



**Distribución altitudinal y tolerancia térmica de los escarabajos coprófagos en la Orinoquía colombiana.**

**JENNY MARCELA RAMÍREZ GUTIERREZ**

**UNIVERSIDAD DE LOS LLANOS  
FACULTAD DE CIENCIAS BASICAS E INGENIERIA  
DEPARTAMENTO DE BIOLOGÍA Y QUÍMICA  
PROGRAMA DE BIOLOGIA  
VILLAVICENCIO, COLOMBIA  
2018**

**Distribución altitudinal y tolerancia térmica de los escarabajos coprófagos en la Orinoquía colombiana.**

**JENNY MARCELA RAMIREZ GUTIERREZ**

Trabajo de grado presentado como requisito parcial para optar al título de Biólogo (a)

Director

Alejandro Lopera. Ph. D.

Codirector:

Jesús Manuel Vásquez. M.Sc.

**UNIVERSIDAD DE LOS LLANOS  
FACULTAD DE CIENCIAS BASICAS E INGENIERIA  
DEPARTAMENTO DE BIOLOGÍA Y QUÍMICA  
PROGRAMA DE BIOLOGIA  
VILLAVICENCIO, COLOMBIA  
2018**

## **AGRADECIMIENTOS**

Quiero comenzar con dar gracias a las instituciones que me colaboraron de manera desinteresada: la Universidad de los Llanos donde realice mi formación profesional; a la colección CALT-ECC por el servicio prestado para la identificación de los especímenes; a la reserva las Palmeras donde ejecute mi trabajo de grado y demás organizaciones citadas en el documento. También Al profesor Lyndon Carvajal por su colaboración para el desarrollo de mi tesis en la reserva.

A mi director Alejandro Lopera quien me acompañó incondicionalmente en este proceso, con sus conocimientos, asesoría y amistad; por creer en mí para trabajar en esta línea de investigación nueva para el país. A mi co-director Jesús Manuel Vásquez por sus consejos, orientación y amistad en cualquier momento y su paciencia enseñando a programar en el lenguaje R. A Diego Martínez por mostrarme las maravillas de trabajar con los coprófagos; a enseñarme que todo es posible con trabajo y dedicación. Hombres importantes en mi formación como futura Bióloga.

A los jurados Claudia Yara y Gustavo Londoño por su tiempo, dedicación y revisión del documento.

Quiero agradecer Alejandra Morales, Johan Mosquera y Camilo López por ser mis compañeros de aventuras en la reserva y principales donadores para llevar a cabo el trabajo de campo.

A mis amigos y compañeros de Universidad quienes emprendieron un camino a mi lado y han estado en permanente atención en mi proceso de grado.

A mis padres Elizabeth Gutiérrez y Jorge Eliecer Ramírez quienes han sido mi apoyo incondicional en el transcurso de mi vida; por su confianza, entrega en todo lo que he logrado hacer. A mi hermano Juan Carlos Varela, mi cuñada Ingrid Gutiérrez y sobrino Juan Sebastián Varela Gutiérrez; que aunque somos una familia pequeña me han demostrado ser grandes y unidos tanto en los momentos de felicidad y tristeza. Gracias por creer en mí y en mis locuras.

A mi segunda familia Olga Saavedra, Edgar Hernández y Naty Hernández por recibirme en sus vidas y confiar en mí; sin prejuicios y con amor incondicional. Especial agradecimiento a Olga Saavedra por darme la confianza espiritual para salir adelante como madre y profesional; quien patrocino mi tesis de manera desinteresada.

Un agradecimiento y dedicatoria especial a mis amores: Camilo Pardo, Christopher Pardo Ramírez y Zeus; quienes son el motor de mi vida y motivación para lograr todos mis sueños. Mis mosqueteros, mis aliados. No sería nada sin ustedes. Hasta el infinito y más allá.

## TABLA DE CONTENIDO

1. CAPITULO UNO: Informe final.....	5
2. CAPITULO DOS: Articulo científico.....	75

**1. CAPITULO 1**  
**Informe Final**

**Distribución altitudinal y tolerancia térmica de los escarabajos coprófagos en la Orinoquía colombiana.**

**JENNY MARCELA RAMIREZ GUTIERREZ**

Informe Final de Trabajo de grado

Director:

Alejandro Lopera. Ph. D.

Codirector:

Jesús Manuel Vásquez. M.Sc.

**UNIVERSIDAD DE LOS LLANOS  
FACULTAD DE CIENCIAS BASICAS E INGENIERIA  
DEPARTAMENTO DE BIOLOGÍA Y QUÍMICA  
PROGRAMA DE BIOLOGIA  
VILLAVICENCIO, COLOMBIA  
2018**

## Resumen.

La distribución de las especies está sujeta a factores físicos como la altura sobre el nivel del mar, climático como la temperatura, fisiológico como las tolerancias térmicas y bióticas referidos al estado de las coberturas naturales, entre otras. Las zonas boscosas con gradientes altitudinales, funcionan como corredores que permiten el movimiento de las especies y por tanto juegan un papel importante en la distribución de las especies. Debido a que las acciones antrópicas han generado una fuerte presión sobre los bosques andinos, sub-andinos y sobre el clima, se han dado eventos climáticos extremos que afectan negativamente a las especies, por lo cual es importante entender como responderán a dichas presiones. Se usó como grupo modelo a los escarabajos coprófagos buscando entender si la distribución actual de un ensamblaje de escarabajos en un gradiente altitudinal de 1000 a 2000 m.s.n.m. en el piedemonte orinocense responde a tres variables puntuales: el estado de la cobertura vegetal, la fisiología de estos organismos por medio del estudio de sus rangos de tolerancia térmicos y del comportamiento determinado por sus ritmos de actividad diaria.\* La evaluación del ensamblaje de escarabajos coprófagos (Scarabaeinae) se realizó a lo largo de tres estaciones dentro del gradiente (piedemonte, bosque pre-montano y montano) en la vereda El Alto Vergel, Cubarral, Meta. En cada estación fue ubicado un transecto lineal con trampas de caída letales y no letales, cebadas con excremento por un periodo de 72 horas. Se capturaron 1.267 individuos, agrupados en 10 géneros y 20 especies. Riqueza fueron mayores en la estación a menor altura (12 especies) y menores en la más alta (6 especies) con poco recambio de especies a lo largo del gradiente. Para el experimento de tolerancia térmica se capturaron 184 escarabajos de siete especies que se expusieron a cambios de temperatura máxima y mínima por medio de una cámara de temperatura, registrando conductas de locomoción que suministraban pautas para los límites críticos de tolerancia térmica. Los resultados confirman que la distribución altitudinal puede ser explicada por condiciones eco-fisiológicas. Se encontró que las especies restringidas a zonas bajas presentan rangos térmicos inferiores a los de las especies restringidas de zonas altas y que las especies con una distribución altitudinal amplia poseen rangos térmicos amplios superiores a los de las especies con distribución restringida a zonas bajas. Además, se encontró que los patrones de actividad, junto con estrategias de relocalización del alimento, pueden funcionar para que especies con rangos térmicos similares puedan coexistir en una misma altitud, reduciendo la competencia interespecifica. Esto indica que las tendencias actuales de deforestación y cambio climático afectaran más a las especies de zonas bajas por sus menores rangos térmicos y por la falta de conectividad con bosques andinos para poder escapar del calor. Si se tiene en cuenta que las zonas bajas son las más diversas es de esperarse que la pérdida de especies como respuesta a estas condiciones sea mucho mayor que la pérdida de especies andinas.

Palabras claves: Fisiología, altitud, actividad diaria, comportamiento.

## **Abstract.**

The distribution of the species is subject to physical factors such as height above sea level, climatic and temperature, physiological as thermal and biotic tolerances referred to the state of natural cover, among others. Forested areas with altitudinal gradients, act as corridors that allow the movement of species and therefore play an important role in the distribution of species. Because anthropic actions have generated a strong pressure on the Andean, sub-Andean and climate forests, there have been extreme climatic events that negatively affect the species, so it is important to understand how they will respond to these pressures. The coprophagous beetles were used as a model group to understand if the current distribution of an assemblage of beetles in an altitudinal gradient of 1000 to 2000 m.s. In the Orinocense piedmont, it responds to three specific variables: the state of the vegetation cover, the physiology of these organisms through the study of their ranges of thermal tolerance and the behavior determined by their daily activity rhythms. \* The evaluation of beetle assemblage coprófagos (Scarabaeinae) was carried out along three stations within the gradient (piedmont, pre-montane and montane forest) in the village El Alto Vergel, Cubarral, Meta. A linear transect with lethal and non-lethal fall traps was placed in each station, baited with excrement for a period of 72 hours. A total of 1,267 individuals were captured, grouped into 10 genera and 20 species. Wealth was higher in the season at lower altitudes (12 species) and lower in the highest season (6 species) with little turnover of species along the gradient. The results confirm that the altitudinal distribution can be explained by eco-physiological conditions. Additionally, it was found that the species with restricted to low areas have lower thermal ranges than those of the high restricted zone species and that the species with a wide altitudinal distribution have wide thermal ranges superior to those of the species with restricted distribution to low areas. Activity patterns, along with other food relocation strategies, can work as measures for species with similar thermal ranges to coexist at the same altitude, reducing interspecific competition. This indicates that the current trends of deforestation and climate change will affect more lowland species due to their lower thermal ranges and the lack of connectivity with Andean forests to escape the heat. If one takes into account that the lower areas are the most diverse, it is to be expected that the loss of species in response to these conditions will be much greater than the loss of Andean species.

Keywords. Distribution Assembly, Thermal tolerance, species

## 2. CONTENIDO

1. CAPITULO 1.....	5
1. Lista de figuras .....	12
2. Lista de tablas. ....	13
3. Planteamiento del problema.....	14
4. Hipótesis.....	17
5. Objetivos. ....	18
1. Objetivo general.....	18
2. Objetivos específicos .....	18
6. Justificación. ....	19
7. Metodología.....	30
7.1. Área de estudio.....	30
7.2. Fase de campo .....	33
7.2.1 Caracterización del ensamblaje.....	33
7.2.2. Delimitación de los ritmos de actividad. ....	33
7.2.3. Selección de especies para medición de los rangos térmicos (CTMax-CTmin). ....	34
7.3. Fase de laboratorio .....	35
7.3.1. Determinación para los rangos térmicos (CTmax-CTmin) de las especies seleccionadas .....	35
7.3.1.1. Temperaturas CTMax.....	35
7.3.1.2. Temperaturas TCMIn.....	36
7.4. Análisis de datos. ....	37
7.4.1. Variación altitudinal de la estructura de la comunidad.....	37
7.4.2. Rangos de tolerancia térmica. ....	38
7.4.4. Relación de la tolerancia térmica con la distribución altitudinal.....	39
8. Resultados. ....	40
8.1. Caracterización del ensamblaje a lo largo del gradiente altitudinal.....	40
8.2. Recambio de especies (diversidad $\beta$ ) y patrones de distribución de la riqueza.....	45
8.3. Rangos térmicos de las especies seleccionadas. ....	46
8.1. Ritmos de actividad diaria en la comunidad. ....	48
9. DISCUSIÓN.....	55
9.1. Diversidad a lo largo del gradiente altitudinal. ....	55
9.2. Variabilidad en la estructura del ensamblaje.....	56
9.3. Tolerancia Térmica .....	58
10. CONCLUSIONES .....	61

11. RECOMENDACIONES.....	62
12. Bibliografía.....	63

## 1. LISTA DE FIGURAS

Figura 1. Escala de límites termobiológicos de algunos insectos .....	22
Figura 2. Representación gráfica de los rangos térmicos y las variables obtenidas por termografía infrarroja para las respuestas al calor y frío.....	23
Figura 3. Localización de la zona de estudio en el municipio de Cubarral, Meta.....	30
Figura 4. Mapa fotográfico de distribución de los paisajes con referencia al municipio.....	31
Figura 5. Localización de las tres estaciones de muestreo en el gradiente altitudinal.....	32
Figura 6. Trampa de caída letal (pitfall).....	34
Figura 7. Trampa de caída (pitfall) no letal.....	34
Figura 8. Cámara utilizada para mediciones de temperaturas máximas.....	36
Figura 9. Cámara utilizada para mediciones de temperaturas mínimas.....	37
Figura 10. Abundancias (log 10) de las especies encontradas a lo largo del gradiente altitudinal de la vereda Vergel Alto.....	41
Figura 11. Riqueza y abundancia observada (log10) de las especies de escarabajos coprófagos en las tres estaciones del gradiente altitudinal.....	42
Figura 12. Curvas de acumulación de especies usando los índices de Chao1, Jackknife 1 y Bootstrap .....	43
Figura 13. Diversidad de los escarabajos coprófagos a lo largo del gradiente altitudinal.....	44
Figura 14. Dendograma de similaridad según la abundancia del ensamblaje de coprófagos presente en las tres estaciones.....	45
Figura 15. Estructura del ensamblaje de escarabajos coprófagos, mediante el análisis de NDMS con el índice de Bray- Curtis.....	46
Figura 16. Categorización de las variables de temperaturas críticas de las especies seleccionadas según la prueba de Kruskal-Wallis.....	50
Figura 17. Horarios de actividad de las 14 especies de escarabajos coprófagos capturados a lo largo del gradiente altitudinal.....	50
Figura 18. Rangos de actividad diaria de las especies de las estaciones.....	52
Figura 19. Red de interacción entre el ensamble total de horario de actividad de las 14 especies de escarabajos coprófagos.....	54

