

Estructura y composición de la comunidad de coleópteros del dosel en bosques altoandinos de Colombia

Edgar Camero-R¹, Adriana Marcela García², David Orlando Piñeros³

¹Departamento de Biología, Universidad Nacional de Colombia. P.O. Box: A.A. 14490 Bogotá, Colombia. E-mail: eecameror@unal.edu.co

²Departamento de Zoología e Antropología Física, Universidad de Santiago de Compostela, España. E-mail: gardiadrianam@gmail.com

³Departamento de Biología, Universidad Pedagógica y Tecnológica de Colombia. E-mail: davas_90@yahoo.com.ar

Resumen

CAMERO-R E, GARCÍA AM, PIÑEROS DO. 2012. Estructura y composición de la comunidad de coleópteros del dosel en bosques altoandinos de Colombia. ENTOMOTROPICA 27(3): 129-144.

Los coleópteros constituyen uno de los grupos de insectos de mayor importancia en el funcionamiento ecosistémico; no obstante, aún se carece de información en la composición de sus comunidades en muchos de los ecosistemas tropicales frente al avance de la deforestación y la pérdida de biodiversidad. El presente estudio busca establecer la composición y la estructura de la comunidad de coleópteros del dosel en bosques del subtipo *Quercus-Clusia* (QCI) del Santuario de Flora y Fauna de Iguaque en Colombia a partir de capturas realizadas mediante el empleo de trampas de golpe. Se determinaron los niveles tróficos para los grupos encontrados y se estableció el efecto del tipo de árbol hospedero, de la época climática y del horario de captura en las comunidades mediante un análisis de Anova multifuncional, y a partir de los datos alométricos y fisionómicos de las especies vegetales, de los datos ambientales y de los posibles efectos antrópicos, se evaluó el grado de conservación. Los resultados muestran que el efecto del tipo de árbol hospedero es el mayor determinante en la riqueza de la fauna de coleópteros en cualquier época del año, y que la abundancia de los grupos propios para cada tipo de dosel varía sustancialmente dependiendo del periodo climático y del horario de colecta.

Palabras clave adicionales: Bosques altoandinos, *Clusia multiflora*, Coleoptera, dosel, *Quercus humboldtii*.

Abstract

CAMERO-R E, GARCÍA AM, PIÑEROS DO. 2012. Structure and composition of the canopy's beetle community in high andean forest from Colombia. ENTOMOTROPICA 27(3): 129-144.

Coleoptera is one of the most important group of insects in the ecosystems function; however, there is still lack of information regarding the composition of beetle communities in many of tropical ecosystems, especially in areas with great deforestation processes that bring along biodiversity loss. This study seeks to establish the composition and its community structure of canopy beetles from high andean forests of *Quercus-Clusia* types (QCI) from the Santuario de Fauna y Flora of Iguaque in Colombia through insects captured by using traps shut. Trophic levels were determined for all groups catched and the effect of the type of host tree, as well as the season and time of capture, were determined through a multifunctional Anova analysis. From Allometric and physiognomic plant data, and from internal environmental data of each fragment and potential anthropogenic effects, we assessed the conservation degree of each forest. Results show that the effect of the type of host tree is the major determinant in the richness of the fauna of beetles both in the rainy and dry seasons, and the abundance groups for each type of canopy varies substantially depending on the climatic period and the time of capture.

Additional key words: Canopy, *Clusia multiflora*, Coleoptera, high Andean forest, *Quercus humboldtii*.

Introducción

Es bien conocida la importancia de los bosques tropicales en el funcionamiento y equilibrio global por la gran cantidad de hábitats que generan para ser aprovechados por una alta diversidad de especies y por su gran cantidad de endemismos, pero a la vez, son algunos de los ecosistemas más afectados por los fenómenos de fragmentación producidos por la explotación irracional que altera la estructura y el funcionamiento ecosistémico a diferentes escalas y que trae consigo extinciones locales y regionales, aislamientos poblacionales y la reducción de la heterogeneidad de hábitats (Whitmore 1980, Kattan y Alvarez-López 1996, Whitmore 1997, Fahrig 2003, Fuentes y Camero 2006).

Algunos grupos de coleópteros, principalmente Scarabaeinae, han sido relacionados directamente con el grado de conservación de los ecosistemas boscosos, catalogándose a éstos como grupos indicadores de la calidad de hábitat por su alto grado de especificidad ecosistémica y por su vulnerabilidad a los cambios medioambientales (Brown 1991, Halffter 1991, Hanski y Cambefort 1991, Young 1991, Halffter y Favila 1993, Favila y Halffter 1997, Didham et al. 1998, Halffter 1998, Escobar y Halffter 1999, Camero 1999, Noriega et al. 2007).

En el dosel, los coleópteros y otros artrópodos ocupan diversos nichos que inciden en el desarrollo vegetativo y reproductivo de las especies vegetales (Erwin y Scott 1981, Schowalter et al. 1986, Koike et al. 1990, Stork et al. 1997); no obstante, son escasos los estudios ecológicos de los grupos de coleópteros y demás insectos en los estratos boscosos superiores, referentes a la composición faunística, la estructura comunitaria o las variaciones espacio-temporales (Kitching y Arthur 1993, Gering y Crist 2000, Hurtado-Guerrero et al. 2003, Vance et al. 2003, Ballerio y Wagner 2005, Pagola-Carte et al. 2007, Deloya y Ordoñez-Resendiz 2008, Pedraza et al. 2010) y son muy pocas las

contribuciones para el caso de los insectos del dosel en ecosistemas tropicales (Stuntz et al. 2002, Basset et al. 2003, Canizal 2008, Gasca y Higuera 2008). Los coleópteros son uno de los taxa de insectos con mayor diversidad en el dosel (Stuntz et al. 2002, Floren y Linsenmair 2003, Wagner 2003) en donde la mayoría de las especies explotan nichos especializados en la descomposición, la herbivoría, o el asocio con otras especies animales (Daly et al. 1998, Ribera 1999).

El Santuario de Fauna y Flora de Iguaque es una de las más importantes reservas naturales de Colombia que abarca cerca de 16 000 ha en jurisdicción de 16 municipios del nororiente del país. Presenta gran variedad de ecosistemas zonales de bosques altoandinos y páramos que comprenden seis tipos de comunidades vegetales naturales: bosque de *Quercus*, bosque de *Weinmannia*, pajonales de *Calamagrostis*, arbustales de *Weinmannia*, arbustales de *Cavendishia* y arbustales de *Dodonea*. El bosque de *Quercus humboldtii* Bonpl. se localiza especialmente en zonas de geoformas cóncavas en un rango altitudinal que va desde los 2 300 a los 3 050 m, que puede encontrarse en algunas ocasiones junto con poblaciones de *Clusia multiflora* Kunth, formando asociaciones vegetales de bosques grandes y densos con alturas cercanas a los 25 m y coberturas de entre 50 y 90 % (Fandiño 1996, Rangel et al. 1997). La reserva es zona de gran cantidad de endemismos con presencia de especies vulnerables o en peligro de extinción y sus ecosistemas se encuentran constantemente amenazados por causas naturales como incendios y erosión, y por causas generadas por la acción antrópica que incluyen la tala indiscriminada, las quemas, la cacería y la contaminación de las fuentes de agua por explotación minera y la colonización.

