

Cuantificación de la relación entre diversidad y tasas de remoción del excremento por parte de los escarabajos coprófagos (Coleoptera: Scarabaeinae) en parches de bosque de galería, San Martín, Meta – Colombia

WILSON CELIS ARIZA

UNIVERSIDAD DE BOGOTÁ JORGE TADEO LOZANO FACULTAD DE CIENCIAS
NATURALES E INGENIERÍA MAESTRÍA EN CIENCIAS AMBIENTALES BOGOTÁ,
D.C., 2019

Cuantificación de la relación entre diversidad y tasas de remoción del excremento por parte de los escarabajos coprófagos (Coleoptera: Scarabaeinae) en parches de bosque de galería, San Martín, Meta – Colombia

WILSON CELIS ARIZA

Trabajo presentado como requisito para optar al título de

Magister en Ciencias Ambientales

Director:

JORGE ARI NORIEGA, Ph.D.

Laboratorio de Zoología y Ecología Acuática – LAZOE
Universidad de Los Andes

Codirector:

Francisco de Paula Gutiérrez Bonilla, Ph.D.

Profesor Titular del Departamento de Ciencias Biológicas y Ambientales.
Universidad Jorge Tadeo Lozano

UNIVERSIDAD DE BOGOTÁ JORGE TADEO LOZANO
FACULTAD DE CIENCIAS NATURALES E INGENIERÍA
MAESTRÍA EN CIENCIAS AMBIENTALES
BOGOTÁ, D.C., 2019

Nota de aceptación

Firma del jurado 1

Firma del jurado 2

A Juli, por ser siempre mi norte.

AGRADECIMIENTOS

Deseo expresar mi agradecimiento a Jorge Ari Noriega, un maestro en todo el sentido de la palabra, quien tiene inculcado en su ser el compartir su conocimiento sin mayor pretensión que ayudar en el crecimiento de los demás. Su pasión por los escarabajos coprófagos y por la biodiversidad colombiana no tiene límites. Gracias y mil gracias por ayudarme a descubrir los secretos de los escarabajos coprófagos de la Orinoquia colombiana y a enseñar y corregir con paciencia y cariño a sus estudiantes tal como usted lo hizo conmigo.

A Mabel Vega por escuchar mis interminables historias camino a casa, y por brindarme siempre su mano amiga en los momentos buenos y también en los difíciles.

A Santiago Rodríguez y Mario Arias, sin su apoyo este proyecto no hubiera sido posible. Su conocimiento, ocurrencias y alegría dieron fuertes bases a esta investigación.

Al señor Alberto Sánchez por permitirme realizar la investigación en la finca Santa Rosa y a su admirarle pasión por conservar los bosques de galería.

A mis compañeros y amigos de la maestría de ciencias ambientales: Camila Gómez, Luisa Ruiz, María del Pilar Vanegas, y mi gran amigo Virgilio Sierra. Gracias por compartir viernes y sábados los conocimientos y alegrías que cada uno tuvo conmigo. Son personas maravillosas.

A cada uno de los profesores de la maestría en ciencias ambientales. Al ser estudiante de ustedes ha permitido convertirme en un mejor profesor, para poder servir con agrado y satisfacción a mis estudiantes del colegio La Candelaria tal como ustedes lo hicieron conmigo.

LISTA DE TABLAS

Tabla 1. Listado de las especies de escarabajos coprófagos y número de individuos colectados en San Martín, Meta, Orinoquía Colombiana. Grupo funcional (GF): paracópridos (P), telecópridos (T), endocópridos (E) y tamaño (largo desde el borde externo del clípeo hasta el borde externo del pigidio): pequeño (p; <10 mm), mediano (m; 10.1 a 17.9 mm) y grande (g; > 18 mm).

LISTA DE FIGURAS

Figura 1. Localización del área de estudio: A) Municipio de San Martín, Meta - Orinoquia Colombiana, B) Finca Santa Rosa y los tres fragmentos de bosque de galería seleccionados y C) Características físicas, diversidad y abundancia de los primates en cada uno de los fragmentos en San Martín Meta-Colombia.	14
Figura 2. Trampa pitfall con cebo de estiércol de cerdo y humano.	16
Figura 3. Limpieza de escarabajos y clasificación hasta especie de cada una de las muestras.	17
Figura 4. Curvas de acumulación de especies en cada uno de los fragmentos estudiados en San Martín, Meta, Colombia.	19
Figura 5. Variación en la abundancia y en la riqueza de especies en cada uno de los fragmentos muestreados, San Martín Meta Colombia.	20
Figura 6. Diagramas de caja y bigotes para: (A) Abundancia (número de individuos) por fragmento de bosque de galería y (B) riqueza (número de especies) por fragmentos de bosque de galería, en San Martín, Meta, Colombia.	24
Figura 7. Similitud entre los tres sitios de fragmento de bosque de galería en San Martín, Meta, Colombia, donde se muestra el análisis de conglomerados basado en el índice de similitud de Sorensen.	25
Figura 8. A) Número de especies y B) número de individuos para los tres gremios de relocalización del recurso alimenticio (paracópridos, telecópridos y endocópridos) para cada uno de los fragmentos estudiados en temporada seca, San Martín, Meta, Colombia.	26

Figura 9. Tamaños (pequeño, p; mediano, m; y grande, g) y grupos funcionales

(Paracópridos, P; Telecópridos, T; y Endocópridos, E) de escarabajos coprófagos en cada uno de los fragmentos estudiados en San Martín, Meta, Colombia.28

Figura 10. Remoción de excremento por escarabajos coprófagos en cada uno de los

fragmentos estudiados en San Martín, Meta, Colombia.29

LISTA DE ANEXOS

Anexo A. Fotografías de los fragmentos de bosque de galería, en la finca Santa Rosa. San Martín Meta -Colombia.

Anexo B. Preparación de la mezcla de excremento de cerdo y humano.

Anexo C. Instalación de los experimentos de remoción al interior de cada fragmento de bosque de galería, San Martín Meta-Colombia.

Anexo D. Instalación de trampas pitfall al interior de los fragmento de bosque de galería San Martín Meta-Colombia.

Anexo E. Fotografías de las especies de escarabajos coprófagos, capturadas en la finca Santa Rosa. San Martín, Meta-Colombia.

Anexo F. Matriz de abundancia por trampa para cada una de las especies registradas en cada uno de los tres fragmentos de bosque de galería, en San Martín, Meta, Colombia.

TABLA DE CONTENIDO

1. Introducción.....	1
2. Objetivos.....	5
2.1 Objetivo general	5
2.2 Objetivos específicos.....	5
3. Pregunta de investigación.....	6
3.1 Hipótesis.....	6
4. Marco teórico.....	7
5. Materiales y métodos.....	13
5.1 Área de estudio.....	13
5.2 Fase de campo	15
5.3 Fase de laboratorio	16
5.4 Análisis de resultados.....	18
6. Resultados.....	19
7. Discusión	31
8. Conclusiones.....	38
9. Recomendaciones	40
10. Bibliografía.....	41

Resumen

La fragmentación de los bosques genera cambios en la estructura de las comunidades. En la región de los llanos orientales persisten pequeños fragmentos de bosque, donde los primates son un grupo esencial para la dispersión de semillas. Estrechamente relacionados se encuentran los escarabajos coprófagos que usan el excremento de los primates para alimentarse y reproducirse, cumpliendo un rol clave en la remoción. Sin embargo, no existen trabajos que evalúen esta interacción y cuantifiquen el efecto funcional. Buscando solventar esta falta de información, se analizó la relación entre fragmentación, diversidad de primates y diversidad y tasas de remoción de los escarabajos. El trabajo se realizó en enero del 2019 en tres fragmentos de bosque de galería con tamaños contrastantes: 30, 14 y 4 ha en los que se registraron cinco especies de primates. Se realizaron 10 experimentos de remoción y se instalaron transectos lineales con 10 trampas de caída por fragmento. Los especímenes se identificaron a especie, midiendo su tamaño y biomasa. Se calculó la diversidad alfa y beta y se evaluaron diferencias entre fragmentos. Se colectaron un total de 2907 individuos, pertenecientes a 26 especies. Se registra un patrón significativo de disminución para la abundancia, riqueza, diversidad, tasas de remoción y grupos funcionales relacionado con la reducción del tamaño del fragmento. Se evidencia que a mayor área, mayor número de primates, mayor diversidad de escarabajos y mayor remoción. Finalmente, el analizar las tasas de remoción, es una herramienta que da información sobre la funcionalidad ecosistémica, permitiendo generar estrategias de conservación.

Palabras clave: diversidad, grupos funcionales, Scarabaeidae, tamaño fragmento, tasas de remoción.

Abstract

Forest fragmentation generates changes in the diversity and structure of communities. In the region of the Eastern Plains in Colombia small fragments of forest persist, where primates are an essential group for seed dispersal. Closely related are the dung beetles that use primate excrement to feed and reproduce, playing a key role in the removal service. However, there are no studies that evaluate this interaction and quantify the functional effect of dung removal. In order to solve this lack of information, the relationship between fragmentation, primates diversity, and diversity and as well as removal rates by dung beetles was analyzed. The work was carried out in January 2019 in three fragments of gallery-forest with contrasting sizes: 30, 14, and 4 hectares in which five primate species were recorded. Ten removal experiments were carried out and linear transects were installed with 10 pitfall traps per fragment. The specimens were identified to species level, measuring their size, and biomass. Alpha and beta diversity were calculated and differences between fragments were evaluated. A total of 2907 individuals belonging to 26 species were collected. A significant pattern of decline is recorded for the abundance, richness, diversity, removal rates, and functional groups related to the reduction of fragment size. It is evident that the greater the area, the greater the number of primates; the greater the diversity of beetles, and the greater the dung removal. Finally, analyzing the removal rates is a tool that provides valuable information on the ecosystems functionality, allowing the generation of effective conservation strategies.

Keywords: diversity, functional groups, Scarabaeidae, fragment size, removal rates.

1. INTRODUCCIÓN

La deforestación de los bosques de galería para luego dar lugar a pastizales dedicados a la ganadería o a cultivos de diferentes productos (*e.g.*, palma de aceite), está generando la pérdida acelerada de la biodiversidad de este ecosistema en los llanos orientales de Colombia y Venezuela. Este tipo de procesos causan la fragmentación de los bosques, colocando en grave peligro a diversas especies que allí habitan (Otavo & Echeverría, 2017). El acelerado crecimiento de las poblaciones humanas hace que se necesiten cada vez más recursos naturales, lo que conlleva al aislamiento de estos ecosistemas. En este contexto podemos definir la fragmentación como el proceso de división de grandes áreas continuas de bosque en áreas más pequeñas, que se encuentran aisladas y que son altamente vulnerables a los efectos de borde, impactando negativamente a las poblaciones de fauna y flora propias de una región (Fahrig, 2003).

La fragmentación de los bosques trae consigo la reducción de los hábitats y en estas condiciones el aislamiento, el aumento de la distancia entre fragmentos, la reducción en el tamaño y los cambios en la estructura de los bosques producen alteraciones en la abundancia, riqueza, composición y estructura de las comunidades de animales y plantas (Carretero-Pinzón, 2013). Actualmente quedan solamente algunas pequeñas áreas de bosque, donde se pueden encontrar especies nativas de la región de los llanos orientales en Colombia. Adicionalmente, la caza, la sobre pesca, la tala de los bosques y las quemadas, han ocasionado la desaparición local de muchas especies como el venado (*Mazama gouazoubira*), el armadillo (*Cabassous centralis*), el chigüiro (*Hydrochaeris hydrochaeris*), la lapa (*Agouti taczanowskii*), la danta (*Tapirus terrestris*), el zaino (*Tayassu tajaco*) y el cajúche (*Inia geoffrensis-humboldtiana*) entre otras especies nativas (Díaz-Pulido *et al.*, 2011).

En estos fragmentos de bosque los primates son un grupo muy importante para el ecosistema al ser dispersores primarios de semillas (Andresen, 2005). Estrechamente relacionados con ellos se encuentran los escarabajos coprófagos, insectos que usan las heces fecales de los vertebrados, principalmente mamíferos y primates para alimentarse y reproducirse, convirtiéndose en potenciales dispersores secundarios de semillas (Andresen, 2005). Adicionalmente, los escarabajos cumplen un papel muy importante en los ecosistemas en la remoción de excremento, debido a los diferentes servicios ecosistémicos que de ellos se generan. Dentro de estos servicios podemos encontrar la reubicación del excremento de mamíferos, dispersión de semillas y aumento de las tasas de germinación, altura y producción de biomasa de las plantas, control de organismos potencialmente dañinos para la fauna y para el ser humano, por ejemplo, las moscas hematófagas, junto con la supresión de nemátodos que se desarrollan en el excremento (Nichols *et al.*, 2008). A lo anterior se suma el aporte al ciclo de varios elementos orgánicos fundamentales lo cual genera importantes contribuciones a los nutrientes del suelo, especialmente en los estratos superiores, repercutiendo en el ahorro de fertilizantes (Andresen, 2002, 2005; Noriega, 2015; Huerta *et al.*, 2018). Adicionalmente, se plantea el uso de los escarabajos coprófagos, como un grupo eficiente para la evaluación de los cambios producidos por la actividad humana en los ecosistemas, debido a su alta sensibilidad a las perturbaciones antrópicas (Hernández *et al.*, 2003).

