

**EFFECTO DE BORDE SOBRE EL ENSAMBLE DE ESCARABAJOS
COPRÓFAGOS (Coleoptera: Scarabaeidae: Scarabaeinae) Y ALGUNAS
FUNCIONES ECOLÓGICAS EN LA RESERVA NATURAL DE LERMA,
BOLIVAR, CAUCA, COLOMBIA**

WALTER DAVID GUZMÁN BOLIVAR

**UNIVERSIDAD DEL CAUCA
FACULTAD DE CIENCIAS NATURALES, EXACTAS Y DE LA EDUCACIÓN
DEPARTAMENTO DE BIOLOGÍA
POPAYÁN, COLOMBIA
2011**

**EFFECTO DE BORDE SOBRE EL ENSAMBLE DE ESCARABAJOS
COPRÓFAGOS (Coleoptera: Scarabaeidae: Scarabaeinae) Y ALGUNAS
FUNCIONES ECOLÓGICAS EN LA RESERVA NATURAL DE LERMA,
BOLIVAR, CAUCA, COLOMBIA**

WALTER DAVID GUZMÁN BOLIVAR

Trabajo de grado como requisito para optar al título profesional en Biología

Directora

ELLEN ANDRESEN, Ph.D.

Universidad Nacional Autónoma de México

Co-directora

MARÍA CRISTINA GALLEGU ROPERU, MSc.

Universidad del Cauca

**UNIVERSIDAD DEL CAUCA
FACULTAD DE CIENCIAS NATURALES, EXACTAS Y DE LA EDUCACIÓN
DEPARTAMENTO DE BIOLOGÍA
POPAYÁN, COLOMBIA
2011**

NOTA DE ACEPTACIÓN

APROBADO.



Director _____ Ph. D. Ellen Andresen



Jurado _____ M. Sc. María del Pilar Rivas



Jurado _____ M. Sc. Giselle Zambrano González

... para Appo.

AGRADECIMIENTOS

Ante todo, debo gratitud. Ya sea expresa o silenciosa, demostrativa o tácita. Son muchas las personas que de una forma u otra, o de ninguna forma y de nada, permitieron la iniciación, ejecución, finalización y continuidad a este trabajo de grado. Si existen los primeros, hombres y mujeres pendientes, acompañantes, colaboradores, solidarios, amorosos, amigables, también existen los segundos que, como reflejo virtual especular, como si de otra raza, dimensión o galaxia totalmente diferente se trataran. Estos últimos, fueron “turistas”, y algunas veces turistas rudos y crueles, que si alguna vez se preocuparon por ver un poco más el trabajo realizado plasmado hoy aquí, generalmente les ganó más el haberse propuesto detener, cual suerte de un obstáculo, una talanquera, una alcabala a la finalización del mismo. Sin embargo, no tengo tanto espacio para mencionarlos y dedicarles algunas líneas. Solo me referiré a los primeros.

En primer lugar está mi familia. Gracias a A... y a E... por la oportunidad que me dieron de ser su hijo. Tal vez, muchas de las veces, no fui el mejor, no supe responder a las expectativas, llevándoles siempre la contraria cuando de temas religiosos se tratara, haciéndoles la vida muy difícil y enojosa. En otras ocasiones pude ver cuan duro era ser padres míos y cuanto pudo costarles, y por qué no hasta dolerles, ese hecho. Pero más allá de las penas, que son las primeras que aparecen cuando queremos hablar de una manera franca y libre con una persona que nos es cara al corazón, recuerdo, también, muchos momentos inolvidables. Y son estos los que recordaré con mayor vehemencia y furor por el resto de mi vida. Gracias por enseñarme todo lo que pudieron mientras pudieron. Gracias por ser los fundadores de la mayoría de los momentos más felices de mi infancia, de mi juventud, de mi vida.

En mi familia también esta S..., aquella con la cual tengo una deuda impagable. Le debo todo lo que soy desde mi más temprana educación. Le debo una amistad que es difícil encontrar dentro de un hogar. Una persona que no solo por mí, sino por muchas personas más, se ha sacrificado sin importar qué podría suceder luego, a ella misma incluso, a su futuro, a su vida. Es este sacrificio el invaluable. El tiempo es un regalo perecedero que nos da la vida consciente, y con él todo lo materializado y espiritual juega un papel de constante peligro, angustia y riesgo dinámico. Y S... ha gastado mucho de ese tiempo en nosotros, en mí. Muchas gracias por lo que nunca podré terminar de escribir, ya que es demasiado.

A E. S..., a quién admiro su talento artístico, le agradezco su colaboración en la primera parte del proyecto, agradezco muchas lecciones aprendidas, su compañía durante tanto tiempo y su comprensión en momentos difíciles, cuando de él recibí lo más preciado que puede obtener alguien cuando se encuentra en dificultad: una voz de animo y aliento.

Y a G..., que aunque durante la mayor parte de mi tiempo en la universidad no estuvo conmigo, con nosotros, significó por el contrario en la época de la infancia y

la adolescencia una razón, a veces intrincada de dilucidar, a veces oscura de comprender, para que pudiera hoy estar escribiendo todo esto.

Por otro lado, nada de lo que hasta hoy se ha hecho hubiera sido posible sin la ayuda de dos mujeres cuyos nombres deben aparecer completos. Ellen Andresen, mi “tutora” como se identificó desde el principio. Ella es la mayor responsable de esta hazaña, de que el proyecto de grado esté finalizado, y yo me cuente entre los biólogos de la tierra. Más, por eso no la recordaré tanto, sino por un movimiento, más personal, lógicamente más crítico, más perdible, más riesgoso, más angustiante. Con ella comprendí y viví gran parte de lo que hoy sé sobre una materia hartamente oscura y llena de acertijos, una materia que muchas veces escapa a las posibilidades de la misma biología. Con ella se vivieron, de la forma menos convencional hasta hace algunos años, el tráfico de las ideas por “correspondencia”. Todo el trabajo, desde antes de iniciarlo hasta después de finalizado, fue a distancia. Esa imagen virtual, que se hace “forma” a través de vínculos que muchas veces pueden ser más fuertes que los vínculos reales, provocó un esfuerzo adicional, físico y psíquico mayor que los convencionales. Esa relación con el otro (Ellen) a destiempo, en diferido, diferenciado, estuvo cargada con todos los matices y peculiaridades de un proceso como el llevado por nosotros pueda tener, que para mí, siendo nuevo en todos los sentidos –pues nunca había hecho un trabajo académico sin ver frente a frente, personalmente, a mi profesor– representó un cambio sustancial en el devenir de la vida que ha de esperarme de ahora en adelante.

Más allá de lo que haya visto y aprendido, que fue mucho, más allá de lo que pude haber dejado ver y de aprender, resalto en lo que me he convertido, tal vez imperceptible para el común, pero, muy distinto a lo que antes podría haber sido y que se siente muy dentro. Y entre tantas cosas que quisiera decirle, que prefiero hacerlas ya de forma personal y privada, preferiría valorar su infinita paciencia y su confianza en que, a pesar de todo y del tiempo, de mí se podría sacar adelante un proyecto, y debo admitir que los resultados fueron superiores a los que me habría aventurado a pensar con el mayor optimismo, con la mayor de las ilusiones.

La segunda mujer activa y participe en este trabajo es María Cristina Gallego Roper, mi co-directora como siempre se identificó desde el comienzo. La singularidad de esta persona radica en su calidad humana. Ella entró a ocupar el espacio real de lo que se convirtió este trabajo de grado –o sea definido en dos palabras este proyecto no dudaría en afirmarlo como una “relación virtual”–, con su presencia, aunque fueron realmente pocas y rápidas. Pero entonces ¿cómo fue posible todo eso? Era como si cada visita suya tuviera la necesidad de una recopilación, de una apretada síntesis, de forma más concentrada y pura, dada la brevedad de los encuentros. Fue así como supe valorar lo importante y lo difícil de la forma real de la que muchos nos valemos que es la presencia, tanto que a veces nos enferma esta misma necesidad, pues, para poder llevar a cabo algún tipo de actividad. Fue tan estructural como Ellen y yo para este proceso, que ante todo fue uno anímico. Debo recordar que fueron muy valiosos su apoyo, su

acompañamiento, su comprensión en momentos difíciles, su interés, su actitud frente a las cosas y ante las personas dentro de todo el proyecto, sus recomendaciones, su amistad (que espero perdure mucho tiempo), su gracia y su risa. Muchas gracias a las dos.

Un sin fin de personas hacen parte de este proyecto y quiero hacer público su reconocimiento como figura e imagen sustanciales de este trabajo a través de este medio. Ojalá y no quede ninguno por fuera,... ¡vamos a ver! En orden de aparición desde los primeros días de la iniciación hasta el final: debo agradecer al Magíster Jorge Arí Noriega por su colaboración con el préstamo de artículos, referencias y sugerencias desde su enorme colección bibliográfica durante casi todo el tiempo del presente trabajo. Al compañero del programa de biología Germán David Molina por su desinteresada colaboración en la prestación de literatura, de especímenes de escarabajos coprófagos y por su interés permanente en el desarrollo de este trabajo. Al biólogo, compañero y amigo Marlon Jimmy Burbano Delgado por el préstamo de literatura citada y necesitada, relacionada con Coleoptera y con mamíferos de Colombia, además de su acompañamiento e interés durante este proceso.

A Lesly Peña y a Meyerlin Burbano por darme a conocer el sitio de estudio, y sobre todo a Lesly quién prácticamente me llevó hasta el sitio y me permitió conocer mucha gente, en sumo grado especial. A Alex "El Gato" por su hospitalidad y amabilidad, además de su ayuda en campo. Al señor Juan Burbano y a su señora esposa Hermelinda Mera por permitirme trabajar en gran parte de su territorio, lugar por donde debí pasar todos los días. Enorme gratitud debo al señor Ermides Rengifo a su esposa Fanny Burbano y a sus hijos por toda la hospitalidad, su compañía, su apoyo, la comida, la habitación donde pasaba las noches, su amistad, comprensión, los ratos de conversación. A la señora Oliva y a su hijo Faiber quién me acompañó mucho tiempo en la fase de campo, agradezco su amistad y desinteresada hospitalidad. A la comunidad en general de la vereda Buenos Aires por permitirme realizar mi trabajo de grado en un sitio muy hermoso de nuestro departamento.

De regreso en Popayán, a la bióloga Rosa Sinesterra por el apoyo técnico y de equipos de campo en la última fase de las salidas externas. Debo agradecer la colaboración de las personas del laboratorio del programa de Biología y del laboratorio del Grupo de Estudios Ambientales (GEA) en cabeza de su director Apolinar Figueroa Casas. A la bióloga Clara Milena Concha Lozada por su invaluable ayuda en la identificación del material registrado en el área de estudio hasta el nivel de especies para casi todas las morfoespecies. A la Magíster María Carolina Santos Heredia por su colaboración en literatura y en la referencia y conexión realizadas a los señores Fredy Molano MSc., y Alejandro Lopera-Toro Ph.D., quienes identificaron el material hasta el nivel de especies en la ciudad de Bogotá. A todos ellos mil gracias. A los profesores Silvio Carvajal y a María del Pilar Rivas por su orientación y colaboración en la comprensión de la parte estadística de este trabajo. Al profesor Bernardo Ramírez, director del herbario de la Universidad del Cauca, por permitir el trabajo dentro de las instalaciones con las

comodidades necesarias para tal fin. En la identificación del material vegetal colectado en el área de estudio debo agradecer su efectiva labor profesional al profesor Diego Macías Pinto y a los biólogos, compañeros y amigos, Daniel Alejandro Gómez, Alejandro López Anaya y Frenyeline Jara, además de su colaboración en la medición del material germinal de las muestras fértiles.

Y a las demás personas que, aunque no haya mencionado aquí, tienen un fragmento del trabajo y tanto su esfuerzo como su dedicación se ven reflejados en este manuscrito. A los profesores del Departamento de Biología de la Universidad del Cauca, y a profesores de otros programas agradecerles la oportunidad de estar ahí cuando hubo la necesidad o el deseo de encontrarlos, de su apoyo profesional, personal y ético, a la formación recibida. A los compañeros del programa de Biología de la Universidad del Cauca, y de los demás programas agradecerles su acompañamiento durante toda la estancia universitaria, mientras duró. A aquellos que por cosas de la vida transformaron su condición estatuida de compañeros y se volvieron amigos, gracias por ese cambio. A los amigos de la vida, de toda la vida que no están dentro de la academia pero que vivieron un gran tramo de la universidad a través de mí, conmigo.

Y finalmente, creo que es justo, deseo hacer extensivo un agradecimiento especial a tres mujeres que durante toda la carrera universitaria y hasta fuera de ella significaron, en tres momentos distintos y cada una por su cuenta y a su manera, una razón, una fuerza, un apoyo, un consejo, una amistad. *K...*, mi querida Mañana, por ser desde el principio una manera diferente, menos complicada y más divertida de ver las cosas, de ver la vida misma. Mi querida Mediodía, *B...*, hacia la mitad de la carrera, su incondicional apoyo, su alegría, su forma especial y singular de ser que la hace estar siempre cuando todos los demás ya no están. Y, por último a *E...*, mi querida Tarde, por ser amiga hasta el *final*.

CONTENIDO

	PÁG
RESUMEN	13
ABSTRACT	14
1. INTRODUCCIÓN	15
2. OBJETIVOS	17
2.1. OBJETIVO GENERAL	17
2.2. OBJETIVOS ESPECÍFICOS	17
3. ANTECEDENTES Y MARCO TEÓRICO	18
4. METODOLOGÍA	23
4.1. ÁREA DE ESTUDIO	23
4.2. MUESTREO DEL ENSAMBLE DE ESCARABAJOS	24
4.3. MEDICIÓN DE FUNCIONES ECOLÓGICAS	26
4.4. ANÁLISIS DE DATOS	28
5. RESULTADOS	30
5.1. ENSAMBLE DE ESCARABAJOS	30
5.2. LONGITUD Y BIOMASA CORPORAL	33
5.3. FUNCIONES ECOLÓGICAS	35
5.3.1. Remoción de heces	35
5.3.2. Dispersión secundaria de semillas	36
6. DISCUSIÓN	43
6.1. ENSAMBLE DE ESCARABAJOS COPRÓFAGOS	43
6.2. LONGITUD Y BIOMASA CORPORAL	45
6.3. FUNCIÓN ECOLÓGICA	46
6.3.1. Remoción de heces	46
6.3.2. Dispersión secundaria de semillas	46
7. CONCLUSIONES	49
8. RECOMENDACIONES	50
9. BIBLIOGRAFÍA	51

LISTADO DE FIGURAS

	PÁG
Figura 1. Ubicación del área de estudio	23
Figura 2. Distribución de los transectos en el sitio de muestreo	25
Figura 3. Trampas de caída cebadas para el muestreo de escarabajos coprófagos	26
Figura 4. Montículo de excremento y semillas artificiales usadas en el experimento de dispersión secundaria	27
Figura 5. Curva de rarefacción de especies de los escarabajos coprófagos de La Reserva	32
Figura 6. Promedio de riqueza y abundancia de escarabajos por trampa	33
Figura 7. Longitud corporal promedio de escarabajos	34
Figura 8. Peso corporal promedio de escarabajos	35
Figura 9. Tendencia central (medianas) de la tasa de remoción de heces	36
Figura 10. Frecuencias de la dispersión secundaria de semillas	38
Figura 11. Proporción de los tres tipos de semillas dispersadas en cada punto del transecto	40
Figura 12. Distancias promedio de dispersión para los tres tipos de semillas	41
Figura 13. Proporción (frecuencia relativa) de semillas limpias de heces	42

LISTADO DE TABLAS

	PÁG
Tabla 1. Abundancia, por distancia, de cada una de las especies capturadas	31
Tabla 2. Análisis del número de semillas dispersadas de tres maneras diferentes	37
Tabla 3. Análisis del número de semillas, por tamaño, dispersadas de tres maneras diferentes	39

ANEXOS

	PÁG
Anexo 1. Transecto de vegetación en el interior del fragmento	59
Anexo 2. Transecto de vegetación en la matriz adyacente	60
Anexo 3. Listado de mamíferos de la Reserva de Lerma	61
Anexo 4. Datos meteorológicos del IDEAM	62
Anexo 5. Promedios de longitud corporal por especie	63
Anexo 6. Promedios de masa corporal por especie	64

RESUMEN

El estudio de la fragmentación ha despertado un alto interés para la comunidad científica dada su dinámica de constante cambio y los impactos ejercidos sobre los ecosistemas. Entre las consecuencias producidas por este fenómeno se encuentra el efecto de borde. El efecto de borde, para la biota, está definido como cualquier cambio progresivo ocurrido en una o más variables de la comunidad biológica a medida que se incrementa la distancia al borde. Existen, sin embargo, pocos estudios que evalúan la respuesta de los ensambles de insectos al borde, particularmente los escarabajos coprófagos (Scarabaeidae, Scarabaeinae), tanto en su estructura y composición como en las funciones ecológicas por ellos desarrolladas. El objetivo del presente estudio fue evaluar la respuesta del ensamble de escarabajos coprófagos y sus funciones ecológicas en un ambiente fragmentado antropogénicamente en La Reserva de Lerma, Bolívar, Cauca, Colombia. Para esto, en primer lugar, se describió el ensamble de escarabajos usando trampas de caída. Se examinaron los promedios por trampa de la riqueza, la abundancia, la longitud y la masa corporal. Posteriormente, mediante experimentos de campo, se utilizaron montículos de excremento con semillas artificiales (pequeñas, medianas y grandes) donde se midió la tasa de remoción de heces y la dispersión secundaria de semillas. No se encontraron diferencias significativas en la riqueza al comparar los dos biotopos (matriz vs bosque), pero sí entre las trampas de los transectos. La abundancia presentó diferencias significativas tanto en la comparación entre biotopos como entre las trampas a lo largo de los transectos. Las variables longitud y peso corporal también fueron significativamente diferentes entre las trampas de los transectos, siendo las trampas 1, 10 y 11 las que presentaron los valores más altos. La remoción de heces, luego de 48 horas de exposición del excremento, aumentó hacia las distancias más alejadas del borde dentro del bosque. De un total de 396 semillas empleadas en la dispersión secundaria de semillas, 220 semillas fueron dispersadas (55.5%). Se evaluaron tres categorías de dispersión, horizontal (H), vertical (V), horizontal y vertical al mismo tiempo (H+V); presentando cada una diferencias significativas. El tamaño de la semilla en cada categoría (H, V, H+V) y la distancia de dispersión (medida en centímetros) también presentaron fuertes diferencias entre las trampas, a excepción de la semilla grande en la categoría horizontal. El ensamble de escarabajos coprófagos y las dos funciones ecológicas evaluadas se vieron afectados negativamente por el borde desde la matriz hacia el interior del bosque. Esto también repercute en el nivel de recuperación de la cobertura vegetal presente en La Reserva de Lerma. Sin embargo, en el interior de este fragmento de bosque se presentó un ensamble que cumplió funciones ecológicas importantes para su conservación.

