

VARIACIÓN TEMPORAL Y VERTICAL DE LOS ESCARABAJOS COPRÓFAGOS (SCARABAEIDAE: SCARABAEINAE) EN DOS FRAGMENTOS DE BOSQUE SECO TROPICAL EN EL DEPARTAMENTO DEL ATLÁNTICO-COLOMBIA*

Jorge Luis Rangel-Acosta^{1,2}, Jorge Andrés Solano-Torres^{1,2}, Neis José Martínez-Hernández^{2,3}

Resumen

Objetivo: Analizar la variación vertical y temporal de la composición y estructura de la comunidad de escarabajos coprófagos en dos fragmentos de BST (Corales de San Luis y Reserva Campesina la Montaña) en el departamento del Atlántico. **Alcance:** Detectar las variaciones espaciales y temporales de las especies de escarabajos coprófagos y cuales son capaces de acceder a estratos superiores en el bosque. **Metodología:** Por fragmento, se realizaron cuatro muestreos, dos en la época seca y dos durante las lluvias. En cada localidad se seleccionaron cinco estaciones de muestreos distanciadas 150 m y en cada una se marcaron tres puntos distanciados 50 m. Por punto, se colocaron tres trampas de caída, una a ras de suelo (estrato bajo), otra entre 3 a 5 m de altura (estrato medio) y la última a una altura \geq a 12 m (estrato alto). **Principales resultados:** Los mayores valores de riqueza fueron registrados durante las lluvias (16 especies) y los menores en la época seca (5-9 especies). Solo durante las lluvias en la Reserva Campesina la Montaña fueron capturadas cuatro especies de Scarabaeinae en los estratos medio y alto (*Canthon* aff. *Morsei Trichillidium pilosum*, *U. boneti* y *U. deavilai*) con abundancias inferiores a cuatro individuos por taxón. **Conclusiones:** Con este trabajo se demuestra que pocas especies de Scarabaeinae son capaces de acceder al dosel en búsqueda de recursos; lo que limita a estos a forrajear a nivel del suelo donde pueden encontrar mayor cantidad y variedad de recursos.

Palabras clave: estratificación vertical, estratos, épocas, bosque seco.

* FR: 4-VIII-2017. FA: 30-XI-2017.

¹ Semillero de Investigación Artrópodos "NEOPTERA" del Caribe colombiano. Programa de Biología, Facultad de Ciencias Básicas, Universidad del Atlántico. Ciudadela Universitaria, km 7- Vía Puerto Colombia. Barranquilla, Colombia. E-mail: rangelacosta@gmail.com

² Grupo de Investigación Biodiversidad del Caribe colombiano. Programa de Biología, Facultad de Ciencias Básicas, Universidad del Atlántico. Ciudadela Universitaria, km 7- Vía Puerto Colombia. Barranquilla, Colombia. E-mail: neyjosemartinez@gmail.com

³ Estudiante Doctorado en Ciencias-Biología. Departamento de Biología, Universidad Nacional de Colombia-Sede Bogotá.

CÓMO CITAR:

RANGEL-ACOSTA, J.L., SOLANO-TORRES, J.A. & MARTÍNEZ-HERNÁNDEZ, N.J., 2018.- Variación temporal y vertical de los escarabajos coprófagos (Scarabaeidae: Scarabaeinae) en dos fragmentos de bosque seco tropical en el departamento del Atlántico-Colombia. *Bol.Cient.Mus.Hist.Nat.U.de Caldas*, 22 (1): 179-198. DOI: 10.17151/bccm.2018.22.1.15



TEMPORAL AND VERTICAL VARIATION OF DUNG BEETLES (SCARABAEIDAE: SCARABAEINAE) IN TWO FRAGMENTS OF TROPICAL DRY FOREST IN THE DEPARTMENT OF ATLÁNTICO-COLOMBIA

Abstract

Objective: To analyze the vertical and temporal variation of the composition and structure of dung beetles in two fragments of tropical dry forest (TDF), Corrales de San Luis and Reserva Campesina La Montaña, in the Department of Atlántico. **Scope:** To detect spatial and temporal variations of dung beetle species and which ones are able to access higher strata in the forest. **Methodology:** four samplings were carried out by fragment, two in the dry season and two during the rainy season. Five sampling stations separated by 150 m were selected and in each one, three points, spaced 50 m apart, were marked. Three pitfall traps were installed by point, one at the ground level (low stratum), another between 3 to 5 m high (middle stratum), and the last at a height ≥ 12 m (high stratum). **Main results:** The highest richness values were recorded during the rainy season (16 species) and the lowest during the dry season (5-9 species). Only four Scarabaeinae species (*Canthon* aff. *morsei*, *Trichillidium pilosum*, *U. boneti* y *U. deavilai*) were captured in the middle and high stratum in the Reserva Campesina La Montaña during the rainy season, with an abundance of less than four individuals by taxon. **Conclusions:** This research shows that few Scarabaeinae species are able to access the canopy in search of resources, which limits them to forage at ground levels where they can find greater quantity and variety of resources.

Key words: vertical stratification, strata, times, dry forest.

INTRODUCCIÓN

Las crecientes demandas de alimentos, combustibles y otros recursos requeridos por las poblaciones humanas, han impulsado la intensificación del uso de las tierras dedicadas a estas actividades y a la creación de nuevas áreas para este fin (MENDENHALL *et al.*, 2011). La creación de estas nuevas áreas en algunos casos involucra la fragmentación de los bosques, proceso que ha sido descrito como uno de los factores principales de la pérdida de los hábitats y de la diversidad biológica mundial (NEWBOLD *et al.*, 2015). A esta situación no es ajena el bosque seco tropical (BST), el cual es uno de los ecosistemas que ha sido altamente fragmentado, debido a la instauración de sistemas productivos (ganadería y agricultura); lo cual ha causado la pérdida de muchas hectáreas de este ecosistema (PORTILLO-QUINTERO & SÁNCHEZ-AZOFEIFA, 2010).

En Colombia, de acuerdo con ETTER *et al.* (2008) y GARCÍA *et al.* (2014), de la cobertura original del BST (8.882.854 ha) solo prevalece el 8%; de los cuales en su

gran mayoría están fuera de algún tipo de protección gubernamental (parques o áreas protegidas) y gran parte de ellos está en lugares de intenso uso ganadero y agrícola (PORTILLO-QUINTERO & SÁNCHEZ-AZOFEIFA, 2010; GARCÍA *et al.*, 2014). Además de los procesos de fragmentación del BST, otro de los problemas que aqueja a los pocos fragmentos que aún existen es la extracción de madera, en especial árboles de gran tamaño; lo cual altera la fenología, composición y estructura vegetal del bosque, así como los estratos que este presenta. Esta actividad también afecta a cada una de las comunidades bióticas que utilizan los diferentes estratos, ya que se altera la disponibilidad de recursos y los sitios para refugio; así como cambios en las condiciones microclimáticas (ERWIN, 1983).

De acuerdo con RANGEL-CH. *et al.* (2012), en los fragmentos de BST del Atlántico se presentan tres estratos bien diferenciados (arbóreo inferior, subarbóreo y arbustivo) con una altura promedio de la vegetación de 20 m: aunque estos fragmentos de bosque tiene esta estructura de la vegetación, la mayoría de los trabajos de investigación son realizados en los estratos arbustivos y a nivel del suelo, dejándose de lado el estrato superior (dosel)(SIMANCA-FONTALVO & MARTÍNEZ-HERNÁNDEZ, 2010), el cual según ERWIN (1983), es uno de los estratos vegetales que puede brindar refugio a una gran cantidad de animales tanto vertebrados como invertebrados, siendo los insectos el grupo que presenta mayor diversidad en este estrato. Sin embargo, el número de trabajos realizados en los estratos superiores de la vegetación son poco frecuentes en comparación con los realizados para los estratos bajos. Esta escasez de información para esta parte del bosque se debe a factores como: 1) los métodos de muestreos para este estrato pueden ser de elevados costos (plataformas o grúas de dosel), 2) algunos métodos para su investigación suelen ser agresivos con el entorno y pocos selectivos (fumigación con insecticida) y 3) muchas técnicas de muestreo representan un peligro constante para el investigador y su equipo de trabajo (escalar arboles bajo la técnica de ascenso por cuerda simple) (GASCA & HIGUERA, 2010; SIMANCA-FONTALVO & MARTÍNEZ-HERNÁNDEZ, 2010). Aunque es complicado trabajar en dosel, existen varios trabajos que han permitido demostrar la diversidad que este estrato mantiene en cuanto a coleópteros (ERWIN, 1983; DAVIS *et al.*, 1997; RUBIO *et al.*, 2013), hormigas (SIMANCA-FONTALVO & MARTÍNEZ-HERNÁNDEZ, 2010) arañas (OGURI *et al.*, 2014) y artrópodos en general (SCHOWALTER, 1989).