Una de las características ecológicas de los escarabajos coprófagos, es la relocalización del recurso para ser utilizado en el proceso de nidificación o como fuente de alimento. De acuerdo a lo anterior los escarabajos se agrupan en tres grandes gremios: endocópridos que construyen sus nidos dentro del excremento, los paracópridos que entierran el recurso a diferentes profundidades construyendo galerías y los telecópridos que transportan el excremento en forma

de bola, para luego ser enterrado (Halfpeter & Edmonds, 1982). Los escarabajos son considerados como los organismos invertebrados más eficientes en la remoción y descomposición del excremento en los ecosistemas, incluyendo la industria agrícola. Losey & Vaughan (2006) han calculado el valor económico asociado al proceso de remoción del excremento de la superficie por parte de los escarabajos coprófagos en 380 millones de dólares al año. Estos servicios están representados en el ahorro en costos de inversión en compra de suministros como sustancias para: controlar plagas, parásitos que afectan el ganado y evitar la pérdida de nitrógeno en el suelo. Esto significa que el valor económico de la remoción del excremento por los escarabajos sería aún mucho más alto, si se le suman todos los beneficios obtenidos como mejoras de pastos, suelos bien drenados y productivos, que resisten mejor las sequías e inundaciones en las diferentes épocas del año (Losey & Vaughan, 2006).

Sin embargo, a pesar de la estrecha relación existente entre fragmentación, primates y escarabajos, no se ha realizado hasta el momento ningún estudio en bosques de galería en los llanos orientales o a nivel nacional (Raine & Slade, 2019), que evalúe esta interacción y cuantifique el efecto funcional sobre las tasas de remoción, un servicio ecosistémico esencial para el mantenimiento de la biodiversidad y conservación de los procesos funcionales. En este trabajo se busca analizar la relación entre la diversidad y estructura del ensamblaje de escarabajos coprófagos, la diversidad de primates y las tasas de remoción del excremento en fragmentos de bosque de galería de diferentes tamaños del municipio de San Martín, Meta, Colombia. Se espera encontrar diferencias significativas entre la riqueza, abundancia y composición de los escarabajos coprófagos en cada uno de los fragmentos de bosque de galería, según el tamaño de los mismos, con respecto a las tasas de remoción del excremento, esperamos que sean menores en fragmentos pequeños con una menor diversidad de primates, evidenciando una estrecha relación entre la diversidad de los primates y el tamaño del

fragmento y de esta manera poder consolidar una metodología experimental que permita cuantificar en campo las tasas de remoción.

2. OBJETIVOS

2.1 Objetivo general

Evaluar las interacciones ecológicas entre la comunidad de primates y el ensamblaje de escarabajos coprófagos, cuantificando el efecto del tamaño del fragmento y la diversidad de primates sobre las tasas de remoción del excremento en bosques de galería en San Martín - Meta, Orinoquia Colombiana.

2.2 Objetivos específicos

Determinar la variación de la diversidad y estructura del ensamblaje de escarabajos coprófagos en tres fragmentos de bosque de galería en San Martín - Meta, Orinoquia Colombiana.

Cuantificar y comparar las tasas de remoción del excremento por parte del ensamblaje de escarabajos coprófagos en tres fragmentos de bosque de galería en San Martín - Meta, Orinoquia Colombiana.

Relacionar la diversidad de primates y el tamaño del fragmento con las tasas de remoción del excremento del ensamblaje de escarabajos coprófagos en tres fragmentos de bosque de galería en San Martín - Meta, Orinoquia Colombiana.

3. PREGUNTA DE INVESTIGACIÓN

¿Cómo el tamaño del fragmento y la diversidad de primates afectan la diversidad y estructura del ensamblaje de escarabajos coprófagos y las tasas de remoción del excremento en bosques de galería en San Martín, Meta - Orinoquia Colombiana?

3.1 Hipótesis

El tamaño del fragmento y la diversidad de primates (riqueza, abundancia y composición) en cada fragmento condicionarán la diversidad y estructura del ensamblaje de escarabajos coprófagos (riqueza, abundancia, composición, biomasa y grupos funcionales), afectando la tasa de remoción del excremento. Entre más pequeño sea el fragmento de bosque y menor la diversidad de primates, menor será la diversidad de escarabajos coprófagos y menores serán las tasas de remoción registradas.

4. MARCO TEÓRICO

Los coleópteros son el grupo de insectos más diverso en el planeta, ocupando una gran variedad de hábitats, siendo organismos muy importantes en el control biológico y usados como elementos claves en la evaluación de las funciones ecológicas de los ecosistemas (Downie, 1983; Bustamante-Sánchez *et al.*, 2004; New, 2010). La mayoría de las especies con hábitos coprófagos pertenecen a la familia Scarabaeidae, subfamilia Scarabaeinae (Downie, 1983). Estos insectos presentan adaptaciones morfológicas como la cabeza que, en todas las especies, poseen un clipeo en forma de pala que les permite penetrar y fragmentar el recurso. El cuerpo de estos insectos puede ser globoso, aplanado o rectangular, las patas delanteras están adaptadas para extraer y dar forma al excremento, las patas traseras presentan variedad de modificaciones, según el comportamiento de la especie, que les permite utilizar eficientemente el estiércol de mamíferos (Simmons & Ridsdill-Smith, 2011). Es por esto que son considerados un grupo importante para evaluar la incidencia antrópica en los ecosistemas, debido a la gran sensibilidad de estos organismos a la fragmentación de los bosques por los cambios en la vegetación, siendo excelentes indicadores de las perturbaciones antrópicas como la tala, la caza, la quema, los monocultivos y la ganadería intensiva (Andresen, 2003; Bustamante-Sánchez *et al.*, 2004; Cultid *et al.*, 2012).

La reorganización del suelo por medio de organismos se conoce como bioturbación, este proceso se da al buscar alimento o refugio por parte de muchos animales excavadores siendo los insectos los más significativos, aumentando la aireación del suelo y la penetración de agua y nutrientes. Richardson & Richardson (2000) reportaron la remoción de dos toneladas métricas por hectárea en Oklahoma Estados Unidos, lo que ocasionó una infiltración de agua importante en las parcelas estudiadas, reduciendo inundaciones, sequías y propiciando grandes

aportes de nutrientes al suelo. El excremento de los vertebrados contiene grandes cantidades de fósforo, calcio y nitrógeno entre otros, siendo este último importante para el desarrollo y productividad de las plantas. Los escarabajos del estiércol fomentan la productividad del suelo y la fertilidad, al aumentar la tasa de remoción de excremento en los agroecosistemas, reubicando el material orgánico en las capas superiores del suelo, contribuyendo significativamente al ciclo de los nutrientes. El remover el excremento debajo de la superficie del suelo, los escarabajos realizan túneles que promueven la fijación del nitrógeno, siendo aprovechado por las plantas. Este transporte de sustancias depositadas por los escarabajos, contribuyen al crecimiento de microorganismos que realizan cambios químicos en las diferentes capas del suelo. La remoción del estiércol por los escarabajos, ayuda al ciclo de los nutrientes aportando a la fertilización y aireación del suelo. Trabajos como lo de Kazuhira *et al.* (1991), demuestran cómo los escarabajos influyen en la fijación del nitrógeno al reducir la concentración del nitrógeno inorgánico y suministrar materia orgánica fácilmente descomponible, cuando los escarabajos entierran el excremento, evitando la pérdida de nitrógeno en la volatilización del amoníaco, aumentando la fertilidad del mismo, haciendo que las plantas mejoren su productividad. Estudios han confirmado el aumento de nutrientes (P, K, N, Ca, Mg) posiblemente por la presencia de estos escarabajos. Estas acciones permiten el ahorro de gran cantidad de dinero en fertilizantes. El enterramiento de la materia orgánica por los escarabajos contribuye en gran medida al aumento de los niveles del carbono orgánico, aportando grandes cantidades de este elemento al suelo, logrando niveles altos de fertilización (Nichols *et al.*, 2008; Scholtz *et al.*, 2009).

En los bosques tropicales, muchos vertebrados son dispersores primarios de semillas, principalmente los primates excretan una gran cantidad de semillas, depositándolas en diferentes lugares. A partir de la excreción, las semillas están expuestas a la depredación,

patógenos y a los cambios ambientales, los escarabajos coprófagos son atraídos por el excremento y ellos cumplen la función de ser dispersores secundarios de estas semillas. Beneficiando la regeneración de plantas (Andresen, 2002; Braga *et al.* 2013), dando como resultado una mayor presencia de plántulas, disminuyendo la mortalidad y la depredación de estas, fomentando la tasa de germinación (Andresen, 2002; Anduaga, 2004; Nichols *et al.*, 2008; Scholtz *et al.* 2009; Amézquita & Favila, 2010; Simmons & Ridsdill-Smith, 2011; Beynon *et al.* 2012). Investigaciones de Ocampo-Castillo & Andresen (2018), encontraron un mayor número de plántulas en parcelas donde había actividad de escarabajos coprófagos, en comparación con otras parcelas donde no había presencia de estos insectos, lo cual significa que los coprófagos ayudan a mejorar el suelo, mejorando las condiciones fisicoquímicas del sustrato para el crecimiento de las plantas. Andresen (2003), demostró que las semillas germinan de manera más efectiva cuando están enterradas con excremento, porque le proporcionan un microclima más homogéneo permitiéndoles un mayor porcentaje de germinación.

Otros aportes de los escarabajos son los hábitos alimenticios y reproductivos que ayudan a controlar las poblaciones de moscas hematófagas y detritívoras, que tienen parte de su ciclo de vida en el excremento, junto con los nemátodos y protozoos, teniendo gran impacto en la vida silvestre y en los servicios ecosistémicos. La presencia activa de escarabajos podría disminuir la transmisión de patógenos fecales en zonas donde se carece de servicios de alcantarillado (Nichols *et al.*, 2008). Al analizar la diversidad de las comunidades de escarabajos coprófagos en relación con la eficacia de eliminación de excrementos bovinos en hatos ganaderos se ha encontrado que las áreas pobres en especies propias y dominadas por especies exóticas son menos eficientes, dando como resultado de este arreglo espacial la subutilización del recurso del estiércol y por lo tanto, la acumulación del mismo. Por ejemplo, los estudios realizados por

Bornemissza (1970), demuestran que la degradación del excremento disminuye entre un 80 a 100% el número de larvas de *Musca vetustissima*, plaga de importancia económica en Australia, disminuyendo así la carga financiera por compra de desparasitantes.

Por lo anterior los estudios ecológicos de los escarabajos coprófagos son de interés para la conservación de zonas naturales, dado que la información que proveen es esencial para la evaluación de los hábitats ante la pérdida de la biodiversidad y la disminución de los recursos, que afecta principalmente a los mamíferos a causa de la caza y la reducción de las áreas boscosas. Es por esto que estudiar los escarabajos del estiércol puede dar información sobre los cambios en la integridad ecológica de los hábitats afectados por los humanos (Bustamante-Sánchez *et al.*, 2004; Simmons & Ridsdill-Smith, 2011). En este sentido, este grupo de insectos, permite realizar estudios de ecología, permitiendo hacer análisis sobre el impacto de la actividad antrópica sobre los ecosistemas, sobre todo en las zonas templadas y tropicales, ocasionando cambios en las comunidades de escarabajos, principalmente debido a la cría del ganado (Hanski & Cambefort, 2014).

Se han realizado evaluaciones de los atributos del ensamblaje de escarabajos (riqueza, abundancia y biomasa) junto a sus funciones ecológicas (eliminación del excremento, bioturbación y dispersión secundaria de semillas) para comparar los efectos de la perturbación del hábitat que afectan la composición de los escarabajos coprófagos, determinando si estos factores afectan la funcionalidad (Andresen, 2002; Braga *et al.*, 2013). Estas investigaciones en bosques tropicales lluviosos han comparado las tasas de remoción de estiércol de mono y de ganado vacuno, mostrando que la biomasa, la riqueza de especies, así como la temporada de lluvias, son factores importantes para la eliminación del estiércol, encontrando que la biomasa de escarabajos es mayor en el estiércol de mono que en el estiércol de vaca. En estos

las tasas de remoción se caracterizan por ser más altas en los bosques continuos que en los fragmentados. Esta remoción de excremento está determinada por factores que pueden influir directa o indirectamente en la eficiencia de la eliminación de excrementos por los escarabajos. Estos factores son: a) la riqueza, abundancia, biomasa y composición de las especies y su relación con la eliminación de excrementos; b) tasas de remoción de excrementos; c) grupos funcionales y su contribución diferencial hacia la eliminación de excrementos; d) preferencia de especies según origen de estiércol o temporada; e) tiempo de exposición; f) factores extrínsecos e intrínsecos (Laverde *et al.*, 2002; Andresen, 2003, 2005; Amézquita & Favila, 2010; Braga *et al.*, 2013; Huerta *et al.*, 2018; Ocampo-Castillo & Andresen, 2018).

En los bosques tropicales, se ha determinado que las comunidades de escarabajos estercoleros, están relacionadas estrechamente con los excrementos de primates especialmente con el mono aullador. El tamaño de las tropas de monos provee a los escarabajos abundante disponibilidad de recurso por unidad de área de los bosques (Andresen, 2003). En la Amazonia y en los Llanos Orientales colombianos, se han realizado investigaciones de dispersión secundaria de semillas asociadas a excrementos de primates como *Lagothrix lagotricha* y *Alouatta seniculus*, demostrando que los escarabajos son eficientes dispersores secundarios, lo cual aumenta la probabilidad de germinación de las semillas consumidas. Este recurso es importante para las zonas estudiadas, debido a que contribuye a la regeneración de los bosques (Estrada & Coates-Estrada, 1991; Laverde *et al.*, 2002; Noriega, 2012).

En San Martín, en el departamento del Meta, habitan especies de primates como *Alouatta seniculus*, *Sapajus apella*, *Callicebus ornatus*, *Saimiri sciureus albigena* y *Aotus brumbacki* que se pueden encontrar en diferentes fragmentos de bosque. Estos lugares están siendo amenazados por las plantaciones de aceite de palma y las actividades extractivas de gasolina

que aumentan el proceso de fragmentación de los bosques. La reducción del hábitat de estas especies, está ocasionando baja en la densidad poblacional de los primates, siendo necesario proteger los corredores que conectan los bosques para garantizar la presencia de estas y otras especies en estos ecosistemas. Es muy poco lo que se ha estudiado acerca de la diversidad y estructura de los ensamblajes de escarabajos coprófagos en zonas con perturbaciones, junto con la cuantificación de las tasas de remoción del excremento (Noriega *et al.* 2007; Carretero-Pinzón, 2013).

