



DIVERSIDAD DE ESCARABAJOS COPRÓFAGOS (Coleoptera: Scarabaeidae) EN UN BOSQUE DE GALERÍA CON TRES ESTADIOS DE ALTERACIÓN

J. A. Noriega¹, E. Realpe², G. Fagua¹

¹Laboratorio de Entomología, Unidad de Ecología y Sistemática, Facultad de Ciencias, Pontificia Universidad Javeriana. Cra. 7 No. 40-62. Bogotá, Colombia.

²Laboratorio de Zoología y Ecología Acuática, Universidad de los Andes. Cra. 1a. No. 19-00. Bogotá, Colombia.

jnorieg@hotmail.com, erealpe@uniandes.edu.co, fagua@javeriana.edu.co.

RESUMEN

En un bosque de galería, en los Llanos Orientales Meta-Colombia, se estudiaron los escarabajos coprófagos asociados a tres secciones dentro del bosque que presentaban diferentes tiempos de alteración: 50, 5 y 1 año, provocados por procesos de entresacado de árboles maderables. En cada sección del bosque, por medio de trampas de caída, se calculó la riqueza, abundancia y diversidad durante el mes de julio (época de lluvias). Se capturaron un total de 2358 individuos pertenecientes a 22 especies. La especie dominante durante el muestreo fue *Canthidium cupreum*, para las tres secciones. Del total de especies, el 27,3% son específicas para una sección en particular, el 40,9% se encuentran en dos de las tres secciones y el 31,8% son generalistas. El índice de Brillouin, mostró que la sección del bosque con 5 años de alteración, posee la mayor diversidad, con un total de 1233 individuos y 16 especies, seguido por la sección del bosque con 1 año, con 607 individuos y 14 especies y finalmente la sección del bosque con 50 años, con 518 individuos y 15 especies. Estos resultados indican que no existe una relación proporcional, entre la conservación de un bosque y la diversidad de coprófagos, y parece insinuar una correlación positiva entre áreas intervenidas y altos índices de diversidad. La actividad selectiva de entresacado de árboles maderables está contribuyendo en este ecosistema a la conservación de poblaciones de escarabajos, manteniendo procesos funcionales para este tipo de bosques.

Palabras clave: Scarabaeidae, alteración, diversidad, bosque de galería, Orinoquia.

ABSTRACT

In a gallery forest in the oriental flat lands of Meta-Colombia, dung beetles associated to three sections inside a forest with different times of alteration by deforestation (50, 5 and 1 year) were studied. Pitfall traps were used to data collection. Richness, abundance and diversity of species were calculated, during the rain season. 2358 individuals of 22 species were captured. For the three sections *Canthidium cupreum* was the most dominant species. 27,3% from the total species is specific from a section, 40,9% was found in two of the three sections, and 31,8% is generalists. Brillouin index showed that the forest section of 5 years of alteration has the highest diversity with 1233 individuals and 16 species, followed by the forest section of 1 year with 607 individuals and 14 species and finally the forest section of 50 years with 518 individuals and 15 species. These results indicate that a proportional relation among conservation of a forest and dung beetles diversity does not exist, and suggests a positive correlation among transformed areas and high diversity index results. Probably selective deforestation is contributing to conserve dung beetles populations inside this ecosystem, and also to maintain functional processes for this kind of forests.

Key words: Scarabaeidae, alteration, diversity, gallery forest, Orinoquia.

INTRODUCCIÓN

La sucesión es un proceso de carácter continuo pero no necesariamente unidireccional, el cual está determinado por cambios en la vegetación, la fauna, el suelo y el microclima de un área, a través del tiempo (Connell & Slatyer, 1977; McIntosh, 1999; Walter & Moral, 2003). Estos cambios se presentan de manera simultánea, afectándose mutuamente unos a otros, y teniendo rara vez una simple relación de causa y efecto (Spurr & Barnes, 1982; Garnier *et al.*, 2004). En la mayoría de los casos un proceso de alteración origina estadios de sucesión, como sucede después de un evento de entresacado de árboles (Braun-Blanquet, 1979; Rangel, 1991; Eviner, 2004).

Estas alteraciones pueden ser originadas por el ambiente o por el hombre, y su tamaño varía desde el formado por la caída de un árbol hasta la pérdida de hectáreas enteras de bosque por catástrofes naturales o usos agroindustriales (Huston, 1994). Las perturbaciones cumplen una importante tarea en el origen y mantenimiento de la riqueza de los ecosistemas, lo cual según algunos autores depende de su frecuencia, intensidad y tamaño intermedios, para permitir la colonización y el surgimiento de especies con diferentes tasas de crecimiento y capacidades de dispersión (Connell, 1978; Holt, 1993; Grimm & Wissel, 1997).

Los estudios de vegetación en una sucesión natural muestran un incremento en la riqueza de especies a medida que el fenómeno avanza (Bazzaz & Pickett, 1980; Brown & Hyman, 1986; Walter & Moral, 2003; Eviner, 2004). La teoría clásica de las sucesiones predice que la colonización de especies de plantas pioneras desencadena una serie de efectos, al crear diferentes ambientes físicos y mayor heterogeneidad espacial (Pickett & White, 1985; Brown & Lugo, 1990; Peet, 1992). Ésta a su vez, permite la colonización por diferentes espe-

cies de animales, desde herbívoros en los estadios tempranos hasta carnívoros en los estadios tardíos del proceso (Begon *et al.*, 1990), todo esto mediado por extinciones locales y remplazamiento por faunas de zonas abiertas (Halffter & Arellano, 2002).

