies en ecotonos producen curvas pronunciadas.....	30
Figura 5. Ubicación de las localidades de estudio a lo largo de un gradiente altitudinal, en la franja occidental de la cordillera occidental en el departamento de Nariño, suroccidente de Colombia.....	43

Figura 6. Localidad 1. (a.) Vista general de la localidad de El Peje (670m), vereda Buenavista, municipio de Barbacoas. (b.) Vista de borde de bosque. (c.) Vista del interior de bosque.....	45
Figura 7. Localidad 2. (a.) Vista general de la Reserva Natural Río Ñambí (1480m), vereda El Barro, corregimiento de Altaquer, municipio de Barbacoas. (b.) Vista del interior de bosque. (c.) Vista del borde de bosque.....	47
Figura 8. Localidad 3. (a.) Vista general de la vereda Andalucía (2150m), corregimiento de Pususquer, municipio de Mallama. (b.) Vista del interior de Bosque. (c.) Vista del borde de Bosque.....	48
Figura 9. Localidad 4. (a.) Vista general de la vereda La Oscurana (2962m), corregimiento de Puspued, municipio de Mallama. (b.) Vista del interior de Bosque. (c.) Vista del borde de Bosque.....	50
Figura 10. Disposición de las trampas de caída.....	52
Figura 11. Determinación taxonómica de los ejemplares colectados.....	53
Figura 12. Toma de medidas longitudinales de los individuos de escarabajos coprófagos. (a.) Largo total (Ltl), (b.) Longitud del fémur (Lfm), Longitud de la tibia (Ltb), Longitud del tarso (Lts).....	56
Figura 13. Nuevos registros para el departamento de Nariño: a. <i>Copris aff. laeviceps</i> , b. <i>Scybalocanthon trimaculatus</i> , c. <i>Dichotomius reclinatus</i>	59

Figura 14. Estimadores de riqueza a lo largo del gradiente altitudinal y en el interior y borde de bosque.....	61
Figura 15. Riqueza de escarabajos coprófagos en interior y borde de bosque a lo largo del gradiente altitudinal.....	63
Figura 16. Abundancia total de las especies de escarabajos coprófagos a lo largo del gradiente altitudinal.....	65
Figura 17. Distribución de la abundancia relativa a lo largo del gradiente altitudinal.....	68
Figura 18. Dendrograma de similitud entre interior y borde de bosque en un gradiente altitudinal en el Departamento de Nariño, Colombia.....	72
Figura 19. Composición de las comunidades de escarabajos coprófagos a lo largo del gradiente altitudinal e interior y borde de bosque, mediante el análisis NMDS con el índice de similitud de Jaccard.....	73
Figura 20. Gremios de la comunidad en general de escarabajos coprófagos.....	74
Figura 21. Gremios de escarabajos coprófagos a lo largo del gradiente altitudinal.....	75
Figura 22. Análisis de componentes principales.....	77

GLOSARIO

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

ECOMORFOLOGÍA: Hace referencia a la relación entre la morfología de los organismos y el rol ecológico, o modo de vida, que éstos experimentan.

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

EDÁFICO: Relativo a la edafología. La cual 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.

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.

GRADIENTE ALTITUDINAL: Cambio progresivo que se presenta en el ambiente (vegetación, suelo, fauna, etc.) 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 comunidades.

PLASITICIDAD FENOTÍPICA: Capacidad de un genotipo dado de producir diferentes fenotipos en respuesta a diferentes condiciones ambientales.

SCARABAEINAE: Subfamilia de coleópteros de la familia Scarabaeidae.

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

ABREVIATURAS

IB:	Interior de Bosque.
BB:	Borde de Bosque.
RNRÑ:	Reserva Natural Río Ñambí.
Fem A:	Fémur anterior.
Tib A:	Tibia anterior.
Tar A:	Tarso anterior.
Fem M:	Fémur medio.
Tib M:	Tibia media.
Tar M:	Tarso medio.
Fem P:	Fémur posterior.
Tib P:	Tibia posterior.
Tar P:	Tarso posterior.
Long C:	Longitud del cuerpo

RESUMEN

Se estudió la variación de la estructura de las comunidades de escarabajos coprófagos en interior y borde de bosque, a lo largo de un gradiente altitudinal en la región pacífica al occidente de la cordillera de los Andes en Nariño. Las localidades evaluadas fueron: El Peje (670m), Reserva Natural Río Ñambi (1480m), Andalucía (2150m) y La Oscurana (2962m). Se registraron 14005 individuos de la subfamilia Scarabaeinae pertenecientes a 31 especies y 14 géneros. El análisis de varianza mostró que los valores de riqueza y abundancia presentaron diferencias entre las localidades y hábitats indicando disminución en la riqueza de especies a medida que el gradiente altitudinal aumenta, lo cual apoya la teoría del predominio de especies de Scarabaeinae en bosques de tierras bajas. Las especies *Deltochilum loperae*, *Canthidium aff. centrale*, *Canthidium aff. haroldi*, *Copris aff. laeviceps*, *Coprophanæus morenoi*, *Oxysternon silenus*, *Sulcophanæus miyashitai* y *Dichotomius reclinatus* se reconocieron de distribución altitudinal restringida encontrándose únicamente a 670m; así como *Ontherus compressicornis*, *Onthophagus sp.* y *Oxysternon conspicillatum* a 2150m y *Uroxys aff. coarctatus* a 2962m. Los valores de diversidad de Shannon H' y equitatividad indicaron una disminución evidente con relación a la altura. Con respecto a la estructura funcional de las comunidades fue dominada por los cavadores (77%), seguida por los rodadores (16%) y residentes (7%). Teniendo en cuenta diez características morfológicas evaluadas, el análisis de componentes principales separó tres grupos de especies morfológicamente afines, siendo la longitud del cuerpo y del tarso las variables que influyen en esta agrupación. La estructura de las comunidades de escarabajos coprófagos de este rango altitudinal estuvo afectada principalmente por la riqueza y composición. El conocimiento de las tendencias de distribución altitudinal son línea base para el diseño de planes de manejo y conservación de las áreas que habitan las especies, por lo tanto

es importante obtener información acerca de los rangos de distribución de las especies y definir sus áreas de endemismo.

ABSTRACT

It was studied the variation of community structure of dung beetles, at inside and border of forest, through altitudinal gradient in pacific region, west of Andes cordillera, in Nariño. Four locations were selected to conduct the research: El Peje (670m), Reserva Natural Río Ñambi (1480m), Andalucía (2150m) y La Oscurana (2962m). 14005 individuals were collected, from the subfamily Scarabaeinae (14 genera and 31 species). The variance analysis of species richness and abundance, showed significant differences among localities and habitats. Species richness was lower at higher altitudes; this support the theory of Scarabaeinae has a better performance in lowland forest. The following species have restricted distributional range along the altitudinal gradient *Deltochilum loperae*, *Canthidium aff. centrale*, *Canthidium aff. haroldi*, *Copris aff. laeviceps.*, *Coprophanaeus morenoi*, *Oxysternon silenus*, *Sulcophanaeus miyashitai*, and *Dichotomius reclinatus*. These species were found only at the location of 670m. The species *Ontherus compressicornis*, *Onthophagus sp.*, and *Oxysternon conspicillatum* were found at 2150m. *Uroxys aff.coarctatus* was found at higher altitude 2962m. The index of Shannon and equitability showed significant differences. The functional structure of communities was dominated by digger species (77%), followed by wheelers species (16%) and resident species (7%). The Principal Component Analysis with relation to morphological characteristic of the species distinguished three groups determined by body and tarsus length. Community structure of dung beetle in this altitudinal range was affected by the composition and species richness. This information about species distribution along an altitudinal range is the base line to support management plans and conservation areas. For this reason, is important to obtain more information with relation to distributional patterns to help us to define endemis areas.

INTRODUCCIÓN

El departamento de Nariño es un área geográfica que ecológicamente hace parte de la franja del Chocó biogeográfico en la vertiente occidental de los Andes. Son identificables tres regiones: la región pacífica, andina y el piedemonte amazónico. Esta confluencia de regiones hace que el departamento posea una gran riqueza biológica representada en diferentes ecosistemas. La región pacífica al occidente de los Andes Nariñenses alberga una alta riqueza biológica de flora y fauna con elevados grados de endemismo, como consecuencia de la amplia heterogeneidad ecológica, los gradientes altitudinales y el aislamiento producido por la elevación de los Andes donde procesos de especiación tiene lugar, entre otros (Noriega, 2007).

La composición y estructura de las comunidades presenta variaciones a lo largo de gradientes altitudinales que se reflejan en cambios en la composición de las especies con el aumento de la altitud. Estos cambios responden a modificaciones en las características de la vegetación, oscilaciones diarias de humedad, temperatura de aire y del suelo (Janzen, 1993). Los escarabajos coprófagos de la subfamilia Scarabaeinae, como grupo de organismos sensibles a los cambios en las variables de su entorno, constituyen un grupo interesante para la realización de monitoreos biológicos y evaluaciones ecológicas rápidas, así como para evaluar los cambios producidos por la acción antropogénica en ecosistemas naturales. Los trabajos de Lobo & Halffter (2000), Celi & Dávalos (2001), Celi *et al.* (2004), Escobar *et al.* (2005), Deloya *et al.* (2007) y Esparza & Amat (2007) han estudiado el comportamiento de este grupo de insectos en gradientes altitudinales y concluyen que la riqueza de especies de Scarabaeinae disminuye notablemente con el incremento de la altitud, no solo por el cambio de las condiciones microclimáticas sino también por el reemplazo en

la composición de los mamíferos de los que dependen para su alimentación (Halffter & Edmonds 1982; Hill 1996; Castellanos *et al.* 1999).

Al estudiar las comunidades biológicas es muy importante tener en cuenta que las especies coexisten e interactúan en un tiempo y espacio determinado y funcionan en virtud de una compleja red de interacciones (Magurran, 1989). Por lo tanto, se deben estudiar teniendo en cuenta que éstas poseen un conjunto de atributos como son: la composición de especies, la distribución espacio-temporal, estructura trófica y la función. En los últimos años se han incrementado los estudios que describen a las comunidades mediante el análisis de su estructura morfológica, como los realizados con comunidades de aves, reptiles, peces y murciélagos (Regino, 1995); sin embargo el estudio en comunidades de insectos ha sido prácticamente nulo. De manera general estos trabajos han concluido que analizar las características morfológicas de las especies podría indicar un uso compartido de recursos para especies morfológicamente semejantes, los cuales serían el resultado evolutivo de los procesos de competencia que posibilitan la coexistencia de especies y la minimización o anulación de dichos procesos (Ward-Campbell *et al.*, 2005), por lo tanto la aproximación al conocimiento de la estructura de la comunidad, basada en el análisis del espacio morfológico que ocupan las especies es muy diferente al que se obtiene al describir a las comunidades en términos de su composición y abundancia relativa.

Por otra parte, el conocimiento de las especies de Scarabaeinae en Colombia ha avanzado en las diferentes regiones, sin embargo los muestreos no han cubierto de manera sistemática los diferentes tipos de hábitat y regiones biogeográficas (Medina, 2001). En regiones con problemas de deterioro ambiental como es el caso de la región pacífica nariñense, la riqueza es posible que no sea conocida totalmente, pues la destrucción acelerada y la fragmentación de hábitats naturales ocasiona efectos negativos que van en detrimento de las especies. Como resultado de esta

alteración los bosques terminan rodeados por otros ecosistemas con condiciones ambientales distintas al hábitat original afectando la composición de especies en el interior del bosque. Esto conlleva a que las poblaciones de especies de bosques pueden llegar a alterarse de tal modo que se produzcan extinciones locales (Yahner, 1988; Andrade, 1998). Se ha comprobado también, que la fragmentación de bosques no sólo afecta la riqueza de especies de escarabajos coprófagos, sino la composición original de las mismas y sus hábitos, así como modificaciones en sus poblaciones como es la concentración de individuos de baja talla (Klein, 1989).

Reconocer que los disturbios, efectos de borde, heterogeneidad espacial y la variabilidad climática son factores influyentes en la estructura de las comunidades, nos permite entender los patrones y procesos definidos por escalas temporales y espaciales (Pickett & White, 1985; Rahel, 1989). Por ejemplo, los gradientes altitudinales no solo reflejan la variación climática, sino también la variación en el régimen de disturbios, que a su vez depende de los cambios ambientales y de las comunidades que interactúan (Harmon *et al.* 1984, Veblen *et al.* 1992).

Estudiar las propiedades de las comunidades a lo largo de gradientes altitudinales puede evidenciar los factores que delimitan y mantienen la diversidad de especies (Sanders, 2002). De igual modo, permite encontrar discontinuidades limitadas por ecotonos entre ecosistemas vecinos, que facilitan la presencia en escalas relativamente pequeñas de ciertos grupos taxonómicos específicos y especies con rangos de distribución restringidos a elevaciones delimitadas, evidenciando factores que mantienen la coexistencia de las especies y su distribución en un área determinada. Los elevados niveles de endemismo en los diferentes niveles altitudinales resaltan la importancia del mantenimiento de estos ecosistemas a lo largo de los gradientes y de la conectividad entre ellos para la conservación de la biodiversidad.

Por lo tanto con la realización de este trabajo se espera responder la siguiente pregunta de investigación ¿Cómo varía la estructura de las comunidades de escarabajos coprófagos (Coleóptera: Scarabaeidae: Scarabaeinae) en un gradiente altitudinal comprendido entre los 670m y 2962 m en el departamento de Nariño al Suroccidente de Colombia?

Para lo cual se plantearon las siguientes hipótesis científicas de trabajo:

1. La variación de las propiedades de las comunidades de escarabajos coprófagos como: riqueza, composición y abundancia están relacionadas con la elevación, por lo tanto, serán mayor en alturas menores.
2. El efecto de borde afecta la riqueza, composición y abundancia de las comunidades, por lo tanto, estas propiedades no se distribuirán de manera uniforme en interior y borde de bosque.
3. Los análisis ecomorfológicos reflejan las agrupaciones en la estructura funcional de las comunidades de escarabajos.

1. OBJETIVOS

1.1 OBJETIVO GENERAL

- Analizar la variación de la estructura de las comunidades de escarabajos coprófagos a lo largo de un gradiente altitudinal.

1.2 OBJETIVOS ESPECÍFICOS

- Caracterizar la estructura de las comunidades: composición, riqueza y abundancia de escarabajos coprófagos a lo largo del gradiente altitudinal.
- Establecer si existen diferencias en las características de las comunidades al interior y borde de bosque a lo largo de un gradiente altitudinal.
- Identificar los gremios de las comunidades de escarabajos coprófagos a lo largo de un gradiente altitudinal.
- Caracterizar desde un punto de vista ecomorfológico las comunidades de escarabajos coprófagos.

2. MARCO TEÓRICO

2.1. ECOLOGÍA DE GRADIENTES.

Los cambios en la riqueza y composición de las especies están frecuentemente relacionados con el gradiente altitudinal (Huston, 1994). La relación existente entre la riqueza de especies y la elevación es un patrón ecológico frecuentemente documentado pero polémico, debido a que generalizaciones universales del fenómeno no han podido ser explicadas.

Existen dos patrones generales que se pueden presentar entre la altitud y la riqueza de especies (Lomolino, 2001; Rahbek, 1995): una disminución de la riqueza con el aumento de la elevación debido a la disminución del área de los hábitats con la altitud, reducción de la diversidad de recursos; aumento de ambientes hostiles y extremos con la altitud y reducción de la productividad primaria en altitudes elevadas. Y una relación en forma de joroba, en donde los valores máximos de riqueza se observan en las altitudes medias (Escobar *et al.*, 2005; Sanders, 2002; Fagua, 1999); donde los límites superiores de la distribución de las especies están establecidos principalmente por la severidad climática y la restricción de recursos, mientras que los límites inferiores están determinados esencialmente por la veleidad del clima y la depredación (Fleishman *et al.*, 1998; Gutiérrez & Menéndez, 1995; Randall, 1982).

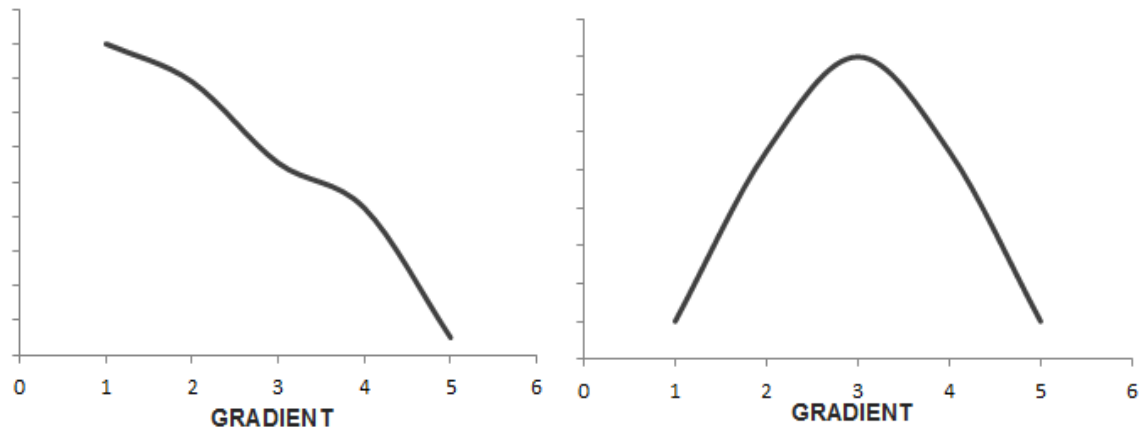


Figura 1. Modelos de variación de la riqueza a lo largo de un gradiente altitudinal. La gráfica de la izquierda muestra la disminución de la riqueza con la elevación y la gráfica de la derecha el aumento de la riqueza en los puntos medios de la elevación o en “forma de joroba”.

2.1.1. Patrones de distribución de las especies a lo largo de gradientes altitudinales.

Según Terborgh (1977), existen tres modelos con capacidad de predicción de los patrones de distribución de las especies a lo largo de gradientes altitudinales:

En el modelo 1, los límites de distribución de las especies en un gradiente están determinados por factores físicos o biológicos que varían continuamente con el gradiente; cada especie mostrará posición óptima en el gradiente cuando alcance el máximo de abundancia; el óptimo de abundancia declinará más o menos rápido dependiendo de la amplitud ecológica de las especies. El óptimo depende tanto de la interacción de las especies con variables físicas como temperatura y humedad a lo largo del gradiente, como de variables biológicas tales como productividad neta de las

plantas, densidad de insectos y componentes epífitos, los cuales tienen siempre variación a medida que se asciende en el perfil.