Con respecto al contexto nacional, en paisajes de bosque de galería este tema no ha sido abordado aún de forma prioritaria. Por esta razón, en la presente investigación, se desea realizar una comparación de la diversidad de escarabajos coprófagos y las tasas de remoción del excremento por parte de los escarabajos coprófagos en fragmentos de bosque de galería, para conocer cómo se ven afectadas estas tasas según los cambios en la diversidad en el municipio de San Martín del Meta, Colombia.

5. MATERIALES Y MÉTODOS

5.1 Área de estudio

El municipio de San Martín se encuentra ubicado a 65 km de Villavicencio (Meta-Colombia) (Fig. 1A). El área se caracteriza por presentar un régimen bimodal con una estación lluviosa (abril-noviembre) y seca (diciembre-marzo) y una temperatura promedio anual de 26°C (SIGAM, 2009). Esta región se caracteriza por sabanas planas y onduladas con una altitud que oscila entre los 300 y 400 m s.n.m y una temperatura de 29°C. Presenta un periodo largo de lluvias (marzo a noviembre) y un periodo corto de sequía (diciembre a febrero), siendo mayo el mes más lluvioso y diciembre el de mayor sequía, de acuerdo al registro histórico de 10 años (SIGAM, 2009). La investigación se realizó en la Finca Santa Rosa (03°36'50.4''N - 73°38'32.7''W, 350 msnm) en tres fragmentos de bosque de galería con tamaños contrastantes: 1) 30 ha, 2) 14 ha y 3) 4 ha (Figs. 1B, C).

La composición vegetal es similar entre los fragmentos y en ellos se encuentran palmas (*Mauritia flexuosa* (Moriche), *Socratea* spp.), árboles (*Protium* spp., *Pera* cf. *arborea*, *Trattinnickia* spp.) y zonas de bejuquera. En estos fragmentos se pueden encontrar cinco especies principales de primates registradas para la zona: *A. seniculus*, *A. brombacki*, *C. ornatus*, *S. sciureus albigena* y *S. apella* con diferentes abundancias por fragmento (Fig. 1C) (Carretero-Pinzón, 2013). Los fragmentos se encuentran usualmente conectados mediante cercas vivas que permiten el flujo de primates de un fragmento a otro.

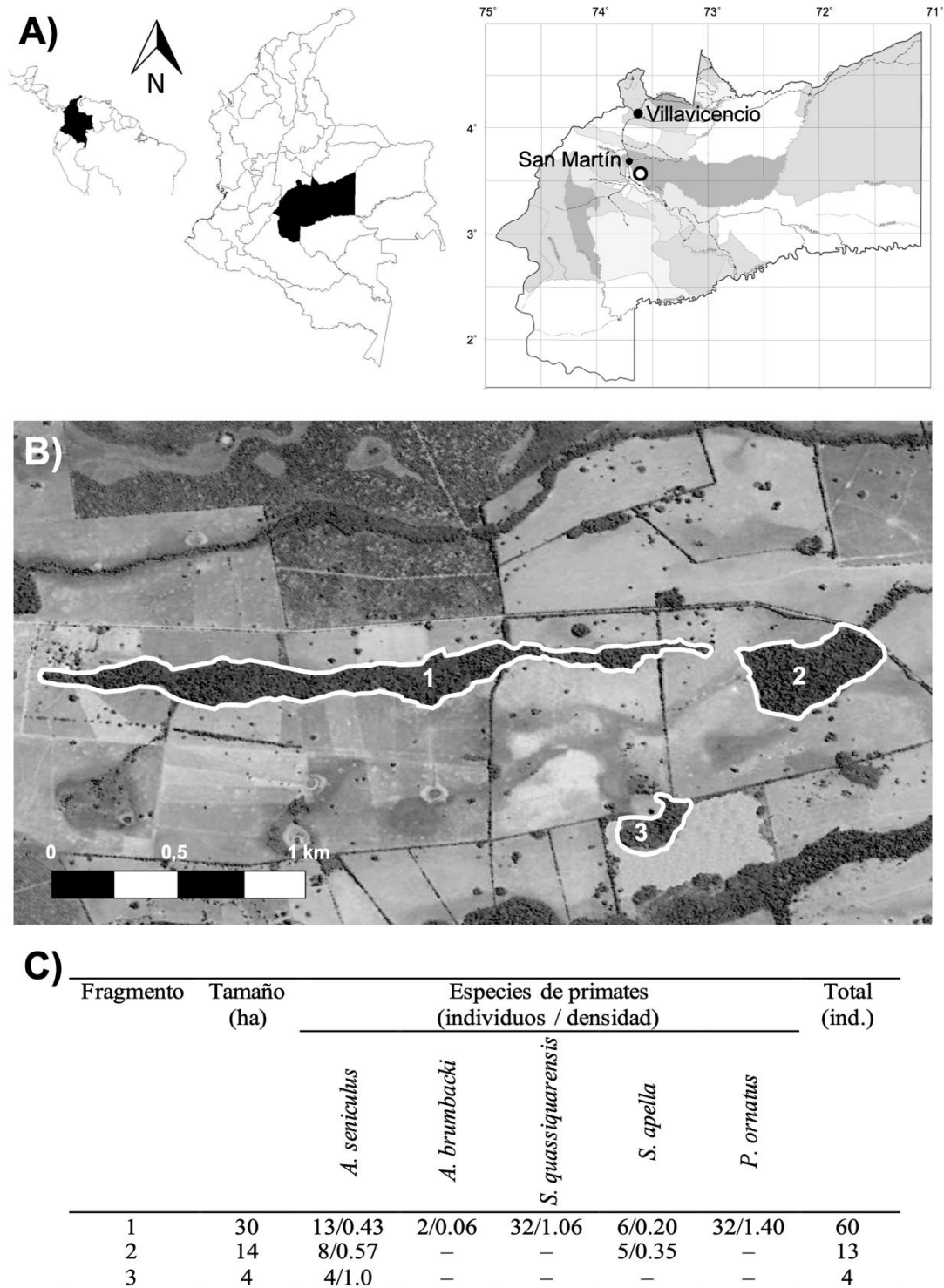


Figura 1. Localización del área de estudio: A) Municipio de San Martín, Meta - Orinoquia Colombiana, B) Finca Santa Rosa y los tres fragmentos de bosque de galería seleccionados y C) Características físicas, diversidad y abundancia de los primates en cada uno de los fragmentos en San Martín, Meta-Colombia.

5.2 Fase de campo

El trabajo de campo se realizó durante el mes de enero del 2019. Se siguieron los protocolos de Noriega & Fagua (2009), donde plantean la metodología de muestreo que garantiza una alta efectividad en un solo evento de muestreo y en una sola época estacional. Para la cuantificación de las tasas de remoción, se colocaron 10 unidades experimentales por fragmento que consistían en 100 g de excremento puesto directamente sobre el suelo, por un tiempo de 48 horas, el cual se pesó en campo antes y al final del experimento, para determinar la cantidad de materia orgánica removida por los escarabajos coprófagos. Para el análisis de la diversidad del ensamblaje se realizó un muestreo con trampas pitfall. Este tipo de trampas requieren un bajo esfuerzo, bajos costos y generan buenos resultados para estudios rápidos a corto plazo (Noriega & Fagua, 2009) y consisten en vasos desechables plásticos de 1000 ml de capacidad enterrados a ras del suelo y con 500 ml de etanol al 70%; usándose como cebo 100 gr de excremento de cerdo y humano en proporción 1:1. A pesar que el excremento de cerdo y humano no se encuentra en la zona, las características alimenticias corresponden al excremento de un omnívoro, lo que lo hace más atractivo para los escarabajos debido a la alta concentración de nitrógeno y fósforo en las heces, siendo nutrientes importantes para el desarrollo del ciclo de vida (Martínez *et al.*, 2012). En cada uno de los tres fragmentos de bosque seleccionados, se instaló un transecto lineal de 10 trampas separadas entre sí por 50 m de distancia, para un transecto total de 500 m y se mantuvieron expuestas por un tiempo de 48 horas desde su colocación hasta el momento de la colecta. Los datos obtenidos se usaron como base para elaborar la etiqueta de colección. Luego de las 48 horas el remanente fue pesado para determinar la cantidad de materia orgánica que fue consumida o desplazada por los escarabajos coprófagos. Una vez se recogieron las trampas, los escarabajos fueron colocados en bolsas herméticas con alcohol al 70% y llevadas al laboratorio.



Figura 2. Trampa pitfall con cebo de estiércol de cerdo y humano.

5.3 Fase de laboratorio

Las muestras de las trampas fueron llevadas al laboratorio de Zoología y Ecología Acuática LAZOEA de la Universidad de Los Andes donde se realizaron los respectivos montajes y se determinaron los individuos hasta especie (Figura 3), comparándolo con el material colectado previamente en otras salidas, con material depositado en la Colección de Entomología del Museo de Historia Natural de los Andes (EANDES), con el uso de varias claves taxonómicas a nivel de género y especie (Medina & Lopera-Toro, 2000; Edmonds & Zidek, 2004; González, *et al.* 2009; Camero, 2010; Vaz de Mello, *et al.* 2011; Delgado y Curoe, 2014) y la asesoría taxonómica de Jorge Ari Noriega. Adicionalmente las unidades experimentales y de control se llevaron directamente al laboratorio de biología de la Universidad Central para pesar y secar en un horno a 80C° por 48 horas para calcular la cantidad de agua contenida.

Adicionalmente los ejemplares colectados fueron clasificados según el gremio al que pertenecen: endocópridos, telecópridos y paracópridos (Halffter y Edmonds, 1982). Y estos a su vez se clasificaron de acuerdo a su tamaño en pequeños (p; < 10 mm), medianos (m; 10.1 a 17.9 mm) y grandes (g; > 18 mm), con base en la propuesta de Doube (1991). Para la medición de la biomasa por especie, se siguió la metodología usada por Noriega *et al.* (2012), la cual consistió en la selección de 10 individuos al azar de cada especie, los cuales fueron deshidratados en un horno a 150 °C durante 12 h. Después se pesaron en una balanza electrónica de precisión (Sartorius BP 210S), calculando el peso promedio por individuo de cada especie.



Figura 3. Limpieza de escarabajos y clasificación hasta especie de cada una de las muestras.

5.4 Análisis de resultados

La representatividad del muestreo se evaluó por medio de curvas de acumulación de especies según el número de especímenes colectados para los tres fragmentos. Se verificó la normalidad de los datos con una prueba de Shapiro–Wilk y una prueba de Barlett para evaluar la homogeneidad de las varianzas. Se aplicaron diferentes índices (Shannon–Wiener, Margalef, Dominancia, Equitabilidad y similitud de Jaccard) para el cálculo de la diversidad alfa y beta. Para determinar la existencia de diferencias entre los valores encontrados para los tres fragmentos se realizaron pruebas de análisis de varianza (ANOVA) de una vía para la abundancia, riqueza y riqueza de gremios y pruebas de Kruskal–Wallis para la biomasa y la tasa de remoción. A estos resultados se les realizó una prueba de contraste “*post-hoc*” usando la corrección de Bonferroni de comparaciones múltiples entre los fragmentos para evidenciar diferencias significativas. Todas las pruebas estadísticas se hicieron en el programa PAST v. 3.24 (Hammer *et al.*, 2001), para Mac con un nivel de confianza de $\alpha = 0.05$.

6. RESULTADOS

La representatividad del muestreo se evaluó por medio de curvas de acumulación de especies según el número de especímenes colectados para los tres fragmentos. Se verificó la normalidad de los datos con una prueba de Shapiro–Wilk y una prueba de Barlett para evaluar la homogeneidad de las varianzas. Las curvas de acumulación de especies evidencian la eficiencia del muestreo, mostrando una alta eficiencia en la colecta realizada en cada uno de los fragmentos para la temporada seca, indicando que el esfuerzo de muestreo fue el adecuado para coleccionar la gran mayoría de especies que se esperarían encontrar en estos fragmentos de bosque de galería (Figura 4).

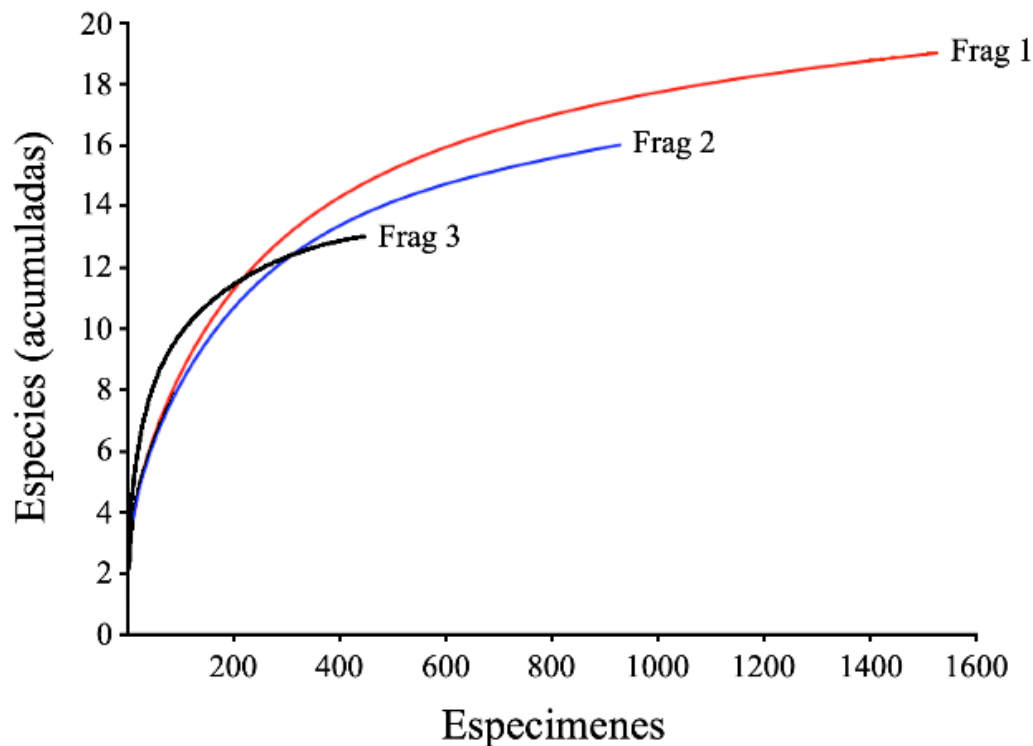


Figura 4. Curvas de acumulación de especies en cada uno de los fragmentos estudiados en San Martín, Meta, Colombia.

