

Universitas
Scientiarum

ISSN 0122-7483

Vol. 7 No. 1

Enero - Junio 2002



PONTIFICIA UNIVERSIDAD JAVERIANA
Revista de la Facultad de Ciencias



**DISPERSIÓN SECUNDARIA DE SEMILLAS
POR ESCARABAJOS COPRÓFAGOS (SCARABAEIDAE)
A PARTIR DE HECES DE CHURUCOS
(LAGOTHRIX LAGOTHRICHA)
EN EL PARQUE NACIONAL TINIGUA, COLOMBIA**

**POSDISPERSIÓN DE SEMILLAS POR ESCARABAJOS ASOCIADOS
A HECES DE CHURUCOS**

Lilia Judith Laverde Angarita¹, María Clara Castellanos², Pablo Stevenson³

¹Universidad de los Andes, Departamento de Ciencias Biológicas, Calle 19 N° 1-11.
Bogotá, COLOMBIA. E-mail: l-laverde@uniandes.edu.co.

²Department of Ecology and Evolution. State University of New York at Stony Brook. Stony Brook,
NY 11794-5245. E-mail: mcastel@life.bio.sunysb.edu.

³Doctoral Program in Anthropological Sciences, State University of New York at Stony Brook, Stony Brook,
NY 11794-4364. E-mail: psteven@life.bio.sunysb.edu

Dirigir a: Lilia J. Laverde Angarita, Calle 2 N° 1-44E, Subachoque (Cund.). Tel. 091- 8245165.
Celular: 2718614 E-mail: lijulangar@yahoo.com

RESUMEN

La actividad de escarabajos coprófagos (Scarabaeidae) asociados con excrementos de churucos (*Lagothrix lagothricha*) como dispersores secundarios de semillas, fue estudiada en el Parque Nacional Tinigua, Meta, Colombia. De un total de 62 fragmentos de excremento se estimó un promedio de 30-33 semillas pequeñas, 3-5 semillas medianas y 0-1 semillas grandes por fragmento. La duración promedio de cada fragmento de excremento fue de 3,2 horas. El promedio de distancias de remoción de semillas horizontal y vertical para la categoría de escarabajos rodadores de bola fue 60,6 cm ($\pm 1,7$ cm) y 0,8 cm ($\pm 0,2$ cm) respectivamente; para rodadores de fragmento los valores fueron 10,2 cm ($\pm 0,2$ cm) y 5,5 cm ($\pm 0,6$ cm) y la remoción vertical de los endocoprios fue 0.1 cm sin remoción horizontal. La mayor distancia de remoción horizontal fue presentada por el escarabajo rodador de bola *Canthon luteicollis* (272 cm). De los 74 escarabajos observados, 37 fueron catalogados como rodadores de fragmento, 27 como rodadores de bola y 10 endocoprios estrictos. Los tiempos promedio de llegada a los fragmentos fueron menores para los rodadores con respecto a los endocoprios. Se observó una clase de selección del material del excremento, cooperación y competencia intraespecífica e interespecífica por parte de los escarabajos. La distancia de remoción de semillas resultó inversamente proporcional a su tamaño. Estas observaciones sugieren que no sólo la dispersión inicial por parte de los churucos y la posterior distribución del excremento en el momento de la defecación juegan un papel importante asociado con el éxito o fracaso de las semillas, sino que la relocalización por parte de los escarabajos también contribuye al proceso general de dispersión.

Palabras clave: Bosque húmedo tropical, escarabajos coprófagos, *Lagothrix lagothricha*, posdispersión, Scarabaeidae.

ABSTRACT

The activity of dung beetles (Scarabaeidae) associated with woolly monkey (*Lagothrix lagothricha*) dung, as secondary seed dispersal agents, was studied in Tinigua National Park, Meta, Colombia. From 62 dung samples we estimated a mean range of 30-33 small seeds, 3-5 medium seeds and 0-1 large seeds by fragment. The mean duration from the deposition of each dung fragment to dung beetle arrival was 3,2 hours. The means of horizontal

and vertical seed postdispersal distance was variable depending on dung beetle type: For the ball roller: 60,6 cm ($\pm 1,7$ cm) and 0,8 cm ($\pm 0,2$ cm) respectively; for fragment roller: 10,2 cm ($\pm 0,2$ cm) and 5,5 cm ($\pm 0,6$ cm) and for the burrower's vertical remotion was 0,1 cm without horizontal remotion. The longest horizontal removal distance was presented by a ball roller beetle *Canthon luteicollis* (272 cm). Of 74 individual dung beetles observed, 37 were catalogued as piece rollers, 27 as ball rollers and 10 as strict burrowers. The mean arrival times to dung pieces was smaller for rollers than for burrowers. We observed selection of dung material, as well as cooperation and competition between species and within species by dung beetles. The remotion distance of seeds resulted inversely proportional with its size. These observations suggest that not only the initial dispersal by woolly monkeys and the posterior distribution of dung in the moment of deposition play an important role linked to the success or failure of the seeds, but the relocation by the dung beetles also contributed to the general dispersal process.

Key words: Tropical rain forest, dung beetles, *Lagothrix lagothricha*, postdispersal, Scarabaeidae.

INTRODUCCIÓN

La relación entre una planta con frutos y sus potenciales dispersores puede enmarcarse en la categoría de un mutualismo dinámico (Garber & Lambert, 1998) en donde el animal utiliza el fruto como una importante fuente alimenticia de la cual puede obtener principalmente azúcares y agua, y la planta, por su parte, utiliza al dispersor como el medio para diseminar sus semillas en el ambiente y/o colonizar nuevos lugares (Howe, 1986).

