

Estudio de la fauna de escarabajos coprófagos (Coleoptera: Scarabaeidae) en un Bosque Húmedo Tropical de Colombia.

Paula Valeria Fuentes Medina¹, Edgar Camero-Rubio.²

¹*Bióloga, Universidad Nacional de Colombia.*

²*Profesor Departamento de Biología Universidad Nacional de Colombia. A. A. 14490 Bogotá. Email: eecameror@unal.edu.co*

Resumen

FUENTES MEDINA PV, CAMERO-RUBIO E. 2006. Estudio de la fauna de escarabajos coprófagos (Coleoptera: Scarabaeidae) en un Bosque Húmedo Tropical de Colombia. ENTOMOTROPICA 21(3): 133-143.

Se estudió la composición y distribución espacio-temporal de las especies de escarabajos coprófagos en el Bosque Húmedo Tropical de Mariquita-Tolima (Colombia) en hábitats boscosos y zonas abiertas en el transcurso de cuatro fases de muestreo a lo largo del año. Para las poblaciones se calcularon medidas de riqueza, frecuencia, distribución y diversidad en cada uno de los ecosistemas estudiados y se consideró la estructura gremial en cada sitio de muestreo. Se observó que todos los parámetros presentan variaciones de un ecosistema a otro y entre períodos de muestreo, por lo cual se concluye que las perturbaciones y la fragmentación afectan de forma radical la diversidad y el comportamiento poblacional de las especies de escarabajos coprófagos, y se ratifica la conveniencia del uso de este grupo como organismos indicadores de perturbación.

Palabras clave adicionales: Bioindicadores, conservación, ecología, insectos, Scarabaeinae.

Summary

FUENTES MEDINA PV, CAMERO-RUBIO E. 2006. Coprophagous beetles fauna (Coleoptera: Scarabaeidae) in a Colombian Tropical Rain Forest. ENTOMOTROPICA 21(3): 133-143.

Composition and temporal-spatial distribution of coprophagous beetles from Mariquita Tropical Rain Forest in Colombia were studied in forested and grassy areas during one year in four sampling events. Richness, frequency, diversity and distribution indexes were calculated for the populations of coprophagous beetles in both ecosystems and guild structures were considered. Results showed variations in all parameters used between ecosystems as well as between sample times. We concluded that disturbances and gaps in natural forest affect diversity and their coprophagous beetles populations, and these ratify their use as bioindicators.

Additional key words: Bioindicators, conservation, ecology, insects, Scarabaeinae.

Introducción

Los bosques húmedos tropicales han estado sujetos a varios tipos de explotación provocada por los fenómenos de colonización y expansión poblacional que incluye la formación de claros mediante tala y quema para establecer cultivos y pastizales (Whitmore 1980, Whitmore 1997). Esta explotación puede llegar a afectar todos los niveles de la organización ecológica influyendo profundamente en los atributos de los individuos, poblaciones, y ecosistemas en diferentes escalas de espacio y tiempo

(Odum et al. 1979, Sousa 1984, White y Pickett 1985, Schelhas y Greenberg 1996, Jeffries 1997). Las principales consecuencias de la fragmentación son barreras y aislamiento en poblaciones y comunidades, inferencia en las densidades poblacionales, extinciones locales y regionales, cambios en la composición de especies incluyendo el incremento en la tasa de invasión de especies exóticas, efectos de borde, efectos sobre procesos ecológicos, cambios climáticos y reducción en la heterogeneidad del hábitat (Kattan y Alvarez-Lopez

1996). La sensibilidad a la fragmentación puede variar considerablemente entre especies o grupos taxonómicos; ello depende de atributos propios de la especie como el grado de especialización ecológica, tamaño del cuerpo y patrón de desplazamiento, entre otros (Meffe y Carroll 1994, Schelhas y Greenberg 1996, Primack 1998). Los insectos responden de diferentes formas a la dinámica de los disturbios y a los efectos de la fragmentación, dependiendo tanto de la especie, como de su habilidad relativa para localizar y explotar los parches (Schowalter 1985). Su presencia o ausencia, densidad poblacional, dispersión y éxito reproductivo, hacen que algunas especies de insectos sean usadas como indicadores de atributos ecosistémicos difíciles, inconvenientes o extensos de medir en otros organismos (Lindenmayer et al. 2000, Brown 1991, Sutton y Collins 1991).

Halffter (1991, 1998), Hanski y Cambefort (1991), Halffter y Favila (1993), Favila y Halffter (1997) y Escobar y Halffter (1999), plantean el uso de escarabajos coprófagos como un buen grupo indicador en bosques tropicales para el análisis de la biodiversidad y para medir los efectos de la acción humana en lo referente a la alteración y fragmentación de hábitats. Los Scarabaeinae presentan un buen número de atributos para ser considerados como indicadores ecosistémicos, siendo los más destacados su captura fácil, la ejecución de protocolos de muestreo estandarizables, su papel en el funcionamiento de los ecosistemas, y el suficiente conocimiento que se tiene en cuanto a su taxonomía, distribución e historia natural.

Scarabaeinae es un grupo monofilético y cosmopolita, del cual se conocen mundialmente cerca de 200 géneros y 6000 especies (Halffter 1991). Gran parte de esta fauna se encuentra en la región Neotropical, la cual contiene 70 géneros y cerca de 1300 especies y cuyos porcentajes en Colombia son del 50 y 21% respectivamente (Medina *et al.* 2001). Estos escarabajos son un componente importante en la edafofauna de los ecosistemas boscosos tropicales (Halffter 1991) cuya principal función ecosistémica se basa en el hábito de alimentación que aprovecha el excremento principalmente de vertebrados y en sus estrategias de reproducción asociadas al microhábitat coprófago (Waterhouse 1974, Heinrich y Bartholomew 1980, Halffter 1991, Cambefort 1991a, Borrór et al. 1989). En el caso del Bosque

Húmedo Tropical de Mariquita en Colombia, el grado de disturbio se refleja en la composición de las poblaciones tanto de Scarabaeidae como de otros grupos de coleópteros, dando como resultado variaciones importantes en la composición de la comunidad y en su relación con el medio (Camero 1999).