Sin embargo, algunos estudios con insectos, no han dado los resultados esperados para los diferentes estadios de alteración, encontrando que la mayor diversidad no está necesariamente asociada a las zonas más conservadas. En su trabajo sobre coleópteros Baldi (1990) encontró que los valores de diversidad en los estadios medio y tardío eran más similares entre sí que con el estadio temprano. De igual manera, Brown & Hyman (1986) en su estudio sobre coleópteros fitófagos, encontraron que los mayores valores de riqueza de especies y diversidad se presentan en los estadios medios, y no en los tardíos del proceso. Datos similares han sido corroborados para otros grupos como hormigas, en donde el proceso de entresacado establece y favorece una mayor diversidad (Estrada, 1996).

En este sentido se han intentado relacionar algunos parámetros ecológicos (ej. riqueza, abundancia y diversidad) con los diferentes estadios en el proceso de sucesión del bosque y los usos de la tierra, con el fin de encontrar especies que indiquen el estado de recuperación del bosque o la calidad del ambiente (Room, 1975; Majer, 1983; Majer & Camer-Pesci, 1991).

Entre los ensamblajes de insectos más importantes en el proceso de reciclaje de nutrientes en un ecosistema se encuentran los escarabajos coprófagos de la familia Scarabaeidae, los cuales pueden verse afectados por este tipo de alteraciones (Cambefort, 1991). En las regiones neotropicales este grupo es el principal reciclador del excremento de mamíferos omnívoros y herbívoros (Howden & Young, 1981; Halffter & Halffter, 1989; Gill, 1991),

siendo éste el principal recurso donde los adultos realizan la ovoposición (Halfpter & Edmonds, 1982; Cambefort & Hanski, 1991).

Las especies de la familia Scarabaeidae responden de manera directa a la estructura de las comunidades existentes en un hábitat, presentándose relaciones de especialización a un determinado tipo de recurso (Davis *et al.*, 2001). Esta relación permitió proponer a este grupo como bioindicador de perturbaciones en diferentes hábitats (Halfpter & Favila, 1993; Favila & Halfpter, 1997), demostrando que la deforestación incide en la riqueza de especies en esta familia (Howden & Nealis, 1975; Klein, 1989; Escobar, 1994; Amat *et al.*, 1997).

A pesar del profundo conocimiento del grupo en diversos aspectos (Halfpter & Matthews, 1966; Waterhouse, 1974; Hanski, 1989; Estrada & Coates-Estrada, 1991) es muy poco lo que se ha estudiado acerca de la diversidad y estructura de los ensamblajes de escarabajos coprófagos en zonas con perturbaciones, y menos en áreas contiguas de bosque donde se presenten diferentes niveles de alteración. Algunos trabajos han incluido sistemas fragmentados (Klein, 1989; Estrada *et al.*, 1998; Estrada & Coates-Estrada, 2002; Feer & Hingrat, 2005) estudiando el efecto en la estructura (Barbosa & Marquet, 2002; Escobar, 2004) y en bosques con tiempos de alteración diferentes (Davis *et al.*, 2002), pero a nivel neotropical es muy poco lo que se sabe del efecto que en una misma área puede tener el entresacado de árboles sobre la diversidad y estructura de los ensamblajes.

Este trabajo presenta información acerca de la diversidad y estructura del ensamblaje de escarabajos coprófagos asociados a una franja de bosque de galería con tres estadios de alteración, en la región de los Llanos Orientales de Colombia.

MATERIALES Y MÉTODOS

Área de estudio

Este estudio se llevó a cabo en la finca de Mozambique, ubicada en la parte central del departamento del Meta en las coordenadas geográficas 4° 3' 29.8" Norte y 73° 2' 12.8" Oeste, a una altura de 150 m, a 12 km de la población de Puerto López. El paisaje está compuesto por un mosaico donde predominan sabanas características de los Llanos Orientales, morichales, bosques de galería y zonas de regeneración natural. Los bosques de galería se caracterizan por la presencia de un pequeño cauce de pequeñas quebradas a todo su largo y un dosel que varía entre 20 y 25 m de altura.

Para los muestreos se seleccionó un bosque de galería que presenta un área aproximada de 340000 m² (1700 m largo x 200 m ancho), el cual ha sufrido diferentes procesos de entresacado artesanal de árboles, generando tres secciones diferenciadas (figura 1).

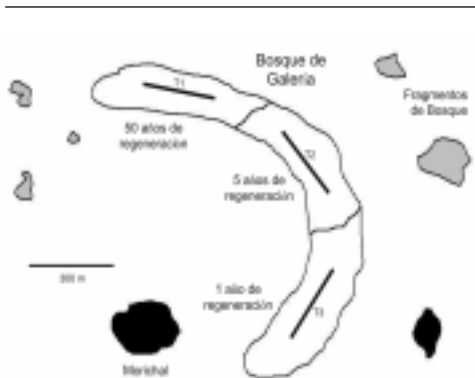


Figura 1. Esquema del bosque de galería estudiado y las tres secciones (Mozambique-Meta), con la disposición de los transectos de trampas en su interior (T1, T2 y T3), en la Orinoquia colombiana.

La primera sección corresponde al bosque secundario maduro, el cual sufrió hace 50 años una tala intensiva, presentando desde ese momento un proceso de regeneración. Actualmente esta zona presenta árboles maduros de buen tamaño (altura: 20-25 m), semejando la composición de un bosque primario.