El presente trabajo busca establecer las variaciones espacio-temporales de los coleópteros del dosel en las dos especies de árboles dominantes de las asociaciones vegetales de *Quercus humboldtii*

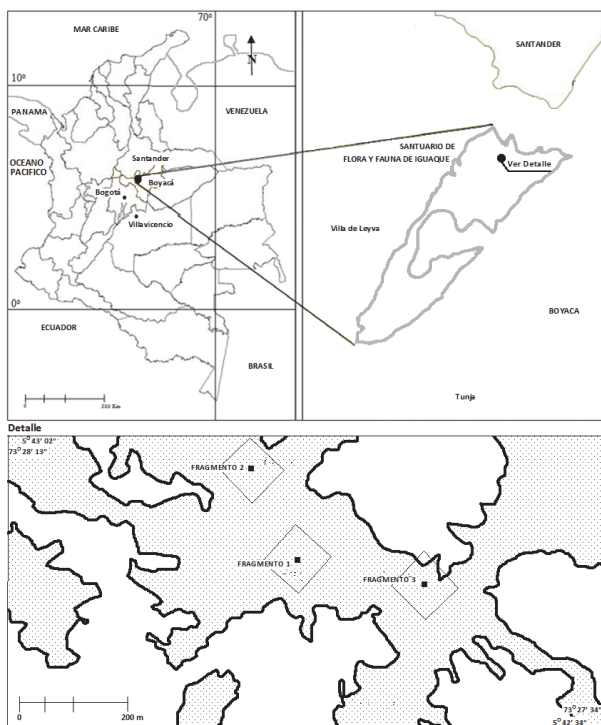


Figura 1. Ubicación de la zona de estudio.

Bonpl. y *Clusia multiflora* Kunth en bosques altoandinos del Santuario de Flora y Fauna de Iguaque en Colombia con distinto grado de intervención, como inicio al conocimiento de los procesos ecológicos que se suceden en los doseles de este tipo de ecosistemas zonales.

Materiales y Metodos

El Santuario de Fauna y Flora de Iguaque se localiza en el noreste del Departamento de Boyacá, en la vertiente occidental de la cordillera oriental de Colombia, entre los $5^{\circ}36'-5^{\circ}44' N$ y los $73^{\circ}22'-73^{\circ}31' W$. Comprende ecosistemas de bosque altoandino, pastizales, subpáramo y páramo ubicadas en altitudes que van desde los 2 400 a los 3 800 m, donde predomina un régimen bimodal con dos periodos de precipitación máxima entre los meses de abril a mayo y de octubre a noviembre y con precipitaciones mínimas en enero, marzo, septiembre y diciembre. La precipitación promedio anual es de 1 650 mm, con temperaturas que oscilan entre

los 10 a $17^{\circ} C$ y humedad relativa promedio anual cercana al 80% (IGAC 1989, Fandiño 1996, Campo y Ospina 2000).

Se seleccionaron tres fragmentos de bosque del subtipo *Quercus-Clusia* (QCI) de aproximadamente $1\ 000\ m^2$ con características similares de cobertura y de especies acompañantes y epífitas dentro de una matriz de pastizales en el costado nor-occidental del Santuario (Figura 1): el Fragmento I se encuentra a $2\ 700\ m$ de altura, y sus coordenadas geográficas están entre los $5^{\circ}42'45''$ y $5^{\circ}42'45.8'' N$ y entre los $73^{\circ}27'53.1''$ y $73^{\circ}27'53.2'' W$; el fragmento II a $2\ 729\ m$, entre los $5^{\circ}42'51.2''$ y $5^{\circ}42'52.3'' N$ y entre los $73^{\circ}27'56.5''$ y $73^{\circ}27'55.9'' W$ y el fragmento III a $2\ 740\ m$, entre los $5^{\circ}42'44.2''$ y $5^{\circ}42'43.6'' N$ y los $73^{\circ}27'45''$ y $73^{\circ}27'45.2'' W$. Al interior de cada fragmento se eligieron 10 individuos al azar de cada una de las especies vegetales los cuales fueron muestreados mediante la técnica de cuerda simple y red de golpe (SRT) (Perry 1978, Erwin 1990, Coddington et al. 1991) recomendada para este tipo de estratos, en ramas superiores en 20 eventos por cada árbol (Kitching y Arthur 1993, Moffet y Lowman 1995). Las capturas fueron realizadas durante 22 días entre los meses de octubre y noviembre de 2004 y entre febrero y marzo de 2005 abarcando los periodos climáticos húmedo y seco respectivamente, en horario de 9:00 am a 2:00 pm para muestras diurnas y de 7:00 pm a 12:00 m para muestras nocturnas.

Los coleópteros colectados fueron separados y determinados a nivel de familia siguiendo las claves taxonómicas de Daly et al. (1998) y Borror et al. (2004) y fueron preservados y etiquetados según los parámetros establecidos, dejando réplicas de los especímenes en las colecciones del Departamento de Biología de la Universidad Pedagógica y Tecnológica de Colombia y del Departamento de Biología de la Universidad Nacional de Colombia.

Para el análisis de los datos se calcularon índices de riqueza, de abundancia total y específica,

evaluados en cada fragmento según las épocas climáticas, los horarios de muestreo y las especies hospederas (Magurran 1988). Para la riqueza, se construyeron curvas de acumulación utilizando el programa estadístico EstimateS 8.2 (Colwell 2000) y para calcular los valores esperados se utilizaron los estimadores no paramétricos Chao 1 y Chao 2 que consideran la relación entre el número de familias únicas y el número de familias duplicadas, además de los descriptores ACE que se basan en la abundancia a partir de presencias o ausencias (Escalante 2003, Villarreal et al. 2004). Se estimó la diversidad alfa mediante la aplicación de los índices de Shannon, el Inverso de Simpson (dominancia) y la uniformidad de Shannon para cada uno de los fragmentos y de los árboles hospederos, con el fin de realizar una valoración ecológica y una descripción de la fluctuación espacio-temporal de la comunidad dependiendo de cada una de las variables; además, se evaluaron los modelos de abundancia de serie geométrica, serie logarítmica, normal logarítmica truncada y “vara partida” utilizando como criterio de bondad de ajuste la prueba Chi-cuadrado, la cual confirma si las frecuencias observadas se aproximan a las esperadas de acuerdo a la hipótesis nula de cada uno de los modelos. Se aplicó un Análisis de Varianza Multifactorial (ANOVA) y una prueba de agrupamiento de Duncan para establecer la importancia diferencial de cada una de las variables independientes. Se determinó el carácter euritípico, estenotípico o de rareza de los grupos encontrados, al relacionar su frecuencia (presencia en los fragmentos y plantas hospederas) y su constancia (presencia por periodos climáticos y horarios de captura) con los valores de abundancia. La diversidad beta se analizó a partir de los datos de presencia/ausencia para describir el grado de asociación entre las variables: fragmento (I, II, III) versus árboles hospederos y la tasa de recambio de grupos entre fragmentos a partir de la medida de Diversidad de Whittaker, y se efectuó un análisis de correspondencia (DCA) entre la

fauna colectada y las estaciones de muestreo mediante el uso del programa PAST v. 2.15 (Hammer et al. 2001).

Finalmente, a partir de los datos alométricos de las especies vegetales: altura, cobertura del dosel y la distribución de tallos, de los datos ambientales internos del fragmento: temperatura, humedad relativa, pendiente, suelos y drenaje, de la estructura de la vegetación adyacente y de los posibles efectos antrópicos, se desarrolló la valoración y descripción física y biológica de cada uno de los bosques estudiados para generar tablas de caracterización y calidad de hábitat como medida del grado de conservación ecológica (Sobrevila y Bath 1992, Rapport y Whitford 1999, Fuentes y Camero 2006).

Resultados y Discusión

Composición de la comunidad y diversidad faunística

Se colectaron 2 226 individuos pertenecientes a 48 familias, cuya distribución según el árbol hospedero en cada uno de los tres fragmentos estudiados se presentan en el Cuadro 1. La mayor cantidad de individuos se colectó en el Fragmento I con 833, seguida de los fragmentos III y II con 823 y 570 individuos respectivamente. En todos los fragmentos, se colectó mayor cantidad de individuos en los doseles de *Q. humboldtii* que en los de *C. multiflora*. Los resultados de la composición faunística, muestran que existen 17 familias comunes a los tres fragmentos y a la vez, comunes al dosel de las dos plantas hospederas: Carabidae, Hydraenidae, Leiodidae, Staphylinidae, Eucnemidae, Lycidae, Anobiidae, Nitidulidae, Endomychidae, Lathridiidae, Melandryidae, Tenebrionidae, Salpingidae, Cerambycidae, Chrysomelidae, Curculionidae y Scolytidae; 12 familias fueron exclusivas en los doseles de *Q. humboldtii*: Byrrhidae, Colydiidae, Erotylidae, Histeridae, Lagriidae, Lymexylidae, Melyridae, Micromalthidae,

Cuadro 1. Fauna de coleópteros colectada en los distintos fragmentos boscosos de los doseles de *Quercus humboldtii* (Q. h.) y *Clusia multiflora* (C. m.) en el Santuario de Fauna y Flora de Iguaque-Colombia.