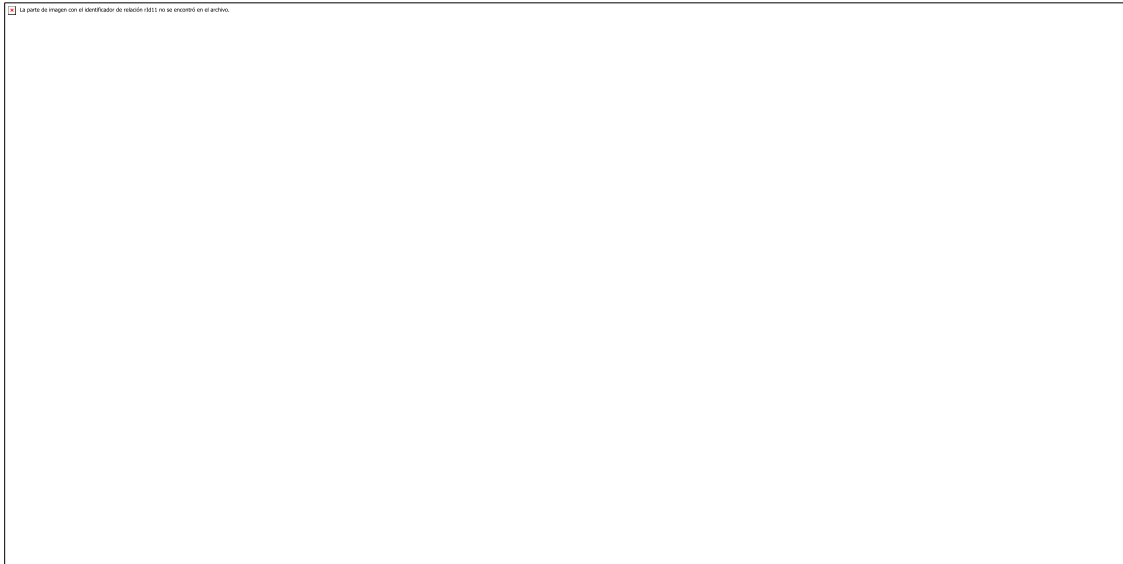


Figura 2. Modelo 1. La gráfica de la izquierda muestra la abundancia de diferentes especies y sus amplitudes ecológicas en un gradiente ambiental las cuales son independientes una de la otra. La gráfica de la derecha muestra la fauna esperada sin la influencia de variables externas. Cada curva representa muestreos en alturas superiores e inferiores del gradiente comparados con una muestra central.

En el modelo 2, los límites de distribución de las especies están determinados por exclusión competitiva. Cuando los requerimientos ecológicos de dos o más especies son bastante similares, su coexistencia será inestable y sus poblaciones serán forzadas a ocupar dominios exclusivos; la abundancia de dos especies será menor en su zona de contacto y aumentará a mayor distancia de ésta. En la zona de contacto habrá disminución en las curvas de densidad poblacional, al igual que interacción repulsiva. Los puntos de exclusión de dos especies competidoras caerán coincidencialmente en los ecotonos, y las curvas de densidades

poblacionales caerán también en sitios donde estén expuestas a interacciones depredación y parasitismo.

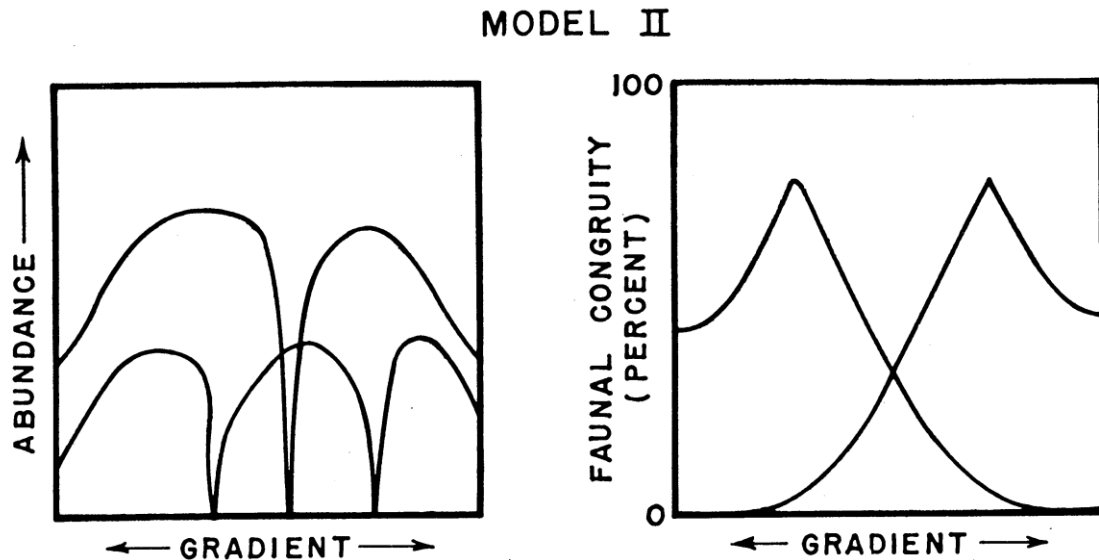


Figura 3. Modelo 2. Las curvas de densidad de poblaciones se truncan donde los competidores se encuentran (interacción de repulsión). Las amplitudes de las especies de la serie tres es menor que las amplitudes de la serie de dos (compresión de amplitud). Dado que se espera que las especies se reemplacen entre sí en puntos aleatorios a lo largo del gradiente, se prevé curvas menos truncadas.

Para el modelo 3, los límites de distribución de las especies están determinados por discontinuidades en el hábitat. Si las poblaciones son bloqueadas por discontinuidades en el hábitat, habrá declinación masiva en las curvas poblacionales en los ecotonos. Los ecotonos actúan como fuertes barreras donde las curvas de las poblaciones se truncan abruptamente. Aunque los tres modelos hacen sus predicciones independientemente, la amplitud de las especies responde a cambios graduales de condiciones favorables a lo largo del gradiente; la posibilidad de expansión de las

especies está expuesta a la intensidad de factores controladores que se oponen a su natural tendencia de dispersión.

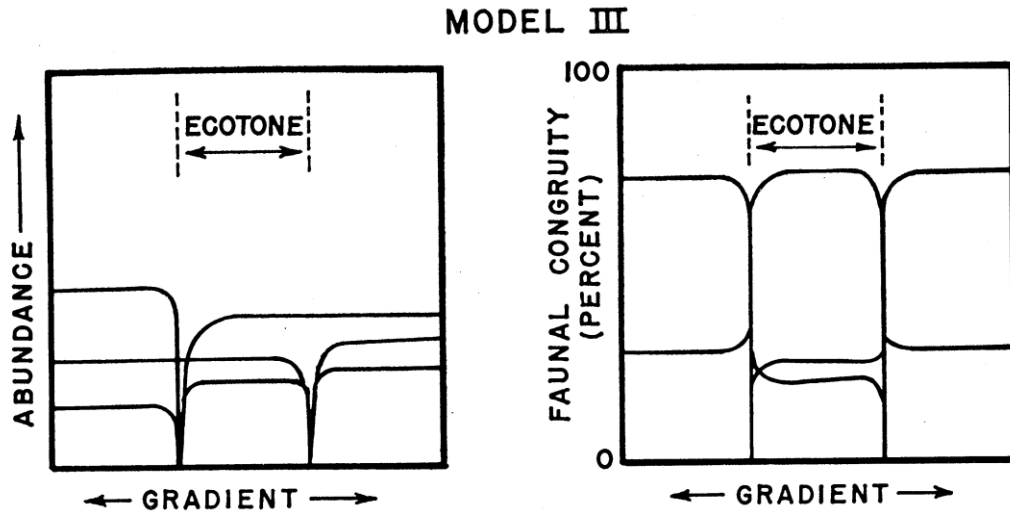


Figura 4. Modelo 3. Las curvas de densidad poblacional se truncan en ecotonos, dando lugar a curvas en forma de ondas cuadradas en lugar de curvas en forma de campana. Las altas tasas de recambio de especies en ecotonos producen curvas pronunciadas.

2.2. ECOLOGÍA DE COMUNIDADES.

La biodiversidad es uno de los temas centrales de la biología (Martín-Piera, 1998); esta es el resultado de los diferentes procesos evolutivos y ecológicos, y abarca toda la escala de organización de los seres vivos (Escrura, 1990; Halffter, 1998). La diversidad biológica representa más que el número de especies y su abundancia en un tiempo y un lugar; también posee una dimensión ecológica funcional que se refiere a los procesos e interrelaciones al interior de las poblaciones, así como de éstas en la comunidad y el ecosistema (Martín-Piera, 1998). La valoración de la

biodiversidad requiere de cualquier forma y en determinado grado, un conocimiento de estos componentes.

Las comunidades biológicas se definen como un conjunto de poblaciones de diferentes especies que coexisten e interactúan en el tiempo y en el espacio (Magurran, 1989) y funcionan en virtud de una compleja red de interacciones. La estructura, la organización física o los patrones de un sistema se deben estudiar teniendo en cuenta que las comunidades biológicas poseen un conjunto de atributos que no residen en cada una de las poblaciones que las componen, sino que se manifiestan en la comunidad (Krebs, 1985) y que corresponden a las propiedades colectivas y emergentes de las comunidades.

Una comunidad de insectos está compuesta por todos los organismos que ocupan un lugar determinado, pero dada la complejidad tanto del medio físico, como de los organismos y de sus técnicas de captura, se hace necesario que los entomólogos delimiten previamente las comunidades a estudiar; la entomofauna terrestre, por ejemplo, se puede delimitar de acuerdo con los microhábitats en comunidades de dosel, del suelo, del estrato herbáceo, del estrato arbustivo y del suelo. También puede delimitarse con base en los patrones de dispersión, identificándose comunidades de insectos aéreos, cursoriales (epigeos) endógeos (Amat, 2007).

Una caracterización básica de comunidades de insectos incluye los siguientes atributos o propiedades

- Composición (Inventario) y riqueza de especies
- Diversidad de especies y abundancia de especies
- Relación talla/biomasa de especies
- Organización trófica y gremios
- Distribución espacial y ecológica

2.2.1. Composición y riqueza de especies.

La composición es el conjunto de especies que forman una comunidad y la riqueza de especies es una medida del número de especies en un área determinada, se asume que las comunidades o hábitats son aislados y estables, mientras que realmente hay un número variable de tipos de hábitats que usualmente se combinan en hábitats heterogéneos en un paisaje (Ricklefs & Schuller, 1993). Se puede decir que la riqueza es una propiedad fundamental de cada sistema biológico.

Si se trasciende al simple número de especies distintas en un área determinada y se asimila la riqueza con abundancia para definir diversidad, ésta se puede definir como la variedad y variabilidad de organismos vivos, es decir, la variación dinámica en estructuras biológicas y procesos a todos los niveles de organización (Granado, 2000).

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 amplia distribución y se estima que sobrepase las 400 especies. 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 (Medina, 2001).

2.2.2. Abundancia.

Corresponde al número de individuos de la misma especie que habitan en un ecosistema, se mide generalmente como el número de individuos encontrados por muestra. La abundancia de individuos es producto de

factores físicos del ambiente, de factores históricos y de la relación entre sus individuos con otras especies (Krebs, 2009).

2.2.3. Diversidad.

La diversidad en un contexto ecológico, engloba dos componentes: variedad y abundancia relativa de especies presentes en una comunidad (Magurran, 1989). Puede describirse mediante el número de especies presentes y por la distribución de los individuos entre especies, o sea que este concepto integra la riqueza de especies y su abundancia relativa. Una comunidad es más diversa cuantas más especies tenga y cuantos más equitativamente estén repartidos los individuos entre las distintas especies (Krebs, 2009).

La escala espacial es un factor muy importante en la evaluación de la diversidad de especies, de tal forma, que existen procesos que influyen en la biodiversidad y que pueden cambiar con la escala. A nivel local, los procesos ecológicos influyen en la estructura del nicho, en las interacciones intraespecíficas, en las variables ambientales, etc. A nivel regional, los factores evolutivos y biogeográficos son los fundamentales; a nivel de paisaje, este conjunto de procesos afectan el número de especies (Ricklefs & Schuller, 1993).

Whittaker (1972) plantea que la diversidad total en un área extensa, denominada diversidad gama, está conformada por dos componentes: el local o diversidad alfa y el reemplazo de especies entre hábitats o el cambio biótico a lo largo de gradientes ambientales, diversidad beta. Estos componentes de la diversidad son fundamentales para comprender los procesos a gran escala, ya que dilucidan la conexión local y regional de la diversidad de especies (Ricklefs & Schuller, 1993).

2.2.4. Ecomorfología.

La toma de las tallas por especie, en un estudio de caracterización de comunidades de insectos, con el desempeño de los organismos. La relación que se puede presentar entre la ecología y la morfología está influenciada por el ambiente, el comportamiento, la fisiología y la filogenia de los organismos estudiados. Existe una relación causal entre la morfología y el desempeño de los organismos al desarrollar tareas como la alimentación. Los estudios morfológicos permiten hacer aproximaciones al nicho que ocupan las especies, la partición de recursos y la estructura de la comunidad (Wootton, 1992).

Morfológicamente una de las características que diferencia a los escarabajos coprófagos es la forma de sus patas. En los rodadores las patas son delgadas y alargadas debido a que fabrican una bola de excremento y la alejan del recurso para posteriormente hacer las galerías, en los cavadores las patas son cortas y fuertes debido a que deben enterrar su recurso en el suelo para la nidificación (Halffter & Edmonds, 1982).

2.3. CONCEPTO DE GREMIOS.

El concepto de gremio nació de la ecología animal, cuando los ecólogos revisaron la noción de estructura de grupos tróficos. Las especies pertenecientes al mismo gremio explotan los recursos dentro del nicho multidimensional de diferentes maneras, con preferencia por determinadas porciones de la oferta de alimento, ocupación espacial y distintos períodos de actividad. Los efectos de la competencia dentro de los gremios se minimizan por la oferta de recursos y por la plasticidad de las estrategias comportamentales adoptadas por cada especie. Aunque la existencia de especies con requerimientos e historias de vida diferentes hace difícil los

procedimientos para definir gremio, el concepto provee de una categoría muy funcional para poder estudiar e interpretar la estructuración de las comunidades (Amat, 2007).

2.3.1. Gremios de coprófagos.

La coprofagia, es una condición que relativamente muy pocas especies de insectos comparten y es en el caso de los escarabajos de la subfamilia Scarabaeinae, donde esta condición resulta más común, al punto de identificarlos ecológicamente. La coprofagia puede ser entendida como un tipo de saprofagia especializada, en donde la mayoría de los nutrientes se derivan de microorganismos y coloides orgánicos, que se encuentran suspendidos en el estiércol. A esto hay que sumarle un importante contenido de fibra, particularmente abundante en el caso del excremento de herbívoros (Noriega, 2007).

Los escarabajos coprófagos juegan un importante papel en las comunidades tropicales (Halffter & Matthews, 1966; Hansky, 1983), al ser el más importante descomponedor de una gran cantidad de excedentes metabólicos, principalmente de excretas de vertebrados. Al utilizar el excremento como principal fuente alimenticia *in situ* (Camberfort, 1991), este grupo logra revertir los nutrientes perdidos por la ineficiencia del sistema digestivo de muchos mamíferos, aportando de nuevo al entorno los componentes básicos para completar el ciclo de algunos nutrientes.

Los Scarabaeidae, son excelentes voladores y utilizan esta característica tanto para desplazarse entre hábitats como para aproximarse a las fuentes de alimento, las cuales son detectadas inicialmente por el olor que producen. Después de entrar en contacto, el adulto relocaliza rápidamente una porción, debido a que el alimento es usualmente mucho más grande de lo que el

escarabajo podría utilizar eficientemente. Esta relocalización es una característica clave del comportamiento del adulto, al punto en que es utilizada en el ámbito taxonómico para subdividir a la familia en paracópridos, telecópridos y endocópridos (Hansky, 1983).

Los paracópridos o excavadores pertenecen a la subfamilia Coprinae se caracterizan por la construcción de galerías y túneles ciegos debajo de la fuente alimenticia, a donde desplazan pequeños trozos de estiércol, generando cámaras de almacenamiento en las cuales las hembras colocarán sus huevos. Un segundo comportamiento presenta un relocalización más horizontal, en donde los adultos toman un trozo de alimento y forman una pequeña bola, la ruedan por el suelo, tratando de alejarla lo más posible de la fuente inicial; posteriormente hacen una pequeña galería donde lo entierran y depositan los huevos. A este grupo se le conoce como telecópridos o peloteros. Existe un tercer grupo no tan abundante y conocido que presenta un comportamiento alimenticio diferente. En este grupo no existe la relocalización, los escarabajos al llegar a la fuente alimenticia se introducen en ella y viven allí mientras ésta les brinde las condiciones necesarias para alimentarse y sobrevivir. Estando dentro del excremento, realizan galerías y colocan sus huevos. Este grupo es conocido como el de los endocópridos o residentes y a él pertenecen la tribu Eurysternini (Noriega, 2007).

2.4. EFECTO DE BORDE.

La destrucción de bosques incrementa la fragmentación, lo cual genera parches cada vez más pequeños y aumenta el aislamiento y la proporción de borde en el paisaje, estos bordes pueden influenciar una variedad de procesos en las poblaciones y las comunidades, como dispersión e

interacción de especies y cambios en estructura y composición (Montes, 2010).

Los bordes constituyen gradientes ambientales complejos con cambios en disponibilidad de luz, temperatura, humedad, velocidad del viento y humedad del suelo (Meiners & Pickett, 1999). Algunas especies sensibles a las nuevas condiciones evitan el borde y restringen su movimiento; convirtiéndose los fragmentos de bosque en islas dentro de una matriz inadecuada para su dispersión y supervivencia (Golden & Crist, 2000); lo cual, ocasiona cambios en el ámbito biogeográfico, en el comportamiento, la distribución y en las relaciones ecológicas de estos organismos (Montes, 2010).

El efecto de borde según Lidicker y Peterson (1999), se define como el cambio en la distribución de una variable en la transición entre hábitats; el mismo autor propuso dos tipos generales de efecto de borde: el efecto de matriz y el efecto de ecotono. El efecto de matriz se refiere al cambio abrupto que ocurre en la zona de borde, mientras el efecto de ecotono describe todas las posibles respuestas que se podrían presentar en la distribución de una variable y que podrían identificar al borde como un ambiente diferente. También existe la posibilidad de que no se genere ningún cambio en el borde y la variable tenga los mismos valores en los dos hábitats (Duelli *et al.*, 1990).

El efecto de borde varía ampliamente entre las variables bióticas y abióticas, según Fisher & Lindenmayer (2007), desde unos pocos metros en variables como humedad a kilómetros en el caso de características bióticas. También se documenta una respuesta diferencial en los organismos expuestos a las condiciones presentes en los bordes, tanto desde el punto de vista interespecífico como intraespecífico (López-Barrera, 2004); por ello, el efecto de borde puede ser característico para una especie.

Las características de los relictos de bosque como el tamaño y la forma, afectan el impacto que el efecto de borde genera en estos hábitats (Laurance & Yensen, 1991). Se espera que fragmentos con mayor tamaño y formas que

se acerque más a la circular tengan proporcionalmente menor área afectada por el efecto de borde y más hábitat adecuado para el desarrollo y establecimiento de especies de interior de bosque, estos factores deben ser tenidos en cuenta cuando se valora estos hábitats para la conservación de la vida silvestre (Laurance, 1991).

2.5. INSECTOS BIOINDICADORES

En los ecosistemas tropicales donde las poblaciones animales se ven más seriamente amenazadas a causa del vertiginoso avance de la deforestación y de la fragmentación, se genera la extinción de gran cantidad de recursos naturales regionales incluyendo especies de insectos aún no descritas y posiblemente de gran importancia ecológica y económica. Los estudios en fauna de insectos aportan información sobre el estado de los ecosistemas, de su productividad y de los niveles de contaminación acuática y atmosférica, ya que interacciones como intercambios genéticos, biomasa y energía transferidas en los ecosistemas se encuentran directamente relacionadas con las poblaciones de insectos. De otro lado, los insectos tienen un papel preponderante en la conservación debido a que se desempeñan como factores formadores y reguladores de los ecosistemas, establecen relaciones que se caracterizan por ser cercanas y a menudo muy precisas con la biota en general y poseen suficientes atributos que permiten considerarlos indicadores adecuados de la calidad de hábitats (Martín-Piera, 1998).

