Zonas de compensación: diversidad y un modelo para conservar escarabajos coprófagos (Coleoptera: Scarabaeidae: Scarabaeinae) en los Andes del sur de Nariño

Compensation Zones: Diversity and a model for the Conservation of Dung Beetles (Coleoptera: Scarabaeidae: Scarabaeinae) in the Andes of Southern Nariño, Colombia

*William Chamorro-Fuertes** [1], *Anyela Chacón-Almeyda* [2], *Daniel Morillo-Madroñero* [3] y *John Torres-Martínez* [3]

1. Dirección de Investigaciones de la Universidad del Pacífico, Buenaventura, Valle del Cauca, Colombia
2. Unión Vial Caminos del Pacífico, Buga, Valle del Cauca, Colombia
3. Concesionaria Vial Unión del Sur. Proyecto Vial Rumichaca - Pasto, Nariño, Colombia

Resumen

Este estudio describe de forma general la diversidad para el ensamblaje de escarabajos coprófagos (Coleoptera: Scarabaeidae: Scarabaeinae) en 60 predios dentro de un conjunto de 225 ha de extensión conformado por 146 zonas destinadas para la rehabilitación, el enriquecimiento, la restauración y la conservación de la flora y la fauna del sur de los Andes en el marco del proyecto vial Rumichaca-Pasto. El monitoreo se realizó durante tres años en municipios de influencia directa (Contadero, Funes, Iles, Imués, Pasto, Yacuanquer y Tangua) e indirecta (Buesaco, Consacá, Chachagüí, Guaitarilla, Puerres, Sandoná y Túquerres) del proyecto. Se registraron 3839 individuos de cinco géneros y 13 especies, de las cuales seis presentan algún grado de amenaza según los listados rojos de la Unión Internacional para la Conservación de la Naturaleza (UICN) o son catalogadas como endémicas: *Dichotomius alyattes* (Harold, 1880), *Dichotomius belus* (Harold, 1880), *Ontherus brevicollis* Kirsch, 1871, *Ontherus lunicollis* Génier, 1996, *Uroxys caucanus* Arrow, 1933 y *Uroxys elongatus* Harold, 1868. Las curvas de acumulación de especies elaboradas para el periodo de estudio sugieren que el esfuerzo de muestreo fue muy eficaz (64,70 % a 84,61 %). Adicionalmente, la diversidad comparada con los números de Hill muestra que la mayor riqueza observada (Q0) se dio en la zona de compensación Los Guayacanes, mientras que el número más alto de especies comunes y dominantes (Q1 y Q2) se registró en La Parcela 15A. El 92,30 % de estos escarabajos son del gremio cavador y dominan sobre los otros dos grupos: moradores, representados por una sola especie, y rodadores, ausentes en el área. En conclusión, este trabajo constituye una herramienta para la conservación de la diversidad de especies amenazadas de escarabajos coprófagos, en especial aquellas que habitan en los ecosistemas andinos y en las zonas de compensación empleadas en este tipo de proyectos ambientales.

Palabras clave: biodiversidad; región andina; manejo ambiental; restauración de ecosistemas; monitoreo biológico; Scarabaeoidea

Abstract

This study provides a general overview of dung beetle assemblage diversity (Coleoptera: Scarabaeidae: Scarabaeinae) across 60 sites within a 225-ha area comprising 146 zones designated for rehabilitation, enrichment, restoration, and conservation of flora and fauna in the southern Andes, within the framework of the Rumichaca–Pasto road project. Monitoring was conducted over a three-year period in municipalities with direct influence (Contadero, Funes, Iles, Imués, Pasto, Yacuanquer, Tangua) and indirect influence (Buesaco, Consacá, Chachagüí, Guaitarilla, Puerres, Sandoná, Túquerres). A total of 3839 individuals were recorded, representing five genera and 13 species. Of these, six species are either listed under some level of threat in the International Union for Conservation of Nature (IUCN) Red List or are considered endemic: *Dichotomius alyattes* (Harold, 1880), *Dichotomius belus* (Harold, 1880), *Ontherus brevicollis* Kirsch, 1871, *Ontherus lunicollis* Génier, 1996, *Uroxys caucanus* Arrow, 1933, and *Uroxys elongatus* Harold, 1868. Species accumulation curves indicate that sampling efficiency was high, ranging from 64.70% to 84.61%. Comparisons of diversity using Hill numbers further revealed that the highest observed richness (Q0) occurred in the Los Guayacanes compensation area, whereas the greatest abundance of common and dominant species (Q1 and Q2) was found in Parcela 15A. The functional composition showed that 92.30% of individuals belonged to the tunneler guild, which clearly dominated over dwellers (represented by a single species) and rollers, which were entirely absent. In conclusion, the findings highlight the value of this study as a tool for conserving the diversity of threatened dung beetle species, particularly those inhabiting Andean ecosystems and compensation areas established within environmental projects of this nature.

Key words: biodiversity; Andean region; environmental management; ecosystem restoration; biological monitoring; Scarabaeoidea

***Autor de correspondencia:** chamorrowilliam1978@gmail.com
Editor: Juan Carlos Narvaéz- Barandica
Recibido 27 enero de 2025
Aceptado: 08 de septiembre 2025
Publicación en línea: 19 de septiembre de2025
Citar como: Chamorro-Fuertes, W., Chacón-Almeyda, A., Morillo-Madroñero, D. y Torres-Martínez, J. (2025). Zonas de compensación: diversidad y un modelo para conservar escarabajos coprófagos (Coleoptera: Scarabaeidae: Scarabaeinae) en los Andes del sur de Nariño. Intropica, 20(1). https://doi.org/10.21676/23897864.6367

Introducción

En la actualidad, muchas publicaciones evalúan a los escarabajos comúnmente llamados coprófagos, pertenecientes a la subfamilia Scarabaeinae, a nivel nacional (Noriega *et al.*, 2015) y en toda el área neotropical (Mora-Aguilar *et al.*, 2023). Estos coleópteros son usados en particular en estudios de biodiversidad, conservación y ecología porque son un grupo de insectos de fácil recolección e identificación a nivel de géneros, y en algunos casos incluso de especies. Además, están distribuidos en casi todos los biomas, paisajes o ecosistemas naturales (altitudinal y latitudinalmente), cuentan con suficiente bibliografía especializada, y el costo de muestreo es bastante económico (Favila y Halffter, 1997; Mora-Aguilar *et al.*, 2023).

Según Nichols et al. (2008), los escarabajos coprófagos son importantes principalmente en el campo ecológico porque su ensamble ofrece varios servicios funcionales a los ecosistemas: (1) aportan al ciclo de nutrientes, (2) contribuyen a la bioturbación, sobre todo en la aireación del suelo, (3) ayudan a mejorar el crecimiento de las plantas, (4) son dispersores secundarios de semillas, (5) eliminan y dispersan parásitos entéricos o en su exoesqueleto; (6) controlan huevos de algunas especies de moscas.

Los escarabajos coprófagos se han dividido en tres grupos de acuerdo con sus hábitos de nidificación y comportamiento con el recurso alimenticio: cavadores o paracópridos, rodadores o telecópridos, y moradores o endocópridos (Halffter y Edmonds, 1982). Esta clasificación muestra la adaptación de estos insectos al medio para poder llevar a cabo sus múltiples funciones ecológicas (Hanski y Cambefort, 1991).

Históricamente, la mayoría de los trabajos con escarabajos coprófagos de Colombia han priorizado las regiones de la Amazonía, el Caribe, el Chocó biogeográfico y la Orinoquía, tal vez por su gran diversidad y cobertura (Noriega *et al.,* 2015). Con respecto a la zona andina y sus estribaciones, quizá el principal documento publicado es el de Escobar et al. (2005). Dicha investigación hizo un estudio ecológico comparativo de la composición de esta comunidad de insectos a lo largo de cinco gradientes altitudinales en los Andes del sur, el centro y el oriente del país (entre 1000-2500 m s. n. m.).

Sin embargo, durante la última década han sido escasos los estudios sobre escarabajos coprófagos realizados exclusivamente en la región andina (excluyendo las estribaciones bajo los 1.800 m s. n. m.). Además, estas publicaciones, centradas en temas de ecología y conservación, abordan sobre todo municipios de los Andes centrales de Colombia (Casas *et al.*, 2021; Cultid-Medina y Martínez-Quintero, 2019; Cultid-Medina *et al.*, 2015; Noriega *et al.*, 2015; Salomão *et al.*, 2023;), de manera que los Andes y los ecosistemas del sur han sido poco explorados hasta ahora. En tal zona solo se destaca la investigación de Martínez-Revelo y Lopera-Toro (2014) para Nariño, quienes hicieron un inventario de este grupo de insectos en el páramo con base en colecciones científicas, revisión de literatura y algunos trabajos de campo.