La segunda sección corresponde al bosque contiguo, el cual fue sometido hace 5 años a una tala selectiva, por lo que se encuentra en proceso de recuperación con algunos pocos árboles de tamaños medianos (altura: 15-20 m), con una baja cobertura de dosel y un denso sotobosque. La tercera sección presentó un proceso de tala y entresacado de árboles hace un año. Esta zona es un estadio intermedio entre las partes arbóreas y las sabanas, presentando algunos árboles con troncos delgados y no muy altos (altura: 8-12 m), una gran cantidad de claros sin una cobertura de dosel y un sotobosque poco abundante.

Muestreo y análisis de los datos

El muestreo se realizó en el mes de julio de 1998, correspondiente a la época lluviosa para la zona. Se muestrearon las tres secciones dentro del bosque, colocando en cada una un transecto con diez trampas de caída tipo pitfall (Noriega, 2001) separadas 30 m entre sí. Las trampas fueron cebadas con 25 ml de excremento humano por un periodo de 48 horas, sin utilizar ningún tipo de preservante. El contenido de cada trampa fue guardado en una bolsa plástica con los datos del transecto, trampa y sección del bosque. Los ejemplares colectados fueron sacrificados en etanol al 70%.

En el laboratorio se identificaron los ejemplares colectados hasta el nivel de especie, usando claves taxonómicas para este grupo y el material de referencia de la Colección de Insectos del Instituto de Investigaciones Alexander von Humboldt, Villa de Leyva

(IAvH) y la Colección de Insectos de Jorge Ari Noriega, Bogotá D.C. (CJAN).

Se obtuvieron valores de riqueza y abundancia y se realizó una curva de acumulación de especies utilizando el programa EstimateS v.7.5 (Colwell, 1997). A partir del total de especies encontradas para las tres secciones del bosque, se calculó el índice de diversidad de Brillouin para cada muestra y el índice de equitabilidad H'/H_{max} . El grado de similitud en la composición de especies fue estimado mediante el índice de Sørensen (Bray & Curtis, 1957).

El índice de diversidad de Brillouin es especialmente eficiente en muestreos donde la técnica de captura, como sucede en este caso, no es igualmente efectiva para todas las especies (Magurran, 1988) al presentarse preferencias alimenticias por otros tipos de cebos. Finalmente, para saber si existía una diferencia significativa entre las tres secciones, se aplicó una prueba de Kruskal-Wallis para comparar los índices de Brillouin.

RESULTADOS

Se capturó un total de 2358 individuos pertenecientes a 22 especies y 12 géneros (tabla 1), de los cuales 9 presentan distribución estrictamente neotropical (Escobar, 2000). El género mejor representado fue *Dichotomius* con 4 especies, mientras que *Canthon*, *Eurysternus*, *Deltochilum* y *Onthophagus* sólo presentaron dos especies cada una. Las especies más abundantes fueron *C. cf. cupreum*, *S. sexpilatus*, *D. belus*, *D. mamillatus*, *Uroxys* sp., *C. (G.) luteicollis* y *C. (C.) aequinoctialis* representando el 87,2 % del total de individuos colectados.

El mayor número de especies se registró en la sección del bosque con 5 años de alteración, donde se encontraron 16 especies en comparación a las 15 y 14 encontradas para las secciones de 1 y 50 años. El número de

Tabla 1

Abundancia de las especies encontradas en las tres secciones del bosque de galería estudiado (Mozambique-Meta), en la Orinoquia colombiana.

Hábitos de relocalización del alimento: R= Rodador, C= Cavador, E= Endocóprido

Tribu	Especies	No. Individuos	Hábito	% del total
Canthonini	<i>Canthon (Canthon) aequinoctialis</i> Harold, 1868	110	R	4.66
	<i>Canthon (Glaphyrocantion) luteicollis</i> (Erichson, 1847)	154	R	6.53
	<i>Deltotichilum (Callyboma) mexicanum</i> Burmeister, 1848	15	R	0.64
	<i>Deltotichilum orbiculare</i> Lansberge, 1874	22	R	0.93
Ateuchini	<i>Scybalocantion sexpilatus</i> (Guerin, 1855)	470	R	19.93
	<i>Canthidium cf. cupreum</i> (Blanchard, 1843)	481	C	20.40
	<i>Canthidium cf. euchaeteum</i> Balthasar, 1939	9	C	0.38
	<i>Dichotomius belus</i> (Harold, 1880)	298	C	12.64
	<i>Dichotomius cf. boreus</i> (Olivier, 1789)	38	C	1.61
	<i>Dichotomius mamillatus</i> (Felsche, 1901)	286	C	12.13
	<i>Dichotomius aff. podalirius</i> (Felsche, 1901)	22	C	0.93
	<i>Uroxys</i> sp.	257	C	10.90
Onthophagini	<i>Onthophagus aff. bucolus</i> Mannerheim, 1829	30	C	1.27
	<i>Onthophagus curvicornis</i> (Latreille, 1811)	36	C	1.53
Phanaeini	<i>Coprophanaeus jasius</i> (Olivier, 1789)	8	C	0.34
	<i>Coprophanaeus telamon telamon</i> (Erichson, 1847)	17	C	0.72
	<i>Oxysternon conspicillatum</i> (Weber, 1801)	14	C	0.59
	<i>Oxysternon silenus</i> (Castelnau, 1840)	10	C	0.42
	<i>Phanaeus haroldi</i> Kirsch, 1871	13	C	0.55
	<i>Phanaeus hermes</i> Harold, 1868	14	C	0.60
Eurystemini	<i>Sulcophanaeus leander</i> (Waterhouse, 1891)	26	C	1.10
	<i>Eurystemes hamaticollis</i> Balthasar, 1939	28	E	1.19

individuos tuvo un comportamiento diferente al presentarse el mayor valor la sección del bosque con 5 años y el menor en la sección del bosque con 1 año (tabla 2). De las 22 especies encontradas, seis (27,3%) fueron exclusivas para una sección en particular, siete (40,9%) se encontraron en dos de las tres secciones, y siete (31,8%) presentaron una distribución generalista en cuanto a su presencia en las tres secciones (tabla 3).