ABSTRACT

The study of fragmentation has aroused great interest to the scientific community due to its ever-changing dynamics and impacts exerted on ecosystems. Among the consequences produced by this phenomenon is the edge effect. The edge effect for biota, is defined as any progressive change occurred in one or more variables of the biological community with increasing distance from the edge. There are, however, few studies evaluating the response of insect assemblages on the edge, particularly dung beetles (Scarabaeidae, Scarabaeinae), both in structure and composition and ecological functions that they developed. The aim of this study was to evaluate the response of the assembly of dung beetles and their ecological functions in a fragmented anthropogenically in La Reserva of Lerma, Bolívar, Cauca, Colombia. For this, first we described the assembly of beetles using pitfall traps. We examined the average per trap of wealth, abundance, length and body mass. Subsequently, through field experiments, dung piles were used with artificial seeds (small, medium and large) which measured the rate of removal of feces and secondary dispersal of seeds. There were no significant differences in the wealth when comparing the two biotopes (matrix vs. forest), but there were between the traps of the transects. The abundance showed significant differences in the comparison between habitats and between the traps along transects. The length and weight variables were also significantly different among traps of the transects, with the traps 1, 10 and 11 which showed the highest values. The removal of feces, after 48 hours of exposure to the stool, increased distances to the farthest edge of the forest. Of a total of 396 seeds used in the secondary dispersal of seeds, 220 seeds were dispersed (55.5%). We evaluated three categories of dispersal, horizontal (H), vertical (V), horizontal and vertical at the same time (H + V), presenting each significant differences. The seed size in each category (H, V, H + V) and dispersal distance (measured in centimeters) also had strong differences between the traps, except for the large seed in the horizontal category. The assemblage of dung beetles and two ecological functions evaluated were affected negatively by the edge from the matrix into the forest. This also affects the level of recovery of vegetation cover present in La Reserva of Lerma. However, within this forest fragment is presented an assembly that met ecological functions important for conservation.

INTRODUCCIÓN

Entre todos los ecosistemas terrestres, los bosques tropicales poseen los más altos niveles de diversidad biológica (Amarasekare 1998; Andrén 1999). La pérdida y perturbación de los hábitats naturales tiene profundos efectos negativos sobre la biodiversidad. En muchos casos, la pérdida de hábitat tiene como consecuencia la fragmentación del mismo (Klein 1989; Laurance y Bierregaard, 1997; Fisher y Lindenmayer 2007; Vulliamy *et al.* 2008). La fragmentación del hábitat también puede darse a través de procesos naturales que ocurren en muchos ecosistemas del planeta. En estos casos la fragmentación ocurre en escalas temporales muy amplias y permite la adaptación de la biota a estos cambios (Ewers y Didham 2006). Sin embargo, la fragmentación artificial que ocurre debido a la actividad humana indiscriminada se da en una escala temporal relativamente pequeña, teniendo como consecuencia una acelerada pérdida de la diversidad biológica y un inadecuado funcionamiento de los ecosistemas (Tilman *et al.* 1994; Chiappi y Gama 2004).

La fragmentación de los hábitats tiene efectos negativos sobre los componentes bióticos y abióticos de los ecosistemas, a través de diversos mecanismos (Laurance y Bierregaard 1997). Uno de estos es el conocido como efecto de borde (Murcia 1995; Spector y Ayzama 2003; Ewers y Didham 2006). Un borde se define como el límite gradual o abrupto, natural o antropogénico, entre dos tipos de hábitats adyacentes (Laurance *et al.* 2001; López-Barrera 2004). Por otro lado, un efecto de borde es cualquier cambio progresivo que ocurre en una variable a medida que la distancia con respecto al borde aumenta (Didham *et al.* 1998a; Didham *et al.* 1998b). Además, los bordes abruptos pueden provocar efectos más fuertes, en comparación a los bordes graduales (Zheng y Chen 2000; Laurance *et al.* 2001; Ewers y Didham 2006).

Los efectos de borde se pueden registrar tanto en los componentes de la biodiversidad como en las variables físicas del ecosistema, tales como la temperatura, la humedad, la intensidad lumínica, entre otras (Chen *et al.* 1993; Chen *et al.* 1995; Laurance *et al.* 2001). Otros aspectos que resultan alterados como consecuencia del efecto borde son las interacciones bióticas (Peña-Becerril *et al.* 2005). Entre las interacciones bióticas se tienen la actividad microbiana del suelo con las plantas, la granivoría, la herbivoría, la depredación, la polinización, el parasitismo, etc. (Burkey 1993; Aizen y Feinsinger 1994; Vilchis 2000; Chauvet y Forget 2005; Laurance 2005; Ewers y Didham 2006; Bertiller *et al.* 2007). Entonces, el efecto de borde puede llevar a un deterioro del buen funcionamiento del ecosistema.

Frecuentemente los ecosistemas más afectados por el efecto de la fragmentación y pérdida del hábitat son los bosques tropicales. En Colombia, por ejemplo, los ecosistemas de bosques tropicales secos y húmedos han recibido el mayor

impacto y presión de la actividad humana en comparación a otros ecosistemas. Se calcula que aproximadamente el 85% de la extensión original de estos ecosistemas en Colombia ha desaparecido, principalmente por la extracción de madera, la agricultura y la ganadería (Andrade 1992; Escobar y Chacón 2000).

Estudios que evalúen los diferentes procesos ecológicos en los que participan los diferentes taxa de seres vivos presentes en los ecosistemas naturales permiten comprender el impacto funcional que podría llegar a tener una perturbación dentro un ecosistema dado. Esta tarea es facilitada por el uso de grupos taxonómicos como parámetros biológicos para medir los cambios espacio-temporales en los ecosistemas terrestres (López-Barrera 2004). Varios grupos de insectos han sido estudiados con el enfoque de bioindicadores de perturbación ecológica (Yokohama *et al.* 1991; Vulinec 2000; Roubik y Hanson 2004). Uno de los grupos más usados recientemente en los bosques tropicales es el de los escarabajos coprófagos (Coleoptera: Scarabaeidae: Scarabaeinae) (Spector 2006). Estos insectos son responsables de muchas funciones ecológicas en los ecosistemas las cuales, a su vez, son consecuencia de su comportamiento de remover y enterrar la materia fecal de animales vertebrados. Algunas de las funciones que se derivan de este comportamiento incluyen incorporación de nutrientes y aireación del suelo, supresión de parásitos y dispersión secundaria de semillas (Nichols *et al.* 2008).

Con respecto a la fauna de Scarabaeinae que habitan los bosques tropicales en Colombia, se han realizado algunos estudios en los que se evalúan los efectos de diferentes tipos de perturbaciones antropogénicas sobre la composición y estructura (y en algunos casos funcionamiento) de las comunidades de escarabajos coprófagos (Noriega 2007). Sin embargo, prácticamente no se han desarrollado estudios que investiguen los efectos de bordes antropogénicos sobre este grupo taxonómico, con la única excepción del trabajo realizado por Santos-Heredia (2010) en el departamento del Guaviare. Por lo tanto, se hace necesario desarrollar investigaciones sobre la comunidad de escarabajos coprófagos en relictos de bosque seco y las funciones ecológicas que estos cumplen para el equilibrio de los ecosistemas.

2. OBJETIVOS

2.1. OBJETIVO GENERAL

Determinar cómo el ensamble de escarabajos coprófagos (Coleoptera: Scarabaeidae: Scarabaeinae) y sus funciones ecológicas responden al efecto de borde en un ambiente fragmentado antropogénicamente en La Reserva de Lerma, Bolívar, Cauca.

2.2. OBJETIVOS ESPECÍFICOS

2.2.1. Comparar la composición y estructura de los ensamblajes de escarabajos coprófagos en diferentes biotopos del paisaje fragmentado: en el borde del fragmento de bosque, a diferentes distancias del borde hacia el interior del bosque, y a diferentes distancias del borde hacia la matriz antropogénica aledaña.

2.2.2. Determinar si existe una relación entre las distancias desde la matriz hasta el interior del bosque con el tamaño corporal (longitud) y la masa corporal (peso seco) de las especies de escarabajos coprófagos.

2.2.3. Estimar la tasa de remoción de heces por los escarabajos coprófagos en el borde del fragmento y a diferentes distancias hacia el interior del bosque y hacia la matriz.

2.2.4. Cuantificar la dispersión secundaria de semillas por escarabajos coprófagos en el borde del fragmento y a diferentes distancias desde el borde hacia el interior del bosque y hacia la matriz.

3. ANTECEDENTES Y MARCO TEÓRICO

La fragmentación es un proceso natural o antropogénico a nivel de paisaje en el que las especies se ven afectadas directamente por una reducción en el área de hábitat disponible, así como por el aislamiento entre dichas áreas (Fahrig 2003; Ewers y Didham 2006; Santos y Tellería 2006). Asimismo, la reducción del área y el incremento de los bordes afectan de manera indirecta a las especies, debido a los cambios en los componentes abióticos de los ecosistemas (Chen *et al.* 1993, 1995; Laurance y Bierregaard 1997; Laurance *et al.* 2001). La magnitud de los efectos de la fragmentación sobre los componentes de los ecosistemas depende, entre otros aspectos, del tamaño de los parches de hábitat remanente, de su forma y de la estructura paisajística (Borges 2000; Anzures-Dadda y Manson 2006; Arroyo *et al.* 2009). Una de las consecuencias más palpables y drásticas de la fragmentación es la pérdida de la biodiversidad (Teran 1999; Chiappy y Gama 2004). Las extinciones pueden ocurrir a nivel de fragmentos locales, con la posibilidad de recolonización, o pueden ocurrir a nivel del paisaje, cuando la pérdida ocurre en todos los parches de hábitat remanente (Vandermeer y Carvajal 2001).

El efecto de borde es una de las consecuencias de la fragmentación (Murcia 1995; Santos y Tellería 2006), y consiste en el cambio paulatino de diversas condiciones físicas y biológicas (Fischer y Lindenmayer 2007) a partir del límite del fragmento hacia el interior de este (Didham *et al.* 1998b). Entre las variables físicas que presentan cambios debidos al efecto de borde, figuran la temperatura, la humedad y la penetración de radiación solar a los estratos inferiores del bosque (Matlack 1993; Weathers *et al.* 2001). El borde también afecta la composición y estructura de las comunidades bióticas, y por lo tanto puede provocar cambios en las interacciones bióticas, (Malcolm 1994; Lahti 2001; Valladares *et al.* 2006), así como en las funciones ecológicas que frecuentemente se derivan de dichas interacciones, tales como la polinización y la dispersión de semillas (Ewers y Didham 2006; Santos y Tellería 2006).

En algunos estudios sobre el efecto de borde en variables físicas se consideran a los bordes como "hábitats de transición" (Chen *et al.* 1993, 1995; Laurence *et al.* 2001) ya que se observan valores elevados de temperatura, intensidad lumínica, radiación y velocidad del viento en la matriz, valores intermedios en los bordes y valores bajos en el interior de los fragmentos. Los estudios de efecto de borde dirigidos al análisis de la biodiversidad se han enfocado principalmente a evaluar la respuesta de las plantas (Chen y Franklin 1993, Stevenson y Rodríguez 2008) y de algunos taxa animales (López-Barrera 2004; Ewers y Didham 2006). Los estudios de vegetación han abordado temas tales como cambios en la composición florística desde el borde hacia el interior del fragmento, patrones de regeneración en las áreas abiertas adyacentes al fragmento (Malcolm 1994), y

evaluación de la supervivencia de semillas y plántulas (Jones *et al.* 2003; Meiners *et al.* 2002; Wahungu *et al.* 2002).

Los estudios sobre efectos de borde en fauna, tanto en invertebrados como en vertebrados, se han enfocado, principalmente, en la medición de la riqueza y/o abundancia en el gradiente matriz-borde-bosque (López-Barrera 2004; Ewers y Didham 2006). En mamíferos pequeños, por ejemplo, algunos estudios revelan una mayor riqueza de especies en el interior del fragmento, pero una mayor abundancia en el borde (Cramer y Willig 2002; López-Barrera 2004). Por otro lado, para invertebrados, mientras algunos estudios con arácnidos no han encontrado diferencias de abundancia o riqueza en el gradiente matriz-borde-bosque, estudios con mariposas han mostrado valores más altos para el número de individuos al interior del fragmento (Ewers y Didham 2006). No obstante, la mayoría de estos estudios no evalúan si las funciones ecológicas que los distintos grupos de organismos realizan en los ecosistemas naturales, también se ven afectadas por el efecto de borde. Generalmente se asume que, si un taxón animal es afectado negativamente por la perturbación del hábitat, las funciones ecológicas en las que participa también serán afectadas negativamente, formando un efecto de cascada (Nichols *et al.* 2009). Sin embargo, debido a la posible existencia de efectos compensatorios, y debido a que no todas las especies de un gremio tienen el mismo valor funcional, es de fundamental importancia medir empíricamente las consecuencias funcionales asociadas con los cambios en las comunidades bióticas (Larsen *et al.* 2005).

Los escarabajos coprófagos de la sub-familia Scarabaeinae (Coleoptera: Scarabaeidae), son un grupo de artrópodos terrestres con alta riqueza y abundancia en los ecosistemas tropicales (Brown 1991; Medina y Lopera-Toro 2001), además de desempeñar papeles ecológicos muy importantes. Diversos aspectos de la ecología de estos insectos han sido estudiados desde hace décadas en todo el mundo (Halffter y Edmonds 1982; Hanski y Cambefort 1991). Como consecuencia de su comportamiento de enterrar heces y/o carroña para alimentación y oviposición, este grupo de insectos juega un papel importante en el reciclaje de nutrientes, crecimiento de las plantas, dispersión secundaria de semillas, control de organismos parásitos y patógenos, entre otros (Yokohama *et al.* 1991; Viljanen 2009). Nichols *et al.* (2008) hacen una extensa revisión sobre las funciones ecológicas que el grupo realiza en los ecosistemas. Los Scarabaeinae también han sido propuestos y usados como taxón focal en estudios de monitoreo de biodiversidad y de perturbación de hábitat (Klein 1989; Halffter *et al.* 1992; Quintero y Roslin 2005; Spector 2006).

De acuerdo con una revisión realizada por Noriega (2007) se registran para Colombia 51 estudios sobre escarabajos coprófagos, enfocados en los siguientes temas: preferencias alimenticias, preferencia de hábitat, diversidad, efectos de perturbaciones antropogénicas, estacionalidad, gradientes altitudinales, patrones de distribución, estandarización metodológica de muestreo, uso como

bioindicadores, dispersión secundaria de semillas, uso de cercas vivas, efecto de borde-interior y ecotonos. A partir del año 2007, se ha incrementado la cantidad de investigaciones enfocadas en el estudio de este grupo de organismos, profundizando más en algunos tópicos y ampliando el número los lugares de estudio en el territorio nacional. A continuación se resumen los principales hallazgos de estas investigaciones recientes en Colombia.

En el departamento del Meta, Noriega *et al.* (2008) evaluaron la diversidad de escarabajos coprófagos en tres fragmentos de bosque de galería con tres estados diferentes de alteración. Encontraron que el fragmento con el estado intermedio de alteración tuvo los más altos índices de diversidad, mientras que el fragmento con menos alteración presentó los valores más bajos. Asimismo, Noriega *et al.* (2007b) evaluaron la composición de escarabajos coprófagos de la provincia de la Sierra Nevada de Santa Marta (Magdalena), determinando el tipo de hábitat y la altitud, – desde el bosque de matorral subxerofítico hasta el páramo– para las especies encontradas. Se llevó a cabo también un estudio de la tribu Canthonini en los bosques secos de Mesoamérica y Colombia (Padilla-Gil y Halffter 2007), revelándose las relaciones filéticas, históricas y geológicas de las especies de esta tribu, y su estrecha afinidad con ambientes de bosque seco tropical. Pulido *et al.* (2007) presentaron un estudio sobre nuevos registros de escarabajos coprófagos en la región andina.

Noriega *et al.* (2008) evaluaron la actividad diaria de colonización del recurso alimenticio por parte de un ensamble de escarabajos coprófagos en el departamento del Amazonas, ampliando la distribución espacial de las especies en este departamento. González *et al.* (2009) hicieron una revisión de algunos subgéneros de *Deltochilum* en Colombia, ampliando el rango de distribución espacial. Martínez *et al.* (2009) realizaron un estudio de los escarabajos coprófagos en diferentes rangos altitudinales, sin encontrar diferencias en la estructura de la comunidad entre los sitios de muestreo, ni correlación entre las variables ambientales registradas durante las fases de muestreo. Navarro *et al.* (2009) publicaron el primer registro de *Digitonthophagus gazella*, una especie africana introducida en América, en el departamento de Sucre. Noriega (2009) analizó la diversidad de escarabajos coprófagos en el departamento de Cundinamarca, mostrando que es una de las zonas mejor muestreadas del país.

En el 2010, Camero hizo una revisión del género *Eurysternus* de Colombia a partir de la nueva clasificación para este género propuesta por Génier en 2009. En esta presentó la distribución espacial y altitudinal de las 18 especies registradas para el país. Martínez *et al.* (2010) llevaron a cabo un estudio sobre la comunidad de escarabajos coprófagos en un fragmento de bosque seco tropical en el departamento del Atlántico. Los autores han encontrado una correlación de la riqueza y abundancia con las variables ambientales de temperatura, humedad relativa y precipitación.

Con respecto a los estudios enfocados a los efectos de la fragmentación y perturbación del hábitat sobre escarabajos coprófagos en Colombia, figuran el trabajo de Amat *et al.* (1997) sobre la diversidad y distribución en tres relictos de bosque alto andinos, mostrando la existencia de preferencia de hábitats particulares por parte de ciertas especies. Escobar (1997) estudió la comunidad de coprófagos en un remanente de bosque seco en el departamento del Tolima, y encontró el mayor número de especies en un bosque secundario y en el borde del bosque, disminuyendo hacia el pastizal de amplio uso ganadero. El número de individuos se comportó de manera similar, con los valores más bajos en el pastizal y en bosque de cañada. Amézquita *et al.* (1999) evaluaron los ensambles de escarabajos coprófagos en un corredor de bosque y tres parches aislados en la Orinoquía, sin obtener diferencia entre las áreas evaluadas. Sin embargo, encontraron una tendencia hacia el aumento de la riqueza y la abundancia conforme aumentó el tamaño del parche.

El trabajo de Escobar (2004), en la Planada, evaluó la comunidad de escarabajos coprófagos en cuatro hábitats: bosque primario, bosque secundario, pastizal y cultivos, encontrando mayor riqueza y abundancia en el bosque primario y en el cultivo, en comparación a los otros dos hábitats. Escobar *et al.* (2007) ha evaluado la influencia de la transformación del hábitat natural a pastizales para cría de ganado, sobre la estructura del ensamble de escarabajos coprófagos en el contexto biogeográfico entre México y Colombia en diferentes rangos altitudinales. Encontraron que, a diferencia de México, en Colombia tanto la riqueza como la abundancia se incrementan al interior del fragmento de bosque y ambas variables disminuyen a medida que se asciende en la altitud.

Jiménez–Ferbans *et al.* (2008) han registrado la composición de especies en algunos ambientes secos de la región de Santa Marta encontrando un número mayor de especies en uno de los cuatro sitios con mayor humedad y menor intervención antrópica. Orozco y Pérez (2008) han encontrado los escarabajos coprófagos pertenecientes a cuatro sitios con diferente estado de alteración, representando dos tipos de zonas de vida, bosque seco premontano y bosque montañoso húmedo. Sus resultados mostraron mayor riqueza y abundancia en dos de los sitios más conservados, además de la ampliación de la distribución y del rango altitudinal de las especies para este departamento.