Familia		Fragmentos					
		I		II		III	
		Q. h	C. m	Q. h	C. m	Q. h	C. m
Cicindelidae	1	-	1	-	-	-	-
Carabidae	2	5	4	3	2	10	6
Hydraenidae	3	22	1	14	2	11	8
Ptiliidae	4	11	-	15	4	10	3
Leiodidae	5	3	36	6	16	10	7
Scydmaenidae	6	-	-	1	-	-	-
Dasycteridae	7	45	2	33	2	19	-
Staphylinidae	8	24	64	40	33	4	93
Histeridae	9	1	-	1	-	-	-
Scarabaeidae	10	1	-	4	-	4	3
Ptilodactylidae	11	3	-	-	-	-	-
Elateridae	12	-	1	3	1	5	2
Eucnemidae	13	1	23	3	18	2	13
Lycidae	14	3	3	8	3	8	15
Telegeusidae	15	3	-	2	2	4	-
Lampyridae	16	2	2	2	-	1	1
Cantharidae	17	-	-	7	6	2	1
Bostrichidae	18	-	1	-	-	-	-
Anobiidae	19	7	3	8	2	7	10
Ptinidae	20	-	-	-	-	2	-
Lymexylidae	21	-	-	1	-	-	-
Trogossitidae	22	-	-	-	1	-	-
Cleridae	23	5	1	2	-	3	-
Melyridae	24	1	-	1	-	-	-
Nitidulidae	25	7	4	5	1	5	32
Rhizophagidae	26	1	-	1	-	-	-
Cucujidae	27	4	3	2	1	-	-
Erotylidae	28	-	-	-	-	1	-
Phalacridae	29	3	1	-	-	-	-
Corylophidae	30	-	1	-	-	1	-
Coccinellidae	31	3	-	6	2	6	1
Endomychidae	32	6	4	2	3	3	2
Lathridiidae	33	3	12	2	1	4	1
Byturidae	34	-	-	-	1	-	-
Melandryidae	35	7	19	7	7	9	12
Mordellidae	36	-	1	-	-	-	-
Colydiidae	37	3	-	1	-	-	1

Continúa...

Cuadro 1. (Continuación). Fauna de coleópteros colectada en los distintos fragmentos boscosos de los doseles de *Quercus humboldtii* (Q.h.) y *Clusia multiflora* (C.m.) en el Santuario de Fauna y Flora de Iguaque-Colombia.

Familia	Fragmentos						
	I		II		III		
	Q.h	C.m	Q.h	C.m	Q.h	C.m	
Tenebrionidae	38	5	5	1	1	8	7
Lagriidae	39	-	-	1	-	-	-
Oedemeridae	40	-	1	-	-	-	-
Mycteridae	41	1	-	-	-	-	-
Salpingidae	42	4	8	5	14	10	35
Cerambycidae	43	2	6	5	3	10	2
Chrysomelidae	44	220	72	87	27	184	87
Rhynchitidae	45	-	1	-	-	-	-
Curculionidae	46	86	24	117	11	108	18
Platypodidae	47	-	1	-	-	-	-
Scolytidae	48	27	9	6	4	9	3
TOTAL		519	314	402	168	460	363

Mycteridae, Ptilodactylidae, Rhizophagidae, Scydmaenidae, y 8 fueron exclusivas de los doseles de *C. multiflora*: Bostrichidae, Byturidae, Cicindelidae, Mordellidae, Oedemeridae, Platypodidae, Rhynchitidae y Trogossitidae. Para el caso de la exclusividad de los grupos de familias en los distintos fragmentos, se encontraron 11 familias exclusivas en el fragmento I: Micromalthidae, Cicindelidae, Byrrhidae, Ptilodactylidae, Bostrichidae, Phalacridae, Mordellidae, Oedemeridae, Mycteridae, Rhynchitidae, Platypodidae; 5 en el fragmento II: Scydmaenidae, Lymexylidae, Trogossitidae, Byturidae, Lagriidae, y sólo dos en el fragmento III: Ptinidae y Erotylidae. Los resultados de riqueza de familias mostraron que estos fueron mayores en los doseles de *Q. humboldtii* en todos los fragmentos en comparación a los doseles de *C. multiflora*, y que el mayor número de familias colectadas fue de 40 en el fragmento I, seguido de los fragmentos II y III con 36 y 30 familias respectivamente; sin embargo, aunque los mayores valores de riqueza y abundancia de familias se encontraron en el fragmento I y en los doseles de *Q. humboldtii* (Cuadro 1), la diversidad medida a partir de los índices de Shannon y Simpson fueron mayores

en el fragmento II y para los doseles de *C. multiflora* (Cuadro 2).

El análisis de varianza ($p < 0.05$) y la prueba a posteriori de agrupamiento (Duncan, $p > 0.05$), reveló que existen diferencias entre las especies hospederas, siendo la fuente de variación que aporta mayores diferencias estadísticamente significativas, seguida por el horario de muestreo y el tipo de fragmento. Los resultados de similitud entre los doseles de las especies de plantas para los períodos climáticos y los horarios de colecta a partir de la diversidad de la fauna colectada según el Análisis de Correspondencia Faunística (DCA) (Figura 2a), agruparon mayormente a los doseles de *Q. humboldtii* que a los de *C. multiflora*, aunque el recambio de familias entre fragmentos y a nivel de región que los agrupa mediante el índice de Whittaker, presentó en general valores bajos (Cuadro 3).

Abundancia

A partir de las pruebas efectuadas para determinar el modelo de abundancias que mejor se ajuste a los datos obtenidos (geométrico, logarítmico, normal logarítmico truncado y de “vara partida”) utilizando el chi-cuadrado como el criterio de bondad de ajuste, se halló que las

Cuadro 2. Medidas y ajuste de la Diversidad para los fragmentos (I, II y III) y doseles de *Quercus humboldtii* (Q.h) y *Clusia multiflora* (C. m) en el Santuario de Fauna y Flora de Iguaque-Colombia.

	Fragmento I	Fragmento II	Fragmento III	<i>Quercus humboldtii</i>	<i>Clusia multiflora</i>
Riqueza de familias (S)	40	36	30	42	38
Individuos (N)	838	571	825	1386	848
Shannon (H')	2,49	2,64	2,47	236,617	259,021
Simpson (1/D)	6,24	8,50	6,54	536,243	824,728
Uniformidad de Shannon	0,002	0,003	0,002	0,00161	0,00171
Ajuste de los Modelos	SNT	SL	SNT	SL	SL

SL: Serie Logarítmica; SNT: Serie Normal Truncada.

Cuadro 3. Beta Diversidad de Whittaker para los fragmentos (I, II y III) y doseles de *Quercus humboldtii* (Q.h) y *Clusia multiflora* (C. m) en el Santuario de Fauna y Flora de Iguaque-Colombia.

