


Diversidad de escarabajos coprófagos en dos periodos de precipitación anual en un fragmento de bosque andino, Santander, Colombia

Dung beetles diversity in two periods of annual precipitation in an andean forest fragment, Santander, Colombia

Andrés F. Morales-Alba^{1,2} * , Juan E. Carvajal-Cogollo² , Irina Morales^{1,2} 

1. Grupo Sistemática Biológica-SisBio, Laboratorio de Entomología, Programa de Biología, Universidad Pedagógica y Tecnológica de Colombia, Tunja, Boyacá, Colombia
2. Grupo de Investigación Biodiversidad y Conservación, Museo de Historia Natural Luis Gonzalo Andrade, Programa de Biología, Universidad Pedagógica y Tecnológica de Colombia, Tunja, Boyacá, Colombia

Resumen

Las fluctuaciones temporales de la diversidad, tanto taxonómica como funcional, permiten evaluar las dinámicas de los ensamblajes bióticos a diferentes escalas regionales y locales. Esta última, en particular, cuenta con un menor número de investigaciones que aclaren los patrones de dichos ensamblajes. El objetivo de esta investigación fue determinar las diversidades taxonómica y funcional de escarabajos coprófagos en dos periodos climáticos en un fragmento de bosque andino (escala local). Se utilizó un diseño de 10 trampas replicadas dentro de este ecosistema, cebadas con excremento humano. Las diversidades taxonómica y funcional se evaluaron mediante métricas de diversidad alfa y beta. Se recolectaron 2.199 individuos, correspondientes a 13 especies y nueve géneros. En el periodo de lluvia se registraron 11 especies y el 72 % de individuos, mientras que en el periodo de sequía se hallaron 10 especies y 28 % de individuos. La diversidad beta fue del 57 % ($\beta_{SOR}=0,57$), con un porcentaje de anidamiento del 33 % ($\beta_{sim}=0,33$) y otro de recambio del 24 % ($\beta_{nes}=0,24$). Se reportan siete tipos funcionales, donde el grupo de escarabajos paracópridos, de tamaño y patas medianas, fue el mejor representado. La riqueza funcional fue igual para ambos periodos ($Fric=4,24$), en tanto que la uniformidad funcional y la dispersión funcional fueron menores en el periodo de lluvia (lluvia: $FEve=0,29$ y $FDis=0,59$; sequía: $FEve=0,34$ y $FDis=0,75$). Se encontró que la variación temporal en los regímenes de lluvias solo tuvo efectos sobre la abundancia, pero no sobre los demás atributos del ensamblaje de escarabajos coprófagos a nivel local. La congruencia entre las diversidades taxonómica y funcional muestra una complementariedad para entender mejor los patrones de diversidad y tomar mejores decisiones en términos de conservación.

Palabras clave: periodos climáticos; número efectivo de especies; rasgos funcionales; región Andina; Scarabaeinae

Abstract

Temporal fluctuations in diversity, both taxonomic and functional, allow us to evaluate the dynamics of biotic assemblages at different regional and local scales; the latter has a smaller number of investigations that elucidate the patterns of said assemblages. This research aimed to determine the taxonomic (alpha and beta) and functional diversity of dung beetles in two climatic periods, in a fragment of Andean forest (local scale). We used a design of 10 replicate traps inside a forest fragment, baited with human excrement. Taxonomic and functional diversities were assessed by alpha and beta diversity metrics. We collected a total of 2199 individuals, 13 species and nine genera. In the rainy season, we recorded 11 species and 72 % of individuals, and in the dry season, ten species and 28 % of individuals. The β diversity was 57 % ($\beta_{SOR} = 0.57$), with a nesting percentage of 33 % ($\beta_{sim} = 0.33$) and 24 % turnover ($\beta_{nes} = 0.24$). We recorded seven functional types, where the group of paracoprid beetles, of medium size and legs, was the best represented. Functional richness was equal for both periods ($Fric = 4.24$), while the functional uniformity and functional dispersion were lower in the rainy period (Rain: $FEve = 0.29$ and $FDis = 0.59$; Drought: $FEve = 0.34$ and $FDis = 0.75$). We found that temporal variation in rainfall regimes only had effects on abundance, but not on the other attributes of the dung beetle assemblage at the local level. The congruence between taxonomic and functional diversities shows a complementarity to better understand the patterns of diversity and make better decisions in terms of conservation.

Key words: climatic periods; effective species number; functional traits; Andean Region; Scarabaeinae

*Autor de correspondencia: andres.morales@uptc.edu.co

Editora: Claudia Alejandra Medina Uribe

Recibido: 16 de mayo de 2022

Aceptado: 22 de diciembre de 2022

Publicación en línea: 17 abril de 2023

Citar como: Morales-Alba, A. F., Carvajal-Cogollo, J. E. y Morales, I. (2023). Diversidad de escarabajos coprófagos en dos periodos de precipitación anual en un fragmento de bosque andino, Santander, Colombia. *Intropica*, 18(1): 50 – 64. <https://doi.org/10.21676/23897864.4625>.



Introducción

Los ensamblajes biológicos, definidos como el grupo de especies taxonómicamente cercanas que usan un mismo recurso dentro de una comunidad (Fauth *et al.*, 1996), presentan dinámicas marcadas a lo largo de los ciclos anuales en uno o varios atributos de sus propiedades emergentes, tales como la riqueza, la composición y la abundancia (Begon *et al.*, 2006). Estas variaciones pueden ser espaciales cuando se presentan a lo largo de gradientes altitudinales o latitudinales (Willig *et al.*, 2003) o temporales si están dadas por los regímenes climáticos.

En los gradientes altitudinales, la biodiversidad muestra patrones de cambio no solo a nivel de riqueza específica, sino también de la estructura (valores de abundancia) de las especies que componen el ensamblaje (Myers y LaManna, 2016). Estas variaciones son fácilmente reconocibles mediante dos patrones definidos por Baselga (2010): recambio, entendido como el reemplazo de algunas especies por otras como consecuencia de factores o restricciones ambientales, y anidamiento, esto es, la pérdida de especies sin reemplazo, que genera un subconjunto de especies. Ambos forman lo que se conoce como diversidad beta (taxonómica o funcional). Pese a que esta diversidad está ampliamente documentada, la información sobre los patrones de recambio o anidamiento que sigue generalmente está relacionada con cambios espaciales, pero no temporales (Amell-Caez *et al.*, 2019).

Las fluctuaciones naturales de los ensamblajes a través de los periodos de precipitación en el Neotrópico se ven afectadas por procesos de fragmentación y pérdida de hábitats, dados principalmente por los cambios acelerados en el uso de la tierra, que dificultan dilucidar patrones en las diversidades alfa y beta a lo largo de ciclos anuales en las épocas de lluvia (Gardner *et al.*, 2008; Palm *et al.*, 2014). En la configuración de un paisaje fragmentado se forman mosaicos, representados por matrices y parches. La escala local hace referencia concretamente a estos últimos, en los que las variables bióticas y abióticas dentro de un único fragmento causan presiones sobre la biodiversidad (Fahrig, 2003). Así, la suma de las condiciones locales son las que generan los patrones identificables a nivel de paisaje. Estos parches o fragmentos de bosques presentan dinámicas particulares durante un periodo anual que ejercen presión sobre las diversidades taxonómica y funcional de los ensamblajes (Barlow *et al.*, 2010), un fenómeno de lo cual existe poca documentación en áreas relictuales.

Asimismo, la dinámica de las especies que componen los ensamblajes dentro de un fragmento de bosque a lo largo de

diferentes periodos de precipitación ha sido poco estudiada en la ecología de comunidades, principalmente en grupos de insectos (Rangel-Acosta *et al.*, 2016; Viegas *et al.*, 2014). De esta manera, la mayoría de los trabajos que se documentan en paisajes transformados por actividades antropogénicas abarcan una amplia gama de tipos de fragmentos con diferentes tamaños y formas, sin detallar las dinámicas únicas que presentan las diferentes facetas de la diversidad en el interior de un único parche (Viegas *et al.*, 2014).

En este orden de ideas, existe un entendimiento avanzado sobre las dinámicas que siguen los ensamblajes de escarabajos coprófagos en paisajes transformados con diferentes tipos de vegetación (bosques, pastizales, bordes, cercas vivas entre muchos otros). Sin embargo, los patrones y procesos que se dan en un único fragmento (escala de parche) se encuentran poco estudiados y se hace indispensable entenderlos, dado que se ha documentado que la escala local o de parche tiene una influencia sobre los patrones identificados a la escala de paisaje, lo cual está ampliamente documentado por Collinge (2009) y Fischer y Lindenmayer (2002).

Dentro de la diversidad taxonómica, existen atributos como la riqueza y la abundancia que permiten hacer comparaciones básicas entre sitios y periodos de tiempo (Gotelli y Colwell, 2001). De igual manera, en la diversidad funcional el conjunto de rasgos funcionales de las especies permite cuantificar las diferencias en la morfología, la fisiología y la etología de los taxones y sus efectos en las funciones de un ecosistema (Audino *et al.*, 2014). En las últimas dos décadas, la diversidad funcional se ha utilizado para evaluar respuestas de las comunidades al cambio, con el fin de obtener información más eficiente en términos de funcionalidad en un ecosistema (Beiroz *et al.*, 2018). No obstante, usar solo las métricas taxonómicas para predecir cambios en los ecosistemas podría no ser suficiente para aclarar dudas sobre el mantenimiento de las funciones y servicios ecosistémicos (Mouillot *et al.*, 2013), por lo que es importante combinar ambas medidas de la diversidad para tener aproximaciones más precisas sobre los cambios en los ensamblajes biológicos.