## 2. LISTA DE TABLAS.

Tabla 1. Abundancias de la fauna de escarabajos coprófagos (Coleoptera: Scarabaeinae) en tres localidades de un gradiente altitudinal de la vereda el Alto Vergel, Meta. ....	40
Tabla 2. Abundancia, riqueza, completitud (C.hat) y porcentajes de eficiencia de los índices utilizados para cada estación no paramétricos de la riqueza observada y esperada de cada estación evaluada.....	44
Tabla 3. Categorización de los rangos térmicos de las especies seleccionadas. (N=184). Se tuvo en cuenta la media y la desviación estándar de cada rango térmico de las especies seleccionadas con su respectivo hábito y altitud registrada.....	47
Tabla 4. Resultados del análisis Mann-Whitney de los rangos térmicos de las siete especies de las especies seleccionadas a los largo del gradiente altitudinal.....	50
Tabla 5. Grado de solapamiento temporal de los patrones de actividad diaria y análisis de significancia entre datos observados (obs) y esperados (Oj). ....	52
Tabla 6. Abundancia, riqueza, completitud (C.hat) y porcentajes de eficiencia de los índices utilizados para cada estación no paramétricos de la riqueza observada y esperada de cada estación evaluada.....	83

### 3. PLANTEAMIENTO DEL PROBLEMA.

La tolerancia térmica en la actualidad ha empezado a hacerse relevante en el análisis del fenómeno del cambio climático, debido a que el calentamiento planetario de origen antropogénico ha venido presentado características únicas, como la rápida tasa de calentamiento, sin precedentes en la historia del planeta (Mann y Jones, 2003; Pachauri y Reissinger, 2007). Así las cosas, se estima que el rápido calentamiento global tendrá efectos drásticos negativos sobre la biodiversidad. Recientes evidencias empíricas muestran que el calentamiento experimentado durante el siglo XX, de 0,6°C en promedio, ha causado cambios significativos en el patrón de distribución, fenología de numerosas especies y en la estructura y funcionamiento de los ecosistemas (Root et al., 2003; Parmesan, 2006). Esto indica que el incremento en la tasa de calentamiento durante los próximos años podría crecer progresivamente llegando en algún momento a ser superior a los dos grados (Meehl et al., 2007), propiciando un aumento en eventos climáticos extremos, elevación del calor y alteración de regímenes hidrológicos llevando a posibles extinciones locales y regionales (Schär et al., 2004). Las especies tienden a ser susceptibles a estos impactos negativos, en especial las que tienen poblaciones con mayor restricción a los factores intrínsecos tales como los límites de tolerancia térmica ( $T_{max}-T_{min}$ ) y la variación en la exposición a factores ambientales extrínsecos potencialmente estresantes, como pueden ser las temperaturas extremas (Williams et al., 2008).

El estudio de los rangos de tolerancia fisiológicos, especialmente los rangos térmicos, resultan imprescindibles para comprender numerosos aspectos de la biología de los organismos, puesto que representan las condiciones que limitan su nicho fundamental y, por tanto, su presencia y evolución en un determinado hábitat y/o área geográfica (Hutchison y Dupré, 1981; Kearney y Porter, 2009; Soberón y Nakamura, 2009; Townsend et al., 2011; Seebacher y Franklin, 2012). Se espera que las condiciones térmicas locales dirijan la evolución de los límites de tolerancia térmica, de su potencial plástico de aclimatación y en definitiva deriven en adaptaciones térmicas (Angilletta, 2009; Bozinovic et al., 2011). El interés por el estudio de la evolución y funcionalidad de estos límites térmicos es fuente de numerosas hipótesis biogeográficas y representa un elemento crucial en la determinación de la vulnerabilidad de las especies a los impactos del cambio climático.

Los límites térmicos cumplen un papel fundamental en la adaptación de estrategias tales como la selección de hábitats, bien sea a través de la escogencia de recursos, de la actividad diaria, de los ciclos de vida, de las conductas de apareamiento y formas de vuelo, entre otras (Tejedo et al., 2012). Se han realizado estudios intra- o inter-específicos desde la base funcional de la fisiología comparada, basados en una o pocas especies (Feder, 1999; Feder y Hofmann, 1999; Rinehart et al., 2000; Hochachka y Somero, 2002; Podrabsky y Somero, 2004). Sin embargo, estos análisis no han

agotado el objeto de estudio con la profundidad y el detalle ecológico pertinente, para predecir la funcionalidad de los límites térmicos de cada especie o comunidad. Tal es el caso, que al haber desconocimiento en diferentes patrones que definen el comportamiento ecológico de las especies, es difícil establecer la asociación entre los rangos de tolerancia térmica con variables ecológicas como la competencia interespecífica e intraespecífica (Cambefort, 1991); que se produce continuamente.

En este sentido, la relevancia de los escarabajos coprófagos para la investigación biológica dirigida a la conservación adaptativa de la Biodiversidad asociada al cambio climático, radica en su alta sensibilidad a la fragmentación y transformación de sus hábitats (características que los identifica como grupo indicador ecológico de perturbación antrópica) y a la variación en la temperatura debido a su carácter ectotérmico. Su sensibilidad ecológica se debe, principalmente, a su dependencia a sustratos como el excremento de vertebrados (e.g. mamíferos, reptiles, aves y anfibios) y carroña (Cultid, 2014). Estos recursos en los bosques neotropicales son particularmente efímeros y altamente apetecidos por otros organismos del suelo. A escala del paisaje, la diversidad de la comunidad de coprófagos está modulada por el área de los parches de bosque, la configuración espacial de las coberturas vegetales, la calidad de la matriz productiva y por la historia de uso antrópico (Gastón, 1999). No obstante el conocimiento sobre los límites térmicos y, por ende, su relación con la distribución altitudinal en las diferentes regiones geográficas, son temas de importancia que permanecen sin abordar; además, su factibilidad como organismos indicadores requiere mayor detalle de investigación básica al respecto.

Colombia es uno de los países que presenta gran cobertura de bosques andinos. Al mismo tiempo ha sido uno de los ecosistemas que ha recibido mayor impacto y presión de la actividad humana (Fahrig, 2003; Arellano y Rangel, 2010), ocasionando que cerca del 85 % de su extensión original haya desaparecido a causa de la extracción de maderas finas y la adecuación de tierras para los monocultivos y ganadería extensiva (Andrade et al., 2004). Por eso, se hace necesario enfocar investigaciones hacia el conocimiento fisiológico de los organismos con el fin de poder establecer sus rangos térmicos y su asociación con la distribución altitudinal para así poder conocer los cambios y factores que llevan a las poblaciones a enfrentarse al cambio climático. Asimismo, predecir las formas de adaptación a las perturbaciones graduales que se dan en ecosistemas en que la diversidad de especies es restringida y endémica. Finalmente, ha de tenerse en cuenta que la distribución de las especies está condicionada por variables tanto bióticas como abióticas (Pulido A, 2009), La competencia es una propiedad ecológica importante entre las interacciones inter-intraespecíficas, y determina la presencia de las especies en los ecosistemas, por lo cual es importante comprender cómo esta y otras variables ecológicas están asociadas a variables fisiológicas que predeterminan la distribución, supervivencia de las poblaciones pero además, cómo permiten explicar procesos

ambientales como el cambio climático que está afectando las densidades y tamaños de las poblaciones.

#### **4. HIPÓTESIS.**

La distribución altitudinal de los escarabajos coprófagos puede ser explicada por rangos de tolerancia térmica propios de cada especie.

Predicción 1: Las especies de distribución altitudinal restringida poseen menor amplitud en los rangos de tolerancia térmica; asimismo, las especies de amplio rango de distribución altitudinal poseen mayor amplitud en los rangos de tolerancia térmica.

Predicción 2: Las especies que habitan los sitios más altos de la zona de estudio tienen mayor amplitud de rango de tolerancia que las que viven en zonas más bajas, dado que la variación térmica diaria es mucho mayor en zonas altas que en zonas bajas.

Predicción 3: Las especies que presentan los mismos patrones de tolerancia térmica pueden coexistir porque presentan diferentes tipos de estrategias.

## **5. OBJETIVOS.**

### **1. Objetivo general**

Analizar la distribución altitudinal del ensamblaje de los escarabajos coprófagos respecto a sus rangos de tolerancia térmica en un gradiente de 1000 metros ubicado en la vertiente oriental de los Andes colombianos.

### **2. Objetivos específicos**

- Evaluar la composición del ensamblaje de escarabajos coprófagos a lo largo del gradiente altitudinal.
- Definir el rango de tolerancia térmica de las especies que componen el ensamblaje del gradiente altitudinal.
- Relacionar la tolerancia térmica con la variación altitudinal en especies seleccionadas con criterios de abundancia, dominancia y rango de altitud.

## 6. JUSTIFICACIÓN.

Debido a la presión por la pérdida de los bosques andinos estos se han constituido en ecosistemas importantes para analizar patrones ecológicos y biogeográficos, como la distribución de la diversidad en gradientes altitudinales, considerándose laboratorios naturales para establecer a corto plazo cual es la respuesta de especies o comunidades frente a cambios en el clima y sitios para monitorear impactos de cambios atmosféricos en los trópicos (Malhi, 2010). En la actualidad, los estudios de distribución de especies en gradientes altitudinales son una herramienta fundamental para poder predecir la migración de las especies como resultado del cambio climático que está experimentando el planeta (Fosaa, 2004).

A pesar que son varios los estudios que usan a los escarabajos coprófagos como grupo focal, estos están principalmente enfocados a investigaciones en fragmentación y pérdida de hábitat, constitución de ensamblajes así como bioindicadores en la composición y estructura de la conservación de los ecosistemas (Halffter y Matthews, 1966; Howden y Young, 1981; Halffter 1991, Estrada et al., 1993). Sin embargo, son pocos los conocimientos que se tienen a cerca de la biología básica de estos organismos siendo una deficiencia para poder predecir el comportamiento ecológico y distribución de tales especies al enfrentarse a cambios ambientales como el cambio climático. Por consiguiente, al no contar con información de línea base sobre las especies no es posible proponer estrategias de conservación ni tener conocimiento de la afectación que sufren los servicios y beneficios que prestan los escarabajos al ser grupos funcionales y parte integral de la biodiversidad.

Por otra parte, este grupo de insectos al presentar características ectotérmicas podrían llegar a considerarse organismos vulnerables a constantes cambios en la fragmentación y pérdida de la vegetación y por ende a las variaciones de la temperatura ambiente. Es así que es necesario el llegar a entender como las especies de este grupo biológico se distribuyen y como esa distribución puede ser afectada por restricciones de la tolerancia térmica específica de cada especie. Es el analizar y recopilar información de línea base que permita visualizar herramientas de conservación o protección para especies con particularidades fisiológicas que sirvan de modelo para el estudio de otros taxones ectotérmicos como es el caso de los anfibios.

## **Marco teórico.**

***Mecanismos termorreguladores.*** La termorregulación es la capacidad que tiene un ser biológico para modificar su temperatura dentro de ciertos límites. La termorregulación puede ser considerada como el mantenimiento de la temperatura corporal de un organismo a respuestas fisiológicas durante su ciclo vital (May, 1979). Los organismos endotérmicos tienen la capacidad de controlar su temperatura corporal y habitualmente mantenerla de manera más elevada que la temperatura ambiental. En el caso, de los ectotermos la regulación de la temperatura corporal depende de una fuente o condición externa.

La temperatura es quizás el factor abiótico más importante que afecta la fisiología, ecología y evolución en animales endotermos y ectotermos. Debido a que la temperatura ambiental varía espacio-temporalmente en diferentes escalas, los organismos son continuamente desafiados a mantener la homeostasis (Johnston y Bennett, 1996). La tolerancia térmica es el rango óptimo de temperatura que se encuentra entre la temperatura umbral inferior (mínimo CT<sub>min</sub>) y superior (máximo CT<sub>max</sub>) de los insectos en relación con la temperatura ambiente; que al haber descompensación de esta puede llegar a disminuir la actividad hasta casi detener la locomoción del individuo, sin que necesariamente cause la muerte; siendo este conocimiento una valiosa herramienta para el manejo de plagas tanto para predecir infestaciones, programar medidas de manejo o realizar monitoreo (Zalom et al., 1983). Los métodos de tolerancia térmica utilizados por los insectos en su funcionamiento interno, pueden llegar a afectar su metabolismo, su actividad (actividad diaria, fenología, diapausa y descanso, etc.). Son importantes factores determinantes en su relación con el medio ambiente (May, 1979). Como lo propone Chiang (1985), los animales ectotermos presentan este tipo de adaptación fisiológica con lo que logran ahorrar energía que puede ser destinada para la reproducción y captura de presas (Tejedo et al., 2012). Así mismo, la tolerancia térmica está relacionada con la biogeografía permitiendo entender la distribución geográfica y ecológica de las especies que limita actividades como forrajeo, búsqueda de refugios y hasta la reproducción. La tolerancia térmica de un organismo al ambiente puede indicar el límite de temperatura que limita su distribución geográfica (Hanna y Cobb, 2007).