Según la teoría del escape (Janzen, 1970, Connell, 1971), para la progenie de una planta es fundamental alejarse de los individuos parentales para evadir problemas tales como la mayor posibilidad de predación de semillas, incapacidad de las plántulas de recibir luz si se encuentran debajo de la copa del árbol parental y competencia por los mismos nutrientes del suelo. De esta forma, alejarse del árbol parental constituye una alternativa para aumentar las posibilidades de subsistencia.

Tres de los grupos más importantes en la regulación de esta dinámica en las regiones neotropicales son las comunidades de aves, murciélagos y primates (Loiselle & Blake, 1993, Chapman, 1989, Chapman, 1995), ya que constituyen los principales agentes en el proceso de ingestión de frutos y de dispersión de semillas de los mismos. Cabe destacar que las estrategias tanto de consumo, como de movilidad y de relación grupal en estas comuni-

dades de frugívoros, afectan de múltiples formas el proceso global de dispersión, haciendo de cada caso una relación particular (Schupp, 1993).

Entre los grupos de primates del nuevo mundo con una gran participación en el proceso de dispersión se encuentran los churucos o monos barrigudos, pertenecientes al género *Lagothrix*. Estos monos hacen un uso frecuente de bosques no perturbados y se desplazan como unidades heterosexuales jerárquicamente agrupadas que pueden variar de 10 a 45 individuos (Soini, 1986). En la zona del Parque Tinigua, municipio de La Macarena, la especie *Lagothrix lagothricha* es una de las más abundantes (Stevenson, 1996). Se alimentan principalmente de frutos, aunque insectos y hojas contribuyen significativamente en su dieta; además, la actividad de este grupo se concentra en el descanso y la alimentación, siendo mayor el movimiento y la frugívora en las primeras horas de la mañana y en las horas de la tarde y el descanso la actividad predominante hacia el mediodía; pero este comportamiento, así como el de la dieta, varía considerablemente a través del tiempo (Stevenson *et al.*, 1994). En la zona del Tinigua, las familias de frutos mayormente consumidas por estos primates pertenecen a las familias de las Lecythidaceas como *Gustavia hexapetala*, las Anacardiaceas como *Spondias mombin* y *Spondias venulosa* y muchas especies de Moráceas han sido las principalmente reportadas (Stevenson, 2000). Familias como las Burseraceas,

Mimosaceas y Sapotaceas entre otras, también poseen una alta tasa de consumo de frutos. Generalmente de todas las especies consumidas, un pequeño número son realmente predadas, mientras que el resto de semillas es dispersado dependiendo de factores como la calidad y el tamaño de los frutos entre otros (Stevenson, *et al.*, 2000).

La mayoría de modelos y teorías que hacen referencia a la dispersión de semillas por vertebrados y en especial por primates, usualmente asumen que la dispersión, germinación o muerte de las semillas ocurren en el lugar inicial de deposición de éstas, sin tener en cuenta el papel que puede desempeñar la existencia de una posdispersión por parte de agentes como insectos. De las comunidades de insectos más importantes en las regiones tropicales se encuentra el gremio de los coprófagos (Cambefort, 1991). Este grupo de insectos posee una gran importancia en los ecosistemas, no sólo por su trascendental papel en el proceso de reciclaje de nutrientes, sino debido a la utilización de excrementos de mamíferos omnívoros y herbívoros de diverso tamaño, como fuente principal de alimento (Howden & Young, 1981, Halffter, 1989, Gill, 1991). El excremento es la principal fuente alimenticia de larvas y adultos de estos escarabajos, siendo para las hembras el lugar donde realizan la ovoposición (Halffter & Edmonds, 1982, Cambefort, 1991). Una clasificación propuesta por Cambefort (1991) consiste en la división en tres grupos principales a nivel comportamental: los Endocópridos (residentes), Telecópridos (rodadores o peloteros) y Paracópridos (excavadores o tuneleros). A la familia Scarabaeidae pertenecen miembros de los tres grupos, siendo importante en el ámbito de la dispersión de semillas el grupo de los telecópridos ya que presentan un complejo comportamiento de relocalización del alimento caracterizado por la construcción de una o varias bolas de estiércol, que posteriormente son rodadas a lo largo de una cierta distancia horizontal, antes de ser enterra-

das en un sitio adecuado (Gill, 1991). Algunas especies son capaces de utilizar un amplio espectro de diferentes tipos de estiércol (Gill, 1991), mientras que otras, debido a una fuerte presión en la disponibilidad espacial y temporal del recurso, se han especializado en las heces de primates (Estrada *et al.*, 1993), lo que permite suponer un importante efecto en la dispersión de semillas que se encuentran en las deposiciones de estas comunidades. Aunque de este grupo de escarabajos se conocen con cierta profundidad diversos aspectos de tipo ecológico (Halffter & Mathews, 1966, Waterhouse, 1974, Howden & Nealis, 1975, Janzen, 1983, Favila & Halffter, 1997), es muy poco lo que se ha estudiado acerca de su posible papel como dispersores secundarios, teniendo en cuenta su actividad de relocalización (Estrada & Coates-Estrada, 1991, Shepherd & Chapman, 1998, Andresen, 2001). Se ha reportado que 19 especies de escarabajos consumen materia fecal de churucos (Castellanos *et al.*, 2000) y representan el 36,5% de las 52 especies que han sido registradas en nuestra zona de estudio del Parque Tinigua.