Uno de los grupos de insectos que ha sido ampliamente estudiado son los escarabajos coprófagos de la subfamilia Scarabaeinae (Coleoptera: Scarabaeidae). Este grupo ha demostrado ser un excelente taxón focal para estudiar la respuesta de las comunidades biológicas a la modificación del hábitat, debido a su fragilidad a los cambios en la estructura de la vegetación de los bosques, la disposición de recursos y las alteraciones de las variables ambientales (NICHOLS *et al.*, 2007). Alrededor de estos insectos se ha generado una gran cantidad de información sobre su ecología, pero el conocimiento sobre la distribución vertical en los bosques tropicales es muy incipiente (DAVIS *et*

al., 1997; DAVIS & SUTTON, 1998; LARSEN *et al.*, 2006; VULINEC *et al.*, 2007; TREGIDGO *et al.*, 2010; SABU & NITHYA, 2016) y deja abierta la oportunidad para más investigaciones que contribuyan al conocimiento de la ecología de estos animales.

Al considerar la poca información con la que se cuenta para el bosque seco sobre la estratificación vertical de escarabajos coprófagos, así como la respuesta a la perturbación del hábitat y a los cambios temporales (fenología y variables ambientales) propios de este ecosistema; el propósito de este trabajo fue analizar la variación vertical y temporal de la composición y estructura de coleópteros coprófagos (Scarabaeinae) en dos fragmentos de BST en el departamento del Atlántico, Colombia. Teniendo en cuenta lo anterior, se plantea que los fragmentos de BST donde las perturbaciones antrópicas han modificado los estratos vegetales, los escarabajos coprófagos se distribuyen en el estrato bajo, donde las condiciones ambientales son más favorables. También planteamos que la estratificación en este ecosistema es dependiente de la época, observándose estratificación durante la época de lluvia, cuando las condiciones ambientales en el estrato alto permiten la colonización de los escarabajos.

MATERIALES Y MÉTODOS

Área de estudio

Este trabajo fue realizado en dos fragmentos de bosque seco tropical localizados en el departamento del Atlántico-Colombia. Corrales de San Luis (CSL) y La Reserva Campesina La Montaña (RCM) (Fig.1). CSL se encuentra situado en el municipio de Tubará en las coordenadas geográficas 10°53'50.0" N; 075°00'03.6" W, a una altitud de 68 m. El fragmento de bosque tiene una extensión de 27 ha, el cual está sometido a fuertes presiones antrópicas, debido a las actividades agrícolas y ganaderas que se presentan en sus alrededores y disminuyen el área de este lugar. Otro de los problemas que afronta está relacionado con los asentamientos urbanos en los alrededores del fragmento, debido a que las personas ingresan frecuentemente al lugar a realizar la extracción de madera, teniendo preferencias por los árboles de mayor altura para la elaboración de viviendas y la fabricación artesanal de carbón; situación que ha dejado al fragmento en un estado crítico de conservación de fauna y flora (SIMANCA-FONTALVO *et al.*, 2013; RANGEL-ACOSTA & MARTÍNEZ-HERNÁNDEZ, 2017).

La RCM está localizada en el municipio Juan de Acosta a 10°46'08.8" N; 75°0'26.0" W, a una altitud de 245 m. Teniendo en cuenta lo descrito por RANGEL-ACOSTA & MARTINEZ-HERNÁNDEZ (2017), el fragmento de bosque tiene una extensión de 47 ha en buen estado de conservación y constituye un área de reserva de la sociedad civil.



Figura 1. Ubicación geográfica de la Reserva Campesina La Montaña (RCM) y Corrales de San Luis (CSL) en el departamento del Atlántico-Colombia.

Teniendo en cuenta la clasificación climática propuesta por RANGEL-CH & CARVAJAL-COGOLLO (2012) para la región Caribe colombiana, las áreas están dentro de la unidad climática A, subunidad climática A1 (DS_2A semiárido con marcada deficiencia de agua durante la época seca), donde se presentan montos de precipitaciones anuales de 911 mm. La mayor concentración de lluvias se presenta durante los meses de mayo y octubre, mientras que el periodo seco comprende los meses desde diciembre hasta marzo (RANGEL-CH & CARVAJAL-COGOLLO, 2012). De acuerdo con BERDUGO-LATKE *et al.*, (2012), las áreas seleccionadas corresponden a bosque secos dominados por especies vegetales como *Hura crepitans* L. y *Terminalia amazonia* L.

Diseño y método de captura

Se realizaron cuatro muestreos por fragmento, dos entre octubre y noviembre del 2014 (época de lluvias) y los restantes entre enero y marzo de 2015 (época seca). En cada fragmento se estableció un transecto lineal de 600 m, donde se marcaron cinco estaciones de muestreos distanciadas 150 m una de la otra. Por estación se seleccionaron tres puntos dispuestos en forma de triángulo equilátero, con distancias entre sí de 50 m con el fin de mantener la independencia entre las trampas. Para la captura de los escarabajos por punto se escogieron los estratos bajo (ras del suelo), medio (entre 3 y 5 m) y alto (≥ 12 m) siguiendo la metodología propuesta por TREGIDGO *et al.* (2010). Para la captura en el estrato bajo se utilizaron trampas de caídas a ras del suelo con modificaciones propuestas por MARTÍNEZ *et al.* (2009), mientras en los estratos medio y alto se utilizó el modelo de trampa colgante diseñado por DAVIS *et al.*, (1997) con algunas modificaciones. Para el diseño de esta trampa se utilizó un vaso plástico de 32 onzas, al cual se le acondicionaron dos platos plásticos de igual tamaño, ambos sujetos por un trío de cuerdas, quedando así suspendido uno del otro (Fig. 2). En el plato superior se colocaron dos argollas, una en la parte interna para sujetar el cebo y otro en la parte externa para la elevación de todo el sistema. En la parte inferior del vaso se ubicó una argolla adicional, a la cual se le ató una cuerda con el fin de evitar el movimiento de la trampa por los vientos y para facilitar el descenso de esta (Fig. 2). Cada trampa fue cebada con una mezcla de excrementos de humano, mono aullador (*Alouatta seniculus*) y vísceras de ganado vacuno en descomposición. Las trampas dispuestas en cada estación permanecieron en campo durante 24 horas. En total, en cada fragmento por muestreo fueron colocadas 15 trampas por cada estrato y 45 por muestreo.

El material recolectado fue lavado y preservado en alcohol al 70% y trasladado al Laboratorio de Zoología de la Universidad del Atlántico para su identificación. Los escarabajos se identificaron con las claves taxonómicas propuestas por MEDINA & LOPERA (2000) y VAZ-DE-MELLO *et al.* (2011) hasta el nivel de género y para especies las de VITÓLO (2000), KOHLMANN & SOLÍS-BLANCO (2001), SOLÍS-BLANCO & KOHLMANN (2002), DELGADO & KOHLMANN (2007), GÉNIER (2009), EDMONDS & ZÍDEK (2010), SARMIENTO-GARCÉS & SARMIENTO-GARCÉS & AMAT-GARCÍA (2014), GONZÁLEZ-ALVARADO & VAZ-DE-MELLO (2014).