Los escarabajos coprófagos son un grupo diverso e importante en la dinámica de los bosques tropicales. Además, de su interés biológico intrínseco como excelentes modelos para estudios de comportamiento y procesos ecológicos, son parte importante en la dinámica de varios procesos. Los escarabajos coprófagos juegan un papel importante en las comunidades en que se encuentran porque son los principales

descomponedores de excedentes metabólicos de vertebrados, principalmente de excretas. Utilizan este recurso como fuente de alimento *in situ*, acelerando la reincorporación de nutrientes en el suelo, además cumplen un papel importante en otros procesos como son la remoción, aireación y flujo de nutrientes en el suelo, pueden jugar un importante papel en el control de otros organismos que también utilizan el excremento y son importantes diseminadores secundarios de semillas depositadas en las heces de animales frugívoros. (Howden & Nealis, 1975; Halffter & Mattheus, 1996; Fuentes, 2004; Noriega, *et al.*, 2007).

3. ANTECEDENTES

Los cambios en la riqueza y composición de las especies están relacionados con el gradiente altitudinal (Huston 1994); la variación de la fauna de escarabajos y su relación con la altitud ha si un tema estudiado pero controversial ya que no se ha podido establecer una explicación universal de este fenómeno.

Lozano (1997), estudió la distribución y el efecto de la deforestación en un transecto altitudinal Tumaco - Chiles en el departamento de Nariño, demostrando que existen diferencias significativas en la riqueza y abundancia de especies de coleópteros pasálidos debido a la altitud, mientras que el tipo de hábitat (bosque o potrero), no afecta significativamente el número de especies y de individuos.

Huertas *et al.* (1998), realizaron un estudio en la serranía de los Churumbelos, en el departamento del Cauca y encontraron que los escarabajos coprófagos presentaron una mayor riqueza y abundancia en los 350 m, mientras que los valores más bajos se registraron en los 1450 m. Concluyeron también que el bosque tropical lluvioso constituyó la mayor reserva de diversidad del planeta ya que el número de especies capturadas es muy alto respecto a otros estudios realizados en el neotrópico, probablemente por la disponibilidad de alimento, las características edáficas, climáticas y la particular composición vegetal.

Escobar & Chacón (2000), en estudios realizados en un bosque tropical montano en Nariño, demostraron que los escarabajos coprófagos respondieron negativamente a disturbios como la fragmentación y transformación de los hábitats naturales. La mayoría de especies en bosques tropicales son relativamente intolerantes a las condiciones imperantes en

zonas deforestadas, debido a los cambios microclimáticos y de oferta de recursos.

Celi *et al.* (2004), estudiaron la diversidad de escarabajos del estiércol en la Cordillera del Cutucú en la Amazonía ecuatoriana y encontró una alta diversidad de escarabajos como resultado de la variabilidad ambiental dada por las condiciones geomorfológicas y climatológicas de los gradientes altitudinales, que originaron variaciones en la composición y estructura de la vegetación y del suelo los cuales influyeron directamente en los organismos que interactuaron con estos componentes.

Escobar *et al.* (2005), estudiaron la variación altitudinal de un ensamblaje de escarabajos coprófagos en los Andes Colombianos encontrando que la altura es un factor principal que influyó en la diversidad de escarabajos y que la mayor riqueza de especies se presentó en las alturas medias. En contraste con lo que sucede con la riqueza de especies, la variación en la rareza o el endemismo con respecto a la elevación difirió entre grupos taxonómicos debido a los rasgos específicos de cada taxón e independientes historias evolutivas.

Esparza & Amat (2007), estudiaron la riqueza y abundancia de escarabajos coprófagos en tres localidades en un gradiente altitudinal en el Norte de Santander y obtuvieron que la mayor riqueza de especies se encontró en las localidades de baja altitud y la menor riqueza en zonas de mayor altitud mostrando una relación inversa.

Martínez *et al.* (2009), describieron la estructura de la comunidad de escarabajos coprófagos en la Sierra Nevada de Santa Marta; no registraron diferencias significativas en las estaciones con respecto a la estructura de la comunidad. La altitud, temperatura y humedad son factores que no explican las diferencias en la distribución de la comunidad, indicando que otras

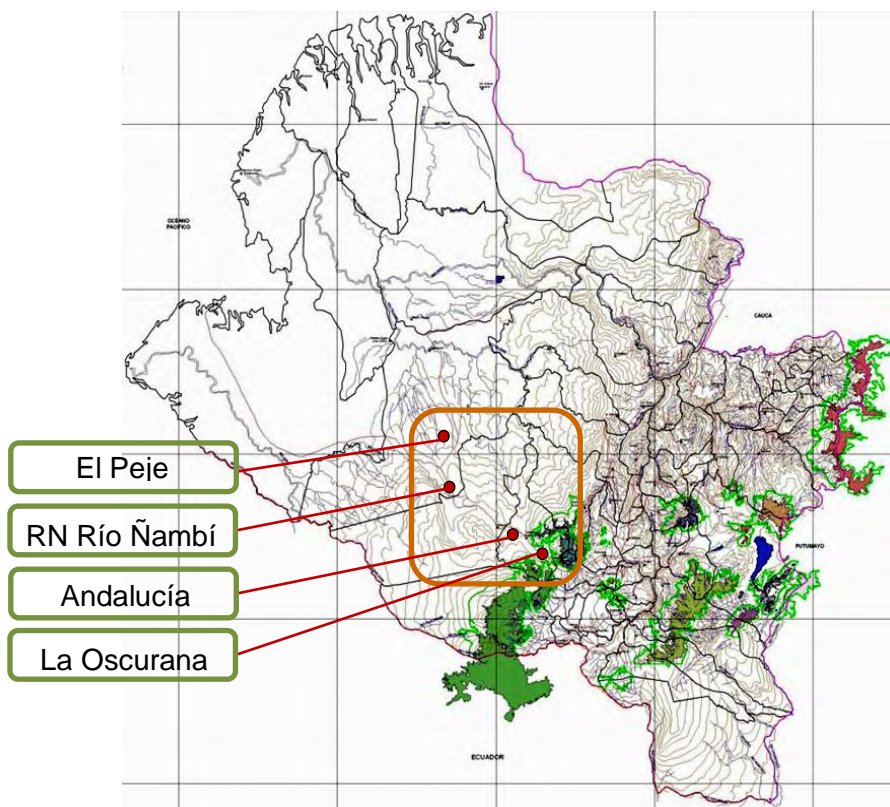
variables, como la cobertura vegetal, la densidad de la vegetación y el tipo de suelo pueden jugar un papel importante. También en la Sierra Nevada de Santa Marta Camero (2003), realizó una caracterización de la fauna de carábidos en un perfil altitudinal y encontró que la abundancia y el grado de endemismo de carábidos aumentó a medida que se ascendió en el perfil altitudinal, ya que en las partes altas se reflejó un alto grado de conservación, favorecido por la ausencia de la actividad humana, lo que redundó en beneficio de la estabilidad de los ecosistemas. Aunque los resultados no proporcionaron información contundente con respecto a la existencia de interacciones de competencia interespecífica, observó una discontinuidad ecológica en el hábitat que genera ecotonos.

4. MATERIALES Y MÉTODOS

4.1. DESCRIPCIÓN GENERAL DEL ÁREA DE ESTUDIO.

El departamento de Nariño es un área geográfica ubicada al suroccidente de Colombia, con una gran riqueza biológica representada en diferentes ecosistemas. El presente estudio se llevó a cabo en cuatro localidades de la ecoregión del “Chocó – Darién moist forest” según Olson *et al.* (2001), esta se caracteriza porque la diversidad biológica está ampliamente resaltada en términos de la riqueza de especies, donde la diversidad beta y gama pueden relacionarse con la variabilidad paisajística y los gradientes climáticos (Rangel 2004).

Figura 5. Ubicación de las localidades de estudio a lo largo del gradiente altitudinal, en la franja occidental de la cordillera occidental en el departamento de Nariño, suroccidente de Colombia.



4.1.1. Localidad 1. Vereda Buenavista, localidad El Peje.

Ubicada en el piedemonte de la vertiente Pacífica de la Cordillera Occidental de los Andes en el municipio de Barbacoas, centro del departamento de Nariño, en las estribaciones de la llanura occidental del Nudo de los Pastos. La localidad El Peje está ubicada entre $1^{\circ} 21'38,9''N$ y $78^{\circ} 09'57,7'' W$, presenta una altura de 720 m, con una temperatura media aproximada de $26^{\circ}C$ y una precipitación aproximada de 719.7 mm en el mes de muestreo, según reportes del IDEAM; estas características climáticas, hacen que la zona posea una humedad del 90%. De acuerdo a Olson *et al.* (2001), su ubicación corresponde a bosque pluvial premontano. A pesar de la heterogeneidad a nivel de especie, estos bosques tienen una composición muy clara a nivel de familias de plantas. Las Leguminosas son la familia más diversa de árboles en la mayor parte de los bosques húmedos; otras familias dominantes de árboles son las Moráceas, Anonáceas, Rubiáceas, Sapotáceas, Arecáceas, Euforbiáceas y Bignoniáceas (Gentry, 1990).

El interior de bosque de esta localidad se caracterizó por presentar varios estratos, donde predominan árboles grandes con elevados grados de epifitismo; el estrato rasante presentó una gran dominancia de plántulas de Melastomataceae, Rubiaceae, Araceae y un gran porcentaje de hojarasca. El estrato herbáceo y arbustivo estuvo representado en su gran mayoría por Araceae (anturios), Rubiaceae, helechos, heliconias y bromelias. El estrato arbóreo es el que domina en mayor porcentaje el bosque; los árboles presentan una altura mayor a 25 metros y se caracterizaron por presentar tallos relativamente delgados (DAP de 50 cm aproximadamente), en su mayoría estuvieron representados por las familias Arecaceae, Rubiaceae, Melastomataceae, Clusiaceae y helechos de 15 metros aproximadamente.

El borde de bosque es un camino abierto con la presencia de claros por dónde se dirigió el transecto, se caracterizó por presentar áreas de potrero y bosque con poca cobertura de dosel con una baja dominancia de plantas de Melastomataceae y Rubiaceae y algunas epífitas de la familia Ericaceae; estas zonas también se caracterizaron por presentar actividades relacionadas con la explotación de madera y la ganadería.

Figura 6. Localidad 1: a.) Vista general de la localidad de El Peje (670m), vereda Buenavista, municipio de Barbacoas; b.) Vista de borde de bosque; c) Vista del interior de bosque.



Fuente: este estudio

4.1.2. Localidad 2. Reserva Natural Río Ñambí.

La reserva natural Río Ñambí está ubicada en la vereda el Barro, corregimiento de Altaquer, municipio de Barbacoas, departamento de Nariño al suroccidente de Colombia entre 1° 13' N y 78° 05' W. Se sitúa sobre la vertiente Pacífica del Nudo de los Pastos en la Cordillera de los Andes a 1480 m, en el rango central del Chocó Biogeográfico. El área aproximada es de 1.500 ha, abarcando un gradiente altitudinal desde 1150m hasta 1900m. La precipitación anual es de más de 1000 mm, con niveles altos a lo largo de todo el año. La temperatura promedio es de 19°C, la mínima es de 17.1°C y se presenta en noviembre y la máxima es de 19.7°C y se presenta en septiembre.

La reserva tiene un área aproximada de 1400 hectáreas cubierta principalmente por bosque pluvial premontano (Olson *et al*, 2001). Debido a su ubicación geográfica funciona como un ecotono entre el bosque húmedo tropical, por debajo de los 1000 metros y el bosque montano por encima de los 1800 metros, de tal manera que comparte con ello muchas características florísticas y estructurales.

El bosque se caracterizó por presentar un estrato herbáceo y arbóreo muy denso y un elevado grado de epitifismo. Las familias leñosas más diversas son Rubiaceae (cafecillos), Melastomataceae, Leguminosae (guamos) y Arecaceae (palmas). Dentro de las epífitas fueron comunes las especies de familias como Araceae (anturios), Bromeliaceae (quiches), Ericaceae (uvos de monte) y Orquidiaceae (orquídeas), al igual que los musgos las hepáticas y los líquenes (Gutiérrez *et al*, 2004).

Los bordes de bosque son fácilmente identificables debido a la presencia de claros causados por acción antrópica, se puede observar la presencia de familias como Rubiaceae, Melastomataceae y Arecaceae.

Figura 7. Localidad 2: a.) Vista general de la Reserva Natural Río Ñambí (1480m), vereda El Barro, corregimiento de Altaquer, municipio de Barbacoas; b.) Vista del interior de bosque; c.) Vista del borde de bosque.



Fuente: este estudio

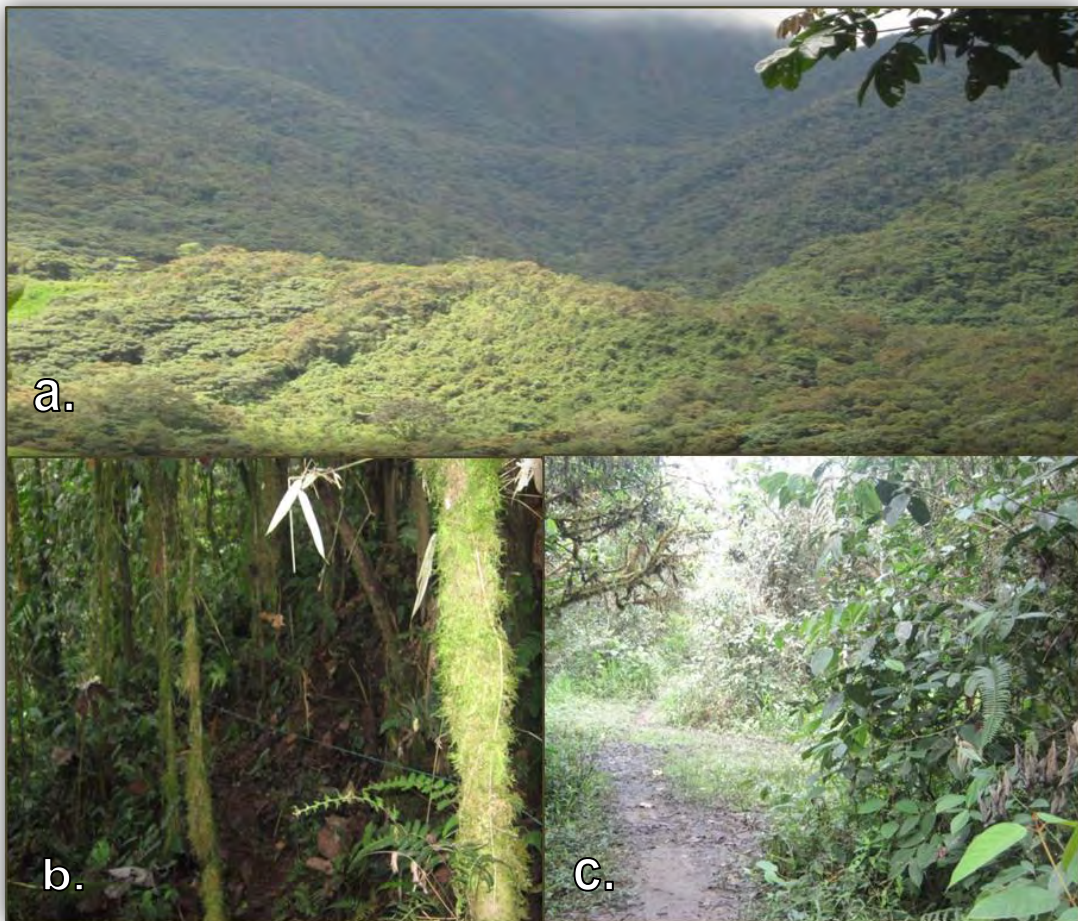
4.1.3. Localidad 3. Vereda Andalucía.

Está ubicada en el corregimiento de Pususquer en el municipio de Mallama (Piedrancha) entre $1^{\circ} 11,2'$ y $77,7^{\circ} 05'$ a una altura promedio de 2400 metros, temperatura promedio de 21.4°C y una precipitación aproximada de 426.1mm en el mes de muestreo según datos del IDEAM. Esta zona está cubierta principalmente de bosque pluvial montano (Olson *et al.* 2001). La

flora al interior del bosque estuvo representada en su gran mayoría por las familias Asteraceae, Rubiaceae, Araceae, Melastomataceae, Gesneriaceae y Piperaceae.

El borde de bosque se caracterizó por baja presencia de cobertura vegetal encontrándose la presencia de Rubiaceae, Melastomataceae y Poaceae.

Figura 8. Localidad 3: a.) Vista general de la vereda Andalucía (2150m), corregimiento de Pususquer, municipio de Mallama; b.) Vista del interior de Bosque; c.) Vista del borde de Bosque.



Fuente: este estudio

4.1.4. Localidad4. Vereda La Oscurana.

Esta localidad está ubicada en el corregimiento de Puspued municipio de Mallama (Piedrancha) a una altura promedio de 2962 metros. La vereda La Oscurana se encuentra ubicada entre las coordenadas 01°10'38.9" N y 0.77°11'57.7" W. Presenta una temperatura promedio de 10.4°C y una precipitación aproximada de 146.9mm en el mes de muestreo según datos suministrados por el IDEAM.

Su ubicación corresponde a bosques pluviales altimontanos y se distribuyen por la zona comprendida en las estribaciones occidentales de la cordillera centro occidental, donde comienza el altiplano nariñense. Predominan paisajes montañosos con profundos valles generalmente de sección transversal en V, su parte occidental limita con la llanura Pacífica.

La vegetación del interior del bosque se caracterizó por presentar familias como Melastomataceae, Asteraceae, Ericaceae, Rubiaceae, Chloranthaceae y Cunoniaceae. La transición entre el bosque y el cultivo adyacente generaba un borde de bosque en el cual se dirigieron los transectos. Este borde se caracterizó por ser muy marcado y presentar claros y una vegetación predominante de familias botánicas como: Poaceae y Melastomataceae.

Figura 9. Localidad 3: a.) Vista general de la vereda Andalucía (2150m), corregimiento de Puspued, municipio de Mallama; b.) Vista del interior de Bosque; c.) Vista del borde de Bosque.



Fuente: este estudio

4.2. FASE DE CAMPO.

Para el muestreo en campo en cada una de los sitios a estudiar se utilizó el método propuesto por Villareal *et al*, (2006), con algunas modificaciones en cuanto a la distancia de separación de las trampas de caída en cada uno de los transectos.

4.2.1. Métodos de muestreo y captura.

El muestreo se llevó a cabo entre los meses de mayo de 2010 a marzo de 2011. En este período de tiempo se realizó una salida de campo de 15 días para cada localidad de estudio.