Hay métodos que permiten definir la tolerancia térmica de los insectos ya sean estáticos o dinámicos (Lutterschmidt y Hutchinson, 1997). El primero denominado como test de mortalidad en que los individuos se someten a temperaturas constantes y se registra el tiempo que transcurre hasta su muerte o choque térmico. Se busca con este método evaluar el estrés térmico y la supervivencia de los individuos (Chow y Nicolson, 2004). El segundo método (Dinámico) infiere al cambio gradual de la

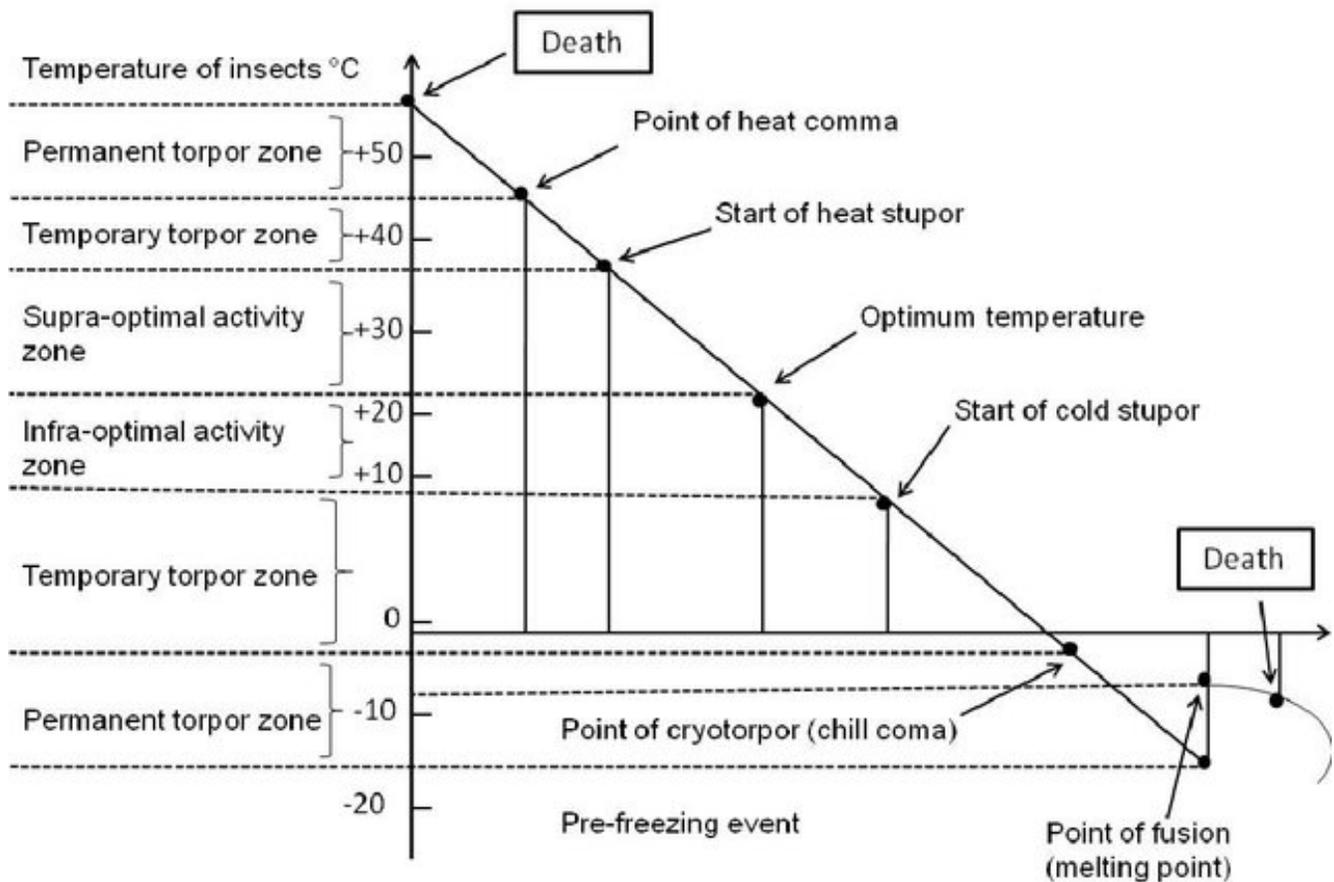
temperatura ambiente hasta que el individuo muere con el fin de establecer la tasa de cambio de temperatura (Lutterschmidt y Hutchinson 1997).

### ***Medición de la tolerancia térmica.***

Los límites térmicos pueden definirse como puntos críticos letales o no letales (Botella-Cruz et al., 2014) a los cuales los insectos responden por medio de ciertas estrategias comportamentales. Cuando los insectos se exponen a elevaciones de temperatura que sobrepasan el umbral óptimo las respuestas comportamentales son primero insensibilidad, espasmo, seguido de un coma prolongado y finalmente la muerte. Caso contrario a temperaturas bajas, los insectos muestran una serie mayor de respuestas comportamentales siendo resaltadas el sobreenfriamiento o punto de cristalización (Vannier, 1994).

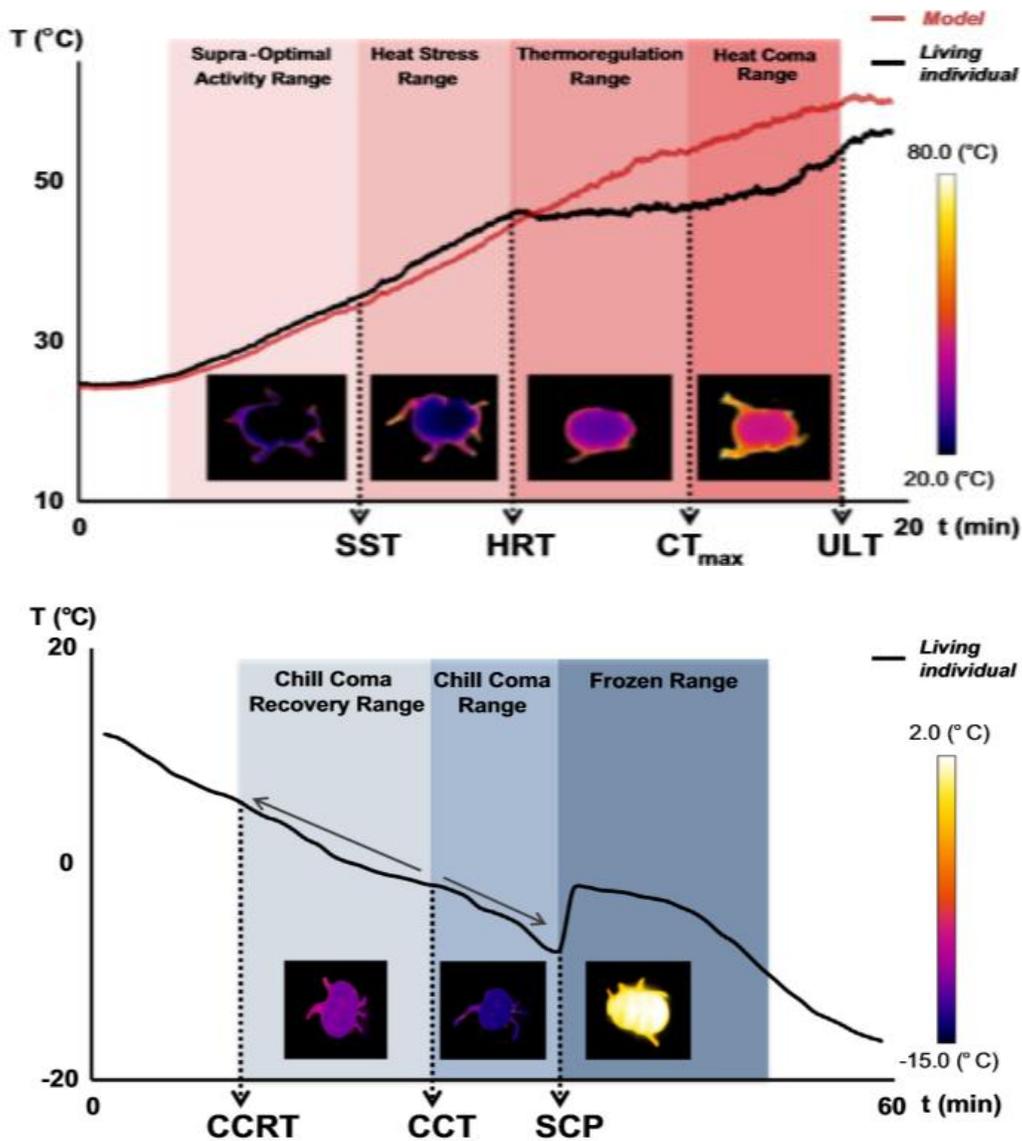
Existen diversos métodos para calcular la tolerancia térmica (Terblance et al., 2007). Uno de ellos, el más sencillo, es el método de la temperatura máxima y mínima, un método lineal, que consiste en restar la temperatura umbral inferior, o temperatura base, a la temperatura media diaria, y el valor resultante se multiplica por los días que demora el desarrollo.

Un método más elaborado pero a la vez más preciso lo propone Gallego et al., (2016) quien define las respuestas comportamentales para la estandarización de un protocolo con termografía digital en que escarabajos coprófagos presentan una serie de respuestas al ser sometidos a cambios en la temperatura. Las respuestas al incremento de temperatura son: un rango de actividad supra-óptima (SAR), que inicia desde la temperatura ambiente seleccionada en la cual los individuos entran en actividad y se extiende hasta un límite definido como temperatura de estrés (SST). El SST se registra en el momento en que se observa una clara aceleración en los movimientos de las patas y la cabeza, lo que refleja el estado de estrés. Pasado el límite SST se entra en el rango de estrés térmico (HSR), cuyo límite superior está definido por la temperatura de regulación de calor (HRT). Una vez se supera este límite se entra en el rango de aclimatación (TR). El límite superior del TR es el máximo térmico crítico (CTmax) en el que los individuos comienzan a ser incapaces de regular su exceso de calor. Durante este proceso, los individuos realizan movimientos de bombeo abdominal mientras estiran y contraen sus patas delanteras, disminuyendo su temperatura corporal. En el caso de las especies voladoras, los individuos frecuentemente abren sus élitros y estiran sus alas, haciendo pequeños intentos de vuelo. Al final de este rango se puede observar parálisis de las extremidades posteriores y una disminución evidente en el movimiento de los individuos. El rango de coma de calor (HCR), cuya base es el CTmax tiene como límite superior la temperatura letal superior (ULT), que se define como la temperatura a la que el individuo pierde locomoción completa (Figura 1).



**Figura 1.** Escala de límites termobiológicos de algunos insectos. Tomado de: Gallego et al. (2016)-modificación Vannier (1994).

La respuesta a temperaturas bajas varía entre las especies y dentro de estas (Araujo et al., 2013) varía con respecto a la altitud (Addo-Bediako et al., 2000). Las respuestas inician con la disminución de la temperatura ambiente pasando por un límite inferior llamado temperatura de recuperación del coma (CCRT). Pasado este límite se entra en el rango de recuperación del coma por frío (CCRR) cuyo límite inferior se conoce como (CCT) llegando hasta el punto de enfriamiento superior (SCP) que es el punto más frío tolerado dentro del ultimo rango de enfriamiento llamado (CCR). En este punto pierden su actividad debido al frío. El SCP es el momento en que ocurre la congelación total de hemolinfa, generando una reacción exotérmica que es claramente detectada por una termo cámara (Gallego et al., 2016) (Figura 2).



**Figura 2.** Representación gráfica de los rangos térmicos y las variables obtenidas por termografía infrarroja para las respuestas al calor (arriba) y frío (abajo). Tomado de: Gallego et al., 2016.

**Casos de tolerancia térmica en los organismos.** La fisiología térmica puede ser un factor significativo que enfatice el éxito ecológico y evolutivo de un organismo. Si bien este aspecto es relevante en el conocimiento de la historia biológica en los organismos ha sido poco abarcado en todas las especies como es el caso de las arañas (Canals et al., 2013) que han sido estudiadas solo en el 0,1% de todo el grupo (Humphreys, 1987 Hanna y Cobb, 2007); según estudios realizados en la araña del rincón *Loxosceles laeta* y la araña tigre *Scytodes globula* las tolerancias térmicas, la tolerancia a la desecación y la pérdida de agua se encuentran muy relacionadas con los microhábitats en las que se encuentran dichas poblaciones (Canals et al., 2013). Los rangos térmicos presentados por estas especies están directamente relacionados con la cobertura de área que éstas puedan llegar a colonizar (Boher et al., 2010; y Ramírez, 2002; Araujo et al., 2008; Canals, 2011). Por lo cual son

tolerantes a cambios de temperaturas ambientales que les permitan llevar procesos de aclimatación que se asemejen a su microhábitat (Alfaro et al., 2013). Para el caso de la especie *Peucetia viridans* Hentz 1832 en arañas adultas se han registrado datos de temperatura media en individuos grávidos de 49,4°C; con cría de 47,2°C y para machos 46,9°C siendo expuestas a temperaturas máximas en laboratorio ya que, en su microhábitat no exceden 40°C concluyendo que en ambientes naturales no alcanzan a su temperatura máxima crítica (Hanna y Cobb, 2007). En arácnidos los pocos estudios que resaltan la importancia del estudio de las tolerancias térmicas se basan en dar respuestas o herramientas para el control biológico de arañas domiciliarias causantes de enfermedades como el loxocelismo (Canals et al., 2013).