El conocimiento de la fauna de escarabajos coprófagos en ecosistemas en peligro de extinción es una herramienta fundamental para establecer la importancia del impacto antrópico, ya que los factores que definen la biología y distribución de sus poblaciones se ven seriamente afectados por el nivel de impacto (Hanski y Cambefort 1991). El Bosque Municipal de Mariquita representa un enclave científico y una zona de reserva forestal única en Colombia por mantenerse aún como área natural y constituir el hábitat de numerosas especies de fauna y flora, pero que a pesar de ello ha estado sometido a fuertes presiones de disturbios. El presente estudio, pretende evaluar la composición y distribución espacio-temporal de escarabajos coprófagos en distintas zonas del bosque, a fin de establecer la relación que presenta dicha fauna con el grado de conservación ecosistémica gracias al carácter bioindicador de estas especies animales.

Materiales y Métodos

Área de estudio

El estudio se desarrolló en el Bosque Municipal de Mariquita-Tolima, localizado en el extremo noroccidental del casco urbano del municipio de Mariquita en Colombia entre lat 5°9'16" y long 5°19'00" N y entre lat 74°47'54" y long 74°00'52" W (Figura 1). Presenta una altura promedio de 690 m sobre un solo bloque de cono horizontal de roca sedimentaria con pendientes que oscilan entre el 30 y 80%. El régimen de lluvias es bimodal, caracterizado por dos períodos definidos de lluvia entre los meses de febrero a mayo y de septiembre a noviembre y dos períodos secos de diciembre a enero y de junio a agosto. La precipitación media anual es de 2237 mm, con 26°C de temperatura media y 82% de humedad relativa (Pachón y Bohórquez 1991). Por este conjunto de características, así como por su vegetación, es considerado un ecosistema de Bosque

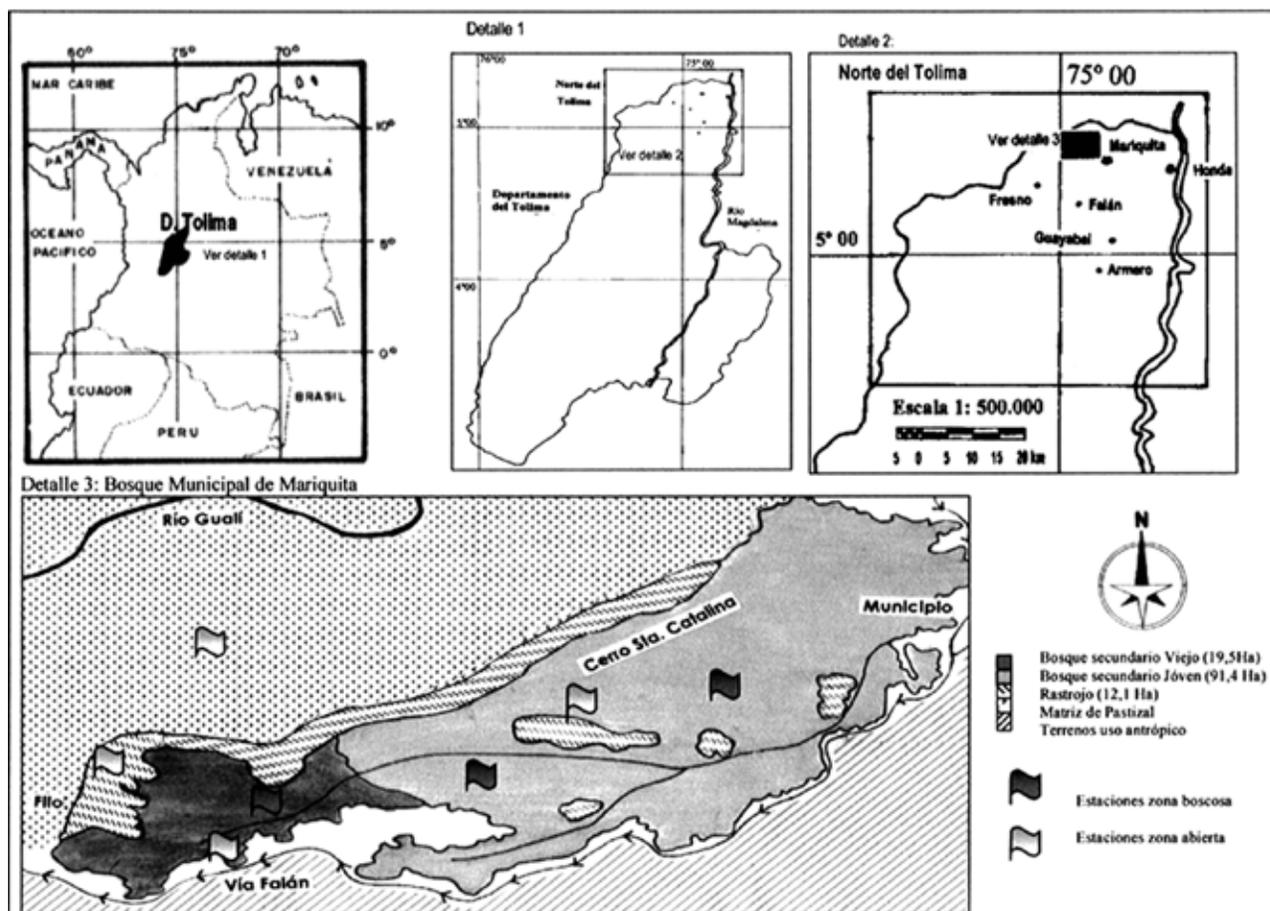


Figura 1. Ubicación del área de estudio.

Húmedo Tropical atendiendo a las zonas de vida de Holdridge (1982).

Los suelos son *Typic Dystropepts*, tanto en el municipio como en las laderas de montaña con pH promedio de 5,1, que presentan un horizonte O de 3,2 a 6,0 cm; un horizonte A generalmente oscuro, rico en materia orgánica; un horizonte B de textura arcillosa o arenosa y un horizonte C de textura arcillosa y de carácter rocoso que constituye un factor limitante para el desarrollo de raíces (Pachón y Bohórquez 1991).

Como elementos representativos de la vegetación se encuentran: *Myrcia* sp., *Cupania latifolia*, *Vochysia ferruginea*, *Nectandra* sp. y *Ocotea* sp., *Rheedia* sp., *Vismia* sp., *Cespedesia macrophylla*, *Jacaranda copaia*, *Bombax septenatum*, *Ilex laureola* y *Tabebuia chrysantha* para el estrato arbóreo; *Ladenbergia* sp., *Rhynchospora* sp. y *Cassia moschata* para el

estrato arbustivo y *Bactris* sp., *Heliconia psittacorum*, *Pteridium* sp., *Anthurium splendum*, para el estrato herbáceo (Pachón y Bohórquez 1991, Ramos 2000). La fauna de mamíferos del bosque está representada por *Saguinus leucopus*, *Aotus* sp., *Sciurus granatensis*, *Didelphys marsupialis* *Heteromys* sp.; así como por armadillos, nutrios, curies y conejos silvestres (Pachón y Bohórquez 1991, Ramos 2000).