Con respecto al efecto de borde sobre los escarabajos coprófagos son pocos los estudios que existen, no sólo para Colombia, sino, en general, para bosques tropicales. En 1996, Hill evaluó el ensamble de escarabajos coprófagos en tres hábitats de un área protegida de Australia. Encontró especificidad de hábitats por los escarabajos y también que la riqueza fue mayor en el bosque primario y disminuyó progresivamente desde el ecotono hasta las áreas abiertas. No obstante, la abundancia fue similar en los tres hábitats. En la Amazonia central brasilera Didham *et al.* (1998a) y Didham *et al.* (1998b) evaluaron el efecto de la fragmentación en la comunidad de coleópteros, tomando en cuenta las distancias

desde el borde del fragmento hacia el interior. Aunque la muestra de Scarabaeinae encontrada fue reducida en comparación a otros grupos, sugieren en general que para los coleópteros del bosque la fragmentación afecta negativamente la riqueza y abundancia. Sin embargo, encontraron un aumento de la diversidad hacia el borde. En Bolivia Spector y Ayzama (2003), llevaron a cabo la evaluación de la composición y estructura de la comunidad de escarabajos coprófagos en un gradiente de sabana–borde–bosque, encontrando una menor riqueza y abundancia en el ecotono. Durães *et al.* (2005) encontraron en la Amazonía brasilera diferencias en la abundancia por trampa a través de la distancia, con valores mayores en el bosque, y menores en la matriz aledaña. La riqueza sin embargo, no presentó diferencias significativas. Culot *et al.* (2011) evaluaron la comunidad de escarabajos coprófagos y la dispersión secundaria de semillas en un ecotono entre bosque primario y bosque secundario en la Amazonía peruana. Encontraron mayor número de escarabajos en los primeros 100 metros al interior del bosque primario a partir del borde con el bosque secundario, pero mayor número de especies y un mayor índice de diversidad en el interior del bosque primario. También encontraron aumento en el porcentaje de enterramiento de semillas en el área de ecotono (bosque primario a 100 m del borde).

En cuanto al efecto de borde sobre funciones ecológicas de los escarabajos coprófagos en Colombia, existe únicamente el trabajo realizado por Santos–Heredia (2010) en el Guaviare. Allí evaluó la dispersión secundaria de semillas por escarabajos coprófagos en el gradiente pastizal–borde–bosque. Encontró que las distancias de dispersión secundaria por escarabajos (tanto vertical como horizontal) aumentan gradualmente desde el pastizal hacia el interior del bosque. Sin embargo, en esta investigación no se evaluaron los cambios en la comunidad de Scarabaeinae en el gradiente estudiado.

4. METODOLOGÍA

4.1. ÁREA DE ESTUDIO

El presente trabajo se llevó a cabo en la vereda Buenos Aires, en La Reserva de la Sociedad Civil de Lerma (de aquí en adelante denominada “La Reserva”) localizada al pie del Cerro de Lerma, corregimiento de Lerma. El corregimiento está ubicado al sur del departamento del Cauca, al norte del municipio de Bolívar, en el pie de monte de la cordillera central y en la intersección del Macizo Colombiano con el valle del Patía ($1^{\circ} 58'55''$ N y a $76^{\circ} 57'24''$ W) (Figura 1). El área del municipio de Bolívar es de 890 km^2 dentro de la cual el corregimiento de Lerma ocupa aproximadamente 66 km^2 (7.4% del territorio municipal).

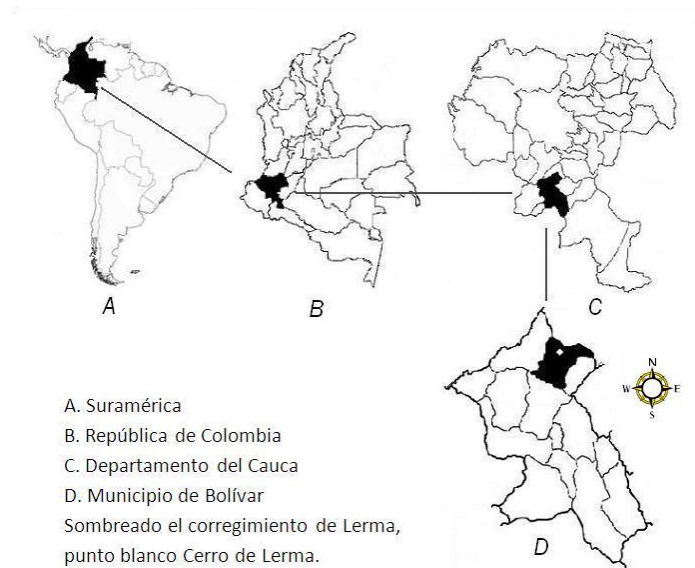


Figura 1. Ubicación del área de estudio.

La Reserva se encuentra en una franja altitudinal entre 1450 y 1800 msnm y se localiza entre los $00^{\circ}58'54''$ y $03^{\circ}19'04''$ de latitud N y los $75^{\circ}47'36''$ y $77^{\circ}57'05''$ de longitud W. La extensión de La Reserva es de 43 ha y de acuerdo con los pobladores de la vereda, hace aproximadamente 70 años esta área estuvo constituida por fincas tradicionales utilizadas para actividades agrícolas y ganaderas. El área presenta una precipitación anual aproximada de 750 mm y una temperatura media anual de 29° C (Institución Educativa Agropecuaria Alejandro Gómez Muñoz). La pluviosidad ocurre durante la mayor parte del año, pero con un patrón bimodal, con máximas precipitaciones de marzo a mayo y de septiembre a

diciembre. Existen dos épocas secas, la primera entre enero y febrero, y la segunda entre junio y agosto, siendo esta última la más calurosa.

Según el sistema de clasificación de Holdridge (1979) La Reserva representa un bosque seco premontano (bs-PM). La familia vegetal de crecimiento arbóreo dominante en el fragmento es Lauraceae (Burbano y Peña 2010), además de Cecropiaceae (género *Cecropia*); la familia de tipo arbustivo dominante es Melastomataceae (género *Clidemia*), mientras que la familia Asteraceae es la dominante en el estrato herbáceo (ver Anexo 1). Las plantas presentes en la matriz circundante pertenecen en su mayoría a las familias Melastomataceae y Asteraceae (ver Anexo 2). La fauna de mamíferos de La Reserva se encuentra representada principalmente por el mico maicero o mico cachón (*Cebus apella*: Cebidae), la ardilla (*Sciurus* sp.: Sciuridae), el armadillo (*Dasypus* sp.: Dasypodidae), ratones (Orden: Rodentia) y el venado cola blanca (*Odocoileus virginianus*: Cervidae) (ver Anexo 3).

Los lados oriental y suroriental de La Reserva están conformados por fincas de bosque secundario (105 ha. aproximadamente). En el lado nororiental existe un mosaico de bosque secundario (70%) y áreas dispersas de cultivo y pastizales (200 – 250 ha. aproximadamente), que pertenecen al municipio de Sucre (Cauca). En el lado norte y todo el occidente, La Reserva se encuentra rodeada por pastizales para la cría de ganado. No se han llevado a cabo esfuerzos de restauración o conservación en los alrededores de La Reserva (Ermides Rengifo, comunicación personal, 2010).

4.2. MUESTREO DE ESCARABAJOS

Para describir los ensamblajes de escarabajos coprófagos se usaron trampas de caída colocadas a lo largo de cuatro transectos lineales de 200 m cada uno, ubicados perpendicularmente al borde. Los transectos estuvieron separados 50 m entre sí, para evitar interferencia entre transectos (Larsen y Forsyth 2005). Una trampa se ubicó justo en el borde del fragmento. A partir del borde, tanto hacia el interior del bosque, como hacia la matriz antropogénica, se instalaron cinco trampas, una cada 20 m (Figura 2). Cada trampa de caída consistió de un recipiente plástico de 11 cm de diámetro por 15 cm de altura, enterrado a ras del suelo. Para proteger las trampas de la lluvia, se utilizaron platos plásticos de 15 cm de diámetro, a manera de techos, colocados con tres alambres a 13 cm por encima de la trampa. Las trampas fueron cebadas con 25 g de una mezcla homogénea de heces frescas de humano y vaca, colocados en una bolsa de tul fino. El cebo se colgó de un gancho de alambre de la parte central inferior de cada plato-techo, de modo que quedara centrada a unos 5 cm por encima del recipiente (Figura 3).

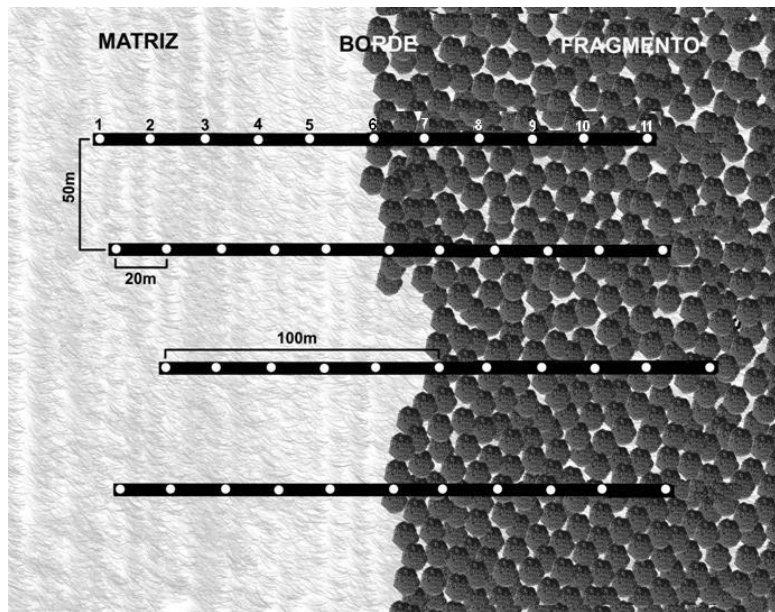


Figura 2. Distribución de los transectos en el sitio de muestreo. Los puntos blancos en los transectos indican la ubicación de las trampas. La distancia 6 representa el margen que separa los dos hábitats (biotopos) adyacentes. La distancia 1 es la más alejada del borde en la matriz, la distancia 11 es la más alejada del borde en el bosque.

Los recipientes se llenaron a un tercio de su capacidad con una solución de agua y detergente, y se añadió una pizca de sal. En la matriz, la solución dentro de los recipientes consistió solamente de agua y alcohol al 70%, por la presencia de ganado que pudiera ser atraído por la sal y/o el detergente. Además, las trampas ubicadas en la matriz se rodearon con estacas de madera enterradas para protegerlas del pisoteo del ganado.

Las trampas se abrieron a las 7:00 a.m. y permanecieron abiertas por un periodo de 48 horas, con una re-ceba de cada trampa después de las primeras 24 horas de muestreo. El muestreo de 48 horas se repitió tres veces: en junio del 2009, en septiembre del 2009 y en enero del 2010. La estación climática predominante en cada uno de los tres meses fue seca, con cierto incremento en la temperatura y la precipitación en septiembre del 2009 (Anexo 4, datos meteorológicos del IDEAM). Los escarabajos capturados se guardaron en viales con alcohol al 70%. El material colectado fue llevado al Laboratorio de Biología de la Universidad del Cauca y al Laboratorio del Grupo de Estudios Ambientales (GEA) de la Universidad del Cauca, donde se identificaron los especímenes hasta nivel de morfoespecie con ayuda de la bióloga Clara Milena Concha Losada, y de la clave taxonómica de Medina y Lopera-Toro (2001). Para la confirmación de las identificaciones del material se enviaron las morfoespecies a la Colección Freddy

Molano Durán (CFM) y a la colección de Escarabajos Coprófagos de Colombia (ECC) de Alejandro Lopera Toro en la ciudad de Bogotá.

Para obtener un valor promedio de la masa y el tamaño corporal de las especies, se escogieron al azar 10 individuos de cada una (o el total de individuos de alguna especie que estuviera por debajo de este número), a los cuales se les midió el peso seco y la longitud total (desde el extremo de la cabeza hasta el extremo de los élitros). El peso seco se obtuvo colocando los individuos en un horno de secado a 98° C por 24 horas (Jorge Noriega, comunicación personal, 2009).

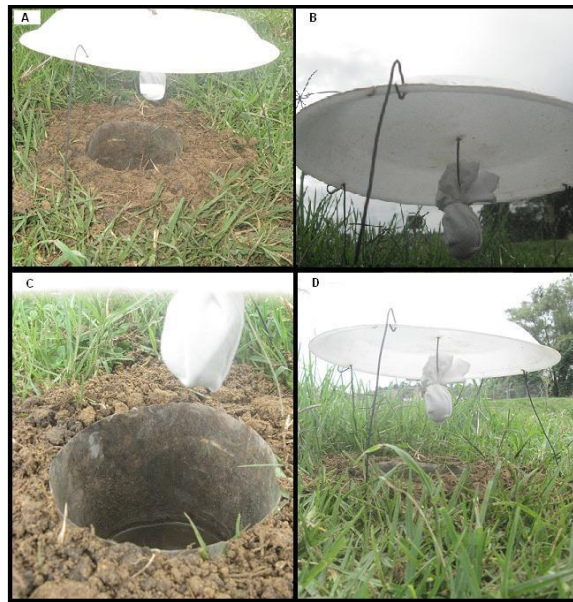


Figura 3. Trampas de caída cebadas para el muestreo de escarabajos coprófagos. (A) Vista general de la trampa de caída. (B) Bolsa de tul con cebo suspendida del plato-techo. (C) Altura de la bolsa de tul (5 cm) por encima del recipiente con solución de agua, detergente y sal. (D) Techo suspendido a 13 cm del suelo por medio de los tres alambres.

4.3. MEDICIÓN DE FUNCIONES ECOLÓGICAS

Para la medición de las funciones ecológicas de remoción de heces y dispersión de semillas por parte de los escarabajos, se llevó a cabo el experimento que a continuación se describe. En los mismos meses de muestreo de escarabajos se establecieron dos transectos lineales, de 200 m cada uno, perpendiculares al borde de La Reserva. En cada transecto se colocaron 11 montículos de 50 g de una mezcla, en partes iguales, de excremento fresco de vaca y humano. Dentro de cada transecto los montículos estuvieron ubicados a 20 m uno del otro. La distancia entre transectos fue de 100 m. Los montículos de excremento se

colocaron sobre el suelo (Figura 4A), y dentro de cada montículo se introdujeron seis cuentas plásticas (de aquellas que se usan para elaborar manualidades). Las cuentas plásticas o de madera han sido utilizadas con éxito a manera de semillas artificiales en experimentos en los que se evalúa la dispersión secundaria de semillas (Andresen 2002; Ponce *et al.* 2006; Santos-Heredia 2010). Al utilizar cuentas se evita la remoción por parte de roedores u otros animales granívoros (Andresen 2000). Por otro lado, el comportamiento de los escarabajos coprófagos es el mismo cuando el “contaminante” de la materia fecal es una semilla verdadera o una semilla artificial (Andresen 2002).



Figura 4. Montículo de excremento y cuentas plásticas usadas a manera de semillas artificiales para cuantificar la dispersión secundaria de semillas. (A) Montículo de excremento con cuentas plásticas, se alcanzan a observar los hilos de nylon color blanco que se ataron a cada cuenta. (B) Dimensiones y peso de los tres tamaños de cuenta: grande, mediana y pequeña (de izquierda a derecha).

Las cuentas de plástico utilizadas en este experimento fueron de forma elíptica y de tres tamaños diferentes (Figura 4B). En cada montículo se colocaron dos cuentas de cada tamaño. Cada cuenta se amarró a un trozo de hilo blanco de 70 cm de longitud para facilitar el seguimiento de su destino final. El otro extremo del hilo permaneció libre. Los montículos estuvieron protegidos de la lluvia con un plato plástico de 15 cm de diámetro colocado a manera de techo. En los dos primeros muestreos se perdieron cinco cuentas durante el experimento de dispersión secundaria (tres pequeñas, una mediana y una grande). Es posible que la pérdida fuera debida a la presencia de hormigueros cerca a los montículos de

excremento. Probablemente las hormigas cortaron el hilo (algunas hormigas fueron vistas llevando trozos del hilo) lo cual imposibilitó encontrar dichas cuentas. Sin embargo, estas cinco cuentas fueron incluidas dentro del grupo de semillas dispersadas, ya que es muy probable que hayan sido enterradas por escarabajos, pero que al perder su hilo, no se pudieron detectar.

Asimismo, durante los meses de muestreo se estimó mediante observación directa y empleando una metodología similar a la usada por Klein (1989), el porcentaje de excremento removido usando las siguientes categorías:

- I, 0 – 20% de remoción;
- II, 21 – 40% de remoción;
- III, 41 – 60% de remoción;
- IV, 61 – 80% de remoción; y
- V, 81 – 100% de remoción.

Estas observaciones fueron realizadas cada 12 horas durante un total de 48 horas. Posteriormente, se contó el número de cuentas plásticas que fueron dispersadas por los escarabajos (horizontal y/o verticalmente) y el número de cuentas no rodeadas por excremento. Finalmente se midió la distancia de dispersión de las cuentas movidas horizontalmente y la profundidad de entierro de las cuentas movidas verticalmente.

4.4. ANÁLISIS DE DATOS

Para cuantificar la riqueza específica del ensamble de escarabajos coprófagos se utilizaron los estimadores no paramétricos de Chao 2 y Jackknife de primer orden. Además se elaboró una curva de rarefacción, utilizando el programa EstimateS (versión 8.20, 2006), para evaluar la eficacia de muestreo. Se utilizó el índice de abundancia proporcional de equidad Shannon-Wiener, para medir la estructura del ensamble. Se probó si existen diferencias significativas en la riqueza y la abundancia utilizando la prueba de bondad de ajuste de Chi cuadrado (X^2). Esta prueba se llevó a cabo tomando en cuenta dos conjuntos de datos: riqueza del pastizal (trampas 1–5) vs., riqueza del bosque (trampas 7–11). De la misma manera se contrastó la abundancia.

Para analizar la riqueza, la abundancia, la masa y la longitud corporal de los escarabajos, en términos de promedios por trampa, se juntaron los datos de los tres muestreos (junio, septiembre y enero), debido a que el objetivo del estudio no era evaluar la variabilidad temporal del ensamble. Se realizaron análisis de varianza de una vía (ANOVA de un factor) entre las distintas distancias o trampas respecto al borde, y se tomaron los cuatro transectos como réplicas. Se utilizó el programa SPSS (versión 11.5.1, 2002).

Para analizar la tasa de remoción de heces por los escarabajos, se llevó a cabo una prueba de t (de muestras pareadas) para contrastar los dos biotopos de interés, bosque vs. matriz, sin tomar en cuenta la trampa seis (o de borde). En la dispersión secundaria de semillas se aplicó la prueba de bondad de independencia de Chi cuadrado (X^2) comparando los dos bitopos (bosque vs. matriz). También se comparó con la prueba de bondad y ajuste de Chi cuadrado (X^2) el número de semillas cubiertas parcial o totalmente de heces con el número de semillas totalmente limpias a lo largo del transecto. Y con la prueba de independencia de Chi cuadrado (X^2) se comparó el número de semillas limpias sobre el suelo entre los dos biotopos. Adicionalmente se emplearon análisis de regresión lineal simple y pruebas t, dependiendo de las tendencias observadas en los datos. Cuando existió un incremento paulatino en las once distancias se utilizó regresión simple; cuando no se presentó dicho incremento se realizó la prueba t contrastando los dos hábitats (bosque vs. matriz).

5. RESULTADOS

5.1. ENSAMBLE DE ESCARABAJOS COPRÓFAGOS

Se capturó un total de 417 individuos de escarabajos de la familia Scarabaeidae, subfamilia Scarabaeinae, distribuidos en ocho especies y cinco géneros (Tabla 1). *Uroxys* sp1 y *Onthophagus curvicornis* con el 47% y 19%, respectivamente, fueron las especies de escarabajos coprófagos que dominaron el ensamble.