La región andina de Colombia abarca entre los 2800-3500 m s. n. m. (Rodríguez *et al.* 2006). En especial, la biogeografía, la geología y la vegetación del sur, en el nudo de los Pastos (antes de dividirse las cordilleras), presentan una exclusiva diversidad de entomofauna terrestre, particularmente en grupos indicadores de la riqueza y la abundancia (Escobar *et al.,* 2005; Martínez-Revelo y Lopera-Toro, 2014). Muchos remanentes grandes o fragmentos de estos ecosistemas andinos son cercanos y sirven de refugios, pero otros funcionan como conectores con amplias zonas de conservación como por ejemplo el Parque Natural Regional Páramo de Paja Blanca (característico por contar con considerables extensiones de páramos) o el Santuario de Fauna y Flora Galeras (SFF Galeras), conservados históricamente por instituciones del Estado como el Inderena, Parques Nacionales Naturales de Colombia y el Ministerio de Ambiente (desde 1985) (Asociación GAICA y Ministerio de Ambiente, Vivienda y Desarrollo Territorial [MAVDT], 2008; Ordóñez, 2022).

Los ecosistemas andinos del sur de Colombia son muy importantes para municipios como Buesaco, Consacá, Contadero, Gualmatán, Iles, Pasto, Puerres, Pupiales, Sapuyes y Yacuanquer, no solo en el campo ambiental, sino en el ámbito etnocultural. Sin embargo, estas áreas naturales se encuentran muy amenazadas por factores antrópicos (específicamente, la ganadería y agricultura); por lo tanto, las zonas de compensación se destacan como una solución parcial de estos posibles impactos que permite frenar la pérdida de la biodiversidad local (Ramírez-Martínez *et al.*, 2018).

Las zonas de compensación son grandes o pequeñas extensiones de hectáreas reforestadas que sirven como una medida de manejo y, como su nombre lo indica, de "contraprestación" frente a aquellos impactos que no se pueden prevenir ni mitigar. También, son una herramienta eficaz de

restauración ecológica en zonas alteradas. Así, además de facilitar el trámite de los respectivos permisos ante la Autoridad Nacional de Licencias Ambientales (ANLA) para diversos tipos de proyectos de infraestructura, esta estrategia de mitigación contribuye al cuidado, la preservación, la rehabilitación, la restauración ecológica, el uso sostenible y, especialmente, la conservación de la biodiversidad en muchos fragmentos nuevos de bosques. Con ese fin, en estas áreas se suelen sembrar y monitorear por un corto periodo de tiempo (cinco años o más) varias especies de árboles; específicamente, nativos (Ramírez-Martínez et al., 2018).

El objetivo de este estudio es describir y comparar la diversidad alfa del ensamble de escarabajos coprófagos en las zonas de compensación. Asimismo, se sugiere que estos espacios, al promover procesos de restauración, rehabilitación y preservación mediante la siembra y el monitoreo de árboles nativos, pueden contribuir de manera directa a la conservación de este grupo de invertebrados y de otras especies amenazadas.

Materiales y métodos

Área de estudio

Según datos actualizados hasta el primer semestre de 2024, se han implementado un total de 146 predios de compensación con un aproximado de 730 ha por conservar (figura 1), aunque se siguen incorporando nuevos terrenos a este proyecto vial. El rango altitudinal donde se muestrearon y monitorearon estas zonas va desde los 1890 m s. n. m. hasta los 3100 m s. n. m., abarcando ecosistemas subandinos, andinos y altoandinos (Rodríguez *et al.*, 2006).

Diseño y método de muestreo

Cada zona de compensación fue catalogada de acuerdo con su funcionalidad, acciones, objetivos, indicadores y resultados en los estudios de mitigación ambiental. Por lo tanto, estos predios se dividieron en seis categorías de acuerdo con el Manual de compensación del componente biótico (Ramírez-Martínez et al., 2018): (I) conservación mediante aislamiento de áreas naturales y seminaturales en proceso de recuperación con evidencia de presión antrópica; (II) enriquecimiento con especies nativas en áreas de ecosistemas equivalentes que prestan diversos servicios ecosistémicos; (III) rehabilitación de áreas transformadas para mejorar la conectividad con ecosistemas naturales; (IV) rehabilitación mediante enriquecimiento de áreas transformadas para mejorar la conectividad con ecosistemas naturales; (V) restauración con enfoque de rehabilitación de áreas de ecosistemas equivalentes que prestan servicios ecosistémicos; (VI) establecimiento de herramientas del paisaje para mejorar la conectividad y potenciales corredores biológicos en áreas de ecosistemas transformados. Para mayor detalle, en la figura 2 se presenta un ejemplo de un predio de compensación correspondiente a una zona de categoría 5.

Para el muestreo, se recolectaron especímenes en 60 predios de compensación dentro de municipios del área de influencia tanto directa como indirecta del proyecto vial Rumichaca-Pasto. En cada terreno se delimitó un transecto de 500 m donde se colocaron 10 trampas tipo pitfall enterradas en la superficie del suelo y separadas cada 50 m (Mora-Aguilar et al., 2023; Noriega et al., 2021; Villarreal et al., 2006). Los escarabajos se capturaron en vasos desechables de plástico de 16 onzas con medidas de 30 x 12 cm de profundidad, en los cuales se depositó una mezcla de agua y jabón sin fragancia.

El cebo utilizado en cada trampa fue aproximadamente 30 g de excremento humano, envuelto en tela tool y amarrado a una vara delgada de madera suspendida encima del centro del vaso desechable. Para evitar que la trampa se inundara y protegerla de las lluvias, se utilizó un plato de icopor desechable con medidas de 30 x 3 cm de profundidad fijado al suelo con palos delgados.

Las trampas activas fueron revisadas cada 48 h, como sugieren la mayoría de los estudios con este grupo de escarabajos (Mora-Aguilar et al., 2023), y cada punto de muestreo fue georreferenciado respectivamente con un GPS Garmin Oregon 750. Luego, se elaboró un mapa de las zonas de compensación con el software ArcGIS 10.1.

El material obtenido se etiquetó y preservó con alcohol etanol al 75 % en bolsas plásticas con cierre hermético tipo Ziploc® y se llevó al laboratorio para su posterior separación e identificación taxonómica con un estereomicroscopio Olimpus SZ51. Los especímenes recolectados fueron fotografiados con una cámara Sony Alpha 6400 y un lente de 16-50 mm. Cabe resaltar que la mayoría de las zonas de compensación fueron monitoreadas tres veces; algunas, dos; y los nuevos predios incorporados, tan solo una vez (anexo 1).