	Q.h FI	C.m FI	Q.h FII	C.m FII	Q.h FIII	C.m FIII
Q.hI	0	0,29032	0,12121	0,24138	0,21311	0,21429
C.mI	0,29032	0	0,3125	0,28571	0,25424	0,2963
Q.hII	0,12121	0,3125	0	0,2	0,1746	0,17241
C.mII	0,24138	0,28571	0,2	0	0,16364	0,16
Q.hIII	0,21311	0,25424	0,1746	0,16364	0	0,13208
C.mIII	0,21429	0,2963	0,17241	0,16	0,13208	0

comunidades encontradas en el fragmento II y en los doseles de *Q. humboldtii* y *C. multiflora*, se ajustan mejor al modelo logarítmico ($p=0.45$ y $p=0.3$ respectivamente), mientras que las comunidades de los fragmentos I y III tienden al modelo normal logarítmico truncado ($p=0.769$) (Figura 3). La estabilización gráfica de las curvas de acumulación de familias a partir de 40 eventos muestrales, indica que muy pocos registros nuevos se lograrían obtener con eventos adicionales y que el área de muestreo fue suficiente para medir la riqueza de familias en los fragmentos, al igual que para establecer algún tipo de patrón de abundancia. El ajuste de estos últimos al modelo logarítmico, tanto para los dos tipos de doseles como para los distintos fragmentos, explica la gran abundancia encontrada en unos pocos grupos y la alta proporción de familias raras (Moreno 2001).

El Cuadro 4 muestra la riqueza total de familias en los doseles de *Q. humboldtii* y de

C. multiflora, a partir de la información de colecta en los distintos fragmentos para cada periodo climático y horario de captura. El mayor número de familias se colectó durante la época húmeda, la mayor abundancia relativa se encontró en este mismo periodo climático para los doseles de *C. multiflora* (30,5 %), y la mayor riqueza se encontró siempre en los doseles de *Q. humboldtii* en ambos periodos climáticos (37 en época húmeda y 34 en época seca). Las mayores abundancias relativas siempre se encontraron en el fragmento I sin importar la época o el tipo de dosel (9,2 %, 9,7 %, 10,2 % y 8,3 %), y en general, tanto la riqueza como la abundancia relativa fueron mayores en los muestreos diurnos que en los nocturnos.

Los resultados de los dendrogramas de similitud (Figura 2) agrupó siempre a los doseles de la misma especie independientemente de la época climática y del horario de muestreo, lo que en conjunto con la baja tasa de recambio de

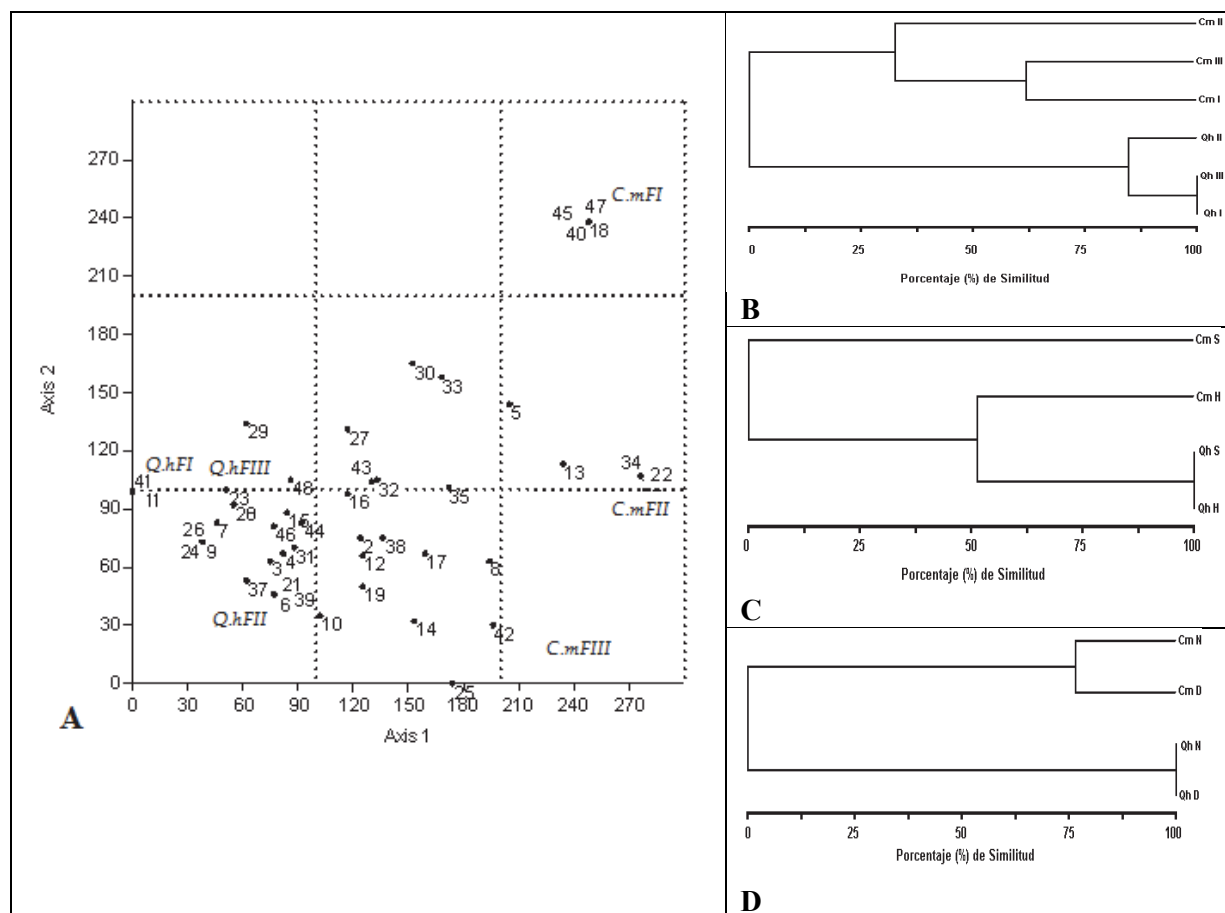


Figura 2. Análisis de correspondencia faunística (DCA) (A) y Dendrogramas de similitud de Jaccard entre los doseles de *Quercus humboldtii* (Qh) y *Clusia multiflora* (Cm) en cada uno de los fragmentos (B), época climática (C) y horario de colecta (D). I, II, III: Fragmentos; H: periodo húmedo; S: periodo seco; D: colecta diurna; N: colecta nocturna. Los números de las familias colectadas corresponden al Cuadro 1.

familias entre fragmentos (Cuadro 3), permite inferir que cada especie de dosel presenta una fauna de coleópteros particular que solo se ve afectada temporalmente en su abundancia pero no en su composición.

Los niveles de abundancia para los diferentes grupos en los fragmentos estudiados mostraron que familias de hábitos polípagos y fitófagos fueron las más abundantes en los doseles de *Q. humboldtii* y *C. multiflora* en todos los fragmentos, mientras que distintas familias de coleópteros con hábitos más especializados, que incluyen muchos grupos de los denominados raros por su baja frecuencia, presentaron abundancias medias y bajas en los doseles

de la mayoría de los fragmentos. Algunos de estos grupos considerados raros y a la vez estenotípicos, podrían ser utilizados como buenos grupos indicadores de disturbio o conservación ecosistémica (Brown 1991) como es el caso de Cicindelidae, Byturidae, Bostrichidae, Micromalthidae, Mordellidae, Oedemeridae, Mycteridae, Rhynchitidae y Platypodidae en el fragmento I; Lymexylidae, Lagriidae, Scydmaenidae y Trogossitidae en el fragmento II y Ptinidae y Erotylidae en el fragmento III.