Para el muestreo en cada nivel altitudinal: 670m, 1480m, 2150m, 2962m; se diseñaron cuatro transectos. Dos en interior de bosque y dos en borde de bosque. En cada transecto se colocaron 15 trampas de caída separadas por 10 metros. Las trampas estuvieron instaladas durante 10 días efectivos que correspondieron a 14.400 horas trampa para cada rango altitudinal. Previamente se realizaron premuestreos utilizando trampas de caída y trampas de interceptación de vuelo. Estas últimas trampas se instalaron en borde e interior de bosque de cada localidad separadas 250 m entre sí, permaneciendo 5 días expuestas. Se revisaron cada 24 horas, sin obtener resultados favorables por lo tanto no fueron utilizadas dentro del muestreo.

Las trampas consistieron en un vaso de 16 onzas que fue enterrado a nivel del suelo, una vez enterrado se llenó la mitad de su capacidad con etanol al 70%. En cada trampa se colocó aproximadamente 20 gramos de excremento humano como cebo (Fig. 10) depositado en un vaso de 6 onzas dispuesto en un alambre. Permaneciendo con el atrayente por un espacio mínimo de 24 horas.

El material colectado fue preservado con etanol al 70% y se rotuló con datos de hora, fecha, sitio de muestreo y colectores; también se realizó descripciones detalladas de los hábitats de cada localidad muestreada en las proximidades de los transectos.

Figura 10. Disposición de las trampas de caída.



Fuente: este estudio

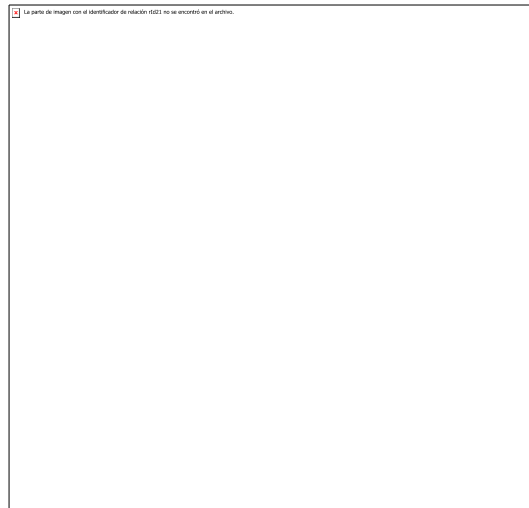
4.3. FASE DE LABORATORIO

4.3.1. Procesamiento de ejemplares: El material colectado en campo fue lavado con agua destilada para optimizar su observación en la determinación taxonómica de los ejemplares. Este material fue llevado al laboratorio de entomología de la Universidad de Nariño, donde se realizó el montaje de algunos individuos y las mediciones de las longitudes del cuerpo, de las extremidades, del fémur, tibia y tarsos de las patas.

4.3.2. Determinación de los ejemplares: La determinación taxonómica se llevó a cabo mediante la comparación directa con los ejemplares depositados en la Colección Entomológica de la Universidad de Nariño (PSO - CZ), el Instituto de Ciencias Naturales de la Universidad Nacional de Colombia (ICN-MHN) y el Instituto Alexander von Humboldt. Se usaron claves taxonómicas de Medina & Lopera (2000), Vaz de Mello (2007), Vitolo (2000), Kolhman &

Solis (2001), Arnaud (2002), Camero (2010), Génier (1998), Escobar (2010), además de la ayuda de los especialistas Claudia Medina del Instituto Alexander von Humboldt; Alejandro Lopera Ph. D. en Biología de la Conservación y Fernando Vaz de Mello del departamento de Biología y Zoología de la Universidad Federal de Mato Grosso, Brasil. Se depositó una muestra representativa del material colectado en cada una de estas instituciones.

Figura 11. Determinación taxonómica de los ejemplares colectados.



Fuente: este estudio

4.4. ESTRATEGIAS DE ANÁLISIS DE LA INFORMACIÓN

Se determinó la composición y riqueza de las comunidades de escarabajos coprófagos teniendo en cuenta el número de individuos y el número de especies de cada nivel altitudinal.

A partir de la relación entre el número de especies registradas en forma acumulada sobre las unidades de muestreo se realizaron curvas de acumulación de especies para verificar la representatividad del muestreo en

cada uno de los hábitats: interior y borde de bosque y en cada nivel altitudinal. La riqueza observada fue comparada con los estimadores no paramétricos Chao 1 y ACE Mean que estiman el número de especies esperadas considerando la abundancia (Colwell & Coddington, 1994).

Para el análisis estadístico de los datos se realizó las respectivas pruebas de normalidad de Shapiro-Wilk y comparaciones de varianzas con el Test de Fisher.

Se realizó un análisis de varianza de una vía para observar si existían diferencias en los valores de riqueza y abundancia de cada nivel altitudinal. Después se comparó la riqueza entre los hábitats realizando un análisis de varianza de dos vías y la abundancia fue comparada mediante una prueba de Kolmogorov-Smirnov.

Tomando el valor de la abundancia relativa (AR) de cada especie, que corresponde a la proporción del número de individuos de una especie con respecto al total de especies de una muestra, se comparó la distribución en cada gradiente altitudinal utilizando los modelos de uso más frecuente de Log-normal, serie logarítmica, serie geométrica, y barra partida.

La composición de los escarabajos coprófagos de acuerdo al número de individuos fue categorizada en muy abundante, abundante, muy común, común, escasa y rara.

Tabla 1. Categorías de abundancia.

Categorías	Rango de abundancia
Muy abundante	Mayor a 100
Abundante	51 a 100
Muy común	26 a 50
Común	6 a 25
Escaso	2 a 5
Raro	1

Se realizaron curvas de Whittaker organizando en cada gradiente altitudinal las especies de mayor a menor con respecto a su abundancia relativa.

Se calcularon los índices de riqueza de Margalef, la diversidad total por localidad a través del índice de Shannon (H'), la equitabilidad mediante el índice de Pielou y dominancia. Se obtuvieron índices de similitud a través del coeficiente de Jaccard y de complementariedad entre las localidades.

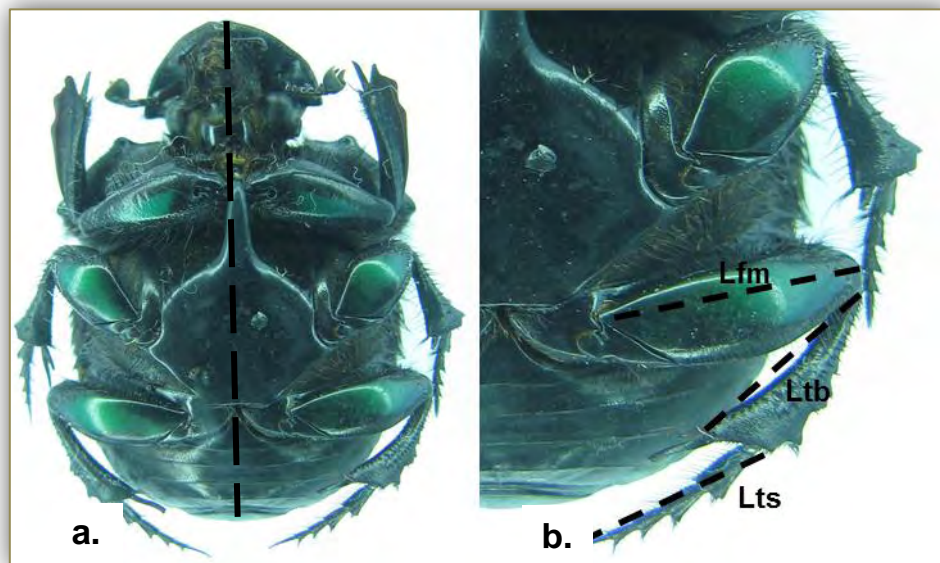
Se complementó el análisis de la estructura de la comunidad utilizando el método de escalamiento multidimensional no métrico (NMDS). Este análisis resume en dos o tres dimensiones la configuración espacial de las entidades comparadas en un espacio multidimensional basado en el orden de cercanía entre las entidades usando el índice de similitud de Jaccard. El resultado es una gráfica donde se observa si se forman o no agrupaciones. El análisis de similitud (ANOSIM) complementa la información obtenida a partir de la representación gráfica del NMDS aportando un valor de prueba estadístico (R) que define si las posibles diferencias entre las amplitudes son significativas.

Teniendo en cuenta el listado de especies se identificaron los gremios de escarabajos coprófagos siguiendo las especificaciones del Amat - García (2007) y Hanski & Camberfort (1991), donde separa a los gremios de acuerdo a su forma de relocalizar el excremento como rodadores (R), cavadores (C) y endocópidos (E).

La estructura morfológica de las comunidades se analizó mediante un análisis multivariado de componentes principales (PCA) tomando los promedios de las medidas de las extremidades anteriores, medias y posteriores de cada especie; específicamente longitud tarsal, longitud femoral y longitud tibial (Fig. 12).

Para las diferentes pruebas se emplearon los programas estadísticos ESTIMATE versión 8.0. PAST versión 3.0 y STATGRAPHICS centurión versión 16.1.17.

Figura 12. Toma de medidas longitudinales de los individuos de escarabajos coprófagos; a.) Largo total (Ltl); b.) Longitud del fémur (Lfm), Longitud de la tibia (Ltb), Longitud del tarso (Lts).



Fuente: este estudio

5. RESULTADOS

5.1. CARACTERIZACIÓN DE LA COMPOSICIÓN, RIQUEZA Y ABUNDANCIA

5.1.1. Composición.

Se capturaron y colectaron un total de 14005 individuos a largo del gradiente altitudinal, que estuvieron distribuidos en siete tribus y correspondieron a 14 géneros y 31 especies de Scarabaeinae (Tabla 2).

A lo largo del gradiente altitudinal los géneros con el mayor número de especies fueron *Uroxys* y *Deltochilum* con 5 y 4 especies respectivamente. En los 670 m de altura correspondiente a la localidad de El Peje se capturaron un total de 4324 individuos distribuidos en 27 especies y 13 géneros, en los 1480 m correspondiente a la RNRÑ, se encontraron 5145 individuos distribuidos en 17 especies y 10 géneros; en los 2150 m en la vereda Andalucía se capturaron 4329 individuos correspondientes a 16 especies y 9 géneros y por último en los 2962 m, en la vereda La Oscurana se colectaron 207 individuos correspondientes a una sola especie.

Tabla 2. Composición, riqueza y gremio funcional de las comunidades de escarabajos coprófagos a lo largo del gradiente altitudinal.

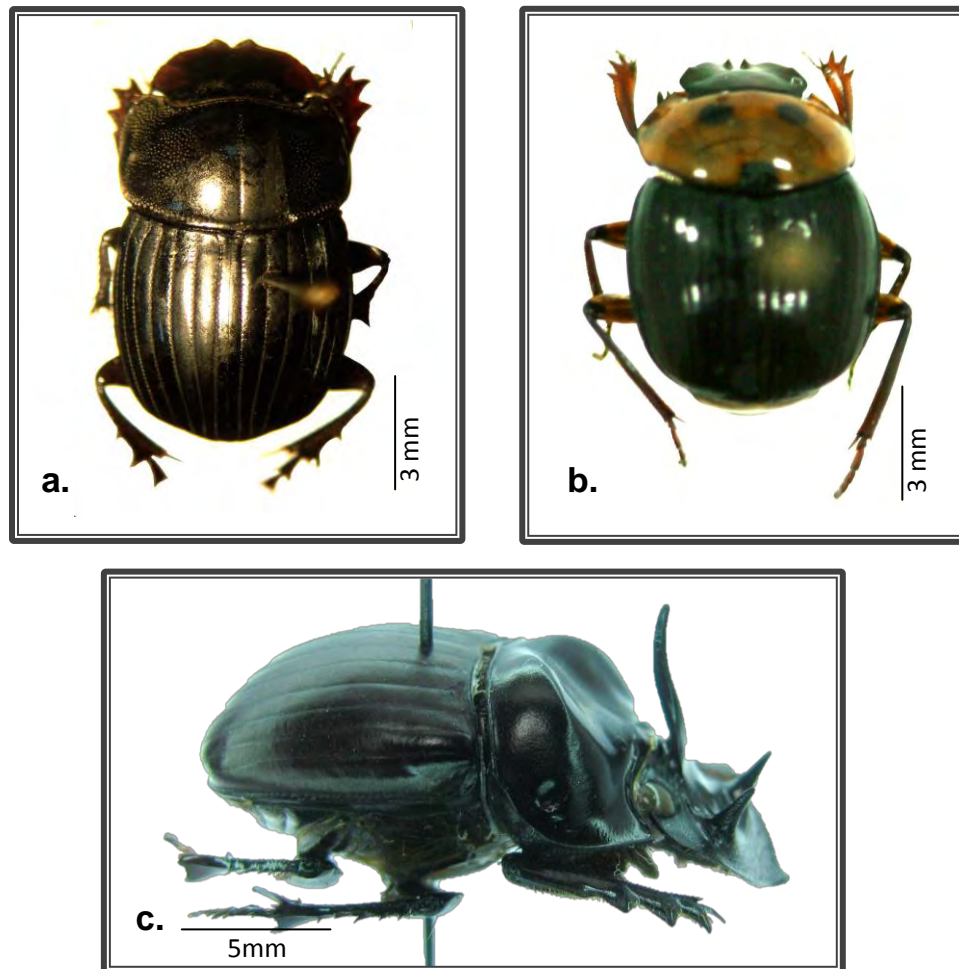
Tribu	Género	Especies	670m	1480m	2150m	2962m
Canthonini	Deltochilum	<i>D. loperae</i> (R)	X			
		<i>D. mexicanum</i> (R)	X	X	X	
		<i>Deltochilum sp1</i> (R)	X	X	X	
		<i>Deltochilum sp2</i> (R)	X	X	X	
	Scybalocanthon	<i>S. trimaculatus</i> (R)	X	X		
Coptodactylini	Uroxys	<i>U. aff. brachialis</i> (C)	X	X	X	
		<i>U. aff. coarctatus</i> (C)				X
		<i>U. depressifrons</i> (C)	X	X	X	
		<i>U. aff. nebulinus</i> (C)	X	X	X	
		<i>Uroxys sp.</i> (C)	X	X	X	
Coprini	Canthidium	<i>C. aff. centrale</i> (C)	X			
		<i>C. aff. haroldi</i> (C)	X			
		<i>Canthidium sp.</i> (C)	X			
	Copris	<i>Copris aff. laeviceps</i> (C)	X			
	Dichotomius	<i>D. quinquegens</i> (C)	X	X	X	
		<i>D. reclinatus</i> (C)	X			
		<i>D. aff. satanas</i> (C)	X		X	
	Ontherus	<i>O. compressicornis</i> (C)	X		X	
		<i>O. pilatus</i> (C)	X	X	X	
		<i>O. trituberculatus</i> (C)		X	X	
Demarziellini	Bdelyrus	<i>B. laplanadae</i> (C)	X	X	X	
Onthophagini	Onthophagus	<i>Ontophagus sp.</i> (C)			X	
	Coprophanaeus	<i>C. edmondsi</i> (C)	X	X	X	
		<i>C. morenoi</i> (C)	X			
Phanaeini	Oxysternon	<i>O. conspicillatum</i> (C)			X	
		<i>O. silenus</i> (C)	X			
	Phanaeus	<i>P. pyrois</i> (C)	X	X		
	Sulcophanaeus	<i>S. miyashitai</i> (C)	X			
<i>S. velutinus</i> (C)		X	X			
Oniticellini	Eurysternus	<i>E. marmoreus</i> (E)	X	X	X	
		<i>E. streblus</i> (E)	X	X		
Número de especies			27	17	16	1

C: cavador, R: rodador, E: endocóprido (Hansky & Cambefort, 1991).

Dichotomius reclinatus (Felsche, 1901), *Scybalocanthon trimaculatus* (Schmidt, 1922) se establecieron como especies que no fueron registradas previamente en el departamento de Nariño al igual que el género copris, por

lo tanto se las considera importantes para complementar los inventarios regionales de especies de escarabajos coprófagos.

Figura 13. Nuevos registros para el departamento de Nariño: a. *Copris aff laeviceps* *Sulcophanaeus miyashitai*, b. *Scybalocantho trimaculatus*, c. *Dichotomius reclinatus*.



Fuente: este estudio

5.1.2. Riqueza.

Se evaluó los estimadores de riqueza (Cowell & Coddington, 1994) para cada hábitat, es decir interior y borde de bosque en cada rango altitudinal. En términos generales los estimadores mostraron que se obtuvo una muestra representativa de cada muestreo a lo largo del gradiente altitudinal (Fig. 14).

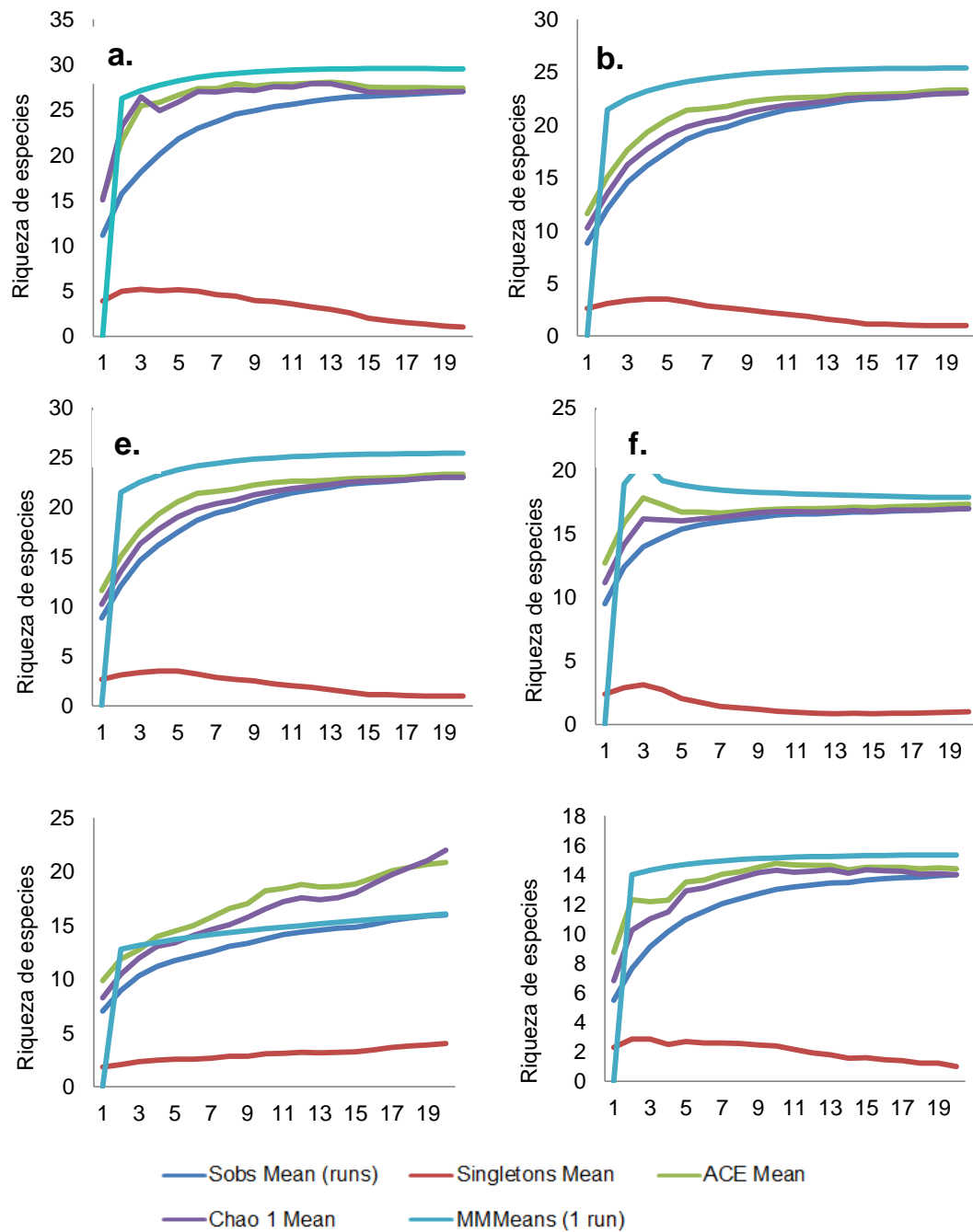
En el interior de bosque de la localidad ubicada a una altura de 670 m, se registró un total de 27 especies observadas valor que fue igual a los estimados por ACE Mean y Chao 1, mientras que para el borde de bosque de esta misma altura, se obtuvo un total de 23 especies observadas valor similar al estimado por Chao 1.