Como es sabido, los anfibios y los reptiles son grupos modelos para predecir causas y consecuencias inmediatas y futuras sobre el cambio climático (Raymond y Pianka, 2007). Debido a que este grupo de animales depende en gran medida de factores abióticos propios del ambiente donde habitan (Díaz, 1997). La temperatura es un factor predominante en la regulación de poblaciones de reptiles, ya que, un cambio en este componente puede afectar procesos biológicos como la reproducción (Cowles y Burleson, 1944; Angilletta, 2009), comportamientos en el rendimiento fisiológico (Huey, 2003) y desde luego en la distribución y escogencia de hábitat (Lara-Reséndiz et al., 2013; Angilletta, 2009), pudiendo ocasionar, en casos drásticos, la extinción de poblaciones (Lara-Reséndiz et al., 2013; Sinervo et al., 2010). De acuerdo a Reséndiz (2013) estudios previos en reptiles de alta montaña sugieren rangos de tolerancia térmica para la especie *Phyllodactylus bordai* Taylor 1942, que oscilan desde 3.4°C en condiciones óptimas hasta 17.9°C en condiciones extremas; por otro lado; lo mismos autores, registraron para sitios templados entre 3.4°C y 9.1°C. En investigaciones de calidad térmica realizados en bosque denso en la región semiárida del centro de México se encuentran rangos térmicos para las especies *Sceloporus lineolateralis* y *Sceloporus poinsettii* entre 13.1°C y 20.7°C y para sitios de pastizal de 9.6°C a 18.7°C (Lara-Reséndiz et al., 2013) y para sitios xerófilos valores entre 6.9°C a 7.7°C. En la revisión realizada por Blouin-Demers y Nadeau (2005) sobre el costo-beneficio en el modelo de termorregulación se presentan valores entre 5.4°C y 12.8°C; demostrando que la temperatura del hábitat influye en los rasgos ecológicos de los reptiles como en el rendimiento y la actividad (Huey et al., 2003; Ibargüengoytia et al., 2007; Aguilar y Cruz, 2010; Fernández et al., 2011).

Algunos trabajos que han usado el método lineal de medición térmica se han desarrollado en Chile por Barrientos et al. (1998) para la polilla del tomate *Tuta absoluta* (Meyrick) (Lepidoptera: Gelechiidae) y Soto et al. (1999) para la mosquita blanca del invernadero *Trialeurodes vaporariorum* (Westwood) (Hemiptera: Aleyrodidae). Hay estudios realizados sobre la biología térmica en grupos de insectos (Heinrich, 1993, Krogh y Zeuthen, 1941) que indican que factores fisiológicos pueden estar

implicados en las actividades como la necesidad/capacidad de generar calor interno en algunos momentos de su ciclo vital o capacidad termorreguladora, lo cual da posibilidades de explicación sobre procesos de la distribución de las especies en diferentes contextos ambientales (Verdú, 2012). Otras investigaciones se han centrado en explicar la distribución de las especies; la escogencia de nicho; adaptaciones ecológicas a diferentes condiciones abióticas por medio de las características fisiológicas y tomando como modelo los insectos (Kearney y Porter, 2009); y como modelo biológico la *Drosophila* y que según en la investigación realizada por Boher (2010) donde usando *D. melanogaster*, *D. simulans*, *D. gaucha* y *D. pavani* (las dos primeras de origen tropical e invasoras y las otras con un rango geográfico inferior y de origen andino). Este autor encontró en las dos últimas que en su biología térmica con relación a su historia natural, se evidencia que aquellas especies con un rango geográfico mayor poseen un rango total de tolerancia térmica menor. Debido a que el límite geográfico inferior de origen andino tolera temperaturas más bajas que las de origen tropical. De igual manera, hay una relación positiva entre la tolerancia térmica acorde al origen geográfico de cada una de ellas (Boher, 2010). Por otro lado, se evidencio que el rango total de tolerancias térmicas de las especies seleccionadas es grande en comparación a otros insectos (Calosi et al., 2008) y no hubo una respuesta aclimatadora tanto para el límite superior como inferior. A diferencia de lo anterior, en investigaciones con insectos herbívoros de diferentes rangos geográficos y zonas altitudinales se demostró que las tolerancias a temperaturas altas es un rasgo con plasticidad fenotípica limitada (García-Robledo et al., 2016). Confirmando que las temperaturas máximas de las especies de insectos es mayor a lo largo de gradientes de elevación más cálidos y disminuye con el aumento de la elevación (Kaspari et al., 2015); esto mismo, ocurre en la mosca *Glossina pallidipes* y en algunas de especies de escarabajos (Terblance et al., 2007; Gastón et al., 1999).

Los insectos son un grupo modelo para entender las respuestas inmediatas en los procesos ecológicos y fisiológicos de las especies; se ha evidenciado cambios en la rápida variabilidad de los factores climáticos (cambios súbitos y a corto plazo en la temperatura) aumento de la frecuencia de episodios climáticos extremos como las olas de calor (Bernier. P y Schoene. P, 2009). Por tanto, es muy importante estudiar como un cambio repentino en la temperatura, afecta a la eficacia de los insectos. Por otro lado, es de tener en cuenta que los insectos viven en entornos complejos y tienen que hacer frente simultáneamente a múltiples fuentes de estrés (Régnière, 2009). Según el investigador Tel Aviv (2016) (Proyecto CORDIS; comisión Europea), al trabajar con escarabajos de la harina de manera experimental ha podido comprobar “que la tolerancia térmica de los insectos disminuye con la edad y el grado de inanición. El efecto de la inanición es, sin embargo, reversible. La temperatura durante la etapa de crecimiento y la etapa adulta tiene efectos diferentes y, algunas veces, efectos contrapuestos sobre la tolerancia térmica. Asimismo, el estrés térmico reiterado en laboratorio hace que los insectos entren en una especie de modo resiliente de ahorro de energía, con

una menor actividad y reproducción pero con una mayor tolerancia frente a un estrés posterior. Por ende, esta investigación también permite evidenciar que posiblemente los insectos a diferencia de otros grupos de organismos tengan más resistencia de lo que parecen a primera vista y que sobrevivirán bastante bien gracias a su gran plasticidad. Los efectos del cambio climático sobre los insectos podrían tener repercusiones importantes respecto a la fenología, es decir, la sincronización temporal entre la floración de las plantas y la llegada de sus insectos polinizadores afectando de manera negativa no solo a ambos organismos, sino también al rango de distribución geográfica de diferentes especies. Obviamente, las especies más amenazadas son aquellas que presentan un rango de distribución más pequeño, aquellas con una menor capacidad de dispersión o aquellas que habitan en regiones más frías (Régnière y St-Amant, 2008). Estas últimas no tienen dónde huir, mientras que las especies que viven en regiones cálidas podrían migrar a zonas que previamente eran demasiado frías para ellas. Curiosamente, los insectos crecen más rápidamente a temperaturas más altas, y el aumento de las temperaturas permitirá a los insectos invadir hábitats que actualmente no son adecuados para el establecimiento de sus poblaciones (Calosi et al., 2008).

**Casos de tolerancia térmica en los escarabajos coprófagos.** Los coprófagos se han estudiado con el fin de evaluar temperaturas óptimas, mecanismos fisiológicos y asociaciones con estrategias ecológicas y poblaciones (Lobo, 2003; Mena, 1999; Terblance, 2011). Gastón (1999) determinó para el rango de tolerancia térmica de los escarabajos coprófagos procedentes de la costa Kwazulu, Sudáfrica, que los individuos que se ubican en las elevaciones más altas obtuvieron límites críticos de aproximadamente 100 veces mayores que los de las elevaciones más bajas. Además, se evidenció que tanto los rangos de temperatura máxima (Ctmax) como los de temperatura mínima (CTmin) disminuyeron respecto a la elevación, siendo el primero más estrechamente relacionado y fuertemente correlacionado con altitud que el segundo. Por otro lado, las especies generalizadas presentaron los rangos de tolerancia térmica más grandes con una tolerancia relativamente simétrica tanto a altas como a bajas temperaturas, al compararse con parientes de rango restringido.

Verdú (2006) encuentra restricciones fisiológicas en la temperatura corporal en relación con la masa corporal y la temperatura ambiente durante el vuelo en escarabajos coprófagos; en experimentos realizados con escarabajos durante el vuelo presentaron una temperatura máxima tolerada constante de 42°C y una temperatura mínima de 25°C encontrándose variación con la masa corporal; siendo estos factores que pueden jugar un papel importante en el reparto de nichos térmicos y patrones de distribución. Una considerable limitación filogenética en la evolución de las respuestas de los insectos al medio ambiente (Verdu et al., 2006, 2007, 2012). Por ende, el estudio de la tolerancia fisiológica ha sido fundamental para la comprensión de la biología y evolución de las especies (Pörtner, 2002), para

la toma de decisiones que mitiguen los impactos del cambio global (Chown y Gastón, 2004; Williams et al., 2008).

**Estudios altitudinales.** En Colombia, estudios de distribución de especies en gradientes altitudinales (Rangel et al., 2015) usando los anuros propios de bosques alto andinos encontraron que a medida que incrementa la elevación disminuye la riqueza (Suarez-Badillo y Ramírez-Pinilla, 2004; García et al., 2005). También, en carábidos (Camero, 2003, Camero y Calderón, 2007), hormigas (Guerrero y Sarmiento, 2010). En murciélagos Bejarano-Bonilla et al., (2007) propusieron un transecto altitudinal desde 350-4000m, en la cual la mayor elevación se registró en elevaciones intermedias En mariposas se encontró una correlación inversa entre la altitud y la riqueza e índices de diversidad de especies de mariposas, presentando un patrón general de disminución de especies con respecto al incremento en la altitud (Palacios y Constantino, 2006) . La composición y estructura de las comunidades pueden estar restringidas por factores como el tamaño de los relictos de bosque, formas, complejidad estructural y conectividad entre los fragmentos de bosque. Uno de los factores más importantes es el gradiente altitudinal que puede influir en la diversidad de especies de un hábitat particular (Carreño et al., 2013)

**Estudios altitudinales con escarabajos coprófagos.** Los estudios del comportamiento de las comunidades de escarabajos coprófagos se han concentrado en gradientes altitudinales como los propuestos por autores como Lobo y Halffter (2000), Celi et al., (2004) y Deloya et al., (2007), quienes aportan conocimiento en la composición y estructura en relación con el aumento de la altitud. En Colombia, se referencian los trabajos descritos por Escobar (2000), Escobar y Chacón (2000) y Escobar et al., (2002) quienes reportan que la riqueza de los coprófagos como en otras especies está relacionada inversamente con la altitud y respecto a la abundancia es mediada por la cobertura vegetal y productiva, la escogencia y disponibilidad del recurso.

Martinez et al., (2009) describieron en un estudio en la sierra Nevada de Santa Marta que la composición y estructura de las especies reportadas de escarabajos coprófagos no se afectan por la variable altura sino que pueden estar influenciadas por otras variables ecológicas y fisiológicas como la capacidad de vuelo, la respiración, la temperatura, precipitación y cobertura natural. Sin embargo, tales escritos no abordan en totalidad y de manera sistemática y ecológica los diferentes tipos de hábitat y regiones biogeográficas (Montes de Oca, 2001) (Medina et al., 2001).

**Escarabajos coprófagos.** Los escarabajos coprófagos de la subfamilia Scarabaeinae (Coleoptera: Scarabaeidae) conforman un gremio ampliamente estudiado, con protocolos de muestreo estándar y taxonomía asequible, sus especies presentan una variada respuesta a los ambientes perturbados y

cultivados, razón por la cual se les ha propuesto como parámetro para evaluar respuestas biológicas difíciles de precisar directamente (McGeoch et al., 2002). Entre los insectos es un grupo prioritario junto a los demás grupos saprófagos con actividad trófica fundamental, reciclaje de excremento de vertebrados terrestres, (Escobar, 1998; Escobar y Chacón, 2000; McGeoch et al., 2002; Hernández, 2003; Noriega et al., 2007).

Por su función de relocalización del excremento, usado para su alimenticio y nidificación, se pueden dividir en tres: rodadores, cavadores y endocópidos. El primero son especies que hacen bola al excremento y lo trasladan de lugar para nidificar. Los cavadores hacen galerías subterráneas debajo de la masa de excremento y los endocópidos, no relocalizan el excremento sino que permanecen alimentándose y nidificando dentro del mismo; suelen hacer galerías superficiales en la zona de contacto entre el excremento y el suelo (Halfitter y Fávila, 1991; Cambefort, 1991). Dado a estas estrategias se consideran vulnerables a los cambios climáticos debido a que afectan directamente las condiciones del recurso, caso de altas temperaturas que el desecan el excremento y limita su uso por parte del escarabajo.

***Patrones de distribución altitudinal.*** La composición de las especies medida a partir de la riqueza y la abundancia las cuales se modifican a lo largo de los gradientes altitudinales dado a las variaciones propias de los hábitats (temperatura, precipitación entre otros) (Flores-Saldaña, 2008; Cortez-Fernández, 2006). Escobar et al (2005) proponen en un estudio realizado de ensamblajes de escarabajos coprófagos en los Andes colombianos que la relación con la distribución altitudinal y latitudinal se puede establecer de tres maneras. La primera que la riqueza de las especies presenta una relación curvilínea con la altitud al presentarse una gran proporción en zonas intermedias. La segunda que el número de especies restringidas tendrá una concentración mayor en zonas bajas por lo cual se representa en relación lineal con la altitud. La tercera las especies con condición de rareza o endemismo no cumplen un patrón altitudinal sino más bien geográfico y de historia evolutiva de las especies. Por ende, la diversidad de la mayoría de taxones presenta variación en presencia y número de individuos respecto a la altitud debido a que hay factores ecológicos que influyen en la productividad, estabilidad y dinámica de las poblaciones.