El índice de Brillouin mostró una mayor diversidad en la sección de 5 años, mientras el valor más bajo lo tuvo la sección de 50 años (tabla 2). Los valores del índice de Sørensen mostraron una mayor homogeneidad en la composición de especies cuando se compararon las secciones de 5 y 1 año, y una mayor similitud entre la sección de 50

y la de 5 años, siendo la de 1 año y la de 50 años las secciones más diferentes. Es interesante anotar que, entre los muestreos, la homogeneidad también presentó valores altos. Los valores del índice de Brillouin presentan diferencias significativas entre las secciones (Kruskal Wallis, $H=6.08$, $\alpha=0.05$).

La especie más abundante en el muestreo fue *C. cf. cupreum* que se encontró en las tres secciones, al igual que *S. sexpilatus*, *C. (G.) luteicollis*, *D. belus*, *D. mamillatus*, *E. hamaticollis* y *Uroxys* sp. Para las secciones del bosque con 50 y 5 años, se encontraron dos especies exclusivas para cada una *D. (C.) mexicanum* y *O. conspicillatum* y *C. jasius* y *O. silenus* respectivamente. La sección del bosque con 1 año presentó a *P. haroldi* y *S. leander* de manera exclusiva.

Tabla 2
Abundancia, riqueza e índice de diversidad de Brillouin, obtenidos para las tres secciones del bosque de galería estudiado (Mozambique-Meta), en la Orinoquia colombiana.

	Bosque 50 años	Bosque 5 años	Bosque 1 año
No. Especies	14	16	15
Total Individuos	607	1233	518
Índice de Brillouin	3.315	5.051	4.108

Tabla 3
Tipos de especies, según la asociación con las tres secciones del bosque de galería estudiado (Mozambique-Meta), en la Orinoquia colombiana.

Tipos de Especies (grados de asociación)	Secciones en el Bosque (tiempo de regeneración)		
	50 años	5 años	1 año
Exclusivas	<i>D. (C.) mexicanum</i> <i>O. conspicillatum</i>	<i>C. jasius</i> <i>O. silenus</i>	<i>P. haroldi</i> <i>S. leander</i>
En bosques contiguos	<i>C.(C.) aequinoctialis</i> <i>O. aff. buculus</i> <i>P. hermes</i>		<i>C. t. telamon</i> <i>D. cf. boreus</i> <i>D. orbiculare</i> <i>C. cf. euchalceum</i>
Generalistas		<i>C. cf. cupreum</i> <i>C. (G.) luteicollis</i> <i>S. sexpilotus</i> <i>D. belus</i> <i>D. mamillatus</i> <i>E. hamaticollis</i> <i>Uroxys sp.</i>	
En bosques no contiguos	<i>D. aff. podalirius</i> <i>O. curvicornis</i>		<i>D. aff. podalirius</i> <i>O. curvicornis</i>

Al considerar los gremios según el comportamiento de relocalización, se encontró que las especies de hábitos rodadores aumentaron en la sección del bosque con 1 año, en el cual se encuentran igual número

de cavadores que de rodadores (figura 2). En las secciones del bosque con 5 y 50 años se presentó el mismo número de especies rodadoras. La única especie de hábitos endocópidos, *E. hamaticollis*, se

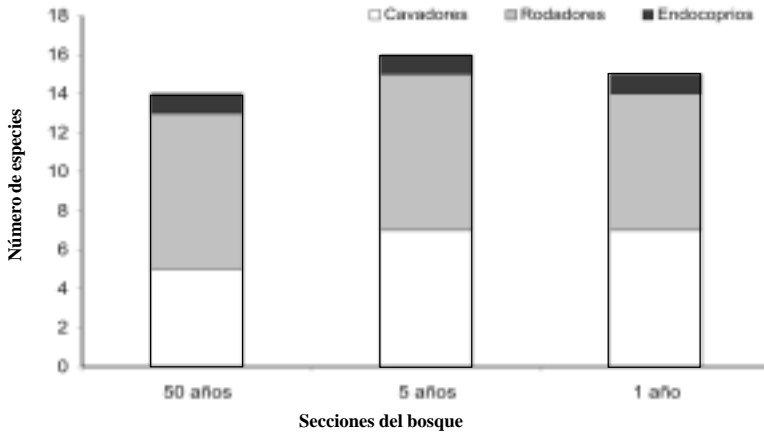


Figura 2. Estructura de los gremios en las tres secciones del bosque de galería estudiado (Mozambique-Meta), en la Orinoquia colombiana.

encontró en las tres secciones del bosque (figura. 2). La proporción entre cavadoras y rodadores en el total de especies es 1.1=1, siendo igual la estructura entre estos dos gremios; sin embargo, el número de rodadores disminuyó en la sección del bosque con 1 año. Es importante destacar que la mayoría de las especies de mayor tamaño son cavadoras, a excepción de *Deltochilum orbiculare* y *D. (C.) mexicanum*.