En el interior de bosque de los 1470m, la riqueza observada fue de 17 especies, tal como lo estima Chao 1, mientras que el estimador ACE Mean muestra que el valor observado correspondió al 97,81% del esperado. En el borde de bosque las especies observadas correspondieron a 15, valor igual al estimado por Chao 1, mientras que para el estimador ACE Mean este valor correspondió al 97,97% del esperado.

En los 2150m el número de especies observadas para el interior de bosque fue de 16 especies. El estimador Chao 1 indicó que el valor observado representó el 72,72% del valor esperado y el 76,62% para el estimador ACE Mean, el cual debería ser de 20,88 especies esperadas. En esta localidad del gradiente los estimadores presentaron un comportamiento asintótico lo cual sugiere que es probable encontrar más especies si se incrementa el esfuerzo del muestreo.

Para el borde de bosque se registraron 14 especies observadas como lo estima Chao 1, valor que representa el 97,28% para ACE Mean.

Figura 14. Estimadores de riqueza a en los niveles altitudinales y en cada hábitat a.) 670m interior de bosque; b.) 670m borde de bosque; c.) 1480m interior de bosque; d.) 1480m borde de bosque; e.) 2150m interior de bosque; f.) 2150m borde de bosque.

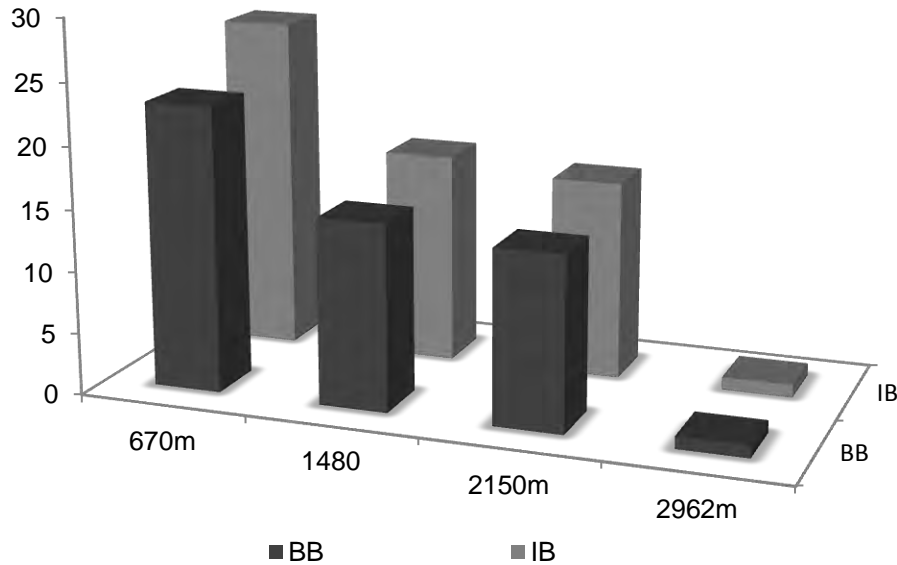


En los 2962m *Uroxys aff. coarctatus*, fue la única especie registrada tanto para interior como el borde de bosque, por lo tanto, no se obtuvieron los estimadores de riqueza debido a que los valores observados fueron iguales a los esperados.

Los resultados mostraron una tendencia de disminución de la riqueza a medida que se asciende en el transecto altitudinal (Fig. 15). *Deltochilum loperae*, *Canthidium aff. centrale*, *Canthidium haroldi*, *Copris aff. laeviceps*, *Coprophanaeus morenoi*, *Oxysternon silenus*, *Sulcophanaeus miyashitai* y *Dichotomius reclinator* fueron especies que se registraron únicamente en la localidad de los 670m de altura.

Ontherus compressicornis, *Onthophagus sp.*, y *Oxytaron conspicillatum* fueron especies que se registraron en los 2150m de altura y por último *Uroxys aff. coarctatus* se registró en la localidad de los 2962m y se constituyó como la única especie de este nivel altitudinal.

Figura 15. Riqueza de escarabajos coprófagos en interior y borde de bosque a lo largo del gradiente altitudinal.



Scybalocanthon trimaculatus, *Phanaeus pyrois*, *Sulcophanaeus velutinus*, y *Eurysternus strebluss* se consolidaron como especies que compartieron el rango altitudinal entre los 670 y 1480m.

Se observó que *Deltochilum mexicanum*, *Deltochilum sp1*, *Deltochilum sp2.*, *Uroxys aff. brachialis*, *Uroxys depressifrons*, *Uroxys aff. nebulinus*, *Uroxys sp.*, *Dichotomius quinquedens*, *Ontherus pilatus*, *Ontherus trituberculatus*, *Bdelyrus aff. laplanadae*, *Coprophanaeus edmondsi* y *Eurysternus marmoreus*, fueron especies que se reconocieron como de amplia distribución ya que constituyeron las especies que se registraron entre los 670m y los 2150m.

El análisis de varianza mostró que los valores de riqueza presentaron diferencias estadísticamente significativas a lo largo del gradiente altitudinal (ANOVA $p= 0.00010$), por lo tanto el efecto de la altura en la riqueza es notable.

En cuanto a las diferencias de riqueza entre los hábitats, en el interior de bosque de los 670m se registraron 27 especies y 23 especies para el borde de bosque, siendo *Canthidium sp.*, *Oxysternon silenus*, *Dichotomius reclinatus* y *Copris aff. laeviceps* las especies que se encontraron únicamente en el interior de bosque en esta localidad del gradiente.

En el interior de bosque de los 1480m se registraron 17 especies y 15 para el borde de bosque, constituyéndose *Eurysternus strebluss* y *Phanaeus pyrois*, las especies presentes en el interior de bosque.

En los 2150m se capturaron 16 y 14 especies para interior y borde de bosque; *Ontherus trituberculatus*, *Ontherus pilatus* y *Deltochilum sp1.*, fueron las especies presentes en el interior de bosque, mientras que *Onthophagus sp.*, estuvo presente únicamente para el borde de bosque de este gradiente.

La prueba a posteriori de Tukey, indicó que las diferencias entre interior y borde de cada gradiente fueron significativas únicamente en los 760m, debido a que en esa altura el número de especies que prefirieron el interior de bosque fue mayor. Tabla (3).

Tabla 3. Prueba de Tukey ($\alpha = 0.05$), muestra las diferencias de la riqueza en los interiores y bordes de cada gradiente.

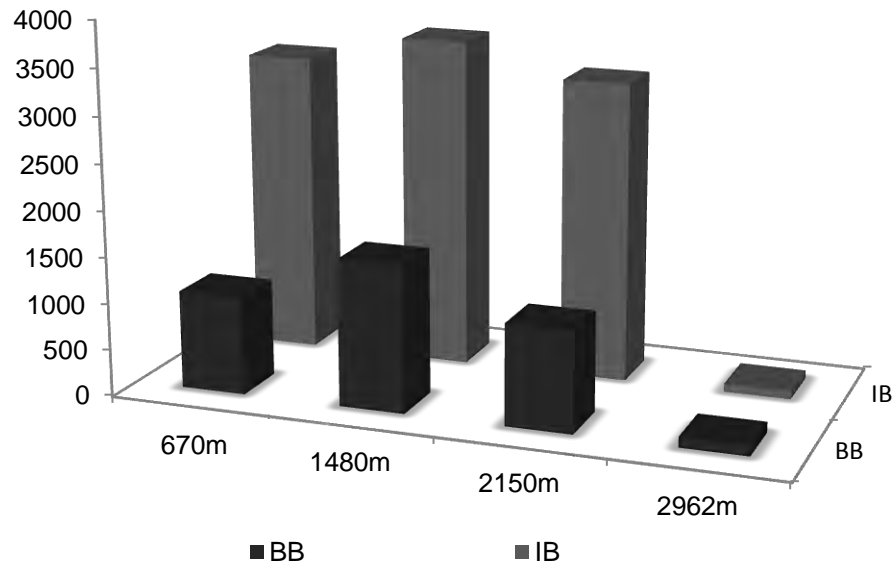
Altura	Valor T
670 m	2.65*
1480 m	1.55
2150 m	1.7

El asterisco (*) indica diferencias significativas.

5.1.3. Abundancia.

Para la abundancia total no se encontró una relación estadística evidente de aumento o disminución con respecto al gradiente altitudinal, los resultados presentan un número de individuos similar en los tres primeros gradientes altitudinales (Fig 16). Sin embargo, la abundancia fue mayor a los 1480m donde se registró un total de 3559 individuos para el interior de bosque, siendo *Uroxys aff. brachiallis* la especie más abundante y 1586 individuos para el borde de bosque, donde la especie más abundante fue *Deltochilum sp2*. En los 670m se registró un total de 3263 individuos para interior y 1061 individuos para el borde y en los 2150m se registraron 3233 individuos para interior y 1096 individuos para borde. *Uroxys aff. brachiallis* fue la especie más abundante constituyendo el 88,7% de las capturas a lo largo del gradiente.

Figura 16. Abundancia total de las especies de escarabajos coprófagos a lo largo del gradiente altitudinal.



El análisis de varianza ($p=0.0001$) indicó que existieron diferencias significativas en los valores de abundancia en el gradiente altitudinal y en cuanto a la abundancia en interior y borde de bosque, la prueba de Kolmogorov-Smirnov mostró que la diferencia entre los valores de abundancia fue estadísticamente significativa al comparar el interior y borde de bosque: 670m ($p= 8.42e-6$), 1480m ($p= 4.15e-5$) 2150m ($p=0.00018$) 2962m ($p= 0.96$).

5.1.4. Modelos para la distribución de la abundancia relativa.

Se comparó la distribución de la abundancia de especies de escarabajos coprófagos en cada gradiente altitudinal, utilizando principalmente los modelos teóricos Log normal, serie logarítmica, serie geométrica y vara partida. Se estableció que las comunidades, se ajustaron a una distribución log normal (Tabla 4) en las cuales existen unas pocas especies dominantes, una mayoría con abundancias medias y un grupo pequeño de especies raras, característica de comunidades grandes o estables en equilibrio.

Tabla 4. Valores de los modelos teóricos de la distribución de la abundancia relativa.

Gradiente altitudinal	Serie geométrica		Serie logarítmica		Log normal		Vara partida	
	χ^2	p	χ^2	P	χ^2	P	χ^2	P
670m	1910	0	2.283	0	3.45	0.631*	1080	0
1480m	666	3.3E-13	489.3	2.7E-96	3.888	0.048	2409	0
2150m	2560	0	3015	0	4.6	0.1*	1150	0

Las especies fueron organizadas dentro de categorías que se muestran en la Tabla 5. De acuerdo con esto se observó que a lo largo del gradiente, en los

670m predominaron las especies comunes que correspondieron al 33.3%, seguidas de las especies abundantes y escasas con un valor de 18.51%. En los 1480m las especies comunes con un valor de 41.17% también fueron predominantes, seguidas de especies muy abundantes. En los 2150m, como en los anteriores sitios predominaron las especies comunes y muy comunes con valores de 23.52% para cada una de estas categorías.

Tabla 5. Categorías de abundancias de las comunidades de escarabajos coprófagos en el gradiente altitudinal.

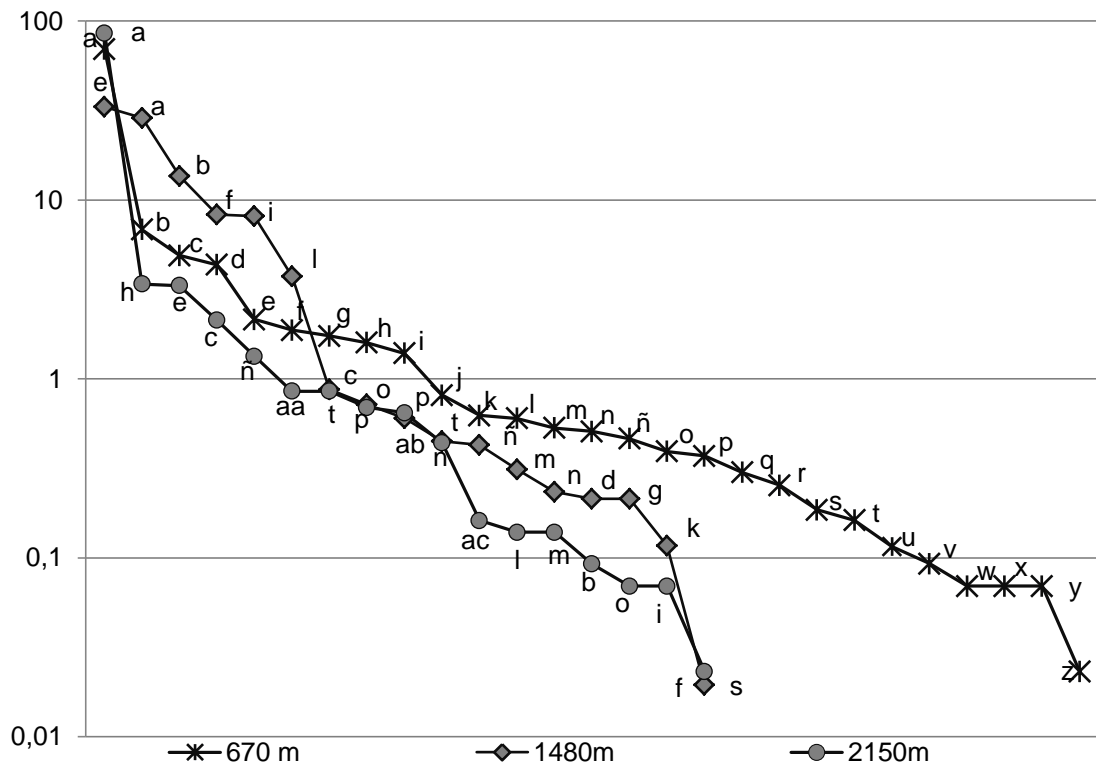
	670 m	1480m	2150m	2962m
Muy abundante	4	6	3	1
Abundante	5	0	2	0
Muy común	3	3	4	0
Común	9	7	4	0
Escaso	5	0	3	0
Raro	1	1	1	0

5.1.5. Curvas de abundancia relativa.

La distribución de la abundancia relativa mostró que las comunidades de escarabajos coprófagos presentaron curvas muy similares, tanto en la curvatura de la pendiente como en la distancia de las curvas, mostrando una distribución equitativa de los recursos. *Uroxys aff. brachialis* fue la especie más abundante en los 670m y en los 2150m, en comparación con los 1480m donde la especie más abundante fue *Deltochilum sp2*. A los 2150m se observaron nuevas especies como *Onthophagus sp.*, *Ontherus compressicornis* y *Oxysternon conspicillatum*.

Ontherus pilatus y *Deltochilum* sp1., en los 670m y 1480m fueron especies comunes, sin embargo, a medida que se ascendió en el gradiente altitudinal se las consideró como especies raras.

Figura 17. Distribución de la abundancia relativa a lo largo del gradiente altitudinal.



- | | | | |
|-------------------------------|------------------------------|---------------------------------|----------------------------|
| a. <i>U. aff. brachialis</i> | b. <i>O. trituberculatus</i> | c. <i>D. quinquedens</i> | d. <i>P. pyrois</i> |
| e. <i>Deltochilum</i> sp2. | f. <i>Deltochilum</i> sp1. | g. <i>S. trimaculatus</i> | h. <i>D. aff. satanas</i> |
| i. <i>O. pilatus</i> | j. <i>C. aff. centrale</i> | k. <i>S. velutinus</i> | l. <i>D. mexicanum</i> |
| m. <i>Uroxys</i> sp. | n. <i>U. aff. nebulinus</i> | ñ. <i>U. depressifrons</i> | o. <i>C. edmondsi</i> |
| p. <i>E. marmoreus</i> | q. <i>S. miyashitai</i> | r. <i>C. morenoi</i> | s. <i>E. strebluss</i> |
| t. <i>B. aff. laplanadae</i> | u. <i>D. loperae</i> | v. <i>O. silenus</i> | w. <i>C. haroldi</i> |
| x. <i>Canthidium</i> sp. | y. <i>D. reclinatus</i> | z. <i>Copris aff. laeviceps</i> | aa. <i>Onthophagus</i> sp. |
| ab. <i>O. compressicornis</i> | ac. <i>O. conspicillatum</i> | | |

5.1.6. Índices de diversidad.

Los valores de diversidad de Shannon H y equitatividad presentaron diferencias estadísticamente significativas a lo largo del gradiente altitudinal con el análisis de varianza (ANOVA $p = 0.00010$, $p = 0.00023$). Sin embargo no se observó una disminución evidente con relación a la altura. Los valores de diversidad estuvieron relativamente cercanos en todas las comunidades, el más alto fue en el borde de bosque de los 670m, seguido de la comunidad de los 1480m que fue muy similar en ambos hábitats. La comunidad menos diversa fue la de los 2150m. En cuanto a la equitatividad esta fue mayor en los diferentes hábitats de los 1480m, lo cual nos puede estar indicando que se trata de comunidades con una distribución más equilibrada con respecto a las demás.

Tabla 6. Índices de riqueza y diversidad de las comunidades de escarabajos coprófagos en interior y borde de bosque a lo largo del gradiente altitudinal.

	670m IB	670 BB	1480m IB	1480m BB	2150m IB	2150m BB
Riqueza	26	23	17	14	15	11
Abundancia	3263	1061	3559	1586	3233	1096
Dominance D	0.5961	0.3096	0.2369	0.227	0.7761	0.7685
Shannon H	1.13	1.862	1.737	1.749	0.5783	0.6112
Equitatividad	0.3467	0.594	0.613	0.6626	0.2136	0.2549

Las comparaciones múltiples con una prueba a posteriori de Tukey, indicaron que la diversidad se comportó de manera similar a la riqueza, encontrándose diferencias significativas entre el interior y borde de los 670m (Tabla 7).

Tabla 7. Prueba a posteriori de Tukey ($\alpha = 0.05$), muestra las diferencias de la diversidad en los interiores y bordes de cada gradiente.

Altura	Valor T
670 m	-0.3902*
1480 m	0.0012
2150 m	-0.0141

El asterisco (*) indica diferencias significativas.