En los muestreos realizados en la temporada seca en la finca Santa Rosa, se colectaron 2907 individuos, pertenecientes a 26 especies agrupadas en 6 tribus y 11 géneros. En el fragmento 1 (F1) se colectaron 1528 individuos pertenecientes a 19 especies y 10 géneros, en el fragmento 2 se capturaron 930 individuos representados en 16 especies y 8 géneros y finalmente en el fragmento 3 se colectaron 449 individuos en 13 especies y 6 géneros (Tabla 1; Figura 5). Los resultados obtenidos en las pruebas de riqueza y abundancia entre los fragmentos muestran que existen diferencias estadísticamente significativas, tanto para la riqueza ($df=2$, $F=8.57$, $p=0.0013$), como para la abundancia ($df=2$, $F=14.38$, $p<0.001$), mostrando la variación existente entre los tres fragmentos de bosque de galería (Figura 6).

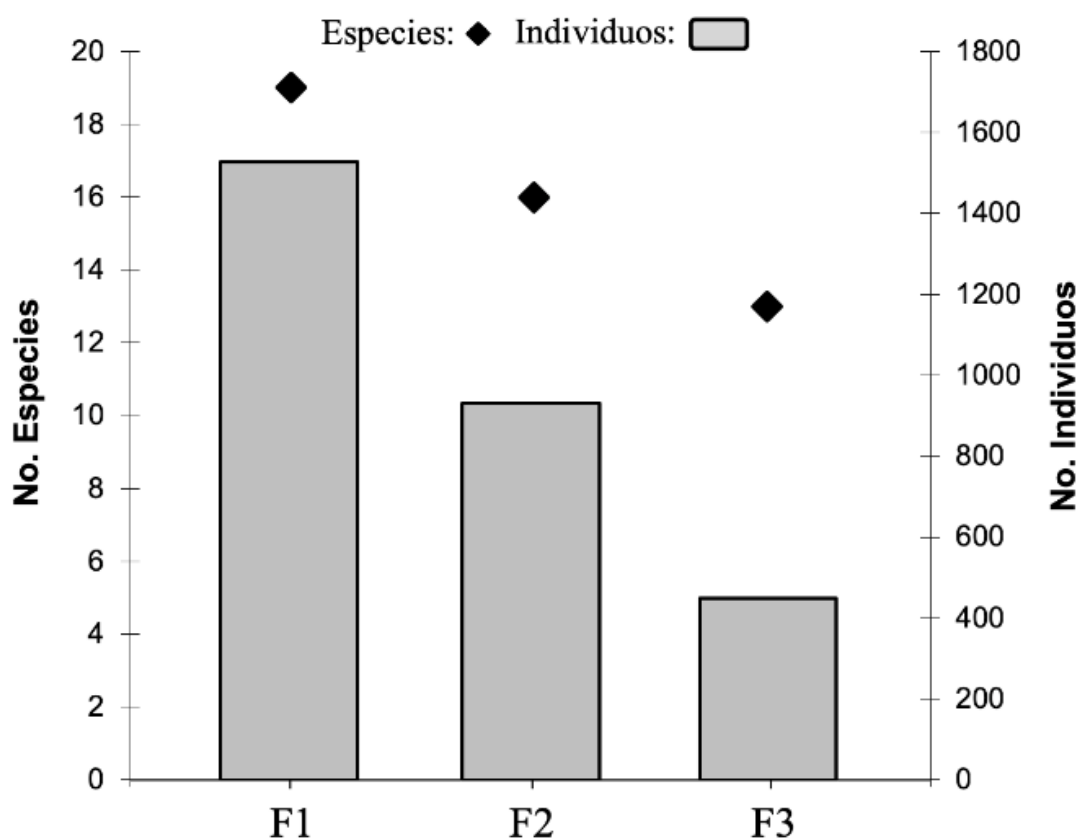


Figura 5. Variación en la abundancia y en la riqueza de especies en cada uno de los fragmentos muestreados en San Martín, Meta, Colombia.

El género *Canthidium* posee el mayor número de especies (N=5), siendo *Canthidium aff. euchalceum* la más abundante para este género. *Onthophagus haematopus* Harold, 1875 fue la especie más abundante (N=1440) teniendo una representatividad del 26.84%, seguida de *Onthophagus buculus* Mannerheim (1829) (N=718) con el 13.38% del total de individuos capturados. Las especies menos abundantes en el muestreo fueron *Uroxys* sp. 1, *Uroxys* sp. 2 y *Onthophagus marginicollis* Harold (1880), con un individuo cada una, representando el 0.06%. (Tabla 1). Se encontraron seis especies comunes en todos los fragmentos: *Ateuchus cf. pygidialis* Balthasar (1939), *Canthon aequinoctialis* Harold (1868), *Dichotomius mamillatus* Felsche (1901), *Dichotomius nisus* Oliver (1789), *Onthophagus buculus* y *Onthophagus haematopus*. Diez especies fueron exclusivas a uno de los fragmentos, para el fragmento 1 se encontraron: *Uroxys* sp. 1, *Uroxys* sp. 2, *Canthidium funebre* Balthasar, 1939, *Eurysternus foedus* Guérin, 1844 y *Oxysternon conspicillatum* Weber, 1801, para el fragmento 3 fueron: *Canthon juvenicus* Harold 1868), *Canthon luteicollis* Erichson (1847), *Scybalocanthon* sp., *Canthidium* sp. 1 y *Onthophagus marginicollis* (Tabla 1).

Tabla 1. Listado de las especies de escarabajos coprófagos y número de individuos colectados en San Martín, Meta, Orinoquia Colombiana.

Grupo funcional (GF): paracópridos (P), telecópridos (T), endocópridos (E) y pequeño (p; <10 mm), mediano (m; 10.1 a 17.9 mm) y grande (g; >18 mm).

Tribu	Especie	GF	Biomasa (gr)		Fragmentos			Total (%)
			1 ind	Total	F1	F2	F3	
Ateuchini	<i>Ateuchus cf. pygidialis</i> (Balthasar, 1939)	Pp	0.026	0.546	3	6	12	21 (0.39)
	<i>Uroxys</i> sp. 1	Pp	0.007	0.007	1	0	0	1 (0.02)
	<i>Uroxys</i> sp. 2	Pp	0.005	0.005	1	0	0	1 (0.02)
Deltochilini	<i>Canthon aequinoctialis</i> Harold, 1868	Tm	0.072	2.952	5	13	23	41 (0.76)
	<i>Canthon juvenicus</i> (Harold, 1868)	Tp	0.010	0.040	0	0	4	4 (0.07)
	<i>Canthon luteicollis</i> (Erichson, 1847)	Tm	0.035	3.745	0	0	107	107 (1.99)
	<i>Canthon aff. juvenicus</i>	Tp	0.011	0.033	0	1	2	3 (0.06)
	<i>Deltochilum guildingii</i> (Westwood, 1835)	Tg	0.631	5.048	5	3	0	8 (0.15)
	<i>Deltochilum orbiculare</i> Lansberge, 1874	Tg	0.758	1.516	1	1	0	2 (0.04)
	<i>Deltochilum cf. parile</i> Bates, 1887	Tm	0.320	3.840	7	5	0	12 (0.22)
	<i>Scybalocanthon</i> sp.	Tp	0.029	0.058	0	0	2	2 (0.04)
Coprini	<i>Canthidium euchalceum</i> Balthasar, 1939	Pp	0.017	0.204	0	4	8	12 (0.22)
	<i>Canthidium aff. euchalceum</i>	Pp	0.015	0.285	12	7	0	19 (0.35)
	<i>Canthidium funebre</i> Balthasar, 1939	Pp	0.014	0.042	3	0	0	3 (0.06)
	<i>Canthidium</i> sp. 1	Pp	0.011	0.022	0	0	2	2 (0.04)
	<i>Canthidium</i> sp. 2	Pp	0.009	0.027	2	1	0	3 (0.06)
	<i>Dichotomius mamillatus</i> (Felsche, 1901)	Pg	0.398	133.7	183	125	28	336 (6.26)
	<i>Dichotomius nisus</i> (Oliver, 1789)	Pm	0.276	30.91	63	38	11	112 (2.09)
	<i>Ontherus aphodioides</i> Burmeister, 1874	Pm	0.031	0.434	10	4	0	14 (0.26)

	<i>Ontherus pubens</i> Génier, 1996	Pm	0.036	0.540	11	4	0	15 (0.28)
Eurysternini	<i>Eurysternus caribaeus</i> (Herbst, 1789)	Eg	0.081	0.810	8	2	0	10 (0.19)
	<i>Eurysternus foedus</i> Guérin, 1844	Em	0.095	1.615	17	0	0	17 (0.32)
Onthophagini	<i>Onthophagus buculus</i> Mannerheim, 1829	Pp	0.011	7.898	386	238	94	718 (13.38)
	<i>Onthophagus haematopus</i> Harold, 1875	Pp	0.012	17.28	807	478	155	1440 (26.84)
	<i>Onthophagus marginicollis</i> Harold, 1880	Pp	0.015	0.015	0	0	1	1 (0.02)
Phanaeini	<i>Oxysternon conspicilliatum</i> (Weber, 1801)	Pg	0.614	1.842	3	0	0	3 (0.06)
Abundancia					1528	930	449	2907
Riqueza					19	16	13	26
Dominancia <i>D</i>					0,359	0,349	0,228	
Shannon <i>H</i>					1,376	1,372	1,749	
Margalef					2,455	2,196	1,865	
Equitatividad <i>J</i>					0,467	0,495	0,681	

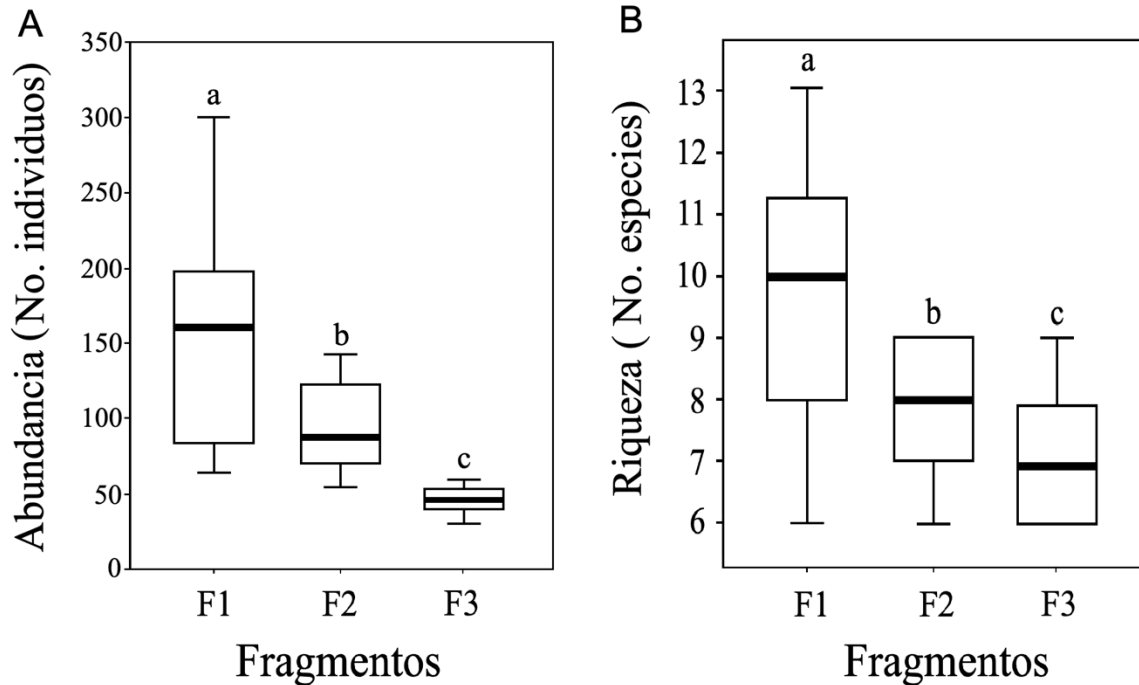


Figura 6. Diagramas de caja y bigotes para: (A) Abundancia (número de individuos) por fragmento de bosque de galería y (B) riqueza (número de especies) por fragmentos de bosque de galería, en San Martín, Meta, Colombia.

En cuanto al índice de diversidad de Margalef, este mostró mayor riqueza específica en el fragmento 1 (2.455), presentando valores más altos que en los restantes fragmentos (Tabla 1). En cuanto a los valores de equitatividad por fragmento muestreado, se encontró que los tres fragmentos presentan valores relativamente similares, donde el valor más alto se encuentra en el fragmento 3 ($J=0.681$). Los valores del índice de Shannon muestran mayor diversidad específica en F3 ($H=1.749$), mientras que los valores para F1 y F2 son muy similares ($H1=1.376$ y $H2=1.372$). En dominancia de especies el fragmento 1 presenta los valores más altos ($D=0.359$), y el fragmento 3 posee los valores más bajos ($D=0.228$) (Tabla 1). Del total de especies colectadas seis fueron comunes a los tres fragmentos, destacando por poseer un gran número de individuos capturados, *Dichotomius mamillatus*, *Dichotomius nisus*, *O. buculus* y *O. haematopus*. Los fragmentos 2 y 3, tuvieron el 63% de similitud entre sí en contraste con el

fragmento 1 que tuvo el 30% de similaridad con respecto a los bosques de galería 1 y 2 (Fig. 7).