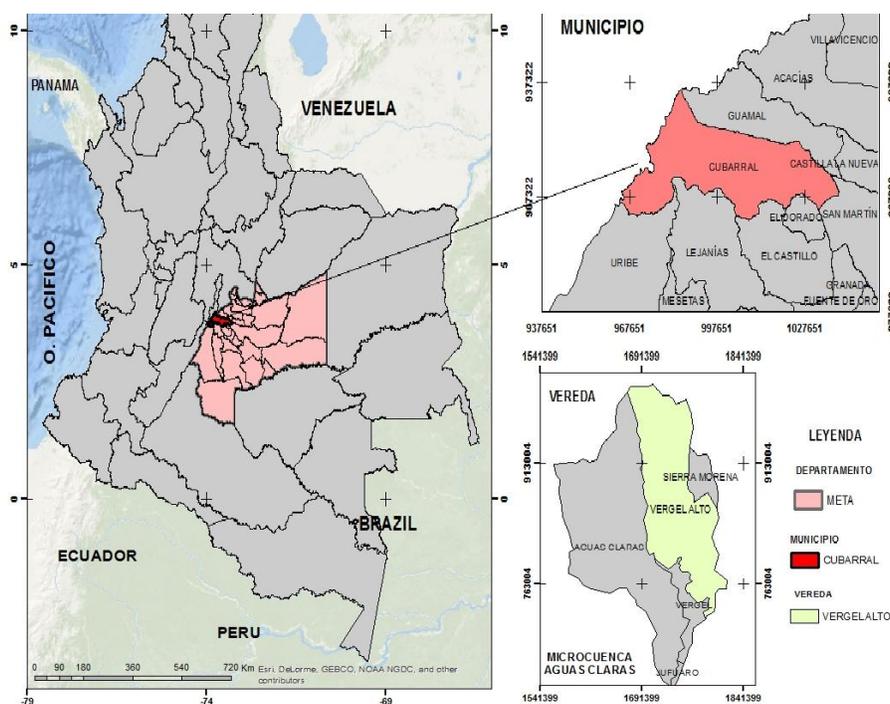
Diferentes estudios han concluido que la riqueza de las especies disminuye respecto a la elevación o disminución de la altitud dado a las variaciones climáticas extremas. Cuando se estudia la distribución altitudinal se puede dar aproximaciones a cambios en los factores abióticos dados en los gradientes altitudinales. Cuando se logra establecer el patrón altitudinal de las especies, su distribución y adaptaciones ecológicas se pueden lograr priorizar áreas de conservación.

**Comunidad, ensamblaje, gremio y ensamble.** Tres términos usados comúnmente en la biología para referirse a la agrupación de especies. Sin embargo, es necesario resaltar como lo explica Monge-Nájera (2015) que el concepto *comunidad* suele usarse para nombrar a grupos de especies que comparten una misma zona trófica. *Ensamblaje* como la definición al grupo de especies taxonómicamente cercanas y pero que dan un uso diferente al recurso. Por último, *Ensamble* puede considerarse al agrupamiento de especies cercanas taxonómicamente y que comparten un mismo recurso. *Gremio* se define como el conjunto de poblaciones que explotan los mismos recursos de un modo similar.

## 7. METODOLOGÍA.

### 7.1. Área de estudio.

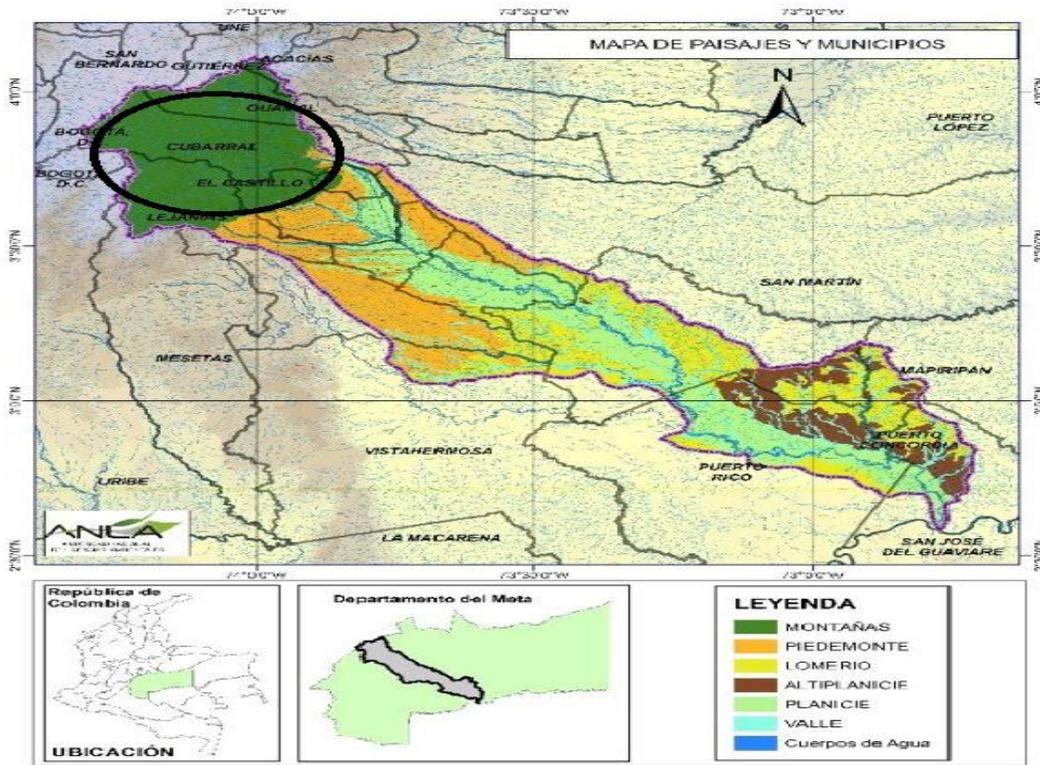
El estudio se realizó en la vereda El Vergel Alto del municipio de Cubarral, en el Departamento del Meta, ubicado a 03°46'45" Latitud Norte y 73°51'50" Longitud Oeste, (Figura 3). La temperatura anual varía entre 12°C y 23°C. En cuanto a la precipitación a nivel espacial registra valores cercanos a los 4000 mm anuales sin una distribución definida y humedad relativa promedio del 94%. Se encuentra conectada al río Humea (Subzona Hidrográfica del Río Ariari); teniendo su origen en el alto de la Sierra Morena, en el que confluyen importantes riachuelos como son: río Cristalino, caño Central, La Cristalina (Carvajal, L. 2014).



**Figura 3.** Localización de la zona de estudio en el municipio de Cubarral, Meta. Tomado de: Morales-G et al., 2017.

Como zona de vida se establece en los Andes colombianos en el piso bioclimático subandino, sobre la cordillera Oriental, vertiente oriental, entre 1.050-2.400 msnm y entre 1.100-2.300 msnm (Rudas et al., 2007). En términos ecológicos, la vegetación es selva subandina (Cuatrecasas, 1951) que constituye una transición entre el trópico propiamente dicho y los ambientes de alta montaña, razón por la cual comparte una buena proporción de especies entre ambas formaciones vegetales. El dosel del bosque puede alcanzar alturas de hasta 35 metros, y en ellos es común la presencia de palmas y especies de las familias Lauraceae y Sapotaceae; así como variadas epífitas, orquídeas y helechos

arbóreos. En cuanto a fauna, esta zona es bastante rica en endemismos de aves, así como variedad de anfibios, reptiles y mamíferos (Rudas et al., 2007). De acuerdo al reporte sobre la subzona hidrográfica del río Ariari, el paisaje de montaña presente en el municipio de Cubarral (Figura 4) se caracteriza por un clima que fluctúa de frío pluvial en la zona más alta a 4100 m.s.n.m, hasta cálido húmedo en los límites con el piedemonte a 1000 m.s.n.m. Abarca el 24,6% del área de la cuenca. Geológicamente está constituida por rocas sedimentarias dominadas principalmente por esquistos; la inclinación dominante es superior al 75% con algunos rellanos donde las inclinaciones fluctúan entre el 12 al 50%, favoreciendo procesos erosivos y de remoción en masa. De acuerdo a la clasificación Corine Land Cover predominan las coberturas boscosas naturales – seminaturales (62%), dentro de las cuales sobresale el bosque denso alto de tierra firme (cuyo porcentaje asciende al 94% del total de coberturas en las montañas), seguido de las coberturas naturales seminaturales no boscosas (33%), constituidas mayoritariamente por herbazales densos de tierra firme con arbustos (56%) y arbustal abierto (14%) (Cormacarena, 1999).



**Figura 4.** Mapa fotográfico de distribución de los paisajes con referencia al municipio IGAC 1996 en Anla 2015.

Se definieron tres transectos altitudinales definidos como estación 1 (E1) (1000m), estación 2 (E2) (1500m) y estación 3 (E3) (2000m).(Figura 5). Las dos primeras estaciones son fincas pertenecientes a habitantes cofundadores de la vereda ( $3^{\circ}49'39.00''N$   $73^{\circ}53'22.00''W$ ;  $3^{\circ}50'28.80''N$   $73^{\circ}53'9.80''W$ ) y

la tercera estación se ubica la reserva las Palmeras ( $3^{\circ}51'55.70''N$   $73^{\circ}54'0.30''W$ ) la cual comprende una zona de aproximadamente 250 hectáreas de bosque natural. De esta manera las dos primeras estaciones tienen como objeto el aprovechamiento selectivo de especies maderables valiosas y se consideran medianamente intervenidos.

Entre las especies arbóreas se destacan: Palma choapo (*Dictyocaryum lamarckianum*), Colorao (*Croizatia brevipetiolata*), Medio comino (*Licaria canella*), Matapalo (*Clusia haughtii*), Palomo (*Alchornea glandulosa*), Chuguaca (*Hyeronima oblonga*), Manzano (*Billia rosea*), Laurel (*Aniba robusta*), Quino (*Ladembergia macrophylla*), Drago (*Croton smithianus*), Comino Real (*Aniba perutilis*) y Palma macana (*Wettinia fascicularis*) De esta manera los dos primeros rangos altitudinales tienen un aprovechamiento selectivo de especies maderables valiosas; pastizales y se consideran alta y medianamente intervenidos, y para la estación más alta se cuenta con bosques primarios (Carvajal, 2014).



**Figura 5.** Localización de las tres estaciones de muestreo en el gradiente altitudinal.

## **7.2. Fase de campo**

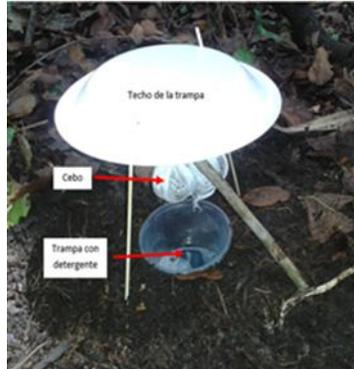
### **7.2.1 Caracterización del ensamblaje**

Se realizaron tres muestreos para la caracterización del ensamblaje durante los meses de abril, agosto y diciembre del 2015 correspondiente a las dos épocas de precipitación (Pacheco y León, 2001). En cada estación se instaló un transecto de cinco trampas de caída cebadas con excremento humano separadas por 50 metros entre sí siguiendo la metodología propuesta Larsen y Forsyth (2005). De acuerdo a lo propuesto por Solís (2007) y Álvarez et al., (2004), las trampas se armaron con dos vasos plásticos de 16 onzas enterrados a ras de suelo llenos hasta la mitad con una solución de agua mezclada con detergente y sal para el sacrificio y preservación de los ejemplares. Sobre la boca de los vasos, se cuelgan 30 g de cebo de excremento humano, envuelto en tul y sujeto por una cuerda a un palo de pincho de 30 cm enterrado al lado de la boca del vaso. Todo esto se cubre con un plato de icopor de 20 cm de diámetro sostenido por dos palos de pincho que se entierran a los lados (Figura 6). El contenido de las trampas se revisó cada 24 horas durante tres días (72h efectivas). Los especímenes fueron guardados en bolsas ziplock con alcohol al 70%. Las bolsas se etiquetaron con la fecha, sitio de colecta, número de estación y trampa y número de revisión para tener los datos separados de cada estación y de cada trampa. La determinación taxonómica se realizó con el uso de la clave ilustrada para la identificación de géneros de escarabajos coprófagos (Coleoptera: Scarabaeinae) de Colombia (Medina y Lopera, 2000) y el apoyo de la colección CALT-ECC (Colección Alejandro Lopera Toro- Escarabajos Coprófagos de Colombia).

#### **7.2.2. Delimitación de los ritmos de actividad.**

El muestreo se realizó en el mes de julio del año 2016. Para determinar los ritmos de actividad se utilizaron trampas no letales armadas con botellas de gaseosa de 3 litros, cortadas a la mitad. La base de la botella, que se usa como contenedor, se le abren orificios en la base para evitar se inunde en caso de lluvia y se entierra a ras en el suelo y se llena a la mitad con tierra del lugar donde se entierra. La parte superior de la botella se usa como embudo para evitar para permitir la entrada y evitar la salida de los ejemplares capturados. Al igual que la trampa letal se usa el mismo cebo y la misma cantidad y todo el sistema se cubre con un plato de icopor del mismo tamaño (Figura 7). Estas trampas se instalaron en el mismo lugar de las trampas letales y se dejaron funcionando por 48 horas efectivas y el cebo se cambió a las 24 horas. Las trampas se revisaron cada tres horas y se contaba las especies e individuos que caían para establecer los periodos de actividad de cada especie. Los individuos vivos de cada trampa fueron guardados independientemente en recipientes con aeración y tierra húmeda con el objetivo de ser utilizados en las pruebas de tolerancias térmicas en laboratorio.