Las diversidades taxonómica y funcional se complementan entre sí y proporcionan información sobre los mecanismos naturales y de origen antrópicos que impulsan los cambios en los ensamblajes (Correa *et al.*, 2019). Recientemente, Beiroz *et al.* (2018) demostraron que las métricas taxonómicas fueron más sensibles que las funcionales para detectar los efectos de transformación del hábitat en escarabajos coprófagos de la Amazonía brasilera. Por su parte, Chapman *et al.* (2018)

reportaron que la pérdida de especies funcionalmente especializadas en el Pacífico de Norteamérica afectó los valores de diversidad funcional, incluso cuando la riqueza total de especies fue alta. De igual forma, Correa *et al.* (2019) evidencian que la información generada por índices conceptualmente similares (riqueza de especies y riqueza funcional) puede no proporcionar datos semejantes en torno a las respuestas de los escarabajos coprófagos a diferentes perturbaciones.

Los escarabajos coprófagos son muy diversos en las regiones tropicales y prestan gran variedad de servicios ecosistémicos, como la descomposición de la materia orgánica, la dispersión secundaria de semillas, la eliminación de parásitos, la bioturbación, entre otros (Nichols *et al.*, 2008). Estos insectos son altamente sensibles a la modificación de hábitat y son uno de los primeros grupos en verse afectados por perturbaciones antropogénicas (Noriega *et al.*, 2020).

De acuerdo con Blanco y Rangel (2010), los escarabajos coprófagos presentan alta sensibilidad a las variaciones temporales que caracterizan a la región neotropical (periodos de lluvia y sequía). De este modo, durante las temporadas de alta precipitación se ha registrado una relación directa entre los dos picos y el aumento en las poblaciones de insectos (Ferreira *et al.*, 2019; Uribe y Vallejo, 2013). Asimismo, para la región Caribe colombiana, Rangel-Acosta *et al.* (2016) reportan un incremento considerable de la abundancia de escarabajos coprófagos durante el periodo de lluvia respecto al de sequía. Por último, en cuanto a la funcionalidad, recientemente Casas *et al.* (2021) evidenciaron una clara relación entre la biomasa de escarabajos coprófagos y las épocas de precipitaciones en bosques altoandinos de la cordillera Oriental colombiana.

Ahora bien, a pesar de que se cuenta con varios estudios acerca de la diversidad de escarabajos coprófagos en paisajes fragmentados como los mencionados anteriormente, existe un vacío de información sobre el comportamiento de un ensamble de escarabajos coprófagos a lo largo de gradientes temporales dentro de un mismo fragmento relictual de bosque.

Con base en esta falta de investigaciones para los ecosistemas andinos a la escala de parche en paisajes fragmentados, y a partir de los antecedentes señalados, en este estudio se determinaron las fluctuaciones de las diversidades taxonómica y funcional de escarabajos coprófagos durante los periodos de mayor precipitación (lluvia) y menor precipitación (sequía) en un fragmento de bosque andino.

Así, de manera específica, se evaluó cómo la abundancia, la riqueza, la composición de especies y la diversidad funcional se ven afectadas a lo largo de un periodo anual de lluvias y sequía. Para dicho fin, se partió de la premisa de que las temporadas de precipitación (lluvia y sequía) presentarán efectos sobre los valores de diversidad alfa (α) taxonómica en sus parámetros de riqueza, composición y abundancia, mientras que la diversidad beta (β) estará explicada por fenómenos de anidamiento principalmente. A su vez, se asumió que la diversidad funcional reflejará mayores valores de riqueza funcional, uniformidad funcional y dispersión funcional en la época de mayor precipitación.

Materiales y métodos

Área de estudio

El estudio se llevó a cabo en un fragmento de bosque andino del Parque Nacional Natural Serranía de Los Yariguíes (PNNSY), en la cordillera Oriental de Colombia, en el departamento de Santander. Este fragmento se encuentra entre los 2000-2500 m s. n. m. (6°35'13"N y 73°21'18"W) y presenta una temperatura anual que oscila entre los 12-18 °C. Cuenta con un área de 197 ha y un perímetro aproximado de 25 km. Se caracteriza por estar inmerso en una matriz de pastos y vegetación secundaria que hace parte de un proceso de recuperación natural de pastoreo que se realizaba en la región (figura 1). Allí se presenta un sistema de precipitación bimodal, con dos periodos de poca precipitación y dos de mayor precipitación. Los de lluvia se dan entre marzo y mayo (~150 mm de precipitación) y de septiembre a noviembre (~180 mm de precipitación), mientras que las épocas de sequía se presentan entre junio y agosto (~70 mm de precipitación) y de diciembre a febrero (~80 mm de precipitación) (Guzmán *et al.*, 2014).

Diseño y métodos de muestreo

Se implementó un diseño de 10 trampas replicadas dentro del fragmento de bosque, distanciadas entre sí por 50 m para evitar pseudoréplicas en el muestreo (Larsen y Forsyth, 2005). El diseño se repitió en la temporada de mayor precipitación (marzo de 2018) y en el periodo de menores lluvias (junio de 2018). Cada trampa consistía en un vaso de 500 mL enterrado al ras del suelo con alcohol al 70 % y estaba cubierta con un plato plástico para protegerla de la lluvia. Como atrayente, se usaron 20 g de excremento humano colgado en un alambre en forma de U invertida. Las trampas se revisaron y recibieron a las 24 horas y se desactivaron al cabo de 48 horas de ser instaladas.

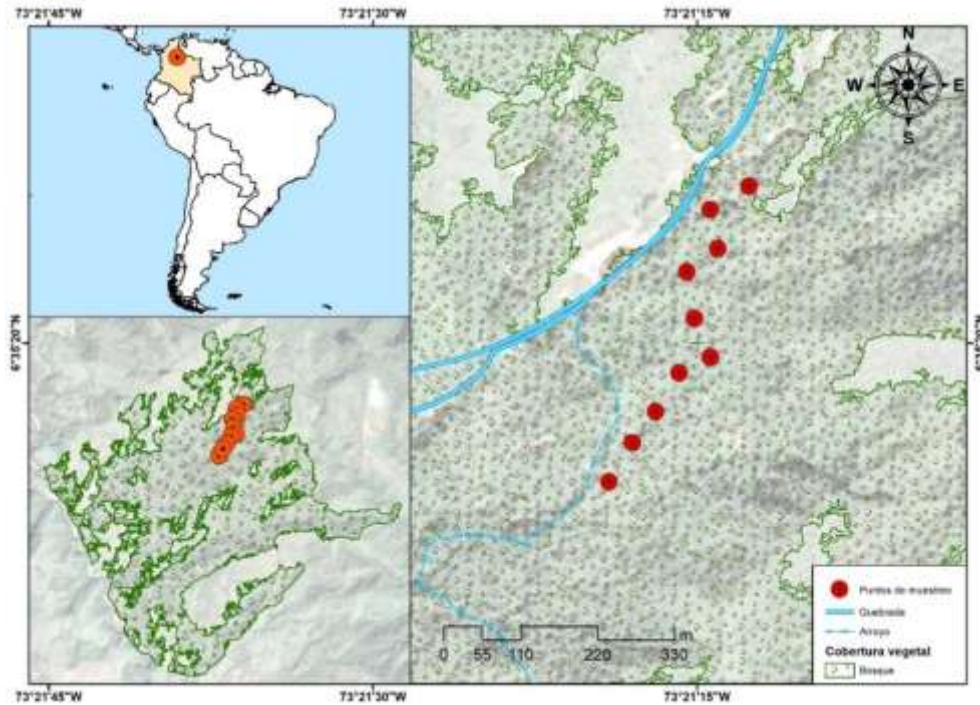


Figura 1. Área de estudio y ubicación de las trampas pitfall en un fragmento de bosque del PNNNSY.

Diseño y métodos de muestreo

Se implementó un diseño de 10 trampas replicadas dentro del fragmento de bosque, distanciadas entre sí por 50 m para evitar pseudoréplicas en el muestreo (Larsen y Forsyth, 2005). El diseño se repitió en la temporada de mayor precipitación (marzo de 2018) y en el periodo de menores lluvias (junio de 2018). Cada trampa consistía en un vaso de 500 mL enterrado al ras del suelo con alcohol al 70 % y estaba cubierta con un plato plástico para protegerla de la lluvia. Como atrayente, se usaron 20 g de excremento humano colgado en un alambre en forma de U invertida. Las trampas se revisaron y recibieron a las 24 horas y se desactivaron al cabo de 48 horas de ser instaladas.

Con el uso único de excremento humano se garantizó obtener resultados de los escarabajos coprófagos a nivel de ensamblajes en el sentido de la definición de Fauth *et al.* (1996). Los insectos fueron recolectados y preservados en alcohol al 70 % y transportados al laboratorio de entomología de la Universidad Pedagógica y Tecnológica de Colombia (UPTC).