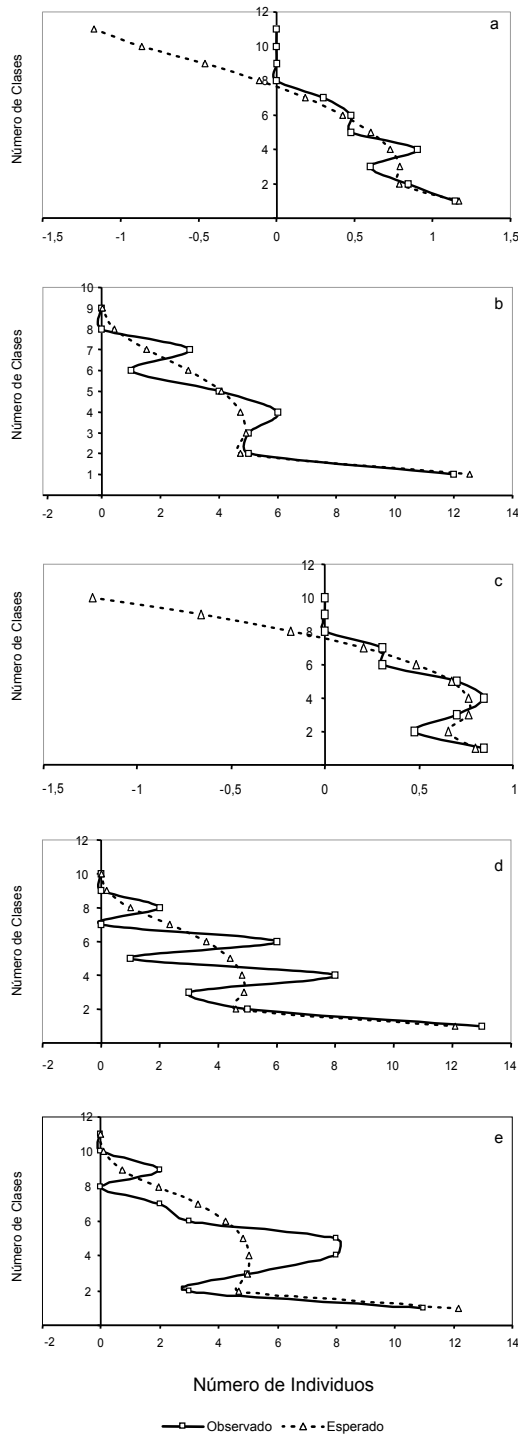


Figura 3. Modelos de distribución de abundancia observada vs esperada en cada uno de los fragmentos (a-c) y en los doseles de las dos especies estudiadas (d-e): a. Fragmento I; b. Fragmento II; c. Fragmento III; d. *Quercus humboldtii*; e. *Clusia multiflora*.

Caracterización de hábitat

Para cada una de las familias de coleópteros encontradas se realizó una valoración espacio-temporal, teniendo en cuenta los valores de frecuencia, constancia y abundancia (Cuadro 5). La relación entre la frecuencia (F) y la constancia (C) (parámetros de presencia/ausencia) permite establecer una valoración espacio-temporal (relación FxC) (alta: >0,5, media: entre 0,5 y 0,3 y baja: <0,3) que junto con la abundancia de los grupos en los distintos fragmentos (alta: >15 %, media: entre 5 y 15 % o baja: <5 %) y la condición estenotípica o euritípica y el grado de rareza de los grupos, incluyó la fauna colectada dentro de 10 categorías. La mayoría de los grupos (54 %) presenta condición euritípica, pero solo cinco de ellos presentan, además, altos niveles de abundancia: Chrysomelidae, Curculionidae, Melandryidae, Scolytidae y Staphylinidae. Dentro de las 10 categorías resultantes, se encontraron 17 familias con baja abundancia y carácter estenotípico que podrían considerarse como grupos raros (Categorías 8, 9 y 10) debido a que sólo se encuentran en uno de los fragmentos y durante algún período climático y sobre alguno de los dos tipos de dosel: Ptilodactylidae, Byrrhidae, Cicindelidae, Byturidae, Bostrichidae, Micromalthidae, Mordellidae, Oedemeridae, Mycteridae, Rhynchitidae y Platypodidae asociadas al fragmento I; Lymexylidae, Lagriidae, Scydmaenidae y Trogossitidae al fragmento II; y Ptinidae y Erotylidae al fragmento III.

La caracterización de los fragmentos mediante la descripción de sus elementos biológicos, físicos, ambientales y antrópicos según lo propuesto por Sobrevila y Bath (1992) (Cuadro 6), permitió obtener una estimación de la calidad del hábitat; con los parámetros evaluados. Se puede considerar que cada fragmento presenta un nivel de calidad distinto, siendo el fragmento II el que ofrece las mejores condiciones fisonómicas, microclimáticas, vegetativas, edáficas, y con mínima perturbación antrópica.

Cuadro 4. Riqueza total (en paréntesis) y porcentajes de abundancia relativa (en negrita) del total de familias de Coleópteros colectados en doseles de *Q. humboldtii* y *C. multiflora* en los distintos fragmentos de estudio para los periodos climáticos y los horarios de colecta.

Tipo de dosel	Periodo climático	Fragmento	Horario de captura
<i>Quercus humboldtii</i> (42)	Época húmeda (37) 23.8	Fragmento I	Diurno (21) 4,6
			Nocturno (22) 4,6
		Fragmento II	Diurno (18) 4,5
			Nocturno (13) 1,8
		Fragmento III	Diurno (23) 4,5
			Nocturno (20) 3,8
	Época seca (34) 26.3	Fragmento I	Diurno (22) 5,7
			Nocturno (15) 4,0
		Fragmento II	Diurno (24) 4,7
			Nocturno (18) 3,7
		Fragmento III	Diurno (18) 4,4
			Nocturno (19) 4,0
<i>Clusia multiflora</i> (38)	Época húmeda (31) 30.5	Fragmento I	Diurno (20) 5,3
			Nocturno (16) 5,0
		Fragmento II	Diurno (13) 3,3
			Nocturno (11) 2,5
		Fragmento III	Diurno (19) 8,0
			Nocturno (12) 6,5
	Época seca (30) 19.4	Fragmento I	Diurno (16) 4,8
			Nocturno (15) 3,6
		Fragmento II	Diurno (15) 2,2
			Nocturno (13) 2,1
		Fragmento III	Diurno (16) 5,3
			Nocturno (14) 1,6

El grado de perturbación del ecosistema se refleja especialmente, en las condiciones edáficas (Nilsson et al. 1994, Camero 2002, Boyer et al. 2003, Camero et al. 2005), ya que los factores erosivos y las alteraciones antrópicas afectan especialmente los horizontes superficiales e inciden directamente sobre la estructura de las comunidades al afectar las redes tróficas (Peck y Forsyth 1982, Escobar y Chacón 2000). El fragmento II, presentó además de altos valores de diversidad de coleópteros (Cuadro 2), las mejores características edáficas, con un horizonte orgánico desarrollado y una profunda capa de hojarasca, de tal manera, que existe una estrecha relación entre la diversidad faunística

y el grado de conservación ecosistémica que no necesariamente se reflejan en una mayor riqueza, ya que la alteración del medio natural puede traer consigo la aparición de grupos oportunistas en lugar de aquellos más sensibles que desaparecen a causa de la alteración ecológica (Bender et al. 1998, Camero y Chamorro 1999, Rapport y Whitford 1999, Deloya y Ordoñez-Resendiz 2008). Aunque las mayores abundancias de los grupos y la mayor riqueza de familias se encontraron en el fragmento I, éste presenta un grado de conservación media que se refleja en suelos con algún grado de compactación, fuerte modificación de las capas superficiales y poca cantidad de hojarasca, la

Cuadro 5. Valoración de la distribución espacio-temporal y niveles tróficos de los grupos de coleópteros en doseles de *Q. humboldtii* y *C. multiflora* en el Santuario de Fauna y Flora de Iguaque-Colombia.