Métodos

Se seleccionaron cinco estaciones de muestreo: tres en zona boscosa (E1, E2 y E3) y dos en zona abierta correspondiente a la matriz de pastizales (E4) y rastrojos que circundan al bosque por los flancos nororiente y noroccidente (E5). En cada estación se dispuso un transecto de 120 m. de longitud en el cual se instalaron cuatro trampas pitfall durante una semana con coprocebo humano y separadas entre sí

Cuadro 1. Inventario general de las especies colectadas durante el estudio

Zona de captura	Gremio	Tribu	Especies		
Bosque	Cavadoras	Onthophagini	<i>Onthophagus acuminatus</i> Harold, 1880		
			<i>Onthophagus</i> sp.		
			<i>Onthophagus stockwelli</i> Howden y Young, 1891		
			Dichotomiini	<i>Ateuchus</i> sp. 1	
				<i>Ateuchus</i> sp. 2	
				<i>Canthidium steinbeili</i> Harold, 1880	
				<i>Dichotomius divergens</i> (Luederwaldt, 1923)	
		<i>Oruscatus</i> sp. 1			
		<i>Oruscatus</i> sp. 2			
		<i>Uroxys</i> sp. 1			
		<i>Uroxys</i> sp. 2			
		Rodadoras	Phanaeini	<i>Coprophanaeus telamon</i> Erichson, 1847	
			Canthonini	<i>Canthon aequinoctialis</i> Harold, 1868	
				<i>Canthon subhyalinus</i> Harold, 1867	
Area Abierta	Cavadoras	Onthophagini	<i>Onthophagus landolti</i> Harold, 1880		
			<i>Onthophagus marginicollis</i> Harold, 1880		
		Dichotomiini	<i>Canthidium</i> sp. 1		
		Rodadoras	Canthonini	<i>Canthon cyanellus</i> Harold, 1863	
				<i>Canthon lituratus</i> (Germar, 1813)	
	<i>Canthon</i> sp. 1				
	Area Abierta	Cavadoras	Dichotomiini	<i>Canthonella</i> sp. 1	
				<i>Eurysternus foedus</i> , Guérin, 1844	
				Phanaeini	<i>Dichotomius agenor</i> (Harold, 1869)
					<i>Dichotomius belus</i> (Harold, 1880)
<i>Dichotomius</i> sp. 1					
<i>Scatimus</i> sp. 1					
Bosque y Area Abierta	Cavadoras	Dichotomiini	<i>Uroxys</i> sp. 3		
			<i>Uroxys</i> sp. 4		
			<i>Phanaeus hermes</i> Harold, 1868		
			<i>Oxysternon conspicillatum</i> (Weber, 1801)		

Cuadro 2. Riqueza específica (R E) y abundancia relativa (A R) por períodos de muestreo y aporte de cada estación a la abundancia total (A T)

Periodo	R E	A R	Zona	Estación	A T
Septiembre (Inicio de lluvias)	20	39.18%	Boscosa	Estación oriental (E1)	49.85%
				Estación del centro (E2)	29.37%
Febrero (Transición)	11	3.28%	Abierta	Estación occidental (E3)	14.82%
Noviembre (Final de lluvias)	22	42.79%		Estación 4 (Rastrojo) (E4)	2.61%
Mayo (Invierno)	24	17.14%		Estación 5 (Pastizal) (E5)	3.34%

Cuadro 3. Valor promedio de los índices ecológicos evaluados para comparar las zonas boscosa y abierta

Índice	Septiembre		Noviembre		Febrero		Mayo	
	Bosque	Abierta	Bosque	Abierta	Bosque	Abierta	Bosque	Abierta
Riqueza específica	11	4	5	1	9	6	11	10
Especies raras (N1)	2,90	2,42	3,27	0,00	1,81	4,73	4,59	5,51
Especies dominantes (N2)	2,54	3,74	2,55	0,00	1,33	4,24	3,27	5,49
Equidad Pielou	0,39	0,74	0,75	0,00	0,26	0,85	0,51	0,59