DISCUSIÓN

Los escarabajos colectados para esta localidad representan el 7,8% de la totalidad de especies registradas para el país (Medina *et al.*, 2001). La composición de especies, el número de individuos y la relación entre gremios, concuerda con colectas realizadas para otras localidades cercanas (Escobar & Valderrama, 1995; Escobar, 1997; Amézquita *et al.*, 1999; Noriega, 2004).

Al comparar las tres secciones del bosque se observaron cambios en el ensamblaje de escarabajos coprófagos, a nivel cualitativo

y cuantitativo, lo cual difiere de algunos estudios similares (Scheffler, 2005). Según la teoría de riqueza y diversidad de Noss (1983), se esperaba encontrar una mayor diversidad de especies en el bosque maduro, ya que siendo éste un hábitat más complejo tiene la capacidad de sustentar un mayor número de especies. Sin embargo, la mayor diversidad la presentó la sección del bosque con 5 años, el cual estaría funcionando como un estadio intermedio, en donde especies de las secciones colindantes estarían coexistiendo. Este resultado está más acorde con la teoría del disturbio intermedio y específicamente con lo propuesto por Sousa (1984), en donde en localidades con perturbaciones intermedias se presenta una mayor diversidad.

Es de esperar que para esta sección (bosque de 5 años) la competencia sea mayor, causando presiones fuertes que generen reducciones en los nichos realizados, relacionados con aspectos abióticos que pueden afectar la estructura de los ensamblajes (Boonrotpong *et al.*, 2004; Erroussi *et al.*, 2004).

La alta sensibilidad de los escarabajos coprófagos a ligeros cambios ambientales se atribuye a su baja capacidad de dispersión, a la necesidad de grandes extensiones de bosque, a una especialización en el recurso alimenticio y a la asociación a determinados tipos de suelos. Todos estos factores hacen de este grupo un gremio muy selectivo y específico (Davis *et al.*, 2001; Spector & Ayzama, 2003), lo cual explicaría no sólo las especies exclusivas de cada sección de bosque sino las diferencias entre estos últimos, como se ha visto en otros trabajos (Davis *et al.*, 2002).

Lo anterior se hace más evidente con las especies que sólo se encontraron en una sección del bosque, como es el caso de *P. haroldi* y *S. leander*, especies de zonas abiertas, de suelos arenosos y secos adaptadas de manera exitosa a la vida en la sabana (Noriega, 2002), por lo que utilizan la sección del bosque con 1 año, siendo éste un estadio de sucesión muy cercano a la sabana, lo cual genera un proceso de remplazamiento por faunas de áreas abiertas como se registra en otros trabajos (Halffter & Arellano, 2002). Este tipo de limitación espacial puede responder a fuerzas de competencia interespecífica que conllevan a ciertas especies a mejorar sus estrategias de forrajeo, causando una fuerte asociación al hábitat (Davis *et al.*, 2001).

No es fácil entender el patrón de aquellas especies encontradas en los dos extremos del fragmento (tabla 3): *D. aff. podalirius* y *O. curvicornis*, ya que no existe una barrera evidente en la sección de 5 años que esté impidiendo el flujo de las especies. Este resultado puede atribuirse a la existencia de un factor restrictivo que impide la presencia de estas dos especies en esta sección del bosque; a una mayor atracción a las trampas ubicadas en las otras dos secciones o a un error en el muestreo.

El resultado más interesante de este estudio es la alta riqueza y diversidad de especies de escarabajos coprófagos encontradas en la sección de 5 años; este hábitat alberga especies tanto de interior de bosque maduro como de muy perturbadas, constituyéndose en lo que se denomina un ensamblaje compuesto (Davis *et al.*, 2001), aunque no se presenta un recambio tan fuerte como el evidenciado para otras localidades (Spector & Ayzama, 2003). Con base en este resultado y teniendo en cuenta la alta transformación del paisaje, puede afirmarse que la heterogeneidad y estado de conservación de estos remanentes de bosque permiten el mantenimiento de un buen número de especies.

Al revisar la literatura se encuentra que la mayoría de los trabajos en zonas boscosas afirman que existe una estrecha relación entre el grado de conservación de un hábitat y su diversidad, encontrando los mayores valores en las zonas más conservadas (Klein, 1989; Estrada *et al.*, 1998; Davis *et al.*, 2001; Estrada & Coates-Estrada, 2002; Halffter & Arellano, 2002; Arellano *et al.*, 2004; Boonrotpong *et al.*, 2004; Escobar, 2004; Scheffler, 2005). Sin embargo, existen algunas pocas investigaciones que han encontrado que los estadios intermedios con cierto grado de alteración, ya sea por la pérdida de la cobertura vegetal o el entresacado de árboles, son los que presentan la mayor diversidad (Davis & Sutton, 1998; Pineda *et al.*, 2005), como se encontró en este estudio.

Al parecer, estos fragmentos de bosque albergan un importante porcentaje de especies tanto del piedemonte andino como de las regiones amazónicas, convirtiéndose en refugios y actuando como islas a nivel biogeográfico (Spector, 2002). Es muy reducido el conocimiento que se posee acerca de la movilidad de individuos entre parches de bosques, pero es evidente que

la sabana representa una fuerte barrera, en especial para aquellas especies de interior de bosque (D. Edmonds com. pers.).

En este sentido, el entresacado de árboles acompañado con tiempos de regeneración de 5 a 10 años es un excelente mecanismo de conservación de las poblaciones de escarabajos coprófagos, al no generar grandes alteraciones, como se ha visto en otros trabajos (Davis, 2000; Scheffler, 2005).