Categoría	Familia	Nivel Trófico	Frecuencia	Constancia	FxC	Abundancia	Distribución	
Categoría 1	Chrysomelidae	FT	1	1	1			
	Curculionidae	FT	1	1	1			
	Melandryidae	S	1	0,92	0,92	Alta	Alta	Euritípica
	Scolytidae	FT	1	0,87	0,87			
	Staphylinidae	D	1	0,83	0,83			
Categoría 2	Salpingidae	PO	1	0,71	0,71			
	Nitidulidae	FT	1	0,71	0,71			
	Anobiidae	PO	1	0,71	0,71			
	Hydraenidae	PO	1	0,67	0,67			
	Eucnemidae	S	1	0,67	0,67			
	Carabidae	D	1	0,62	0,62	Alta	Media	Euritípica
	Leiodidae	PO	1	0,62	0,62			
	Cerambycidae	FT	1	0,62	0,62			
	Lycidae	FT	1	0,58	0,58			
	Tenebrionidae	S	1	0,54	0,54			
Dasyceridae	S	0,83	0,62	0,51				
Categoría 3	Ptiliidae	PO	0,83	0,58	0,48			
	Endomychidae	PO	1	0,46	0,46			
	Lathridiidae	S	1	0,46	0,46	Media	Baja	Euritípica
	Coccinellidae	D	0,83	0,46	0,38			
	Elateridae	PO	0,83	0,37	0,31			
Categoría 4	Cleridae	D	0,83	0,33	0,27			
	Lampyridae	PO	0,83	0,29	0,24			
	Scarabaeidae	PO	0,66	0,33	0,22	Baja	Baja	Euritípica
	Cucujidae	S	0,66	0,33	0,22			
	Telegeusidae	ND	0,66	0,25	0,17			
	Colydiidae	PO	0,49	0,17	0,08			
Categoría 5	Cantharidae	D	0,66	0,17	0,11	Baja	Baja	Fragmento II, III
Categoría 6	Melyridae	FT	0,33	0,08	0,03			
	Rhizophagidae	D	0,33	0,08	0,03	Baja	Baja	Fragmento I, II
	Histeridae	PO	0,33	0,08	0,03			
Categoría 7	Corylophidae	S	0,33	0,08	0,03			
	Phalacridae	D	0,33	0,12	0,04	Baja	Baja	Fragmento I, III
	Erotylidae	S	0,16	0,04	0,01			

Continúa...

Cuadro 5. (Continuación). Valoración de la distribución espacio-temporal y niveles tróficos de los grupos de coleópteros en doseles de *Q. humboldtii* y *C. multiflora* en el Santuario de Fauna y Flora de Iguaque-Colombia.

Categoría	Familia	Nivel Trófico	Frecuencia	Constancia	FxC	Abundancia	Distribución	
Categoría 8	Ptilodactylidae	S	0,16	0,08	0,01			
	Byrrhidae	FT	0,16	0,08	0,01			
	Cicindelidae	D	0,16	0,04	0,01			
	Byturidae	FT	0,16	0,04	0,01			
	Bostrichidae	PO	0,16	0,04	0,01			
	Micromalthidae	FT	0,16	0,04	0,01	Baja	Baja	Fragmento I
	Mordellidae	FT	0,16	0,04	0,01			
	Oedemeridae	FT	0,16	0,04	0,01			
	Mycteridae	PO	0,16	0,04	0,01			
	Rhynchitidae	FT	0,16	0,04	0,01			
	Platypodidae	S	0,16	0,04	0,01			
Categoría 9	Lymexylidae	S	0,16	0,04	0,01			
	Lagriidae	S	0,16	0,04	0,01			
	Scydmaenidae	PO	0,16	0,04	0,01	Baja	Baja	Fragmento II
	Trogossitidae	D	0,16	0,04	0,01			
Categoría 10	Ptinidae	S	0,16	0,04	0,01	Baja	Baja	Fragmento III

FT: Fitófagos, D: Depredadores, PO: Polífagos, S: Saprófagos, ND: No determinado.

cual se ve alterada especialmente por efectos de escorrentía superficial, mientras que los suelos del fragmento III, presentan una mínima capa de hojarasca y alto grado de compactación que se reflejan en una baja calidad de hábitat. Para el global de la zona de estudio, podemos concluir que se tratan de ecosistemas con aceptable grado de conservación que presentan una composición faunística particular dependiendo del tipo de dosel, en los cuales abundan los grupos raros que podrían albergar una buena cantidad de especies endémicas.

Conclusiones

El efecto del tipo de árbol hospedero fue el mayor determinante en la riqueza de la fauna de coleópteros, tanto en época de lluvia como en época seca, lo cual se refleja en la poca cantidad de familias compartidas por los dos tipos de dosel y en el número de grupos exclusivos.

La abundancia de familias en los dos tipos de doseles estudiados varió sustancialmente dependiendo del periodo climático y del horario de colecta, y su relación con la frecuencia y la constancia de captura permitió establecer que la mayoría de las familias encontradas presenta condición euritípica, y que la baja abundancia de aquellas denominadas raras, podría ser reflejo de un alto grado de endemismo de sus especies en este tipo de ecosistemas atípicos de bosques andinos.

Agradecimientos

Los autores agradecen al Departamento de Biología de la Universidad Pedagógica y Tecnológica de Colombia y al Departamento de Biología de la Universidad Nacional de Colombia por hacer posible la realización de este trabajo, igualmente a la bióloga Diana Catalina

Cuadro 6. Caracterización de calidad de hábitat en los Fragmentos de estudio.

Parámetro	Fragmento I	Fragmento II	Fragmento III
Fisonómico	Bosque secundario adulto	Bosque secundario adulto	Bosque secundario adulto
Microclimáticos			
Temperatura promedio (°C)	13,33	14,4	13,88
Humedad Relativa promedio (%)	82,84	83,97	76,79
Microtopográfico			
Alt. (m), Pendiente y drenaje (quebradas o cursos de agua)	2700 m; 5 % - 7 % durante lluvias quebrada cruza el fragmento	2729 m; 5 % - 7 % Bien drenado	2740 m; 3 % - 5 % Zona cóncava bien drenado
Vegetativo			
Especies arbóreas	<i>Q. humboldtii</i> , <i>C. multiflora</i>	<i>Q. humboldtii</i> , <i>C. multiflora</i>	<i>Q. humboldtii</i> , <i>C. multiflora</i>
Especies del sotobosque (Arbustivo y Herbáceo)	<i>Weinmannia tomentosa</i> , <i>Cavendishio bracteata</i> , <i>Viburnum</i> <i>triphyllum</i> , <i>Miconia</i> sp., <i>Raphanus</i> <i>gaudotiana</i> , <i>Lycopodium</i> sp., <i>Upercia</i> sp., <i>Peperomia</i> sp., <i>Pteridium aquilinum</i>	Ericaceae, Theaceae, Caprifoliáceas, Aerialiaceae, Rosaceae, Asteraceae <i>Lycopodium</i> sp. <i>Hupersia</i> sp.	<i>Hupersia</i> sp., <i>Bomarea</i> sp., <i>Hesperomeles</i> sp., <i>Disterigma</i> sp., <i>Peperomia</i> sp., <i>Lycopodium</i> sp., <i>Pteridium</i> sp.
Cobertura del dosel	Semidenso	Semidenso	Semiabierto
Estrato arbóreo: Altura	18-20 m	17-19 m	20-22 m
Distribución de tallos	Esparcida	Esparcida	Esparcida
Estrato arbustivo: Altura	1, 20 metros	> 2 metros	No hay
Distribución de tallos	Esparcida	Esparcida	No hay
Estrato herbáceo			
Densidad	Alta	Muy alta	Baja
Epifitas	Bromeliaceae, Orchidaceae <i>Smilax</i> sp. y <i>Dendrophora</i> sp. Líquenes y briofitos.	Bromeliaceae, Orchidaceae <i>Smilax</i> sp. y <i>Dendrophora</i> sp. Líquenes y briofitos.	Bromeliaceae (<i>Tillandsia</i> sp.) Orchidaceae <i>Smilax</i> sp. y <i>Dendrophora</i> sp. Líquenes y briofitos.
Edáfico			
Características generales del suelo	Arenoso, compacto horizonte orgánico semi desarrollado	Poco compacto, horizonte orgánico desarrollado	Muy compacto horizonte orgánico poco desarrollado
Humedad (%)	90 %	90 %	70 %
Grado pedregosidad	Alta	Media	Muy alta
Espesor hojarasca	Medio	Alta	Muy baja
Intervención Antrópica			
Presencia de Claros	Ocasional	Perceptible	Abundante
Evidencia de tala y/o entresaca de madera	Alta	Baja	Muy alta
Troncos caídos o quemados	Medio	Ninguno	Bajo
Grados de erosión	Medio	Bajo	Alto
Senderos y trochas	Frecuentes	Ocasionales	Ocasionales
Otras amenazas o disturbios	Camino abierto a lo largo del fragmento	Potrización en el perímetro del bosque	Desecación del suelo por alta exposición al sol y al viento, potreros y caminos en el perímetro
Calidad del Hábitat	Media	Alta	Baja

Ramos por toda su colaboración y aportes al manuscrito.