Al realizar una curva de rarefacción de especies (Figura 5) y calcular los estimadores de riqueza Chao2 y Jack1, se obtuvo una eficiencia de muestreo de 100% para los dos biotopos evaluados. El número de especies en la comparación entre matriz y bosque no fue significativamente diferente, debido a que los intervalos de confianza (Mau Tao) se superponen entre sí. Igualmente, fue calculado el índice de diversidad de Shannon–Wiener tanto para la matriz ($H' = 1.38$) como para el bosque ($H' = 1.52$), obteniéndose valores que denotan que las áreas presentan una baja diversidad. Al efectuar el cálculo del índice de diversidad ponderado (H_p), se obtuvo un $H_p = 1.00$ ($t_{(2)92} = 1.6614$), lo cual indica que no existen diferencias significativas en la diversidad de especies entre la matriz y el bosque.

Se realizó una prueba de bondad de ajuste de Chi cuadrado (χ^2) para contrastar el número total individuos del ensamble de escarabajos en cada uno de los dos biotopos, matriz (trampas 1–5) vs. bosque (trampas 7–11). En cuanto a la riqueza se encontró que no existen diferencias significativas en cuanto a la frecuencia total de especies ($X^2 = 3.6923$; $gl = 1$; $p = 0.0546$), pero si para la abundancia ($X^2 = 228.63$; $gl = 1$; $p < 0.001$). Es decir, existe un número significativamente mayor de individuos en el área del bosque comparado con el área de la matriz (Tabla 1).

En términos del número promedio de especies e individuos por trampa, se observaron de manera general mayores valores en el bosque que en la matriz (Figura 6). Sin embargo, la abundancia de los escarabajos coprófagos presentó un patrón de frecuencia distinto al de la riqueza. En las trampas de la matriz la abundancia es homogéneamente baja al igual que en la trampa seis, o de borde. Pero existe un incremento inusitado en las primeras trampas del bosque más cercanas a la matriz, para luego disminuir en las trampas más alejadas. Algunas especies se presentaron en los tres biotopos (Tabla 1), mientras que otras, específicamente *Dichotomius belus*, *D. quinquelobatus* y *Uroxys cuprescens*, sólo se capturaron en el interior del fragmento de bosque.

Tabla 1. Abundancia (número de individuos), por distancia, de cada una de las especies capturadas. T. R. (tipo de relocalización) representa el gremio al cual pertenece cada especie según su comportamiento de enterrar o relocalizar el excremento, C: cavador, R: rodador y E: residente o endocóprido. La trampa y biotopo a la que corresponde cada número de distancia son los mismos que se explican en la Figura 2. Para la obtención de cada dato de abundancia se sumaron los datos de los cuatro transectos y los tres muestreos (junio, septiembre y enero). La columna de color gris corresponde al borde entre matriz y bosque.

Especie	T. R.	Distancia											Longitud (\bar{X}) (mm)	Peso (\bar{X}) (mg)		
		1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11			TOTAL	
<i>Dichotomius belus</i> Harold, 1880	C	0	0	0	0	0	0	0	0	3	7	1	0	11	17.32	213.62
<i>Dichotomius quinquelobatus</i> Felsche, 1901	C	0	0	0	0	0	0	0	0	0	2	3	0	5	18.3	271.92
<i>Eurysternus marmoratus</i> Castelnau, 1840	*	6	5	1	3	6	4	7	7	5	4	2	50	10.7	44.65	
<i>Onchophagus curvicomis</i> Latreille, 1811	C	6	1	1	4	6	9	11	8	15	15	5	81	8.3	22.44	
<i>Oxysteron conspicillatum</i> Weber, 1801	C	6	0	0	2	0	2	3	0	4	4	9	30	22.56	518.67	
<i>Uroxys cuprescens</i> Westwood, 1842	C	0	0	0	0	0	0	0	1	1	2	3	7	7.24	13.5	
<i>Uroxys</i> sp1	C	4	7	7	5	14	6	64	55	23	2	9	196	3.34	2.26	
<i>Uroxys</i> sp2	C	0	1	1	1	1	2	12	13	6	0	0	37	3.92	3.2	
TOTAL		22	14	10	15	27	23	97	87	63	31	28	417			

* El género *Eurysternus* presenta un comportamiento peculiar en cuanto a su carácter etológico del rodaje de excremento por pertenecer a la tribu Eurysternini (Noriega et al. 2008), ya que presenta los tres tipos de comportamiento frente al excremento, C: cavador, R: rodador y E: residente o endocóprido. Todavía faltan estudios que puedan sustentar definitivamente el tipo de relocalización al que pertenecen cada una de las especies de este género (Vaz de Mello 2007).

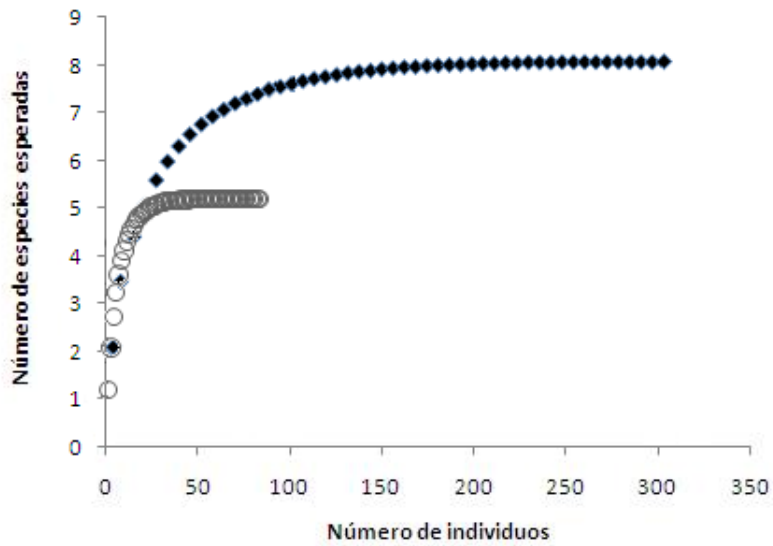


Figura 5. Curva de rarefacción de las especies de escarabajos coprófagos (Coleoptera: Scarabaeidae: Scarabaeinae) mostrando el número esperado de especies en función del número acumulado de individuos capturados en la matriz (círculos vacíos) y en el bosque (rombos oscuros). No se incluyeron los valores de la trampa seis (borde).

Por otro lado, a partir del ANOVA de un factor se encontró que la riqueza de especies promedio por trampa presentó diferencias significativas entre las once trampas ($F = 4.467$; $gl = 10$; $p = 0.001$). La prueba *a posteriori* (HDS Tukey) indicó que existen diferencias entre algunas trampas, siendo la trampa nueve, dentro del bosque a 60 metros del borde, la que presentó mayor riqueza comparada con las demás (Figura 6A). También se presentaron diferencias significativas en la abundancia entre las trampas ($F = 8.364$; $gl = 10$; $p < 0.001$), aunque no existió homogeneidad de varianzas ($L = 3.048$; $gl = 10$; $p = 0.008$). La prueba *a posteriori* de comparaciones múltiples (Games-Howell) mostró que la trampa siete presentó el mayor número de individuos (Figura 6B).

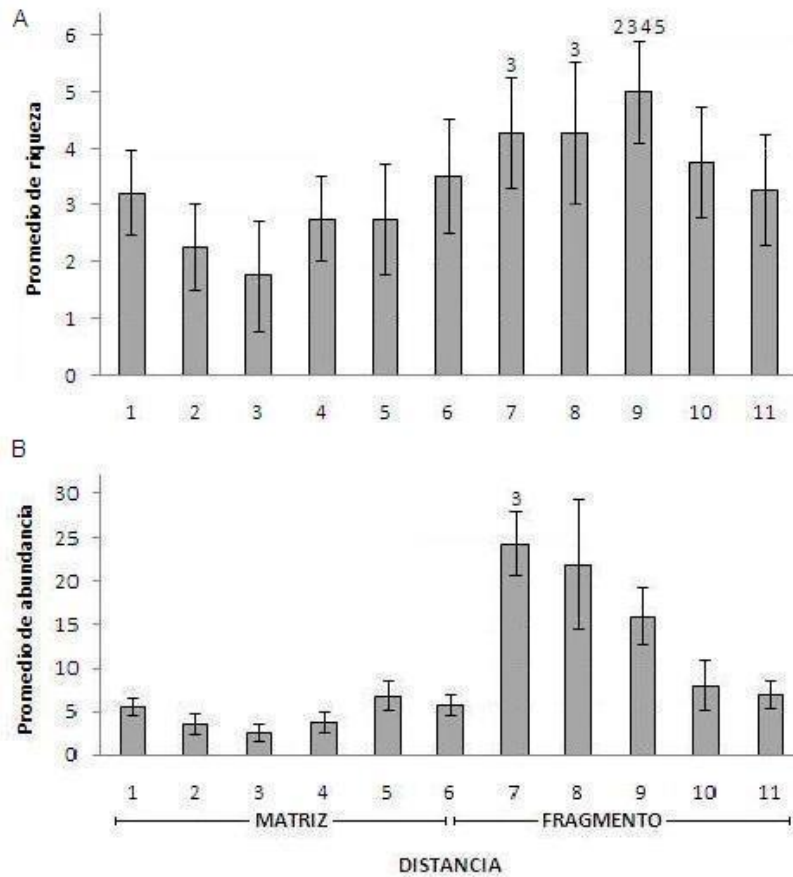


Figura 6. Promedio de riqueza (A) y abundancia (B) de escarabajos capturados por trampa. A partir de las pruebas *a posteriori* de comparaciones múltiples (HDS Tukey para la riqueza y Games-Howell para la abundancia) los números sobre las barras indican las trampas que presentaron diferencias significativas entre sí. La trampa y biotopo a la que corresponde cada número de distancia del eje X son los mismos que se explican en la Figura 2. Las barras de error representan desviaciones estándar.

5.2. LONGITUD Y BIOMASA CORPORAL

Se determinó la longitud promedio de los escarabajos capturados por trampa (Figura 7). La longitud promedio para cada trampa se obtuvo multiplicando la longitud de cada especie por su abundancia en dicha trampa, sumando los valores para cada especie, y luego dividiendo entre el número total de escarabajos capturados en dicha trampa. El ANOVA de un factor reveló diferencias significativas de la longitud promedio entre las trampas ($F = 8.425$; $gl = 10$; $p < 0.001$). Las trampas 1 en la matriz y 10 y 11 en el bosque, poseen los valores más

elevados respecto a las otras, según la prueba *a posteriori* de comparaciones múltiples (HDS Tukey, Figura 7).

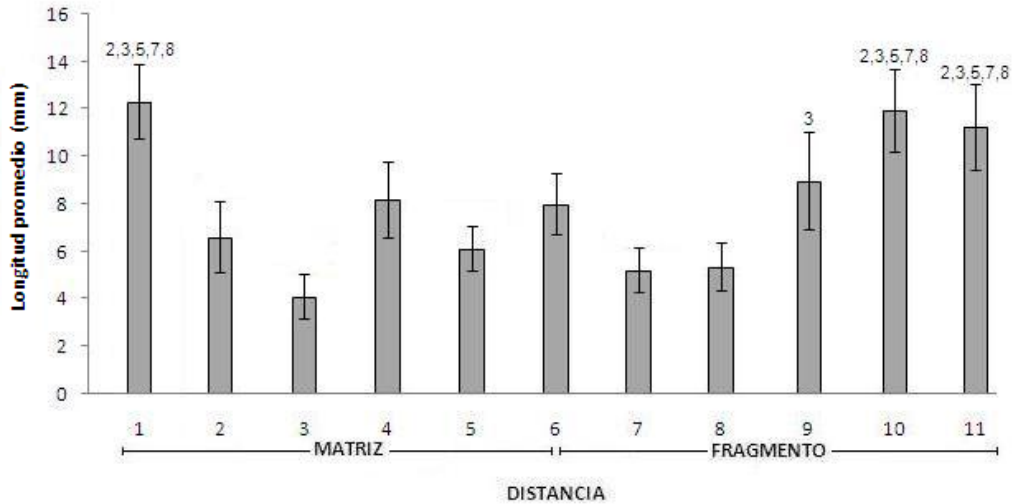


Figura 7. Tamaño (longitud) promedio en milímetros de escarabajos capturados en las diferentes trampas del transecto. A partir de la prueba *a posteriori* de comparaciones múltiples (HDS Tukey) los números sobre las barras indican las trampas que presentaron diferencias significativas entre sí. La trampa y biotopo a la que corresponde cada número de distancia del eje X son los mismos que se explican en la Figura 2. Las barras de error representan desviaciones estándar.

También se midió la longitud promedio por individuo para cada especie por separado en cada una de las trampas para observar algún tipo de efecto de borde. No se encontró diferencias entre las distancias para las especies, excepto en *Eurysternus marmoreus* donde se observó un incremento de la longitud de los individuos a medida que las trampas se internan en el bosque ($F = 2.273$; $gl = 10$; $p = 0.033$; Anexo 5).

Asimismo, se calculó la biomasa total promedio de los escarabajos capturados por trampa, sumando la masa de cada especie previamente multiplicada por su abundancia (Figura 8). El ANOVA de un factor reveló diferencias significativas entre las trampas ($F = 7.284$; $gl = 10$; $p < 0.001$) pero no se pudieron asumir varianzas poblacionales iguales ($L = 9.253$; $gl = 10$; $p < 0.001$). Los patrones fueron consistentes con los resultados obtenidos en la longitud promedio: las trampas que presentan los mayores valores, de acuerdo a la prueba *a posteriori* (HDS Tukey) fueron la trampa 1 en la matriz, y las trampas 10 y 11 en el bosque (Figura 8). Pero la prueba *a posteriori* de comparaciones múltiples (Games-Howell) no mostró qué trampas diferían significativamente entre sí. La biomasa

promedio por individuo también se analizó para cada especie por separado, pero, al igual que con la longitud, tampoco se observó ningún patrón que revelara diferencias entre los individuos de la misma especie a lo largo del transecto. Sin embargo, hubo diferencia estadística en la especie *Uroxys* sp1 para la cual, la biomasa fue aumentando paulatinamente desde la distancia 1 a la 11 ($F = 2.548$; $gl = 10$; $p = 0.007$) (ver Anexo 6).

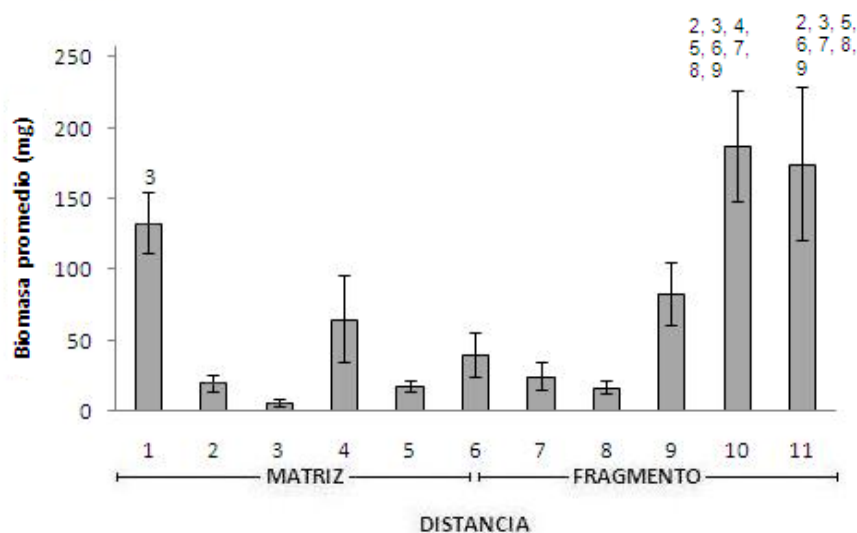


Figura 8. Biomasa promedio de escarabajos capturados en las diferentes trampas del transecto. La trampa y biotopo a la que corresponde cada número de distancia del eje X son los mismos que se explican en la Figura 2. Las barras de error representan desviaciones estándar.

5.3. FUNCIONES ECOLÓGICAS

5.3.1. Remoción de heces. Para evaluar la tasa de remoción de heces por los escarabajos coprófagos se calculó la mediana de los datos de las categorías de remoción (ver Metodología). Se realizaron cuatro periodos de observación (uno cada 12 horas), en dos transectos para un tamaño de muestra igual a seis (dos transectos por tres muestreos). La remoción de heces fue una variable que se midió únicamente en escala ordinal. Para datos medidos en una escala ordinal no es apropiado calcular la media aritmética (Sokal y Rohlf 1995), por lo tanto, se trabajó con las medianas. Se observó un incremento en la tasa de remoción a través del tiempo, entre las 12 y las 48 horas (Figura 9). Es decir, a medida que el tiempo de exposición del excremento sobre el suelo es mayor, la tasa de remoción de heces por parte de los escarabajos coprófagos aumenta. Sin embargo, este incremento en la remoción se presentó de forma clara únicamente en los montículos del interior del bosque en comparación al borde y la matriz. Al analizar

la tasa de remoción a las 48 horas contrastando los dos biotopos, matriz (trampa 1–5) y bosque (trampa 7–11), la prueba t (para muestras pareadas) mostró diferencias significativas, siendo la remoción de heces mayor en el bosque ($t = -2.498$; $gl = 29$; $p = 0.018$). Es importante resaltar que únicamente en la distancia más interior del bosque (trampa 11) se llegó a registrar más del 80% de remoción de heces a las 48 horas.

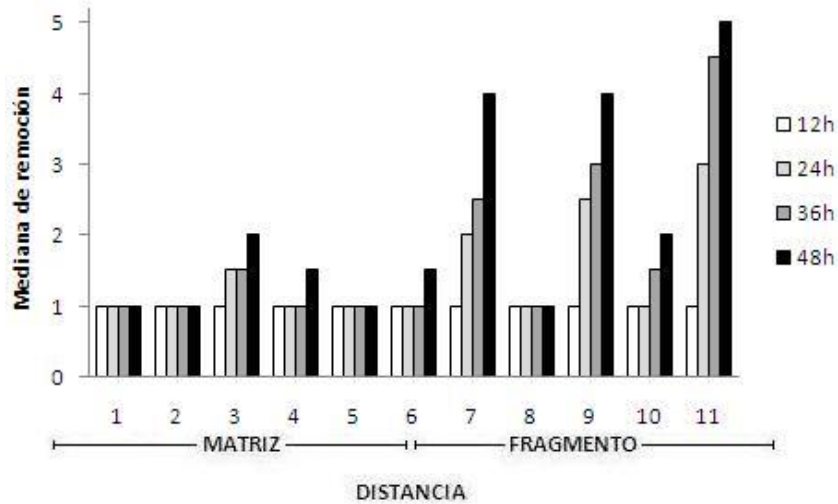


Figura 9. Medida de tendencia central (mediana) de las categorías de remoción de heces a lo largo del transecto, en cuatro periodos de observación (uno cada 12 horas). Las categorías de remoción utilizadas fueron; categoría I (0 – 20%), II (21 – 40%), III (41 – 60%), IV (61 – 80%) y V (81 – 100%). El montículo y biotopo a la que corresponde cada número de distancia del eje X son los mismos que se explican en la Figura 2.

5.3.2. Dispersión secundaria de semillas. En los experimentos de dispersión secundaria de semillas se utilizó un total de 396 semillas artificiales en dos transectos lineales durante los tres muestreos, de los cuales el 55.5% (220 semillas), fue dispersado por escarabajos coprófagos. En la figura 10A se muestra la frecuencia de semillas dispersadas en los diferentes puntos del transecto. Se realizó un análisis de regresión lineal el cual mostró que la frecuencia de dispersión fue aumentando paulatinamente desde la matriz hasta el interior del bosque ($R^2 = 0.737$; $p < 0.001$). Además, al contrastar la matriz y el bosque se mostraron diferencias significativas ($X^2 = 75.645$; $gl = 1$; $p < 0.001$).