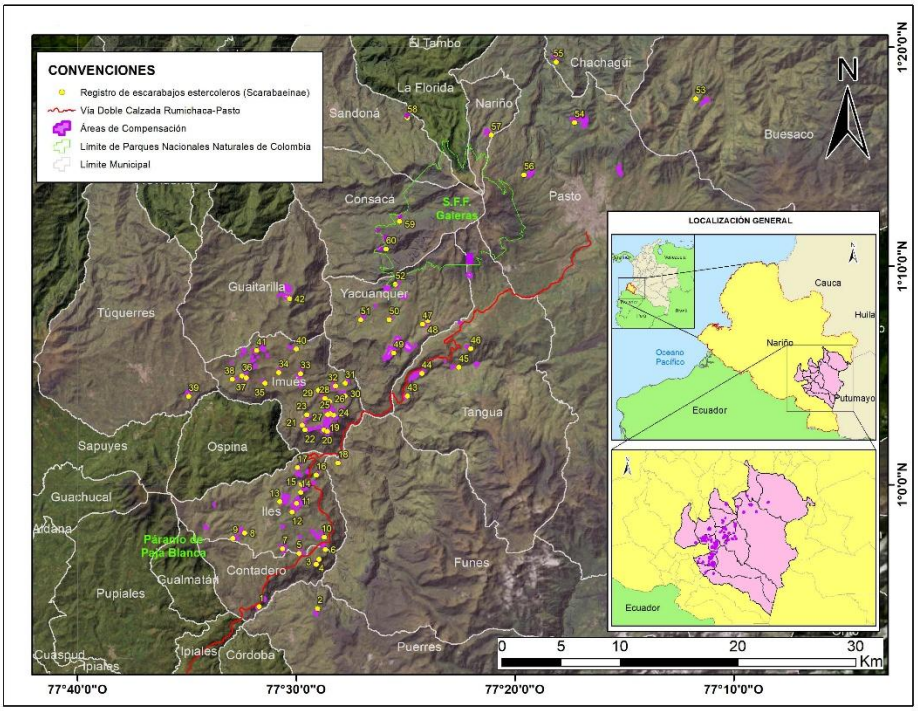


Figura 1. Mapa de distribución de las zonas de compensación monitoreadas. 1: La Providencia; 2: Maicira Alto; 3: Gondolero; 4: Manzano; 5: Chacuaspued; 6: La Chorrera "La Humeadora"; 7: Yarqui; 8: Vista Hermosa; 9: Altos de Aranda; 10: Urbano; 11: Loma Alta "Zona de Veda"; 12: Loma Alta; 13: San Vicente Ranchería; 14: Tablón Alto; 15: Verbena; 16: El Capulí "Zona de Veda"; 17: El Rebaño; 18: Chupadero; 19: Picachú 1; 20: Picachú 2; 21: El Tronco; 22: El Tronco 2; 23: Imués; 24: Los Quingos; 25: Bellavista; 26: RNP Los Guayacanes de Llano Verde; 27: Las Tolitas; 28: El Sauce "Lago"; 29: Parcela 23; 30: Parcela 2; 31: Boquerón; 32: Santa Rosa; 33: EL Paredón "Mirador"; 34: Arrayanes "El Recoveco"; 35: La Arcadia; 36: La Toma; 37: Los Encinos; 38: San Pedro "Arrayanes"; 39: Santa Rita "La Chorrera"; 40: Hueco Yunguita; 41: Camuestes; 42: San Alejandro; 43: Montaña Alta; 44: El Obraje; 45: La Esperanza; 46: El Pomal; 47: El Tunjano; 48: Lomas de Yacuanquer; 49: El Tablón; 50: Parcelación Incora; 51: La Guaca; 52: Parcela 14; 53: Rosal del Monte; 54: Daza; 55: Guayacán; 56: Zava 3; 57: Zava 4; 58: El Ciruelo; 59: El Matial; 60: La Cárcel Parcela 15A.

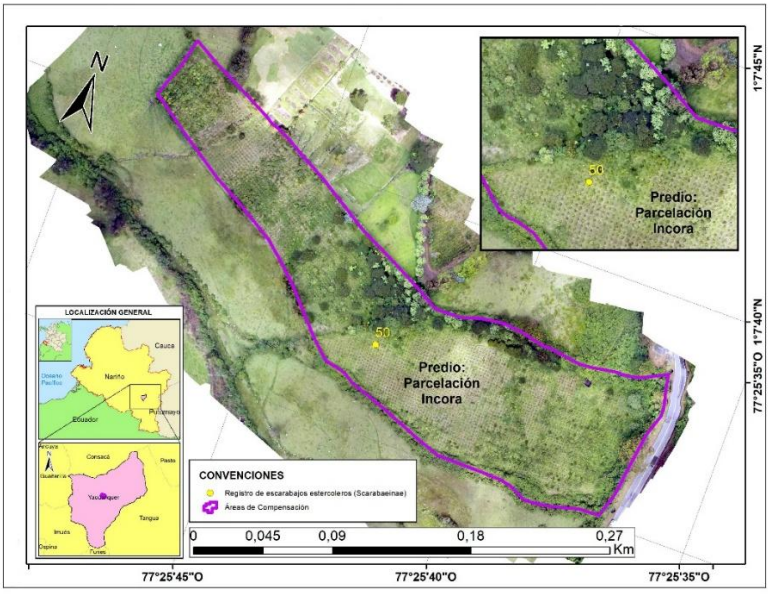


Figura 2. Modelo de una zona de compensación específica para restauración, con enfoque de rehabilitación de áreas de ecosistemas equivalentes que puedan prestar servicios ecosistémicos.

Análisis de datos

La variación de acumulación de la riqueza de especies en relación con los años de monitoreo (2022 con 34 zonas de compensación; 2023 con 43; y 2024 con 33) se calculó utilizando cuatro estimadores no paramétricos: Chao1, jackknife 1, jackknife 2 y bootstrap (Jiménez-Valverde y Hortal, 2001), con 200 aleatorizaciones. Se evaluó la diversidad alfa mediante el uso del número efectivo de especies, de acuerdo con la serie de Hill: Q_0=número total de especies (S); Q_1=exponencial de la entropía del índice de Shannon (especies comunes); Q_2=inverso del índice de Simpson (especies dominantes) (Jost, 2006). Todo el análisis estadístico se realizó con los programas Estimate 9.1.0 (Colwell, 2013) y R (R Development Core Team, 2017).

Resultados

Diversidad

En las 60 zonas de compensación monitoreadas y ubicadas en los 15 municipios del proyecto vial se registraron un total de 3839 individuos correspondientes a cinco géneros y 13 especies (tabla 1, anexo 1). El municipio con más predios estudiados y mayor riqueza fue Imués, con 10 especies y 552 individuos.

Tabla 1. Registro de especies de escarabajos coprófagos de acuerdo con los municipios del proyecto vial (en paréntesis zonas de compensación monitoreadas). CG= cavador grande; CP= cavador pequeño; MG= morador grande.

Especies/municipios	Buesaco (1)	Chachagüí (1)	Consacá (2)	Contadero (6)	Funes (1)	Guaitarilla (1)	Iles (10)	Imués (22)	Nariño (1)	Pasto (2)	Puerres (1)	Sandoná (1)	Tangua (4)	Túquerres (1)	Yacuanquer (6)	Total	Grupo funcional
Dichotomius alyattes (Harold, 1880)		3	3													6	CG
Dichotomius belus (Harold, 1880)					2			7								9	CG
Eurysternus marmoreus Castelnau, 1840		9	10		2	3	76	2				17	4			123	MG
Ontherus brevicollis Kirsch, 1871	1						1	31		1			10	2	12	58	CG
Ontherus lunicollis Génier, 1996		40	41			19		30				86			135	351	CG
Onthophagus confusus Boucomont, 1932					8			10								18	CP
Onthophagus curvicornis Latreille, 1811	3	4	3	20	139	11	129	21 6	5	7		4	71		55	667	CP
Uroxys caucanus Arrow, 1933		78	216			12 6		42				5			303	770	CG
Uroxys elongatus Harold, 1868	3			38			284	32			1			15		373	CG
Uroxys aff. *brachialis*		8	75									25				108	CP
Uroxys aff. pauliani		50	5									10				65	CP
Uroxys sp. 1								6					3			9	CG
Uroxys sp. 2					779		327	17 6								1282	CP
Total abundancia	7	192	353	58	930	15 9	817	55 2	5	8	1	14 7	88	17	505	3839	
Total especies	3	7	7	2	5	4	5	10	1	2	1	6	4	2	4	13	

De acuerdo con las curvas de acumulación, los monitoreos de 2022 y 2023 registraron los más altos valores de especies observadas, con 12 (figuras 3a y 3b). Estos años fueron, además, en los que se muestrearon más zonas de compensación (34 y 43 respectivamente). Sin embargo, solo para 2023 se obtuvo un modelo donde la asíntota trató de estabilizarse.

En relación con los estimadores no paramétricos, el jackknife de segundo orden fue el que obtuvo el valor más alto, con 17 especies para el monitoreo de 2024 (figura 3c), seguido de 2022 con 16 (figura 3a). Con respecto a la efectividad del muestreo (especies observadas versus especies estimadas) en cada año de estudio, las curvas de acumulación de especie sugieren que el esfuerzo de muestreo fue muy eficaz (75 % para 2022; 84,61 % para 2023 y 64,70 % para 2024).

Al analizar los números de Hill, se observó que la mayor riqueza (Q0) se registró en la zona de compensación Casabuy Los Guayacanes, con siete especies en el monitoreo de 2023 (figura 4b). Para los valores de Q1 y Q2 (especies comunes y dominantes, respectivamente), el predio Cariaco Alto Parcela 15A, dentro del SFF Galeras, obtuvo el mayor registro, con cinco especies (figura 4a). De manera coincidente, estos dos terrenos están en el área de influencia indirecta del proyecto vial, con ecosistemas muy conservados.