En este trabajo analizamos el papel de los escarabajos estercoleros (Scarabaeidae) asociados a heces de churucos, en el proceso de dispersión secundaria de semillas; asimismo, caracterizamos la comunidad de escarabajos objeto de estudio y determinamos la influencia del tamaño de las semillas en el proceso de posdispersión por escarabajos coprófagos.

MATERIALES Y MÉTODOS

Área de estudio y caracterización de los sitios de muestreo

El presente estudio se realizó en el sitio alejado al campamento de Puerto Marimba en el Centro de Investigaciones Ecológicas de La Macarena (CIEM), ubicado en una zona de bosque húmedo tropical de tierras bajas, a 350-400 metros de altitud, en la margen derecha del río Duda, borde oriental del Parque Na-

cional Natural Tinigua, departamento del Meta, Colombia (Stevenson *et al.*, 2000) donde el tipo de vegetación predominante es el de un bosque maduro de tierra firme (Hirabuki, 1990). La región se caracteriza por un ciclo unimodal de lluvias. El período seco abarca de diciembre a febrero. El promedio de precipitación anual varía entre 2217 mm y 2954 mm (promedio: 2623 mm), registrándose en enero los mínimos valores y los mayores entre mayo y julio. La temperatura promedio anual para la zona es de 25°C. (Kimura *et al.*, 1994). El trabajo se realizó en el área predominante en la zona, donde el tipo de vegetación es el de un bosque maduro de tierra firme (Hirabuki, 1990).

Muestreo y análisis de los datos

Este estudio se efectuó durante el mes de julio de 1998, en la época lluviosa, con muestreos continuos entre 4 y 9 horas durante 11 días. Las observaciones sobre escarabajos estercoleros en muestras de heces de churucos fueron de tipo ecológico y comportamental. Se buscaron grupos de churucos escogiendo un individuo focal, que fue seguido hasta que defecara. Se procedía a localizar el excremento y efectuar un mapa de su distribución tomando distancias entre los fragmentos, después de lo cual se marcaba el lugar donde se encontraron aquellos ex-

crementos que portaban semillas. Se seleccionaron algunos fragmentos a los que se les adicionaron semillas de la especie *Pereskia aculeata* (4-6 mm de longitud) y *Protium crenatum* (13-17 mm de longitud) amarradas inicialmente y marcadas previamente con esmalte rojo para hacerlas conspicuas en el momento del registro, tratando de evitar que el marcaje estuviera fresco pues podría interferir en el momento de la selección de las heces por parte de los escarabajos. Esta metodología se realizó en cinco ocasiones pero debido a que la técnica de las semillas amarradas presentó interferencias en el movimiento de los fragmentos por parte de los escarabajos, estos resultados no se incluyeron en este trabajo.

Las semillas se catalogaron como del tipo mediano y grande respectivamente, ya que la presencia de semillas pequeñas se estimó abundante según se tuvo la oportunidad de examinar algunos excrementos. El rango utilizado para caracterizar los tamaños de las distintas categorías de semillas y algunas especies altamente dispersadas por *L. lagothericha* que podrían estar representadas en las heces se informan en la Tabla 1. (Para mayor información de las especies de plantas dispersadas por churucos en el Parque Nacional Tinigua revisar Stevenson, 2000).

TABLA 1. Clasificación de las semillas encontradas en las heces de churucos según el rango de tamaño al que pertenecen

Categoría	Rango de tamaño	Algunas especies encontradas en las heces de churucos en este estudio
Pequeñas	< 3 mm de longitud	<i>Cecropia</i> spp., <i>Ficus americana</i>
Medianas	3-10 mm de longitud	<i>Pereskia aculeata</i> , <i>Sorocea steinbachii</i>
Grandes	> 10 mm de longitud	<i>Protium crenatum</i> , <i>Spondias</i> spp.

Posteriormente se esperó el arribo de los escarabajos, registrando las características conspicuas de estos tales como el color, el tamaño, categoría a la que pertenecían (rodadores de fragmento, rodadores de bola y endocoprios) y si en la identificación visual era posible se registraba la especie para luego obtener una caracterización. También se anotó el tiempo de llegada e ida, comportamiento frente al excremento, distancia tanto horizontal como vertical de relocalización de fragmentos de excremento y semillas, presencia o ausencia de diferentes tipos de semillas. Después del seguimiento del proceso de relocalización se marcaba el lugar exacto de la galería y después de 24 horas se excavaba para obtener de esta manera la distancia horizontal y vertical y la presencia de semillas marcadas. En cuatro casos se verificaron las distancias verticales por medio de un relleno con parafina para realizar el levantamiento, lo que resultó ser un método bien preciso para determinar distancias de dispersión vertical (aunque en algunos casos galerías laterales imposibilitaron el uso de esta técnica).

Análisis no paramétricos de Kruskal-Wallis fueron usados para comparar diferencias en las distancias para los tres grupos de tamaño de semillas.

RESULTADOS

Observaciones comportamentales

Uno de los comportamientos más interesantes observados durante las mediciones que presentan los escarabajos, es una clase de selección del material del excremento por parte de los individuos, el cual va a formar parte del fragmento utilizado por ellos. En varias ocasiones los individuos discriminaban y separaban semillas de las heces de churucos, escogiendo la mayor proporción de estiércol tanto en la etapa inicial de formación del fragmento como en etapas posteriores del proceso de relocalización. En tres ocasiones, se presentó cooperación en el proceso de des-

plazamiento horizontal en la conducción de una bola de excremento hacia una galería nido por parte de un par de escarabajos con características morfológicas similares (posiblemente una pareja de las misma especie). Esta cooperación también se presentó en galerías verticales.