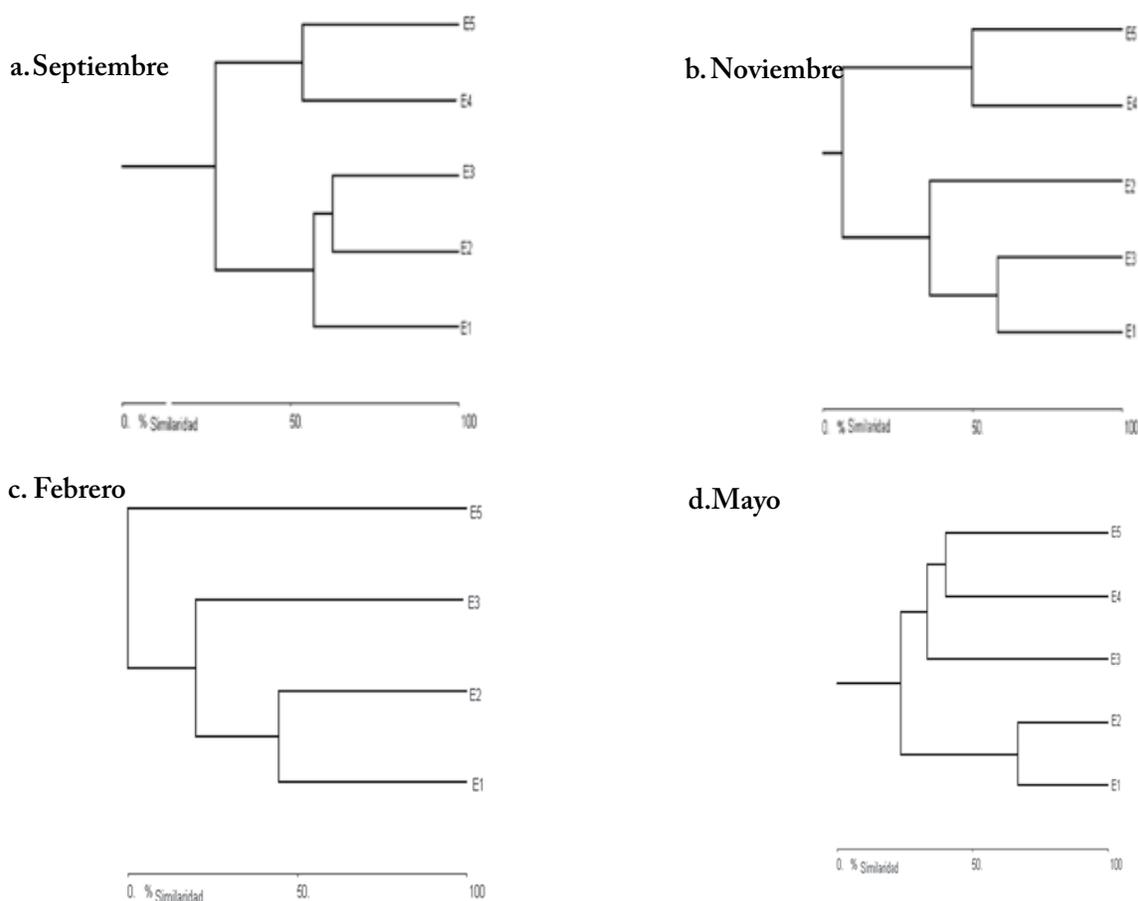


Figura 2. Dendrogramas de Similitud Jaccard para los sitios de muestreo de Bosques E1, E2 y E3 y para las zonas abiertas E4 y E5 en cada periodo de captura. En b, E4 y E5 tienen similitud del 100%.

cada 30 m. Se efectuaron cuatro muestreos en los meses de septiembre, noviembre, febrero y mayo, que abarcaron tanto la época de lluvias como la época seca en todas las estaciones. El material biológico colectado se etiquetó, montó y preservó según los parámetros establecidos, y se determinó a nivel de especie con la ayuda de las claves de Howden y Young (1981), Medina y Lopera-Toro (2000), Vitolo (2000), Kohlmann y Solís (2001), Solís y Kohlmann (2002) y mediante la confrontación con especímenes de las colecciones del Instituto Alexander von Humboldt (IAvH) y del Museo de Historia Natural de la Universidad Pedagógica Nacional de Colombia (MHN-UPN) en los cuales se depositaron réplicas.

Para el análisis de los datos se calcularon medidas de riqueza, diversidad, frecuencia y distribución espacio-temporal. La riqueza específica se evaluó

para cada período de muestreo en cada estación, y se calculó la función de acumulación de especies o curvas de colector con los datos de capturas del primer muestreo. Entre las medidas de estructura comunitaria y diversidad alfa se realizaron curvas de dominancia de especies y se calcularon para cada estación los Números de Hill (N1 y N2), medidas de equidad de Pielou y se realizó un análisis de varianza (ANOVA) de dos factores para encontrar diferencias entre estaciones y entre períodos climáticos. La diversidad beta se estimó con el programa Biodiversity y se efectuaron medidas de similitud entre estaciones mediante el índice Jaccard; se determinó además, el patrón de distribución poblacional con base en la relación de s^2/μ como lo indica Ramírez (1999), y a partir de la condición estenotípica y euritípica de las especies, se determinó su potencial uso de bioindicación, y se caracterizaron

las estaciones boscosas según parámetros edáficos, fisionómicos, vegetacionales, de microclima y del grado de intervención.

Resultados y Discusión

Composición faunística local

Se colectaron 3711 individuos pertenecientes a 30 especies y 13 géneros de 5 de las 6 tribus que se encuentran en Colombia: Onthophagini, Dichotomiini, Phanaeini, Canthonini y Euyristernini, siendo Coprini la tribu ausente. La curva de acumulación de especies indicó tendencia a la estabilización a partir de 11 unidades muestrales (trampas); el número de especies cavadoras fue de 23 y el de rodadoras de 7. Dichotomiini es la tribu que mayor número de especies presentó (Cuadro 1), en especial en bosque (14 especies), seguida de Canthonini en el área abierta (4 especies); Dichotomiini es una tribu de especies cavadoras de amplia distribución en las selvas húmedas de Sudamérica que se encuentra en elevaciones altitudinales bajas a medias, mientras que Canthonini son en el Neotrópico prácticamente los únicos rodadores de amplia distribución (Hanski y Cambefort 1991).

Se encontró baja dominancia de especies de tallas medianas o grandes como lo son las tribus Phanaeini y Euyristernini; la mayoría de las especies capturadas son de tamaños corporales pequeños del gremio cavador y rodador, lo cual les confiere ventaja frente a la explotación del recurso alimentario que lo proveen mamíferos pequeños (Howden et al, 1991). Igualmente, se observó ausencia de especies residentes lo cual puede explicarse, debido a la dominancia de especies cavadoras y rodadoras las cuales son fuertes competidoras especialmente en sitios donde los recursos son escasos y donde las oportunidades para anidar y establecerse son bajas (Hanski y Cambefort 1991).

Riqueza, abundancia y estacionalidad

El número de especies en todos los muestreos fue mayor en ecosistemas boscosos que en sitios abiertos. El análisis de varianza reveló que hay diferencias significativas ($\alpha = 0,05$) entre la zona boscosa y la zona abierta ($p = 0,01627$) y entre los períodos climáticos ($p = 0,02303$), y los análisis

de similitud entre ecosistemas indicaron que las estaciones de las zonas abiertas son más similares entre sí (Figura 2). En cuanto a la abundancia total, las estaciones boscosas presentaron la mayor cantidad de individuos (Cuadro 2) con respecto a las zonas de pastizal y rastrojo, ya que estas últimas sólo aportaron cerca del 3% cada una a la abundancia total. La mayor diversidad en zonas boscosas se explica por la tipología de los suelos, los cuales son más profundos y poco compactos a diferencia de aquellos de los pastizales y rastrojos que dificultan el establecimiento poblacional de los coprófagos; no obstante, hacia los períodos húmedos cuando los suelos se ablandan, aumenta la riqueza de especies en el área abierta, lo cual se debe quizás a que algunas especies, dependiendo de los ciclos reproductivos, pueden aparecer y ser tolerantes o estar particularmente adaptadas a explotar dichas zonas y a resistir las condiciones drásticas y más variables de los sitios desprovistos de cobertura vegetal (Howden y Nealis 1975, Peck y Forsyth 1982, Halffter 1991, Halffter et al. 1992, Kirk 1992, Escobar 1997, Escobar y Chacón 2000, Bustos 2000, Estrada y Coates-Estrada 2002).