Adicional a la captura del material biológico, también fueron registrados los datos de variables ambientales como temperatura y la humedad ambiente en los estratos alto y bajo de cada estación de muestreos, para lo cual se utilizó un registrador de datos (Datalogger: ExtechRHT10).



Figura 2. Trampas de caída modificada para la captura de los escarabajos coprófagos en el estrato alto (A) y medio (B) (fotografía tomada durante la época seca).

Análisis de los datos

La riqueza se determinó como el número de especies y la abundancia como el número de individuos recolectados por trampas, épocas de muestreo, estratos y fragmentos. Para la estimación de la cobertura del muestreo se utilizó el estimador de cobertura propuesto por CHAO & JOST (2012):

$$\hat{C}n = 1 - \frac{f_1}{n} \left[\frac{(n-1)f_1}{(n-1)f_1 + 2f_2} \right]$$

Donde f_1 y f_2 son el número de especies con uno y dos individuos en la muestra respectivamente y n es el número de individuos. La cobertura del muestreo varía entre 1 a 100% cuando esta toma valores de $\hat{C}n \approx 100\%$, el muestreo es completo con respecto a la técnica de captura.

Con el fin de determinar si existe un patrón espacio-temporal en la comunidad de Scarabaeinae en los fragmentos de bosque y si existe estratificación vertical con respecto a la riqueza y diversidad de este grupo, se realizó un análisis de interpolación y extrapolación (*iNEXT*) propuesto por CHAO *et al.* (2014), utilizando los números de Hill (Hill, 1973) en unidades del número efectivo de especies siguiendo lo sugerido por JOST (2006). Se calcularon los valores de diversidad verdadera, 0D (riqueza especies), 1D (el exponencial del índice de Shannon) y 2D (el inverso del índice de Simpson). La diversidad calculada fue comparada usando los intervalos de confianza al

95% y realizando una comparación visual basada en la superposición de los intervalos de confianza para establecer si hay diferencias entre los estratos vegetales, épocas y entre los fragmentos de bosque analizados (CUMMING *et al.*, 2007). El análisis fue realizado con el script *iNEXT* para R Studios (CHAO *et al.*, 2014) y ejecutado en el programa R versión 3.1.1 (R Development Core Team, 2014). Por otra parte, para determinar si existen diferencia en cuanto a la abundancia de escarabajos por época para cada fragmento se utilizó una prueba de U Mann-Whitney.

Los cambios en la estructura de la comunidad de cada fragmento de bosque por época fueron analizados a través de la comparación de las curvas de rango abundancia (MAGURRAN, 2004). Con estas curvas se pueden observar los cambios en las especies dominantes, raras y la uniformidad de la comunidad entre los fragmentos de bosque por época, este análisis fue acompañado con una prueba ANOSIM (análisis de similitud) con el fin de determinar si existen diferencias en la estructura de la comunidad de Scarabaeinae por fragmentos y épocas de muestreo. Esta prueba permite detectar diferencias en la estructura comunitaria entre grupos y dentro de cada uno, mediante permutaciones realizadas a la matriz original (CLARKE & WARWICK, 2001). Este análisis también fue utilizado para demostrar si existen diferencias en la estructura de la comunidad de escarabajos coprófagos entre los estratos en la RCM durante las lluvias, época en la cual se presentaron captura de estos insectos en los respectivos estratos.

RESULTADOS

Variación temporal de la comunidad

Se capturaron 3965 individuos agrupados en 12 géneros y 22 especies (Tabla 1). Las especies más abundantes fueron *Canthon* aff. *morsei* (Howden, 1966) con 1415 individuos y *Uroxys deavilai* (DELGADO & KOLHMANN, 2007) con 873 individuos. En la RCM, las especies más comunes fueron *C.* aff. *morsei* y *U. deavilai*, las cuales presentaron su mayor pico de abundancia durante la época de lluvias (961 y 710 individuos respectivamente). Estas especies en conjunto aportaron el 62% de la abundancia total capturada para este sitio. En CSL, las más frecuentes fueron *Onthophagus lebasi* (Boucomont, 1932) y *U. deavilai*, con 181 y 93 individuos respectivamente durante la época de lluvias; las cuales representan el 66% de la abundancia total capturada en este fragmento. Las especies menos abundantes fueron *C. mutabilis* (Lucas, 1857), *C. septemmaculatus* (Latreille, 1811), *Digintonthophagus gazella* (Fabricius, 1787) y *Malagoniella astyanax* (Olivier, 1789), las cuales fueron catalogadas como poco abundantes porque no superaron los diez individuos y sólo aportaron 0,31% de la abundancia registrada en el área de estudio (Tabla 1).

La cobertura del muestreo por época fue alta para cada uno de los fragmentos estudiados (98-100%; Tabla 1). Todas las curvas de los tres órdenes de la diversidad analizados forman una asíntota; lo que demuestra que el método de captura utilizado y el esfuerzo de muestreo fueron adecuados para obtener una buena estimación de la diversidad en cada uno de los sitios por época (Fig. 3).

Tabla 1. Riqueza y abundancia de los escarabajos coprófagos capturados en los fragmentos de bosques durante las épocas de muestreos. Abreviaturas: Reserva Campesina La Montaña (RCM), Corrales de San Luis (CSL) e identificación de las especies en gráficas (ID). * Especies de escarabajos capturados en los estratos medio y alto.

ID	Especies	Lluvias		Seca		Total
		CSL	RCM	CSL	RCM	
a	<i>Canthidium</i> sp. 1.	39	27	0	0	66
b	<i>Canthon cyanellus</i> (Harold 1863)	3	60	0	0	63
c	<i>Canthon juvenicus</i> (Harold 1868)	5	3	1	0	9
d	* <i>Canthon</i> aff. <i>morsei</i> (Howden 1966)	90	961	37	327	1415
e	<i>Canthon mutabilis</i> (Lucas 1857)	0	1	0	0	1
f	<i>Canthon septemmaculatus</i> (Latreille 1811)	1	0	0	0	1
g	<i>Coprophanæus gamezi</i> (Arnaud 2002)	8	2	0	0	10
h	<i>Deltochilum guildingii</i> (Westwood 1835)	1	5	0	0	6
i	<i>Dichotomius</i> aff. <i>agenor</i> (Harold 1869)	31	9	0	0	40
j	<i>Dichotomius costaricensis</i> (Luederwalt 1935)	3	0	0	0	3
k	<i>Digintonthophagus gazella</i> (Fabricius 1787)	0	0	0	1	1
l	<i>Eurysternus impresicollis</i> (Dalman 1824)	19	68	0	72	159
m	<i>Eurysternus mexicanus</i> (Harold 1869)	0	6	0	8	14
n	<i>Eurysternus plebejus</i> (Harold 1880)	0	0	0	3	3
o	<i>Malagoniella astyanax</i> (Olivier 1789)	0	1	0	0	1
	<i>Onthophagus landolti</i> (Harold 1880)	27	12	7	6	52
q	<i>Onthophagus lebasi</i> (Boucomont 1932)	181	116	0	6	303
r	<i>Onthophagus marginicollis</i> (Harold 1880)	70	419	0	0	489
s	<i>Phanaeus prasinus</i> (Harold 1868)	5	0	0	0	5
t	* <i>Trichillidium pilosum</i> (Robinson 1948)	0	2	0	0	2
u	* <i>Uroxys boneti</i> (Pereira y Halffter 1961)	2	297	2	148	449
v	* <i>Uroxys deavilai</i> (Delgado y Kollmann 2007)	93	710	39	31	873
	Número de especies	16	16	5	9	22
	Número de individuos	578	2699	86	602	3965
	Cobertura del muestreo (\hat{C}_n)	99%	98%	99%	99%	