Se recomienda ampliar los muestreos en tiempo y espacio, especialmente incluir el hábitat de la sabana para lograr obtener una mayor claridad de los elementos que están ingresando al bosque y de la especificidad de los mismos. Igualmente, esto daría claridad sobre el posible efecto del ecotono en la composición de los ensamblajes como se ha reportado en otros estudios (Didham *et al.*, 1998; Spector & Ayzama, 2003).

Finalmente, este trabajo indica que este tipo de estructuras boscosas en regeneración no sólo contribuyen al aumento de la diversidad de escarabajos coprófagos, sino que pueden ser considerados suficientes para el mantenimiento y conservación de una alta diversidad. Es por esto que deben establecerse mecanismos para su mantenimiento y protección, constituyéndose en una buena herramienta en los planes de conservación regional.

AGRADECIMIENTOS

A Mario Favila por los valiosos comentarios y correcciones a lo largo de la elaboración del manuscrito. A Fernando Vaz de Mello por la ayuda en la corroboración de la identificación del material. A José Ignacio Barrera por los aportes conceptuales y las ideas sugeridas. A Ricardo Botero, Ana Katherin Agudelo y a dos revisores anónimos por las correcciones realizadas. A los propietarios de la hacienda Mozambique

por permitir el trabajo y por la atención y ayuda durante el tiempo de ejecución del proyecto. Al Laboratorio de Entomología de la Pontificia Universidad Javeriana y al Laboratorio de Zoología y Ecología Acuática de la Universidad de los Andes.

LITERATURA CITADA

- AMAT, G.; LOPERA, A. & AMÉZQUITA, S. 1997. Patrones de distribución de escarabajos coprófagos (Coleóptero: Scarabaeidae) en relictos del bosque alto andino. *Cordillera Oriental de Colombia*. *Caldasia* 19: 191-204.
- AMÉZQUITA, S.J.; FORSYTH, A.; LOPERA, A. & CAMACHO, A. 1999. Comparación de la composición y riqueza de especies de escarabajos coprófagos (Coleoptera: Scarabaeidae) en remanentes de bosque de la Orinoquia colombiana. *Acta Zoológica Mexicana (n.s.)* 76: 113-126.
- ARELLANO, L.; FAVILA, M.E. & HUERTA, C. 2004. Diversity of dung and carrion beetles in a disturbed Mexican tropical montane cloud forest and on shade coffee plantations. *Biodiversity and Conservation*, 14 (3): 601-615.
- BALDI, A. 1990. Species Richness, abundance and diversity of beetles (Coleoptera) in relation to ecological succession. *Folia Entomologica Hungarica* (LI): 17-24.
- BARBOSA, O. & MARQUET, P.A. 2002. Effects of forest fragmentation on the beetle assemblage at the relict forest of Fray Jorge, Chile. *Oecologia* 132: 296-306.
- BAZZAZ, F.A. & PICKETT, S. 1980. Physiological ecology of tropical succession: a comparative review. *Annual Review of Ecology and Systematics* 11: 287-310.

- BEGON, M.; HARPER, J. & TOWNSEND, C. 1990. *Ecology. Individuals, populations and communities*. Boston. Ed. Blackwell Scientific Publications.
- BOONROTPOONG, S.; SOTTHIBANDHU, S. & PHOLPUNTHIN, C. 2004. Species composition of dung beetles in the primary and secondary forests at Ton Nga Chang wildlife sanctuary. *Science Asia* 30: 59-65.
- BRAUN-BLANQUET, J. 1979. *Fitosociología: bases para el estudio de las comunidades vegetales*. Madrid, Ed. Blume, 280 pp.
- BRAY, J.R. & CURTIS, J.T. 1957. An ordination of the upland forest communities of Southern Wisconsin. *Ecological Monographs*, 27: 325-349.
- BROWN, V. & HYMAN, P.S. 1986. Successional communities of plants and phytophagous Coleoptera. *Journal of Ecology*, 74: 963-975.
- BROWN, S. & LUGO, A. 1990. Tropical secondary forests. *Journal of Tropical Ecology*, 6: 1-32.
- CAMBEFORT, Y. 1991. From saprophagy to coprophagy, pp. 22-35. In: Hanski, I. & Cambefort, Y. (eds.). *Dung Beetle Ecology*. Princeton University Press, Princeton, Nj. 481 pp.
- CAMBEFORT, Y. & HANSKI, I. 1991. Dung beetle population biology. In: Hanski, I. & Cambefort, Y. (eds.), *Dung Beetle Ecology*: 36-50. Princeton University Press, New Jersey. 481 pp.
- COLWELL, R.K. 1997. "EstimateS". Statistical estimation of species richness and shared species from samples. <http://vicroy.eeb.uconn.edu/estimates>.
- CONNELL, J. 1978. Diversity in Tropical Rain Forest and Coral Reefs. *Science* 199: 1302-1310.
- CONNELL, J.H. & SLATYER, R.O. 1977. Mechanisms of succession in natural communities and their role in community stability and organization. *The American Naturalist* 111: 1119-1144.
- DAVIS, A.J. 2000. Does reduced-impact logging help preserve biodiversity in tropical rainforests? A case study from Borneo using dung beetles (Coleoptera: Scarabaeoidea) as Indicators. *Environmental Entomology* 29 (3): 467-475.
- DAVIS, A.J.; HOLLOWAY, J.D.; HUIJBREGTS, H.; KRIKKEN, J.; KIRK-SPRINGGS, A.H. & SUTTON, S.L. 2001. Dung beetles as indicators of change in the forests of northern Borneo. *Journal of Applied Ecology* 38: 593-616.
- DAVIS, A.J. & SUTTON, S.L. 1998. The effects of rainforest canopy loss on arboreal dung beetles in Borneo: implications for the measurement of biodiversity in derived tropical ecosystems. *Diversity and Distributions* 4: 167-173.
- DAVIS, A.L.V.; VAN AARDE, R.J.; SCHOLTZ, C.H. & DELPORT, J.H. 2002. Increasing representation of localized dung beetles across a chronosequence of regenerating vegetation and natural dune forest in South Africa. *Global Ecology & Biogeography* 11: 191-209.
- DIDHAM, R.K.; HAMMOND, P.M.; LAWTON, J.H.; EGGLETON, P. & STORK, N.E. 1998. Beetles species responses to tropical forest fragmentation. *Ecological Monographs*, 68 (3): 295-323.