La estacionalidad de la comunidad de los escarabajos coprófagos mostró mayores abundancias en los meses de septiembre (época de comienzo de lluvias) y febrero (período de transición) con 39 y 43% respectivamente (Cuadro 2). En estos mismos meses se presentó a la vez alta riqueza de especies: 20 para el mes de septiembre y 22 para el mes de febrero; el mes de noviembre (final de lluvias) representó tan sólo el 3% de la abundancia total con un número de 11 especies; mientras que en el mes de mayo correspondiente a lluvias, se capturó el 15% de la abundancia total y la mayor riqueza (24 especies). La reducción de la riqueza y la abundancia de las especies con respecto a los períodos climáticos, puede explicarse por el eventual aumento en la mortalidad larval de los escarabajos en épocas secas debida principalmente a la pérdida de humedad en el suelo y la compactación del mismo (Gill 1991, Halffter 1991, Escobar 1997, Bustos 2000).

La variación temporal de las especies presentó seis tendencias, cuatro de éstas para las especies de la zona boscosa y dos para la zona abierta, las cuales muestran uno o dos picos de abundancia dependiendo de la época de lluvias. La mayoría de las especies de

los géneros *Dichotomius* y *Onthophagus* presentan un pico de abundancia en época de lluvias para la zona boscosa, y especies como *Canthon cyanellus*, *Canthon lituratus*, *Canthonella* sp. y *Phanaeus hermes* dos picos de abundancia en la zona abierta. Estos resultados concuerdan con los obtenidos por Bustos (2000) para la variación temporal de estas especies, pero difieren de los obtenidos por Escobar (1997) quien encontró resultados distintos para las especies *Canthon lituratus*, *Phanaeus hermes* y *Uroxys* sp., las cuales pueden deberse a diferencias marcadas a nivel paisajístico que inciden en el mantenimiento temporal de las poblaciones.

Estructura comunitaria

Las curvas de dominancia (Figura 3) reflejan que en la zona abierta la distribución de la fauna de escarabajos coprófagos se ajusta más a una de tipo geométrico típica de comunidades poco competitivas y en las cuales cada especie llega a intervalos de tiempo regulares y toma una fracción constante de los recursos restantes (Moreno 2001). En general existe un mayor número de especies codominantes en la zona abierta por la homogeneidad del paisaje, lo cual refleja bajas interacciones competitivas (Halffter 1991), mejor distribución de la abundancia y mayor equidad (Estrada y Coates-Estrada 2002, Klein 1989, Howden y Nealis 1975).

La estructura gremial (proporción de la riqueza y la abundancia de rodadores y cavadores) en el área abierta, presentó muchas más variaciones entre períodos climáticos que lo ocurrido en la zona boscosa, aunque se evidenció que las especies rodadoras son más abundantes en épocas de lluvia que las especies cavadoras (Hanski y Cambefort 1991). Dentro del bosque, factores tales como la competencia, los recursos alimentarios y la nidificación son más importantes que para las áreas no boscosas, en donde lo es más la fluctuación climática (Halffter 1991). La zona boscosa mantiene mayor número de especies cavadoras en cada uno de los cuatro períodos climáticos, lo cual coincide con los resultados de Pulido et al. (2003), Estrada y Coates-Estrada (2002), Medina y Kattan (1996) y Halffter et al. (1992). Las especies rodadoras presentaron mayor abundancia, lo que se explica en parte por su estrategia reproductiva, su alta fecundidad, su tamaño corporal pequeño (Hanski y Cambefort 1991), y por la disponibilidad y el tipo de excremento, ya

que en ésta estación la fuente alimentaria proviene especialmente de los asentamientos humanos.

Distribución espacio-temporal y niveles de agregación

Más del 50% de las especies presentó en cada período climático un patrón de distribución agregado que se asocia con la distribución discontinua de los recursos y que genera, que la abundancia total de individuos se reparta entre unas pocas especies (Halffter 1991); aunque para este tipo de insectos la distribución aleatoria es rara, ésta se encontró en cerca del 40% de las especies debido a la heterogeneidad de los ecosistemas estudiados y posiblemente, al tipo de cebo utilizado.

La distribución espacial de las especies (Cuadro 1), las incluye ya sea como especies euríticas o estenóticas, estas últimas, podrían utilizarse como especies potencialmente indicadoras (Kohlmann y Solís 2001). En general se capturaron 14 especies exclusivas de bosque: *Onthophagus acuminatus*, *Onthophagus* sp., *Onthophagus stockwelli*, *Ateuchus* sp. 1, *Ateuchus* sp. 2, *Canthidium steinheili*, *Dichotomius divergens*, *Oruscatus* sp. 1, *Oruscatus* sp. 2, *Uroxys* sp. 1, *Uroxys* sp. 2, *Coprophanaeus telamon*, *Canthon aequinoctialis* y *Canthon subhyalinus*, la mayoría cavadoras, y 8 especies exclusivas de la zona abierta: *Onthophagus landolti*, *Onthophagus marginicollis*, *Canthidium* sp. 1, *Canthon cyanellus*, *Canthon lituratus*, *Canthon* sp. 1, *Canthonella* sp. 1 y *Eurysternus foedus*, la mayoría de ellas rodadoras. El total de especies estenóticas fue de 22 (73%), que concuerdan con los resultados de Halffter (1991) y Hanski y Cambefort (1991), Halffter et al. (1992) y Medina y Kattan (1996), en cuanto a que en cada ambiente hay un gremio bien definido de escarabajos coprófagos entre los cuales casi no hay superposición de especies. Es necesario resaltar la presencia de las especies del género *Oruscatus* encontradas en el ambiente de bosques, ya que este género sólo se conocía en Colombia para los departamentos de Antioquia, Cauca y Cundinamarca (Medina et al. 2001), por lo cual es el primer registro de este género para esta zona del país.

En la zona abierta las especies cavadoras exclusivas estuvieron representadas por *Onthophagus marginicollis* y *Onthophagus landolti* como ocurrió en los trabajos de Bustos (2000), Halffter et al. (1992)