Se emplearon tres categorías, mutuamente no excluyentes, para definir la manera de dispersión de las semillas, horizontal (H), vertical (V) y tanto horizontal como vertical simultáneamente (H+V). Un total de 150 semillas (37.8%) fueron dispersadas de forma horizontal, 146 semillas (36.8%) fueron enterradas y 76

semillas (19.2%) fueron reubicadas tanto horizontal como verticalmente. Los análisis de regresión fueron significativos en los tres casos, indicando un incremento paulatino en la variable de respuesta desde la matriz hacia el interior del bosque (Tabla 2). También se encontraron diferencias significativas entre la matriz y el bosque para los tres casos por medio de la prueba de Chi cuadrado (Tabla 2).

Tabla 2. Análisis de regresión lineal simple con las once distancias y la prueba de independencia de Chi cuadrado (χ^2) evaluando el efecto del biotopo (matriz vs. bosque) sobre el destino de las semillas (dispersadas vs. no dispersadas), para las tres categorías de dispersión.

Categoría de dispersión	Número de semillas	Coefficiente de correlación	Chi cuadrado (gl = 1)
Horizontal (H)	150	$R^2 = 0.377, p < 0.001$	$\chi^2 = 37.878, p < 0.001$
Vertical (V)	146	$R^2 = 0.559, p < 0.001$	$\chi^2 = 69.091, p < 0.001$
H + V	76	$R^2 = 0.473, p < 0.001$	$\chi^2 = 44.693, p < 0.001$
Total	220*		

* Las categorías de dispersión, al ser mutuamente no excluyentes, permiten incluir en el total de semillas dispersadas las semillas que presentaron más de una forma de dispersión.

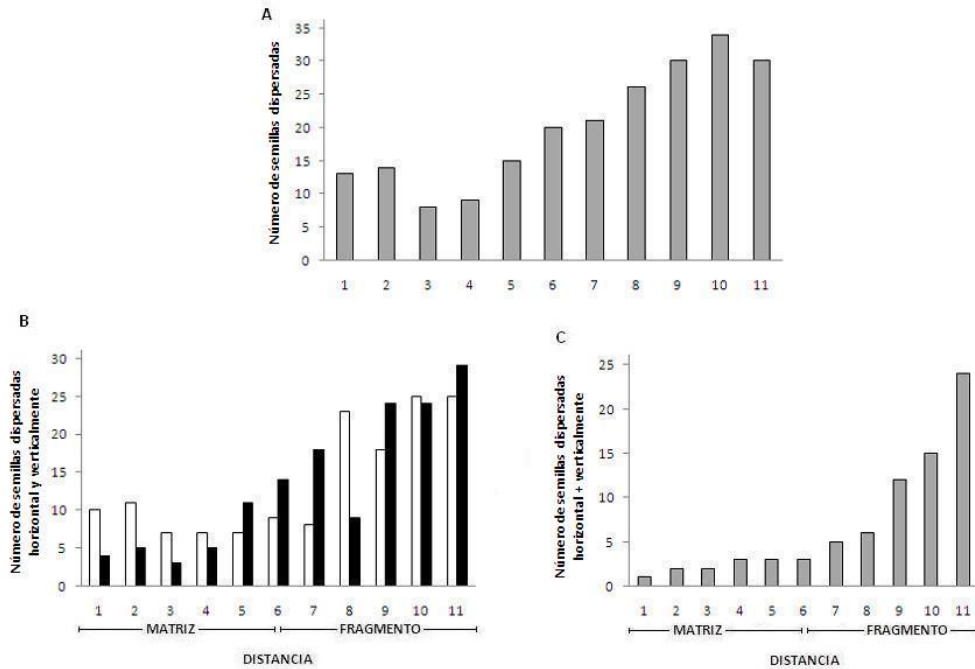


Figura 10. Frecuencia absoluta de la dispersión secundaria de semillas. (A) Número de semillas dispersadas (horizontal y/o verticalmente) en cada punto del transecto. (B) Número semillas dispersadas de forma horizontal –barras negras– y vertical –barras blancas. (C) Número de las semillas que fueron dispersadas tanto horizontal como verticalmente de manera simultánea (horizontal+vertical). La distancia y biotopo a la que corresponde cada número de distancia del eje X son los mismos que se explican en la Figura 2.

Para cada uno de los tamaños de semilla, se presentó un porcentaje de dispersión diferente (Tabla 3). Se observó un incremento paulatino en el número de semillas dispersadas, a lo largo del transecto para las de tamaño pequeño y mediano. Sin embargo, para las semillas grandes se pudo observar una disminución en la frecuencia de dispersión a medida que se acercó al borde desde la matriz, pero alcanza un elevado nivel hacia el interior del fragmento (punto 10 superior al 80%; Figura 11A). La semilla grande también mostró una regresión significativa en la dispersión vertical y la horizontal+vertical, pero, a diferencia de los otros dos tamaños, no presentó una tendencia clara en su dispersión horizontal (Figura 11B). Debido a esto se aplicó una prueba t (de muestras relacionadas) entre los dos hábitats sin encontrarse diferencias significativas ($t = -1.468$; $gl = 14$; $p = 0.164$). Igualmente, se revelaron diferencias significativas al comparar los dos biotopos en el número de semillas dispersadas de los tres tamaños (prueba de independencia de Chi cuadrado). Sin embargo, igual que en la prueba t aplicada

anteriormente, la semilla grande no presentó diferencias en la dispersión horizontal entre los dos biotopos.

Tabla 3. Análisis de regresión simple con las once trampas, prueba de independencia de Chi cuadrado (χ^2), y prueba de t contrastando los dos hábitats, para el número de semillas, por tamaños, dispersadas en las tres categorías de dispersión.

Tamaño Semillas	Dispersión Total (%)	Análisis	Categoría de dispersión		
			Horizontal (H)	Vertical (V)	Horizontal+Vertical (H + V)
Pequeña	60.6	R ²	0.526 (p < 0.001)	0.483 (p < 0.001)	0.416 (p < 0.001)
		χ^2	27.22 (p < 0.001)	22.94 (p < 0.001)	14.4 (p < 0.001)
Mediana	59.8	R ²	0.369 (p < 0.001)	0.373 (p < 0.001)	0.430 (p < 0.001)
		χ^2	16.425 (p < 0.001)	18.8 (p < 0.001)	17.25 (p < 0.001)
Grande	46.2	R ²		0.535 (p < 0.001)	0.412 (p < 0.001)
		χ^2	2.4 (p = 0.121)	29.405 (p < 0.001)	14.13 (p < 0.001)
		t	-1.468 (p = 0.164)		

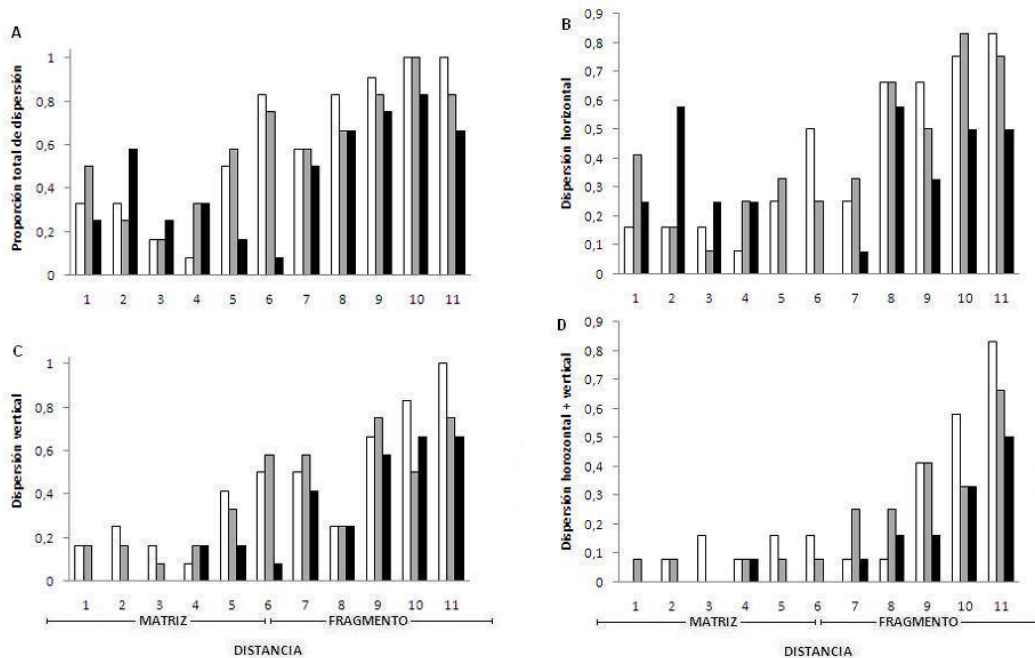


Figura 11. Proporción (frecuencia relativa) de los tres tipos de semillas dispersadas en cada punto del transecto. (A) Proporción de semillas dispersadas (horizontal, vertical u horizontal+vertical) en cada distancia. (B) Proporción de dispersión horizontal de semillas. (C) Proporción de dispersión vertical de semillas. (D) Proporción de las semillas que fueron dispersadas tanto horizontal como vertical simultáneamente (horizontal+vertical). Barras color blanco indican semillas pequeñas (5 mm de largo x 3 mm de ancho y 90.3 mg), color gris semillas medianas (11 mm x 6 mm y 250.2 mg) y color negro semillas grandes (21 mm x 6 mm y 546.7 mg). El montículo y biotopo a la que corresponde cada número de distancia del eje X son los mismos que se explican en la Figura 2.

Los valores medidos de dispersión de semillas (en centímetros), tanto vertical como horizontal, presentaron una gran variación a lo largo del transecto, sin apreciarse ningún patrón claro (Figura 12). A diferencia de la variable 'proporción de dispersión', en la variable de distancia no se observó un cambio paulatino desde la matriz hasta el interior del fragmento. De manera similar, al evaluar las diferencias entre ambos biotopos mediante pruebas de t los resultados indicaron que no existen diferencias significativas en las distancias de dispersión. Con excepción de la dispersión horizontal de las semillas grandes ($t = 3.236$; $gl = 10$; $p = 0.014$), para la cual se observó una disminución desde la matriz hacia el interior del bosque.

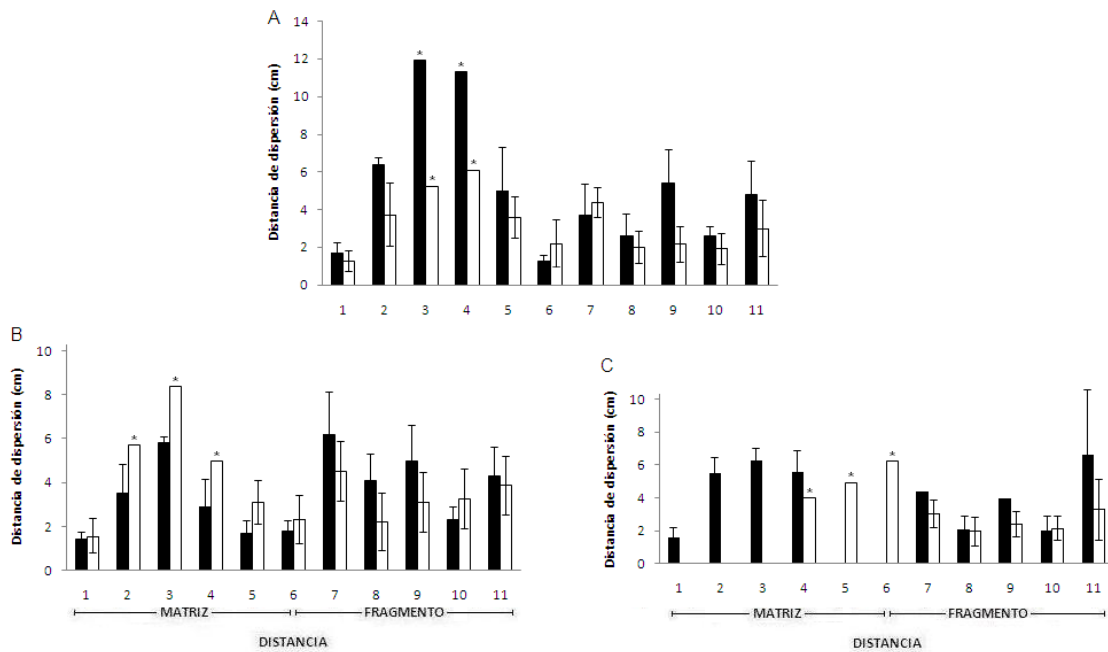


Figura 12. Distancias promedio de dispersión horizontal (barras negras) y vertical (barras blancas) para los tres tamaños de semillas (en centímetros). (A) Distancias de dispersión para la semilla pequeña. (B) Semilla mediana. (C) Semilla grande. Los datos con asterisco indican los puntos donde solamente una semilla fue dispersada. El montículo y biotopo a la que corresponde cada número de distancia del eje X son los mismos que se explican en la Figura 2. Las barras de error representan desviaciones estándar.

También se contó el número de semillas encontradas sobre la superficie después de 48 horas que estaban total o parcialmente cubiertas por heces, y el número de semillas completamente limpias de heces. Se ha observado, desde la matriz hacia el interior del bosque, un aumento leve en el número de semillas completamente limpias de heces, sobre todo en una de las distancias más internas del bosque (distancia 10) (Figura 13). Sin embargo, existió un número similar de semillas no cubiertas por heces entre los dos hábitats, matriz vs. bosque ($X^2 = 0.062$; $gl = 1$; $p = 0.803$).

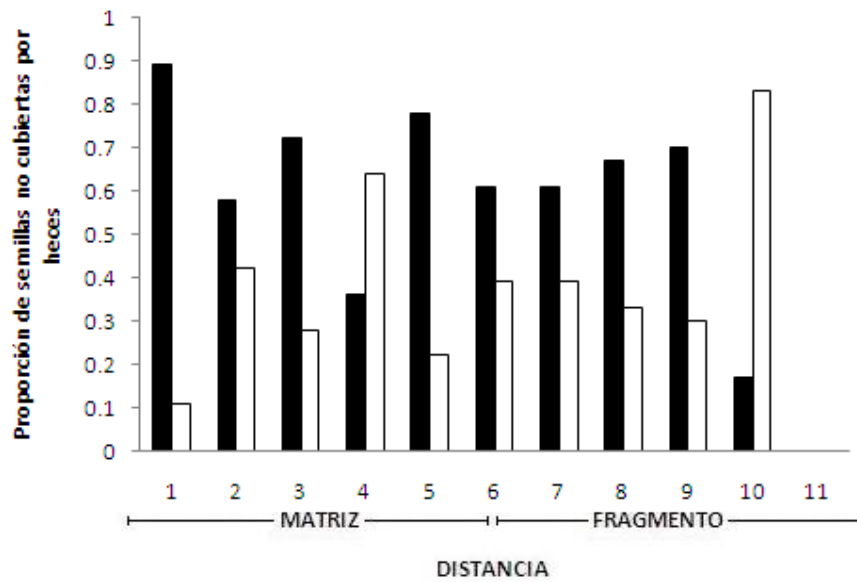


Figura 13. Proporción (frecuencia relativa) de semillas no cubiertas por heces (barras blancas) y semillas cubiertas por heces (barras negras) después de 48 horas. El montículo y biotopo a la que corresponde cada número de distancia del eje X son los mismos que se explican en la Figura 2.

6. DISCUSIÓN

Cuando los sistemas de bosque tropical montañoso y los cada vez menos enclaves de bosque seco, como los encontrados en los andes colombianos, son modificados para la agricultura y cría de ganado, varios atributos de los ensamblajes de escarabajos coprófagos son alterados (Escobar 2004). En la matriz antropogénica de La Reserva se evidencian bajos niveles, tanto de riqueza y abundancia, como de función ecológica desarrollada por los escarabajos coprófagos. Sin embargo, existe un aumento de estas variables hacia el interior del fragmento del bosque.

6.1. ENSAMBLE DE ESCARABAJOS COPRÓFAGOS

En algunos sitios de la región andina colombiana con la misma altitud a la de La Reserva se han realizado estudios de las comunidades de escarabajos coprófagos (Escobar 2004; Noriega 2009). En este estudio se han capturado cuatro especies, encontradas también en La Planada por Escobar (2004), *Dichotomius quinquelobatus*, *Eurysternus marmoreus*, *Oxysternon conspicillatum* y *Uroxys cuprescens*. En La Reserva las especies *Dichotomius quinquelobatus* y *Uroxys cuprescens* estuvieron con mayor frecuencia en el interior del bosque (Tabla 1). Un patrón similar se observó en La Planada (Escobar 2004), ya que estas especies tuvieron una mayor presencia en el bosque primario y secundario que en pastizal y cultivo.

Las especies *Oxysternon conspicillatum* y *Dichotomius belus* son especies que se encuentran localizadas en un amplio rango altitudinal, desde los 100 m hasta los 2600 m (Medina *et al.* 2001; Noriega 2009). En el presente estudio, *Oxysternon conspicillatum* se ha capturado en todos los biotopos (matriz, borde y fragmento), mientras que en La Planada tendió a presentarse en el cultivo. En otros estudios, la especie *O. conspicillatum* se presentó en los bosques con mayor cobertura vegetal, donde la incidencia solar es menor a la de áreas abiertas (Martínez *et al.* 2009). La matriz de La Reserva es un pastizal con algunos arbustos, los cuales podrían explicar la presencia de esta especie en esta parte del área de estudio. Otros autores mencionan que *O. conspicillatum* puede tolerar varios tipos de hábitats, desde áreas cultivadas hasta bosques primarios y secundarios (Escobar 2004), lo cual puede indicar una condición generalista de esta especie, o, alternativamente, un alto grado de perturbación del bosque en La Reserva.

En La Reserva *D. belus* se ha capturado en los puntos más internos del bosque, donde la humedad relativa podría ser más alta que en el área del borde y la matriz adyacente. Algunos estudios encontraron esta especie en los sitios donde el bosque presenta un mayor estado de conservación y durante la época de mayores niveles de precipitación y humedad relativa (Noriega *et al.* 2007a; Noriega *et al.* 2007b; Jiménez-Ferbans *et al.* 2008; Bohorquéz y Montoya 2009; Martínez *et al.* 2010).

En cuanto a la estructura del ensamble de escarabajos coprófagos se calculó el índice de equidad de Shannon–Wiener para la matriz ($H' = 1.38$) y para el bosque ($H' = 1.52$). Además, se puede apreciar una baja diversidad de especies capturadas en La Reserva en relación a otras regiones del país con zonas de vida similares (ambiente seco), como la región atlántica, (Noriega *et al.* 2007a; Noriega *et al.* 2007b; Jiménez-Ferbans *et al.* 2008; Orozco y Perez 2008; Bohorquéz y Montoya 2009; Noriega *et al.* 2009; Martínez *et al.* 2009; Martínez *et al.* 2010). Estos valores, por ser bajos, indican no solo un área pobre en diversidad sino que esto es debido a que el número de especies no es elevado, y también a que la dominancia de dos ellas es marcada. Por otro lado, el índice de diversidad ponderado ($H_p = 1.00$), medido a partir de las dos diversidades matriz y bosque, indicó una similitud entre los dos biotopos dado que muchas de las especies son compartidas entre ambos. En una reserva natural ubicada al norte de los andes, en el departamento de Norte de Santander, con características de bosque seco premontano (1410 msnm, precipitación anual de 1040 mm), fueron encontradas nueve especies (Orozco y Pérez 2008). Las especies *D. belus*, *E. marmoreus* y *O. curvicornis* también fueron capturadas en dicho estudio, aunque presentaron menores abundancias que las encontradas para La Reserva. En dicho estudio mostraron que esa baja diversidad era debida a la alta intervención antrópica ocurrida en el área, lo que asemeja una situación similar ocurrida en La Reserva.