Trabajo de laboratorio

Los escarabajos se identificaron hasta el nivel taxonómico más bajo posible mediante las claves taxonómicas de Medina y Lopera-Toro (1998) y Vaz-de-Mello *et al.* (2011). Adicionalmente, al no contar con claves taxonómicas especializadas para la identificación de especies de los géneros

Canthidium, *Uroxyis* y *Onthophagus*, se contó con la ayuda por parte de expertos del Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander Von Humboldt (IAvH, Colombia) y del Museo de Historia Natural "Luis Gonzalo Andrade" de la UPTC (Tunja, Colombia).

A 10 individuos de cada especie se les midieron tres rasgos funcionales, dos morfológicos, tamaño corporal (distancia entre el clipeo y pigidio) y longitud de la pata posterior (desde la base de la coxa a la parte apical del tarso) y uno etológico, estrategia de reubicación del estiércol (paracóprido, telecóprido y endocóprido) (tabla 1). Estos rasgos funcionales están ligados con los papeles ecológicos de dispersión de semillas y remoción de estiércol (Braga *et al.*, 2017; Griffiths *et al.*, 2016; Urrea-Galeano *et al.*, 2019).

Para conocer si existía colinealidad entre los rasgos morfológicos, se realizó un análisis de correlación de Spearman mediante la librería "corrplot" del programa R. De esta forma se detectó una correlación positiva entre el tamaño corporal y la longitud de la pata trasera ($Rho=0,96$). Por esta razón, la longitud de la pata se expresa como una proporción de la longitud total del cuerpo (longitud de la pata/longitud corporal) (Alvarado, com. pers., 2021). Las medidas fueron tomadas con ayuda de un estereoscopio Leica S9i y el software de digitalización LAS EZ v. 1-8-0 (Leica Microsystems 2019).

Tabla 1. Rasgos funcionales y papel ecológico de escarabajos coprófagos en un fragmento de bosque, PNNY Serranía de Los Yariguíes, cordillera Oriental de Colombia.

Rasgo	Atributo	Tipo	Proceso ecológico
Tamaño corporal	Grande (>13 mm) Mediano (6,1-12,9 mm) Pequeño (<6 mm)	Categórica	El tamaño corporal de los escarabajos coprófagos determina la cantidad de estiércol y de semillas relocalizadas, además de la profundidad de entierro (Andresen, 2005).
Longitud de pata posterior	Larga (>10mm) Mediana (4,1-9,9 mm) Corta (<4 mm)	Categórica	La longitud de la pata posterior se torna determinante al relocalizar el excremento, en un proceso conocido como remoción de estiércol (Griffiths <i>et al.</i> , 2016).
Estrategia de reubicación	Paracóprido Telecóprido Endocóprido	Categórica	La estrategia de reubicación define si los escarabajos reubican el estiércol de manera vertical u horizontal o si no lo reubican, en procesos ecológicos de remoción de estiércol y dispersión de semillas (Halffter y Edmonds, 1982).

Análisis de datos

Para evaluar la diversidad alfa entre los dos periodos de precipitación, se construyeron perfiles de diversidad basados en los números de Hill, mediante el trazado de los diferentes órdenes de diversidad: q0 o riqueza de especies; q1, que muestra la uniformidad de las abundancias, y q2, que es un indicador de la dominancia en el ensamble (Chao *et al.*, 2014; Hsieh *et al.*, 2016; Moreno *et al.*, 2011). Las diferencias estadísticas se evaluaron mediante análisis de similitudes (ANOSIM), calculado con el paquete Vegan (Oksanen *et al.*, 2020), cuyo valor estadístico resultante (R) cercano a 1 indica mayor disimilitud entre comunidades, mientras que valores cercanos a 0 corresponden a comunidades más parecidas entre sí (Alonso, 2022).

Con el fin de examinar los cambios en la estructura de los escarabajos coprófagos, se construyeron curvas rango-abundancia para cada uno de los periodos de precipitación. Además, para determinar la dinámica en la composición de especies entre periodos climáticos, se utilizó la tasa de reemplazo de especies a través los patrones de diversidad beta mediante los postulados de Baselga (2010, 2012), que van desde una renovación completa (β_{sim}) hasta una estructura de anidamiento (β_{nes}), donde los ensamblajes con menos especies estarían formados por subconjuntos de especies de los ensamblajes más ricos. Los análisis se realizaron con los paquetes iNEXT (Hsieh *et al.*, 2016) para evaluar la diversidad taxonómica y Betapart (Baselga *et al.*, 2018) para la diversidad beta, ambos del programa R, mediante la interfaz de RStudio versión 1.4.1717.

Los tipos funcionales son grupos de especies que muestran

respuestas similares ante distintos factores ambientales, a partir de dos o más rasgos funcionales. Así, cabe aclarar que una especie puede pertenecer a diferentes tipos funcionales según el proceso ecológico al que se haga referencia (Casanoves *et al.*, 2010). Los análisis se realizaron bajo los programas InfoStat (versión 2017) y F-Diversity (versión 2008), que se conecta al programa estadístico R con una interfaz escrita en Delphi con DCOM-R (Casanoves *et al.*, 2010).

Resultados

Diversidad alfa y beta de escarabajos

Se recolectaron 2199 individuos, distribuidos en 13 especies, nueve géneros y cuatro tribus (tabla 2). Se obtuvo una cobertura de muestreo del 98 % para ambos casos y se observó un comportamiento asintótico de la curva de acumulación de especies (figura 2a). El ensamble de escarabajos mostró un patrón que se ajusta a un modelo de serie logarítmica (figura 2c) y se detectó que, para el periodo de mayor precipitación, las especies *Canthidium* sp. 1 (81 %), *Dichotomius* aff. *satanas* (5 %) y *Uroxys* aff. *cupresens* (5 %) fueron las más abundantes, mientras que *Canthon* aff. *politus* (62 %), *Uroxys* sp. 1 (11 %) y *D. aff. satanas* (6 %) presentaron mayor abundancia en la época de sequía (tabla 2).

De acuerdo con el análisis de riqueza de especies q0, el periodo de mayor precipitación (lluvia) presentó 11 especies, mientras que en el periodo de menor precipitación (sequía) se hallaron 10 especies (figura 2b). En términos de uniformidad y dominancia, la diversidad fue mayor durante la temporada seca (q1=3,48 y q2=2,38) respecto a la de precipitación (q1=2,19 y

q2=1,49) (figura 2b). En términos de abundancia, se presentaron diferencias significativas entre periodos climáticos (ANOSIM: R=0,9998; p=0,001), donde el periodo de lluvia presentó la mayor abundancia respecto al periodo de sequía.

Tabla 2. Especies de escarabajos recolectados durante la temporada de lluvia y sequía en el bosque ripario del PNN Serranía de Los Yariquíes, Santander, Colombia. Tipos funcionales de los escarabajos de acuerdo con los rasgos funcionales escogidos: paracópridos-pequeños-patacorta (G1), telecópridos-medianos-patamediana (G2), paracópridos-medianos-patamediana (G3), paracópridos-grandes-patalarga (G4), telecópridos-grandes-patalarga (G5), endocópridos-medianos-patamediana (G6) y endocópridos-grandes-patalarga (G7).

Tribu	Especie/Código	Tipo funcional	Abundancia		
			Lluvia	Sequía	Total
Atheuchini	<i>Ateuchus</i> sp.	(G3)	3	-	3
	<i>Canthidium</i> sp. 1/Cant.sp1	(G1)	1,280	27	1,307
	<i>Canthidium</i> sp. 2	(G3)	81	7	88
	<i>Uroxys</i> sp. 1/Uro sp1	(G1)	-	68	68
	<i>Uroxys</i> sp. 2	(G1)	2	37	39
	<i>Uroxys</i> aff. <i>cuprescens</i>	(G3)	78	-	78
Coprini	<i>Dichotomius</i> aff. <i>satanas</i> /Dic sat	(G4)	90	41	131
	<i>Ontherus</i> sp.	(G3)	3	2	5
Deltochilini	<i>Canthon</i> aff. <i>politus</i> /Cant pol	(G2)	2	393	395
	<i>Deltochilum</i> sp.	(G5)	-	37	37
Oniticellini	<i>Eurystemus contractus</i> Génier, 2009/Eur cont	(G7)	9	8	17
	<i>Eurystemus marmoreus</i> Castelnau, 1840	(G6)	16	5	21
Onthophagini	<i>Onthophagus curvicornis</i> Latreille, 1811	(G3)	10	-	10
Total			1,574	625	2,199