- ERROUISSI, F.; JAY-ROBERT, P.; LUMARET, J.P. & PIAU, O. 2004. Composition and structure of dung beetle (Coleoptera: Aphodiidae, Geotrupidae, Scarabaeidae) assemblages in mountain grasslands of the Southern Alps. *Ann Entomol Soc Am* 97 (4): 701-709.
- ESCOBAR, F. 1994. *Excremento, coprófagos y deforestación en bosques de montaña al suroccidente de Colombia*. Tesis de pregrado, Universidad del Valle, Cali, Colombia.
- ESCOBAR, F. 1997. Estudio de la comunidad de coleópteros coprófagos (Scarabaeidae) en un remanente de bosque seco al norte del Tolima, Colombia. *Caldasia* 19 (3): 419-430.
- ESCOBAR, F. 2000. Diversidad y distribución de los escarabajos del estiércol (Coleoptera: Scarabaeinae) de Colombia, pp. 197-201. En: Martín-Piera, F.; Morrone, J.J. & Meliá, A. (eds.). *Hacia un proyecto CYTED para el inventario y estimación de la diversidad entomológica de Iberoamérica PRIBES 2000*. Monografías Tercer Milenio, vol. 1. Sociedad Entomológica Aragonesa, CYTED, Instituto Humboldt. 326 pp. ISBN: 84-922495-1-X.
- ESCOBAR, F. 2004. Diversity and composition of dung beetle (Scarabaeinae) assemblages in a heterogeneous Andean landscape. *Tropical Zoology* 17: 123-136.
- ESCOBAR, F. & C. VALDERRAMA 1995. *Comparación de la biodiversidad de artrópodos de bosque a través del gradiente altitudinal Tumaco-Volcán de Chiles (Nariño); Evaluación del efecto de la deforestación*. Financiera Eléctrica Nacional (FEN), Fundación FES, Fundación McArthur, informe final.
- ESTRADA, C.M. 1996. *Hormigas (Hymenoptera: Formicidae) como indicadores de perturbación*. Tesis de biología, Universidad de los Andes. Bogotá.
- 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, México. *Journal of Tropical Ecology* 7: 475-490.
- ESTRADA, A.; COATES-ESTRADA, R.; ANZURES, A.D. & CAMMARANO, P. 1998. Dung and carrion beetles in tropical rain forest fragments and agricultural habitats at Los Tuxtlas, México. *Journal of Tropical Ecology* 14: 577-593.
- ESTRADA, A. & COATES-ESTRADA, R. 2002. Dung beetles in continuous forest, forest fragments and in an agricultural mosaic habitat island at Los Tuxtlas, México. *Biodiversity and Conservation* 11: 1903-1918.
- EVINER, V.T. 2004. Plant traits that influence ecosystem processes vary independently among species. *Ecology*, 85: 2215-2229.
- FAVILA, M.E & HALFFTER, G. 1997. The use of indicator groups for measuring biodiversity as related to community structural and function. *Acta Zoológica Mexicana* (n.s.) 72: 1-15.
- FEER, F. & HINGRAT, Y. 2005. Effects of forest fragmentation on a dung beetle community in French Guiana. *Conservation Biology* 19 (4): 1103-1112.
- GARNIER, E.; CORTÉS, J.; BILLES, G.; NAVAS, M.L.; ROUMET, C.; M. DE BUSSCHE, G.; LAURENT, A.; BLANCHARD, D.; AUBRY, A.; BELLMANN, C.; NEILL & TOUSSAINT, J.P. 2004. Plant functional markers capture ecosystem