Se hizo registro de la hora, especie y número de individuos. Así mismo, en cada zona de trabajo se instalaron registradores de datos (datalogger HOBO Pro V2) por los meses de marzo, abril y mayo con el fin de obtener datos de temperatura ambiente y humedad relativa; que permitiera obtener datos de condiciones ambientales para posteriores análisis.



**Figura 6.** Trampa de caída letal (pitfall). Tomada por: M.Celis



**Figura 7.** Trampa de caída (pitfall) no letal. Tomada por: J.M.Ramírez

### **7.2.3. Selección de especies para medición de los rangos térmicos (CTMax-CTmin).**

Se seleccionaron siete especies, capturadas con las trampas no letales, a lo largo del gradiente altitudinal teniendo en cuenta criterios como número de individuos, representatividad, distribución altitudinal amplia o restringida. Para este ítem se realizó muestreos en los meses de julio y agosto del 2016 en cada estación. En cada una de las estaciones se instaló 5 trampas pitfall no letales, inspeccionadas cada 24 y 48 horas. Los especímenes colectados vivos fueron transportados en contenedores plásticos con toallas húmedas y tierra para evitar pérdida de agua y posible estrés térmico según lo reportado por Verdú (2004).

### **7.3. Fase de laboratorio**

#### **7.3.1. Determinación para los rangos térmicos (CTmax-CTmin) de las especies seleccionadas**

##### **7.3.1.1. Temperaturas CTMax**

En el laboratorio los individuos estuvieron en cuarentena por 72 horas durante las cuales fueron alimentados con estiércol fresco de bovino y dejados en canecas (20 cm de diámetro x 30cm alto) con tierra húmeda a temperatura ambiente. Los escarabajos usados en los experimentos fueron sexados y usados según el número de especímenes colectados por especie.

Para determinar los límites críticos se escogieron especies que tuvieran más de ocho ejemplares para poder tener suficientes réplicas tanto para C<sub>tmax</sub> como para C<sub>tmin</sub>. La medición de C<sub>tmax</sub> se inició pesando a cada individuo usando una pesa digital con precisión de  $\pm 0,01$ gr, luego se ingresaron de a dos ejemplares por experimento en la cámara, la cual estaba a temperatura ambiente. En el momento en que se activa el pirómetro se registra el tiempo en que transcurre cada rango térmico por medio de los cambios comportamentales sufridos por los individuos. Se tomó como medida de referencia para el rango de C<sub>tMax</sub> el que los ejemplares perdieran locomoción total (Araujo et al. 2013). Por último, se retiraban de la cámara y se registraba el tiempo en que demoraban en recuperar la movilidad, momento en cual eran pesados de nuevo.

La cámara de aislamiento térmico fue elaborada con madera aglomerada con tapa delantera hecha de vidrio para poder controlar tanto la temperatura como el efecto de esta sobre el insecto (Figura 8). La temperatura estuvo regulada con un pirómetro de precisión de ( $\pm 0.5$  a  $1^{\circ}\text{C}$ ) conectado a una resistencia (80w/ 110V/ 0,7 amperios) con la cual se controló el aumento de temperatura durante el experimento teniendo como referente temperaturas mayores a  $40^{\circ}\text{C}$ ; valor referencia para el inicio de degradación de algunas las proteínas y enzimas, pues estas comienzan a perder su forma y función, se desnaturalizan causando la muerte al insecto (Heinrich, 1993). La temperatura ambiente y dentro de la cámara se registró con un termómetro digital ( $\pm 0.5$  a  $1^{\circ}\text{C}$ ). Tanto el pirómetro como el termómetro digital tenían capacidad de registro de temperaturas desde  $-5^{\circ}\text{C}$  a  $300^{\circ}\text{C}$ .



**Figura 8.** Cámara utilizada para mediciones de temperaturas máximas.

### **7.3.1.2. Temperaturas TCMin.**

La medida para el límite crítico inferior (CTmin) se determinó cuando los individuos llegaban a inmovilidad completa, se sacaban de la cámara y luego de unos segundos se observaba el tiempo transcurrido en recuperar su movilidad. En este tipo de experimento al igual que en la toma de CTMax se tuvieron en cuenta los individuos de las especies más abundantes y representativas de cada estación. Los individuos fueron pesados al inicio y final de cada ensayo con una pesa con precisión de 0,01 como se describió para el experimento de CTmax. Se ingresaban dos individuos a la cámara por experimento. Para la medición de tolerancia térmica mínima cada individuo fue puesto en una cava de icopor con tapa de vidrio (Figura 9), la cual contenía 55 gr de hielo seco (el hielo era previamente pesado con el fin de estandarizar peso con tiempo de descongelamiento del mismo). La medición de temperatura fue regulada con un pirómetro de precisión de ( $\pm 0.5$  a  $1^{\circ}\text{C}$ ) conectado a una resistencia (80w/ 110V/ 0,7 amperios) la cual suministró el registro de temperatura mínima durante el experimento teniendo como referencia de temperatura limite  $0^{\circ}\text{C}$  con el fin de evitar el congelamiento o muerte del individuo. La temperatura ambiente y dentro de la cámara se registró con un termómetro digital ( $\pm 0.5$  a  $1^{\circ}\text{C}$ ). Tanto el pirómetro como el termómetro digital tenían capacidad de registro de temperaturas desde  $-5^{\circ}\text{C}$  a  $300^{\circ}\text{C}$ .

Es necesario resaltar que se realizó un experimento por individuo, debido a que al llevar al límite térmico a cada ejemplar este tomaba mucho tiempo en recuperarse y no era adecuado usarlo de nuevo para una repetición de Tmax o Tmin.



**Figura 9.** Cámara utilizada para mediciones de temperaturas mínimas.

#### **7.4. Análisis de datos.**

##### **7.4.1. Variación altitudinal de la estructura de la comunidad**

Se utilizaron los datos registrados para cada trampa (unidad muestral) de caída letal para obtener información sobre los principales atributos del ensamblaje: riqueza, abundancia y composición (géneros y especies). La abundancia y riqueza de especies se consideró como el número total de individuos capturados por especie y el número total de especies registradas en cada estación. La riqueza se comparó a un mismo nivel de cobertura de muestreo (Chao y Jost 2012); la cobertura de muestreo ( $C_{\text{hat}}$ ) representa la proporción del número total de individuos en una comunidad, pertenecientes a las especies representadas en la muestra. La riqueza esperada se determinó mediante los estimadores Chao 1 y ACE, basado en la abundancia de cada especie (Colwell y Coddington 1994) y los cálculos se realizaron con el programa EstimateS v.9.0. La representatividad del muestreo se evaluó construyendo curvas de acumulación de especies para cada estación, mediante el método no lineal de Clench utilizando el mismo programa.

La diversidad del ensamblaje de escarabajos coprófagos se describió como la diversidad basada en el número efectivo de especies, que se expresa en términos de  $qD$  (Jost, 2006). El exponente  $q$  determina la sensibilidad del índice a la abundancia relativa de las especies, así  $q=0$  es insensible a la abundancia de las especies y equivale a la riqueza observada; en  $q=1$  todas las especies son incluidas con un peso exactamente proporcional a su abundancia y equivale al exponente del índice de equidad Shannon –Weiner  $\text{Exp} ("H")$  y  $q=2$  toma en cuenta a las especies más comunes y equivale al índice de dominancia de Simpson ( $1/\text{Simpson}$ ) pero expresado en número efectivo de especies (Jost et al., 2007). La comparación de la riqueza y los cálculos de diversidad verdadera se realizaron en R con el paquete *iNEXT* (Hsieh et al., 2016).

Con el fin de determinar el grado de similitud entre las diferentes franjas altitudinales se analizó la composición de especies mediante un dendograma de similitud con base en el índice de Bray-curtis que describe la semejanza entre estaciones usando la presencia y abundancia de cada especie. Los anteriores análisis se realizaron con el programa PAST v3.01. Posteriormente, se realizó el método de escalamiento multidimensional no métrico (NMDS), para comparar la estructura de la comunidad. Este análisis consiste en la configuración espacial de las entidades comparadas (comparación entre las estaciones) en un espacio multidimensional basándose en el orden de cercanía entre las entidades por lo cual se utilizó el índice de similitud de Bray-curtis (datos de abundancia). El resultado es una gráfica donde se observa si se forman o no agrupaciones entre las altitudes. El análisis de similitud (ANOSIM) complementa la información obtenida a partir de la representación gráfica del NMDS aportando un valor de prueba estadístico (R) que define si las posibles diferencias entre las altitudes son significativas. El análisis y tratamiento de los datos se realizó mediante el paquete *Vegan* en el programa Rstudio (R Core Team, 2013).

Se elaboró una lista general de escarabajos coprófagos recolectados y su abundancia (número de individuos por especie) en las tres estaciones. Además, las especies fueron organizadas en grupos funcionales: gran cavador (>10 mm), pequeño cavador (<10mm), gran rodador (>10 mm), pequeño rodador (<10 mm) y residentes, según las clasificaciones propuestas por Halffter y Edmonds (1982) y Hanski y Cambefort (1991).

#### **7.4.2. Rangos de tolerancia térmica.**

Para el cálculo de los rangos térmicos (RTT) de las especies seleccionadas se tuvo en cuenta el rango de temperaturas delimitado por la  $TC_{mín}$  y  $TC_{máx}$  que pueden ser toleradas por un organismo (Cowles & Bogert 1944). RTT como la diferencia entre la  $TC_{mín}$  y  $TC_{máx}$  ( $RTT=TC_{máx}-TC_{mín}$ ).

#### **7.4.3. Ritmos de actividad diaria.**

El solapamiento de los patrones horarios fue analizado usando el número de individuos por especie tanto para el solapamiento de nicho como para las redes ecológicas. Todos los análisis se calcularon para el ensamblaje total. Para la cuantificación del solapamiento de nicho entre las especies se utilizó el índice de Pianka, a partir de modelos nulos, que está entre un rango de 1, cuando existe una idéntica utilización del recurso y 0 cuando no comparten el recurso. Dado que se contaba con tamaños de muestras desiguales entre especies se optó por realizar los análisis utilizando actividades proporcionales por intervalos de hora (3 horas). Se utilizó el algoritmo de aleatorización ROSARIO diseñado propiamente para datos temporales; este genera distribuciones nulas y evalúa si la cantidad

de superposición empírica fue mayor o menor de lo esperado. Tal procedimiento fue llevado a cabo con el programa TimeOverlap (Castro-Arellano et al., 2010). Teniendo en cuenta 1000 aleatorizaciones. Posteriormente, se construyeron redes de interacciones que presentaron de manera gráfica los resultados obtenidos mediante el programa Rstudio (R Core Team, 2013) con el uso del paquete *bipartite* (Dormann et al., 2017).

#### **7.4.4. Relación de la tolerancia térmica con la distribución altitudinal.**

Para cada variable dependiente (CTmin, CTmax) se realizó una prueba de Kruskal-Wallis (K-W) con el fin de comprobar si existían diferencias significativas entre los valores de cada variable teniendo como factor fijo la variable especie, con un valor de significancia del 95%. En ambos casos, se exploró tanto el efecto aislado de cada uno de los factores como sus interacciones. El número final de individuos evaluados para los límites críticos varió entre 3 y 25. La razón de esta variabilidad se debe a que no fue posible coleccionar suficientes individuos para todas las especies en el gradiente altitudinal. Posteriormente se realizó un análisis por pares, usando Mann-Whitney, para precisar entre qué amplitudes de rango existían diferencias significativas.

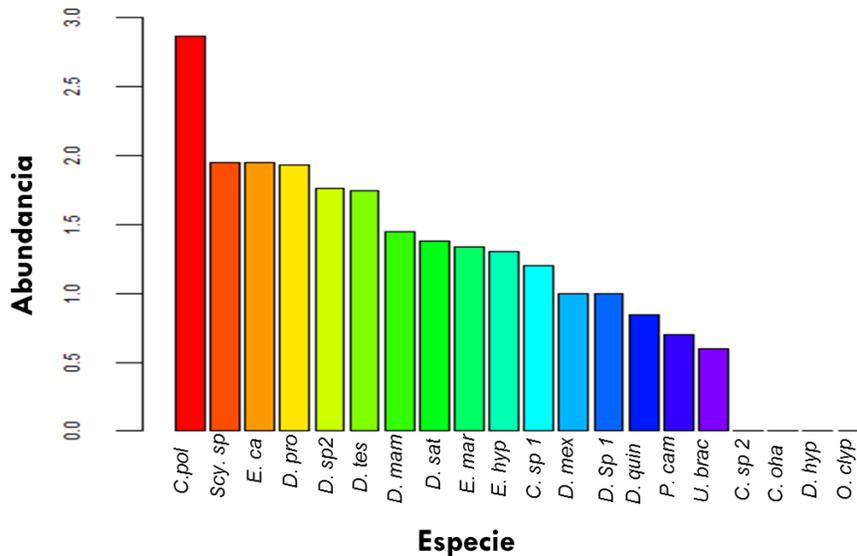
## 8. RESULTADOS.