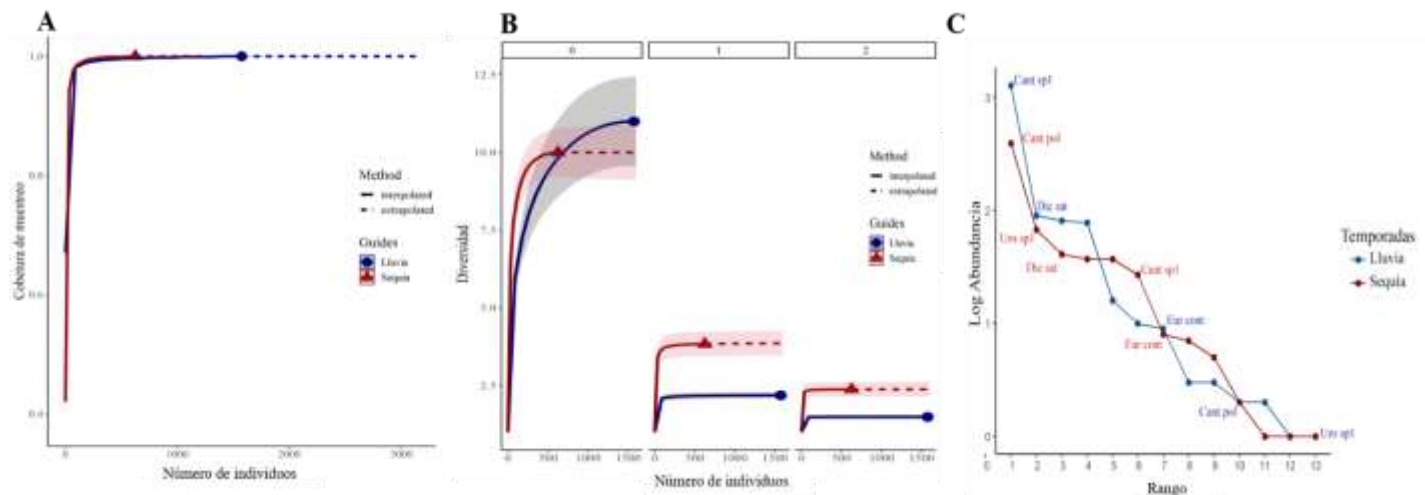


Figura 2. A) cobertura de muestreo; B) diversidad de especies por periodo climático; C) curva rango-abundancia de escarabajos coprófagos del fragmento de bosque, en dos periodos climáticos (Cant sp1= *Canthidium* sp. 1; Cant pol= *Canthon* aff. *politus*; Dic Sat = *Dichotomius* aff. *satanas*; Uro sp1= *Uroxys* sp. 1; Eur cont= *Eurystemus contractus*).

La diversidad beta a lo largo de los dos periodos climáticos fue baja, con un valor del 57 % de acuerdo al índice de Sorensen ($\beta_{sor}=0,57$), y el proceso que mejor explica este cambio fue el anidamiento, con un 33 % ($\beta_{sne}=0,33$) en comparación con el recambio, cuyo valor fue de 24 % ($\beta_{sim}=0,24$). A pesar de encontrar diferencias en estadísticas en la abundancia, el análisis

de similitud (ANOSIM) mostró que, en términos de composición, no hubo diferencias estadísticamente significativas en el ensamble de escarabajos coprófagos entre temporadas de mayor y menor precipitación ($R=0,042$; $p=0,172$). Se registraron ocho especies presentes en ambos periodos de precipitación (figura 3).

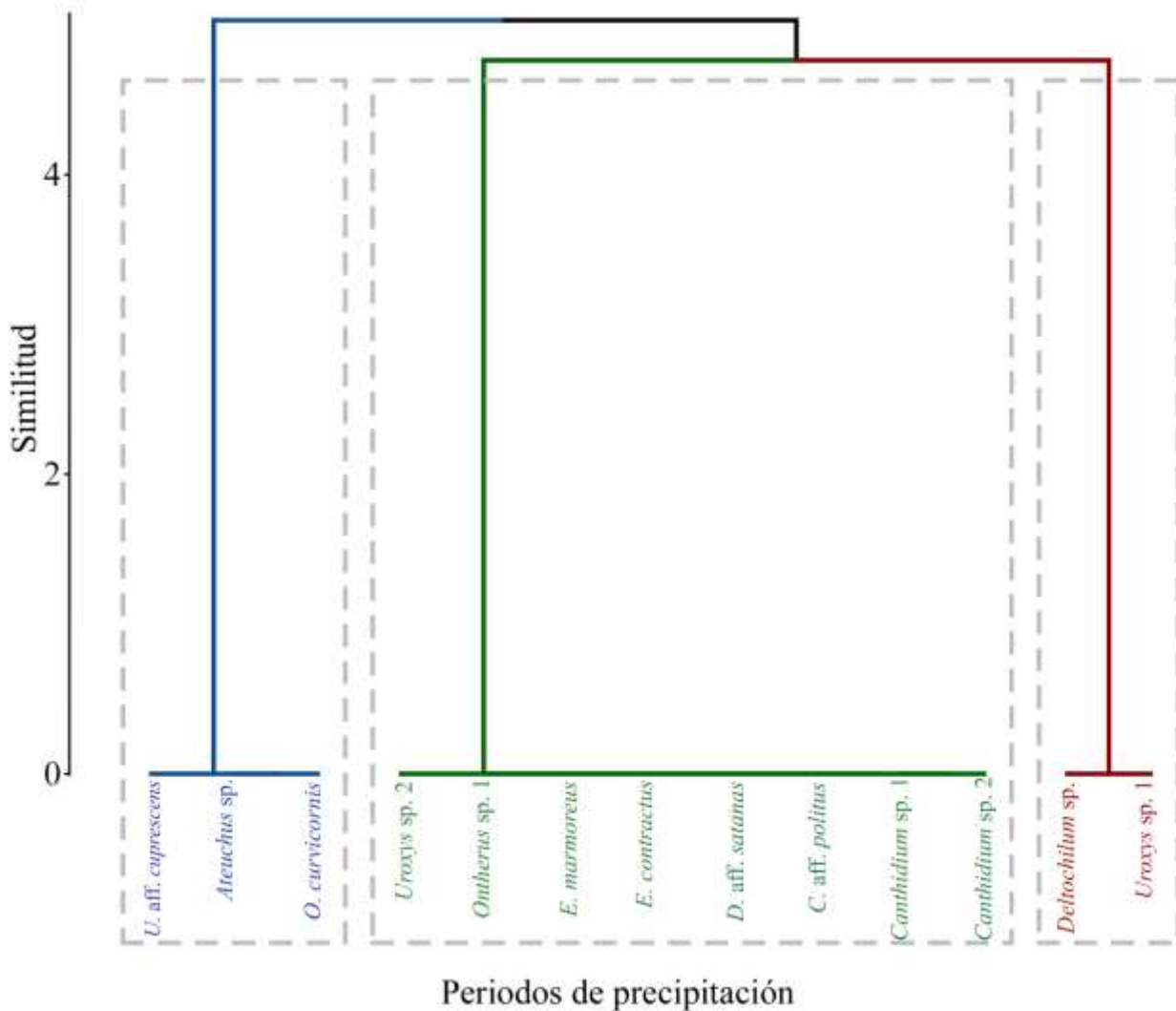


Figura 3. Diversidad beta de escarabajos coprófagos. En azul: especies exclusivas del periodo de mayor precipitación. En rojo: especies exclusivas del periodo de menor precipitación. En verde: especies compartidas para ambos periodos.

Diversidad funcional

La organización funcional de los rasgos evaluados mostró la conformación de siete tipos funcionales (figura 4). El grupo de escarabajos paracópridos, de tamaño mediano, con patas medianas (G3), agrupó al 38,5 % de especies y fue el más

representativo, seguido por el grupo de escarabajos paracópridos, de tamaño pequeños, con patas cortas (G1), que agrupó al 23 % de especies. Los cinco tipos funcionales restantes fueron representados por una sola especie cada uno

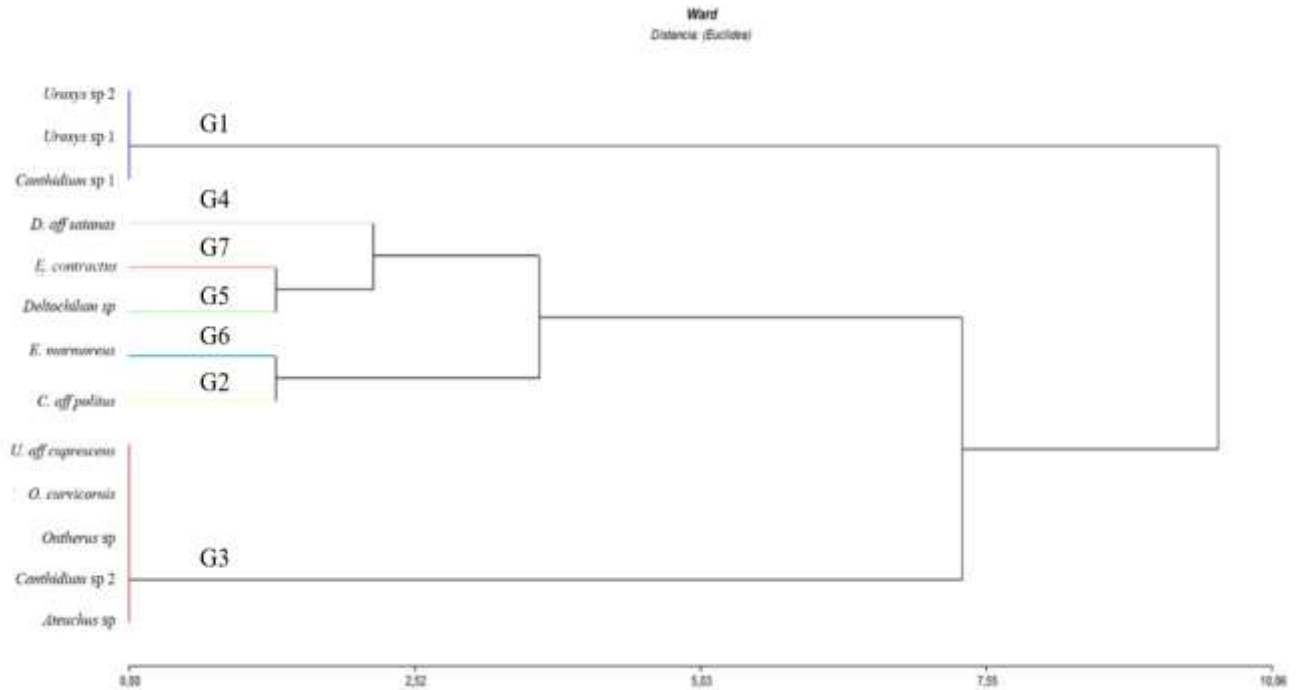


Figura 4. Dendrograma del análisis de conglomerados generado con el método de Ward y distancias euclidianas para tres rasgos funcionales de escarabajos coprófagos en un fragmento de bosque ripario de los Andes colombianos.