En la elaboración del fragmento inicial y en la conducción del mismo se registró competencia por interferencia, tanto interespecífica como intraespecífica por parte de diferentes individuos. Esta competencia no sólo se presenta dentro del mismo gremio de escarabajos estercoleros, sino que es clara la existencia de un efecto negativo en la adquisición del excremento debido a la presencia de dípteros (Muscidae, Scatophagidae y Sepsidae) y de hormigas (Formicidae). De hecho, la mayor distancia horizontal de remoción de semillas en uno de los seguimientos fue registrada para una hormiga.

En dos ocasiones se observó el comportamiento registrado de emisión de feromonas descrito para *Canthon cyanellus cyanellus* (Favila & Díaz, 1996) en donde el macho se paró sobre sus extremidades anteriores, después de la elaboración de una bola de excremento y frotando sus tibias posteriores contra su pigidio las levantó posteriormente, exponiéndolas a una corriente de aire.

Caracterización de los fragmentos de excremento

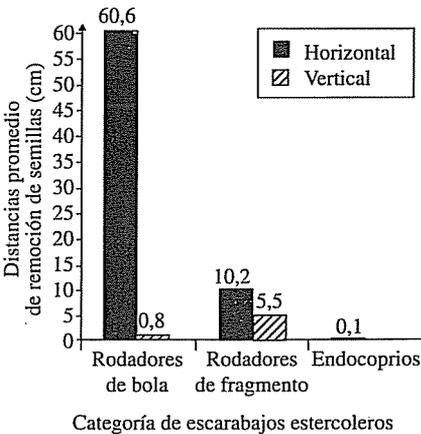
Se observaron un total de 62 fragmentos de excremento, con un número promedio de cuatro fragmentos por deposición de churucu, los cuales ocuparon un perímetro total aproximado de 30 metros, siendo el promedio de distancias máximas entre fragmentos de una misma deposición de 57,8 m ($\pm 3,0$). En cada uno de los fragmentos estudiados se determinó la presencia natural tanto de semillas pequeñas en todos los casos, como de semillas medianas y grandes en algunos. El promedio de presencia estimado de semillas pequeñas por

fragmento (calculado a partir del promedio de semillas que pueden contener cada fruto pequeño consumido por churucos) fue de aproximadamente 30-33; para las de tamaño mediano se lograron visualizar entre 3 a 5 semillas, en el caso de las grandes la presencia de éstas osciló entre ninguna hasta 1 semilla por fragmento. La duración promedio de cada fragmento de excremento calculada a partir del tiempo de llegada y partida de los escarabajos fue de 3.2 horas ($\pm 0,4$), tiempo en el cual su totalidad ha sido consumida y/o relocalizada por las diferentes especies de coprófagos.

Posdispersión: distancias de remoción

Para este aspecto, tuvimos en cuenta solamente 52 fragmentos estudiados correspondientes a aquellos donde las semillas eran marcadas con esmalte rojo. Para la categoría de rodadores de bola, el valor horizontal promedio es 60.6 cm ($\pm 1,7$ cm) y el vertical 0.8 cm ($\pm 0,2$ cm); en el caso de los rodadores de fragmento los valores son 10.2 cm ($\pm 0,2$ cm) y 5.5 cm ($\pm 0,6$ cm) respectivamente y para los endocoprios el valor correspondiente para la remoción vertical es 0.1 cm sin presencia de remoción horizontal (Gráfico 1).

GRÁFICO 1. Distancias promedio de remoción de semillas para las tres categorías de escarabajos estercoleros.

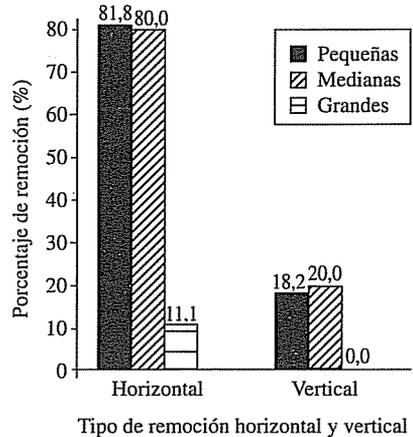


Dentro del grupo de escarabajos, la mayor distancia de remoción horizontal de semillas la presenta un escarabajo del grupo de los rodadores de bola, perteneciente a la especie *Canthon luteicollis*, relocalizando la bola de excremento con semillas a una distancia de 272 cm del excremento inicial. En cuanto al porcentaje de remoción por tamaño de semillas, los resultados se observan en la Tabla 2 y el Gráfico 2, tomados a partir del número máximo de semillas estimadas u observadas en un fragmento de excremento como se indicó anteriormente. Encontramos que existen diferencias significativas ($P < 0.05$, 5 g.l.) entre los promedios de distancias de dispersión para cada tamaño, debidos a que las semillas grandes son alejadas en menor proporción.

Tabla 2. Cantidad de semillas removidas a nivel vertical y horizontal, correspondiente a cada tamaño.

Tamaño de semillas	N° de semillas removidas	
	Horizontal	Vertical
Pequeñas	1620 de 1980	360 de 1980
Medianas	40 de 50	10 de 50
Grandes	1 de 9	Ninguna de 9

GRÁFICO 2. Porcentaje de semillas removidas según el tamaño.