### 8.1. Caracterización del ensamblaje a lo largo del gradiente altitudinal.

Con un esfuerzo total de muestreo de 1080 horas se capturaron 1267 especímenes de 10 géneros y 20 especies de Scarabaeinae. Los géneros con el mayor número de especies fueron *Deltochilum* (5 spp), *Dichotomius* (4 spp) y *Eurysternus* (3 spp); y los géneros que tuvieron el menor número de especies fueron *Canthon*, *Uroxys*, *Scybalocanthon*, *Phanaeus* y *Coprophanaeus* con una especie cada uno (Tabla 1). Las especies más abundantes fueron *Canthon* sp 18H, *Scybalocanthon* sp, *Eurysternus caribaeus*, *Dichotomius protectus* y *Deltochilum (Deltohyboma)* sp 2, lo cual representa el 70% del total de individuos recolectados (Figura 10).

**Tabla 1.** Abundancias de la fauna de escarabajos coprófagos (Coleoptera: Scarabaeinae) en tres localidades de un gradiente altitudinal de la vereda el Alto Vergel, Meta. Gremio: R= Rodador, C= Cavador, E= Endocóprido. Actividad: D=Diurno, N=Nocturno, CV= Crepuscular-Vespertino. // \*= Especies únicas en la estación 1., \*\*= Especies únicas en la estación 2. , \*\*\* = especies únicas para la estación 3.

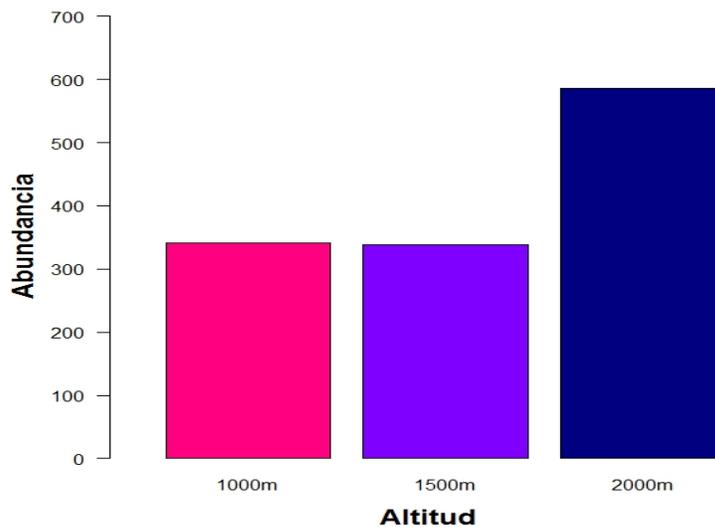
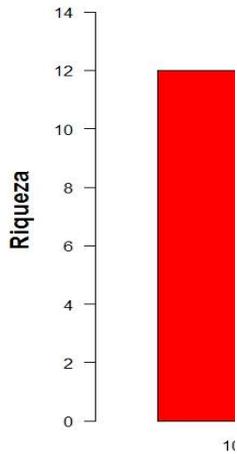
Especie	Grupo Funcional	Estación 1 (1000 m)	Estación 2 (1500 m)	Estación 3 (2000 m)	Total
<i>Canthidium</i> sp 1	C/D	16*	-	-	16
<i>Canthidium</i> sp 2	C/D	1*	-	-	1
<i>Canthon</i> sp 18H	R/N	-	288	450	776
<i>Coprophanaeus ohausi</i> (Felsche, 1991)	C/D	1*	-	-	1
<i>Deltochilum hypponum</i> (Buquet, 1844)	R/D	-	-	1***	1
<i>Deltochilum mexicanum</i> (Burmeister, 1848)	R/D	-	10**	-	10
<i>Deltochilum</i> sp1	R/D	10*	-	-	10
<i>Deltochilum</i> sp2	R/D	-	-	58***	58
<i>Deltochilum tessellatum</i> (Bates, 1870)	R/D	-	7	49	56
<i>Dichotomius aff satanas</i> (Harold, 1867)	C/N	-	-	24***	24
<i>Dichotomius mamillatus</i> (Felsche, 1901)	C/N	28*	-	-	28
<i>Dichotomius protectus</i> (Harold, 1867)	C/N	74	12	-	86
<i>Dichotomius quinquelobatus</i> (Felsche, 1901)	C/N	7*	-	-	7
<i>Eurysternus caribaeus</i> (Herbst, 1789)	En/CV	89*	-	-	89
<i>Eurysternus hypocrita</i> (Balthasar, 1939)	En/CV	20*	-	-	20
<i>Eurysternus marmoreus</i> (Castelanu, 1840)	En/CV	-	19	3	22
<i>Onthophagus aff clypeatus</i> (Blanchard, 1846)	C/D	1*	-	-	1
<i>Phanaeus cambeforti</i> (Arnaud, 1982)	C/D	5*	-	-	5
<i>Scybalocanthon</i> sp (Martínez 1948)	R/D	90*	-	-	90
<i>Uroxys aff brachialis</i> (Arrow, 1933)	C/N	-	3	1	4
<b>Total de especies= 20</b>		<b>342</b>	<b>339</b>	<b>586</b>	<b>1267</b>
<b>Total de especies por estación</b>		<b>12</b>	<b>6</b>	<b>7</b>	



**Figura 10.** Abundancias (log 10) de las especies encontradas a lo largo del gradiente altitudinal de la vereda Vergel Alto. (*Canthidium* sp 1 (C.sp1), *Canthidium* sp 2 (C.sp2), *Canthon* sp 18H (C.pol), *Coprophanaeus ohausi* (Co.oha), *Deltochilum hyponum* (D.hyp), *Deltochilum mexicanum* (D.mex), *Deltochilum* sp1 (D.sp1), *Deltochilum* sp2 (D.sp2), *Deltochilum tessellatum* (D.tes), *Dichotomius* aff *satanas* (D.sat), *Dichotomius mamillatus* (D.mam), *Dichotomius protectus* (D.pro), *Dichotomius quinquelobatus* (D.qui), *Eurysternus caribeus* (E.ca), *Eurysternus hypocrita* (E.hyp), *Onthophagus* aff *clypeatus* (O.clyp), *Phanaeus cambeforti* (P.cam), *Scybalocanthon* sp (Scy.sp), *Uroxys* aff *brachialis* (U.brac).

El mayor número de especies se registró en la E1 donde se encontraron 12 especies, en comparación a las seis y siete especies registradas en las estaciones dos y tres, respectivamente. La abundancia fue mayor en E3 y menor en E2 (Figura 11). Las estaciones 1 y 2 compartieron solo una especie: *D. protectus*. Las estaciones 2 y 3 compartieron cuatro especies: *Canthon* sp 18H, *D. tessellatum*, *E. marmoreus* y *U. aff brachialis*. Las especies *Canthidium* sp, *Canthidium* sp 2, *C. ohausi*, *D. sp1*, *D. mamillatus*, *D. quinquelobatus*, *E. caribaeus*, *E. hypocrita*, *O. aff clypeatus*, *P. cambeforti* y *Scybalocanthon* sp fueron exclusivas para la E1. *D. mexicanum* fue exclusiva para E2 y las especies *D. hyponum*, *D. sp2* y *D. aff satanas* solo se reportaron para E3. No hubo especies compartidas por las tres estaciones.

De acuerdo a su función en la remoción de excremento y actividad diaria, de las 20 especies siete especies fueron rodadoras (35%), diez cavadoras (50%) y tres endocópidas (15%). Respecto a su preferencia de actividad diaria se registraron entre las 20 especies once diurnas (55%), seis nocturnas (30%) y tres crepusculares y/o vespertinas (15%) entre las tres estaciones.



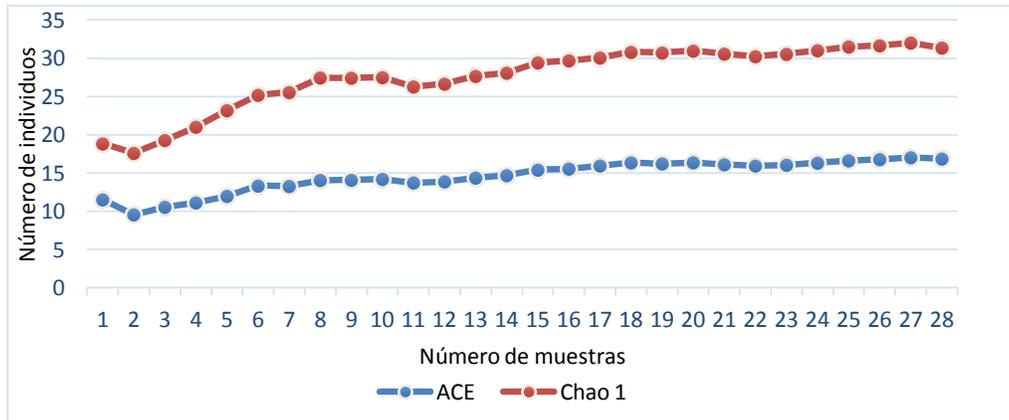
**Figura 11.** Riqueza y abundancia observada ( $\log_{10}$ ) de las especies de escarabajos coprófagos en las tres estaciones del gradiente altitudinal.

Las tres estaciones alcanzaron porcentajes de representatividad entre el 78 y 100%, con los valores más cercanos a lo esperado según el índice Chao 1 y Jacknife 1 en E2 (1500m). Las estaciones E1 (1000m) y E3 (2000m) no mostraron la asíntota que indica la suficiencia del muestreo, a diferencia de E2 (1500m) (Tabla 3). Aun así en esas dos estaciones (E1 y E3) se obtuvo una representatividad de 92% y 89% respectivamente, valores altos de efectividad del muestreo para el grupo de estudio (Figura 12, Tabla 3). Por lo tanto, los porcentajes representaron una tendencia a la asíntótica en las estaciones E1 y E2.

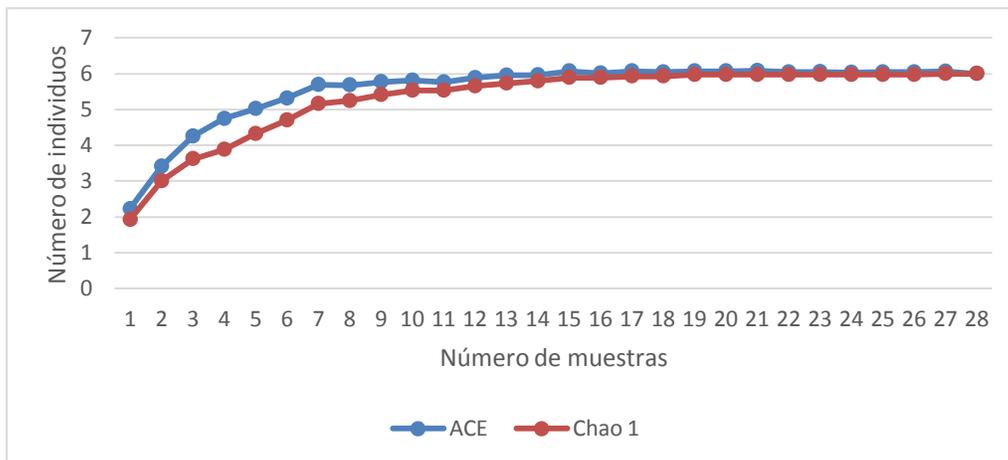
En cuanto a los valores de diversidad de acuerdo con Jost (2006), la riqueza encontrada ( $q_0$ ), fue mayor en E1 y menor en E2. Los límites de confianza de E2 y E3 (C.hat: 0.99) tienden a solaparse

(Figura 13 A, B, C) indicando que no hay diferencia significativa entre la riqueza en estas estaciones; sin embargo se observaron diferencias significativas con la estación E1 donde sus límites (C.hat: 0.975) no se solapan. La comparación de la riqueza entre las estaciones se realizó con un 99% de cobertura (Tabla 3).

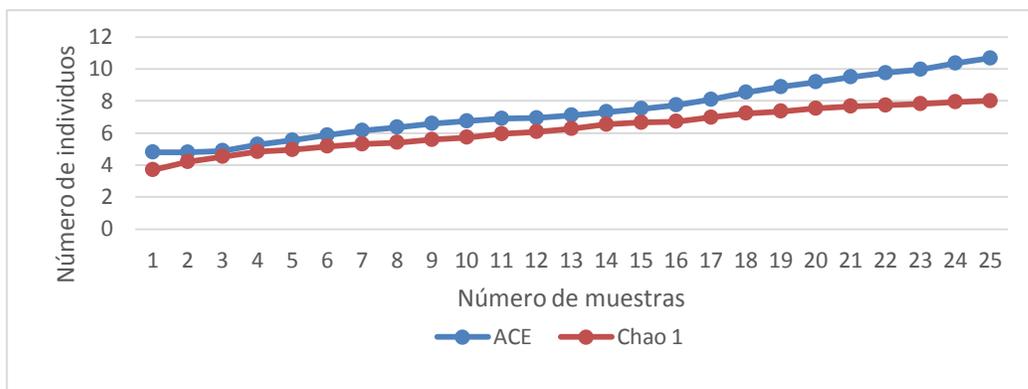
A.



B.



C.