Todos los tipos funcionales se registraron tanto en lluvia como en sequía, a excepción de G5, que solo se detectó en época seca (figura 5). La riqueza funcional fue igual para cada periodo de precipitación (FRic=4,24), y la equidad y la dispersión

funcionales fueron mayores en la temporada de sequía (FEve=0,34; FDis=0,75) con relación a la de lluvia (FEve=0,29; FDis=0,59).

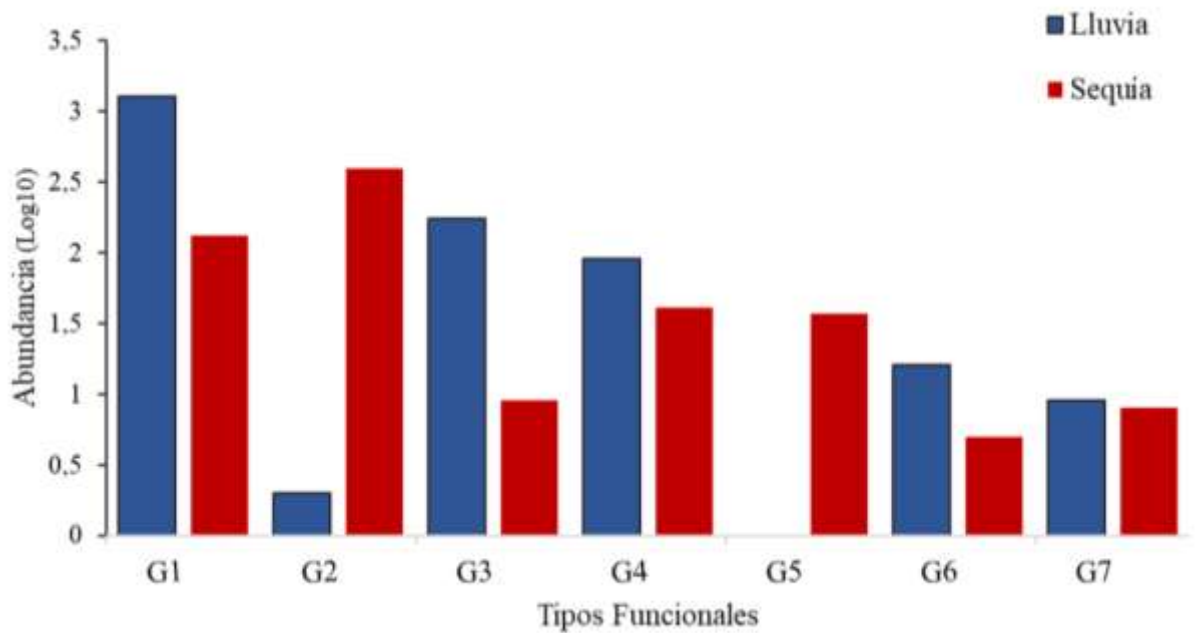


Figura 5. Abundancia de escarabajos coprófagos (Log10) por cada tipo funcional en un fragmento de bosque ripario de los Andes colombianos. G1: paracópidos-pequeños-patacorta, G2: telecópidos-medianos-patamediana, G3: paracópidos-medianos-patamediana, G4: paracópidos-grandes-patalarga, G5: telecópidos-grandes-patalarga, G6: endocópidos-medianos-patamediana, G7: endocópidos-grandes-patalarga.

Enero – junio de 2023

Discusión

Las predicciones de la investigación se cumplieron de manera parcial, ya que la precipitación mostró efectos sobre la abundancia de escarabajos, pero no sobre la riqueza y la composición, ni sobre la diversidad funcional. La abundancia de especies presentó cambios considerables en el ensamble de escarabajos coprófagos, que mostró relación directa con la temporada de lluvia.

Estos resultados van acordes a lo documentado respecto a que la variación temporal en la abundancia y la actividad de los escarabajos coprófagos está fuertemente influenciada por los periodos más húmedos en las regiones tropicales (Andresen, 2008; Cassenote *et al.*, 2019). Resultados similares fueron encontrados por Uribe y Vallejo (2013) en un bosque semihúmedo de los Andes colombianos y por Rangel-Acosta *et al.* (2016) en bosques ribereños de la cuenca del río Cesar, en Colombia, donde la mayor abundancia de escarabajos coprófagos se registró durante las lluvias.

Este patrón se presenta porque algunas especies de escarabajos tienen la capacidad de sincronizar su ciclo reproductivo con la precipitación y otros parámetros ambientales estrechamente relacionados como la temperatura del ambiente y la dureza del suelo, como se ha documentado previamente (Blanco y Rangel, 2010; Wang *et al.*, 2014). Estos resultados coinciden asimismo con lo expuesto por Sulca y Huamantínco (2016), quienes mencionan que los insectos tropicales exhiben una gran variabilidad en su estacionalidad y año a año muestran cambios en sus abundancias. Incluso, autores como Ferreira *et al.* (2019) sugieren que las diferencias en las condiciones ambientales son más importantes en la distribución de las especies de escarabajos coprófagos que en los efectos espaciales, incluso en grandes extensiones

Pese a la alta abundancia de escarabajos coprófagos durante el periodo de lluvias, los valores de diversidad fueron más altos en época seca (figura 2b) debido a que la abundancia no se distribuyó de manera similar en el total de especies registradas (baja uniformidad). Esto se presenta porque la distribución en las abundancias de cada especie no fue muy uniforme en el periodo de lluvia, donde la abundancia total estuvo representada por pocas especies muy abundantes y otras con pocos individuos, lo que forma un patrón común en estudios realizados en bosques neotropicales (Louzada *et al.*, 2007). Es posible que el aumento de recursos ligado a los periodos de mayor precipitación traiga como consecuencia un aumento en las abundancias de algunas especies que aumentan la

dominancia, como se observó en este estudio.

De acuerdo con la curva rango-abundancia, se observó un patrón que se ajusta a un modelo de serie logarítmica (figura 2c), en donde las especies con abundancia intermedia son las más comunes (Fisher *et al.*, 1943). Este patrón es el más esperado en ensambles donde la explotación de recursos es heterogénea (Magurran y McGill, 2010) y se ha documentado principalmente en insectos, cuyas especies están alineadas de mayor a menor abundancia, como se presentó en este estudio.

Como se mencionó, el fragmento de bosque se encuentra inmerso en una matriz de pastos debido a la actividad de origen antrópica que se realizaba en la región. Sin embargo, en esta zona se está adelantado un proceso de restauración ecológica donde se eliminaron los tensionantes como el pastoreo. De acuerdo con Aguirre-Calderón *et al.* (2008), este patrón indica que las comunidades pueden estar atravesando por un proceso de sucesión, donde las condiciones ambientales mejoran luego de un fuerte disturbio.

La especie dominante durante el periodo de lluvia fue *Canthidium* sp. 1, la cual se encontró en las dos épocas del año. Este hallazgo valida lo registrado por Noriega *et al.* (2007) y Cárdenas-Bautista *et al.* (2020) para la Orinoquía colombiana y por Caro-Melgarejo *et al.* (2018) en la porción nororiental de los Andes colombianos, quienes reportan al género *Canthidium* como el más abundante. Esto posiblemente se debe a que este género cuenta con una dieta amplia, no solo de estiércol, sino también frutos y hojas en descomposición, comportándose como especies euríticas o generalistas (Halffter y Matthews, 1966). Además, según lo argumentan Slade *et al.* (2007), los escarabajos pequeños, como *Canthidium*, compensan su valor ecológico con un aumento en su densidad, por lo que es común encontrar altas abundancias de estas especies, un fenómeno propio de especies con estrategias tipo *r*. De hecho, Sarandón y Flores (2014) mencionan que la mayoría de especies asociadas a ambientes disturbados y con alta disponibilidad de recursos (como ocurre en el periodo de lluvia) poseen características tipo *r*.

Sin embargo, de acuerdo con Andresen (2008), cuando se presenta una especie pequeña con valores tan altos de abundancias respecto a los demás, es recomendable realizar análisis basados en la biomasa en lugar de abundancia debido a que, según las funciones evaluadas, las especies de mayor tamaño pueden generar un efecto más notorio en el funcionamiento de los ecosistemas; por ejemplo, en la remoción de estiércol o en la dispersión de semillas (Griffiths *et al.*, 2016; Morales-Alba *et al.*, 2022; Urrea-Galeano *et al.*, 2019). Ahora, si bien una especie grande poco abundante puede remover más

estiércol que una especie pequeña con mayor abundancia, en términos de biomasa es posible que ambas especies sean equivalentes funcionalmente.