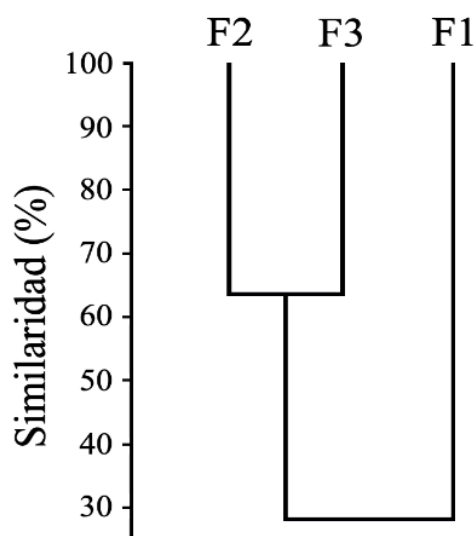


Figura 7. Similitud (basado en el índice de Sorensen) entre los tres fragmentos de bosque de galería en San Martín, Meta, Colombia. conglomerados.

Con respecto a los gremios, en los tres bosques de galería, 16 especies tienen hábitos cavadoras (paracópidas), ocho son rodadoras (telecrópidas) y dos son residentes (endocópidas) (Tabla 1, Fig. 8A). En los tres fragmentos de bosques de galería, se presenta una dominancia del gremio de paracópidos con 16 especies, representando el 61.53% de la totalidad de los individuos muestreados, los telecrópidos representan el 30.76% y los endocópidos el 7.69% (Fig. 8B). Este último gremio, el menos abundante, no estuvo presente en el fragmento tres. Para la presente investigación se encontraron variaciones en la distribución del ensamblaje en cada uno de los fragmentos, aunque la diferencia en la riqueza de gremios funcionales no fue estadísticamente significativa ($df=2$, $F=0.225$, $p=0.8002$). En términos generales se evidencia un patrón decreciente de riqueza y abundancia por cada uno de los gremios.

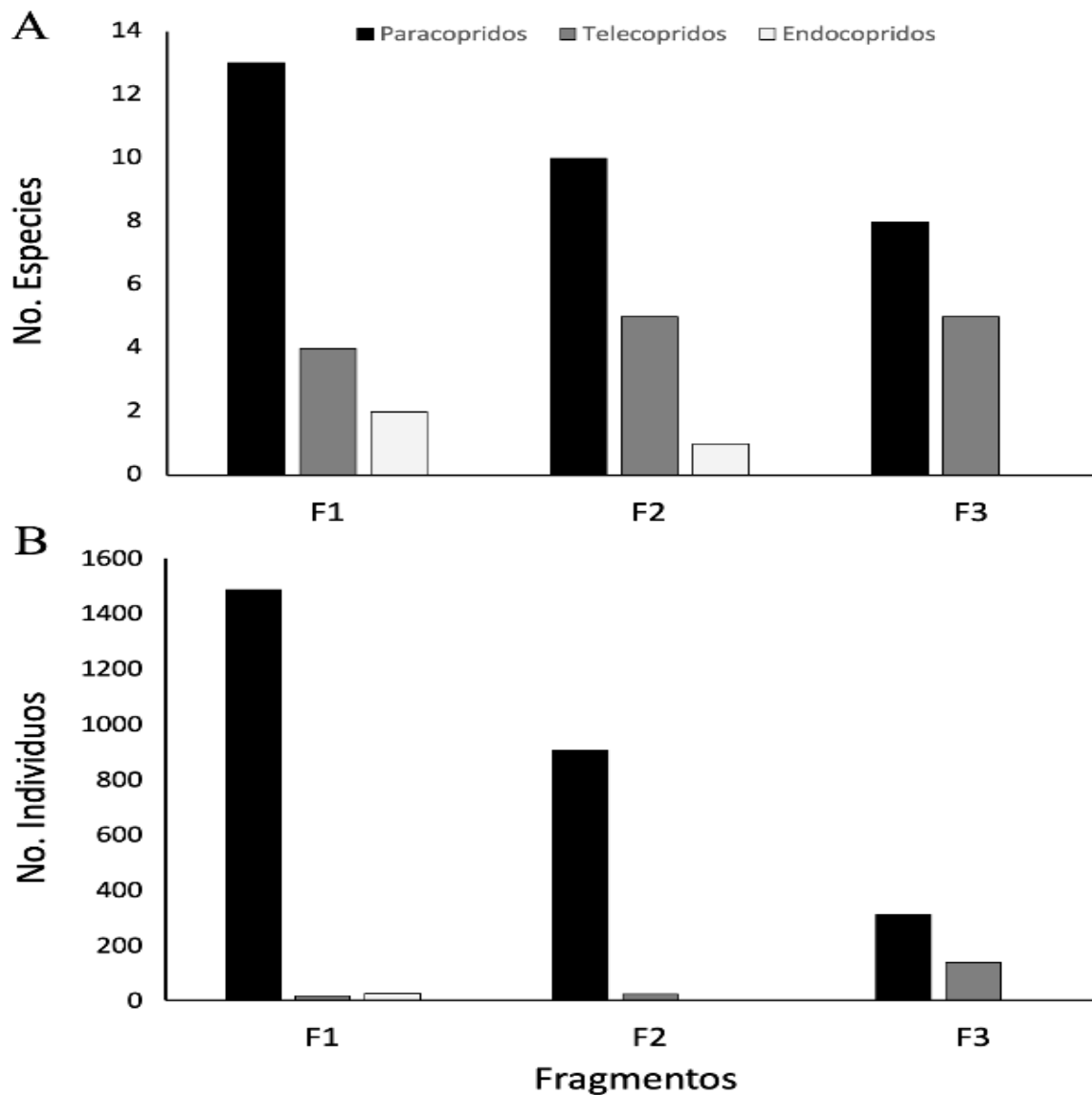


Figura 8. A) Número de especies y B) número de individuos para los tres gremios de relocalización del recurso alimenticio (paracópridos, telecópridos y endocópridos) para cada uno de los fragmentos estudiados en temporada seca, San Martín, Meta, Colombia.

Al comparar los fragmentos se observan cambios en las comunidades de escarabajos, manifestados en la reducción en el número de especies y cambios en la composición, desde el fragmento más grande (F1) y conservado, hasta el más pequeño y con mayor influencia del efecto de borde (F3). El tamaño de los escarabajos varía de acuerdo con el tamaño del fragmento de bosque. En general el gremio funcional dominante son los paracópridos de tamaño pequeño (p , <10 mm), presentándose en los tres fragmentos especies comunes como

Ateuchus. cf. *pygidialis*, *O. buculus* y *O. haematopus*. Adicionalmente se encontró que los fragmentos 1 y 2 comparten tres especies paracópidas de tamaño mediano (m; 10.1 a 17.9 mm) como *D. nisus*, *Ontherus aphodioides* Burmeister, 1874 y *Ontherus pubens* Génier, 1996. Los escarabajos de tamaño grande (g, > 18 mm), están representados por cinco especies, donde la mayor abundancia se da en los fragmentos de mayor área, en comparación con el fragmento tres que solo posee una especie *D. mamillatus*. La presencia de endocópidos es muy baja en los dos primeros fragmentos, solamente representados por dos especies de tamaño mediano y grande, siendo estas *Eurysternus caribaeus* Herbst, 1789 y *Eurysternus foedus*, la presencia es nula en el fragmento más pequeño (Fig. 9; Tabla 1).

En los bosques de galería muestreados no se encontraron diferencias estadísticas significativas en términos de biomasa (KW=2.926, p=0.212). Sin embargo, al analizar los valores por fragmento se encuentra que la biomasa total decrece a medida que los fragmentos se hacen más pequeños. Para el fragmento 1, la biomasa fue de 115.807 gr, representando el 54.26%. Valores inferiores se reportan para el fragmento 2 (74.558 gr) y el fragmento 3 (23.08 gr). Los tamaños grandes de escarabajos coprófagos aportan la mayor cantidad de biomasa por fragmento representando el 66.96% del total analizado. Durante los muestreos el gremio de paracópidos representan el 90.78% de biomasa, siendo *D. mamillatus*, la especie de hábitos paracópidos de tamaño grande con la mayor proporción de biomasa (133.7 gr) en los tres fragmentos, representado el 54.47% en el fragmento 1, el 37.21% para el fragmento 2 y finalmente el 8.33% para el fragmento 3. Las especies de tamaño pequeño (p, <10 mm), tuvieron relevancia en abundancia numérica como *O. buculus* y *O. haematopus*; pero sus valores de biomasa a nivel

del ensamblaje en los tres bosques son bajos correspondiendo a el 3.7% y 8.09% respectivamente (Tabla 1).

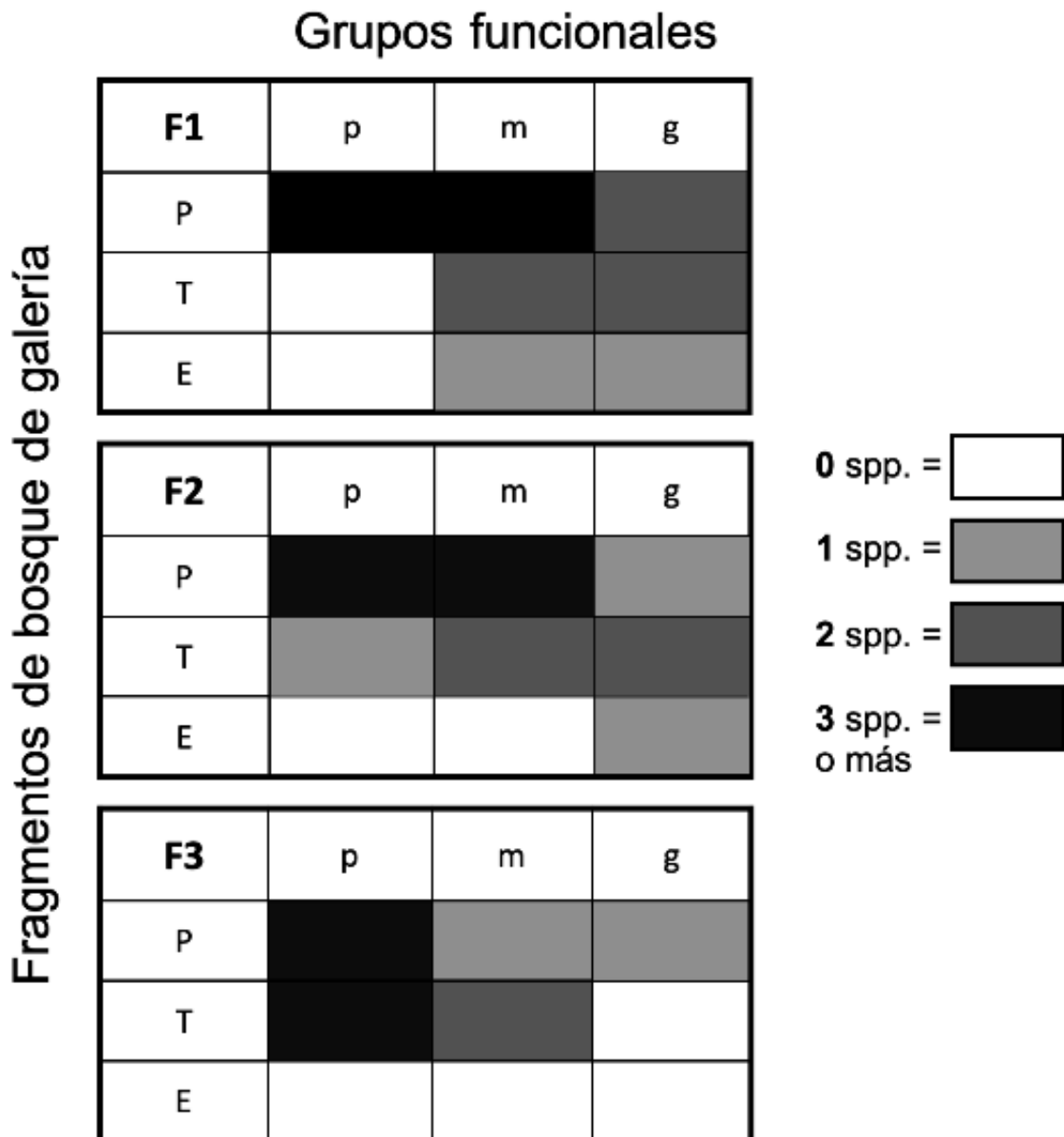


Figura 9. Tamaños (pequeño, p; mediano, m; y grande, g) y grupos funcionales (Paracópridos, P; Telecópridos, T; y Endocópridos, E) de escarabajos coprófagos en cada uno de los fragmentos estudiados en San Martín, Meta, Colombia.

En lo referente a la remoción de excremento en la temporada seca en los tres fragmentos de bosques de galería, los resultados obtenidos en los muestreos realizados, la remoción del excremento por los escarabajos coprófagos presenta diferencias significativas ($KW=15.15$, $p<0.001$). En todos los fragmentos la tasa de remoción fue alta, debido a que los experimentos con 100 gr de excremento fueron removidos en menos de 48 horas, demostrando la efectividad de estos insectos en el traslado de este recurso. Para el fragmento 1, la tasa de remoción estuvo por encima de los 100 gr. Para el fragmento 2, los rangos de remoción fueron mas amplios, presentando un promedio de 92.5 gr removidos y para el fragmento 3, a pesar de tener menos especies y menor biomasa de escarabajos presenta una remoción media de 90 gr (Fig. 10).