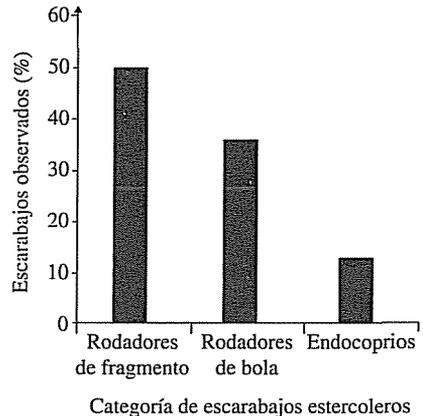
Caracterización de la comunidad de escarabajos

De un total de 74 escarabajos coprófagos observados, 64 fueron clasificados como rodadores y 10 como endocoprios estrictos. Dentro de la categoría de rodadores es importante aclarar que ésta a su vez se divide en dos: Rodadores de bola, aquellos rodadores estrictos pertenecientes principalmente al género *Canthon* que presentan el comportamiento típico de relocalización del grupo de los telecópridos (Halffter & Edmonds, 1982) y los rodadores de fragmento, como aquellos escarabajos que, aunque perteneciendo a géneros con comportamientos típicos de rodadores como es el caso de *Canthidium* y *Scybalocanthon*, no efectúan la formación de una bola completa, sino que toman un fragmento del excremento y lo empujan a cierta distancia del mismo.

De los 64 individuos rodadores, 27 fueron clasificados en la categoría de rodadores de bola y los restantes 37 pertenecen a la categoría de rodadores de fragmento. Del total de individuos el 50% cae dentro de la categoría de rodadores de fragmento, el 36.5% son rodadores de bola y el 13.5% corresponde a los endocoprios. La especie que predominó en todos los fragmentos es *Canthidium cupreum*, perteneciente a la categoría de los rodadores de fragmento, con un porcentaje de aparición del 39.2% del total (Gráfico 3). El rango promedio de tamaño de las especies que llegaron a los fragmentos osciló entre 0.3 cm y 1.6 cm, siendo el tamaño promedio de los endocoprios 0.4 cm, el de los rodadores de fragmento 0.7 cm y el de los rodadores de bola 1.2 cm. El tiempo promedio de llegada a los fragmentos del primer individuo es de 4,2 segundos ($\pm 0,1$ seg.), mientras que el tiempo promedió total de llegada de todos los individuos al excremento es de 3 horas ($\pm 5,3$ min.), siendo para los rodadores de bola 1.4 horas ($\pm 2,0$ min.), para los rodadores de fragmento 2.3 horas ($\pm 3,5$ min.) y para los endocoprios 41.6 minutos ($\pm 1,2$ min.). Cabe resaltar que

la actividad de escarabajos nocturnos no se incluyó en el estudio, lo que podría aumentar estos estimativos. En el Apéndice 1 se encuentra una tabla modificada a partir del estudio de Castellanos *et al.*, (2000) sobre las especies de escarabajos estercoleros asociados a heces de churucos en el Parque Nacional Tinigua, donde se señalan algunos géneros y especies encontradas en nuestro estudio, como también la técnica de relocalización.

GRÁFICO 3. Porcentaje de escarabajos observados en el estudio.



DISCUSIÓN DE RESULTADOS

El proceso de dispersión de semillas en este caso, contempla principalmente tres factores: Primero, la dispersión inicial por parte de los churucos, una segunda distribución del excremento en el momento de la defecación y la posterior relocalización por parte de los escarabajos, correspondiente a la posdispersión.

Es importante aclarar que esta posdispersión tiene un menor efecto en lo que a distancia horizontal se refiere si se compara con la dispersión primaria (0-1km) (Stevenson, 2000); por el contrario, la distancia vertical de remoción de semillas podría llegar a tener un mayor efecto en el proceso de posdispersión

asociado con el éxito o fracaso en el mecanismo de germinación de las semillas. El hecho de que una semilla sea enterrada puede disminuir la probabilidad de que ésta fuese objeto de predación (Chapman, 1989) y además aumentar la probabilidad de germinación siempre y cuando la distancia vertical a la que sea enterrada en el momento de la posdispersión corresponda al rango de profundidad en que una plántula puede alcanzar la superficie. Por lo tanto, el mecanismo de posdispersión puede acarrear beneficios pero a la vez podría disminuir el porcentaje de semillas que se desarrollen si éstas son alejadas de las condiciones ideales para su crecimiento. Además, se debe tener en cuenta que los mecanismos de dormancia de las semillas y algunos hechos ocasionales tales como la caída de árboles y movimientos de masas de suelo pueden eventualmente inducir la germinación en buenas condiciones de desarrollo de las plántulas (Hubbell, 1979).

Los resultados indican una proporción mayor de semillas pequeñas encontradas en los trozos de excremento de *Lagothrix lagothricha* (Stevenson, 2000), en comparación con las demás categorías de tamaño de semillas. A partir del conteo de semillas en los fragmentos, es evidente una proporción de semillas grandes muy baja que podría atribuirse a factores determinantes por parte de los churucos, como son la manipulación de los frutos y su respectiva dieta. Posiblemente el hecho de que sea más factible manejar los frutos pequeños que posean semillas de un tamaño relacionado, sin implicación en la selección del material a consumir (distinción entre pulpa y semilla) o la dificultad misma de separar las semillas pequeñas de los frutos por parte de los churucos, y que a la vez estos frutos sean más fáciles de ingerir, efectivamente altera la cantidad de semillas encontradas en el excremento, su relación con el tamaño y una posterior dispersión por parte de los escarabajos.