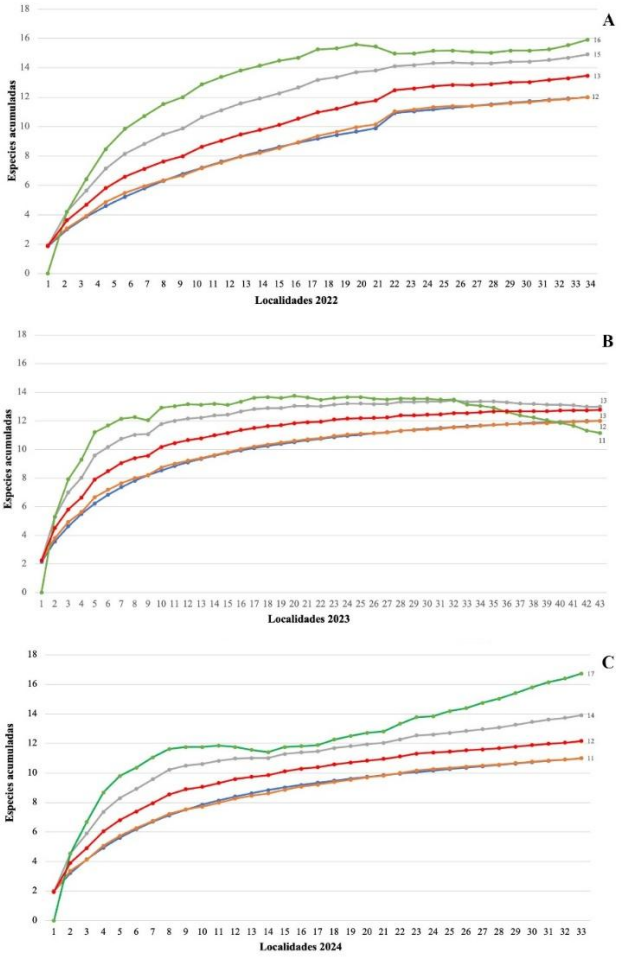


Figura 3. Curvas de acumulación de especies en los tres años de monitoreo. Azul: especies observadas; anaranjado: Chao 1; gris: jackknife 1; verde: jackknife 2; rojo: Bootstrap. A) Especies acumuladas para el año 2022. B) Especies acumuladas para el año 2023. C) Especies acumuladas para el año 2024.

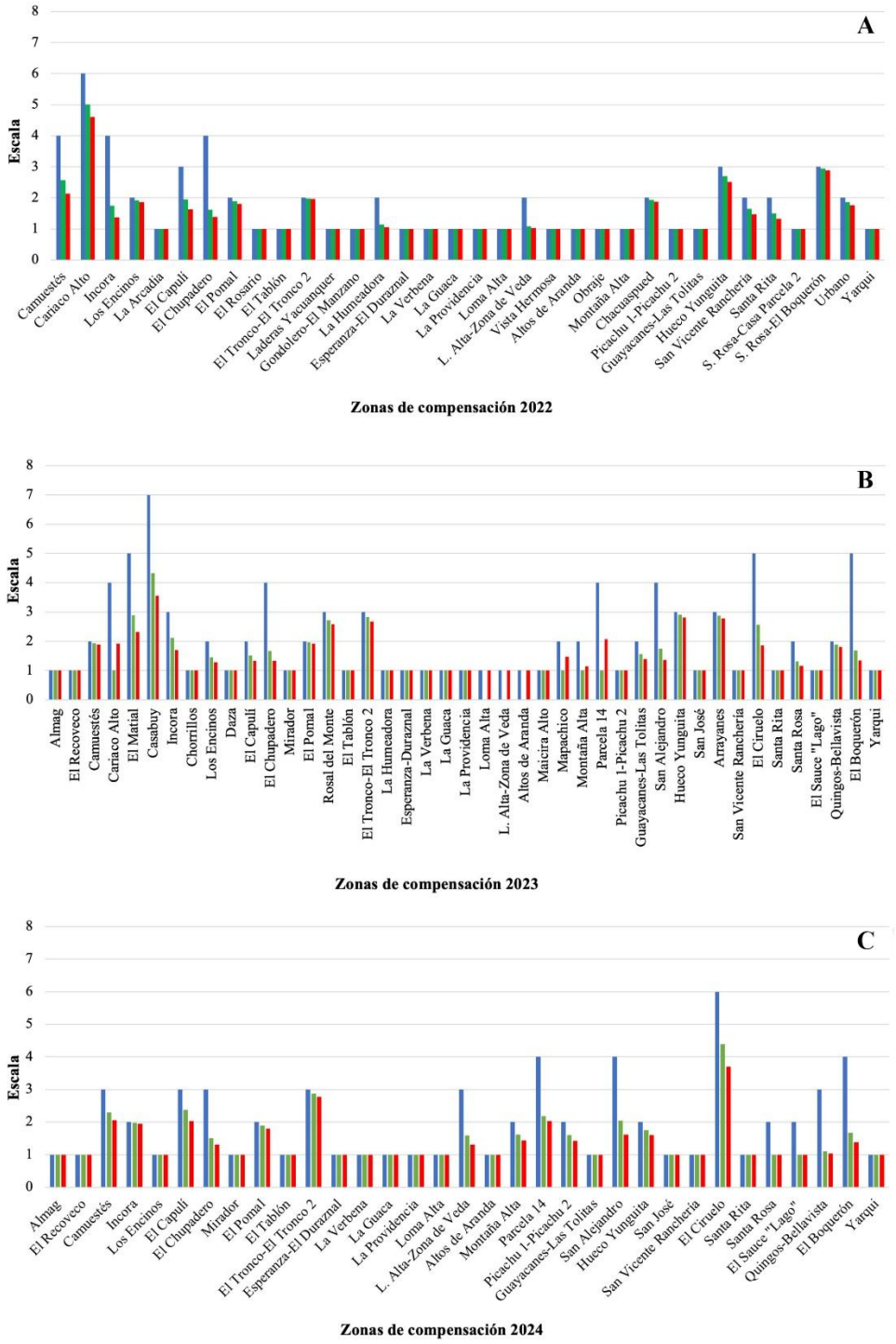


Figura 4. Comparación de la diversidad mediante los números de Hill en las zonas de compensación durante los tres años de monitoreo. Azul: Q0; verde: Q1; rojo: Q2. A) Zonas de compensación 2022. B) Zonas de compensación 2023. C) Zonas de compensación 2023.

A nivel nacional, Colombia presenta 40 géneros y aproximadamente 305 especies de escarabajos coprófagos (Noriega *et al*., 2015). Por lo tanto, al comparar estos datos con los de la zona de influencia directa e indirecta del proyecto vial Rumichaca-Pasto, se evidencia que los predios de compensación asociados a esta infraestructura albergan el 12,50 % de los géneros registrados y el 2,95 % de las especies reportadas en el país (sin tomar en cuenta a las morfoespecies) (figuras 5 y 6).

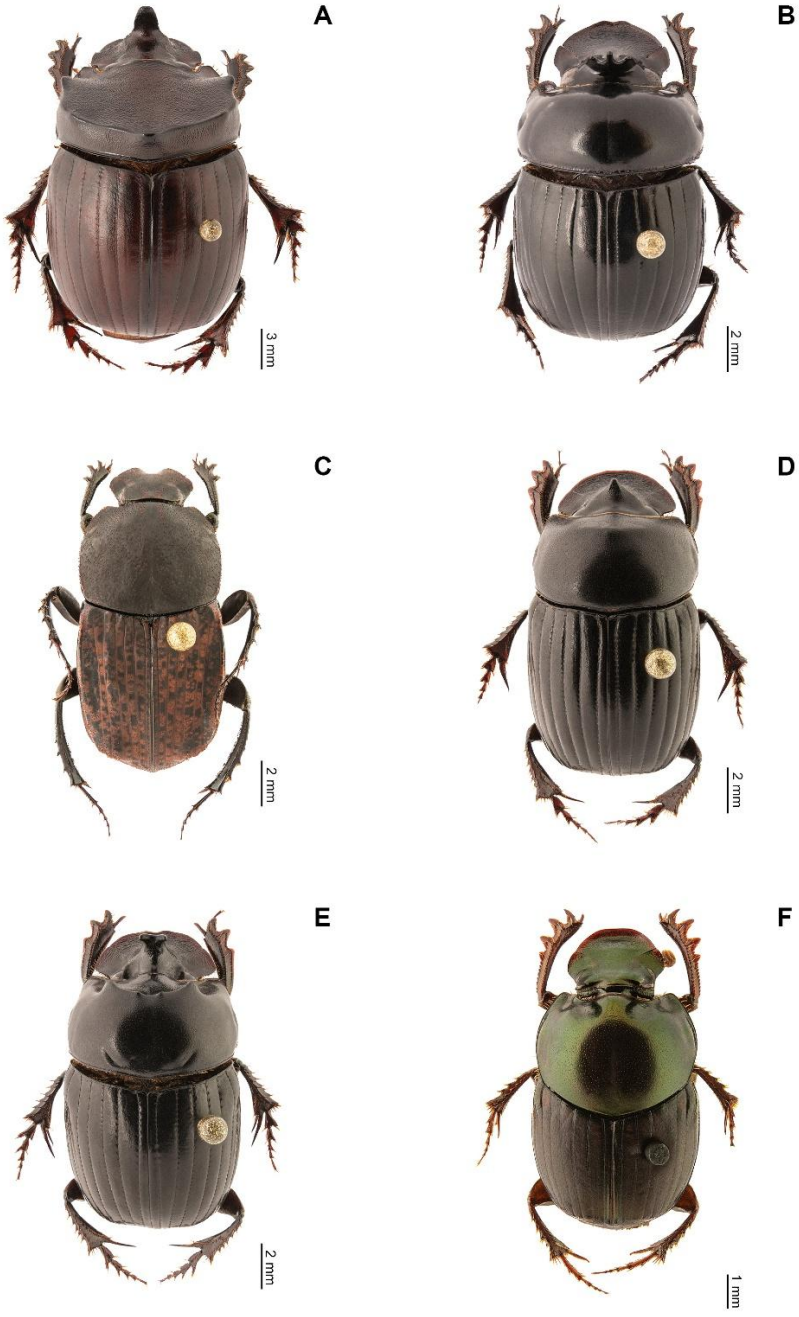


Figura 5. Especies de escarabajos coprófagos registrados en las zonas de compensación: a) *Dichotomius alyattes*; b) *D. belus*; c) *Eurysternus marmoreus*; d) *Ontherus brevicollis*; e) *O. lunicollis*; f) *Onthophagus confusus*.