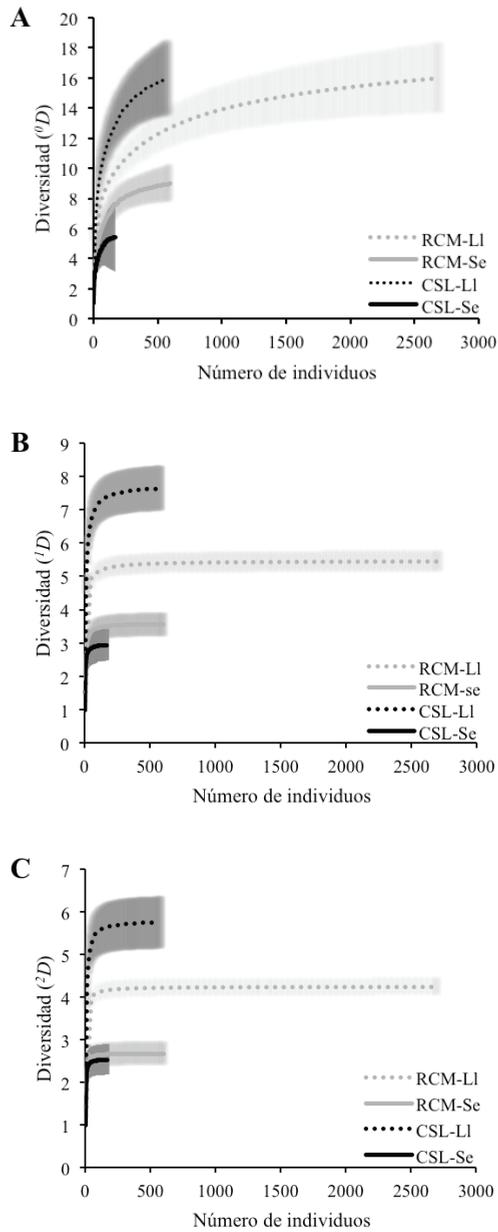


Figura 3. Análisis de la diversidad para ambos fragmentos de bosque durante las épocas de muestreos 0D (A), 1D (B) y 2D (C). Abreviaturas: Corrales de San Luis (CSL), Reserva Campesina La Montaña (RCM), época de lluvias (LI) y época seca (Se).

Con el análisis de interpolación y extrapolación se observó que las comunidades de escarabajos coprófagos responden a un patrón temporal, presentándose altos valores de riqueza y diversidad durante la época de lluvias, los cuales disminuyen drásticamente durante la época seca (Fig. 3). Con relación a la riqueza (0D), el valor mayor (16 especies) se observó en ambos sitios (RCM y CSL) durante la época lluvias y el menor (5 especies) se presentó en CSL durante la época seca. Por otra parte, teniendo en cuenta el solapamiento de los intervalos de confianza, se determinó que independientemente de las épocas, los fragmentos analizados no presentan diferencias en el número de especies; pero la riqueza entre épocas para cada fragmento sí presentan diferencias (Fig. 3A).

Respecto a la diversidad de especies comunes (1D), el fragmento de CSL durante las lluvias fue significativamente más diverso (7,64 especies efectivas) que la RCM (4 especies efectivas). Sin embargo, durante la temporada seca los fragmentos no difieren en diversidad (RCM=3,5; CSL=2,9 especies efectivas) (Fig. 3B). Con relación a la diversidad de especies muy abundante (2D), el comportamiento fue similar a los observados en 1D , valores significativamente altos para CSL (5,7 especies efectivas) fueron registrados durante el periodo de lluvias con relación a la RCM (4,2 especies efectivas). No obstante, durante la época seca ambos fragmentos no difieren en diversidad (RCM=2,6 y CSL=2,5 especies efectivas) (Fig. 3C).

Teniendo en cuenta la abundancia, los valores mayores se presentaron en la época de lluvias, los cuales fueron superiores a los reportados para la época seca y fueron estadísticamente significativos ($U=-6,80$; $p=0,0001$). Por otro lado, el fragmento de RCM, independientemente del periodo, presentó mayor abundancia que CSL ($U=-4,17$; $p=0,0001$).

Las curvas de rango de abundancia muestran diferencias en la estructura de la comunidad, observándose cambios en las formas de las curvas, por las dominancias y la riqueza de especies para cada fragmento entre épocas. En el caso de CSL, durante la época seca disminuye abruptamente la abundancia y el número de especies comunes y raras. La forma de la curva de este periodo muestra una pendiente muy pronunciada, la cual difiere mucho a la observada para la época de lluvias y estaría sugiriendo dominancia de unas pocas especies para el periodo seco (Fig. 4). En cuanto a las lluvias, las especies dominantes fueron *O. lebasi* (q), *U. deavilai* (v) y *C. aff. morsei* (d) y en la época seca solo prevalecen *O. lebasi* y *C. aff. morsei* (Fig. 4).

En la RCM, las curvas entre épocas difieren en forma, observándose una mayor pendiente para la época seca. Por otro lado, se observó una fuerte disminución en el periodo seco de las especies dominantes, comunes y raras (Fig. 4). Las especies *C. aff. morsei*, *U. deavilai*, *O. marginicollis*, *U. boneti* y *O. lebasi* fueron dominantes durante la época de lluvias, pero en la época seca solo se mantienen *C. aff. morsei* y *U. boneti* (Fig. 3).

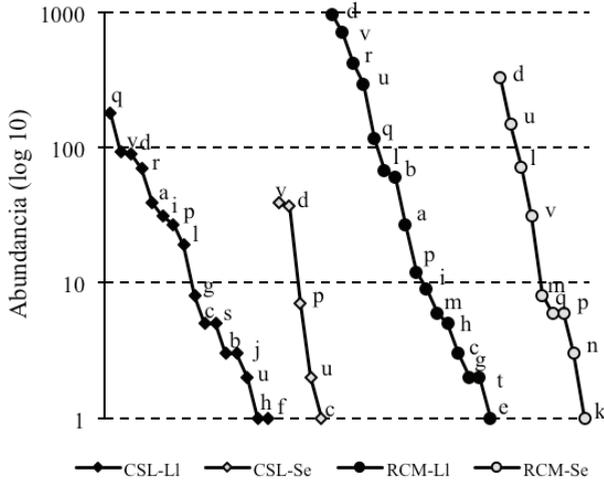


Figura 4. Curvas de rango de abundancia construidas por épocas para cada fragmento de bosque estudiado. Abreviaturas: Corrales de San Luis (CSL), Reserva Campesina la Montaña (RCM), época de lluvias (LI) y época seca (Se). Cada letra observada en la figura representa una especie de escarabajo coprófago, cuyo nombre se encuentra en la tabla 1.

Lo observado con las curvas de rango de abundancia concuerda con la prueba de similitud ANOSIM, donde se demuestra un cambio significativo en la estructura de la comunidad entre épocas, tanto para CSL ($R=0,419$; $p=0,001$) como RCM ($R=0,444$; $p=0,001$); así como entre los fragmentos ($R=0,164$; $p=0,001$).

Variación vertical de la comunidad

En cuanto a la variación vertical de los escarabajos coprófagos no se observó una distribución uniforme de la riqueza y abundancia entre los estratos analizados. Solo se registraron captura de Scarabaeinae en los estratos medio y alto en la RCM durante la época de lluvias. Teniendo en cuenta lo anterior, la estratificación solo fue analizada para este fragmento en esta época. La mayor concentración de escarabajos se presentó en el estrato bajo (18 especies y 3292 individuos), mientras que en el medio se capturaron cinco individuos distribuidos en las especies *C. aff. morsei*, *Trichillidium pilosum*, *U. deavilai* y *U. boneti*, siendo esta última especie quien aportó dos ejemplares. Para el estrato alto, se capturó *T. pilosum*, *U. deavilai*, *U. boneti*; las dos primeras con un individuo cada una y la última con dos ejemplares (Tabla 2). En cuanto a las especies capturadas en los estratos medio y alto, es de resaltar que son de cuerpos pequeños (<8 mm) y de bajo peso. A excepción de *T. pilosum*, el cual solo fue capturado en el estrato medio y alto ($U=87,5$; $p=0,03$), el resto de especies fueron significativamente más abundantes en el estrato bajo *C. aff. morsei* ($U=0$; $p=0,001$), *U. boneti*, ($U=70,3$; $p=0,03$), *U. deavilai* ($U=18,5$; $p=0,0000001$).