El ensamble de escarabajos coprófagos no presentó diferencias significativas en la composición de especies entre los periodos de alta y baja precipitación ($R = 0,042$, $p = 0,172$). Esto indica que los ensambles no deben ser interpretados como independientes, sino que son un mismo ensamble cuyas dinámicas fluctúan con las condiciones ambientales. Además, se observó un valor bajo de diversidad beta entre las épocas de lluvia ($\beta_{sor} = 0,57$), que estuvo dado por la combinación de recambio ($\beta_{sim} = 0,24$) y anidamiento ($\beta_{sne} = 0,33$), lo que sugiere que la mayoría de especies presentes en la temporada seca son un subconjunto de aquellas halladas en el periodo de lluvia, con la adición de dos especies diferentes. Esto sucede porque en la región tropical las fluctuaciones temporales no son tan marcadas como en otras zonas, en las que dichas variaciones ofrecen oportunidades para la división temporal de nichos, donde las condiciones del hábitat favorecen a diferentes especies en distintos momentos, lo que promueve los valores de recambio (Agoglitto *et al.*, 2012). Sin embargo, al observar que algunos estudios muestran valores de diversidad beta dados principalmente por recambio (Cassenote *et al.*, 2019; Da Silva *et al.*, 2013; Medina y Vaz-de-Mello, 2009) y otros por anidamiento, como en este caso, se puede advertir que la respuesta de los componentes de dicha diversidad para escarabajos coprófagos depende del contexto y de la historia natural de las especies y las áreas.

Por su parte, la precipitación no mostró efectos sobre los diferentes atributos de la diversidad funcional, ni en la distribución de los tipos funcionales, ni en los índices evaluados. Esto cumple de manera parcial con la hipótesis planteada de temporalidad climática, ya que se reporta una variación temporal en algunas métricas taxonómicas, pero ninguna en las métricas funcionales medidas, lo que valida lo observado por Correa *et al.* (2019) en fragmentos de bosque de El Cerrado, Brasil. Dichos autores mencionan que las diferencias en los patrones taxonómicos y funcionales pueden ser el resultado de una redundancia funcional, dada por el reemplazo de especies funcionalmente equivalentes que podrían mantener valores FRic similares. Asimismo, Beiroz *et al.* (2018) encontraron congruencia entre algunos valores de las diversidades taxonómica y funcional de escarabajos coprófagos dentro del mismo año en la Amazonía brasileña.

Estos resultados indican que es poco probable que la variación interanual causada por los periodos de precipitación influya en

las evaluaciones de la biodiversidad dentro de un mismo fragmento de bosque. Los hallazgos de este estudio, a su vez, brindan información importante para mejorar la interpretación de la dinámica o estabilidad temporal del ensamble de escarabajos coprófagos dentro de un mismo fragmento de bosque, más aún al observar la alta tasa de deforestación que se presenta actualmente en los ecosistemas andinos.

Los parámetros de diversidad funcional mostraron que el fragmento de bosque estuvo dominado por escarabajos paracópidos, de tamaño mediano, con patas medianas (G3), y escarabajos paracópidos de tamaño pequeño, con patas cortas (G1) (figura 5). Estos resultados siguen un patrón común en el que los escarabajos paracópidos son más abundantes en los bosques neotropicales (Da Silva *et al.*, 2013). Además, de acuerdo con Culot *et al.* (2013), los escarabajos paracópidos parecen prosperar mejor en áreas perturbadas y defaunadas, como la evaluada.

Finalmente, es importante resaltar la dominancia de escarabajos pequeños, ya que sugiere que la transformación de paisajes conlleva a una reducción de especies de escarabajos grandes, como se ha documentado anteriormente (Culot *et al.*, 2013). Esto podría resultar en una disminución de funciones ecológicas debido a que los escarabajos pequeños podrían no ser tan eficientes como los escarabajos grandes en el momento de cumplir algunas de ellas, como dispersar semillas, eliminar estiércol o remover tierra (Braga *et al.*, 2017; Morales-Alba *et al.*, 2022; Urrea-Galeano *et al.*, 2019).

Los valores similares de FRic en ambas épocas climáticas pueden ser el resultado de la redundancia funcional entre especies que conforman los ensambles de lluvia y sequía (Magnago *et al.*, 2014) y no por el reemplazo por especies funcionalmente distintas. Esto significa que, aunque se encontraron algunas especies taxonómicamente diferentes entre temporadas, este reemplazo está dado por especies funcionalmente similares, lo que implica que el funcionamiento y los servicios del ecosistema no se ven afectados (Correa *et al.*, 2019). Tanto FEve como FDis fueron levemente mayores en el periodo de sequía debido a que en este las abundancias de los escarabajos se distribuyen más uniformemente y, por lo tanto, la dispersión de los rasgos funcionales también. La baja diferencia entre FEve y FDis en ambas épocas podría sugerir que la función ecológica está ocupada y desarrollada uniformemente a lo largo de los periodos de precipitación, independientemente de la composición del ensamble de escarabajos coprófagos (Audino *et al.*, 2014). Sin embargo, la interpretación de estos índices va a depender principalmente de

los rasgos funcionales escogidos (Beiroz *et al.*, 2018).

La diversidad funcional no presentó diferencias entre los periodos climáticos evaluados, lo que indica que en este estudio se cumple el principio de congruencia entre la diversidad taxonómica y la funcional documentada previamente para aves (Devictor *et al.*, 2010) y para peces dulceacuícolas (Strecker *et al.*, 2011). Sin embargo, se recomienda realizar siempre estudios complementarios entre ambos parámetros, ya que la diversidad taxonómica aborda la pérdida de especies de manera particular, mientras que los atributos funcionales se pueden relacionar con la pérdida de función en un ecosistema y permiten determinar si la pérdida o el reemplazo de algunas especies cambia el espacio funcional (Beiroz *et al.*, 2018). Los estudios de las dinámicas taxonómica y funcional de ensamblajes que combinan los enfoques de diversidades funcional y taxonómica para identificar las respuestas a los cambios antropogénicos pueden arrojar información más precisa de las respuestas biológicas a la perturbación y se tornan muy importantes en estrategias y mecanismos de conservación.

Conclusiones

La variación temporal en los regímenes de lluvias mostró efectos sobre algunos parámetros de la diversidad taxonómica, como la abundancia de escarabajos coprófagos a nivel local. A pesar de notar un aumento considerable en esta última, se observó que la diversidad beta estuvo dada por la combinación de recambio y anidamiento, este último levemente mayor; lo que permite concluir que, debido a que no hay un reemplazo drástico en la composición de especie entre periodos climáticos, tampoco hay cambio en los rasgos funcionales evaluados.

Se recomienda realizar nuevos estudios con diferentes variables climáticas ya que es posible que existan otros factores microclimáticos que deban ser evaluados, como la estructura del suelo, la competencia o la temperatura, que pueden afectar la estructura, la composición y la funcionalidad de los escarabajos coprófagos en diferentes ecosistemas. Finalmente, se sugiere realizar estudios que abarquen atributos tanto taxonómicos como funcionales y generen resultados complementarios para llegar a conclusiones más certeras en términos de conservación de la biodiversidad y la funcionalidad del ecosistema en paisajes fragmentados.

Conflicto de intereses

Los autores manifestaron no presentar conflictos de intereses.

Contribución de los autores

Andrés F. Morales-Alba, Juan E. Carvajal-Cogollo, Irina Morales: conceptualización, escritura y edición, desarrollo del diseño metodológico, tomar y análisis de datos, adquisición de la financiación.

Agradecimientos

A la Dirección de Investigaciones y a la Vicerrectoría de Investigación y Extensión de la Universidad Pedagógica y Tecnológica de Colombia (UPTC), al Dr. Enrique Vera López y a Laura Rivera por su gestión, colaboración y apoyo a la formación de investigadores (Convocatoria 21 de 2020 – Jóvenes investigadores 2021 “Aportando a la agenda 2030 – Objetivos de desarrollo sostenible [ODS]”). Al Grupo de Investigación Sistemática Biológica de la UPTC por su apoyo logístico. Este manuscrito se realizó en el marco del proyecto BPIN 2020000100003, financiado por el Sistema General de Regalías.

Referencias

- Agoglitia, R., Moreno, C. E., Zunino, M., Bonsignori, G. y Dellacasa, M. (2012). Cumulative annual dung beetle diversity in Mediterranean seasonal environments. *Ecological Research*, 27 (2), 387-395.
- Aguirre-Calderón, O. A., Corral-Rivas, J., Vargas-Larreta, B. y Jiménez-Pérez, J. (2008). Evaluación de modelos de diversidad-abundancia del estrato arbóreo en un bosque de niebla. *Revista Fitotecnia Mexicana*, 31(3), 281-281. <https://doi.org/10.35196/rfm.2008.3.281>.
- Alonso, A. (2022). *Análisis de comunidades: ANOSIM y NMDS*. Rpubs.
- Amell-Caez, Y., Decastro-Arrazola, I., García, H., Monroy, J. D. y Noriega, J. A. (2019). Spatial diversity of dung beetle assemblages (Coleoptera: Scarabaeidae: Scarabaeinae) in five ecoregions from Sucre, Colombian Caribbean coast. *Revista Colombiana de Entomología*, 45 (2), e7963. <https://doi.org/10.25100/socolen.v45i2.7963>.
- Andresen, E. (2005). Interacción entre primates, semillas y escarabajos coprófagos en bosques húmedos tropicales: un caso de diplocoria. *Universidad y Ciencia*, (11), 73-84.