En el gradiente altitudinal se observó valores medios de complementariedad, el valor relativamente más alto fue entre 670m y 2150m (51.7%), lo cual nos indica que son comunidades moderadamente diferentes; sugiriendo que albergan una fauna de Scarabaeinae particular para cada gradiente permitiendo una mayor tasa de recambio de especies (Tabla 8). Por el contrario, en los 1480 y 2150m la complementariedad fue de 35% indicando que estas comunidades comparten un importante número de especies. Los valores de complementariedad en los 2962m con respecto a los demás gradientes fueron del 100% indicando que es una comunidad completamente distinta, como lo muestra la gráfica de similaridad. (Figura 18).

Entre el interior y borde de bosque de cada gradiente, se observó que la complementariedad se aproxima a cero, indicando que los hábitats son muy parecidos en la composición de especies (Tabla 8).

Tabla 8. Índice de similitud y complementariedad a lo largo del gradiente altitudinal

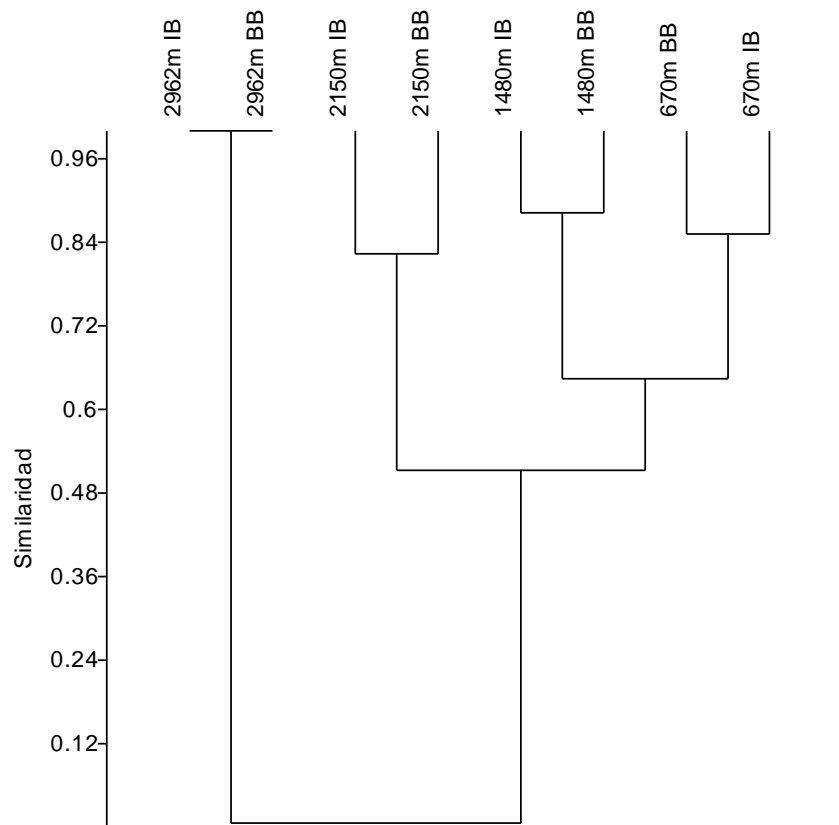
Gradiente altitudinal	Similitud	Complementariedad
670m - 1480m	0.63	0.370
670m - 2150m	0.483	0.517
670m - 2962m	0	1
1480m - 2150m	0.65	0.35
1480m - 2962m	0	1
2150m - 2962m	0	1

Tabla 9. Índice de similitud y complementariedad entre interior y borde de bosque de cada gradiente.

Gradiente altitudinal	Similitud	Complementariedad
670m (IB) - 670m (BB)	0.885	0.115
1480m (IB) - 1480m (BB)	0.94	0.06
2150m (IB) - 2150m (BB)	1	0
2962m (IB) - 2962m (BB)	1	0

El análisis de clúster utilizando el índice de similitud de Jaccard ($r: 0.985$) asoció a las comunidades en tres grupos principales, el primero está formado por la comunidad de los 670 m y 1480m que comparten el 62,92% de las especies, el segundo que corresponde a la comunidad de los 2150m que comparte el 51,85 y 48,14% de las especies con los 670 y 1480m, respectivamente y como un grupo separada de las demás está la comunidad de los 2962m.

Figura 18. Dendrograma de similitud de las comunidades de escarabajos coprófagos entre interiores y bordes de bosque en un gradiente altitudinal en el Departamento de Nariño, Colombia.

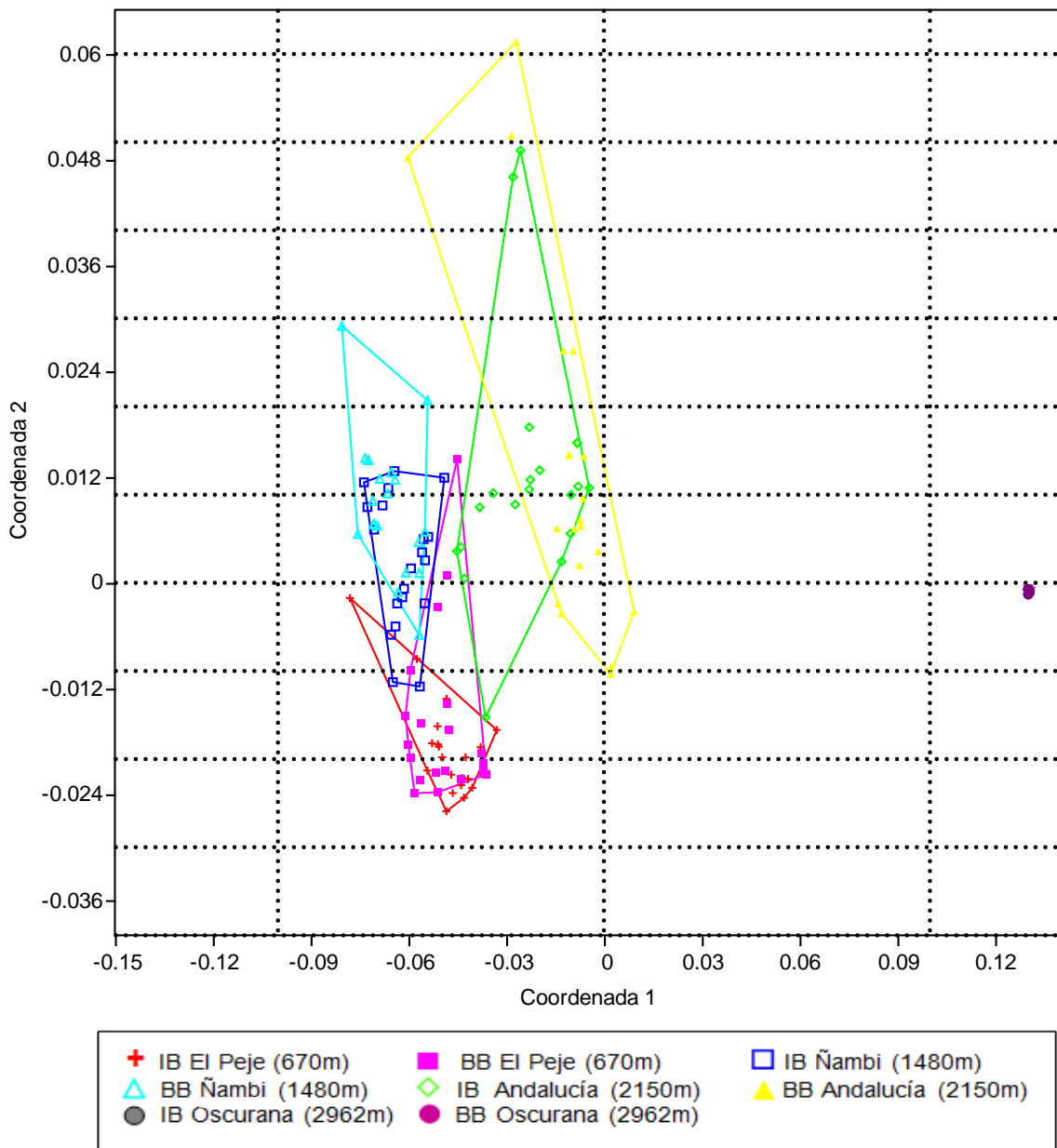


5.2. ASOCIACIÓN ESPACIAL DE LA COMPOSICIÓN DE LAS COMUNIDADES DE ESCARABAJOS COPRÓFAGOS.

El NMDS muestra el arreglo espacial de las comunidades. Aunque se evidencia un leve solapamiento de las comunidades entre los 670m y 1480m, se puede observar que todas las comunidades se están diferenciando a lo largo del gradiente. Por otra parte al comparar los interiores y borde de bosque, se observa un mayor solapamiento en cada gradiente, sin embargo se podría indicar la existencia de escarabajos propios

de interior y de borde de bosque. La comunidad de los 2962m se aparta de las demás debido a que se compone de *Uroxys aff. coarctatus* como única especie. El análisis de similitud (ANOSIM) comprueba que existen estas diferencias entre las comunidades ($p=0.0001$ $R=0.7831$).

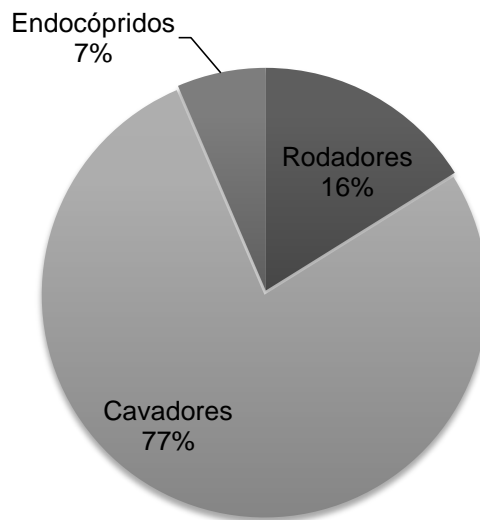
Figura 19. Composición de las comunidades de escarabajos coprófagos a lo largo del gradiente altitudinal e interior y borde de bosque, mediante el análisis NMDS con el índice de similitud de Jaccard.



5.3. GREMIOS DE LAS COMUNIDADES DE ESCARABAJOS COPRÓFAGOS.

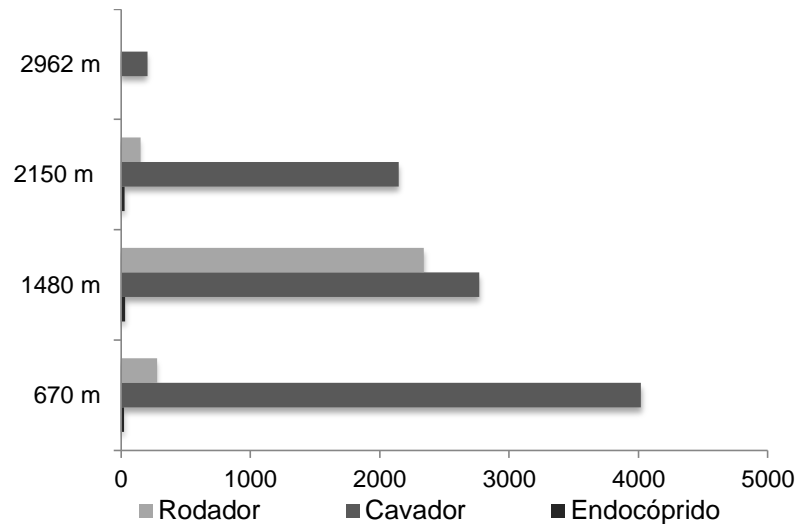
En general el comportamiento de los gremios, mostró que hay una dominancia por el gremio de los paracópridos o cavadores, que excavan el suelo subyacente a la deposición del excremento y transportan parte del excremento mezclado con suelo. Este gremio estuvo representando por 24 especies que correspondieron al 77% de especies registradas para todo el muestreo y pertenecen los géneros *Canthidium*, *Onthophagus*, *Coprophanæus*, *Oxysternon*, *Sulcophanæus*, *Phanæus*, *Dichotomius*, *Uroxys*, *Copris*, *Ontherus* y *Bdelyrus*, el gremio de los endocópridos o residentes estuvo representado por 2 especies que correspondieron al 7% del total de especies y pertenece el género *Eurysternus* y por último el gremio de los rodadores o telecópridos estuvo representado por 5 especies de los géneros *Deltochilum* y *Scybalocanthon* y correspondieron al 16% de las especies.

Figura 20. Gremios de la comunidad en general de escarabajos coprófagos.



La estructura de los gremios a lo largo del gradiente altitudinal mostró que en el total de especies registradas hubo una dominancia de los escarabajos cavadores o paracópridos, seguido de los peloteros que ruedan el excremento para luego profundizarlo en el suelo. Los residentes en el estiércol o endocópridos se encontraron en los 670, 1480m y 2150m con una menor proporción. En los 2962m sólo se presentó el gremio de los cavadores.

Figura 21. Gremios de escarabajos coprófagos a lo largo del gradiente altitudinal.



Por consiguiente se puede observar que a lo largo del gradiente altitudinal hubo un mayor porcentaje de individuos del gremio de los cavadores, seguido del gremio de rodadores y un mínimo porcentaje de residentes. En los 1480m aunque no existe una diferencia muy marcada en la agrupación de los gremios, se observa que el porcentaje de peloteros es similar al de los cavadores.

5.4. CARACTERÍSTICAS ECOMORFOLÓGICAS DE LA COMUNIDAD DE ESCARABAJOS COPRÓFAGOS.

El análisis de PCA indicó una correlación significativa entre las especies y las características ecomorfológicas ($p < 0,05$). Se observaron principalmente tres grupos de especies morfológicamente afines; el primer grupo se caracterizó por presentar tamaño del cuerpo muy pequeño: como los del género *Uroxys* y también *Bdelyrus aff. laplanadae* y pequeño como *Eurysternus marmoreus* y las especies de *Canthidium* y *Ontherus*; el segundo grupo con tamaños grandes y presencia de tarsos anteriores como *Eurysternus strebluss* y las especies del género *Dichotomius*; y un tercer grupo con tamaños grandes pero con ausencia de tarsos anteriores como son las especies de la tribu phanaeini y los *Deltochilum*. *Deltochilum loperae* es una especie que se separó de los demás grupos de especies debido a su gran tamaño corporal.

Las diez variables morfológicas utilizadas contribuyeron de manera similar en el componente 1, excepto el tarso anterior, siendo la más alta la longitud del cuerpo; y en el componente 2 la variable que más contribuyó fue el tarso anterior. En el componente 1 existió una tendencia de agrupación de las especies de acuerdo al tamaño, encontrándose las de mayor tamaño al lado izquierdo como es el caso de *Deltochilum loperae* y las de menor tamaño al lado derecho como las especies del género *Uroxys*. En la parte superior del componente 2 se encontraron las especies con ausencia de tarsos como los *Deltochilum*, y las especies con pequeños tarsos como *Eurysternus marmoreus*; y hacia la parte inferior de la gráfica las especies con tarsos anteriores grandes como los *Dichotomius*. Se esperaba que las especies se agruparan siguiendo gremios determinados en esta investigación sin embargo, las especies se están agrupando de acuerdo a las variables morfológicas.

Figura 22. Análisis de componentes principales, con un 95% de variabilidad de los dos primeros componentes.

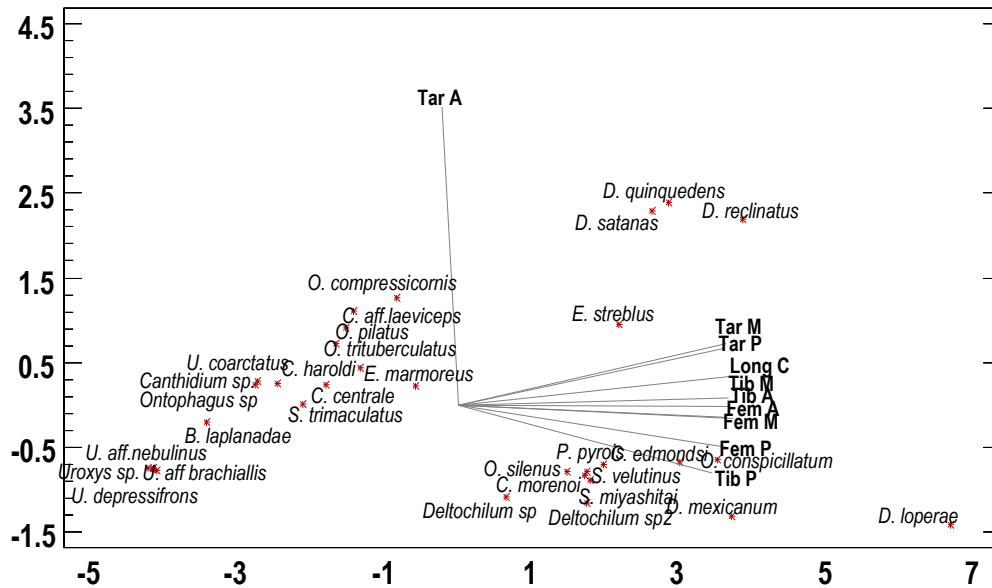


Tabla 10. Valores propios para cada componente.

	Componente 1	Componente 2
Fem A	0.33155	-0.0394987
Fem M	0.340246	-0.042805
Fem P	0.334519	-0.132602
Long C	0.341035*	0.0895462
Tar A	-0.0207306	0.926806*
Tar M	0.333325	0.190563
Tar P	0.329879	0.174397
Tib A	0.33852	-0.00418771
Tib M	0.334953	0.0227568
Tib P	0.314571	-0.211594

* Variables que están influenciando en la agrupación de las especies

6. DISCUSIÓN

Colombia es un país conocido mundialmente por su alta diversidad de especies. La multiplicidad de paisajes y tipos de hábitats favorecen esta riqueza. Para escarabajos coprófagos se ha visto que existe una mayor composición y riqueza de especies en las regiones biogeográficas de la Amazonía, Orinoquía y Guyana, con valores entre 40 y 70 especies por localidad. Mientras que en los sitios de la franja del pacífico los números de especies son menores y no pasan de 30 especies por localidad (Escobar, 1994; Medina & Kattan, 1996).

Para la composición registrada en este gradiente altitudinal comprendido entre los 670m y 2962m del flanco occidental de la cordillera occidental, en términos generales el género de Scarabaeinae con mayor número de especies fue *Uroxys* con 5 especies como lo reportan Amat G. *et al* (2001) y Pardo *et al* (2001). Los estimadores de riqueza indicaron que hubo una buena representatividad del muestreo en las diferentes elevaciones. Se registró un total de 31 especies para las cuatro localidades del gradiente altitudinal, el número de registros por localidad fue mayor en los 670m con 13 géneros y 27 especies de Scarabaeinae, valores que se encuentran dentro de lo esperado para la zona pacífica. Otros trabajos realizados para el pacífico nariñense reportaron esta baja riqueza; por ejemplo; en la Reserva Natural La Planada, municipio de Ricaurte (Escobar & Chacón, 2000) fueron colectados 9115 individuos pertenecientes a 10 géneros y 17 especies en un rango altitudinal que varía entre los 1800 y 2000m; en San Luis Robles Tumaco (Pardo-Locarno,*et al.* 2001), en una altitud de 35m se colectaron 212 ejemplares de Scarabaeinae pertenecientes a 8 géneros y 12 especies. En contraste con otros trabajos realizados en el Chocó biogeográfico en la cuenca baja del río Dagua, cerca de Buenaventura Valle (Pardo-Locarno,

1997), a una altura que varía entre los 90 a 110m se registraron 965 individuos colectados, pertenecientes a 14 géneros y 29 especies.