Con los resultados del análisis de interpolación y extrapolación (*iNEXT*), se demuestra que tanto la riqueza (0D) (17 especies), así como la diversidad (1D) (5,5 especies efectivas) y (2D) (4,1 especies efectivas) son significativamente mayor en el estrato bajo en comparación con el medio y alto. Con este análisis también se determinó que los estratos medio y alto no presentan diferencias en cuanto a riqueza y diversidad (0D , 1D y 2D) (Fig. 5). Resultados similares fueron observados con la prueba de similitud ANOSIM, determinándose que el estrato bajo presenta diferencias significativas en cuanto a la estructura de la comunidad con el estrato medio ($R=0,776$; $p=0,001$) y alto ($R=0,779$; $p=0,001$), mientras que alto y medio no presentan diferencias significativas ($R=-0,018$; $p=0,1$).

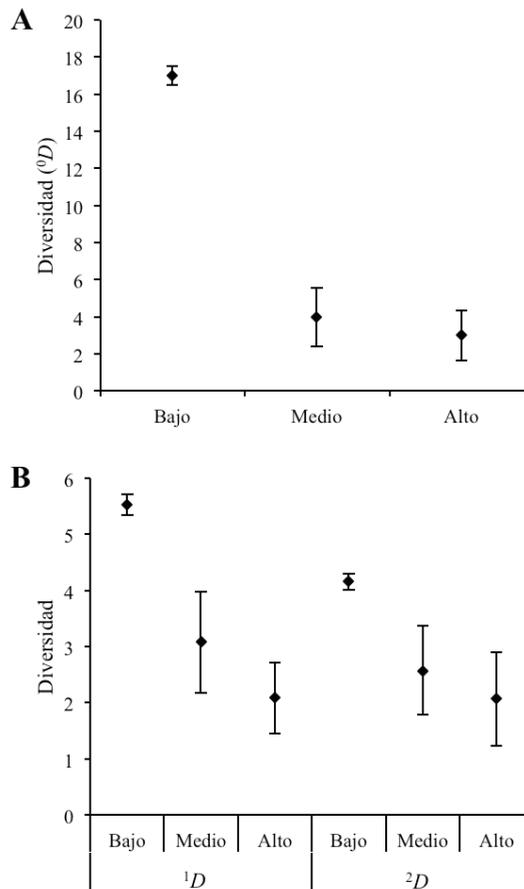


Figura 5. Análisis de la diversidad para cada estrato en la Reserva Campesina La Montaña 0D (A), 1D y 2D (B).

Con relación a las variables ambientales en CSL durante el periodo seco, la temperatura promedio entre estrato no presentó diferencias significativas. En este caso, el estrato alto presentó valores de 32,9°C (Max=40,6°C - Min=25,3°C) y el bajo de 33,01°C (Max=40,1°C - Min=25,6°C) ($U=2566$; $p=0,918$). Caso contrario sucede durante las lluvias, donde la temperatura ambiente es mayor en el estrato alto con 28,5°C (Max=34,7°C - Min=24,8°C), mientras en el bajo fue de 27,5°C (Max=32,2°C - Min=24,8°C) ($U=3109$; $p=0,0001$). Por otra parte, la humedad ambiente promedio durante la época seca no presentó diferencias significativas entre estratos presentando valores de 60% (Max=82,8%; Max=39,4%) ($U=2571$; $p=0,177$). Sin embargo, durante las lluvias fue significativamente mayor en el estrato bajo (90,4%: Max=97,2% - Min=79,4%) con respecto al alto (85,9%: Max=96,4% - Min=65,8%) ($U=2663$; $p=0,0001$).

En la RCM la temperatura ambiente no presentó diferencias entre los estratos alto (28,6°C: Max=34,7°C - Min=24,8°C) con el bajo (28°C: Max=32°C - Min=24,8°C) durante la época de lluvias ($U=3111$; $p=0,0724$). Sin embargo, durante la época seca fue mayor en el estrato alto (31,7°C: Max=40,4°C - Min=23,2°C) en comparación con el bajo (30,5°C: Max=39,1°C - Min=23°C) ($U=5010$; $p=0,02$). En el caso de la humedad, durante la época seca el estrato bajo presentó mayores valores (70,8%: Max=96,4% - Min=37,7%) que el estrato bajo (59,7%: Max=88,1% - Min=38,6%) ($U=3744$; $p=0,0001$). Para la época de lluvia se conservó el mismo patrón que en la seca, ya que los mayores valores de humedad (87,7%: Max=97,2% - Min=71%) se registraron en el estrato bajo con respecto al alto (85,2%: Max=96,4% - Min=65,8%) ($U=5010$; $p=0,02$).

DISCUSIÓN

El número de especies reportadas en esta investigación corresponde al 32% de las especies registradas para los bosques secos de Colombia por GONZÁLEZ-ALVARADO & MEDINA (2015). A nivel local, las investigaciones realizadas por RANGEL-ACOSTA *et al.* (2016a); RANGEL-ACOSTA & MARTÍNEZ-HERNÁNDEZ (2017) supera los registros de este estudio entre dos y 13 especies. Estas investigaciones fueron realizadas en varias localidades del Atlántico e incluyeron una variedad de hábitats (cultivos, potreros, cercas vivas, borde del bosque e interior del bosque); los cuales le permitieron registrar una mayor representación de este grupo de insectos para ambas localidades.

Los altos valores de riqueza, abundancia y diversidad observados durante las lluvias para cada fragmento es un comportamiento que ha sido registrado para las comunidades de escarabajos coprófagos en el BST (MEDINA & GONZÁLEZ, 2014 ; RANGEL-ACOSTA *et al.*, 2016a). Autores como WOLDA, (1978) y ESTRADA *et al.* (1998) atribuyen este comportamiento a una mayor disponibilidad de recursos, lo que daría lugar a una mayor diversidad de Scarabaeinae durante este periodo. Adicionalmente,

muchas especies de escarabajos son poco tolerantes a las condiciones ambientales de la época seca (temperatura ambiente de 33°C y del suelo de 33°C y poca cobertura vegetal= 15%), por lo que tienen una marcada preferencia hacia la época de lluvias cuando las condiciones ambientales son más estables y propicia para la emergencia y desarrollo de los Scarabaeinae (BUSTO-GÓMEZ & LOPERA, 2003; RANGEL-ACOSTA *et al.*, 2016a; RANGEL-ACOSTA & MARTÍNEZ-HERNÁNDEZ, 2017). Por otro lado, estos cambios estacionales en las comunidades de escarabajos estarían sugiriendo una posible estrategia para evitar la competencia, lo que permite la coexistencia de distintas especies en cada época y en cada uno de los fragmentos analizados (BARRAZA *et al.*, 2010; MEDINA & GONZÁLEZ, 2014).

Otro resultado que llama la atención es la igualdad en la riqueza de especies entre los dos fragmentos estudiados, durante las lluvias. En este caso, se esperaría que la RCM por tener una mayor área y mejor estado de conservación presente un mayor número de especies, sin embargo, no se observó diferencias entre los fragmentos en cuanto a la riqueza Scarabaeinae. Lo anterior es posible debido a la permeabilidad y heterogeneidad del fragmento de bosque en CSL, lo que permite que algunas especies típicas de áreas abiertas (*D. aff. agenor*, *C. gamezi*, *C. septemmaculatus* y *O. marginicollis*) puedan entrar al fragmento en busca de recursos o refugios y eventualmente aumentar el número de especies del fragmento y su diversidad. Resultados similares fueron descritos por RANGEL-ACOSTA *et al.*, (2016b), quien encontró que fragmentos de bosques con áreas inferiores a la CSL y bastante deteriorados son capaces de mantener comunidades de escarabajos compuestas entre 10 y 15 especies. Estos resultados demuestran que los pequeños fragmentos contribuyen al refugio y conservación de este grupo de insectos, sin embargo, se hace necesario implementar estrategias para preservar y aumentar el área de los fragmentos de bosque; ya que muchas de las especies capturadas en estos sitios presentan menos de 10 individuos, lo que estaría sugiriendo que las poblaciones de estos escarabajos están disminuyendo.