- properties during secondary succession. *Ecology*, 85: 2630-2537.
- GILL, B.D. 1991. Dung beetles in tropical american forests. Cap. 12, pp. 211-230. In: Hanski, I. & Cambefort, Y. (eds.), *Dung Beetle Ecology*. Princeton University Press, Princeton, Nj.
- GRIMM, V. & WISSEL, C. 1997. Babel, or the ecological stability discussions: an inventory and analysis of terminology and a guide for avoiding confusion. *Oecologia*. 109: 323-334.
- HANSKI, I. 1989. The dung beetles. In: Lieth, H. & Weger, J.A. (eds.). *Ecosystems of the world 14b: tropical rain forests ecosystems*. Elsevier, Amsterdam.
- HALFFTER, G. & MATTHEWS, E.G. 1966. The natural history of dung beetles of the subfamily Scarabaeinae (Coleoptera: Scarabaeidae). *Folia Entomologica 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, No. 10, México, D.F.
- HALFFTER, G. & HALFFTER, V. 1989. Behavioral evolution of the non-rolling beetles (Coleoptera: Scarabaeidae). *Acta Zoológica Mexicana* (ns) 32: 1-53.
- HALFFTER, G. & FAVILA, M.E. 1993. The Scarabaeidae (Insecta: Coleoptera) an animal group for analyzing. Inventoring and monitoring biodiversity in tropical rainforest and modified landscapes. *Biology International*, No. 27, 21 pp.
- HALFFTER, G. & ARELLANO, L. 2002. Response of dung beetle diversity to human-induced changes in a tropical landscape. *Biotropica* 34 (1): 144-154.
- HOLT, R.D. 1993. Ecology at the mesoscale: The influence of regional processes on local communities, pp. 77-88. In: Ricklefs, R.E. & Schluter, D. (eds.). *Species diversity in ecological communities*.
- HOWDEN, H.F. & YOUNG, O.P. 1981. Panamerican Scarabaeinae: Taxonomy, distribution and habitats. *Contribution of the American Entomological Institute* 18: 1-204.
- HOWDEN, H.F. & NEALIS, V. 1975. Effects of the clearing in a tropical rain forest on the composition of coprophagous scarab beetles fauna (Coleoptera). *Biotropica* 7: 77-83.
- HUSTON, M. 1994. *Biological diversity. The coexistence of species on changing landscapes*. Cambridge University Press N.Y.
- KLEIN, B.C. 1989. Effects of forest fragmentation on dung and carrion beetle communities in Central Amazonia. *Ecology* 70 (6): 1715-1725.
- MAGURRAN, A.E. 1988. *Ecological diversity and its measurement*. Princeton University Press, Princeton, New Jersey. 179 pp.
- MAJER, J. 1983. Ants: bio-indicators of minesite rehabilitation, land-use, and land conservation. *Environm Manage.* 7: 375-383.
- MAJER, J. & CAMER-PESCI, P. 1991. Ant species in tropical Australian tree crops and native ecosystems - is there a mosaic? *Biotropica* 23: 173-181.
- MCINTOSH, R.P. 1999. The succession of succession: a lexical chronology. *Bulletin of the Ecological Society of America*, 80: 256-265.

- MEDINA, C.A.; LOPERA, A.T.; VITOLO, A. & GILL, B. 2001. Escarabajos coprófagos (Coleoptera: Scarabaeidae: Scarabaeinae) de Colombia. *Biota Colombiana* 2 (2): 131-144.
- NORIEGA, J.A. 2001. *Estudio de la actividad diaria de colonización del recurso alimenticio, en una comunidad de escarabajos coprófagos (Coleoptera: Scarabaeidae), a lo largo de un gradiente altitudinal en la Sierra Nevada de Santa Marta*. Tesis de grado, Departamento de Ciencias Biológicas, Universidad de los Andes, 112 pp.
- NORIEGA, J.A. 2002. Aportes a la biología del escarabajo suramericano *Sulcophanaeus leander* (Coleoptera: Scarabaeidae) *Acta Zoológica Mexicana* (n.s.) 87:67-82.
- NORIEGA, J.A. 2004. Preliminary checklist of the scarab community (Coleoptera: Scarabaeidae) at CIEM, Tinigua National Park, Meta-Colombia *Field Studies of Fauna and Flora La Macarena Colombia* 14: 37-44.
- NOSS, R.F. 1983. A regional landscape approach to maintain diversity. *BioScience* 33: 700-706.
- PEET, R.K. 1992. Community structure and ecosystem function. In: *Plant succession: theory and prediction*. D.C. Glenn-Lewin, R.K. Peet and T.T. Veblen (eds.). Population and community biology series 11. Chapman & Hall. London. 103-140.
- PICKET, S.T.A. & WHITE, P.S. 1985. *The ecology of natural disturbance and patch dynamics*. Academic Press, New York.
- PINEDA, E.; MORENO, C.; ESCOBAR, F. & HALFFTER, G. 2005. Frog, bat, and dung beetle diversity in the cloud forest and coffee agroecosystems of Veracruz, México. *Conservation Biology* 19 (2): 400-410.
- RANGEL, J.O. 1991. *Vegetación y ambiente en tres gradientes montañosos de Colombia*. Tesis de doctor. Universiteit van Amsterdam, Amsterdam. 349 pp.
- ROOM, P.M. 1975. Diversity and organization of the ground foraging ant faunas of forest, grassland and tree crops in Papua New Guinea. *Australian Journal of Zoology* 23: 71-89.
- SCHEFFLER, P.Y. 2005. Dung beetles (Coleoptera: Scarabaeidae) diversity and community structure across three disturbance regimes in eastern Amazonia. *Journal of Tropical Ecology* 21: 9-19.
- SOUSA, W.P. 1984. The role of disturbance in natural communities. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 15: 353-391.
- SPECTOR, S. 2002. Biogeographical crossroads as priority areas for biodiversity conservation. *Conservation Biology* 16(6): 1480-1487.
- 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.
- SPURR, S. & BARNES, B. 1982. *Ecología forestal*. México, AGT Editor S.A. 440 pp.
- WALKER, L.R. & DEL MORAL, R. 2003. *Primary Succession and Ecosystems Rehabilitation*. Cambridge University Press, Cambridge, Uk. 456 pp.
- WATERHOUSE, D.F. 1974. The ecological control of dung. In: Eisner, T. & Wilson, E.O. (eds.) *The insects*. W.H. Freeman and Company, San Francisco, California.

Recibido: 9.10.2006
Aceptado: 7.05.2007