La vida media de los fragmentos de excremento representa una posible presión de compe-

tencia entre las diferentes categorías de escarabajos estercoleros, como lo indican los resultados con una llegada mucho más rápida al fragmento de estiércol por parte de los endocoprios (Estrada *et al.*, 1993). Asimismo, se observó una aparición más veloz por parte de los rodadores de bola que de los rodadores de fragmento. Una posible explicación a la existencia de una diferencia en los tiempos promedios de llegada de estas dos últimas categorías hace referencia a la forma de tratar los trozos de excremento, ya que el mecanismo de formación de bola implica una mayor utilización de volumen para la construcción de la misma, debido a lo cual es de utilidad un rápido arribo al excremento mientras que, para los rodadores de fragmento, esto no es una prioridad ya que pueden disponer de trozos de excremento que no necesitan de un moldeado previo y el volumen no es determinante. Dado que los escarabajos rodadores de fragmento presentaron los tiempos de permanencia más cortos así como la remoción de fragmentos pequeños, se podría indicar que hay un menor aprovechamiento del excremento y asimismo una menor eficiencia en la posdispersión de semillas por parte de estos individuos. Para la categoría de rodadores de bola se registró la máxima distancia de remoción horizontal al compararla con las otras categorías. Esta mayor distancia es atribuible a la ventaja física que presenta el desplazamiento de una esfera frente al de un fragmento en un área determinada. Es importante destacar que tanto el procedimiento como la morfología específica de sus tarsos posteriores responde a esta necesidad, permitiendo una mayor distancia horizontal. Respecto a la distancia de remoción vertical de semillas, la Gráfica 1 indica que los escarabajos rodadores de fragmento tienen la mayor distancia promedio de este tipo de remoción, sin embargo, no existe una interpretación muy clara dado que el número de observaciones de remoción vertical fue muy bajo para las demás categorías de escarabajos estercoleros. En cuanto a los escarabajos endocoprios, observamos que presentan las menores distancias de remoción

de semillas a nivel vertical y horizontal, señalando su baja efectividad en el proceso de dispersión secundaria de semillas ya que sólo utilizan su energía para alimentarse del fragmento de excremento en el lugar donde se realizó la defecación y no ejercen una posterior remoción del excremento, como de las semillas que se encuentran asociadas a éste.

Dentro de los datos observados, la discriminación primaria del excremento en el momento de la llegada y la discriminación secundaria de los componentes del mismo, luego de efectuada la remoción, puede disminuir el porcentaje de semillas removidas y la distancia total de la relocalización. La observación de un mayor número de distancias horizontales de remoción que de verticales puede atribuirse a lo anterior, aunque la discriminación inicial de ciertas semillas era deficiente ya que a lo largo del proceso de relocalización podían tanto perderse algunas como a su vez sumarse a la bola otras fuera del excremento inicial. A su vez, en el proceso de formación de una galería o después de ya fabricada, los escarabajos generalmente podían discriminar superficialmente algunas semillas sin introducir las en las galerías. Esta discriminación puede explicarse de dos formas diferentes: Podría pensarse que los escarabajos sólo alcanzan a percibir la presencia de semillas de cierto tamaño en los fragmentos que relocalizan por lo que son excluidas de los mismos, mientras que las semillas de tamaño pequeño pasan desapercibidas en el proceso de relocalización y/o por otro lado puede obedecer al costo energético que implica la extracción y selección del excremento excluyendo las semillas pequeñas debido a lo cual sólo desde un cierto tamaño de semilla, este costo se vería compensado por la cantidad de excremento obtenida. Este hecho y la existencia de diferencias significativas entre las distancias de remoción de las semillas con respecto a su tamaño señala un mecanismo ventajoso para aquel árbol parental que contiene en sus frutos semillas pequeñas ya que aumentaría su tasa de dispersión secundaria. Aunque una

semilla pequeña suele tener menor cantidad de recursos alimenticios necesarios para su desarrollo (Foster & Jansen 1985), la dispersión secundaria y las posibilidades de dormancia en el suelo hasta que se genere un claro en el bosque (Hubbell, 1979), hacen plausible esta combinación de estrategias de establecimiento.

Es importante tener en cuenta que la presión de competencia por parte de los mismos escarabajos estercoleros y de otros individuos asociados al excremento (Dípteros, Hymenópteros y Coleópteros) pueden estar alterando la utilización de los fragmentos por parte de los escarabajos, reduciendo la colonización del mismo y la posible posdispersión de las semillas que en él se encuentran. A su vez, la cooperación entre individuos de la misma especie (probablemente entre machos y hembras) puede ser un factor que favorezca la eficiencia en la posdispersión.

Factores tales como las condiciones climáticas diarias (lluvia) pueden llegar a disminuir el arribo de los escarabajos a los excrementos. Sin embargo, se ha observado una menor actividad de escarabajos en la época de verano, que puede estar asociada al mayor grado de compactación de la superficie del suelo durante esta época (Hubbell, *et al.*, 1999, Stevenson, com. per.). Este factor de compactación del suelo también podría explicar la ausencia de actividad de cucarrones coprófagos en algunos fragmentos que cayeron sobre trochas. Por último, no descartamos que la localización de las perchas sobre las cuales se posan los escarabajos es otro importante factor para determinar la velocidad de llegada y la actividad de los escarabajos.