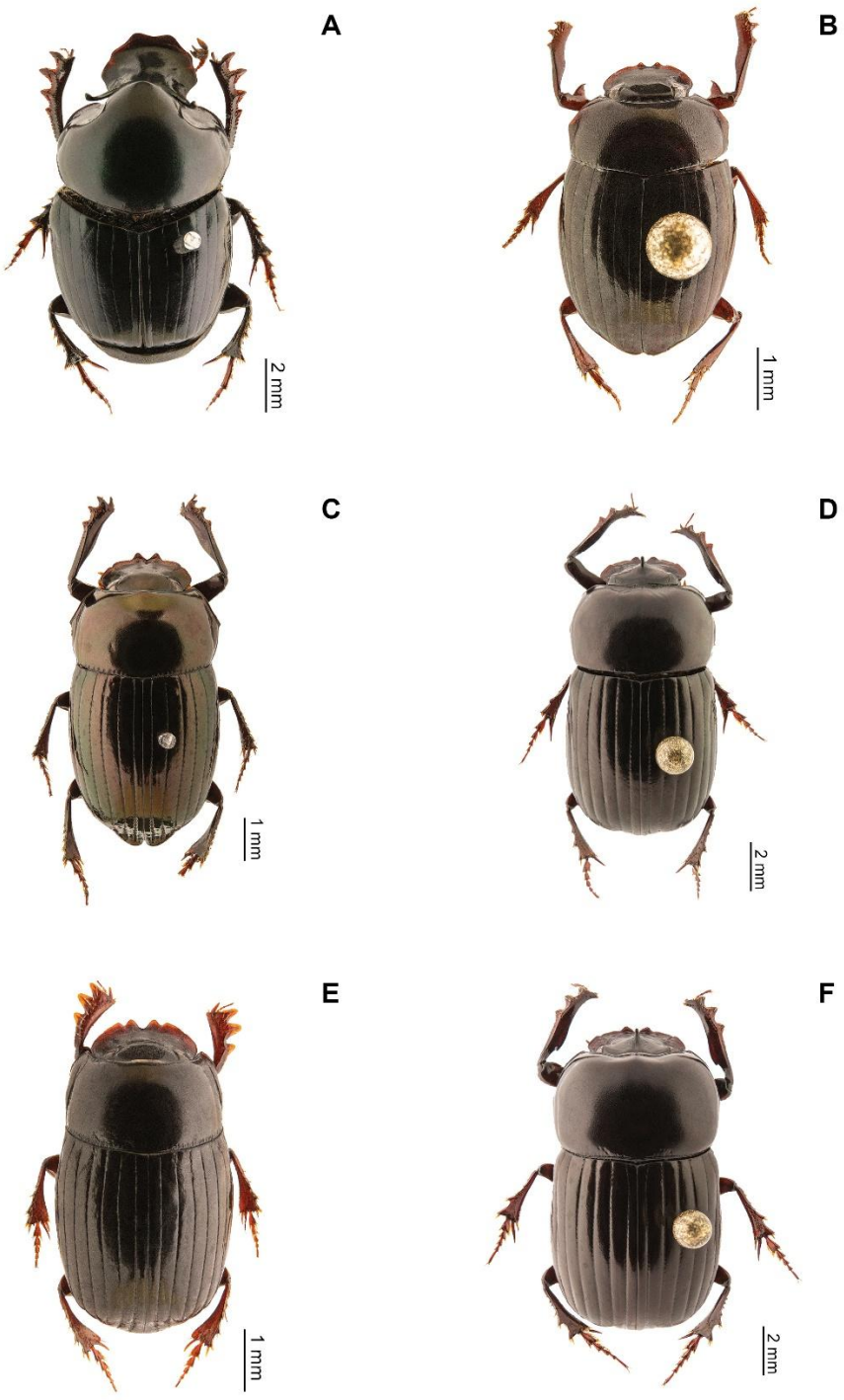


Figura 6. Especies de escarabajos coprófagos registrados en las zonas de compensación: a) *Onthophagus curvicornis*; b) *Uroxys* aff. *brachialis*; c) *U. caucanus*; d) *U. elongatus*; e) *Uroxys* aff. *pauliani;* f) *Uroxys* sp. 1

El género *Uroxys* (figuras 6b, 6c, 6d, 6e y 6f) es el más representativo en los monitoreos, con seis especies registradas, que corresponden al 46,15 % del total. En términos de abundancia, *Uroxys caucanus* (figura 6c), con 770 individuos, y *Onthophagus curvicornis* (figura 6a), con 667, correspondieron al 37,43 % del total muestreado.

Conservación y endemismo

De las 13 especies registradas en las 60 zonas de compensación monitoreadas durante los tres años, el 53,84 % presentaron un grado de amenaza o sensibilidad con respecto al estado de conservación según la Unión Internacional para la Conservación de la Naturaleza (UICN), o endemismo a nivel nacional.

Colombia actualmente tiene 52 especies de escarabajos coprófagos considerados endémicos (Chamorro *et al.*, 2020), de las cuales se registraron cuatro en este estudio, es decir, el 7,69 %. Con respecto al listado del libro rojo de la UICN (2025), el país tiene 48 especies registradas, y de ellas en esta investigación se registraron dos, es decir, el 6,25 % del total de escarabajos coprófagos amenazados a nivel nacional (tabla 2).

Tabla 2. Estado de conservación y endemismo de los escarabajos coprófagos (Coleoptera: Scarabaeidae: Scarabaeinae) registrados en las zonas de compensación.

Especies	UICN (2025)	Endemismo	Referencia
Dichotomius alyattes		Sí	Chamorro et al. (2020)
Dichotomius belus		Sí	Chamorro et al. (2020)
Ontherus brevicollis	LC (Preocupación Menor)		Vaz-de-Mello et al. (2014a)
Ontherus lunicollis		Sí	Chamorro et al. (2020)
Uroxys caucanus		Sí	Chamorro et al. (2020)
Uroxys elongatus	LC (Preocupación Menor)		Vaz-de-Mello et al. (2014b)

El 53,33 % de las zonas de compensación presentan registros de especies de escarabajos coprófagos que se encuentran incluidas en la Lista Roja de la UICN (2025) o que son consideradas endémicas. Algunos predios clasificados en este estudio como "grandes" (más de 3 ha) y que forman parte del SFF Galeras llegan a albergar hasta tres especies, como es el caso de Cariaco Alto Parcela 15A y El Matial, en el municipio de Consacá. Se observaron patrones similares en otros terrenos fuera de estas áreas naturales nacionales de conservación, tales como Camuestes (Imués), Casabuy-Guayacán (Chachagüí), Parcelación Incora (figura 1) y Parcela 14 (Yacuanquer).

Sin embargo, algunas zonas de compensación con un área reducida (menos de 1,50 ha) pueden alcanzar los mismos objetivos e indicadores de conservación, siempre que presenten al menos dos especies reportadas en el territorio. Tal es el caso de Santa Bárbara–El Ciruelo (Sandoná) y San Pedro–Arrayanes (Imués), que registraron valores altamente representativos en los números de Hill de los órdenes Q1 y Q2 (figura 3).

Es pertinente reiterar que las 60 zonas de compensación abarcan en conjunto 225,06 ha. La mayoría de estos predios alberga árboles nativos establecidos, cuyo desarrollo es objeto de seguimiento sistemático. La tabla 3 resume las características principales de estas áreas.

Tabla 3. Municipios, zonas de compensación, número de especies y estado de conservación durante los tres años de muestreo. HC: hectáreas conservadas; E. R: especies registradas; E. UICN: Especies UICN; E. E: especies endémicas. Nota: Funcionalidad: I) conservación mediante aislamiento de áreas naturales y seminaturales; II) enriquecimiento con especies nativas; III) rehabilitación de áreas transformadas; IV) rehabilitación mediante enriquecimiento de áreas transformadas; V) restauración con enfoque de rehabilitación; VI) establecimiento de herramientas del paisaje.