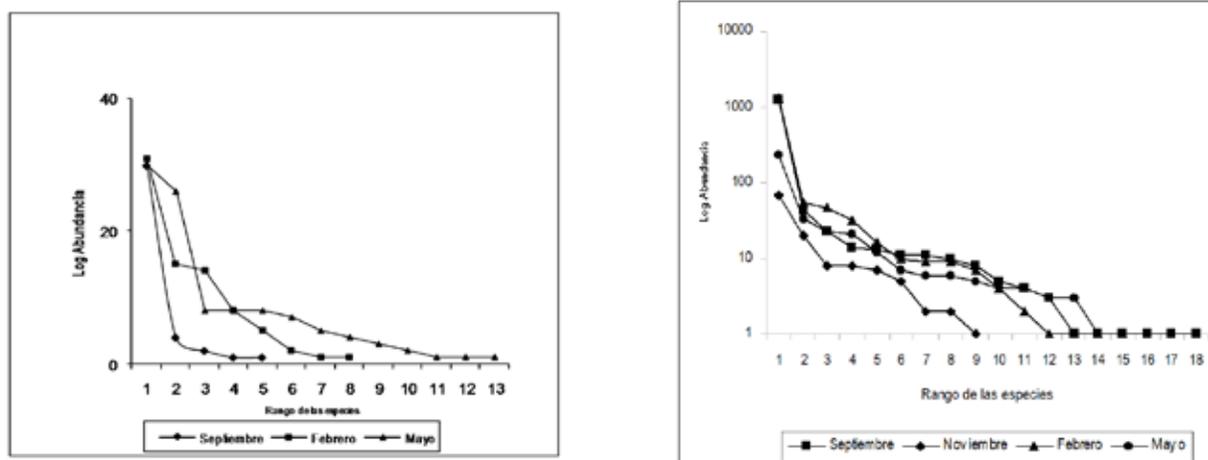


Figura 3. Distribución de la abundancia en las zonas de estudio: a zona abierta, b. zona boscosa.

y Kohlmann y Solís (2001); por lo cual se confirma el uso de estas especies como indicadoras de áreas disturbadas. Las especies rodadoras exclusivas de la zona abierta incluyen a *Canthon lituratus*, *Canthon cyanellus* y *Canthonella* sp. que fueron encontradas también en áreas abiertas en estudios anteriores (Bustos 2000, Solís y Kohlmann 2002). La captura sólo durante el primer muestreo de *Copronaphaeus telamon*, que es una cavadora grande de la tribu Phanaeini y de hábito carroñero, pudo deberse a un hecho fortuito o una respuesta facultativa de los individuos de la especie a tomar recursos que suplan temporalmente la ausencia de su fuente principal.

Se encontraron ocho especies euritípicas de distribución aleatoria que corresponden al 27% de las especies, todas ellas cavadoras, y para las cuales explotar suelos de diferentes texturas no representa impedimento; por otra parte, el régimen alimentario generalista de algunas especies como *Phanaeus hermes* y *Oxysternon conspicillatum*, les permite explotar la oferta del alimento en cualquier punto del espacio gracias a su gran tamaño y su amplio vuelo (Halffter et al. 1992).

Entre las especies euritípicas de la tribu Dichotomiini, se encontraron tres especies del género *Dichotomius*: *Dichotomius agenor*, *Dichotomius belus* y *Dichotomius* sp.. Sólo la primera de ellas fue más abundante principalmente en zonas abiertas; los hábitats usuales de *Dichotomius agenor* son las pasturas bajas y los claros (Howden y Young 1981), y es probablemente, una ampliación de su área de

distribución desde fuera hacia el interior del bosque (Halffter et al. 1992, Amézquita et al. 1999, Estrada y Coates-Estrada 2002).

Caracterización de las estaciones boscosas

La estación occidental se diferencia de las otras en que es una estación de bosque secundario maduro que posee un curso de agua permanente. Esta estación presenta mejor tipo de suelo por ser éste de textura suelta con abundante capa orgánica y hojarasca. La estación del centro exhibe mayor compactación del suelo y mayor grado de pedregosidad; y la estación del sector oriental presenta varias fuentes de intervención, ya que este sector está cerca de asentamientos humanos.

La riqueza y abundancia de especies (Cuadro 2) difiere entre las estaciones del bosque y a lo largo del año; como ejemplo, en la estación del centro la riqueza fue alta en el mes de septiembre, pero se redujo drásticamente en el mes de noviembre a final de las lluvias; la compactación del suelo impide el aumento poblacional, el cual se recupera a medida que se incrementan las lluvias y los suelos se ablandan (Figura 4). De los diagramas de similaridad (Figura 2), se evidencia que esta varía entre las estaciones en cada período aunque la heterogeneidad de hábitats en ecosistemas boscosos mantiene la diversidad de especies, pues dependiendo del régimen climático, determinados hábitats pueden ser más propicios para la comunidad de escarabajos coprófagos que otros.

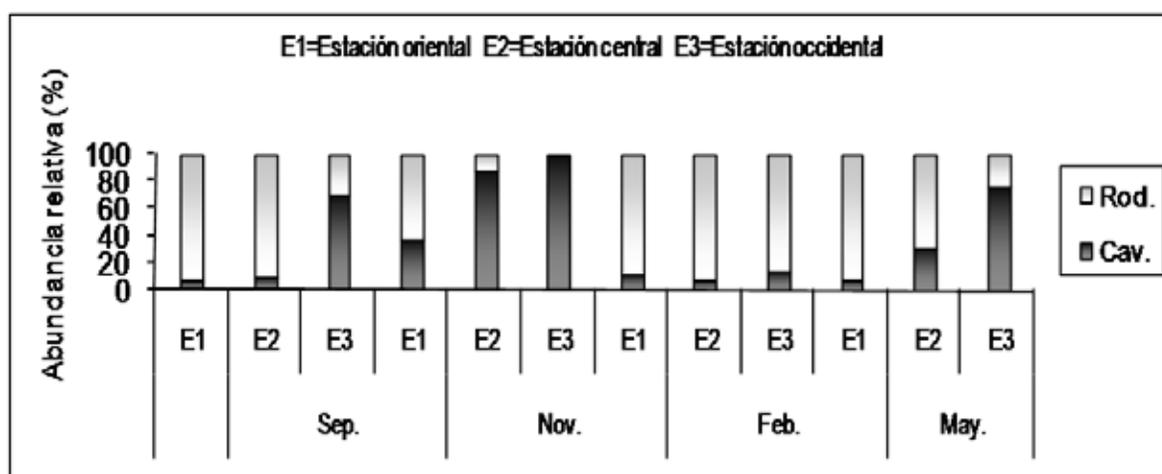


Figura 4. Variación de la abundancia de los gremios en los hábitats de bosque.