En cuanto a la distribución vertical, varios estudios han demostrado la capacidad de algunos escarabajos para acceder a los excrementos depositados en estratos superiores como una forma para evitar la competencia por el recurso (DAVIS *et al.*, 1997; VAZ DE MELLO & LOUZADA, 1997; SABU & NITHYA, 2016). Esta estrategia está acompañada desde modificaciones corporales (tarsos de las patas posteriores largos y curvados) (DAVIS *et al.*, 1997) hasta la adopción de relaciones de forosís entre los Scarabaeinae con mamíferos para ascender a los lugares donde se encuentra el recurso o para estar directamente en contacto con la fuente (VAZ DE MELLO & LOUZADA, 1997; JACOBS *et al.*, 2008). Estas especializaciones en este grupo de insectos han permitido que en algunos fragmentos de bosque se pueda observar una clara diferenciación entre las comunidades de escarabajos del suelo y dosel (DAVIS & SUTTON, 1998; LARSEN *et al.*, 2006; TREGIDGO *et al.*, 2010 ; SABU & NITHYA, 2016). En esta investigación no se observó este comportamiento y, por el

contrario, los Scarabaeinae en los fragmentos analizados son más frecuentes en suelo, con pocas especies que ocasionalmente visitan el dosel en búsqueda de recursos, lo que denota una ausencia de una comunidad de escarabajos coprófagos asociada al estrato medio y al dosel.

De acuerdo con DAVIS & SUTTON (1998), TREGIDGO *et al.* (2010) y SABU & NITHYA (2016) la presencia de los escarabajos coprófagos en los estratos altos de los bosques está limitada por varios factores: i) la disponibilidad del recurso, ii) las condiciones ambientales del dosel y iii) la fisionomía y arquitectura del bosque. Es posible que estas limitantes sean las causantes de la poca presencia de los escarabajos coprófagos en las trampas instaladas en los estratos medios y altos en este estudio. Para nuestro caso trataremos cada uno de estos aparte como una posible explicación a los resultados encontrados.

La disponibilidad de recursos: Recientes investigaciones han demostrado que la presencia de una variedad de primates condiciona la presencia de los Scarabaeinae en el dosel del bosque. Estos mamíferos generan una mayor variedad y cantidad de excrementos, del cual una parte llega al suelo pero también cierto porcentaje queda atrapado en ramas y hojas de los árboles, quedando disponible para que los escarabajos lo puedan utilizar (SABU & NITHYA, 2016). Por otro lado, muchas de las especies de los escarabajos que frecuentan el dosel presentan una clara preferencia por las heces de los primates, por lo que tratan de buscarla cerca de los lugares donde estos forrajean (LARSEN *et al.*, 2006; VULINEC *et al.*, 2007) o en algunos casos se adhieren a los mamíferos (foresis) para estar en primer lugar al momento que estos depositen las heces (JACOBS *et al.*, 2008). En esta investigación se observó una especie de primate (*Alouatta seniculus*) en ambos fragmentos, con poblaciones muy bajas (2-3 grupos por fragmentos, conformado por entre 7-10 individuos por deme). Es posible que esta baja densidad de primates este condicionando a los escarabajos a forrajear a nivel del suelo, donde pueden aprovechar el excremento aportado por otros mamíferos típicos de las zonas como *Tayassuta jacu*, *Dasyprocta punctata* y *Agouti paca*. Además, en el suelo se puede acceder a otros recursos como hongos, frutas, carroña e incluso otros tipos de excrementos proporcionados por mamíferos de tamaño pequeño (roedores), los cuales pueden ser utilizados por algunos escarabajos (GILL, 1991).

Condiciones ambientales del dosel: Las condiciones ambientales del dosel han sido descritas como una de las limitantes de la presencia de los escarabajos en este estrato. Se ha demostrado que el dosel puede presentar condiciones ambientales similares a las del borde del bosque, las cuales podrían imponer barreras fisiológicas que limitan la presencia de los escarabajos en este estrato. Entre estas condiciones se encuentra la temperatura ambiente, la intensidad de luz y la humedad ambiente (DAVIS & SUTTON, 1998). En el caso del dosel en CSL donde no fueron capturados escarabajos en los estratos medio y alto, se presentaron altos valores de temperatura ambiente en

ambas épocas del año; lo cual estaría obligando a las especies a forrajear en el suelo donde esta es más baja, evitando así que sus niveles de temperatura corporal no se eleven a niveles críticos que comprometan su integridad física y ocasionen la muerte del individuo. Caso contrario sucede en la RCM durante el periodo de lluvias, donde la temperatura ambiente es similar entre los estratos; lo que podría facilitar que algunas especies de Scarabaeinae se aventuren a buscar recursos en estratos superiores del bosque sin tener una sensación térmica crítica que limite su actividad. Lo anterior contrasta con la época seca, donde la temperatura del dosel es superior a la del estrato bajo en ambos fragmentos, lo que condiciona a los escarabajos a permanecer cerca al suelo donde las condiciones ambientales son más favorables para establecerse.

La fisionomía y arquitectura del bosque: Adicional a las variables ambientales, DAVIS & SUTTON (1998) y TREGIDGO *et al.* (2010) reportan que el tamaño del bosque, así como el grado de perturbación del mismo son factores que condicionan la presencia de este grupo de insectos en el dosel. En fragmentos de bosque de tamaño pequeño (<14,6ha) y con alto grado de intervención humana, los escarabajos coprófagos de hábitos arbóreos se desplazan al suelo, debido a los cambios estructurales como la pérdida de continuidad y la altitud del dosel, menor cobertura vegetal, cambios bruscos en las variables ambientales y disminución de las poblaciones de primates a causa de la reducción del fragmento. Estas condiciones observadas por estos autores las presenta el fragmento de bosque de CSL y es posible que sean estas las causantes de la ausencia de los escarabajos coprófagos en los estratos superiores, lo que estaría condicionando a los escarabajos a establecerse y forrajear en el suelo (DAVIS & SUTTON, 1998; TREGIDGO *et al.*, 2010).

Por último, otra variable a tener en cuenta en este tipo de trabajos es el tamaño de los escarabajos capturados en los estratos superiores. En esta investigación, los Scarabaeinae capturados son de cuerpos pequeños (<8 mm), resultados que son similares a los descritos por otros autores en diferentes bosque tropicales (VAZ DE MELLO & LOUZADA, 1997; LARSEN *et al.*, 2006; VULINEC *et al.*, 2007; JACOBS *et al.*, 2008; TREGIDGO *et al.*, 2010; SABU & NITHYA, 2016). La presencia de escarabajos pequeños en el dosel puede obedecer en gran medida a la cantidad de recursos y las condiciones ambientales en este estrato. En el primer caso, primates y aves son los principales aportadores de recurso en este lugar, sin embargo, solo una pequeña porción de sus heces queda en las ramas y hojas de los árboles. Esta cantidad de recurso puede ser suficiente para un escarabajo de tamaño pequeño, pero muy baja para un Scarabaeinae grande, lo que en términos de costo-beneficio no es rentable. De esta forma, es probable que escarabajos grandes intensifiquen su búsqueda de recursos a nivel del suelo donde puedan encontrar mayor cantidad sin invertir mucha energía. Adicional a la escasez de recursos, las condiciones ambientales del dosel también imponen barreras fisiológicas que impedirían la presencia de ciertos grupos de escarabajos en este estrato (WALTER, 1983). Por ejemplo, las altas temperaturas

que se presentan en el estrato alto podrían limitar la presencia de escarabajos de gran tamaño, ya que estos son sensibles al aumento de esta variable. Sin embargo, los escarabajos pequeños no tendrían ningún problema en este estrato, ya que dependen del aumento de la temperatura ambiente para su activación y son menos sensibles al aumento (VERDÚ *et al.*, 2006).