De las especies observadas que se encontraron a lo largo del estudio, es posible que algunas de ellas, en especial algunas especies de *Canthidium* pueden tener un cierto grado de especialización hacia el excremento de *Lagothrix lagothricha* como lo registrado para *Alouatta palliata* (Estrada & Coates-Estrada,

1991). De las tres categorías observadas, la categoría perteneciente al grupo de rodadores de fragmento es la más abundante, lo cual obedece no sólo a que las especies pertenecientes a esta categoría pueden ser más numerosas en la zona de estudio (Castellanos *et al.*, 2000), sino debido a su estrategia frente al recurso alimenticio, la cual les permitiría un mayor número de individuos por fragmento ya que no requieren de una estructura y cantidad de excremento determinada. Dentro de esta categoría, es interesante resaltar la alta presencia de la especie *Canthidium cupreum*, esto puede atribuirse a la estrategia de perchaje que realiza esta especie y a lo discutido anteriormente.

Además de los escarabajos, es interesante registrar la presencia de hormigas como potenciales posdispersores de semillas, lo cual creemos que debe ser objeto de próximos estudios.

AGRADECIMIENTOS

Queremos agradecer al Convenio Japón-Colombia para el Estudio Cooperativo de Primates de las universidades de Los Andes y Myiagi, al igual que a la Unidad de Parques del Ministerio del Medio Ambiente, por permitirnos realizar investigaciones en el CIEM, PNN Tinigua. A los participantes del Curso Técnicas de Campo de la Universidad de Los Andes (julio 1998) por su colaboración en la toma de datos y especialmente a Ramiro Montealegre, Carlos Andrés García y a Julia Vasco. A Jorge Noriega por su interés y colaboración. Estos estudios de dispersión de semillas han sido posibles gracias a la colaboración de instituciones como el Banco de la República, Margot Marsh Fund., Primate Conservation, Lincoln Park Zoo, Idea Wild y Colciencias.

LITERATURA CITADA

- ANDRESEN E., 2001. *Effects of dung presence, dung amount and secondary dispersal by dung beetles on the fate of Micropholis guyanensis (Sapotaceae) seeds in Central Amazonia*. J. Trop. Ecol. 17: 61-78.
- CAMBEFORT Y., 1991. *From saprophagy to coprophagy-Cap. 2*. En: Hanski & Cambefort (eds.). *Dung Beetle Ecology*. Princeton University Press. Princeton, NY, págs. 22-35.
- CASTELLANOS M.C., ESCOBAR F. & STEVENSON P., 2000. *Dung beetles (Scarabaeidae: Scarabaeinae) attracted to Woolly Monkey (Lagothrix lagothricha) dung at Tinigua National Park, Colombia*. *Coleopterists Bulletin* 53 (2):155-159.
- CHAPMAN C.A., 1989. *Primate seed dispersal: the fate of dispersed seeds*. *Biotropica* 21:148-154.
- CHAPMAN C.A., 1995. *Primate seed dispersal: coevolution and conservation implications*. *Evolutionary Anthropology* 4: 74-82.
- CONNELL J.H., 1971. *On the role of natural enemies in preventing competitive exclusion in some marine animals and in rain forest trees*. En: den Boer, P.J. & Gradwell, G.R. (eds.). *Dynamics of populations*. Wageningen, Pudoc, págs. 298-312.
- ESTRADA A. & COATES-ESTRADA R., 1991. *Howler Monkeys (Alouatta palliata), dung beetles (Scarabaeidae) and seed dispersal: ecological interactions in the tropical rain forest of Los Tuxtlas, Mexico*. *J. of Trop. Ecology* 7: 475 - 490.
- ESTRADA A., HALFFTER G., COATES ESTRADA R. & Meritt D.A., Jr. 1993. *Dung Beetles Attracted to Mammalian Herbivore Alouatta palliata and Omnivore Nasua-Narica Dung in the Tropical Rain Forest of Los Tuxtlas Mexico*. *Journal of Tropical Ecology* 9 (1): 45-54.
- FAVILA M.E. & HALFFTER G., 1997. *The use of indicator groups for measuring*

- biodiversity as related to community structure and function*. Acta Zoológica Mexicana (n.s.) 72:1-25.
- FAVILA M.E. & DÍAZ A., 1996. *Canthon cyanellus cyanellus* LeConte (Coleoptera: Scarabaeidae) makes a nest in the field with several brood balls. Acta Zoológica Mexicana (n.s.) 1: 52-60.
- FOSTER S.A. & JANSEN C.H., 1985. *The relationship between seed size and establishment conditions in tropical woody plants*. Ecology 66: 773- 780.
- GARBER P.A., LAMBERT J.E., 1998. *Primates as seed dispersers: ecological processes and directions for future research*. American Journal of Primatology 45: 3-8.
- GILL B.D., 1991. *Dung beetles in tropical American forests*. Primera edición. Princeton University Press. Princeton, New Jersey.
- HALFFTER G. & MATTHEWS E.G., 1966. *The natural history of dung beetles of the subfamily Scarabaeinae (Coleoptera, Scarabaeidae)*. Folia Entomológica Mexicana 12-14:1-312.
- HALFFTER G. & EDMONDS W.D., 1982. *The nesting behavior of dung beetles (Scarabaeinae): an ecological and evolutive approach*. Instituto de Ecología. México, 176 págs.
- HALFFTER G.H., 1989. *Behavioral evolution of the non-rolling roller beetles coleoptera scarabaeidae scarabaeinae*. Acta zoologica mexicana (n.s.) 32: 1-53.
- HIRABUKI Y., 1990. *Vegetation and Landform structure in the study area of La Macarena. A Physionomic investigation*. Field Studies of New World Monkeys, La Macarena, Colombia 3: 35-55.
- HOWDEN H.F. & NEALIS V., 1975. *Effects of clearing in a tropical rain forest on the composition of the coprophagous scarab beetle fauna (Coleoptera)*. Biotropica 7: 77-85.
- HOWDEN H.F. & YOUNG O.P., 1981. *Panamanian Scarabaeinae: taxonomy, distribution and habits (Coleoptera, Scarabaeidae)*. Contributions to the American Entomological Institute: 1-204.
- HOWE H.F., 1986. *Seed dispersal by fruit-eating birds and mammals*. En: Dr. Murray (eds.). *Seed Dispersal*. Academic Press. Sydney, Australia, págs. 123-190.
- HUBBELL S.P., 1979. *Tree dispersion, abundance, and diversity in a tropical dry forest*. Science 203:1299-1309
- HUBBELL S.P., FOSTER R.B., O'BRIEN S.T., ET AL 1999. *Light-Gap Disturbances, Recruitment Limitation, and Tree Diversity in a Neotropical Forest*. Science 283: 553-557
- JANZEN D.H., 1970. *Herbivores and the number of tree species in tropical forest*. Oikos 35: 214-229
- JANZEN D.H., 1983. *Seasonal change in abundance of large nocturnal dung beetles (Scarabaeidae) in a Costa Rica deciduous forest and adjacent horse pasture*. Oikos 41: 274-283.
- KIMURA K., NISHIMURA A., IZAWA K. & MEJÍA C.A., 1994. *Annual changes of rainfall and temperature in the tropical seasonal forest at La Macarena Field Station, Colombia*. Field Studies of New World Monkeys, La Macarena, Colombia. 9: 1-3.
- LOISELLE B. A. & BLAKE J.G., 1993. *Spatial distribution of understory fruit -eating birds and fruiting plants in a neotropical lowland wet forest*. En: Flemings, T.H. & Estrada, A. (eds). *Frugivory and seed dispersal: ecological and evolutionary*