En La Reserva la comunidad de escarabajos coprófagos mostró efecto de borde. La riqueza y la abundancia variaron a lo largo del gradiente matriz-borde-bosque, mostrando un incremento desde la matriz hacia el interior del bosque. Algunas especies tales como *Dichotomius belus*, *D. quinquelobatus* y *Uroxys cuprescens* solo se presentaron entre los 40 y 80 metros del borde al interior del bosque. Junto con este trabajo son pocos los estudios que han evaluado el efecto de borde sobre los ensambles de escarabajos coprófagos. El estudio realizado por Escobar (1997) en un bosque seco del Tolima, es uno de los pocos estudios realizados en el país. Allí encontró altas riqueza y abundancia en el interior del bosque secundario y en el borde, mientras que en las zonas de pastizal y bosque de cañada los valores fueron menores. En La Reserva se ha encontrado un resultado equivalente, ya que el mayor número de especies y de individuos fue hallado en el bosque y no en la matriz.

En La Reserva, la abundancia de escarabajos coprófagos (Scarabaeinae) fue mayor en la trampa del bosque más cercana al borde, principalmente por el número de individuos de la especie *Uroxys* sp. 1. Estudios realizados en Brasil con coleópteros (993 especies, 42 familias, incluida Scarabaeidae), mostraron un alto porcentaje de especies que son afectadas negativamente en la abundancia, tanto por el borde como por el tamaño de los parches de bosque (fragmentación; Didham *et al.* 1998a; Didham *et al.* 1998b). Sin embargo, advirtieron un incremento en la abundancia de ciertas especies (no pertenecientes a la subfamilia Scarabaeinae) por ventajas microclimáticas que el área del borde les pudo brindar. En varios estudios realizados en Colombia las especies del género *Uroxys* presentan abundancias superiores en lugares con mayor cobertura vegetal

y mejor estado de conservación (Escobar 1997; Escobar 2004; Orozco y Pérez 2008; Noriega *et al.* 2007b). En La Reserva las tres especies de éste género se presentaron con mayor abundancia en el interior del bosque, en las trampas más cercanas al borde. Existe, no obstante, una referencia con un valor similar. Spector y Ayzama (2003) encontraron que una de las cuatro especies de *Uroxys* del ecotono bosque-sabana presentó mayor número de individuos en el borde. Allí mismo encontraron que tanto la riqueza como la abundancia de los Scarabaeinae fueron significativamente diferentes en los tres biotopos. En el interior del bosque se presentaron los valores más altos en abundancia, seguido de la sabana. La riqueza se presentó con los mayores valores para el bosque seguido del borde. Además, tanto la riqueza como la abundancia presentaron cambios abruptos en la transición bosque-sabana. Durães *et al.* (2005), por el contrario, encontraron que la distancia desde el área abierta hacia el bosque (Cerrado-Bosque, Brasil) afectó negativamente la abundancia del ensamble de escarabajos coprófagos. Mientras que para la riqueza no se detectó ningún efecto negativo.

Los patrones observados en el presente estudio pudieron deberse a diversos factores como, por ejemplo, una mayor oferta del recurso en el interior del bosque. La presencia de los mamíferos, pequeños y medianos (Anexo 3) podría provocar el aumento tanto en la riqueza como en la abundancia de escarabajos en esta área específica (Klein 1989; Vulinec 2000; Andresen 2003). Asimismo, la cobertura vegetal es otro factor importante para los escarabajos coprófagos (Scarabaeidae), principalmente para los taxa que se originaron en bosques tropicales (Halffter y Matthews 1996; Escobar 2004). Además, el borde es un área de transición donde se pueden albergar plantas tanto del fragmento de bosque como de la matriz aledaña (Laurance *et al.* 1998; Laurance *et al.* 2002; Stevenson y Rodríguez 2008). Estudios anteriores sugieren también que las zonas de cultivo y pastizal cercanas a fragmentos de bosque pueden ser lugares colonizados por otras especies (Escobar 2004), capaces incluso de soportar condiciones de bosque intermedias. Por lo anterior, es posible encontrar en esta área del borde un mayor número de especies e individuos de escarabajos coprófagos (Noriega *et al.* 2007), como ocurrió con las especies del género *Uroxys*. Así, aunque no se realizaron estudios de composición y estructura de las comunidades de mamíferos y plantas, estos datos podrían ayudar a comprender las diferencias estadísticamente significativas entre las trampas a lo largo del gradiente matriz-borde-bosque.

6.2. LONGITUD Y BIOMASA

La longitud y biomasa promedio de escarabajos por trampa en La Reserva mostraron sus máximos valores en las trampas 1 (matriz), y 10 y 11 (interior del bosque). En las otras trampas a lo largo de los transectos los valores de estas dos variables fueron menores (Figuras 7 y 8). En la longitud promedio por especie a lo largo del transecto, *Eurysternus marmoreus* posee una mayor longitud a medida

que la distancia al borde aumenta hacia el bosque. Para Spector y Ayzama (2003) el ensamble de escarabajos coprófagos presentó una biomasa promedio por trampa más alta para el bosque, seguida por una fuerte disminución en el borde y en la sabana. El excremento de los mamíferos es la fuente de recurso alimenticio más importante para los escarabajos coprófagos (Halffter y Matthews 1966). Dependiendo directamente de la cantidad de dicho recurso se observan cambios en la longitud y la biomasa del ensamble entre las trampas. Lo anterior indica una mayor oferta del recurso dentro del bosque, lugar que puede ser frecuentado en mayor medida por los mamíferos presentes en el área de estudio (ver Anexo 3). La biomasa promedio en todas las especies no se modifica significativamente en La Reserva, excepto la especie *Uroxys* sp1 para la cual se incrementa a medida que se ingresa al interior del bosque.

Los resultados indican mayores promedios en las longitudes y biomásas dentro del bosque. Cambios en la estructura del ensamble de escarabajos coprófagos puede afectar directamente la función ecológica desarrollada por ellos (Larsen *et al.* 2005). Se podría pensar entonces que habría una menor cantidad de función ecológica en la matriz adyacente al bosque de La Reserva. Esto se corroboró en la evaluación directa de las funciones ecológicas, discutidas a continuación.

6.3. FUNCIÓN ECOLÓGICA

6.3.1. Remoción de heces. Muchas funciones ecológicas son realizadas por los escarabajos coprófagos, todas ellas se derivan de su particular manipulación y procesamiento del excremento. Entre ellas existe la remoción de heces, función que presenta una mayor importancia debido a que a partir de ella se puede mostrar lo ocurrido con las demás funciones (Nichols *et al.* 2008). En la remoción de heces se evidenció una tendencia a la mayor cantidad de excremento removido, cuando los montículos habían permanecido expuestos durante más tiempo, y cuando estos se encontraban en el interior del bosque. El hecho de una mayor cantidad de excremento removido en las trampas ubicadas hacia el interior del bosque, pudo deberse a que en el sitio con mayor cobertura vegetal el número de especies de escarabajos de grandes tamaños fue más alto, comparado con la matriz. Algunos estudios muestran que existen diferencias en la remoción del excremento dependiendo del tamaño del bosque y del hábitat (Klein 1989). En fragmentos de bosque grandes (>10 ha y/o bosques continuos) llegó a más de un 80% de remoción al noveno día. Por otro lado, para áreas de 1 ha y zonas de pastizal sólo se alcanzó el 30% de excremento removido en el mismo tiempo. De acuerdo con estos estudios, se podría decir que el ensamble de escarabajos de La Reserva puede alcanzar niveles mayores de remoción de heces dentro del bosque en periodos largos de tiempo (>48 horas). Mientras que en la matriz antropogénica las cotas de remoción más altas no podrían alcanzarse dada la pérdida progresiva de la calidad del excremento (principalmente la humedad) con el paso del tiempo debido a una alta exposición solar.

Es importante resaltar que el ensamble de escarabajos coprófagos estudiado en La Reserva pareció tener una mayor actividad nocturna. De acuerdo con las observaciones, durante las primeras 12 horas en que los montículos fueron expuestos (7:00 a.m. – 7:00 p.m.) no se observó mayor actividad de escarabajos. En las siguientes horas, la tasa de remoción fue aumentando poco a poco. Estas observaciones, mas los datos registrados en algunos estudios (Escobar 2004; Noriega *et al.* 2008), muestran que cinco de las ocho especies capturadas tienen actividad nocturna y cavadora (Tabla 1), pertenecientes a los géneros *Dichotomius* y *Uroxys*. Aunque, si por parte de este último género se esperaría que la tasa de remoción sea baja debido a su tamaño, el número de individuos de esta especie podría incrementar la cantidad de función.

6.3.2. Dispersión secundaria de semillas. Escarabajos que potencialmente pueden dispersar más semillas al enterrar mayor cantidad de heces son los escarabajos que presentan mayor longitud y masa corporal (Feer 1999; Andresen 2002; Vulinec 2002; Santos-Heredia 2010). Los valores más elevados de riqueza, abundancia, longitud y biomasa promedios de escarabajos por trampas, se presentaron en el interior del bosque (Figura 7 y 8). En concordancia con esto, del 55.5% de las semillas artificiales dispersadas, la mayor frecuencia de dispersión también ocurrió en el interior del bosque (Figura 10A).

Se pudo observar diferencias en la frecuencia de dispersión horizontal y vertical, para los tres tamaños de las semillas. En La Reserva, más de un 50% de las semillas pequeñas y medianas fueron dispersadas (60,6% y 59,8%, respectivamente). Como se ha demostrado en otros estudios (Andresen y Feer 2005), semillas de dimensiones más pequeñas (aproximadamente: 8 mm de diámetro, 6 mm de ancho), presentaron una frecuencia de dispersión mayor, en relación con semillas más grandes. Estas dimensiones son muy similares a las encontradas en las semillas de las plantas del fragmento de bosque (ver Anexos 1). La semilla más grande fue dispersada en un 46.2%, y la mayor frecuencia se presentó en los puntos 9 y 10 en el bosque. Esto podría sugerir que el tamaño y peso de estas semillas, sean las dimensiones promedio de las semillas que potencialmente pueden ser dispersadas por el ensamble de escarabajos de La Reserva.

Otros estudios muestran que la cantidad de función ecológica realizada está directamente relacionada con el tamaño de los escarabajos (Larsen *et al.* 2005). Sin embargo, también se sabe que la función de dispersión, tanto horizontal como vertical, se ve afectada por el tamaño de la semilla (Andresen y Feer 2005; Santos–Heredia 2010). El tamaño y peso de la semilla más grande (21 mm de largo por 6 mm de ancho, y 546.7 mg), pudieron afectar la eficiencia de dispersión por parte de los escarabajos (Figura 11B, 11C). Se resalta que, estas semillas fueron movidas sobre el suelo y enterradas en el interior del bosque en los puntos donde se hallaron las tres especies de escarabajos con mayor talla (Tabla 1). Se podría entonces decir que en hábitats con escarabajos de gran tamaño puede ocurrir una eficiente dispersión secundaria de semillas.

Las distancias de dispersión (en centímetros) tanto horizontal como vertical, no mostraron un patrón claro a lo largo de los transectos. Solamente la distancia horizontal de la semilla grande presentó diferencias significativas entre la matriz y el bosque ($t = 3.236$; $p = 0.014$). La distancia de dispersión, tanto horizontal como vertical para los otros dos tamaños de semillas, no se vio afectada por el gradiente matriz-borde-bosque. De manera similar, Santos-Heredia (2010) afirma que la profundidad de entierro y la distancia horizontal recorrida, no mostraron diferencias a lo largo de los transectos pastizal-bosque en el Guaviare. Sin embargo, es necesario mencionar que en la matriz de La Reserva se pudieron apreciar mayores valores en distancia horizontal recorrida y en profundidad de entierro (Figura 12).

Finalmente, aunque la frecuencia de semillas limpias de excremento fue incrementándose entre las trampas desde la matriz hacia el bosque, no presentó estadísticamente efecto alguno a través de los transectos. Los escarabajos coprófagos al procesar las heces, retiran la semilla del cebo dejándola parcial o totalmente libre de estiércol. Esto posibilita la futura germinación al disminuir la probabilidad de infección por agentes patógenos, como hongos y bacterias, que crecen en el excremento excedente (Howe y Smallwood 1982). Aunque el gradiente matriz-borde-bosque de La Reserva tuvo efecto sobre la proporción de semillas dispersadas, no ocurrió lo mismo con el número de semillas limpias. Sin embargo, en el punto 10 (80 metros a partir del borde en el bosque) (Figura 13) existió un fuerte incremento de este número de semillas. Es posible que en este lugar y aun más hacia el interior del bosque, las semillas dispersadas por escarabajos coprófagos presenten una mayor posibilidad de germinación en plántulas, dado que hay más semillas limpias de heces.

En términos generales, en La Reserva se ha encontrado un fuerte efecto de borde tanto sobre la estructura y composición del ensamble de escarabajos coprófagos, como sobre sus funciones ecológicas. Es decir, desde la matriz hacia el interior del bosque se pueden presentar cambios en las condiciones ambientales (temperatura y humedad relativa), en la composición y estructura vegetal, y en la actividad antrópica que afectan directamente el ensamble de escarabajos. Sin embargo, este fragmento de bosque presenta un ensamble que cumple funciones ecológicas importantes para su conservación.

7. CONCLUSIONES

- Los resultados mostraron la presencia de un efecto de borde sobre la riqueza, abundancia, longitud y biomasa de los escarabajos coprófagos de La Reserva de Lerma. Los valores más elevados se encontraron en el interior del bosque.
- Se evidenció un efecto de borde sobre la tasa de remoción de heces por los escarabajos coprófagos. Como se ha mostrado en otros estudios, esta función es casi nula en el área del pastizal. Se concluye entonces que en la matriz aledaña al bosque esta función ecológica no se cumple de forma satisfactoria en comparación al interior del bosque.
- Los niveles de dispersión secundaria de semillas fueron más altos al interior del fragmento de bosque. Sin embargo, no se presentó efecto de borde para las distancias de dispersión (vertical u horizontal).

8. RECOMENDACIONES

- Sería de gran utilidad realizar transectos más grandes, donde se incluyan áreas más internas al bosque, más cercanas a las caras norte, oriental y sur adyacentes a la pared del cerro de Lerma. Esto garantizaría un muestreo completo de La Reserva natural de Lerma, en el municipio de Bolívar, Cauca, Colombia.
- Empleando las excretas de los mamíferos de La Reserva en la medición de la tasa de remoción de heces, permitiría comprender mejor la función ecológica desarrollada por los escarabajos coprófagos en esta zona del país.
- Para profundizar sobre el efecto de borde en la dispersión secundaria por los escarabajos coprófagos, sería recomendable utilizar directamente las semillas de las plantas nativas cuya dispersión primaria es realizada por los mamíferos frugívoros de La Reserva. Adicionalmente, lo anterior combinado a un estudio sobre el efecto de borde en la comunidad vegetal, podría arrojar resultados más concretos sobre la regeneración de las plantas en el gradiente borde-interior.
- La época del año, las variables ambientales y las condiciones edáficas son factores determinantes para el estudio de la comunidad de escarabajos. La medición de estas variables dentro de una futura investigación sobre escarabajos coprófagos podría revelar patrones encontrados en otras partes del país y el neotrópico. Lo anterior permitiría obtener información sobre estacionalidad y la posible correlación con elementos del medio ambiente y del suelo relacionados con la estructura, composición y función de los ensamblajes.

9. BIBLIOGRAFÍA

- AIZEN, M. A.; FEINSINGER, P. 1994. Forest fragmentations, pollination, and plant reproduction in a Chaco dry forest, Argentina. *Ecology* 75 (2): 330–351.
- AMARASEKARE, P. 1998. Allee effects in metapopulation dynamics. *American Naturalist* 152 (2): 298–302.
- AMAT, G.; LOPERA, A.; AMÉZQUITA, S. J. 1997. Patrones de distribución de escarabajos coprófagos (Coleoptera: Scarabaeidae) en relicto de bosque alto andino, cordillera oriental de Colombia. *Caldasia* 19 (1-2): 191–204.
- AMÉZQUITA, S. J.; FORSYTH, A.; LOPERA, A.; CAMACHO, A. 1999. Comparación de la composición y riqueza de especies de escarabajos coprófagos (Coleoptera: Scarabaeidae) en remanentes de bosque de la Orinoquía colombiana. *Acta Zoológica Mexicana (Nueva serie)* 76 (076): 113–126.
- ANDRÉN, H. 1999. Habitat fragmentation, the random sample hypothesis and critical thresholds. *Oikos* 84 (2): 306–308.
- ANDRADE, I. G. 1992. Biodiversidad y conservación. pp. 9–61. En: Andrade, I. G.; Ruíz, J. P.; Gómez, R. (Eds.). *Biodiversidad, conservación y uso de recursos naturales: Colombia en el contexto internacional*, Cerfescol. Editorial Presencia. Bogotá. Colombia. 126 p.
- ANDRESEN, E. 2000. The role of dung beetles in the regeneration of rainforest plants in Central Amazonia. Doctorate thesis. University of Florida, Gainesville, Florida, USA. 212 pp.
- ANDRESEN, E. 2002. Dung beetles in a central Amazonian rainforests and their ecological role as secondary seed dispersers. *Ecological Entomology* 27 (3): 257–270.
- ANDRESEN, E. 2003. Effects of fragmentation on dung beetles communities and functional consequences for plant regeneration. *Ecography* 26 (1): 87–97.
- ANDRESEN, E.; FEER, F. 2005. The role of dung beetles as secondary seed dispersers and their effect on plant regeneration in tropical rainforests. pp. 331–349. En: Forget, P. M.; Lambert, J.; Hulme, P.; Vander Wall, S. B. (Eds.). *Seed fate: predation, dispersal and seedling establishment*. CABI Publishing. Wallingford. UK. 410 p.
- ANZURES-DADDA, A. MANSON, R. H. 2006. Patch -and landscape- scale effects on howler monkey distribution and abundance in rainforest fragments. *Animal Conservation* 10 (1): 69–76.
- ARROYO-RODRIGUEZ, V.; PINEDA, E.; ESCOBAR, F.; BENITEZ-MALVIDO, J. 2009. Value of small patches in the conservation of plant-species diversity in highly fragmented rainforest. *Conservation Biology* 23 (3): 729–739.
- BERTILLER, M. B.; MARONE, L.; BALDI, R.; ARES, J. O. 2007. Biological interactions at different spatial scales in the Monte desert of Argentina. *Journal of Arid Environments* 73 (2): 212–221.