Referencias

- BALLERIO A, WAGNER T. 2005. Ecology and diversity of canopy associated Ceratocanthidae (Insecta: Coleoptera: Scarabaeoidea) in an afro-tropical Rain Forest. En: Ballerio A, Wagner T, editores. African Biodiversity. Springer, Holanda. p 125-132.
- BASSET Y, HAMMOND PM, BARRIOS H, HOLLOWAY JD, MILLER SE. 2003. Vertical stratification of arthropod assemblages. En: Basset Y, Novotny V, Miller SE, Kitching RL, editores. Arthropods of Tropical Forests. Cambridge University. Londres, Reino Unido. 474 p.
- BENDER DJ, CONTRERAS TA, FAHRIG L. 1998. Habitat loss and population decline: A meta-analysis of the patch effect. *Ecology* 79: 517-533.
- BORROR D, TRIPLEHORN D, JOHNSON N. 2004. An introduction to the study of insects. Philadelphia Saunders College. 6ª edición. Filadelfia, E.U.A. 875 p.
- BOYER AG, SWEARINGEN RE, BLAHA MA, FORTSON CT, GREMILLION SK, OSBORN KA, MORAN MD. 2003. Seasonal variation in top-down and bottom-up processes in a grassland arthropod community. *Oecologia* 136: 309-316.
- BROWN K. 1991. Conservation of neotropical environments: insects as indicators. En: Collins N, Thomas J, editores. Conservation of insects and their habitats. Academic. Boston, E.U.A. p 350-423.
- CAMERO-R E. 1999. Estudio comparativo de la fauna de coleópteros (Insecta: Coleoptera) en dos ambientes de Bosque Húmedo Tropical colombiano. *Revista Colombiana de Entomología* 25: 131-135.
- CAMERO-R E, CHAMORRO C. 1999. La fauna edáfica en bosques y plantaciones de coníferas de la Estación San Lorenzo-Sierra Nevada de Santa Marta. *Acta Biológica Colombiana* 4: 35-45
- CAMERO-R E. 2002. Fauna del suelo en bosques y cafetales de la Sierra Nevada de Santa Marta, Colombia. *Acta Biológica Colombiana* 7: 17-28.
- CAMERO-R E, DÍAZ JE, SALINAS A, TÉLLEZ I, AGUDELO D. 2005. Estudio de la arthropofauna asociada a suelos de dos tipos de ecosistemas en la cuenca del río Cauca - Colombia. *Acta Biológica Colombiana* 10: 35-44.
- CAMPO D, OSPINA A. 2000. Caracterización climática de la región del Santuario de Fauna y Flora de Iguaque y sus alrededores. En: Unidad Administrativa Especial Sistema de Parques Nacionales Naturales. Recopilaciones de investigaciones del Santuario de Fauna y Flora de Iguaque. Bogotá, Colombia. p 62-67.
- CANIZAL GA. 2008. Fauna de coleópteros (Insecta: Coleoptera) asociados al dosel del bosque mesófilo de montaña en Tlanchinol, Hidalgo, México [Tesis de grado]. Pachuca: Instituto de Ciencias Básicas e Ingeniería, Universidad Autónoma del Estado de Hidalgo, Pachuca. México. 103 p.
- CODDINGTON J, GRISWOLD C, SILVA D, PEÑARANDA E, LARCHER S. 1991. Designing and testing sampling protocols to estimate biodiversity in tropical ecosystems. In: Dudley EC, editor. The Unity of Evolutionary Biology Dioscorides Press. Portland, E.U.A. p 44-60.
- COLWELL R. 2000. EstimateS. Estimation of species richness and shared species from samples. Ver. 8.2. University of Connecticut [Internet]. May 2011. Available from: <http://www.viceroy.eeb.uconn.edu/estimates>.
- DALY H, DOYEN J, PURCEL A. 1998. Order Coleoptera (Beetles). En: Daly H, Doyen J, Purcel A, editores. Introduction of insect biology and diversity. Oxford University. Oxford, Reino Unido. p 454-483.
- DELOYA C, ORDOÑEZ-RESENDIZ MM. 2008. Escarabajos (Insecta: Coleoptera). En: Manson RH, Hernández-Ortiz V, Gallina S, Mehlreter K, editores. Agroecosistemas cafeteros de Veracruz: Biodiversidad, manejo y conservación. p 123-134.
- DIDHAM RK, LAWTON JH, HAMMOND PM, EGGLETON P. 1998. Trophic structure stability and extinction dynamics of beetles (Coleoptera) in tropical forest fragments. *Philosophical Transactions of The Royal Society, London, Biological Sciences* 353(1367): 437-451.
- ERWIN TL. 1990. Canopy arthropod biodiversity: a chronology of sampling techniques and results. *Revista Peruana de Entomología* 32: 71-77.
- ERWIN TL, SCOTT JC. 1981. Seasonal and size patterns, trophic structure, and richness of Coleoptera in the tropical arboreal ecosystems: The fauna of the tree *Luehea seemannii* Triana and Planch in the Canal Zone of Panama. *The Coleopterist Bulletin* 34(3): 305-322.