- Andresen, E. (2008). Short-term temporal variability in the abundance of tropical dung beetles. *Insect Conservation and Diversity*, 1(2), 120-124. <https://doi.org/10.1111/j.1752-4598.2008.00013.x>.
- Audino, L. D., Louzada, J. y Comita, L. (2014). Dung beetles as indicators of tropical forest restoration success: Is it possible to recover species and functional diversity? *Biological Conservation*, 169, 248-257.
- Barlow, J., Louzada, J., Parry, L., Hernández, M. I., Hawes, J., Peres, C. A., Vaz-de-Mello, F. y Gardner, T. A. (2010). Improving the design and management of forest strips in human-dominated tropical landscapes: A field test on Amazonian dung beetles. *Journal of Applied Ecology*, 47(4), 779-788.
- Baselga, A. (2010). Partitioning the turnover and nestedness components of beta diversity. *Global Ecology and Biogeography*, 19(1), 134-143. <https://doi.org/10.1111/j.1466-8238.2009.00490.x>.
- Baselga, A. (2012). The relationship between species replacement, dissimilarity derived from nestedness, and nestedness. *Global Ecology and Biogeography*, 21 (12), 1223-1232. <https://doi.org/10.1111/j.1466-8238.2011.00756.x>.
- Baselga, A., Orme, D., Villegger, S., De Bortoli, J. y Leprieur, F. (2018). Betapart: Partitioning Beta diversity into turnover and nestedness components (R package version 1.5.1). R project.
- Begon, M., Townsend, C. y Harper, J. (2006). *Ecology: from individuals to ecosystems*. 4.a edición. Blackwell Publishing.
- Beiroz, W., Sayer, E., Slade, S., Audino, L., Braga, R. F., Louzada, J., y Barlow, J. (2018). Spatial and temporal shifts in functional and taxonomic diversity of dung beetle in a human-modified tropical forest landscape. *Ecological Indicators*, 95, 418-526.
- Blanco, O. y Rangel, J. (2010). Ensamblaje de coleópteros coprocórfagos (Scarabaeidae: Scarabaeinae) en el agropaisaje de tierra arena, departamento del Atlántico, Colombia [Trabajo de grado, Universidad del Atlántico]. Repositorio de la Universidad del Atlántico.
- Braga, R. F., Carvalho, R. L., Andresen, E., Anjos, D. V., Alves-Silva, E. y Louzada, J. (2017). Quantification of four different post-dispersal seed deposition patterns after dung beetle activity. *Journal of Tropical Ecology*, 33 (6), 407-410. <https://doi.org/10.1017/S0266467417000335>.
- Cárdenas-Bautista, J. S., Parada-Alfonso, J. A. y Carvajal-Cogollo, J. E. (2020). Dung beetles (Scarabaeidae, Scarabaeinae) of the Foothills-Andean Forest strip of Villavicencio, Colombia. *Check List*, 16(4), 821-839.
- Caro-Melgarejo, D. P., Morales-Puentes, M. E. y Gil-Novoa, J. E. (2018). *Revelando tesoros escondidos: flora y fauna flanco oriental de la Serranía de Los Yarigués*. UPTC.
- Casanoves, F., Pla, L., Di Rienzo, J. A. y Díaz, S. (2010). FDiversity: a software package for the integrated analysis of functional diversity. *Methods in Ecology and Evolution*, 2(3), 233-237. <https://doi.org/10.1111/j.2041-210X.2010.00082.x>.
- Casas, C., Pineda, N., Monroy, D., Realpe, E. y Noriega, J. A. (2021). Variación estacional de la biomasa de un ensamble de escarabajos coprófagos (Coleoptera: Scarabaeinae) en un pastizal altoandino. *Acta Biológica Colombiana*, 26(3), 318-326. <https://doi.org/10.15446/abc.v26n3.84603>.
- Cassenote, S., Silva, P. G. D., Mare, R. A. D. y Paladini, A. (2019). Seasonality of dung beetles (Coleoptera: Scarabaeinae) in Atlantic Forest sites with different levels of disturbance in southern Brazil. *Iheringia. Série Zoologia*, 109, e2019035 <https://doi.org/10.1590/1678-4766e2019035>.
- Chao, A., Gotelli, N. J., Hsieh, T. C., Sander, E. L., Ma, K. H., Colwell, R. K. y Ellison, A. M. (2014). Rarefaction and extrapolation with Hill numbers: a framework for sampling and estimation in species diversity studies. *Ecological Monographs*, 84, 45-67. <https://doi.org/10.1890/13-0133.1>.
- Chapman, A. S., Tunnicliffe, V. y Bates, A. E. (2018). Both rare and common species make unique contributions to functional diversity in an ecosystem unaffected by human activities. *Diversity and Distributions*, 24 (5), 568-578. <https://doi.org/10.1111/ddi.12712>.
- Collinge, S. K. (2009). *Ecology of fragmented landscapes*. Johns Hopkins University Press.
- Correa, C. M., Braga, R. F., Puker, A. y Korasaki, V. (2019). Patterns of taxonomic and functional diversity of dung beetles in a human-modified variegated landscape in Brazilian Cerrado. *Journal of Insect Conservation*, 23(1), 89-99. <https://doi.org/10.1007/s10841-018-00118-6>.
- Culot, L., Bovy, E., Vaz-de-Mello, F. Z., Guevara, R. y Galetti, M. (2013). Selective defaunation affects dung beetle communities in continuous Atlantic rainforest. *Biological Conservation*, 163, 79-89. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2013.04.004>.
- Da Silva, P. G., Vaz-de-Mello, F. Z. y Di Mare, R. A. (2013). Diversity and seasonality of Scarabaeinae (Coleoptera:

- Scarabaeidae) in forest fragments in Santa Maria, Rio Grande do Sul, Brazil. *Anais da Academia Brasileira de Ciências*, 85(2), 679-697. <https://doi.org/10.1590/S0001-37652013005000033>.
- Devictor, V., Mouillot, D., Meynard, C., Jiguet, F., Thuiller, W. y Mouquet, N. (2010). Spatial mismatch and congruence between taxonomic, phylogenetic and functional diversity: the need for integrative conservation strategies in a changing world. *Ecology Letters*, 13(8), 1030-1040. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2010.01493.x>.
- Di Rienzo, J. A., Casanoves, F., González, L. A., Tablada, E. M. y Díaz, M. D. P. (2008). *Estadística para las ciencias agropecuarias*. Editorial Brujas.
- Fahrig, L. (2003). Effects of Habitat Fragmentation on Biodiversity. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 34, 487-515. <https://doi.org/10.1146/annurev.ecolsys.34.011802.132419>.
- Fauth, J. E., Bernardo, J., Camara, M., Resetarits, W. J., Van Buskirk, J. y McCollum, S. A. (1996). Simplifying the Jargon of Community Ecology: A Conceptual Approach. *The American Naturalist*, 147(2), 282-286. <https://doi.org/10.1086/285850>.
- Ferreira, S. C., Da Silva, P. G., Paladini, A. y Di Mare, R. A. (2019). Climatic variables drive temporal patterns of α and β diversities of dung beetles. *Bulletin of Entomological Research*, 109 (3), 390-397. <https://doi.org/10.1017/S0007485318000676>.
- Fischer, J. y Lindenmayer, D. B. (2002). Small patches can be valuable for biodiversity conservation: two case studies on birds in southeastern Australia. *Biological Conservation*, 106(1), 129-136. [https://doi.org/10.1016/S0006-3207\(01\)00241-5](https://doi.org/10.1016/S0006-3207(01)00241-5).
- Fisher, R. A., Corbet, A. S. y Williams, C. B. (1943). The Relation Between the Number of Species and the Number of Individuals in a Random Sample of an Animal Population. *Journal of Animal Ecology*, 12(1), 42-58. <https://doi.org/10.2307/1411>.
- Gardner, T. A., Hernández, M. I., Barlow, J. y Peres, C. A. (2008). Understanding the biodiversity consequences of habitat change: the value of secondary and plantation forests for neotropical dung beetles. *Journal of Applied Ecology*, 45 (3), 883-893. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2664.2008.01454.x>.
- Gotelli, N. J. y Colwell, R. K. (2001). Quantifying biodiversity: procedures and pitfalls in the measurement and comparison of species richness. *Ecology Letters*, 4 (4), 379-391. <https://doi.org/10.1046/j.1461-0248.2001.00230.x>.
- Griffiths, H. M., Bardgett, R. D., Louzada, J. y Barlow, J. (2016). The value of trophic interactions for ecosystem function: dung beetle communities influence seed burial and seedling recruitment in tropical forests. *Proceedings of the Royal Society B*, 283, 20161634. <https://doi.org/10.1098/rspb.2016.1634>.
- Guzmán, D., Ruiz, J. F. y Cadena, M. (2014). *Regionalización de Colombia según la estacionalidad de la precipitación media mensual, a través análisis de componentes principales (ACP)* (Informe técnico). IDEAM
- Halffter, G. y Edmonds, W. D. (1982). The nesting behavior of dung beetles (Scarabaeinae). An ecological and evolutive approach. *Publicaciones del Instituto de Ecología de México*, 10, 1-176.
- Halffter, G. y Matthews, E. G. (1966). The natural history of dung beetles of the subfamily Scarabaeinae (Coleoptera: Scarabaeidae). *Folia Entomológica Mexicana*, (12-14), 1-312.
- Hsieh, T. C., Ma, K. H. y Chao, A. (2016). iNEXT: An R package for interpolation and extrapolation of species diversity (Hill numbers). *To appear in Methods in ecology and evolution*. British Ecological Society.
- Laliberté, E. y Legendre, P. (2010). A distance-based framework for measuring functional diversity from multiple traits. *Ecology*, 91(1), 299-305. <https://doi.org/10.1890/08-2244.1>
- Larsen, T. H. y Forsyth, A. (2005). Trap Spacing and Transect Design for Dung Beetle Biodiversity Studies. *Biotropica*, 37 (2), 322-325. <https://doi.org/10.1111/j.1744-7429.2005.00042.x>.
- Louzada, J. N., Santos, F. y Vaz-de-Mello, F. Z. (2007). Structure and composition of a dung beetle community (Coleoptera, Scarabaeinae) in a small forest patch from Brazilian Pantanal. *Revista Brasileira de Zoociências*, 9(2), 199-203.
- Magnago, L. F., Edwards, D. P., Edwards, F. A., Magrach, A., Martins, S. V. y Laurance, W. F. (2014). Functional attributes change but functional richness is unchanged after fragmentation of Brazilian Atlantic forests. *Journal of Ecology*, 102(2), 475-485. <https://doi.org/10.1111/1365-2745.12206>.
- Magurran, A. E. y McGill, B. J. (Eds.). (2010). *Biological diversity: frontiers in measurement and assessment*. OUP Oxford.
- Medina, C. A. y Lopera-Toro, A. (1998). Clave ilustrada para la identificación de géneros de escarabajos coprófagos (Coleoptera: Scarabaeinae) de Colombia. *Caldasia*, 22 (2), 299-315.
- Medina, M. I. y Vaz-de-Mello, F. Z. (2009). Seasonal and spatial species richness variation of dung beetle (Coleoptera, Scarabaeidae s. str.) in the Atlantic Forest of southeastern Brazil.