- aspects. *Kluwer Academic Publishers*. Boston, págs. 177-189.
- SCHUPP E.W., 1993. *Quantity, quality and the effectiveness of seed dispersal by animals*. En: Flemings T.H. & Estrada A. (eds.), *Frugivory and seed dispersal: ecology and evolutionary aspects*. Kluwer Academic Publishers. Boston, págs. 15-30.
- SHEPHERD V.E., CHAPMAN C.A., 1998. *Dung beetles as secondary seed dispersers: impact on seed predation and germination*. *Journal of Tropical Ecology* 14 (Part 2): 199-215.
- SOINI P., 1986. *A synecological study of a primate community in the Pacaya Samiria National Reserve, Peru*. *Primate Conservation* 7: 63-71.
- STEVENSON P., QUIÑÓNEZ M.J. & AHUMADA J.A., 1994. *Ecological strategies of woolly monkeys (Lagothrix lagotricha) at La Macarena, Colombia*. *American Journal of Primatology* 32: 123-140.
- STEVENSON P., 1996. *Censos diurnos de mamíferos y aves de gran tamaño en el Parque Nacional Natural Tinigua, Colombia*. *Universitas Scientiarum* 3 (1-2): 67-81.
- STEVENSON P., 2000. *Seed Dispersal by Woolly Monkeys (Lagothrix lagotricha) at Tinigua National Park, Colombia: Dispersal Distance, Germination Rates, and Dispersal Quantity*. *Am. J. of Primatology* 50: 275-289.
- STEVENSON P., QUIÑÓNEZ M.J. & CASTELLANOS M.C., 2000. *Guía de frutos de los bosques del río Duda, La Macarena, Colombia*. Primera edición. IUCN Holanda-Asociación para la Defensa de La Macarena. Bogotá, D.C., Colombia. 467 págs.
- WATERHOUSE D.F., 1974. *The ecological control of dung*. En: Eisner, T. & Wilson, E.O. (eds.). *The Insects*. W. H. Freeman & Company. San Francisco, California.

Apéndice 1. Especies de escarabajos estercoleros asociados con heces de churucos en el Parque Nacional Tinigua, Colombia (modificada de Castellanos *et al.*, 2000)

Tribu	Género	Especies	Técnica de relocalización
Canthonini	<i>Canthón sp.*</i>	<i>Canthon angustatus</i> Harold	R
		<i>Canthon femoralis</i> (Chevrolat)	R
		<i>Canthon luteicollis</i> Erichson*	R
		<i>Canthon cf. Cyanellus</i>	R
		<i>Deltochilum amazonicum</i> Bates	R
Dichotomiini	<i>Ateuchus sp.</i>	<i>Ateuchus murrayi</i> (Harold)	EN
		<i>Canthidium sp.*</i>	
		<i>Candhidium funebre</i> Balthasar	EN
		<i>Canthidium ruficolle</i> (Germar)	EN
		<i>Canthidium g. Cupreum*</i>	EN
		<i>Canthidium sp. A</i>	EN
		<i>Canthidium sp. B</i>	EN
		<i>Canthidium sp. C</i>	EN
		<i>Dichotomius</i>	
		<i>Dichotomius cf. problemanticus</i> (Luederwaldt)	EN
		<i>Scybalocanthon</i>	
		<i>Scybalocanthon cf. sp.</i>	EN
	<i>Uroxys</i>		
	<i>Uroxys sp. A</i>	EN	
	<i>Uroxys sp. B</i>	EN	
Onthophagini	<i>Onthophagus</i>	<i>Onthophagus haematopus</i> Harold	EN
Phanaeni	<i>Oxysternon</i>	<i>Oxysternon conspicillatum</i> (Weber)	
	<i>Phanaeus</i>	<i>Phanaeus chalcotelus</i> (Perty)	EN

R: Rodador.

EN: Endocoprio.

*= Géneros y especies encontradas en nuestro estudio.