- BORGES, R. M. 2000. The anatomy of fragmentation. *Journal of the Indian Institute of Sciences* 88 (2000): 601–608.
- BROWN, Jr. K. 1991. Conservation of Neotropical Environments: Insects as Insects. pp. 350–404. En: Collins, N. M.; Thomas, J. A. (Eds.). *The Conservation of Insects and their Habitats*. Academic Press. London. England. 410 p.
- BOHORQUÉZ, J.; MONTOYA, J. 2009. Abundancia y preferencia trófica de *Dichotomius belus* (Coleoptera: Scarabaeidae) en la reserva forestal de Colosó, Sucre. *Boletín del Museo de Entomología de la Universidad del Valle* 10 (1): 1-7.
- BURBANO, M.; PEÑA, L. 2010. Caracterización del habitat y estructura demográfica de una población del mico cachón (*Cebus apella*) en la Reserva de Lerma, Bolívar, Cauca, Colombia. Tesis de grado. Programa de Biología. Universidad del Cauca. Popayán. Colombia. 62 p.
- BURKEY, T. V. 1993. Edge effects in seed and egg predation at two neotropical rainforest sites. *Biological Conservation* 66 (2): 139–143.
- CAMERO, E. 2010. Los escarabajos del género *Eurystemus* Dalman, 1824 (Coleoptera: Scarabaeidae) de Colombia. *Boletín de la Sociedad Entomológica Aragonesa* 45 (2009) 147–179.
- CHAUVET, S; FORGET, P. M. 2005. Edge effects on post-dispersal seed removal in a fragmented rain forest in French Guiana. *Journal of Tropical Ecology* 21 (1): 113–116.
- CHEN, J.; FRANKLIN, J. R.; SPIES, T. A. 1993. Contrasting microclimates among clearcut, edge, and interior of old-growth Douglas-fir forest. *Agricultural and Forest Meteorology* 63 (1993): 219–237.
- CHEN, J.; FRANKLIN, J. R.; SPIES, T.A. 1995. Growing-Season microclimatic gradients from clearcut edges into Old-Growth Douglas-fir forests. *Ecological Applications* 5 (1): 75–86.
- CHIAPPY, C.; GAMA, L. 2004. Modificaciones y fragmentación de los geocomplejos tropicales de la península de Yucatán. *Universidad y Ciencia. Número Especial 1* (1): 17–25.
- CRAMER, M. J.; WILLIG, M. R. 2002. Habitat heterogeneity, habitat associations, and rodent species diversity in a sand-shinnery-oak landscape. *Journal of Mammalogy* 83 (3); 743–753.
- COLWELL, R. K. 2006. Statistical estimation of species richness and shared species from-samples (software and user's guide). EstimateS version 8.2. University of Connecticut. Freeware published at <http://viceroy.eeb.uconn.edu/index.html>.
- CULOT L.; MANN D.; MUÑOZ-LAZO, F.; HUYNEN, M.; HEYMANN, E. 2011. Tamarins and dung beetles: an efficient diplochorous dispersal system in the Peruvian Amazonia. *Biotropica* 43 (1): 84–92.
- CORTÉZ-S, S. P. 2003. Estructura de la vegetación arbórea y arbustiva en el costado oriental de la serranía de Chía (Cundinamarca, Colombia). *Caldasia* 25 (1): 119–137.

- DIDHAM, R. K.; HAMMOND, P. M.; LAWTON, J. H.; EGGLETON, P.; STORK, N. E. 1998a. Beetle species responses to tropical forest fragmentation. *Ecological monographs* 69 (3): 295–323.
- DIDHAM, R. K.; LAWTON, J. H.; HAMMOND P. M.; EGGLETON, P. 1998b. Trophic structure stability and extinction dynamics of beetles (Coleoptera) in tropical forest fragment. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London. Series B*, 353. 437–451.
- DURÃES, R., MARTINS, W.; VAZ de MELLO, F. 2005. Dung beetle (Coleoptera: Scarabaeidae) assemblages across a natural Forest-cerrado ecotone in Minas Gerais, Brazil. *Neotropical Entomology* 34 (5): 721–731.
- 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. 2004. Diversity and composition of dung beetle (Scarabaeinae) assemblages in a heterogeneous Andean landscape. *Tropical Zoology* 17 (1): 123–136.
- ESCOBAR, F.; CHACON de ULLOA, P. 2000. Distribución espacial y temporal en un gradiente de sucesión de la fauna de coleópteros coprófagos (Scarabaeinae, Aphodiinae) en un bosque tropical montano, Nariño-Colombia. *Revista de Biología Tropical* 48 (4): 961–975.
- ESCOBAR, F.; HALFFTER, G.; ARELLANO, L. 2007. From forest to pasture: an evaluation of the influence of environment and biogeography on the structure of dung beetle (Scarabaeinae) assemblages along three altitudinal gradients in the Neotropical region. *Ecography* 30 (2): 193–208.
- EWERS, R. M.; DIDHAM, R. K. 2006. Confounding factors in the detection of species responses to habitat fragmentation. *Biological Review* 81 (1): 117–142.
- FAHRIG, L. 2003. Effects of habitat fragmentation on biodiversity. *Annual Review in Ecology, Evolution and Systematic* 34 (1): 487–515.
- FEER, F. 1999. Effects of dung beetles (Scarabaeidae) on seeds dispersed by howler monkeys (*Alouatta seniculus*) in the French Guianan rain forest. *Journal of Tropical Ecology* 15 (02): 129–142.
- FISHER, J.; LINDENMAYER, D. B. 2007. Landscape modification and habitat fragmentation: a synthesis. *Global Ecology and Biogeography* 16 (3): 265–280.
- GÉNIER, F. 2009. Le genre *Eurysternus* Dalman, 1824 (Scarabaeidae: Scarabaeinae: Oniticellini) révision taxonomique et clés de détermination illustrées. Series Faunistica No 85. Pensoft ed. Sofia, Bulgaria, 430 pp.
- GENTRY, A. H. 1982. Patterns of neotropical plant species diversity. *Evolutionary Biology* 15 (1): 1–84.
- GONZÁLEZ, F., MOLANO, F.; MEDINA, C. 2009. Los subgéneros *Calhyboma*, *Hybomidium* y *Telhyboma* (Coleoptera: Scarabaeidae: Scarabaeinae: *Deltochilum*) en Colombia. *Revista Colombiana de Entomología* 35 (2): 253–274.
- HALFFTER, G.; EDMONDS, W. D. 1982. The nesting behavior of dung beetles (Scarabaeidae). An ecological and evolutive approach. Instituto de Ecología A. C. Editorial Galache S. A. México D. F. 179 p.

- HALFFTER, G., FAVILA, M. E.; HALFFTER, V., A. 1992. Comparative study of the structure of the scarab guild in mexican tropical rain forests and derived ecosystems. *Folia Entomológica Mexicana* 84 (1992): 131–156.
- HALFFTER, G.; MATTHEWS, E.G. 1966. Natural history of dung beetles of the subfamily Scarabaeinae (Coleoptera: Scarabaeidae). *Folia Entomologica Mexicana* 12-14 (1): 1–132.
- HANSKI, I.; CAMBEFORT, Y. 1991. *Dung beetle ecology*. Princeton University Press. Princeton, NJ. USA. 481p.
- HILL, C. 1996. Habitat specificity and food preference of an assemblage of tropical Australian dung beetles. *Journal of Tropical Ecology* 12 (4): 449–460.
- HOLDRIDGE, L. E. 1979. *Ecología basada en las Zonas de Vida*. Editorial IICA. San José de Costa Rica. 219 p.
- HOWE H. F.; SMALLWOOD J. 1982. Ecology of seed dispersal. *Annual Review of Ecology and Systematics* 13 (1982): 201–228.
- INSTITUCIÓN EDUCATIVA AGROPECUARIA ALEJANDRO GÓMEZ MUÑOZ. Sin fecha. Documento de Reseña Histórica – sistematización de proyecto educativo institucional Lerma, Bolivar. 34 p.
- INSTITUTO DE HIDROLOGÍA, METEOROLOGÍA Y ESTUDIOS AMBIENTALES (IDEAM). 2010. Sistema de información sobre valores medios diarios y mensuales de temperatura (T °C) y precipitación (mm) en la estación 5202501, Regional 07 Nariño-Cauca, Corriente Sambingo, de Bolivar, Cauca.
- JIMÉNEZ-FERBANS, L.; MENDIETA-OTÁLORA, W.; GARCÍA, H.; AMAT-GARCÍA, G. 2008. Notas sobre los escarabajos coprófagos (Coleóptera: Scarabaeinae) en ambientes secos de la región de Santa Marta, Colombia. *Acta Biológica Colombiana* 13 (2): 255–262.
- JONES, F. A.; PETERSON, CH. J.; HAINE B. L. 2003. Seed predation in neotropical pre-montane pastures: site, distance and species effects. *Biotropica* 35 (2): 219–225.
- KLEIN, B. C. 1989. Effects of forest fragmentation on dung and carrion beetle communities in central Amazonia. *Ecology* 70 (6): 1715-1725.
- LAHTI, D.C. 2001. The “edge effect on nest predation” hypothesis after twenty years. *Biological Conservation* 99 (3): 365–374.
- LARSEN, T.; FORSYTH, A. 2005. Trap spacing and transect design for dung beetle biodiversity studies. *Biotropica* 35 (2): 322–325.
- LARSEN, T., WILLIAMS, N. M.; KREMEN, C. 2005. Extinction order and altered community structure rapidly disrupt ecosystem functioning. *Ecology Letters* 8 (5): 538–547.
- LAURANCE, W. F.; R. O. BIERREGAARD, Jr. 1997. *Tropical forest remnants. Ecology, management, and conservation of fragmented communities*. The University of Chicago Press. Chicago, Eds. USA. 616 p.
- LAURANCE, W. F., DIDHAM, R. K.; POWER, M. E. 2001. Ecological boundaries: a search for synthesis. *Trends in Ecology and Evolution* 16 (2): 70–71.
- LAURANCE, W. L., FERREIRA, L. V., RANKIN DE MERONA, J. M., LAURANCE, S. G., HUTCHINGS, R. W.; LOVEJOY, T. E. 1998. Effects of

- Forest Fragmentation on Recruitment Patterns in Amazonian Tree Communities. *Conservation Biology* 12 (2): 460-464.
- LAURANCE, W. F.; LOVEJOY, T. E.; VASCONCELOS, H. L.; BRUNA, E.; DIDHAM, R. K.; STOUFFER, P. C.; GASCON, C.; BIERREGAARD, R. O.; LAURANCE, S. G. W.; SAMPAIO, E. 2002. Ecosystem decay of Amazonian forest fragments: a 22-years investigation. *Conservation Biology* 16 (3): 605–618.
 - LAURANCE, W. F. 2005. The alteration of biotic interactions in fragmented tropical forests (pp. 442–458). En: Burslem, M.; Pinard, A.; Hartley, S. E. (Eds.) *Biotic interactions in the tropics: their role in the maintenance of species diversity*. Cambridge University Press. Cambridge. UK. 580 p.
 - LÓPEZ-BARRERA, F. 2004. Estructura y función en bordes de bosque. *Ecosistemas* 13 (001): 2–15.
 - MALCOLM, J.R. 1994. Edge effects in central Amazonian forest fragments. *Ecology* 75 (8): 2438–2445.
 - MATLACK, G.R. 1993. Microenvironment variation within and among forest edge sites in the eastern United States. *Biological Conservation* 66 (3): 185–194.
 - MARTÍNEZ, N.; CAÑAS, L.; RANGEL, J.; BARRAZA, J.; MONTES, J.; BLANCO, O. 2010. Coleópteros escarabajos (Scarabaeidae: Scarabaeinae) en un fragmento de bosque seco tropical en el departamento del Atlántico, Colombia. *Boletín del Museo de Entomología de la Universidad del Valle* 11 (1): 21–30.
 - MARTÍNEZ, N.; GARCÍA, H.; PULÍDO, L.; OSPINO, D.; NARVÁEZ J. 2009. Escarabajos coprófagos (Coleoptera: Scarabaeinae) de la vertiente noroccidental, Sierra Nevada de Santa Marta, Colombia. *Neotropical Ecology* 38 (6): 708–716.
 - MEDINA, C. L.; LOPERA-TORO, A. 2001. Clave ilustrada para la identificación de géneros de escarabajos coprófagos (Coleoptera; Scarabaeinae) de Colombia. *Caldasia* 22 (2): 299–315.
 - MEDINA, C. L.; LOPERA-TORO, A.; VITOLO, A.; GILL, B. 2001. Escarabajos coprófagos (Coleoptera: Scarabaeidae: Scarabaeinae) de Colombia. *Biota Colombiana* 2 (2): 131–144.
 - MEINERS, S. J.; PICKETT, S. T.; HANDLE, S. N. 2002. Probability of tree seedling establishment changes across a forest-old field edge gradient. *American Journal Botany* 89 (3): 466–471.
 - MURCIA, C. 1995. Edge effects in fragmented forest: implications for conservation. *Trends in Ecology and Evolution* 10 (2): 58–62.
 - NAVARRO, L.; ROMAN, K.; GÓMEZ, H.; PÉREZ, A. 2009. Primer registro de *Digitonthophagus gazella* (Fabricius, 1787) para el departamento de Sucre, Colombia. *Revista colombiana de ciencias* 1(1): 77–86.
 - NICHOLS, E.; GARDNER, C.; PERES, A.; SPECTOR, S.; THE SCARABAEINAE RESEARCH NETWORK. 2009. Co-declining mammals and dung beetles: an impending ecological cascade. *Oikos* 119 (4): 481–487.

- NICHOLS, E.; SPECTOR, S.; LOUZADA, J.; LARSEN, T.; AMEZQUITA, S.; FAVILA, M. E.; THE SCARABAEINAE RESEARCH NETWORK. 2008. Ecological functions and ecosystem services provided by Scarabaeinae dung beetles. *Biological Conservation* 141 (6): 1461–1474.
- NORIEGA, J. A., 2007. Estado del Arte en Colombia (pp. 107–140). En: “Memorias del diplomado en Biología, Taxonomía y Ecología de Scarabaeidae (*Sensu Stricto*).” Taller de Artes Gráficas, Facultad de Ciencias Naturales y Exactas, Universidad del Valle, Cali. Colombia. 140p.
- NORIEGA, J., A. 2009. Análisis de la diversidad de escarabajos coprófagos (Coleoptera: Scarabaeidae) en el departamento de Cundinamarca. *Revista de Tecnología* 8 (1): 83–89.
- NORIEGA, J. A.; CUBILLOS, A. M.; CASTAÑEDA, C.; SANCHEZ, A. M. 2008. Actividad diaria de colonización del recurso alimenticio en un ensamble de escarabajos coprófagos (Coleoptera: Scarabaeidae) en la Amazonía colombiana. *Acta Biológica Colombiana* 13 (3): 75–86.
- NORIEGA, J. A.; REALPE, E.; FAGUA, G. 2007a. Diversidad de escarabajos coprófagos (Coleoptera, Scarabaeidae) en un bosque de galería con tres estadios de alteración. *Universitas Scientiarum* 12 (número especial 1): 51–63.
- NORIEGA, J. A.; SOLIS, C.; ESCOBAR, F.; REALPE, E. 2007b. Escarabajos coprófagos (Coleoptera, Scarabaeidae) en la provincia de la Sierra Nevada de Santa Marta. *Biota Colombia* 8 (001): 77–86.
- OROZCO, J.; PÉREZ, M. 2008. Escarabajos coprófagos (Coleoptera: Scarabaeoidea) del parque nacional los Estoraques (Norte de Santander, Colombia). *Revista Brasileira de Entomología* 52 (1): 36–40.
- PADILLA-GIL, D.; HALFFTER, G. 2007. Biogeography of the areas and Canthonini (Coleoptera: Scarabaeidae) of dry tropical forests in Mesoamerica and Colombia. *Acta Zoológica Mexicana* 23 (1): 73–108.
- PEÑA-BECERRIL, J. C.; MONROY-ATA, A.; ÁLVAREZ-SANCHEZ, F. J.; OROZCO-ALMANZA, M. S. 2005. Uso del efecto de borde para la restauración ecológica del bosque tropical. *Revista Especializada en Ciencias Químico-Biológicas* 8 (2): 91–98.
- PONCE-SANTIZO, G.; ANDRESEN, E.; CANO, E.; CUARÓN, A. 2006. Dispersión primaria de semillas por primates y dispersión secundaria por escarabajos coprófagos en Tikal, Guatemala. *Biotropica* 38 (3): 390–397.
- PULIDO, L.; MEDINA, C.; RIVEROS, R. 2007. Nuevos registros de escarabajos coprófagos (Scarabaeidae: Scarabaeinae) para la región andina de Colombia. Parte 1. *Revista Académica Colombiana de Ciencias* 31(119): 305–310.
- QUINTERO, I.; ROSLIN, T. 2005. Rapid recovery of dung beetle communities following habitat fragmentation in central Amazonia. *Ecology* 86 (12): 3303–3311.
- ROUBIK, D. W.; HANSON, P. E. 2004. Abejas de orquídeas de la América tropical, biología y guía de campo. Instituto Nacional de Biodiversidad. Editorial INBio, edición en español. Costa Rica. 352 p.

- SANTOS-HEREDIA, M. C. 2010. Dispersión secundaria por escarabajos coprófagos en un fragmento de bosque amazónico en Colombia: efecto del tipo de heces, tamaño de semilla y efecto de borde. Tesis de Maestría. Universidad de los Andes. Bogotá. Colombia. 32 p.
- SANTOS, T.; TELLERÍA, J. L. 2006. Pérdida y fragmentación del hábitat: efecto sobre la conservación de las especies. *Ecosistemas* 15 (2): 3–12.
- SOKAL, R., R.; ROHLF, F., J. 1995. *Biometry*. New York, W. H. Freeman and Company. 887 p.
- SPECTOR, S.; AYZAMA, S. 2003. Rapid turnover and edge effects in dung beetle assemblages (Scarabaeidae) at a bolivian neotropical forest–savanna ecotone. *Biotropica* 35 (3): 394–404.
- SPECTOR, S. 2006. Scarabaeidae dung beetles (Coleoptera: Scarabaeidae: Scarabaeinae): an invertebrate focal taxon for biodiversity research and conservation. *The Coleopterists Bulletin*, (Monograph Number 5): 71–83.
- SPSS, I. 2002. *Systat 11.5.1., for Windows*. SPSS Inc., Chicago.
- STEVENSON, P. R.; RODRIGUEZ, M. E. 2008. Determinantes de la composición florística y efecto de borde en un fragmento de bosque en el Guaviare, Amazonía colombiana. *Revista Colombiana Forestal* 11 (1): 5–17.
- TERAN, E. 1999. Diversidad y abundancia de coprófagos en bosques sucesionales en la localidad de Rutina-Pando. *Evaluación y ecología de fauna silvestre en bosques de producción*. Herrera, J. C. Et al Eds. Cobija, Bolivia. 53 p.
- TILMAN, D.; MAY, R. M.; NOWAK, M. A. 1994. Habitat destruction and the extinction debt. *Nature* 371 (6494): 65–66.
- VALLADARES, G., SALVO, A.; CAGNOLO, L. 2006. Habitat fragmentation effects on trophic processes of insect–plant food webs. *Conservation Biology* 20 (1): 212–217.
- VANDERMEER, J.; CARVAJAL, R. 2001. Metapopulation dynamics and the quality of the matrix. *The American Naturalist* 158 (3): 211–220.
- VAZ de MELLO, F. 2007. Revisión taxonómica y análisis filogenético de la tribu Atheuchini (Coleoptera: Scarabaeidae: Scarabeinae). Tesis de Doctorado. Xalapa, Veracruz, México. 238 p.
- VILCHIS, O. M. 2000. Modelos nulos en interacciones biológicas, una propuesta: depredación en *Chirostoma riojai*-Zooplancton. *Ciencia Ergo Sum* 7 (2): 153–156.
- VILJANEN, H. 2009. Dung beetle communities in Madagascar. Academic dissertation. Faculty of Biosciences of the University of Helsinki, Finland. ISBN 978-952-10-5853-0 (PDF). <http://ethesis.helsinki.fi>. 35 p.
- VULINEC, K. 2000. Dung beetles (Coleoptera: Scarabeidae), monkeys, and conservation in Amazonia. *Florida Entomologist* 83 (3): 229–241.
- VULINEC, K. 2002. Dung beetle communities and seed dispersal in primary forest and disturbed land in Amazonia. *Biotropica* 34 (2): 297–309.
- VULINEC, K.; PIMENTEL, A.; CARVALHO Jr. E.; MELLOW, D. 2008. Dung beetles and long-term habitat fragmentation in Alter do Chão, Amazônia, Brazil. *Tropical Conservation Science* 1 (2): 111–121.