Medina (2001), sugiere que en la franja del pacífico colombiano existe un bajo número de especies, pues la franja entre los 1000 y 2000m se encuentra altamente deforestada y transformada en un paisaje dominado por cultivos y potreros, con unos pocos parches de bosque en regeneración y por encima de los 2000 m el número de especies es mucho menor debido al efecto altitudinal, sin embargo se encontrarán algunas especies restringidas a ciertas elevaciones y otras que serán exclusivas de bosques de alta montaña. Por otra parte Janzen (1983), plantea que las diferencias en la riqueza de especies de Scarabaeinae pueden deberse a que los organismos presentan estacionalidad a lo largo del año, hecho que podría estar influyendo en el número de especies colectadas.

El aumento de la altitud se reflejó en los cambios en la composición, riqueza y diversidad de las especies los cuales tendieron a disminuir a medida que se ascendió a lo largo del gradiente altitudinal, esto debido a que las especies responden a cambios graduales de las condiciones ambientales a lo largo de los gradientes de elevación. Así lo reportan otros estudios (Celi & Dávalos, 2001, Lobo & Halffter, 2000; Celi *et al.* 2004; Deloya *et al.* 2007; Escobar *et al.* 2005 y Esparza & Amat, 2007, entre otros), quienes concluyeron que la riqueza y diversidad de especies de Scarabaeinae disminuyó notablemente con el incremento de la altitud, por lo tanto, habrán valores máximos de riqueza en altitudes bajas. El comportamiento de la riqueza que se observó en este estudio apoyó la teoría propuesta por Lobo & Halffter (2000), donde plantean que las adaptaciones de las especies de Scarabaeinae están influenciadas por la variabilidad térmica por lo tanto las especies de Scarabaeinae dominarán bosques de tierras bajas; esto podría explicar la disminución repentina de escarabajos en los 2962m.

Holloway *et al.* (1987) y Wolda (1987), citados por Escobar & Valderrama (1995), propusieron que la tendencia en la disminución de la riqueza y diversidad de escarabajos coprófagos con el incremento en la altura, puede explicarse a partir de varios factores entre los que se citan: disminución del área de hábitats favorables en elevaciones altas, reducción de la diversidad de recurso alimenticio, las condiciones edáficas desfavorables para la fauna coprófaga y la reducción de la productividad primaria debido a las bajas temperaturas y proporciones de CO₂.

Algunas especies fueron consideradas restringidas a bajas alturas, como *Sulcophanaeus miyashitai* y *Dichotomius reclinatus* registradas en los 670m. *Sulcophanaeus miyashitai* en otros trabajos fue colectada en El Diviso, municipio de Barbacoas a 520 m y en La Espriella, municipio de Tumaco a 50 m en el Departamento de Nariño y *Dichotomius reclinatus* fue colectada en el departamento del Valle a 50m, en el Chocó a 90m y en Santander a 160m, como lo reporta Arias (2011). Aunque de estas especies se conocen pocos registros en Colombia, podrían considerarse especies restringidas a alturas bajas entre los 50 m y los 670m. Los rangos de distribución de las especies a una elevación en particular podrían estar indicando la susceptibilidad de las especies a los ambientes y resaltan la importancia del mantenimiento de éstos y de la conectividad entre ellos para la conservación de la biodiversidad (Sanders, 2002).

Uroxys aff. coarctatus, sólo se registró en los 2962m, por lo tanto puede ser considerada como una especie restringida a altas elevaciones, lo cual concuerda con lo reportado por Amat *et al.*, (1997) & Escobar (2000) quienes sugirieron que ésta especie puede estar restringida a bosques altoandinos y zonas de páramo por encima de los 2250m de elevación ya que esta especie está adaptada a estos ambientes variables y fríos como los de alta montaña. *Bdelyrus aff. laplanadae*, *Deltochilum mexicanum*, *Eurysternus marmoreus*, *Deltochilum sp2* y *Coprophanaeus edmondsi*, fueron registradas en el rango

altitudinal entre los 670m a 2150m, lo que podría indicar que éstas especies pueden ser consideradas de amplia distribución altitudinal. Sin embargo Escobar (2000), consideró a *Bdelyrus aff. laplanadae*, *Deltochilum mexicanum* y *Eurysternus marmoreus* como grupos de especies restringidos a rangos de elevación que van entre los 1250 y 2000m. García & Pardo en el 2004 en un rango altitudinal que va desde los 1374 a 2894m, en los Andes colombianos en el Cauca, registraron 16 especies en bosque subandino, entre las que se encontraban *Deltochilum mexicanum* y *Coprophanæus edmondsi*.

De manera general, estas restricciones de la fauna de coprófagos a un rango en particular, pueden estar determinadas por varios factores como cambios en la composición vegetal a diferentes altitudes; por lo tanto aquellos bosques con mayor cobertura vegetal donde las condiciones microclimáticas son más estables, podrían garantizar la disponibilidad de un recurso fresco por más tiempo para la alimentación y nidificación, por consiguiente, favorecer la estabilidad de las comunidades. La colonización de éste recurso juega también un papel importante, ya que en los hábitats de alta montaña el establecimiento de varios grupos de vertebrados, como aves, mamíferos y reptiles, se pueden ver limitados por efecto de la altitud y teniendo en cuenta que el excremento de vertebrados es la principal fuente de alimento, disminuirá la oferta de recurso y por ende las poblaciones de los escarabajos (Gill, 1991). Además otras variables climáticas que están relacionadas con la altitud como la temperatura pueden estar actuando como barreras críticas para la movilización en el gradiente de ciertas especies.

La riqueza de especies entre el interior y el borde de bosque no presentó diferencias estadísticas significativas, esto debido a que posiblemente los bordes de bosque compartieron condiciones microclimáticas con el interior de bosque, lo cual permite el establecimiento de las especies en ambos hábitats. *Dichotomius reclinatus*, *Copris aff. laeviceps*, y *Canthidium sp.*, se

encontraron únicamente en el interior de bosque. Otras como *Oxysternon silenus*, *Phanaeus pyrois* y el género *Canthidium*, prefirieron el interior de bosque, probablemente porque éstos hábitats con cobertura vegetal suficiente puede proveerles refugio y alimento. *Oxysternon conspicillatum* fue una especie típica de borde de bosque. A pesar de no haber encontrado diferencias estadísticamente significativas al analizar la riqueza desde el interior hacia el borde de bosque, se pudo observar que estas especies probablemente estén definiendo preferencias por determinados hábitats.

La abundancia presentó diferencias significativas a lo largo del gradiente altitudinal y se observó que esta fue mayor en los puntos medios como lo afirma Esparza-León & Amat-García (2007) y Martín-Piera & Jorge Lobo (1993). *Uroxys aff. brachiallis*, fue la especie más abundante en el muestreo con el 81,87%. Estudios realizados en la costa pacífica nariñense por Pardo *et al* (2001), encontraron que la mayor abundancia correspondió a una especie de *Uroxys*. Otros estudios como el de Medina (2001), reportó la amplia distribución que representó este género, encontrándose desde los 225 m en el PNN Tayrona en el departamento de Magdalena, hasta en los 2730 m en SFF Iguaque en el departamento de Boyacá. Además de lo reportado por Amat G *et al.* (1997), en un estudio de patrones de distribución de escarabajos coprófagos en un bosque altoandino donde uno de los géneros más abundantes fue *Uroxys*.

Es evidente que algunas especies de escarabajos como *Canthidium sp.*, y *Dichotomius reclinatus* fueron propias de interior de bosque, otras especies disminuyeron la abundancia en el borde de bosque como *Canthidium aff. centrale*, *Canthidium haroldi*, *Sulcophanaeus miyashitai* y *Phanaeus pyrois* y por último *Deltochilum sp1.*, y *Ontophagus sp.*, aumentaron la abundancia en el borde de bosque.

Resultados similares reportó el estudio realizado por Montes (2010), quién evaluó el efecto de borde en ensamblajes de escarabajos coprófagos sugiriendo que probablemente en comparación con otros grupos biológicos los escarabajos coprófagos son menos afectados por las condiciones de borde, no obstante, sugirió evaluar las consecuencias del efecto de borde desde un punto de vista funcional, para no subestimar los efectos de la formación de bordes. Estos resultados contrastaron completamente con otros trabajos donde se detectó un efecto negativo sobre la riqueza y abundancia, como los resultados encontrados por Spector y Ayzama (2003), quienes reportaron diferencias tanto en el número de especies, como en la abundancia de escarabajos, entre el borde y 30 metros al interior. Sin embargo, esta tendencia seguida por los escarabajos, no es igual para otros grupos de insectos, como hormigas, coleópteros en general e insectos voladores y herbívoros, cuyas abundancias se incrementan en los bordes (Didham, 1997; Montealegre *et al.* 1996; Fowler *et al.* 1993).

El estudio de los modelos de distribución de la abundancia relativa nos permite entender la organización de la comunidad e incluye información sobre el tipo de hábitat asociado a estas comunidades. Teniendo en cuenta que las comunidades a lo largo del gradiente se ajustaron a la serie log normal, se podría afirmar que están en equilibrio como lo afirman Hill & Hammer (1998), es decir con muchas manera no hay dominancia de alguna especie sobre la utilización de recursos, por lo tanto, la comunidad es relativamente estable y las especies pueden coexistir; existen especies con valores intermedios y pocas muy poco o muy abundantes (Ugalde-Lezama, 2010). Por otra parte, los hábitats que ocuparon estas comunidades están en buenos estados de conservación.

El Índice de Complementariedad se usó como una medida de la tasa de recambio de especies entre los diferentes gradientes altitudinales. Los resultados indicaron que aunque no existió un número importante en el

reemplazo de especies es evidente que unas pocas especies se vieron influenciadas a lo largo del gradiente, similar a lo reportado por Esparza & Amat (2007) y Escobar *et al.* (2005), consiguiente, se crea la necesidad de conservar estos ecosistemas y así mantener la biodiversidad presente.

Al comparar la abundancia de escarabajos en el interior y borde de bosque se encontraron diferencias significativas, lo cual permitió establecer, que al menos bajo las condiciones en las que se realizó el presente trabajo, el efecto de borde es marcado con respecto a la abundancia desde el interior del bosque.

Los gremios funcionales de las especies a lo largo del gradiente estuvieron representados en un 79% cavadores, 20% peloteros y 1% de residentes. La presencia en mayor porcentaje de cavadores se debió probablemente a que la lluvia en los bosques húmedos tropicales, humedece el terreno y facilita la construcción de nidos evitando la mortalidad de adultos y larvas (Hansky & Camberfort, 1991). Estos porcentajes se asemejan a los reportados por Esparza-León & Amat-García (2007) en un gradiente altitudinal en el Norte de Santander donde el grupo funcional predominante, establecido por la manera en que usan y relocalizan el recurso alimenticio, es de hábito cavador, concluyendo que esta característica se debe probablemente por la textura limosa arcillosa y alto contenido de humedad del suelo. Noriega *et al.* (2008), proponen que la mayor cantidad de especies cavadoras, puede estar relacionada con la abundancia del recurso y con características ecológicas específicas de la localidad que hacen que ser cavador sea más exitoso. A los 1480 m, se observó una proporción semejante entre las especies del gremio de los cavadores y los peloteros. Vidaurre *et al.*, (2008) afirman que un bosque intervenido puede presentar una proporción mayor de individuos y especies rodadoras en relación a las cavadoras. Esto contrasta con Escobar y Chacón (2000) que afirman que las especies rodadoras responden de manera negativa, pues son más sensibles a los cambios en la estructura del

suelo ocasionada por el apisonamiento que produce el ganado en zonas de pastoreo, compactándolo y modificando su capacidad de drenaje.

La existencia de la variabilidad morfológica corresponde a una respuesta a las distintas presiones selectivas a las que están sometidas las especies. Siendo las patas estructuras que están relacionadas con la relocalización del alimento y el uso del hábitat en diversos organismos, se esperaba que las especies de escarabajos coprófagos se agruparan en cada uno de los gremios tróficos y teniendo en cuenta las características morfológicas, no obstante, las especies se agruparon en tres grupos principales donde influyó principalmente la longitud del cuerpo y del tarso anterior y la afinidad taxonómica, es decir, especies de un mismo género. En este caso se podría deducir que dentro de cada grupo morfológico formado, las especies podrían estar expuestas a una mayor competencia entre ellas, debido a su morfología semejante y al mismo recurso que explotan. Sin embargo, cabe anotar que dentro de cada grupo morfológico las especies pertenecían a diferentes gremios funcionales lo cual permite plantear que la forma como relocalizan el alimento podría estar originando una distancia real en el espacio morfológico que usan las especies, evidenciando procesos de coexistencia. Las especies del género *Uroxys* dentro de este espacio morfológico se encuentran muy cercanas. Hanski & Camberfort (1991), señalan que tamaños semejantes en los escarabajos coprófagos puede afectar la selección del alimento estableciéndose una relación estrecha entre estos; por lo tanto es necesario considerar otros aspectos que permitan esclarecer los procesos de coexistencia en estas especies, tales como comportamiento y períodos de actividad.

A pesar de que los escarabajos coprófagos son un grupo muy estudiado en cuanto a su biología, ecología y comportamiento (Hanski & Camberfort, 1991), en Colombia no se ha trabajado de manera específica en alguno de éstos campos. La investigación de este grupo de insectos se ha enfocado

principalmente a inventarios, estudios de diversidad y estudios regionales. Trabajos dirigidos a explicar las relaciones entre la morfología y el desempeño de las especies de insectos no han sido estudiados, por lo tanto esta investigación es una base que permitirá hacer aproximaciones al nicho que ocupan las especies, la partición de recursos y la estructura de la comunidad.

Este estudio de comunidades a lo largo de gradientes altitudinales se consolida como el primero en la región y es una aproximación al conocimiento en la distribución de las especies. Comprender el comportamiento de las propiedades de una comunidad en relación a un gradiente altitudinal, aporta información básica acerca de las interacciones que se dan entre las especies constituyentes de una comunidad y los cambios en el entorno; así como información de la distribución espacial de los organismos, lo cual permite definir áreas de endemismo y entender la dinámica de los ecosistemas naturales para diseñar planes de manejo y conservación en localidades y regiones que representan un valor biológico y ecológico (Fagua, 1999).

7. CONCLUSIONES

La composición y riqueza y abundancia de escarabajos coprófagos presentaron diferencias estadísticamente significativa en los diferentes niveles altitudinales. La riqueza disminuyó a medida que se ascendió altitudinalmente, debido a que las especies son sensibles a los cambios ambientales, por lo tanto dominaran zonas de menores alturas.

Algunas especies estuvieron restringidas a un gradiente altitudinal como *Dichotomius reclinatus*, *Sulcophanaeus miyashitai*, *Copris sp.*, *Deltochilum loperae*, *Canthidium haroldi*, *Canthidium aff. centrale*, *Canthidium sp.*, *Coproghanaeus morenoi*, *Oxysternon silenus* que estuvieron restringidos a los 670m, *Ontophagus sp.*, *Ontherus compressicornis* y *Oxysternon conspicillatum*, en los 2150m y *Uroxys aff. coarctaus* sólo se registró en los 2962m.

En el análisis entre interior y borde de bosque no se encontraron diferencias significativas en los valores de riqueza excepto entre los hábitats d los 670m, sin embargo es evidente que algunas especies prefirieron el interior de bosque.

La abundancia presentó un efecto de borde marcado, sin embargo es evidente que la preferencia fue mayor en los interiores de bosque, indicando que las comunidades pueden verse afectadas por modificaciones en sus hábitats. *Canthidium sp.*, y *Dichotomius reclinatus* fueron las únicas especies que se encontraron en el interior de bosque en los 670m, *Phanaeus pyroys* y *Eurysternus strebluss* en el interior de bosque de los 1480m y *Oxysternon conspicillatum* y *Ontophagus sp.*, fueron especies que se registraron en el borde de bosque de los 2150m; estas especies probablemente presenten preferencias por determinados hábitats.

Se encontró a *Dichotomius reclinatus*, *copris aff. laeviceps* y *Scybalocanthon trimaculatus* como especies que no han sido registradas previamente en la región y complementan los inventarios para estas zonas.

De manera general en la comunidad la estructura funcional fue dominada por el gremio de los paracópridos o cavadores que correspondió al 77% del total de especies, seguido por telecópridos o rodadores que correspondieron al 16% de las especies y por último el gremio de los residentes o endocópridos que correspondió al 7% del total de las especies.

Las variables ecomorfológicas que mostraron ser influyentes en los patrones generales de la comunidad fueron la longitud del cuerpo y el tarso de la extremidad anterior. No obstante las variables no presentaron una relación en las agrupaciones con los gremios.

9. RECOMENDACIONES

Continuar los estudios que incluyan comunidades a lo largo de gradientes altitudinales que permita profundizar en los patrones que rigen la distribución de las especies.

Se sugiere realizar muestreos con intervalos de distancia más pequeños, para determinar con mayor precisión los rangos de distribución altitudinal de las especies enfocándose principalmente entre los 2150m y los 2962m

Se recomienda relacionar variables ambientales como temperatura, humedad y textura de suelo en gradientes altitudinales.

Profundizar en el estudio sobre el efecto del borde realizando muestreos a diferentes distancias desde el borde hacia el interior del bosque.

Se hace necesario plantearse nuevas hipótesis que permitan entender las relaciones entre la ecomorfología y las relaciones funcionales, relacionando aspectos de comportamiento con otras características morfométricas

8. BIBLIOGRAFIA

- AMAT G., LOPERA A., AMÉZQUITA S. 1997. Patrones de distribución de escarabajos coprófagos (Coleoptera: Scarabaeidae) en relicto del bosque altoandino, Cordillera Oriental de Colombia. *Caldasia* Vol 19, No 1-2.
- AMAT, G. 2007. Fundamentos y Métodos para el estudio de los insectos. Universidad Nacional de Colombia. Facultad de Ciencias. Instituto de Ciencias Naturales. Bogotá, Colombia.
- ANDRADE, C. 1998. Utilización de las mariposas como bioindicadoras del tipo de hábitat y su biodiversidad en Colombia. *Rev. Acad. Colomb. Cienc.* 22(84): 407-421.
- ARIAS, J. 2011. Revisión taxonómica de la Sección “Buqueti”, *Dichotomius* Hope, 1838 (Coleoptera: Scarabaeidae: Scarabaeinae). Universidad Nacional de Colombia, Bogotá.
- ARNAUD, P. 2002. Phanaeini: *Dendropaemon*, *Tetramereia*, *Homalotarsus*, *Maegatharsis*, *Diabroctis*, *Coprophanaeus*, *Oxysternon*, *Phanaeus*, *Sulcophanaeus*. HellsideBooks, Canterbury. UnitedKingdom.
- BEGON, M., TOWNSEND C. & HARPER J. 1995. Ecology from individuals to ecosystems. Fourth edition. Blackwell Publishing Ltd.
- BONILLA & GUILLOT. 2003. Bonilla, M. A. y Guillot, G. (eds.) (2003). Prácticas de Ecología. Serie Notas de clase. Facultad de Ciencias, Universidad Nacional de Colombia, Bogotá.
- BRAVO E. 1991. Sobre la cuantificación de la diversidad ecológica. *Hidrobiológica* Volumen 1(1).