AGRADECIMIENTOS

Los autores desean agradecer al Departamento Administrativo de Ciencia, Tecnología e Innovación, COLCIENCIAS, Colombia, en su programa Jóvenes Investigadores e Innovadores, Convocatoria 617-2013 y la Universidad del Atlántico por la financiación de este proyecto. A la Vicerrectoría de Investigaciones, Extensión y Proyección Social de la Universidad del Atlántico, en especial a Diana Heras y Dilia Jaraba Sánchez por su acompañamiento continuo en proceso de ejecución de este proyecto. Por último, los autores expresan su profundo agradecimiento a las comunidades de Tierra Arena y Corrales de San Luis por atención en sus hogares y por facilitar los permisos para trabajar en sus propiedades, en especial a Santiago Conrado, Rafael Conrado, Alejandra Mendoza y Cecilio Beltrán.

REFERENCIAS

- BARRAZA, J., MONTES, J., MARTÍNEZ, N., & DELOYA, C., 2010.- Ensamblaje de escarabajos coprófagos (Scarabaeidae: Scarabaeinae) del bosque tropical seco, Bahía Concha, Santa Marta (Colombia). *Revista Colombiana de Entomología*, 36 (2): 285-291.
- BERDUGO-LATKE, M.L., AVELLA, A., & RANGEL-CH, J.O., 2012.- *Patrón biotípico foliar en un gradiente de precipitación en la Región Caribe de Colombia*: 601-651(en)RANGEL-CH, J.O.(ed.) *Colombia Diversidad Biótica XII: La región Caribe de Colombia*. Universidad Nacional de Colombia, Bogotá-Colombia.
- BUSTO-GÓMEZ, F.B., & LOPER, A., 2003.- Preferencia por cebo de los escarabajos coprófagos (Coleoptera: Scarabaeidae: Scarabaeinae) de un remanente de bosque seco tropical al norte del Tolima (Colombia): 59-65 (en) ONORE, G., REYES-CASTILLO, P. & ZUNINO, M.(ed.) *Escarabeidos de Latinoamérica: estado del conocimiento*: Sociedad Entomológica Aragonesa(SEA), Zaragoza-España.
- CHAO, A., GOTELLI, N.J., HSIEH, T.C., SANDER, E.L., MA, K.H., COLWELL, R.K., & ELLISON, A.M., 2014.- Rarefaction and extrapolation with Hill numbers: a framework for sampling and estimation in species diversity studies. *Ecological Monographs*, 84 (1): 45-67.
- CHAO, A., & JOST, L., 2012.- Coverage-based rarefaction and extrapolation: standardizing samples by completeness rather than size. *Ecology*, 93 (12): 2533-2547.
- CLARKE, K.R., & WARWICK, R.M., 2001.- *Change in marine communities: an approach to statistical analysis and interpretation*, 2nd ed. *PRIMER-E*, Plymouth. United Kingdom.
- CUMMING, G., FIDLER, F., & VAUX, D.L., 2007.- Error bars in experimental biology. *The Journal of Cell Biology*, 177(1): 7-11.
- DAVIS, A.J., HUIJBREGTS, J., KIRK-SPRIGGS, A.H., KRIKKE, J., & SUTTON, S.L., 1997.- *The ecology and behaviour of arboreal dung beetles in Borneo*: 417-432 (en) STOR, N.E. ADIS, J. & DIDHAM, R.K. (ed.) *Canopy arthropods*. Chapman and Hall, London, United Kingdom.
- 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 (4): 167-173.
- DELGADO, L., & KOHLMANN, B., 2007.- Revisión de las especies del género *Uroxys* Westwood de México y Guatemala (Coleoptera: Scarabaeidae: Scarabaeinae). *Folia Entomologica Mexicana*, 46 (1): 1-36.
- EDMONDS, W.D. & ZÍDEK, J., 2010.- A taxonomic review of the neotropical genus *Coprophanaeus* Olsoufe, 1924 (Coleoptera:Scarabaeidae, Scarabaeinae). *Insecta Mundi*, 0129: 1-111.
- ERWIN, T.L., 1983.- Tropical Forest Canopies: The Last Biotic Frontier. *Bulletin of the Entomological Society of America*, 29 (1): 14-20.
- ESTRADA, A., COATES-ESTRADA, R., DADDA, A.A.- & CAMMARANO, P., 1998.- Dung and carrion beetles in tropical rain forest fragments and agricultural habitats at Los Tuxtlas, Mexico. *Journal of Tropical Ecology*, 14: 577-593.
- ETTER, A., MCALPINE, C., & POSSINGHAM, H., 2008.- Historical analysis of the spatial and temporal drivers of landscape change in Colombia since 1500. *Annals of the Association of American Geographers*, 98 (1): 2-23.
- GARCÍA, H., CORZO, G., ISAACS, P., & ETTER, A., 2014.- *Distribución y estado actual de los remanentes del bioma de bosque seco*