Municipio	Zona de compensación	HC	Funcionalidad	E. R	E. UICN	E. E
Buesaco	El Rosal del Monte	7,27	I	2	1	
Chachagüí	Casabuy-Guayacán	3,05	I y V	7		3
Consacá	Cariaco Alto- La Cárcel Parcela 15A	6,22	I	6		3
Consacá	Cariaco Alto-El Matial	3,01	I	5		3
Contadero	Gondolero	1,51	II	1		
Contadero	El Manzano	0,94	I	1		
Contadero	La Chorrera-La Humeadora	1,62	II y V	2	1	
Contadero	La Providencia	0,45	III y V	1		
Contadero	Ospina Pérez-Chacuaspued	2,97	V	2	1	
Contadero	Urbano	2,62	I	2	1	
Funes	El Chupadero	2,24	I	5		1
Guaitarilla	San Alejandro	5,87	V	4		2
Iles	Capulí-Zona de Veda	1,42	I	4		1
Iles	El Rosario-El Rebaño	0,94	I	1		
Iles	La Esperanza-La Verbena	8,51	I y II	1		
Iles	Loma Alta	4,12	I	2	1	
Iles	Loma Alta-San Vicente Ranchería Relleno	6,07	I, II y IV	2	1	
Iles	Loma Alta-Zona de Veda	7,38	I	2	1	
Iles	Loma de Argotis-Vista Hermosa	0,92	I y IV	1	1	
Iles	Lomas de Argotis-Altos de Aranda	0,87	I	1	1	
Iles	Tablón Alto-San José	3,4	III	1		
Iles	Yarqui	1,76	I, II y V	1	1	
Imués	Cuarchud Alto-La Arcadia	2,36	I y V	1		
Imués	Arrayanes-El Recoveco	4,29	III	1		
Imués	Camuestés	4,26	I y V	4	1	2
Imués	Cuarchud Alto La Toma	3,74	I	2	1	
Imués	Cuarchud Alto Los Encinos	1,35	II y V	2	1	
Imués	EL Paredón-Mirador	2,79	III	1		
Imués	El Tronco	0,59	V	3	1	1
Imués	El Tronco 2	2,79	I	2	1	
Imués	Imués-Almag	4,2	III	1		
Imués	Picachú 1	0,9	V	2		1
Imués	Picachú 2	1,46	I	1		1
Imués	San Isidro-Hueco Yunguita	2,91	I y II	3		2

Municipio	Zona de compensación	HC	Funcionalidad	E. R	E. UICN	E. E
Imués	San Pedro-Arrayanes	1,51	I y V	3	2	
Imués	Santa Rosa	3,83	III	3		1
Imués	Santa Rosa Lago-El Sauce	2,64	II y V	2		1
Imués	Parcela 23	1,19	V	1		
Imués	Santa Rosa Los Quingos	0,7	I	3		1
Imués	Santa Rosa Bellavista	6,75	II	1		
Imués	Santa Rosa-Casa Parcela 2	2,4	V	1		
Imués	Santa Rosa-El Boquerón	3,52	II y V	6		2
Imués	Santa Rosa-Las Tolitas	5,25	II	2		
Imués	Santa Rosa-R. N. Privada Los Guayacanes de Llano Verde	4,15	I, II y V	2		
Nariño	Chorrillos-Zava 4	7,35	I y V	1		
Pasto	Daza	8,11	I y V	1		
Pasto	Mapachico-Zava 3	10,88	I y V	2	1	
Puerres	Maicira Alto	6,94	III y V	1	1	
Sandoná	Santa Bárbara- El Ciruelo	0,74	I, II y VI	6		2
Tangua	El Pomal	6,24	V	3	1	
Tangua	La Esperanza	2,49	I y V	1		
Tangua	Obraje	6,59	I y V	1		
Tangua	Obraje-Montaña Alta	4,46	I y V	2		
Túquerres	Santa Rita-La Chorrera	8,43	I	2	2	
Yacuanquer	Chapacual-Parcelación Incora	2,82	V	4	1	2
Yacuanquer	El Tablón	7,39	I y V	1		
Yacuanquer	El Tunjano	3,65	V	1		
Yacuanquer	Laderas de Yacuanquer	1,03	V	1		
Yacuanquer	La Guaca	7,22	V	1		
Yacuanquer	Parcela 14	3,98	I y V	4	1	2

Grupos funcionales y servicios ecosistémicos proporcionados por los escarabajos coprófagos en las zonas de compensación

Durante los tres años de monitoreo, el 92,30 % de los escarabajos coprófagos recolectados correspondieron al gremio cavador, dominando así sobre los otros dos grupos: el de moradores, que solo registró una especie (*E. marmoreus*) (figura 5c) con el 7,70 %, y el de rodadores, ausentes en todo el estudio y que también son excelentes dispersores secundarios de semillas.

Al describir más detalladamente estos grupos funcionales de acuerdo con la riqueza, se evidencia que los escarabajos cavadores grandes (mayores a 10 mm) dominaron durante los tres años de monitoreo (58,23 % en 2022; 58,23 % en 2023 y 54,55 % en 2024) sobre los rodadores pequeños y la única especie moradora.

En cuanto a la abundancia, los resultados varían para el periodo 2023, cuando los rodadores pequeños obtuvieron un 55,30 % sobre los rodadores grandes, que registraron el 40,99 %, y la única población del escarabajo morador, con el 3,70 %. Para 2022 y 2024, los escarabajos rodadores grandes dominaron sobre los otros dos grupos.

De esta forma, varias zonas de compensación muestran una gran composición (mayores riqueza y abundancia) de

escarabajos estercoleros cavadores, especialmente de tamaño grande y robustos como *Dichotomius alyattes* (figura 5a), *Dichotomius belus* (figura 5b), *Ontherus brevicollis* (figura 5c), *Ontherus lunicollis* (figura 5e), *Uroxys caucanus* (figura 6c), *Uroxys elongatus* (figura 6d) y *Uroxys* sp. 1 (figura 6f). Por lo tanto, es muy probable que en estos predios los coprófagos puedan airear el terreno con nutrientes al hacer sus túneles y galerías dentro del suelo y enterrar semillas de varias especies de árboles y arbustos nativos sembrados en estos terrenos (cuya gran mayoría anteriormente eran grandes potreros). Sin embargo, se tendrán que realizar más investigaciones para comprobar estos posibles servicios ambientales.

Discusión

Las compensaciones de biodiversidad son una herramienta destinada a mitigar los impactos residuales de los proyectos de desarrollo y, al mismo tiempo, movilizar recursos para la conservación. En la práctica, suelen orientarse a la creación de áreas de conservación de bosques con el fin de favorecer la conectividad ecológica y asegurar que aves y mamíferos puedan desplazarse libremente en su hábitat (López Arbeláez y Quintero Sagre, 2015). En este marco, los artrópodos y en particular los insectos constituyen un grupo de referencia esencial para la evaluación de la diversidad biológica. Su elevada riqueza específica, junto con su marcada sensibilidad a las variaciones ambientales, los convierte en indicadores sólidos de la integridad ecológica y de la efectividad de las medidas de conservación. Dentro de este conjunto, los coleópteros escarabeidos destacan por la presencia de endemismos y especies indicadoras asociadas a condiciones específicas de hábitat, lo que refuerza su valor como herramientas para orientar estrategias de manejo y conservación de la biodiversidad en distintos ecosistemas (Sasa *et al*., 2022).

Gran parte de las zonas de compensación monitoreadas en este estudio contribuyen a la preservación de la diversidad de escarabajos coprófagos, especialmente en áreas de reserva de biodiversidad nacional como el Santuario de Flora y Fauna Galeras, donde se registró la mayor riqueza de especies según los números de Hill (Cariaco Alto, Parcela 15A). Los valores de riqueza obtenidos superan los reportados en estudios similares en la región andina de Nariño (Martínez-Revelo y Lopera-Toro, 2014), diferencia atribuible al mayor esfuerzo de muestreo, la inclusión de un mayor número de municipios y la mayor extensión espacial cubierta en este trabajo. De manera consistente, los registros también superan los reportados para la zona andina del centro de Colombia a altitudes superiores a 2.400 m s. n. m. (Casas *et al*., 2021; Salomão *et al*., 2023), lo que sugiere que las diferencias observadas podrían estar relacionadas con el menor esfuerzo de muestreo de esas investigaciones.

En cuanto a la conservación del ensamble de escarabajos coprófagos, se resalta que algunas zonas de compensación albergan hasta tres especies endémicas o incluidas en los Libros Rojos de la UICN (2025). No obstante, los monitoreos realizados registraron únicamente el 17,04 % del total de especies de escarabajos estercoleros reportadas para Colombia (Chamorro *et al*., 2020). Dentro de este ensamble, el género *Uroxys* presentó la mayor riqueza, constituyéndose en el de mayor representatividad. Patrones similares han sido observados en otras regiones neotropicales; por ejemplo, en la Reserva de la Biosfera Selva El Ocote, Chiapas (México), las especies de este género se mantuvieron constantes y dominantes en todos los hábitats analizados (Sánchez-Hernández *et al*., 2018). En Sudamérica, se ha documentado su capacidad de adaptación a zonas altoandinas del Ecuador, alcanzando incluso ecosistemas de páramo, donde evidencian una amplia especiación a lo largo de la cordillera de los Andes (Escobar, 2000; Espinoza y Noriega, 2018).