La diversidad de escarabajos coprófagos, en cuanto a la dominancia, rareza y equidad, también exhibió diferencias entre las estaciones boscosas y a lo largo de los muestreos (Cuadro 3) según los valores obtenidos de N1 y N2, que se traducen en la repartición de la rareza y la dominancia entre las especies; además, la presencia de pocas especies en alguno de los muestreos, refleja también baja dominancia y baja equidad. Halffter et al. (1992) afirman que la creación de áreas abiertas afecta a corto plazo la estructura comunitaria de los escarabajos coprófagos y que la proporción de especies diurnas como *Canthon subhyalinus*, se incrementa marcadamente en zonas deforestadas. Según Kirk (1992) y Rapport y Whitford (1999), en los sitios donde el bosque es clareado los coprófagos estenotípicos desaparecen produciendo una reducción en la riqueza específica. El estrés antropogénico es un agente de debilitamiento y degradación de los ecosistemas, marcado por señales como la baja biodiversidad pero alta dominancia de especies generalistas de vida corta y la baja eficiencia en el ciclo de nutrientes. La importancia indicadora de las especies residentes se debe a la fragilidad de sus poblaciones a cambios ambientales mínimos (Jefries 1997, Saunders et al. 1991, Bender et al. 1998).

A nivel paisajístico, se encontraron once especies nuevas para el norte del Tolima: *Onthophagus acuminatus*, *Onthophagus* sp., *Onthophagus stockwelli*, *Canthidium steinheili*, *Coprophanaeus telamon*, *Dichotomius agenor*, *Dichotomius divergens*, *Oxysternon*

conspicillatum, *Eurysternus foedus*, *Oruscatus* sp. 1 y *Oruscatus* sp. 2, además de tres géneros: *Canthonella*, *Scatimus* y *Oruscatus*, razón por la cual se resalta la importancia de los inventarios locales, a fin de entender si la distribución espacio-temporal de las especies de escarabajos coprófagos se representan como metapoblaciones, y si responden de la misma forma a fenómenos de disturbio y fragmentación.

Conclusiones

Se evidenció una marcada fluctuación en la riqueza y en la abundancia de especies entre períodos climáticos, siendo los períodos húmedos los que presentan el mayor incremento en tales medidas. Las zonas de pastizal y rastrojo reflejan mayor variación en cuanto a la composición y estructura de la comunidad de escarabajos.

Existen 14 especies estenotípicas en la zona de bosques, en su mayoría de hábito cavador y ocho especies estenotípicas en las zonas abiertas, en su mayoría de hábito rodador, cuyos patrones de distribución les confiere carácter de especies indicadoras de conservación o de disturbio.

Se destaca la importancia de la heterogeneidad ecosistémica a nivel mesoescala, y del Bosque Municipal de Mariquita en Colombia como representante del bosque húmedo tropical en el mantenimiento de la diversidad *gamma* de los escarabajos coprófagos. También se advierte la amenaza y a la vez la fragilidad de ecosistemas como

éste y de los de los bosques secos tropicales de la región, al ser sometidos a una presión antrópica fuerte de deforestación que genera disturbios como fragmentación y pérdida de biodiversidad.

Agradecimientos

Los autores agradecen a la División de Investigaciones DIB de la Universidad Nacional de Colombia por el apoyo financiero a la investigación dentro del marco del proyecto "Fauna de Insectos en Ecosistemas Naturales del Departamento del Tolima", al igual que al Instituto Alexander von Humboldt y al Museo de Historia Natural de la Universidad Pedagógica Nacional por permitir la comparación de especímenes.

Referencias

AMÉZQUITA SJ, FORYTH A, LOPERA A, CAMACHO A. 1999. Comparación de la composición y riqueza de especies de escarabajos coprófagos (Coleoptera: Scarabaeidae) en remanentes de bosque de la orinoquía colombiana. *Acta Zoo Mex* 76:113-126.

BENDER DJ, CONTRERAS TA, FAHRIG L. 1998. Habitat loss and population decline: A meta-analysis of the patch effect. *Ecology* 79(2):517-533.

BORROR D, TRIPLEHORN D, JOHNSON N. 1989. An introduction to the study of insects. Philadelphia Saunders College. Sixth edition. U.S.A., 875 p.

BROWN K. 1991. Conservation of neotropical environments: insects as indicators. En: Collins N. y J. Thomas editores. *Conservation of insects and their habitats*. Academic Press. 350-423 p.

BUSTOS L. 2000. Preferencias alimenticias de los escarabajos coprófagos (Scarabaeinae) en un remanente de bosque seco tropical al norte del Tolima. Trabajo de grado. Universidad de los Andes. Santafé de Bogotá. 130 p.

CAMERO-R E. 1999. Estudio comparativo de la fauna de coleópteros (Insecta: Coleoptera) en dos ambientes de bosque húmedo tropical colombiano. *Rev Col Entomol* 25(3-4):131-135.

ESCOBAR F. 1997. Estudio de la comunidad de coleópteros coprófagos (Scarabaeidae) en un remanente de bosque seco al norte del Tolima, Colombia. *Caldasia* 19(3):419-430.

ESCOBAR F, 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*. pp 135-141.

ESCOBAR F, CHACON 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. *Rev Biol Trop* 48(4):961-975.

ESTRADA A, COATES-ESTRADA R. 2002. Dung beetles in continuous forest, forest fragments and in an agricultural mosaic habitat island at los Tuxtlas, Mexico. *Biodiversity and Conservation* 11:1093-1918.

FAVILA M, HALFFTER G. 1997. The use of indicator groups for measuring biodiversity as related to community structure and function. *Acta Zool Mex* 72:1-25.

GILL B. 1991. Dung beetles in tropical American forests. En: Hanski I., Cambefort Y, editores. *Dung beetle ecology*. Princeton University Press. New Jersey. pp 211-229.

HALFFTER G. 1991. Historical and ecological factors determining the geographical distribution of beetles (Coleoptera: Scarabaeidae: Scarabaeinae). *Folia Entomol Mex* 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.

HALFFTER G, FAVILA MF, HALFFTER V. 1992. A comparative study of the structure of the scarab guild in Mexican Tropical Rain Forest and derived ecosystem. *Folia Entomol Mex* 84:131-156.

HANSKI I, CAMBEFORT Y. 1991. *Dung beetle ecology*. Princeton University Press. New Jersey. 418p.

HEINRICH B, BARTHOLOMEW G. 1980. Ecología de los escarabajos estercoleros africanos. *Investigación y Ciencia* 40:70-78.

HOLDRIDGE L. 1982. *Ecología basada en zonas de vida*. Instituto Interamericano de cooperación para la agricultura. San José, Costa Rica. 216p.

HOWDEN HF, HOWDEN AT, STOREY RI. 1991. Nocturnal perching of scarabaeinae dung beetles (Coleoptera, Scarabaeidae) in Australian Tropical Forest. *Biotropica* 23(1):51-57.

HOWDEN HF, YOUNG OP. 1981. Panamanian Scarabaeinae: taxonomy, distribution, and habits (Coleoptera, Scarabaeidae). *Contrib Amer Entomol Inst* 18(1):1-204.