- ESCALANTE T. 2003. ¿Cuántas especies hay?: los estimadores no paramétricos de Chao. *Elementos Ciencia y Cultura* 10: 53-55.
- ESCOBAR F, HALFFTER G. 1999. Análisis de la biodiversidad a nivel de paisaje mediante el uso de grupos indicadores: El caso de los escarabajos estercoleros. En: Vaz de Mello F, Oliverira J, Louzada J, Salvador J, Escobar F, editores. IV Reunión Latinoamericana de Scarabaeidología. Memorias. Londrina Embropa Documentos, Viçosa. p 135-141.
- ESCOBAR F, CHACÓN P. 2000. Distribución espacial y temporal en un gradiente de sucesión de la fauna de coleópteros coprófagos (Scarabaeinae, Aphodiinae) en un Bosque Tropical Montano, Nariño-Colombia. *Revista de Biología Tropical* 48: 961-975.
- FAHRIG L. 2003. Effects of habitat fragmentation on biodiversity. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* 34: 487-515.
- FANDIÑO M. 1996. A framework for ecological evaluation oriented at the establishment and management of protected areas: "A case study of the Santuario de Iguaque, Colombia" [Tesis de Grado]. Amsterdam: Universidad de Amsterdam, Holanda. 54 p.
- Favila M, Halffter G. 1997. The use of indicator groups for measuring biodiversity as related to community structure and function. *Acta Zoologica Mexicana* 72: 1-25.
- FLOREN A, LINSENMAYER KE. 2003. How do arboreal communities of Coleoptera of a lowland rain forest react to anthropogenic disturbance?. En: Laurance WF, Richard O, Bierregard J, editores. Tropical forest remnants: ecology, management, and conservation of fragmented communities. The University of Chicago. Chicago, E.U.A. p 3-12.
- FUENTES PV, CAMERO-R E. 2006. Estudio de la fauna de escarabajos coprófagos (Coleoptera: Scarabaeidae) en un Bosque Húmedo Tropical de Colombia. *Entomotropica* 21: 133-143.
- GASCA HJ, HIGUERA, D. 2008. Artrópodos asociados al dosel de un robleal de *Quercus humboldtii* Bonpl. (Fagaceae) de la reserva Bosque Macanal (Bojacá, Colombia). *Boletín de la Sociedad Entomológica Aragonesa* 43: 173-185.
- GERING JC, CRIST TO. 2000. Patterns of beetle (Coleoptera) diversity in crowns of representative tree species in an old-growth temperate deciduous forest. *Selbyana* 21: 38-47
- HALFFTER G. 1991. Historical and ecological factors determining the geographical distribution of beetles (Coleoptera: Scarabaeidae: Scarabaeinae). *Folia Entomológica Mexicana* 82: 195-238.
- HALFFTER G. 1998. A strategy for measuring landscape biodiversity. *Biology International* 36: 3-17.
- HALFFTER G, FAVILA MF. 1993. The Scarabaeinae (Insecta: Coleoptera) An animal group for analyzing, inventorying and monitoring biodiversity in Tropical Rainforest and Modified Landscape. *Biology International* 27: 15-21.
- HAMMER O, HARPER DAT, RYAN PD. 2001. PAST: Paleontological Statistics Software Package for Education and Data Analysis. Palaeontologia Electronica [Internet]. Available from: http://palaeo-electronica.org/2001_1/past/issue1_01.htm.
- HANSKI I, CAMBEFORT Y. 1991. Dung beetle ecology. Princeton University. Nueva Jersey, E.U.A. 520 p.
- HURTADO-GUERRERO JC, VASCONSELOS CR, DA FONSECA, HAMMOND PM, STORK NE. 2003. Seasonal variation of canopy arthropods in Central Amazon. En: Basset Y, Novotny V, Miller SE, Kitching RL, editores. Arthropods of Tropical Forests. Cambridge University. Reino Unido. p 170-175
- INSTITUTO GEOGRÁFICO AGUSTÍN CODAZZI (IGAC). 1989. Levantamiento ecológico del Santuario de Fauna y Flora de Iguaque - Villa de Leyva, Departamento de Boyacá. Bogotá, Colombia.
- KATTAN G, ALVAREZ-LÓPEZ H. 1996. Preservation and management of biodiversity in fragmented landscapes in the colombian andes. En: Schelhas J, Greenbert R, editores. Forest patches in Tropical landscapes. Island. Washington D.C., Covelo California, E.U.A. p 3-18.
- KITCHING R, ARTHUR M. 1993. The biodiversity of arthropods from Australia Rain Forest canopies: summary of projects and impact of drought. *Selbyana* 14: 29-35.
- KOIKE F, TABATA H, MALLA S. 1990. Canopy structure and its effect on shoot growth and flowering in subalpine forest. *Vegetation* 86: 101-113.
- LAWRENCE JF, BRITTON EB. 1991. Coleoptera (Beetles). Cap. 35. En: CSIRO Division of Entomology, editores. The insects of Australia. A textbook for students and researchworkers. Carlton, Melbourne University. Melbourne, Australia. p 543-1137.

- MAGURRAN AE. 1988. Ecological diversity and its measurement. Princeton University. Nueva Jersey. E.U.A. 185 p.
- MOFFET M, LOWMAN M. 1995. Canopy access techniques. En: Lowman M, Nadkarni N, editores. Academic. Boston, E.U.A. p 3-26.
- MORENO CE. 2001. Métodos para medir la biodiversidad. M. T. Manuales y Tesis Sociedad Entomológica aragonesa (SEA) Vol 1. Zaragoza, España. 83 p.
- NILSSON S, ARUP V, BARANOWSKI R, EKMONS S. 1994. Tree-dependent lichens and beetles as indicators in conservation forest. *Conservation Biology* 9: 1208-1215.
- NORIEGA JA, BOTERO JP, VIOLA M, FAGUA G. 2007. Dinámica estacional de la estructura trófica de un ensamblaje de Coleoptera en la Amazonía Colombiana. *Revista Colombiana de Entomología* 33(2): 157-164.
- PAGOLA-CARTE S, ZABALEGUI I, RECALDE JI, SAN MARTÍN MORENO AF, BAHILLO DE LA PUEBLA P, PETITPIERRE E. 2007. Algunos coleópteros interesantes (Insecta: Coleoptera) del Parque Natural de Aiako Harria (Guipozcoa, norte de la Península Ibérica). *Heteropterus Revista de Entomología* 7: 77-90.
- PECK SB, FORSYTH A. 1982. Composition, structure and competitive behavior in a guild of Ecuadorian Rain Forest Dung Beetles (Coleoptera, Scarabaeidae). *Canadian Journal of Zoology* 60: 1624-1634.
- PEDRAZA M, MÁRQUEZ J, GÓMEZ-ANAYA JA. 2010. Estructura y composición de los ensamblajes estacionales de coleópteros (Insecta: Coleoptera) del bosque mesófilo de montaña en Tlanchinol, Hidalgo, México, recolectados con trampas de intercepción de vuelo. *Revista Mexicana de Biodiversidad* 81: 437-456.
- PERRY D. 1978. A method of access into crowns of emergent and canopy trees. *Biotropica* 10:155-157.
- RANGEL OP, LOWY P, AGUILAR M, GARZÓN A. 1997. Tipos de vegetación en Colombia. Colombia diversidad biótica II. Ed. Guadalupe. Bogotá, Colombia. 436 p.
- RAPPORT DJ, WHITFORD WG. 1999. How ecosystems respond to stress. *Bioscience* 49: 193-203.
- RIBERA I. 1999. Evolución, filogenia y clasificación de los coleópteros (Arthropoda: Hexapoda). *Boletín de la Sociedad Entomológica Aragonesa* 26: 435-458.
- SCHOWALTER T, HARGROVE W, CROSSLEY D. 1986. Herbivory in a Tropical Rain Forest Canopy in Puerto Rico following hurricane Hugo. *Biotropica* 26: 312-319.
- STORK NE, ADIS J, DIDHAM RK. 1997. Canopy Arthropods. Chapman y Hall, Londres, Reino Unido. 567 p.
- SOBREVILA C, BATH P. 1992. Evaluación ecológica rápida. Un manual para usuarios de América Latina y el Caribe. The Nature Conservancy. Arlington, E.U.A. 178 p.
- STUNTZ S, ZIEGLER C, SIMON U, ZOTZ G. 2002. Diversity and structure of the arthropod fauna within three canopy epiphyte species in central Panama. *Journal of Tropical Ecology* 18: 161-176.
- VANCE C, KIRBY KR, MALCOLM JR, SMITH SM. 2003. Community Composition of Longhorned Beetles (Coleoptera: Cerambycidae) in the canopy and understorey of sugar maple and white pine stands in South-Central Ontario. *Environmental Entomology* 32: 1066-1074.
- VILLARREAL H, ALVAREZ M, CORDOBA S, ESCOBAR F, FAGUA G, GAST F, MENDOZA H, OSPINA M, UMAÑA A. 2004. Manual de métodos para el desarrollo de inventarios de biodiversidad. Instituto de investigación de recursos biológicos "Alexander von Humboldt". Bogotá, Colombia. 236 p.
- WAGNER T. 2003. Seasonality of canopy beetles in Uganda. En: Basset Y, Novotny V, Miller SE, Kitching RL. editores. Arthropods of Tropical Forests. Cambridge University. Londres, Reino Unido. 474 p.
- WHITMORE TC. 1980. The conservation of Tropical Rain Forest. En: Soule ME, Bruce W, editores. Conservation Biology: An evolutionary ecological perspective. Sinauer Associates Inc. Sunderland, Massachusetts, E.U.A. p 303-318.
- WHITMORE TC. 1997. Tropical forest disturbance, disappearance and species loss. En: Laurance WF, Richard O, Bierregaard J, editores. Tropical forest remnants: ecology, management, and conservation of fragmented communities. University of Chicago. Chicago, E.U.A. p 3-12.
- YOUNG R. 1991. Interacciones de los insectos y los árboles forestales. En: Young R, editor. Introducción a las ciencias forestales. Noriega. México. p 196-222.