El territorio del SFF Galeras, con un 7,69 % de especies que se distribuyen exclusivamente en Colombia, podría contemplarse a futuro como un área de endemismo (Noguera-Urbano, 2017). En esa medida, sería necesario registrar estas localidades (con sus zonas de compensación) como lugares propicios para estudios de conservación y biogeografía de insectos, tal como lo recomiendan algunos autores (Amat y Miranda, 1996). Cabe destacar que ya existen publicaciones similares sobre otros grupos, como murciélagos (Ramírez-Chaves *et al*., 2020) o aves (Chaparro-Herrera *et al*., 2013), que han contribuido a la conservación de estos vertebrados.

Se observa además que en varias zonas de compensación y en sus alrededores existe una alta disponibilidad de recursos alimenticios para los escarabajos coprófagos. Dentro de algunos predios se encuentran excrementos de mamíferos silvestres (en menor proporción), mientras que en áreas externas es frecuente la presencia de heces de ganado vacuno y equino. En este contexto, la dispersión y supervivencia de semillas sembradas accidentalmente por los escarabajos (al no poder enterrarlas completamente) y el posible reclutamiento de plántulas constituyen probablemente el servicio ecosistémico

más relevante que estas especies prestan en terrenos con alta demanda de sustrato alimenticio. Este rol es especialmente importante en las zonas de "conservación mediante aislamiento de áreas naturales" y en aquellas destinadas al "enriquecimiento con especies nativas en ecosistemas equivalentes que prestan diversos servicios ecosistémicos" (tabla 3).

Un aspecto importante fue la baja abundancia de escarabajos coprófagos del gremio morador y la ausencia total de especies rodadoras, reconocidas como excelentes dispersores secundarias de semillas (Nichols *et al*., 2008). También destaca la falta de registros de géneros y especies de montaña como *Canthon* Hoffmannsegg, 1817; *Cryptocanthon* Balthasar, 1942; o *Deltochilum* Eschscholtz, 1822 (Medina *et al*., 2001), a pesar de que los monitoreos se realizaron en la región andina. Esto sugiere que el rol de estas especies podría no ser tan indispensable en la propagación de semillas y en la aireación del suelo en estas zonas de compensación.

No obstante, en municipios cercanos al proyecto vial Rumichaca-Pasto (páramos del volcán Cumbal) se ha registrado únicamente al escarabajo coprófago rodador *Deltochilum hypponum* (Buquet, 1844), con poblaciones muy reducidas (Martínez-Revelo y Lopera-Toro, 2014). En este caso, la nidificación, la aireación del suelo y la dispersión secundaria de semillas recaen sobre especies cavadoras de gran tamaño, capaces de excavar galerías de hasta 75 cm (Halffter y Edmonds, 1982; Hanski y Cambefort, 1991).

Finalmente, el éxito de la dispersión de semillas por parte de los escarabajos coprófagos, en relación con la conservación y el reclutamiento de plantas en los predios evaluados, solo podrá determinarse a futuro, cuando los árboles nativos sembrados y monitoreados alcancen mayor tamaño y presenten altas tasas de supervivencia. Cabe recordar que estudios neotropicales, especialmente en bosques húmedos amazónicos (Andresen, 2002; Andresen y Levey, 2004; Feer, 1999; Shepherd y Chapman, 1998), han mostrado que estos insectos pueden enterrar entre el 6 % y el 95 % de las semillas contenidas en excrementos de mamíferos herbívoros, omnívoros o carnívoros, por lo que se espera una alta efectividad de este servicio ecosistémico. Sin embargo, es importante resaltar que estos organismos no cumplen el rol de dispersores primarios, función exclusiva de algunas aves, murciélagos y mamíferos locales.

Conclusiones

De manera general, el tamaño conservado en hectáreas ya sea de forma individual o conjunta en las zonas monitoreadas, constituye un factor clave para la preservación de la biodiversidad y cumple un papel central dentro de los objetivos e indicadores de compensación ambiental a nivel nacional. Sin embargo, los escarabajos coprófagos presentan una marcada afinidad por condiciones específicas como el tipo de suelo, la altitud, la vegetación, el paisaje circundante y, en especial, la fauna asociada. Por ello, resulta fundamental dar continuidad al seguimiento del grado de preservación, restauración y conservación de los predios, que en el futuro conformarán nuevos fragmentos de bosque. En este contexto, las instituciones gubernamentales a nivel local, departamental y nacional desempeñan un papel decisivo al garantizar la permanencia de los árboles nativos sembrados en las áreas de compensación.

Asimismo, se recomienda establecer un monitoreo constante de los mamíferos registrados en la zona, dado que constituyen una fuente de recursos indispensable para el ensamblaje de escarabajos coprófagos. Su permanencia asegura la provisión indirecta y continua de alimento para estas comunidades, por lo que deben considerarse como especies clave en la dinámica ecológica de las áreas de compensación con mayor diversidad biológica.

Los datos obtenidos en este estudio aportan información valiosa sobre la biología y conservación de especies andinas de escarabajos coprófagos, en particular del género *Uroxys*, que representó más del 40 % de los registros en las zonas evaluadas. Este grupo reveló rangos altitudinales más amplios de lo previamente conocido, así como posibles nuevos registros de distribución para algunas especies en los Andes. Además, se resalta la importancia de profundizar en la revisión taxonómica del género, que podría albergar especies aún no descritas para la ciencia, con potencial relevancia para su inclusión futura en los listados de conservación internacionales.

Conflicto de intereses

Los autores declaran que no existen conflictos de interés.

Contribución de los autores

William Chamorro-Fuertes, Anyela Chacón-Almeyda, Daniel Morillo-Madroñero y John Torres-Martínez: conceptualización, toma de datos, análisis de datos, supervisión, escritura y edición.

Agradecimientos

Agradecemos al diseñador gráfico Ferley Darío Chamorro por la toma y edición de las fotografías de los escarabajos coprófagos, así como a las biólogas Jhoana Castillo y Dayana López por la identificación de los especímenes del género Uroxys y la revisión del texto en inglés, respectivamente.

Finalmente, extendemos nuestro agradecimiento a la concesionaria vial Unión del Sur, en el marco de las compensaciones ambientales, por la colaboración de varios profesionales externos que participaron en los monitoreos de biodiversidad realizados entre 2022 y 2024.

Referencias

Amat, G., y Miranda, D. (1996). Insectos, biodiversidad, conservación: ¿cómo monitorear insectos en Colombia? (pp. 37–64). En F. Fernández, G. Andrade y G. Amat (Eds.), *Insectos de Colombia: estudios escogidos* (Vol. 1). Editorial Javeriana.

Andresen, E. y Feer, F. (2005). The role of dung beetles as secondary seed dispersers and their effect on plant regeneration in tropical rainforests. En P. M. Forget, J. E. Lambert, P. E. Hulme, y S. B. Vander Wall (Eds.), *Seed fate: Predation, dispersal and seedling establishment* (pp. 331-349). CABI International.

Andresen, E., y Levey, D. J. (2004). Effects of dung and seed size on secondary dispersal, seed predation, and seedling establishment of rain forest trees. *Oecologia*, 139(1), 45–54. https://doi.org/10.1007/s00442-004-1488-x.

Andresen, E. (2002). Dung beetles in a Central Amazonian rainforest and their ecological role as secondary seed dispersers. *Ecological Entomology*, 27(3), 257–270. https://doi.org/10.1046/j.1365-2311.2002.00408.x.

Asociación GAICA y Ministerio de Ambiente, Vivienda y Desarrollo Territorial (MAVDT). (2008). Apoyo en la delimitación del área de conservación y zona de amortiguamiento del páramo de Paja Blanca: Informe final (131 pp.).

Arrow, G. J. (1933). The genus *Uroxys*, with description of some new species. *Annals and Magazine of Natural History*, 11(10), 385–399. https://doi.org/10.1080/00222933309449964.

Castillo, J. (2018). Revisión taxonómica de las especies del género Uroxys Westwood, 1842 (Coleoptera: Scarabaeidae: Scarabaeinae) con quillas transversas en meso y metatibias [Tesis de maestría, Universidad Nacional de Colombia]. Bogotá D. C., Colombia.