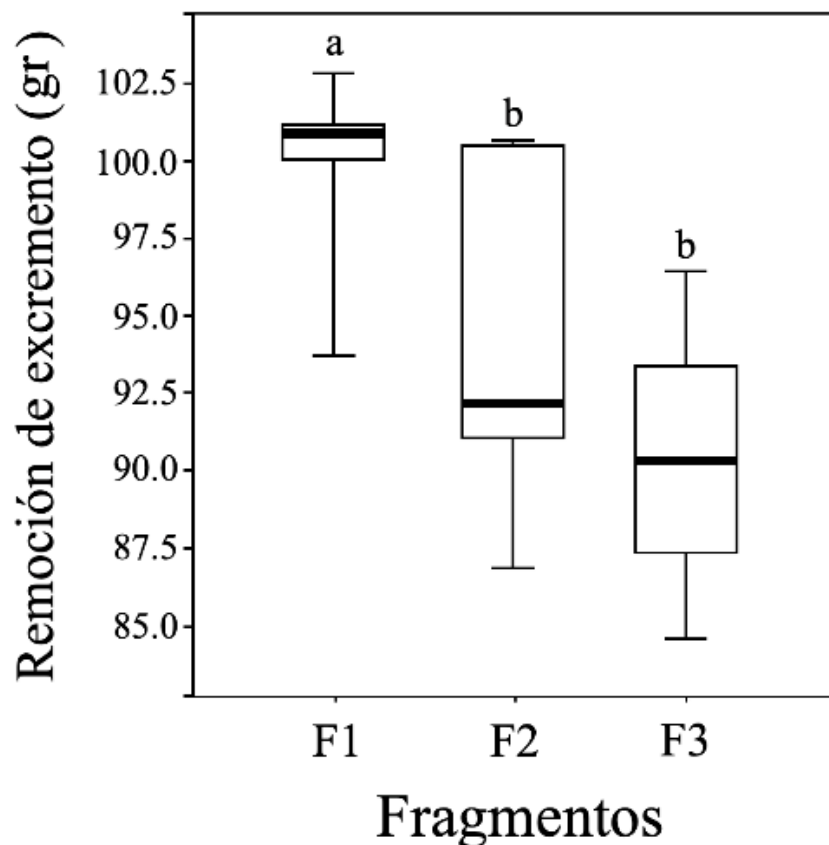


Figura 10. Remoción de excremento por escarabajos coprófagos en cada uno de los fragmentos estudiados en San Martín, Meta, Colombia.

Estos resultados obtenidos durante el muestreo de los tres fragmentos de bosque durante la temporada seca, muestran una tasa de remoción alta debido a la riqueza y abundancia de especies que se encontraron en cada uno de los bosques de galería y en especial al gremio de paracrópodos, considerados un gremio eficiente en la remoción de excremento.

7. DISCUSIÓN

En términos generales, la fuerte fragmentación de los bosques de galería en la región de los Llanos Orientales de Colombia ha generado una estructura de parches aislados con características que difieren de los pocos bosques continuos que existen, afectando la diversidad y funcionalidad de los mismos. Los resultados obtenidos en este trabajo concuerdan con el patrón descrito por Fahrig (2003), quien plantea que la pérdida de hábitat afecta negativamente a la diversidad y que los organismos responden a estas alteraciones que se dan en el paisaje por acción antrópica. Este cambio en la estructura del paisaje incrementa la heterogeneidad y subdivisión del hábitat original en este ecosistema. En este contexto, la presente investigación cuantificó las tasas de remoción de excremento por parte de los escarabajos coprófagos en tres fragmentos bosque de galería, en la finca Santa Rosa en San Martín Meta, Colombia. Los resultados evidencian un fuerte efecto negativo en la diversidad y en las tasas de remoción a medida que disminuíamos en el tamaño del fragmento. Es evidente que existe una relación muy estrecha entre el tamaño del fragmento, la diversidad en la comunidad de primates, la diversidad de los escarabajos coprófagos que afecta directamente y de manera significativa las tasas de remoción del excremento.

De acuerdo con las curvas de acumulación, los fragmentos de bosque mostraron buena representatividad del área de estudio, demostrando que los métodos de colecta utilizados fueron los adecuados para la captura de los escarabajos. Esto significa que se pueden hacer comparaciones entre los fragmentos, garantizando la confiabilidad de los datos. Es de anotar que las curvas no llegaron a la asíntota, sugiriendo que en trabajos posteriores es posible encontrar especies adicionales con números poblacionales muy bajos (*i.e.*, especies raras) que habiten estos fragmentos de bosque. En este estudio se encontraron diferencias significativas

en la abundancia y en la riqueza entre los tres fragmentos estudiados, encontrándose 26 especies presentes en la temporada seca, las cuales representan el 9.18% de la totalidad de especies reportadas para el país (Medina *et al.*, 2001), y el 24,76% de la totalidad de especies registradas para la Orinoquia (Medina & Pulido, 2009). Se reportan valores de riqueza cercanos comparados con el trabajo de Noriega *et al.* (2007), quienes registran 22 especies y el trabajo de Amézquita *et al.* (1999), quienes registran 32 especies. Es evidente que, en el fragmento de bosque de galería más pequeño, se encontró una menor riqueza y abundancia de escarabajos en relación con el fragmento de bosque más grande y conservado, siendo los escarabajos un grupo sensible a los cambios de vegetación ya que la reducción del hábitat afecta directamente a los mamíferos (Celi *et al.*, 2004; Halfpeter & Arellano, 2002). Estos valores de riqueza y abundancia concuerdan con la teoría de la oferta de hábitat de Fahrig (2013), donde se plantea que el tamaño del fragmento influye en la riqueza y abundancia de las especies. Sin embargo, diferentes estudios han confirmado que mientras algunas especies se ven afectadas, otras pueden llegar a beneficiarse, tal es el caso de *Canthon luteicollis* escarabajo telocóprido de tamaño mediano que aparece exclusivamente en el fragmento pequeño. Es de anotar que este género tiene presencia casi exclusiva en este fragmento, concordando con los hallazgos de Caez & Carmela (2012), en donde reportan que *Canthon* es un indicador de áreas con perturbación intermedia. Esto indicaría que el fragmento tres, a pesar de ser el más pequeño y con un bosque no tan maduro, presenta condiciones apropiadas cercanas a un bosque secundario en recuperación logrando presentar una cobertura vegetal mínima. Este género está relacionado con el excremento de monos y concuerda con los hábitos de los grupos de primates que allí habitan, dado que este último fragmento del área de estudio es zona de paso de primates (Cultid, *et al.* 2012; Sánchez-Huerta, *et al.* 2019).

La mayor riqueza y abundancia fue encontrada en el fragmento 1 (30 ha), que cuenta con la mayor área de los tres fragmentos estudiados y con las mejores condiciones, presentando alteraciones mínimas. Esta relación de área con riqueza y abundancia de los escarabajos concuerda con lo reportado por Klein (1989), Andresen (2003), y Braga *et al.* (2003), para la Amazonia Brasileira y con los resultados obtenidos por Escobar (2004) en los Andes Colombianos. Este patrón es directamente proporcional, a mayor área, mayor número de primates que habitan los bosques y por ende mayor diversidad y abundancia de escarabajos coprófagos (Laverde *et al.*, 2002; Andresen, 2003). La riqueza disminuye desde los fragmentos más grandes y mejor conservados a los más pequeños y más intervenidos como consecuencia de la actividad humana. El valor del índice de Margalef fue más alto en el primer fragmento encontrándose diferencia estadísticas significativas, confirmando la diversidad de especies presentes en el primer fragmento con respecto al último que se encuentra más intervenido. Es en esta disminución de área y calidad de hábitat del cada uno de los fragmentos, donde se ve reflejada la preferencia ecosistémica de algunas especies. Dos especies del género *Onthophagus* con hábitos semi generalistas fueron muy abundantes en los tres fragmentos (*O. buculus* y *O. haematopus*), pero disminuyen fuertemente su abundancia, lo que permite inferir que es proporcional al tamaño y a la calidad de hábitat del fragmento.

Al comparar los fragmentos de bosque, se observaron cambios en el ensamblaje de los escarabajos coprófagos, manifestándose en la reducción del número de especies y cambios en la composición a medida que los fragmentos cambian su cobertura vegetal y tamaño. Los fragmentos con más relación de acuerdo a la gráfica de similaridad de especies, corresponden a los fragmentos 2 y 3, presentando una estructura más homogénea, donde las especies poseen estructuras similares. Estos fragmentos comparten especies como *A. cf. pygidialis*, *C. aequinoctialis*, *Canthidium euchalceum* Balthasar, 1939, *D. mamillatus*, *D. nisus*, *O. buculus*

y *O. haematopus*, con tendencia generalista, que pueden encontrarse en los bordes de los bosques, con alta capacidad para entrar y salir de los fragmentos, y con rango trófico muy amplio, incluyendo ganado vacuno y equino (Amézquita *et al.*, 1999). Caso contrario sucede con el fragmento 1, el cual posee especies más estrictas en sus hábitos debido posiblemente a la existencia de poblaciones de primates más constantes que habitan este bosque, tal como lo propone Amézquita & Favila (2010), quienes evidenciaron la preferencia por el recurso de primates frente al vacuno. Este fragmento al presentar vegetación más madura con árboles de gran porte y cobertura más homogénea permite que se encuentren mayores especies de escarabajos adaptados a condiciones microclimáticas de zonas de bosque poco alterado, como lo demuestra Escobar (2002), en los estudios de paisajes heterogéneos andinos, evidenciando una alta similaridad de especies entre bosques con características forestales similares.

Al comparar los tres fragmentos de bosque de galería, se encontraron diferencias en la estructura del ensamblaje de los escarabajos coprófagos, presentándose variaciones en los gremios según el tamaño de los fragmentos. Esto se debe a la estructura del bosque que está presente en cada uno de los fragmentos, propiciando que escarabajos típicos de bosques primarios como las especies asociadas al fragmento 1, puedan estar presentes en bosque secundarios pero ausentes en bosques más intervenidos (Escobar, 2004). Un bosque más conservado permite microclimas más favorables (*e.g.*, bajas temperaturas y alta humedad), generando que los suelos no pierdan grandes cantidades de agua, siendo favorable para la anidación aún en temporada seca, lo cual permite que los servicios ecosistémicos proporcionados por los escarabajos sean constantes (Huerta *et al.*, 2018). Es de resaltar que a medida que los bosques decrecen en área, también se presenta una disminución en la abundancia y riqueza de los escarabajos. Es claro que la fragmentación de los bosques de galería afecta la estructura de los ensamblajes de escarabajos, generando adaptaciones a las

condiciones ambientales y presentando comunidades más estables y homogéneas, coincidiendo con los trabajos de Escobar (2004), Amézquita & Favila (2010) y Martínez (2012), donde encontraron una relación directa entre el tamaño del fragmento del bosque y las comunidades que allí se presentan. En los fragmentos estudiados el gremio paracóprido fue el más abundante para los tres bosques, destacándose tamaños corporales de escarabajos mediano y grande en el fragmento 1, pero a medida que los fragmentos pierden área, se presenta recambio en los grupos funcionales y en el tamaño de los escarabajos. Noriega *et al.* (2008) propone una presencia alta de especies paracópridas está relacionada con la abundancia de recurso, haciendo que este gremio sea más exitoso, concordando con la cantidad de individuos. Los telocópridos de tamaño pequeño están ausentes en el fragmento 1, pero aparecen en los bosques 2 y 3, esto quizás se deba a que disminuye la competencia por el recurso al no presentarse una gran abundancia de escarabajos de gran talla, permitiendo que escarabajos de talla pequeña aprovechen el recurso. El gremio menos abundante fueron los endocópridos, esto quizás está relacionado con alta competitividad por el recurso, puesto que estos grupos necesitan que el excremento no sea removido para poder anidar y completar su ciclo de vida.

En este estudio de cuantificación de las tasas de remoción, se encontraron diferencias significativas entre fragmentos, sin embargo, la eficiencia de remoción es alta superando los 90 gr por fragmento en un tiempo de 48 horas. Estos valores están estrechamente relacionados con las abundancias de las tropas de monos que habitan cada uno de estos bosques, las cuales proveen un recurso importante y permanente que contribuye a que se presente una alta riqueza y abundancia. La relación entre biomasa y tamaño corporal de los escarabajos contribuye a tener grandes tasas de remoción de excremento en un tiempo muy corto. Los experimentos realizados en cada uno de los fragmentos, demuestran la estrecha relación que existe entre la biomasa, el tamaño corporal de los escarabajos coprófagos, el tamaño de los bosques y el

recurso. Varios autores (Klein, 1989; Andresen, 2003; Anduaga, 2004) reportan resultados similares al comparar bosques continuos y fragmentos de bosque de 1 a 10 hectáreas, donde el tamaño de los escarabajos presenta correlaciones positivas a las tasas de remoción. Esto sugiere una presencia de mamíferos productores de estiércol como los monos aulladores en este tipo de hábitat, contribuyendo a la abundancia y diversidad de los escarabajos coprófagos, tal como lo reporta Estrada *et al.* (2002). En la presente investigación se encontró que algunas especies de tamaño grande y mediano no se encontraban en todos los fragmentos, pero se observó que estas especies eran remplazadas por especies pequeñas de hábitos paracópridos. Al estudiar los fragmentos se observa que los valores de biomasa aumentan desde el fragmento más pequeño al más grande. Las especies de tamaño pequeño se encuentran en mayor medida en los fragmentos de tamaño reducido, donde están más representados los paracópridos y telecópridos, esto quizás se presenta debido a la poca competencia que se ejerce sobre el recurso por parte de escarabajos de tamaño grande y mediano, los cuales desaparecen en estos fragmentos, disminuyendo la competencia interespecífica. Es interesante observar como estos escarabajos de talla pequeña, aumentan su presencia, a medida que el bosque decrece en área. En contra parte, los escarabajos de mayor tamaño y biomasa necesitan áreas más grandes y mayores cantidades de excremento, por consiguiente, realizaran mayor remoción, contribuyendo en mayor medida a los servicios ecosistémico (Noriega *et al.*, 2012). Escarabajos como *Delthochilum guidingii* Westwood (1835), *Delthochilum orbiculare* Lansberge(1874), *D. mamillatus*, *C. aequinoctialis*, *C. luteicollis* y *Oxysternon conspicillatum*, remueven grandes cantidades de estiércol en un tiempo más corto que las especies de menor tamaño. Estos datos concuerdan con lo reportado por Horgan (2005), y Amezcuita & Favila (2010), donde mencionan una gran remoción de excremento y de semillas en selvas tropicales fragmentadas, en áreas grandes de bosque.