- tropical en Colombia: insumos para su gestión: 229-251 (en) PIZANO, C & GARCÍA, H. (ed.) *El bosque seco tropical en Colombia*. Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt (IAvH), Bogotá-Colombia.
- GASCA, H., & HIGUERA, D.D., 2010.- Protocolos y métodos de colecta para el estudio de artrópodos de dosel en bosques de niebla del Neotrópico. *Revista Colombiana de Ciencia Animal*, 2 (2): 385-398.
- GÉNIEB, F., 2009.- *Le genre Eurysternus Dalman, 1824 (Scarabaeidae: Scarabaeinae: Oniticellini), revision taxonomique et clés de détermination illustrées*. Penssoft Publishers, Sofia, Bulgaria.
- GILL, B.D., 1991.- *Dung beetles in tropical American forests: 211-229* (en) HANSKI, I. & CAMBEFORT, Y. (ed.) *Dung beetle ecology*. Princeton University Press, New Jersey, Estados Unidos.
- GONZÁLEZ-ALVARADO, A., & MEDINA, C., 2015.- Listado de especies de escarabajos coprófagos (Coleoptera: Scarabaeidae: Scarabaeinae) de bosque seco de Colombia. *Biota Colombiana*, 16 (1): 36-44.
- GONZÁLEZ-ALVARADO, A., & VAZ-DE-MELLO, F.Z., 2014.- Taxonomic review of the subgenus *Hybomidium* Shipp 1897 (Coleoptera: Scarabaeidae: Scarabaeinae: *Deltochilum*). *Annales de la Société entomologique de France (N.S.)*, 50 (3-4): 431-476.
- HILL, M.O., 1973.- Diversity and Evenness: A Unifying Notation and Its Consequences. *Ecology*, 54 (2): 427-432.
- JACOBS, J., NOLE, I., PALMINTERI, S., & RATCLIFFE, B., 2008.- First come, first serve: "sit and wait" behavior in dung beetles at the source of primate dung. *Neotropical entomology*, 37(6): 641-645.
- JOST, L., 2006.- Entropy and diversity. *Oikos*, 113 (2): 363-375.
- KOHLMANN, B., & SOLÍS-BLANCO, A., 2001.- El género *Onthophagus* (Coleoptera: Scarabaeidae) en Costa Rica. *Giornale Italiano di Entomologia*, 9: 159-261.
- LARSEN, T.H., LOPERA, A., & FORSYTH, A., 2006.- Extreme trophic and habitat specialization by Peruvian dung beetles (Coleoptera: Scarabaeidae: Scarabaeinae). *The Coleopterists Bulletin*, 60 (4): 315-324.
- MAGURRAN, A.E., 2004.- *Measuring biological diversity*. Blackwell Publishing Company Cowley Road, Oxford, Inglaterra.
- MARTÍNEZ, N.J., GARCÍA, H., PULIDO, L.A., OSPINO, D., & NARVÁEZ, J.C., 2009.- Escarabajos coprófagos (Coleoptera: Scarabaeinae) de la Vertiente Noroccidental, Sierra Nevada de Santa Marta, Colombia. *Neotropical Entomology*, 38 (6): 708-715.
- MEDINA, C.A., & GONZÁLEZ, F.A., 2014.- *Escarabajos coprófagos de la subfamilia Scarabaeinae: 194-213* (en) PIZANO, C. & GARCÍA, H. (ed.) *El bosque seco tropical en Colombia*. Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt (IAvH), Bogotá-Colombia.
- MEDINA, C.A., & LOPERA, A., 2000.- Clave ilustrada para la identificación de géneros de escarabajos coprófagos (Coleoptera: Scarabaeinae) de Colombia. *Caldasia*, 22 (2): 299-315.
- MENDENHALL, C.D., SEKERCIOGLU, C.H., BRENES, F.O., EHRlich P.R., & DAILY, G.C., 2011.- Predictive model for sustaining biodiversity in tropical countryside. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 108 (39): 16313-16316.
- NEWBOLD, T., HUDSON, L.N., HILL, S.L.L., CONTU, S., LYSENKO, I., SENIOR, R. A., BÖRGER, L., BENNETT, D.J., CHOIMES, A., COLLEN, B., DAY, J., DE PALMA, A., DÍAZ, S., ECHEVERRÍA-LONDOÑO, S., EDGAR, M.J. *et al.*, 2015.- Global effects of land use on local terrestrial biodiversity. *Nature*, 520 (7545): 45-50.
- NICHOLS, E., LARSEN, T., SPECTOR, S., DAVIS, A.L., ESCOBAR, F., FAVILA, M.- & VULINEC, K., 2007.- Global dung beetle response to tropical forest modification and fragmentation: a quantitative literature review and meta-analysis. *Biological Conservation*, 137 (1): 1-19.
- OGURI, H., YOSHIDA, T., NAKAMURA, A., SOGA, M., & HIJII, N., 2014.- Vertical stratification of spider assemblages in two conifer plantations in central Japan. *Journal of Arachnology*, 42 (1): 34-43.
- PORTILLO-QUINTERO, C.A., & SÁNCHEZ-AZOFEIFA, G.A., 2010.- Extent and conservation of tropical dry forests in the Americas. *Biological Conservation*, 143 (1): 144-155.
- RANGEL-ACOSTA, J., BLANCO-RODRÍGUEZ, O., & MARTÍNEZ-HERNÁNDEZ, N., 2016a.- Escarabajos copro-necrófagos (Scarabaeidae: Scarabaeinae) en diferentes usos del suelo en la Reserva Campesina la Montaña (RCM) en el departamento del Atlántico, Colombia. *Bol.Cient.Mus.Hist.Nat.U.de Caldas*, 20 (1): 78-97.
- RANGEL-ACOSTA, J.L., MARTÍNEZ-HERNÁNDEZ, N.J., GUTIÉRREZ-RAPALINO, B.P., GUTIÉRREZ-MORENO, L.C., & BORJA-ACUÑA, R.A., 2016b.- Efecto del tamaño de la ronda hidráulica sobre las comunidades de escarabajos coprófagos (Scarabaeidae: Scarabaeinae) en la cuenca media y baja del río Cesar, Colombia. *Entomotropica*, 31 (15): 109-130.
- RANGEL-ACOSTA, J.L., & MARTÍNEZ-HERNÁNDEZ, N.J., 2017.- Comparación de los ensamblajes de escarabajos copro-necrófagos (Scarabaeidae: Scarabaeinae) entre fragmentos de bosque seco tropical y la matriz adyacente en el departamento del Atlántico-Colombia. *Revista Mexicana de Biodiversidad*, 88 (2): 389-401.
- RANGEL-CH, J.O., CORTÉS, D., & CARVAJAL-C, J.E., 2012.- *Biodiversidad de Usiacuri: 377-397* (en) RANGEL-CH, J.O., AGUIRRE-C, J. & RODRÍGUEZ, C.L. (ed.) *La Biodiversidad de Municipios del Caribe de Colombia*. Universidad Nacional de Colombia, Bogotá-Colombia.
- RANGEL-CH, J.O., & CARVAJAL-COGOLLO, J.E., 2012.- *Clima de la Región Caribe Colombiana: 67-129* (en) RANGEL-CH, J.O. (ed.) *Colombia Diversidad Biótica XII: La región Caribe de Colombia*. Universidad Nacional de Colombia, Bogotá-Colombia.
- RUBIO, E.C., GARCÍA, A.M., & PIÑEROS D.O., 2013.- Estructura y composición de la comunidad de coleópteros del dosel en bosques altoandinos de Colombia. *Entomotropica*, 27 (3): 129-144.
- SABU, T.K., & NITHYA, S., 2016.- Comparison of the Arboreal Dung Beetles (Coleoptera: Scarabaeidae: Scarabaeinae) of the Wet and Dry Forests of the Western Ghats, India. *The Coleopterists Bulletin*, 70 (1): 144-148.
- SARMIENTO-GARCÉS, R. & AMAT-GARCÍA, G., 2014.- *Escarabajos del género Dichotomius Shupe 1838 (Scarabaeidae: Scarabaeinae) en Colombia*. Universidad Nacional de Colombia, Bogotá-Colombia.
- SCHOWALTER, T.D., 1989.- Canopy arthropod community structure and herbivory in old-growth and regenerating forests in western Oregon. *Canadian Journal of Forest Research*, 19 (3): 318-322.
- SIMANCA-FONTALVO, R., FAJARDO-HERRERA, R.J., & MARTÍNEZ-HERNÁNDEZ, N.J., 2013.- Fauna de hormigas (Hymenoptera: Formicidae) en dos remanentes de bosque seco tropical (Bs-T) en corrales de San Luis, Atlántico, Colombia. *Boletín del Museo de Entomología de la Universidad del Valle*, 14 (1): 1-14.

- SIMANCA-FONTALVO, R.M., & MARTÍNEZ-HERNÁNDEZ, N.J. M., 2010.- Nueva técnica de captura para evaluar la estratificación vertical de hormigas (Hymenoptera: Formicidae) en el bosque seco tropical, Colombia. *Boletín de la SEA*, (46) : 311–318.
- SOLÍS-BLANCO, A., & KOHLMANN, B., 2002.- El género *Canthon* (Coleoptera: Scarabaeidae) en Costa Rica. *Giornale Italiano di Entomologia*, 10 (50): 1–68.
- TREGIDGO, D.J., QIE, L., BARLOW, J., SODHI, N.S., & LIM, S.L.-H., 2010.- Vertical Stratification Responses of an Arboreal Dung Beetle Species to Tropical Forest Fragmentation in Malaysia. *Biotropica*, 42 (5): 521-525.
- VAZ DE MELLO, F. & LOUZADA, J.N., 1997.- Considerações sobre forrageio arbóreo por Scarabaeidae (Coleoptera, Scarabaeoidea) e dados sobre sua ocorrência em floresta tropical do Brasil. *Acta Zoológica Mexicana (nueva serie)*, 72: 55-61.
- VAZ-DE-MELLO, F.Z., EDMONDS, W.D., OCAMPO, F.C., & SCHOOLMEESTERS, P., 2011.- A multilingual key to the genera and subgenera of the subfamily Scarabaeinae of the New World (Coleoptera: Scarabaeidae). *Zootaxa*, 2854: 1–73.
- VERDÚ, J.R., ARELLANO, L., & NUMA, C., 2006.- Thermoregulation in endothermic dung beetles (Coleoptera: Scarabaeidae): Effect of body size and ecophysiological constraints in flight. *Journal of Insect Physiology*, 52 (8): 854-860.
- VITÓLO, A., 2000.- Clave para la identificación de los géneros y especies phaenacinas (Coleoptera: Scarabaeidae: Corpinae: Phaenacini) de Colombia. *Rev. Acad. Colomb. Cienc*, 24 (93): 591–601.
- VULINEC, K., MELLOW, D.J., & VASCONCELLOS, DA FONSECA, C.R.V., 2007.- Arboreal Foraging Height in a Common Neotropical Dung Beetle, *Canthon subhyalinus* Harold (coleoptera: Scarabaeidae). *The Coleopterists Bulletin*, 61 (1): 75-81.
- WALTER, P., 1983.- Contribution à la connaissance des Scarabéides coprophages du Gabon: Présence de populations dans la canopée de la forêt gabonaise. *Bulletin de la Société entomologique de France*, 88 (7-8): 514-521.
- WOLDA, H., 1978.- Seasonal Fluctuations in Rainfall, Food and Abundance of Tropical Insects. *Journal of Animal Ecology*, 47 (2): 369-381.