Chamorro, W., Lopera-Toro, A., Martínez-Revelo, D. y Medina, C. A. (2020). Especies endémicas de escarabajos coprófagos (Coleoptera: Scarabaeidae: Scarabaeinae) de Colombia (pp. 32–44). En L. C. Pardo-Locarno, M. C. Gallego-Ropero, y J. Montoya-Lerma (Eds.), *Escarabajos de Colombia* (*Coleoptera: Scarabaeoidea*): *Taxonomía, biología y ecología*. Popayán, Cauca, Colombia.

Chaparro-Herrera, S., Echeverry-Galvis, M. Á., Córdoba-Córdoba, S., y Sua-Becerra, A. (2013). Listado actualizado de las aves endémicas y casi endémicas de Colombia. *Biota Colombiana*, 14(2), 235–272.

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.

Colwell, R. K. (2013). *EstimateS: Statistical estimation of species richness and shared species from samples* (Version 9). http://purl.oclc.org/estimates.

Cultid-Medina, C. A., y Martínez-Quintero, B. (2019). More than 5 years! An unusually long-lived dung beetle (Scarabaeinae) in an Andean agricultural landscape. *Neotropical Entomology*, 48(3), 522–526. https://doi.org/10.1007/s13744-019-00673-w

Cultid-Medina, C. A., Martínez-Quintero, B. G., Escobar, F. y de Ulloa, P. C. (2015). Movement and population size of two dung beetle species in an Andean agricultural landscape dominated by sun-grown coffee. *Journal of Insect Conservation*, 19(4), 617–626. https://doi.org/10.1007/s10841-015-9791-8.

Espinoza, V. R., y Noriega, J. A. (2018). Diversity of the dung beetles (Coleoptera: Scarabaeinae) in an altitudinal gradient in the east slope of los Andes, Napo province, Ecuador. Neotropical Biodiversity, 4(1), 144-150. https://doi.org/10.1080/23766808.2018.1512199

Escobar, F., Lobo, J. M., y Halffter, G. (2005). Altitudinal variation of dung beetle (Scarabaeidae: Scarabaeinae) assemblages in the Colombian Andes. *Global Ecology and Biogeography*, 14(4), 327–

337. https://doi.org/10.1111/j.1466-822X.2005.00161.x

Escobar, F., y Chacón 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.

Favila, M. E., y Halffter, G. (1997). The use of indicator groups for measuring biodiversity as related to community structure and function. Acta Zoológica Mexicana, 72, 1–25. https://doi.org/10.21829/azm.1997.72721734

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(2), 129–142. https://doi.org/10.1017/S0266467499000739

Hanski, I. y Cambefort, Y. (Eds.). (1991). *Dung beetle ecology*. Princeton University Press.

Halffter, G., y Edmonds, W. D. (1982). *The nesting behavior of dung beetles (Scarabaeinae): An ecological and evolutive approach*. Instituto de Ecología.

IUCN. (2025). *The IUCN Red List of Threatened Species* (Version 2025-1). International Union for Conservation of Nature. https://www.iucnredlist.org

Jiménez-Valverde, A., y Hortal, J. (2001). Las curvas de acumulación de especies y la necesidad de evaluar la calidad de los inventarios biológicos. *Revista Ibérica de Aracnología*, 8, 151–161.

Jost, L. (2006). Entropy and diversity. *Oikos*, 113(2), 363–375. https://doi.org/10.1111/j.2006.0030-1299.14714.x

Martínez-Revelo, D. E., y Lopera-Toro, A. (2014). Escarabajos coprófagos (Coleoptera: Scarabaeidae: Scarabaeinae) de los páramos del departamento de Nariño, Colombia. *Biota Colombiana*, 15(1), 63–72.

Medina, C. A., Lopera-Toro, A., Vítolo, A., y Gill, B. (2001). Escarabajos coprófagos (Coleoptera: Scarabaeinae) de Colombia. *Biota Colombiana*, 2, 131–144.

Mora-Aguilar, E. F., Arriaga-Jímenez, A., Correa, C. M. A., da Silva, P. G., Korasaki, V., López-Bedoya, P. A., et al. (2023). Toward a standardized methodology for sampling dung beetles (Coleoptera: Scarabaeinae) in the Neotropics: A critical review. *Frontiers in Ecology and Evolution*, 11, 1096208. https://doi.org/10.3389/fevo.2023.1096208

Nichols, E., Spector, S., Louzada, J., Larsen, T., Amezquita, 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

Noguera-Urbano, E. A. (2017). El endemismo: diferenciación del término, métodos y aplicaciones. *Acta Zoológica Mexicana*, 33(1), 89–107. https://doi.org/10.21829/azm.2017.3311963

Noriega, J. A., March-Salas, M., Castillo, S., García-Q., H., Hortal, J., y Santos, A. M. (2021). Human perturbations reduce dung beetle diversity and dung removal ecosystem function. *Biotropica*, 53(3), 753–766. https://doi.org/10.1111/btp.12914

Noriega, J. A., Camero, E., Arias-Buriticá, J., Pardo-Locarno, L. C., Montes, J. M., Acevedo, A. A., y Solís, C. (2015). Grado de cobertura del muestreo de escarabajos coprófagos (Coleoptera: Scarabaeidae: Scarabaeinae) en Colombia. *Revista de Biología Tropical*, 63(1), 97–125. https://doi.org/10.15517/rbt.v63i1.13730

Ordoñez, W. A. (2022). Caracterización de los conflictos de uso de la tierra en el SFF Galeras y la zona con función amortiguadora [Tesis de pregrado, Universidad de Nariño]. San Juan de Pasto, Colombia.

R Development Core Team. (2017). R: *A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing*. http://www.r-project.org

Ramírez-Chaves, H. E., Noguera-Urbano, E. A., Morales-Martínez, D. M., Zurc, D., Vargas-Arboleda, A. F. y Mantilla-Meluk, H. (2020). Endemic bats (Mammalia: Chiroptera) of Colombia: State of knowledge, distribution, and conservation. *Universitas Scientiarum*, 25(1), 55–94. https://doi.org/10.11144/Javeriana.SC25-1.ebmc

Ramírez-Martínez, N. M., Hincapié, J. E., Fernández, M. A., Ruíz Hernández, J. A., y Lozano, L. A. (2018). Manual de compensación del componente biótico. Dirección de Bosques, Biodiversidad y Servicios Ecosistémicos. Bogotá, D. C.

Rodríguez, N., Armenteras, D., Morales, M., y Romero, M. (2006). *Ecosistemas de los Andes colombianos (2.ª ed.).* Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt. Bogotá, Colombia.

Sasa, M., Oviedo-Brenes, F., Beneyto-Garrigos, D., Bonilla, F., Arévalo, J. E., Sánchez, R., Morales-Gutiérrez, L., Arias-Ortega, J.,

Vargas-Castro, R., Serrano-Sandí, J., Monrós, J. S. y Hanson, P. (2022). Uso de la diversidad biológica de grupos indicadores para evaluar la compensación ecológica: El caso del Embalse Río Piedras, Costa Rica. *Revista de Biología Tropical*, 70(Suppl. 1), e53487. https://doi.org/10.15517/rev.biol.trop.v70iS1.53487

Salomão, R. P., Lopera-Toro, A., Pulido-Herrera, L. A., y Arias-Buriticá, J. A. (2023). Habitat type affects the diversity of dung beetle (Coleoptera: Scarabaeidae) assemblages in a Neotropical mountainous region of Colombia. *International Journal of Tropical Insect Science*, 43(3), 793–803. https://doi.org/10.1007/s42690-022-00921-1Shepherd, V. E. y Chapman, C. A. (1998). Dung beetles as secondary seed dispersers: impact on seed predation and germination. *Journal of Tropical Ecology*, 14, 199-215.

Vaz-de-Mello, F., Larsen, T., Silva, F., Gill, B., Spector, S., & Favila, M. (2014a). *Ontherus brevicollis*. In The IUCN Red List of Threatened Species 2014 (e.T137804A531138). International Union for Conservation of Nature. https://doi.org/10.2305/IUCN.UK.2014-1.RLTS.T137804A531138.en

Vaz-de-Mello, F., Larsen, T., Silva, F., Gill, B., Spector, S. y Favila, M. (2014b). *Uroxys elongatus*. *The IUCN Red List of Threatened Species 2014: e.T137768A530621*. [accesso 26 de octubre 2024]. https://dx.doi.org/10.2305/IUCN.UK.2014-3.RLTS.T137768A530621.en.

Villarreal, H., Álvarez, M., Córdoba, S., Escobar, F., Fagua, G., Gast, F., Mendoza, H., Ospina, M., y Umaña, A. (2006). *Manual de métodos para el desarrollo de inventarios de biodiversidad* (pp. 19–28). En *Manual de métodos para el desarrollo de inventarios* (2.ª ed., 236 pp.). Programa de Inventarios de Biodiversidad, Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt. Bogotá, Colombia.