Para los tres bosques de galería en San Martín Meta, el gremio con mayor biomasa acumulada fueron los paracópridos, siendo estos considerados como uno de los más importantes y dominantes, coincidiendo con lo reportado por Slade *et al.* (2007), y Amezcuita & Favila (2010), quienes reportan datos semejantes en cuanto a la abundancia de este gremio en bosques tropicales. La especie *D. mamillatus* de hábito paracóprido presentó los más altos niveles de biomasa en cada uno de los tres fragmentos, coincidiendo con los resultados presentados por Amézquita *et al.* (1999), en remantes de bosques de la Orinoquia Colombiana. Esta especie es considerada de hábitos generalistas, con actividad nocturna, y pueden ocupar el interior del bosque, bordes de bosque o potreros, pudiendo desplazarse a través de los diferentes parches de bosque estudiados y contribuyendo en gran medida a las tasas de remoción de excremento.

En el presente estudio se capturaron pocos individuos de tamaño mediano y grande, siendo estos los que tienen la mayor biomasa y los que más contribuyen a la remoción del excremento. Este patrón está directamente relacionado con las poblaciones de primates que habitan en cada uno de los fragmentos según datos del número de individuos aportados por investigaciones anteriores de Carretero-Pinzón (2013). A mayor área de bosque, mayor cantidad de especies y número de individuos de primates, concordando con estudios realizados por Klein (1989), en la Amazonia central de Brasil. Sin embargo, al analizar el fragmento más pequeño, se observa que las tasas de remoción son altas, llegando a rangos de remoción entre 85 y 96 gr de excremento. Esto puede estar relacionado con el paso de primates por esta área, lo cual significa que este fragmento de bosque a pesar de no albergar poblaciones estables tiene alta densidad de primates y por ende el recurso aportado por estos mamíferos es alto (Klein, 1989; Estrada *et al.*, 2002). Analizar las tasas de remoción de excremento, es una herramienta valiosa, que da información sobre la funcionalidad de los ecosistemas que se encuentran fragmentados debido a la acción antrópica.

8. CONCLUSIONES

La composición, riqueza y abundancia de los escarabajos coprófagos, presenta diferencias estadísticamente significativas en los tres fragmentos de bosque de galería que fueron estudiados. La riqueza y abundancia disminuyen a medida que los fragmentos de bosque se reducen en área, se disminuye la cobertura vegetal y aumenta el grado de aislamiento. Los escarabajos son organismos sensibles a los cambios ambientales y reaccionan a las fluctuaciones microclimáticas que se dan frente a la pérdida de la vegetación propia de este tipo de hábitat.

Los especies de hábitos paracópridos son el grupo más abundante y exitoso en el presente estudio, siendo los de mayor riqueza, abundancia y aporte de biomasa a la estructura del ensamblaje de escarabajos coprófagos en los tres fragmentos de bosque de galería. Esto se debe a que son un grupo exitoso y eficiente en la utilización del recurso, generando grandes beneficios en los servicios ecosistémicos que se generan al interior de los bosques.

Especies de tamaño corporal grande y mediano, son las que aportan la mayor cantidad de biomasa en cada uno de los fragmentos, como *D. mamillatus* y *D. nisus*, sin embargo, estas especies no aportaron la mayor cantidad de individuos capturados, como sí lo hicieron escarabajos pequeños como *O. hematopus* y *O. buculus*, lo que sugiere que el tamaño corporal tiene un valor funcional más estrechamente relacionado con la biomasa que lo que pasa con el número de individuos de talla pequeña.

El tamaño de los bosques de galería, la condición de conservación en cuanto a la cobertura vegetal y las poblaciones de primates de diferentes especies, presentan relaciones positivas con

las tasas de remoción del excremento por parte de los escarabajos coprófagos. El fragmento tres a pesar de tener el área mas pequeña de los tres bosques estudiados (4 ha), registra tasas significativas de remoción de excremento, esto debido a que en un área de bosque pequeña (mayor a una hectárea), pueden existir tropas de primates de especies como *Alouatta seniculus* que hacen un importante aporte de excremento por unidad de área, generando un recurso aprovechable por los escarabajos coprófagos. Esto se evidencia por la alta presencia de la especie *C. luteicollis* en este fragmento, siendo esta especie conocida por estar estrechamente relacionada con el excremento de *Alouatta* y ser indicador de bosques no tan perturbados.

El estudio de las tasas de remoción de excremento por escarabajos coprófagos debe ser considerado como una herramienta muy eficiente, que permite indicar el estado de la fragmentación de los bosques y evaluar como se encuentran los servicios ecosistémicos que proveen los escarabajos, aportando información relevante para la conservación no solo de este tipo de cobertura, sino de los mamíferos que los habitan.

9. RECOMENDACIONES

En términos generales recomendamos ampliar el número de fragmentos estudiados con el fin de tener una muestra más representativa y de esta manera poder corroborar con mayor certeza si el tamaño de los bosques influye directamente en las tasas de remoción de excremento por parte de los escarabajos coprófagos en un espectro más amplio (fragmentos muy grandes vs fragmentos muy pequeños). Igualmente, sería importante aumentar la cantidad de excremento usado para medir las tasas de remoción y disminuir el tiempo de los experimentos a doce horas, debido a que los 100 gramos usados fueron removidos en gran medida antes de las 48 horas propuestas. Durante el experimento se usaron como prueba piloto tres unidades de 300 gr los cuales fueron removidos en poco tiempo por lo que proponemos usar 500 gr en 24 horas. También recomendamos realizar la cuantificación de las tasas de remoción en la temporada de lluvias para determinar si existen variaciones en el ensamblaje de escarabajos y en la cantidad de excremento removido. Sería muy interesante poder incluir y usar excremento de primates nativos en los experimentos para contrastar los datos de remoción con respecto al cebo usado. Finalmente, proponemos involucrar en el estudio a otras fincas de la región, para fomentar el cuidado, ampliación y conectividad de los fragmentos de los bosques de galería, desarrollando programas de conservación de estos ecosistemas.

10. BIBLIOGRAFÍA

- Amézquita, S. J., Forsyth, A., Lopera, A., & Camacho, A. (1999). Comparación de la composición y riqueza de especies de escarabajos coprófagos (Coleoptera: Scarabaeidae) en remanentes de bosque de la Orinoquía Colombiana. *Acta Zoológica Mexicana (nueva serie)*, (76).
- Amézquita, S., & Favila, M. E. (2010). Removal rates of native and exotic dung by dung beetles (Scarabaeidae: Scarabaeinae) in a fragmented tropical rain forest. *Environmental Entomology*, 39(2), 328–336.
- Andresen, E. (2002). Dung beetles in a Central Amazonian rainforest and their ecological role as secondary seed dispersers. *Ecological Entomology*, 27, 257–270.
- Andresen, E. (2003). Effect of forest fragmentation on dung beetle communities and functional consequences for plant regeneration. *Ecography*, 26(1), 87-97..
- Andresen, E. (2005). Interacción entre primates, semillas y escarabajos coprófagos en bosques húmedos tropicales: un caso de diplocoria. *Universidad y Ciencia*, 73-84.
- Anduaga, S. (2004). Impact of the activity of dung beetles (Coleoptera : Scarabaeidae : Scarabaeinae) inhabiting pasture land in Durango, Mexico. *Entomological Society of America*, 33(5), 1306–1312.
- Beynon, S. A., Mann, D. J., Slade, E. M., & Lewis, O. T. (2012). Species-rich dung beetle communities buffer ecosystem services in perturbed agro-ecosystems. *Journal of Applied Ecology*, 49(6), 1365-1372.
- Braga, R. F., Korasaki, V., Andresen, E., & Louzada, J. (2013). Dung beetle community and functions along a habitat-disturbance gradient in the Amazon: a rapid assessment of ecological functions associated to biodiversity. *PLoS One*, 8(2), e57786.
- Bustamante Sánchez, M., Grez Villarroel, A. y Simonetti Zambelli, J. (2004). Dung

- decomposition and associated beetles in a fragmented temperate forest. Disponible en <http://repositorio.uchile.cl/handle/2250/122332>
- Caez, A., & Carmela, Y. (2012). Estructura del ensamblaje de escarabajos coprófagos (Coleoptera: Scarabaeinae) en las cinco subregiones del departamento de Sucre, Colombia (Doctoral dissertation, Universidad del Magdalena).
- Camero, E. (2010). Los escarabajos del género *Eurysternus* Dalman, 1824 (Coleoptera: Scarabaeidae) de Colombia. *Bol. SEA*, 46: 147-179.
- Carretero-Pinzón, X. (2013). An eight-year life history of a primate community in the Colombian llanos. *In Primates in Fragments*. Springer, New York, NY. (pp. 159-182)
- Celi, J., Terneus, E., Torres, J., & Ortega, M. (2004). Dung beetles (Coleoptera: Scarabaeinae) diversity in an altitudinal gradient in the Cutucú range, Morona Santiago, Ecuadorian Amazon. *Lyonia*, 7(2), 37-52.
- Delgado, L., & Curoe, D.J. (2014). Panamanian *Onthophagus* (Coleoptera: Scarabaeidae): Description of a new species, and a revised key to the species. *FLA. Entomol.*, 97(1): 61-67.
- Doube BM. Dung beetles of Southern Africa. En: Hanski I., Cambefort Y., editores. *Dung Beetle Ecology*. Princeton University Press, Princeton; 1991. p. 133-135.
- Downie, N. (1983). A Field Guide to the Beetles of North America: The Peterson Field Guide. Series Richard E. White. *The Coleopterists Bulletin*, (4), 352.
- Edmonds, W.D. & J. Zidek. (2004). Revision of the Neotropical dung beetle genus *Oxysternon* (Scarabaeidae: Scarabaeinae: Phanaeini). *Folia Heyrovskyana*, 11: 1-58.
- Escobar, F. (2004). Diversity and composition of dung beetle (Scarabaeinae) assemblages in a heterogeneous Andean landscape. *Tropical Zoology*, 17(1), 123-136.
- Estrada, A., & Coates-Estrada, R. (1991). Howler monkeys (*Alouatta palliata*), dung beetles (Scarabaeidae) and seed dispersal: ecological interactions in the tropical rain forest of

- Los Tuxtlas, Mexico. *Journal of Tropical Ecology*, 7(4), 459-474.
- 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 & Conservation*, 11(11), 1903-1918.
- Fahrig, L. (2003). Effects of habitat fragmentation on biodiversity. *Annual review of ecology, evolution, and systematics*, 34(1), 487-515.
- Fahrig L. (2013). Rethinking patch size and isolation effects: the habitat amount hypothesis. *Journal of Biogeography*. 40(9):1649-1663.
- González, A., Molano, F., Medina, C.A. (2009). Los subgéneros *Calhyboma*, *Hybomidium* y *Telhyboma* (Coleoptera: Scarabaeidae: Scarabaeinae: *Deltochilum*) en Colombia. *Rev. Col. Entomol.*, 35(2): 253-274.
- Halffter, G., & Edmonds, W. D. (1982). The nesting behavior of dung beetles (Scarabaeinae). An ecological and evolutive approach. *The nesting behavior of dung beetles (Scarabaeinae). An ecological and evolutive approach*. 31-50.
- Hammer, O., Harper, D. A. T., & Ryan, P. D. 2001. PAST: Paleontological Statistics software package for education and data analysis. *Paleontologia Electronica*, 4(1): 1–9.
- Hanski, I., & Cambefort, Y. (2014). Dung beetle ecology. *Princeton University Press*. (pp 266-291)
- Hernández, B., Maes, J., Harvey, C. A., Vílchez, S., Medina, A., & Sánchez, D. (2003). Abundancia y diversidad de escarabajos coprófagos y mariposas diurnas en un paisaje ganadero en el departamento de Rivas , Nicaragua, *Agroforestería en las Américas*, 10(39-40) 93–102.
- Huerta, C., Arellano, L., & Cruz, M. (2018). Review article dung beetles (Coleoptera : Scarabaeidae , Scarabaeinae) and dung removal in Mexican livestock pastures, *Revista Mexicana de Biodiversidad* 89(4), 1280–1292.