Revista Brasileira de Entomologia, 53(4), 607-613.

Morales-Alba, A., Morales, I. y Alvarado, F. (2022). Bigger and stronger bury deeper: the role of dung beetles as secondary seed dispersers in the northern Colombian Andes. *International Journal of Tropical Insect Science*, 42 (3), 2259-2268. <https://doi.org/10.1007/s42690-022-00748-z>.

Moreno, C. E., Barragán, F., Pineda, E. y Pavón, N. P. (2011). Reanálisis de la diversidad alfa: alternativas para interpretar y comparar información sobre comunidades ecológicas. *Revista Mexicana de Biodiversidad*, 82(4), 1249-1261. <https://doi.org/10.22201/ib.20078706e.2011.4.745>.

Mouillot, D., Graham, N. A., Villéger, S., Mason, N. W. y Bellwood, D. R. (2013). A functional approach reveals community responses to disturbances. *Trends in Ecology & Evolution*, 28(3), 167-177. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2012.10.004>.

Mouillot, D., Mason, W. H., Dumay, O. y Wilson, J. B. (2005). Functional regularity: a neglected aspect of functional diversity. *Oecologia*, 142, 353-359. <https://doi.org/10.1007/s00442-004-1744-7>.

Myers, J. A. y LaManna, J. A. (2016). The promise and pitfalls of β -diversity in ecology and conservation. *Journal of Vegetation Science*, 27(6), 1081-1083. <https://doi.org/10.1111/jvs.12482>.

Nichols, E., Spector, S., Louzada, J., Larsen, T., Amezcuita, S., Favila, M. E. y The Scarabaeinae Research Network. (2008). Ecological functions and ecosystem services provided by Scarabaeinae dung beetles. *Biological Conservation*, 141 (6), 1461-1474. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2008.04.011>.

Noriega, J. A., Realpe, E. y Fagua, G. (2007). Diversidad de escarabajos coprófagos (Coleoptera: Scarabaeidae) en un bosque de galería con tres estadios de alteración. *Universitas Scientiarum*, 12(1), 51-63.

Noriega, J. A., Zapata-Prisco, C., García, H., Hernández, E., Hernández, J., Martínez, R., Santos-Santos, J. H., Pablo-Cea, J. D. y Calatayud, J. (2020). Does ecotourism impact biodiversity? An assessment using dung beetles (Coleoptera: Scarabaeinae) as bioindicators in a tropical dry forest natural park. *Ecological Indicators*, 117, 106580. <https://doi.org/10.1016/j.ecolind.2020.106580>.

Oksanen, J., Blanchet, F. G., Friendly, M., Kindt, R., Legendre, P., McGlinn, D. y Wagner, H. (2020). *Vegan: Community Ecology Package*. R package version 2.5-6. 2019. R project.

Palm, C., Blanco-Canqui, H., DeClerck, F., Gatere, L. y Grace, P. (2014). Conservation agriculture and ecosystem services: An

overview. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, 187, 87-105. <https://doi.org/10.1016/j.agee.2013.10.010>.

Rangel-Acosta, J. L., Martínez-Hernández, N. J., Gutierrez-Rapalino, B. P., Gutiérrez-Moreno, L. C. y Borja-Acuña, R. A. (2016). Efecto del tamaño de la ronda hidráulica sobre las comunidades de escarabajos coprófagos (Scarabaeidae: Scarabaeinae) en la cuenca media y baja del río Cesar. *Entomotropica*, 31(15), 109-130.

RStudio Team. (2021). RStudio: Integrated Development for R. RStudio. PBC. <http://www.rstudio.com/>.

Sarandón, S. J. y Flores, C. C. (Eds.) (2014). *Principios de ecología de poblaciones. Agroecología: bases teóricas para el diseño y manejo de Agroecosistemas sustentables*. Universidad Nacional de La Plata.

Slade, E. M., Mann, D. J., Villanueva, J. F. y Lewis, O. T. (2007). Experimental evidence for the effects of dung beetle functional group richness and composition on ecosystem function in a tropical forest. *Journal of Animal Ecology*, 76 (6), 1094-1104. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2656.2007.01296.x>.

Strecker, A. L., Olden, J. D., Whittier, J. B. y Paukert, C. P. (2011). Defining conservation priorities for freshwater fishes according to taxonomic, functional, and phylogenetic diversity. *Ecological Applications*, 21 (8), 3002-3013. <https://doi.org/10.1890/11-0599.1>.

Sulca, L. y Huamantínco, A. A. (2016). Variación estacional de la comunidad de escarabajos Scarabaeinae (Coleoptera: Scarabaeidae) de un bosque inundable amazónico de Perú. *Ecología Aplicada*, 15 (1), 47-55. <https://doi.org/10.21704/rea.v15i1.582>.

Uribe, M. y Vallejo, L. F. (2013). Diversidad de escarabajos Carabidae y Scarabaeidae de un bosque tropical en el Magdalena medio colombiano. *Boletín Científico. Centro de Museos. Museo de Historia Natural*, 17(2), 174-196.

Urrea-Galeano, L. A., Andresen, E., Coates, R., Mora-Ardila, F. e Ibarra-Manríquez, G. (2019). Dung beetle activity affects rain forest seed bank dynamics and seedling establishment. *Biotropica*, 51(2), 186-195. <https://doi.org/10.1111/btp.12631>.

Vaz-de-Mello, F. Z., Edmonds, W. D., Ocampo, F. C. y Schoolmeesters, P. (2011). A multilingual key to the genera and subgenera of the subfamily Scarabaeinae of the New World (Coleoptera: Scarabaeidae). *Zootaxa*, 2854(1), 1-73. <https://doi.org/10.11646/zootaxa.2854.1.1>.

Viegas, G., Stenert, C., Schulz, U. H. y Maltchik, L. (2014). Dung

beetle communities as biological indicators of riparian forest widths in southern Brazil. *Ecological Indicators*, 36, 703-710. <https://doi.org/10.1016/j.ecolind.2013.09.036>.

Villéger, S., Mason, N. W. y Mouillot, D. (2008). New multidimensional functional diversity indices for a multifaceted framework in functional ecology. *Ecology*, 89 (8), 2290-2301. <https://doi.org/10.1890/07-1206.1>.

Wang, X., Müller, J., An, L., Ji, L., Liu, Y., Wang, X. y Hao, Z. (2014).

Intra-annual variations in abundance and species composition of carabid beetles in a temperate forest in Northeast China. *Journal of Insect Conservation*, 18 (1), 85-98. <https://doi.org/10.1007/s10841-014-9617-9>.

Willig, M., Kaufman, D. M. y Stevens, R. (2003). Latitudinal Gradients of Biodiversity: Pattern, Process, Scale, and Synthesis. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 34, 273-309. <https://doi.org/10.1146/annurev.ecolsys.34.012103.144032>.