HOWDEN HI, NEALIS VG. 1975. Effects of clearing in a tropical rain forest on the composition of the coprophagous scarab beetle fauna (Coleoptera). *Biotropica* 7(2):77-83.

JEFFRIES MJ. 1997. *Biodiversity and Conservation*. Fifth Edition. Routledge Pub. London, U.K. 208p.

- KATTAN G, ALVAREZ-LÓPEZ H. 1996. preservation and management of biodiversity in fragmented landscapes in the colombian andes. En: Schelhas J and R. Greenbert editores. Forest patches in Tropical landscapes. Island Press. Washington DC, Covelo California. pp 3-18.
- KIRK A. 1992. Dung beetles (Coleoptera:Scarabaeidae) active in patchy forest and pasture habitats in Santa Cruz Province, Bolivia during spring. *Fol Entomol Mex* 84:45-54.
- KLEIN B. 1989. Effects of forest fragmentation on dung and carrion beetle communities in Central Amazonia. *Ecology* 70(6):1717-1725.
- KOHLMANN B, SOLÍS A. 2001. El Género *Ontbopbagus* (Coleoptera:Scarabaeidae) en Costa Rica. *Gior Ital Entomol* 9:139-261.
- LINDERMAYER DB, MARGULES CR, BOTKIN DB. 2000. Indicators of biodiversity for ecologically sustainable forest management. *Conserv Biol* 14(4):941-950.
- MEFFE GK, CARROLL CR. 1994. Principles of conservation biology. 2 Ed. Sinauers Associates. Inc. Publishers, Sunderland, Massachusett, USA. 600 p.
- MEDINA C, KATTAN G. 1996. Diversidad de coleópteros coprófagos (Scarabaeidae) de la Reserva Forestal de Escalarete. *Cespedesia* 21(68):89-102.
- MEDINA C, LOPERA-TORO A. 2000. Clave ilustrada para la identificación de géneros de escarabajos coprófagos (Coleoptera: Scarabaeinae) de Colombia. *Caldasia* 22(2):299-315.
- MEDINA C. LOPERA-TORO A, VITOLO A, GILL B. 2001. Escarabajos coprófagos (Coleoptera: Scarabaeidae: Scarabaeinae) de Colombia. *Biota Colombiana* 2(2):131-144.
- Moreno CE. 2001. Métodos para medir la biodiversidad. M. T. Manuales & Trabajo Sea Vol 1. Zaragoza, 84p.
- ODUM EP, FINN JT, FRANZ EH. 1979. Perturbation Theory and the subsidy-stress gradient. *Bioscience* 29(7):349-352.
- PACHÓN G, BOHÓRQUEZ A. 1991. Ecología Básica del Bosque Municipal de Mariquita, Tolima. Fundación Segunda Expedición Botánica Funbotanica. Universidad Incca de Colombia. Editorial Guadalupe Ltda. Bogotá. 169p.
- PECK SB, FORSYTH A. 1982. Composition, structure and competitive behavior in a guild of Ecuatorian Rain Forest Dung Beetles (Coleoptera, Scarabaeidae). *Can J Zool* 60(7):1624-1634.
- PRIMACK RB. 1998. Essentials of conservation biology. Second Edition. Sinauer Associates, Inc. U.S.A. 659p.
- PULIDO LA, RIVEROS RA, HARDERS FG, HILDEBRAND P. 2003. Escarabajos coprófagos (Coleoptera: Scarabaeidae: Scarabaeinae) del Parque Nacional Natural "Serranía de Chiribiquete" Caquetá, Colombia (Parte I). En: Onore G, Reyes-Castillo Y, Zunini M. (Eds). M3m: Monografías Tercer Milenio. Vol 3, Sea, Zaragoza Escarabaeidos de Latinoamérica: Estado del Conocimiento.51-58pp.
- RAMIREZ RA. 1999. Ecología aplicada. Universidad de Bogotá Jorge Tadeo Lozano Ujtl. Bogotá, Colombia. 280p.
- RAMOS D. 2000. Dinámica estacional de alimentación y reproducción de *Manacus manacus* y *Pipra erythrocephala* (Pipridae) en el Bosque Municipal de Mariquita (Tolima). [Trabajo de Maestría]. Universidad Nacional, Departamento de Biología. Bogotá. 120p.
- RAPPORT DJ, WHITFORD WG. 1999. How ecosystems respond to stress. *Bioscience* 49:193-203.
- SAUNDERS DA, HOBBS RJ, MARGULES CR. 1991. Biological consequences of ecosystem fragmentation : A review. *Conservation Biology* 5(1):18-32.
- SCHELHAS J, GREENBEG R. 1996. Forest patches in Tropical Landscapes. Island Press. Washington D.C. Covelo California. 320 P.
- SCHOWALTER TD. 1985. Adaptations of Insects to disturbance. En Pickett S.T.A., P.S. White (Eds).The ecology of natural disturbance and patch dynamics. P. 235-252.
- SOLÍS A, KOHLMANN B. 2002. El género *Canthon* (Coleoptera: Scarabaeidae) en Costa Rica *Giornale Italiano di Entomologia* 10:1-68.
- SOUSA WP.1984. The role of disturbance in natural communities. *Annual Review of ecology and systematic.* 15:353-391.
- SUTTON S, COLLINS M. 1991. Insects and tropical forest conservation. En: Collins N, Thomas J. (Eds). The conservation of insectsaAnd their habitats. 405-422.
- VITOLO A. 2000. Clave para la identificación de Phanaeini (Coleoptera:Scarabaeidae) de Colombia. *Revista de la Academia de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales* 14(93):591-601.
- WATERHOUSE DF. 1974. The biological control of dung. *Scientific American* 230(4):101-109.
- WHITE PS, PICKETT ST. 1985. Natural disturbance and patch dynamics: an introduction. En Pickett TA, White P. (Eds). The ecology of natural disturbance and patch dynamics. Academic Press. 3-13pp.
- WHITMORE TC. 1980. The conservation of Tropical Rain Forest. En: Soule ME, Bruce W. (Eds). *Conservation biology: An evolutionary ecological perspective.* Sinauer Associates Inc. Sunderland, Massachusetts. U.S.A. 303-318pp.
- WHITMORE TC. 1997. Tropical forest disturbance, disappearance and species loss. En Laurance William F, Richard O, Bierregaard J. (Eds). *Tropical forest remnants: ecology , management, and conservation of fragmented communities.* The University Of Chicago Press. 3-12pp.