- Kazuhira, Y., Hideaki, K., & Hirofumi, T. (1991). Paracoprid dung beetles and gaseous loss of nitrogen from cow dung. *Soil Biology and Biochemistry*, 23(7), 643-647
- Laverde, A., Castellanos, M., & Stevenson, P. (2002). Dispersión secundaria de semillas por escarabajos coprófagos (Scarabaeidae) a partir de heces de churucos (*Lagothrix lagotricha*) en el parque nacional Tinigua, Colombia. *Universitas Scientiarum*, 7(1), 17–29.
- Martínez, N., Sierra, K., & Barraza, J. (2012). Escarabajos coprófagos (Coleoptera: Scarabaeinae) asociados a excrementos de mamíferos en un fragmento de bosque seco tropical en el Departamento del Atlántico, Colombia. *Ecología Austral* 22:203-210.
- Medina, C. & A. Lopera-Toro. 2000. Clave ilustrada para la identificación de géneros de escarabajos coprófagos (Coleoptera: Scarabaeinae) de Colombia. *Caldasia* 22(2): 299-315.
- New, T. (2010). *Beetles in conservation*. Oxford: Wiley-Blackwell. (pp. 1-4).
- Nichols, E., Spector, S., Louzada, J., Larsen, T., Amezcua, S., & Favila, M. E. (2008). Ecological functions and ecosystem services provided by Scarabaeinae dung beetles. *Biological Conservation*. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2008.04.011>
- Noriega, J. A., Realpe, E., & González, G. F. (2007). Diversidad de escarabajos coprofagos (Coleoptera: Scarabaeidae) en un bosque de galeria con tres estadios de alteracion. *Universitas Scientiarum*, 12, 51-63.
- Noriega, J. & Fagua, G. (2009). Monitoreo de escarabajos coprófagos (Coleoptera: Scarabaeidae) en la region neotropical. En: Tecnicas de campo en ambientes tropicales, manual para el monitoreo en ecosistemas acuaticos y artropodos terrestres. Acosta, A., Fagua, G. & Zapata, A.M. (Eds). *Universidad Javeriana editores*.pp. 165–188.
- Noriega, J. (2012). Dung Beetles (Coleoptera: Scarabaeinae) attracted to *Lagothrix lagotricha* (Humboldt) and *Alouatta seniculus* (Linnaeus) (Primates: Atelidae) dung in a

- Colombian Amazon forest. *Psyche: A Journal of Entomology*, 2012, 6.
- Noriega, J. A. (2015). How a locality can have so many species? A case study with dung beetles (Coleoptera: Scarabaeinae) in a tropical rain forest in Colombia. Nova Science Publishers, Inc., 175–204.
- Ocampo-Castillo, J., & Andresen, E. (2018). Interacciones entre semillas y escarabajos del estiércol (Scarabaeinae) en un bosque tropical seco. TIP. *Revista especializada en ciencias químico-biológicas*, 21(1), 24-33.
- Otavo, S., & Echeverría, C. (2017). Fragmentación progresiva y pérdida de hábitat de bosques naturales en uno de los hotspot mundiales de biodiversidad. *Revista Mexicana de Biodiversidad*, 88(4), 924-935.
- Raine, E., & Slade, E. (2019). Dung beetle–mammal associations: methods, research trends and future directions. *Proceedings of the Royal Society B*, 286(1897), 20182002.
- Richardson, P., & Richardson, R. (2000). Dung beetles and their effects on soil. *Ecological Restoration*, 18, 116-117.
- Sánchez-Huerta, J., Moctezuma, V., & Halffter, G. (2019). Nuevo registro de distribución de *Canthon angustatus* Harold en Veracruz, México. *Southwestern Entomologist*, 44(1), 353-355.
- Scholtz, C., Davis, A., & Kryger, U. (2009). Evolutionary biology and conservation of dung beetles. Sofia-Moscow: Pensoft. (pp. 1-567).
- SIGAM. (2009). Alcaldía de San Martín de los llanos. Agenda ambiental del municipio de San Martín. (pp. 6-21)
- Simmons, L. W., & Ridsdill-Smith, T. J. (2011). *Ecology and evolution of dung beetles*. John Wiley & Sons. (pp. 245-266)
- Slade E.M., Mann D.J., Villanueva J.F y Lewis O.T.2007. Experimental evidence for these effects of dung beetle functional group richness and composition on ecosystem function

in a tropical. *Journal of Animal Ecology*, 76, 1094-1104.

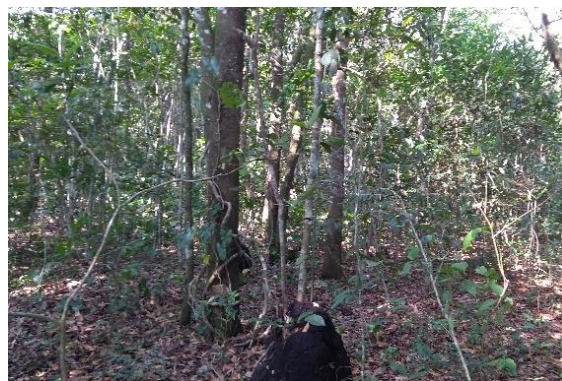
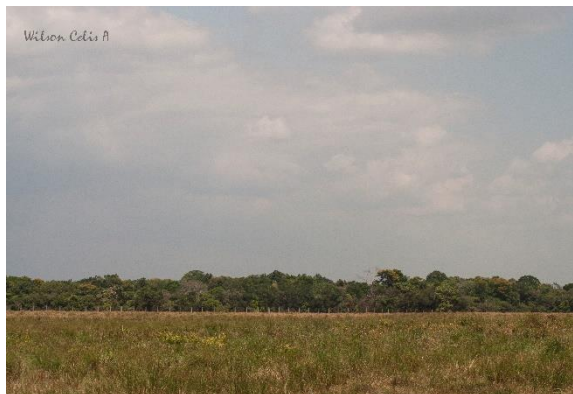
Torres, J. P. (2005). Patrón de actividad, recorridos diarios y dieta de *Alouatta seniculus* en fragmentos de bosque de galería. San Martín (Meta). Pontificia Universidad Javeriana.

Retrieved from <https://www.javeriana.edu.co/biblos/tesis/ciencias/tesis63.pdf>

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), 1-73.

ANEXO A

Fotografías de los fragmentos de bosque de galería, en la finca Santa Rosa. San Martín Meta - Colombia.



ANEXO B

Preparación de la mezcla de excremento de cerdo y humano.



ANEXO C

Instalación de los experimentos de remoción al interior de cada fragmento de bosque de galería, San Martín Meta-Colombia.



ANEXO D

Instalación de trampas pitfall al interior de los fragmento de bosque de galería San Martín
Meta-Colombia.



Anexo E

Fotografías de las especies de escarabajos coprófagos, capturadas en la finca Santa Rosa. San Martín, Meta-Colombia.

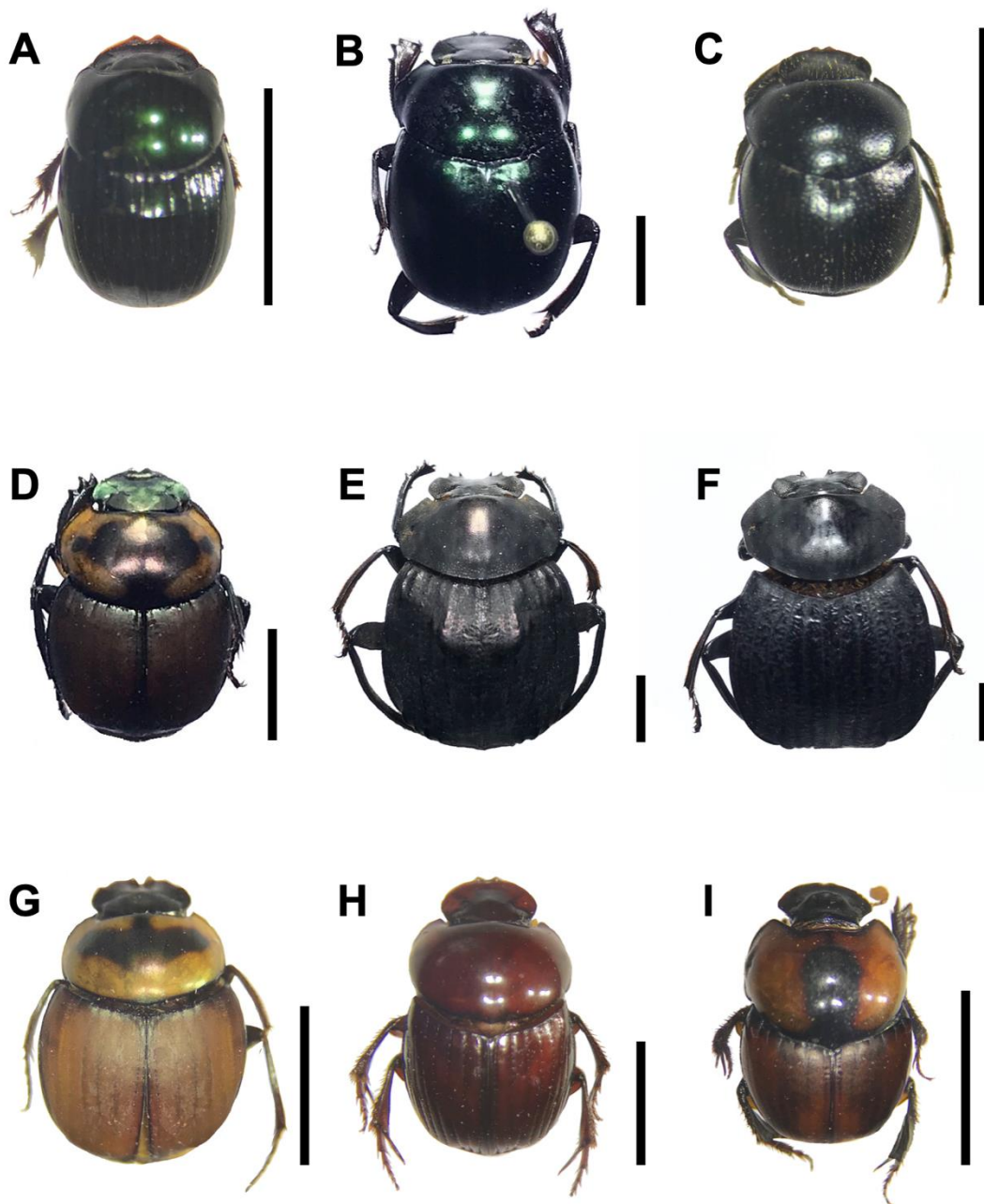


Plate 1. A) *Ateuchus cf. pygidialis*, B) *Canthon aequinoctialis*, C) *Canthon juvenicus*, D) *Canthon luteicollis*, E) *Deltochilum guildingii*, F) *Deltochilum orbiculare*, G) *Scybalocanthon sp.*, H) *Canthidium euchalceum* y I) *Canthidium funebre*.

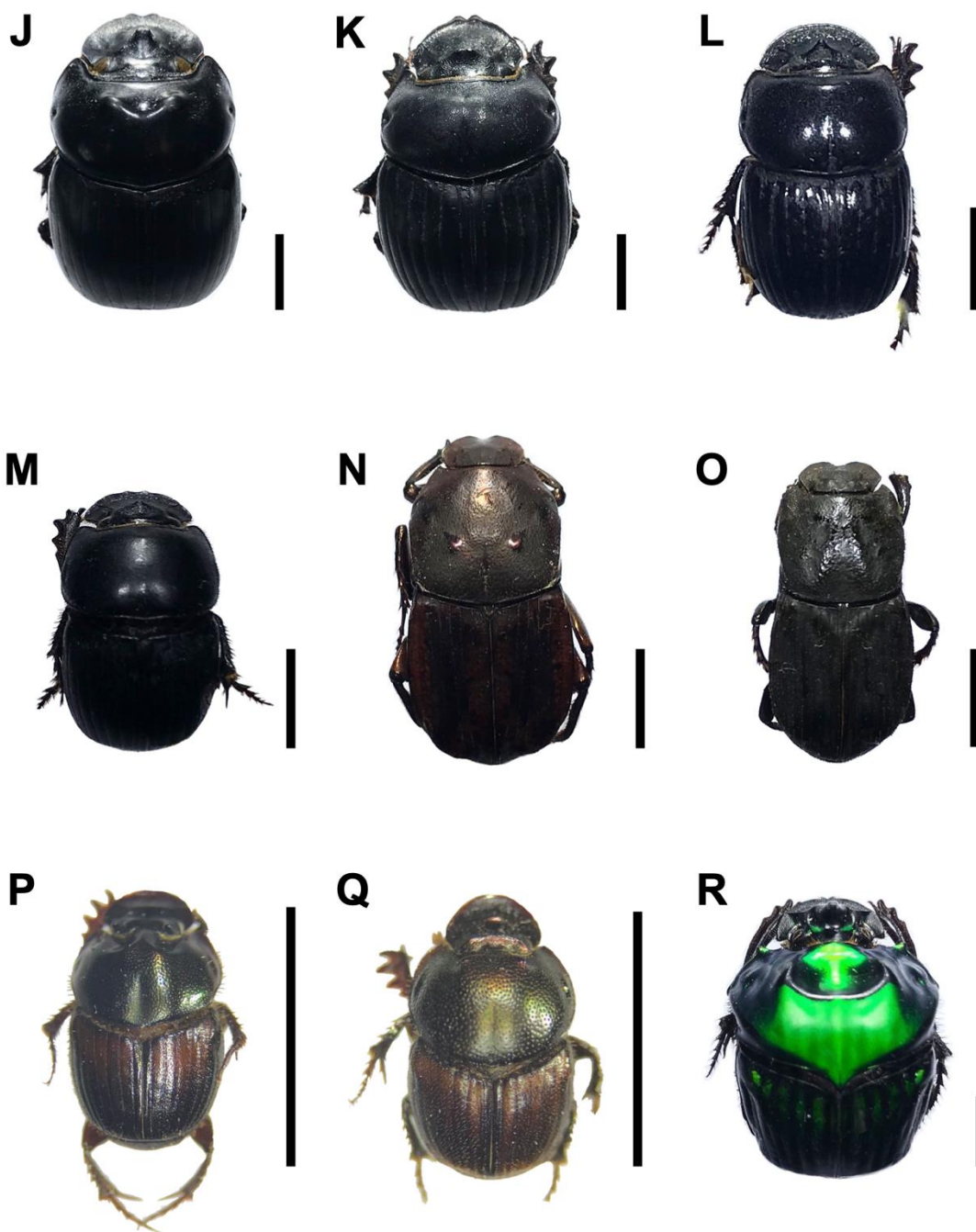


Plate 2. J) *Dichotomius mamillatus*, K) *Dichotomius nisus*, L) *Ontherus aphodiodes*, M) *Ontherus pubens*, N) *Eurysternus caribaeus*, O) *Eurysternus foedus*, P) *Onthophagus buculus*, Q) *Onthophagus haematopus* y R) *Oxysternon conspicillatum*.