- CAMBERFORT Y. 1991. From saprophagy to coprophagy. En: I. Hansky & Camberfort, *Dun Beetle Ecology*. Pp 21-35. Princeton University Press, New Jersey.
- CAMERO E. 2003. Caracterización de la fauna de carábidos (Coleoptera: Carabidae) en un perfil altitudinal de la Sierra Nevada de Santa Marta, Colombia.
- CAMERO E. 2010. CLAVES. CAMERO-R., E. 2010. Los escarabajos del género *Eurysternus* Dalman, 1824 (Coleoptera: Scarabaeidae) de Colombia. *Boletín de la Sociedad Entomológica Aragonesa (S.E.A.)*, 46: 147- 179.
- CASTELLANOS, M., ESCOBAR, F., & STEVENSON P. 1999. Dung Beetles (Scarabaeidae: Scarabaeinae) Attracted to Woolly Monkey (*Lagothrix lagothericha* Humboldt) dung at Tinigua National Park, Colombia. *The Coleopterists Bulletin*. 53(2): 155-159.
- CELI J. & A. DÁVALOS. 2001. Manual de monitoreo: Los escarabajos peloteros como indicadores de la calidad ambiental. EcoCiencia. Quito.
- CELI J., TERNEUS E., TORRES J., ORTEGA M. 2004. Dung beetles (Coleoptera: Scarabaeinae) Diversity in an Altitudinal Gradient in the Cutucú Range, Morona Santiago, Ecuadorian Amazon. *Iyonia*. Volumen 7(2).
- COLWELL R & CODDINGTON, J. 1994. Estimating terrestrial biodiversity through extrapolation. *Phil. Trans. R. Soc. Lond. B* 345, p. 101-118.
- DELOYA, C., V. PARRA-RABLA & H. DELFÍN-GONZÁLEZ. 2007. Fauna de los Coleópteros Scarabaeidae Laparosticti y Trogidae (Coleoptera: Scarabaeoidea) asociados al Bosque Mesófilo de Montaña, cafetales bajo

sombra y comunidades derivadas en el centro de Veracruz, México. *Neotropical Entomology*, 36(1): 5–21.

- DIDHAM R. K. 1997. The influence of edge effects and forest fragmentation on leaf litter invertebrates in central Amazonia. En: Laurance, W. F.; Bierregaard, R. O. (Eds.). *Tropical Forest Remnants*. The University of Chicago Press.
- DUELLI P., STUDER M. MARCHAND I. & JAKOB, S. 1990. Population movements of arthropods between natural and cultivated areas. *Biological Conservation* 54: 193- 207.
- ESCOBAR F. 1994. Excrementos, coprófagos y deforestación en bosques de montaña al sur occidente de Colombia. Tesis de grado, Universidad del Valle, Cali.
- ESCOBAR F. & C. VALDERRAMA. 1995. Informe final: Comparación de la biodiversidad de artrópodos de bosque a través del gradiente altitudinal Tumaco-Volcán de Chiles (Nariño). Evaluación del efecto de la deforestación. Fondo Fen, Fondo Fes, Fundación Mac Arthur. 74 pp.
- ESCOBAR F. 1998. Análisis regional de Escarabajos coprófagos (Coleoptera: Scarabaeidae: Scarabaeinae) de los bosques secos de la región Caribe de Colombia. Informe nacional del estado de la biodiversidad, Colombia. Tomo 1, diversidad biológica. Instituto Humboldt, PNUMA y Ministerio del Medio Ambiente. Bogotá.
- ESCOBAR F. 2000. Diversidad y distribución de los escarabajos del estiércol (Coleoptera: Scarabaeidae: Scarabaeinae) de Colombia. Hacia un proyecto CYTED para el inventario y estimación de la diversidad entomológica en Iberoamérica: PRIBES-2000.

- ESCOBAR F. & CHACÓN P. 2000. Distribución espacial y temporal en un gradiente de sucesión de la fauna de coleópteros coprófagos (Scarabaeinae, Aphodiinae) en un bosque tropical montano, Nariño – Colombia.
- ESCOBAR F., LOBO J., HALFFTER G. 2005. Altitudinal variation of dung beetle (Scarabaeidae: Scarabaeinae) assemblages in the Colombian Andes. *Global Ecol. Biogeogr.* 14, 327-337.
- ESCOBAR A. 2010. Taxonomía y variación morfológica del complejo de especies del género *Uroxys* (Scarabaeidae: Scarabaeinae) en el sistema regional de áreas protegidas del eje cafetero (sirap-ec), Colombia.
- ESCURRA E. 1990. ¿Por qué hay tantas especies raras?, la riqueza y la rareza biológicas en las comunidades naturales. *Ciencias Especial.* 4:82-88.
- ESPARZA-LEÓN & AMAT-GARCÍA. 2007. Composición y riqueza de escarabajos coprófagos (Coleoptera: Scarabaeidae: Scarabaeinae) en un gradiente altitudinal de selva húmeda tropical del Parque Nacional Natural Catatumbo-Barí (Norte de Santander), Colombia. *Actual Biol* 29 (87): 181-192.
- FAGUA G. 1999. Variación de las mariposas y hormigas de un gradiente altitudinal de la cordillera oriental (Colombia): 317-362. (en) AMAT, G.; ANDRADE-C., G. & FERNÁNDEZ, F. (eds.). *Insectos de Colombia. Volumen II.* Academia Colombiana de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales. Colección Jorge Álvarez Lleras. No. 13. Editora Guadalupe Ltda. Bogotá, Colombia. 541 p.
- FISHER J., LINDENMAYER D., 2007. Landscape modification and habitat fragmentation: a synthesis. *Global Ecology and Biogeography.* 16: 265-280.

- FLEISHMAN, E.; AUSTIN, G. T.; WEISS, A. 1998. An empirical test of Rapoport's rule: elevational gradients in montane butterfly communities. *Ecology* 79: 2472-2483.
- FOWLER H. G.; SILVA, C. A.; VENTICINQUE, E. 1993. Size, taxonomic and biomass distributions of flying insects in central Amazonian: Forest edge vs understory. *Revista de Biología Tropical* 41 (3): 755-760.
- FUENTES V. 2004. Composición y distribución espaciotemporal de escarabajos coprófagos (Coleoptera: Scarabaeidae: Scarabaeinae) en el bosque municipal de Mariquita Tolima [trabajo de grado]. Departamento de Biología, Facultad de Ciencias, Universidad Nacional de Colombia.
- GARCÍA & PARDO. 2004. Escarabajos Scarabaeinae saprófagos (Coleoptera: Scarabaeidae) en un bosque húmedo premontano de los andes occidentales colombianos. *Ecología aplicada*, 3(1,2).
- GÉNIER, F. 1998. A revision of the Neotropical genus *Ontherus* Erichson [Coleoptera: Scarabaeidae, Scarabaeinae], Supplement 1. *Coleopterists Bulletin* 52: 270-274.
- GENTRY, A. 1990. La región amazónica: (en) *Selva Húmeda de Colombia*. Villegas Editores, Bogotá 53-64.
- GILL B. 1991. Dung beetles in tropical American forest. En: Hanski I, Cambefort Y, Eds. *Dung Beetle Ecology*. Princeton University Press, Princeton; 1991. p. 211-229.
- GOLDEN D. & CRIST T. 2000. Experimental effects of habitat fragmentation on rove beetles and ants: match area or edge?. *Oikos* 90: 525-538.

- GUTIERREZ A. CARRILLO E & ROJAS S. 2004. Guía Ilustrada de los Colibríes de la Reserva Natural Río Nambí. Bogotá; FPAA, FELCA, ECOTONO. Bogotá, Colombia.
- GUTIÉRREZ, D.; MENÉNDEZ, R. 1995. Distribution and abundance of butterflies in a mountain area in the northern Iberian peninsula. *Ecography* 18: 209-216.
- HALFFTER G. & MATTHEWS 1966. The natural history of dung beetles of the subfamily Scarabaeinae (Coleoptera, Scarabaeidae) *Folia Entomológica Mexicana* 12:1-312.
- HALFFTER G. & EDMONDS 1982. The nesting behavior of dung beetles (Scarabaeinae) Instituto de Ecología, México.
- HALFFTER. 1998. A strategy for measuring landscape biodiversity. *Biology International*, 36: 3-17.
- HANSKI I. 1983. Distributional ecology and abundance of dung and carrion-feeding beetles (Scarabaeidae) in tropical rain forest in Sarawack, Borneo. *Acta Zoológica Fennica* 167: 45pp.
- HANSKI I. & CAMBEFORT 1991. *Dung beetle ecology*. Princeton University Press, New Jersey.
- HARMON, M. E.; BRATTON, S. P. Y WHITE, P. S. 1984. Disturbance and vegetation response in relation to environmental gradients in the Great Smoky Mountains. *Vegetation* 55: 129-139.

- HILL C. J. 1996. Habitat specificity and food preferences of an assemblage of tropical Australian dung beetles. *Journal of Tropical Ecology*, Vol.12, No.4 (Jul., 1996), 449 – 460.
- HILL J. & HAMMER K. 1998. Using species abundance models as indicator of habitat disturbance in tropical forest. *Journal of Applied Ecology* 35:458-460.
- HOWDEN H. F. & NEALIS, V.G. 1975. Effects of clearing in a Tropical Rain Forest on the composition of the Coprophanaeus Scarab Beetle Fauna (Coleoptera). *Biotropica* 7 (2): 77-83.
- HUERTAS B., ARIAS J. & PARDO-LOCARNO. 2003. Estudio preliminar de los escarabajos coprófagos (Coleóptera: Scarabaeidae) de la Serranía de Los Churumbelos, Cauca. Expedición Colombia '98. Boletín científico. Centro de Museo de Historia Natural. Volumen 7. Museo Universidad de Caldas, Noviembre.
- HUSTON M. 1994. *Biology diversity: the coexistence of species on changing landscapes*. Cambridge University Press. Cambridge.
- JANZEN D. 1983. Sweep samples of tropical foliage insects: effects of seasons, vegetation types, elevation.
- KLEIN B. C. 1989. Effects of forest fragmentation on dung and carrion beetle communities in Central Amazonia. *Ecology*. 70(6): 1715 – 1725.
- KOLHMAN B. & SOLIS A. 1997. El género *Dichotomius* (Coleoptera: Scarabaeidae) en Costa Rica. *G. It. Ent.* 8: 343- 382.

- KREBS CH. 1985. Ecología, estudio de la distribución y la abundancia. México, Harla.
- KREBS C. 2009. Ecology: The Experimental Analysis of Distribution and Abundance. 6th ed. Benjamin Cummins.
- LAURANCE W. 1991. Effects in tropical forest fragments: Application of a model for the design of nature reserves. *Biological Conservation* 57: 205-219.
- LAURANCE W. & YENSEN E. 1991. Predicting the impacts of edge effects in fragmented habitats. *Biological Conservation* 55: 77-92.
- LIDICKER W., PETERSON J. 1999. Responses of small mammals to habitat edges. En: *Landscape Ecology of Small Mammals* (Eds. Barret, G. W. y Peles, J. D.), Springer – verlag, berlin, Germany, pp. 211-227.
- LOBO & HALFFTER 2000. Biogeographical and ecological factors affecting the altitudinal variation of mountainous communities of coprophagous beetles (Coleoptera, Scarabaeoidea): a comparative study. *Annals of the Entomological Society of America*, 93: 115 – 126.
- LOMOLINO, M. B. 2001. Elevation gradients of species density: historical and prospective views. *Global Ecology&Biogeography*.10: 3-13.
- LÓPEZ-BARRERA, F. 2004. Estructura y función en bordes de bosques. *Ecosistemas*. 13(1): 67-77.
- LOZANO F. 1997. Pasalidos: Distribución y efecto de la deforestación en el transecto altitudinal Tumaco – Chiles (Nariño). *Bol. Mus. Ent. Uni. Valle*. 5(1):13-24.

- MAGURRAN E. 1989. Diversidad ecológica y su medición. Barcelona, España: Ediciones Vedra.
- MARTIN-PIERA F., LOBO J. 1993. Altitudinal distribution patterns of copro-necrophage Scarabaeoidea (Coleoptera) in Veracruz, Mexico. The Coleopterists Bulletin, 47(4):321-334.
- MARTÍN-PIERA F. 1998. Apuntes sobre la diversidad y conservación de insectos: dilemas, ficciones y ¿soluciones? Bol SEA.
- MARTÍNEZ N., GARCÍA H., PULIDO L., OSPINO D. & NARVÁEZ J. 2009. Escarabajos Coprófagos (Coleoptera: Scarabaeinae) de la Vertiente Noroccidental, Sierra Nevada de Santa Marta, Colombia. Neotropical Entomology 38(6):708-715.
- MEDINA C. & LOPERA A. 2000. Clave ilustrada para la identificación de géneros de escarabajos coprófagos (Coleoptera: Scarabaeinae) de Colombia. Caldasia 22 (2): 299-315.
- MEDINA, C., LOPERA, A., VÍTOLO, A., GILL, B. 2001. Escarabajos coprófagos (Coleoptera: Scarabaeidae: Scarabaeinae) de Colombia. Biota Colombiana 2(2) 131-144.
- MEINERS, S. J; PICKETT, S. T. A. 1999. Changes in community and population responses across a forest- field gradient. Ecography 22: 261-267.
- MONTEALEGRE, F.; MEDINA C. A.; KATTAN, G. H. 1996. Diversidad de insectos herbívoros en interior y borde de bosque en la reserva forestal Escalarete. Cespadesia 21: 29-40.

- MONTES J. 2010. Efecto de borde en ensamblajes de escarabajos coprófagos (Coleoptera: Scarabaeidae) en fragmentos de bosque en el nordeste antioqueño, Colombia.
- NORIEGA J. 2007. Biología, Taxonomía y Ecología de Scarabaeidae. Estado del Arte en Colombia. Diplomado de Scarabaeidae. Universidad del Cauca. Popayán.
- NORIEGA J., SOLIS C., ESCOBAR F. & REALPE E. 2008. Escarabajos coprófagos (Coleoptera: Scarabaeidae) de la provincia de la Sierra Nevada de Santa Marta. Biota Colombiana. Vol 8. No 001. Bogotá, Colombia. pp. 77-86.
- MEDINA C. & KATTAN G. 1996. Diversidad de coleópteros coprófagos (Scarabaeidae) de la Reserva Forestal Escalereite. *Cespedecia* 21 (68): 89-102.
- OLSON D., DINERSTEIN E., WIKRAMANAYAKE E., BURGESS N., POWELL G., UNDERWOOD E., D'AMICO J., ITOUA I., STRAND H., MORRISON J., LOUCKS C., ALLNUTT T., RICKETTS T., KURA Y., LAMOREUX J., WETTENGEL W., HEDAO P & KASSEM K. 2001. Terrestrial Ecoregions of the World: A New Map of Life on Earth. *BioScience*. Vol. 51 No. 11.
- PARDO-LOCARNO L. 1997. Escarabajos coprófagos (Coleoptera-Scarabaeidae) de Lloró, departamento del Chocó, Colombia. *Bol. Cient. Mus. Hist. Nat. Univ. Caldas*. vol.11, n.1.
- PARDO-LOCARNO L. ARROYO J., QUIÑÓNEZ F. 2001. Observaciones de los escarabajos copronecrófagos y sapromelífagos de san Luis Robles, Nariño. Museo de Historia Natural.

- PICKETT S. & WHITE P. 1985. The Ecology of Natural Disturbances and Patch Dynamics. Academic press. Orlando, USA.
- RAHBEK C. 1995. The elevational gradient of species richness: a uniform pattern *Ecography* 18: 200-205.
- RAHEL F. 1989. The hierarchical nature of community persistence. A problem of scale. *American Naturalist* 136: 329-344.
- RANDALL, M. G. M. 1982. The dynamics of an insect population throughout its altitudinal distribution: *Coleophora aalticolella* (Lepidoptera) in northern England. *Journal of Animal Ecology* 51: 993-1016.
- RANGEL O. 2004. Chocó Biogeográfico. *Diversidad Biotica IV*. Instituto de Ciencias Naturales, Inderena, Fondo FEN. Bogotá.
- RICKLEFS R. & SCHULTER D. 1993. Species Diversity: Regional and Historical Influences. En: RICKLEFS y SHULTER (Eds.) *Species Diversity in Ecological Communities*. University of Chicago Press. p. 350 – 363.
- ROGERS, L. 1976. “A general weight vs length relationship for insects”. *Annals of Entomological Society of America*, 69:387-389.
- SAUNDERS D., HOBBS R., MARGULES C. 1991. Biological consequences of ecosystem fragmentation: A Review. *Conservation Biology* 5 (1): 18-32.
- SANDERS N. J. 2002. Elevational gradients in ant species richness: area, geometry, and Rapoport's rule. *Ecography* 25: 25-32.

- SPECTOR, S. & AYZAMA, S. 2003. Rapid Turnover and Edge Effects in Dung Beetle. Assemblages (Scarabaeidae) at a Bolivian Neotropical Forest – Savanna Ecotone. *Biotropica* 35(3): 394- 404.
- TERBORGH J. 1971. Distribution on environmental gradients: Theory and a preliminary interpretation of distributional patterns in the avifauna of the cordillera Vilcabamba, Perú. *Ecology*, Vol. 52, No 1, pp. 23-40.
- TERBORGH J. 1977. Bird species diversity on an Andean elevation gradient. *Ecology*, Vol. 58, No 5, 1007-1019.
- UGALDE-LEZAMA S., ALCÁNTARA-CARBAJAL J., VALDEZ-HERNÁNDEZ I., RAMÍREZ-VALVERDE G., VELÁZQUEZ-MENDOZA J., TARÁNGO-ARÁMBULA L., 2010. Riqueza, abundancia y diversidad de aves en un bosque templado con diferentes condiciones de perturbación. *Agrociencia*. Vol. 44, número 2. México.
- VEBLEN T., KITZBERGER T. & LARA A. 1992. Disturbance and forest dynamics along a transect from Andean rain forest to Patagonian shrubland. *Journal of Vegetation Science* 3: 507-520.
- VIDAURRE T., GONZALES L., LEDEZMA M. 2008. Escarabajos coprófagos (Scarabaeidae: Scarabaeinae) del palmar de las islas, Santa Cruz – Bolivia. *Kempffiana* 4(1): 3 - 20.
- VITOLLO-L A. 2000. Clave para la identificación de los géneros y especies phanaeinas (Coleoptera: Scarabaeidae: Coprinae: Phanaeini) de Colombia. *Revista Académica Colombiana de Ciencias*. 24(93): 591-601.

- WAED-CAMPBELL, B.M.S., F.W.H. Beamish & Kongchaiya. 2005. Morphological characteristics in relation to diet in five coexisting Thai fish species. *J. Fish. Biol.* 67:1266-1279.
- WHITTAKER R. 1972. Evolution and Measurement of Species Diversity. En: *Taxon* Vol. 21. p. 213 – 224.
- WOOTTON, R. J. 1992. *Fish ecology*. Chapman and Hall. U.S. A. New York. 212.
- YAHNER R. 1988. Changes in wildlife communities near edges. *Conservation Biology*. 2(4): 333-339.
- ZAMORA R. 1988. Estructura morfológica de una comunidad de passeriformes de alta montaña (Sierra Nevada, de España). *Ardeola* 35(1): 71-95.