- WAHUNGU, G. M.; CATTERALL, C. P.; OLSEN, M. F. 2002. Seedling predation and growth at a rain-forest pasture ecotone, and the value of shoots as seedling analogues. *Forest Ecology and Management* 162 (3): 251–260.
- WEATHERS, K.C.; CADENASSO, M.L.; PICKETT, S.T. 2001. Forest edges as nutrient and pollutant concentrators: potential synergisms between fragmentation, forest canopies and the atmosphere. *Conservation Biology* 15 (6): 1506–1514.
- YOKOHAMA, K.; KAI, H.; KOGA, T.; AIBE, T. 1991. Nitrogen mineralization and microbial populations in cow dung, dung balls and underlying soil affected by paracoprid dung beetles. *Soil Biology and Biochemistry* 23 (7): 649–653.
- ZHENG, D.; CHEN, J. 2000. Edge effects in fragmented landscapes: a generic model for delineating area of edge influences (D-AEI). *Ecological Modelling* 132 (3) 175–190.

ANEXOS

ANEXO 1: TRANSECTO DE VEGETACIÓN EN EL INTERIOR DEL FRAGMENTO

El levantamiento florístico se llevó a cabo según la metodología de Gentry (1982) para individuos con un DAP mayor o igual a 3 cm, en un transecto lineal en La Reserva de Lerma, de 100 m de largo por dos metros de ancho. (m), significa la distancia en metros respecto al borde donde fue localizada la especie de planta, (h) es la altura en metros de las plantas, (E. V.) indica el estrato vertical al que corresponde cada planta según la clasificación de Cortez (2003) [Herbáceo (h)= 0.31 - 1.5 m; Arbustivo (ar)= 1.51 - 5 m; Subarbóreo (Ar)=5.1 - 12 m; Arbóreo inferior (Ai)= 12.1 - 25 m], y (D. S. [l x a]) significa las dimensiones de la semilla en largo por ancho en milímetros. Las especies de helechos no se les midieron la longitud de las esporas.

FAMILIA	NOMBRE CIENTÍFICO	(m)	h	E. V.	D. S (l x a)
Fabaceae	Especie desconocida	99	10	Ar	18 x 3.5
Cecropiaceae	<i>Cecropia angustifolia</i>	95	12,5	Ai	3.4 x 2.7
Rubiaceae	<i>Palicourea heterochroma</i> (K. Sehan)	91	6	Ar	4,1 x 1,7
Blechnaceae	<i>Blechnum fragile</i> (Leibm) C. V. Morton & Leblinger	88	0,8	h	helecho
Asteraceae	<i>Munnozia hastifolia</i> (Poepp & Endl)	75	1,2	h	4,2 x 0,4
Asteraceae	<i>Elaphandra quinquenervis</i> (S. F. Blake H. Rob.)	72	1,2	h	5 x 0,3
Asteraceae	<i>Critoniella acuminata</i> (Kunth)	70	6	Ar	5,3 x 0,8
Costaceae	<i>Costus plocumanii</i> (Mass)	69	1,8	ar	3,2 x 1,8
Proteaceae	<i>Panopsis cf sessilifolia</i> (L. C. Rich) Sandw	41	8	Ar	2.9 x 2.1
Cyperaceae	<i>Scleria bracteata</i> (av)	35	5	ar	3 x 3
Cecropiaceae	<i>Cecropia</i> sp.	29	6,1	Ar	2.6 x 1.8
Aspleniaceae	<i>Asplenium</i> sp.	22	0,6	h	3,8 x 1
Conmelinaceae	<i>Tradescantia</i> sp.	18	0,5	h	2,7 x 1,9
Melastomataceae	<i>Clidemia ciliata</i> Pav. ex. D. Don	10	1,5	h	0,5 x 0,5
Loranthaceae	<i>Oryctanthus alveotatus</i> (H. B. K. Kuijt.)	9	3	ar	3,9 x 1,2
Myrcinaceae	<i>Myrcine</i> sp.	7	6	Ar	4 x 3,3
Zingiberaceae	<i>Renealmia</i> sp.	5	1	H	3 x 2,8
Asteraceae	<i>Mikania micrantha</i> (Kunth)	5	8	Ar	4,4 x 0,5
Gesneriaceae	Especie desconocida	4	5	ar	1,1 x 0,3
Polypodiaceae	<i>Campyloneurum latum</i> (T. Moore) Sodernd	3	0,5	h	helecho
Asteraceae	<i>Clibadium surinamense</i> (L.)	3	2,5	h	2,7 x 0,1
Myrtaceae	<i>Myrcia popayanensis</i> (Hieron)	1	7	Ar	1,8 x 1,2

ANEXO 2: TRANSECTO DE VEGETACIÓN EN LA MATRIZ ADYACENTE

El levantamiento florístico se llevó a cabo según la metodología de Gentry (1982) para individuos con un DAP mayor o igual a 10 cm, en un transecto lineal en la matriz, de 100 m de largo por dos de ancho. Las cuatro columnas de la derecha comparten la misma información que el anexo anterior (Anexo 1).

FAMILIA	NOMBRE CIENTÍFICO	(m)	h	E. V.	D. S (l x a)
Asteraceae	<i>Calea glomerata</i> (Klatt)	1	1,5	h	4,8 x 1
Melastomataceae	<i>Rhynchospora corymbosa</i> (L.) Britton	3	0,8	h	4 x 0,7
Melastomataceae	<i>Miconia albicans</i> (Sw.) Tr	6	1,6	ar	0,9 x 0,7
Poaceae	<i>Holcos lanatus</i> (L.)	11	0,7	h	3,1 x 0,3
Asteraceae	<i>Chromolaena odorata</i> (King & Robinson)	15	1,5	h	4,7 x 0,5
Melastomataceae	<i>Clidemia strigillosa</i> (Sw.) DC.	22	1	h	2,5 x 1,9
Melastomataceae	Especie desconocida	34	1,2	h	4 x 2,8
Fabaceae	<i>Mimosa albida</i> (H. & B.)	40	1	h	2,3 x 0,5
Apocynaceae	<i>Mandevilla mollissima</i> (Kunth)	51	3	ar	5 x 2,8
Lamiaceae	<i>Hyptis capitata</i> (Jacq)	58	1	h	1,5 x 1
Fabaceae	<i>Mimosa somnians</i> (Humb & Bompl. ex. Will)	64	1,4	h	3,1 x 1,8
Boraginaceae	<i>Cordia acuta</i>	70	1,6	h	1,8 x 1,5
Boraginaceae	<i>Tournefolia</i> sp.	73	1,5	h	3 x 2,5
Euphorbiaceae	<i>Acalypha macrostachya</i> (Jack)	79	3	ar	3,8 x 3
Asteraceae	<i>Eirmocephala brachiata</i> (Benth)	85	1,7	ar	3,9 x 0,5
Cyperaceae	<i>Cyperus luzulae</i> (L.) Rottb. ex. Rets	91	0,6	h	0,5 x 0,5
Verbenaceae	<i>Lantana boyacana</i> (Moldenke)	98	1,5	h	7,1 x 1,2

ANEXO 3: LISTADO DE MAMÍFEROS DE LA RESERVA DE LERMA

El listado presentado fue elaborado a partir de una entrevista directa con los señores Juan Burbano, Ermides Renjifo y la señora Hermelinda Mera, habitantes de la región aledaña a la Reserva. Total de 16 especies reconocidas.

NOMBRE COMÚN	FAMILIA	NOMBRE CIENTÍFICO
Ardilla	Sciuridae	<i>Sciurus</i> sp.
Armadillo	Dasypodidae	<i>Dasyopus</i> sp.
Comadreja	Mustelidae	<i>Mustela frenata</i>
Conejo de monte, moro	Leporidae	<i>Sylvilagus brasiliensis</i>
Cuzumbico	Procyonidae	<i>Nasua narica</i>
Erizo (puerco espín)	Erethizontidae	<i>Coendou bicolor</i>
Gato salvaje	Felidae	<i>Felis</i> sp.
Guagua	Agoutidae	<i>Agouti paca</i>
Mono, micho cachón	Cebidae	<i>Cebus apella</i>
Murciélago	Chiroptera (Orden)	7 especies aprox.
Oso hormiguero	Myrmecophagidae	<i>Tamandua tetradactyla</i>
Perro-lobo	Canidae	<i>Speothos venaticus</i>
Raposa, chucha	Didelphidae	<i>Didelphis marsupialis</i>
Ratón maicero	Rodentia (Orden)	5 especies aprox.
Venado	Cervidae	<i>Odocoileus virginianus</i>
Zorro	Canidae	<i>Atelocinus microtis</i>

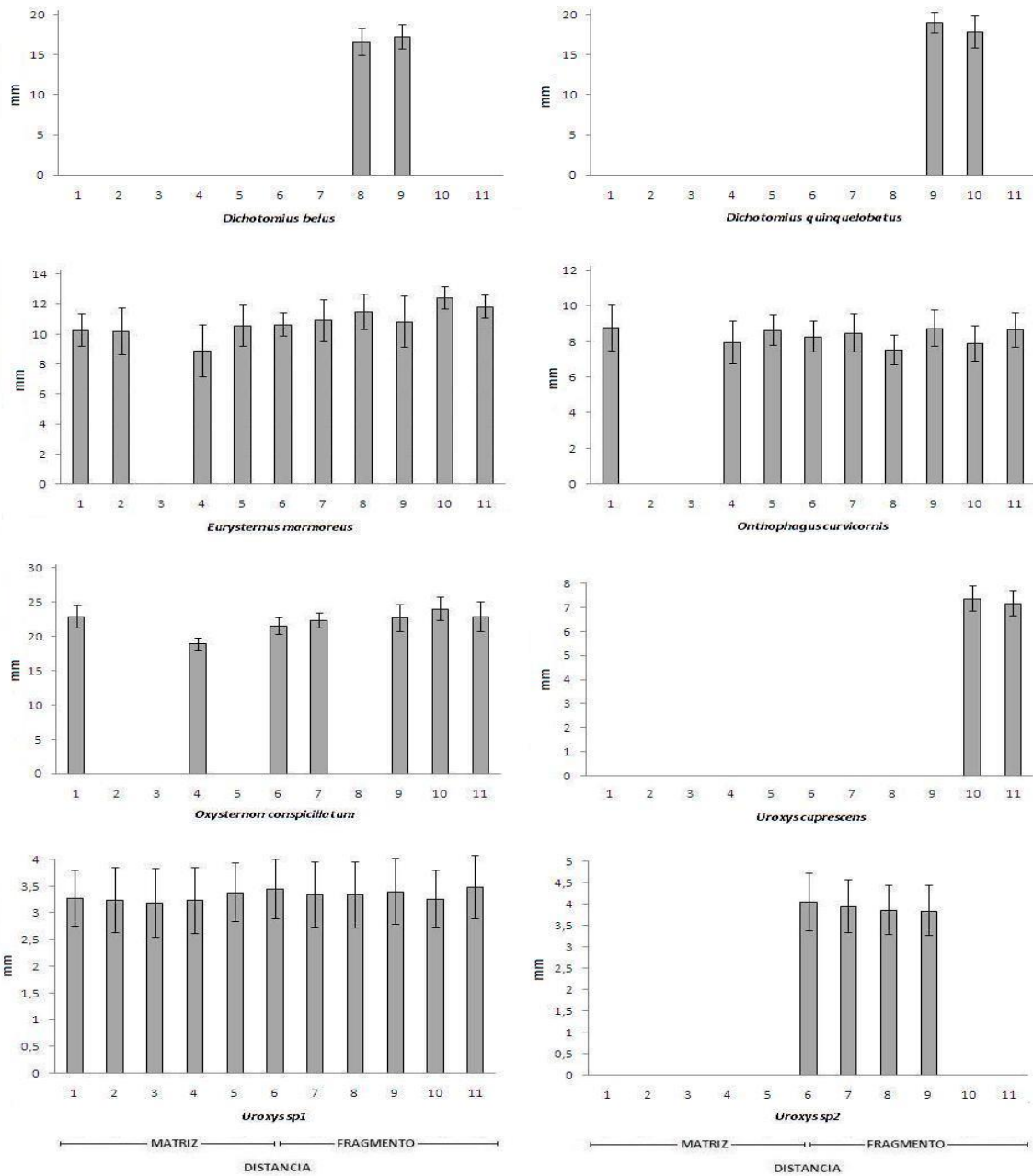
ANEXO 4: DATOS METEOROLÓGICOS DEL IDEAM

Los datos presentados son los promedios mensuales de la temperatura y la precipitación en la estación meteorológica 5202501, regional 07 Nariño-Cauca, Corriente Sambingo, en Bolívar, Cauca, durante los meses de enero a diciembre de 2009 y de enero a abril de 2010 (*). Datos suministrados por el Instituto de Hidrología, Meteorología y Estudios Ambientales (IDEAM). Casillas sombreadas corresponden a los meses de muestreo.

	TEMPERATURA (T°C) PROMEDIOS MENSUALES		PRECIPITACIÓN (mms) PROMEDIOS MENSUALES		
	Máxima	Mínima	Total	Máxima	# Lluvias
Enero	24,3	17,5	379,2	66,2	24
Febrero	24,8	17,6	209,2	42,4	18
Marzo	25,1	17,7	251,1	61	21
Abril	25,8	18,1	114,4	38	15
Mayo	26,3	18,1	69,6	37,5	10
Junio	26,4	18,2	43,9	11,8	12
Julio	28,6	18,3	8,6	7,2	3
Agosto	28,8	19	15,8	4,1	6
Septiembre	29,5	18,7	61,4	52,2	3
Octubre	28,3	18,2	195,3	56,3	13
Noviembre	26,1	17,9	166,1	30,3	16
Diciembre	25,9	18,1	181,6	64,4	16
Enero*	27,6	18,1	34,1	17,9	6
Febrero*	27	18,8	145,5	49,5	12
Marzo*	27,5	18,9	24	13,2	9
Abril*	25,8	18,4	290,5	50	25

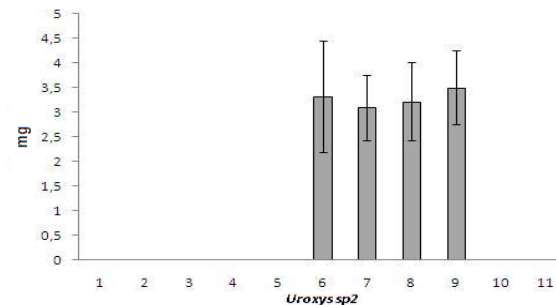
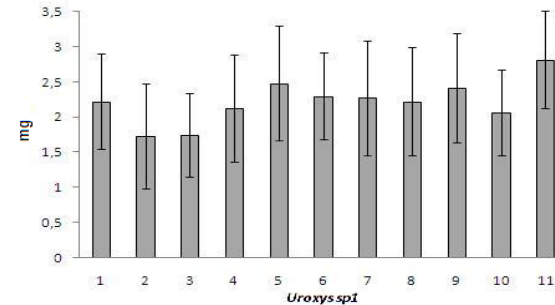
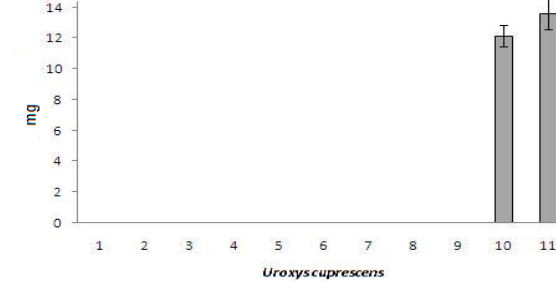
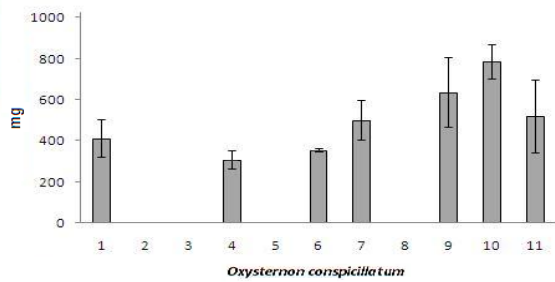
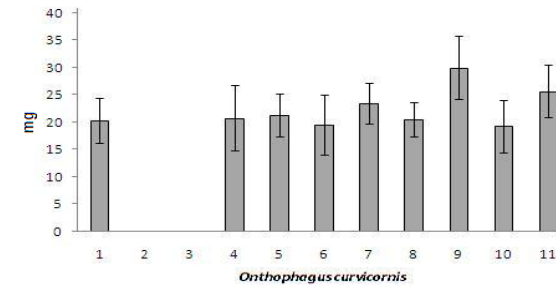
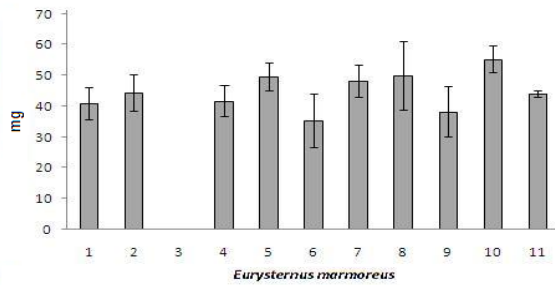
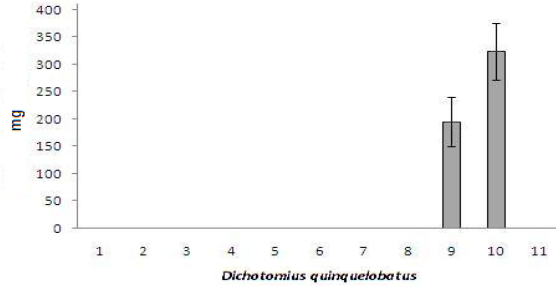
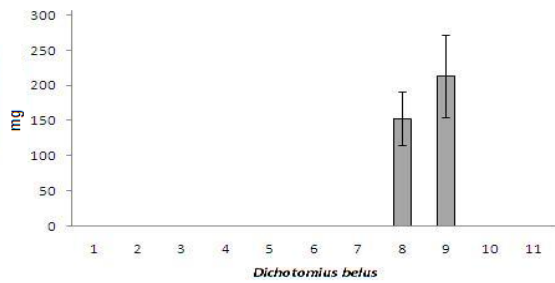
ANEXO 5: PROMEDIO DE LA LONGITUD POR ESPECIE

Promedio de la longitud (en milímetros) por especies de escarabajos capturados en las diferentes distancias. El punto y hábitat a la que corresponde cada número de distancia del eje X son los mismos que se explican en la Figura 2. Las barras de error representan desviaciones estándar.



ANEXO 6. PROMEDIO DE LA BIOMASA POR ESPECIE

Promedio de la biomasa (en miligramos) por especies de escarabajos capturados en las diferentes distancias. La distancia y hábitat a la que corresponde cada número de distancia del eje Y son los mismos que se explican en la Figura 2. Las barras de error representan desviaciones estándar.



←----- MATRIZ -----|----- FRAGMENTO ----->
DISTANCIA

←----- MATRIZ -----|----- FRAGMENTO ----->
DISTANCIA