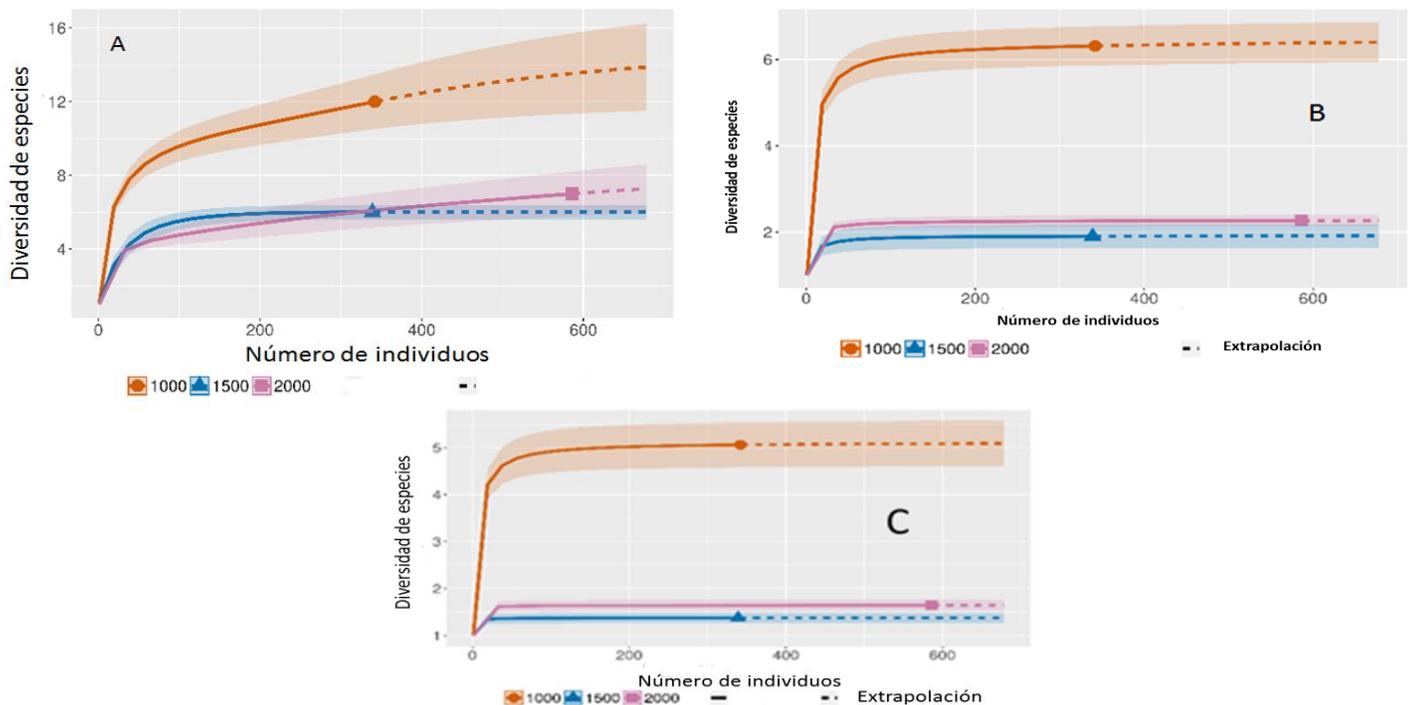


**Figura 12.** Curvas de acumulación de especies usando los índices de Chao1 y ACE. A E1 (1000m). B E2 (15000m). C E3 (2000m)

**Tabla 2.** Abundancia, riqueza, completitud (C.hat) y porcentajes de eficiencia de los índices utilizados para cada estación no paramétricos de la riqueza observada y esperada de cada estación evaluada. N = número de individuos observados en las tres estaciones. Sobs = Riqueza total observada, Sm = Riqueza estimada (Cobertura 99%), C.hat: Estimador de cobertura de muestreo (Chao & Jost, 2012). Negrilla= Valor más alto de C.hat.

	E1	E2	E3
<b>N</b>	342	339	586
<b>S.obs</b>	12	6	<b>7</b>
<b>C.hat</b>	0.9912	NaN	<b>0.9966</b>
<b>Chao 1 (%)</b>	80,05	100	87,5
<b>ACE (%)</b>	80,6	100	78,38

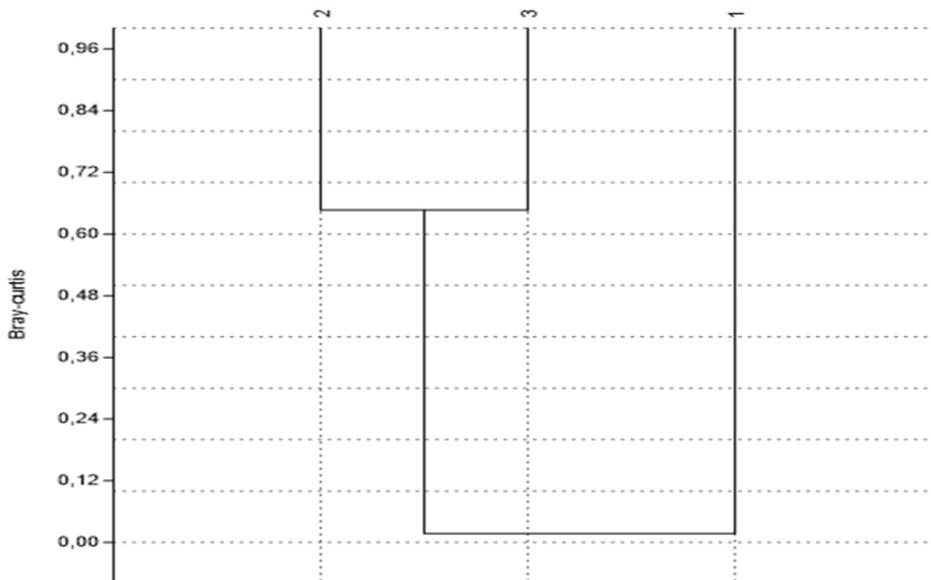
Comparando la diversidad de Shannon ( $q_1$ ), E1 presentó el mayor número de especies efectivas (6), seguida de E3 (2). De acuerdo a esto, las estaciones E2 y E3 se diferencian significativamente de E1 (Figura 13). Teniendo en cuenta las especies más abundantes, es decir la medida de diversidad  $q_2$ , se observó el mismo patrón, E1 obtuvo el mayor número de especies efectivas seguida de E3, siendo menos diversa E2. Así mismo, E1 se considera dos veces más diversa que E3 y es tres veces más diversa que la E2 (Figura 13 A, B y C).



**Figura 13.** Diversidad de los escarabajos coprófagos a lo largo del gradiente altitudinal (E1, E2 y E3). A: diversidad orden  $q_0$ , B: diversidad  $q_1$ , C: diversidad  $q_2$ .

## 8.2. Recambio de especies (diversidad $\beta$ ) y patrones de distribución de la riqueza.

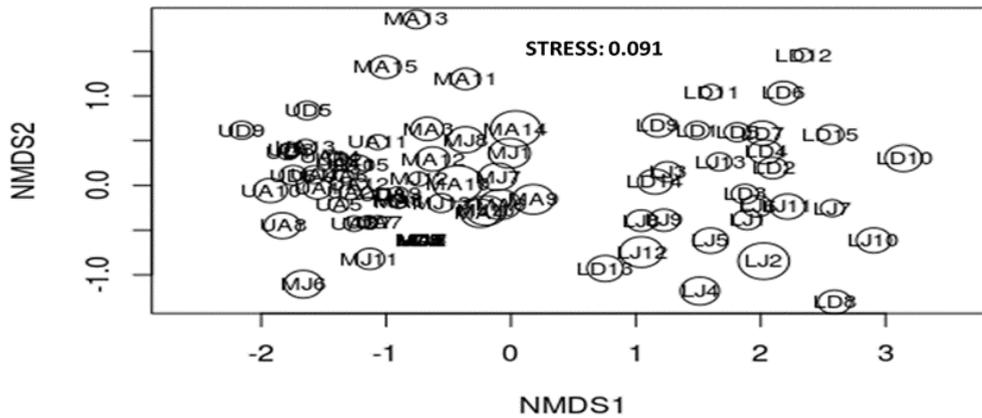
**Similitud:** Este análisis basado en el índice de Bray-curtis permitió visualizar que el 68% de las especies están presentes tanto a 1500m como a 2000m mientras las especies presentes a 1000m comparten un 2% con la estación de 1500m (Figura 14).



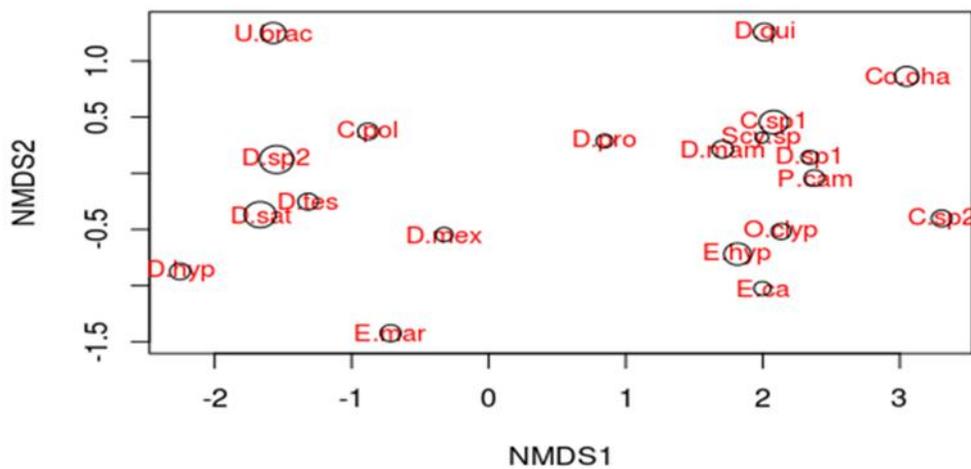
**Figura 14.** Dendrograma de similaridad según la abundancia del ensamblaje de coprófagos presente en las tres estaciones, utilizando como índice el porcentaje de similaridad de Bray-Curtis. 1=E1, 2=E2, 3=E3.

El NMDS evidencia un solapamiento entre E2 y E3, pero aún se puede observar que las tres estaciones se están diferenciando a lo largo del gradiente. Además, se observa claramente la separación de E1 respecto a las demás, indicando la existencia de una segregación espacial única de las especies (Figura 15). El S-Stress fue de 0.091 lo que implica una excelente representación de los objetos, es decir la similitud de las muestras representa una excelente ordenación tanto de los sitios como las especies. Por otro lado, las épocas en las que se realizaron los muestreos no parecen tener incidencia en la distribución espacial de los escarabajos. En cuanto, el NMDS para las especies de igual manera se observa una clara segregación de las especies en dos grupos en el cual se representa similitud entre las especies de las estaciones 2 y 3. El ANOSIM (significancia 0.1% y R 0,6231) permitió comprobar que evidenciar la distinción entre dos grupos segregados espacial y temporalmente.

A.



B.



**Figura 15.** Estructura del ensamblaje de escarabajos coprófagos, mediante el análisis de NDMS con el índice de Bray- Curtis. A: sitios (E1: LD: Superior-Diciembre, LA: Superior-Abril; E2: MA: Medio-Abril, MJ: Medio-Julio; E 3: UJ: bajo-Julio, UD: bajo-Diciembre. B: especies. *Canthidium* sp 1 (*C.sp1*), *Canthidium* sp 2 (*C.sp2*), *Canthon* sp 18H (*C.pol*), *Coprophanæus ohausi* (*Co.oha*), *Deltochilum hyponum* (*D.hyp*), *Deltochilum mexicanum* (*D.mex*), *Deltochilum* sp 1 (*D.sp1*), *Deltochilum* sp 2 (*D.sp2*), *Deltochilum tessellatum* (*D.tes*), *Dichotomius aff satanas* (*D.sat*), *Dichotomius mamillatus* (*D.mam*), *Dichotomius protectus* (*D.pro*), *Dichotomius quinquelobatus* (*D.qui*), *Eurystemus caribeus* (*E.ca*), *Eurystemus hypocrita* (*E.hyp*), *Onthophagus aff clypeatus* (*O.clyp*), *Phanaeus cambeforti* (*P.cam*), *Scybalocanthon* sp (*Scy.sp*), *Uroxys aff brachialis* (*U.brac*).

### 8.3. Rangos térmicos de las especies seleccionadas.

Los rangos térmicos que se establecieron en las siete especies de escarabajos coprófagos estudiados fueron los primeros datos obtenidos para este grupo de insectos en el país y ser evaluados en un gradiente altitudinal de los andes colombianos. Asimismo, la metodología implementada con cámaras de fácil transporte y utilización fueron construidas y utilizadas por primera

vez en este estudio y se recomendaron como una nueva metodología a trabajar en estudios fisiológicos de tolerancia térmica en insectos.

Las tolerancias térmicas (TCMAX-TCMIN) fueron medidas para 184 escarabajos que representan siete especies seleccionadas en las tres estaciones. El rango límite de tolerancia térmica mínima no disminuyó de los 10°C y para el caso del límite crítico máximo no superó los 65°C. De estas siete especies, tres se encontraron en dos estaciones y se consideraron de distribución altitudinal amplia (*C. sp18H*, *D. protectus* y *E. marmoreus*). No hubo suficientes ejemplares para las especies únicas de la estación 2. *E. caribaeus* y *Scybalocanthon* sp fueron únicas de la estación uno y *D. sp 2* y *D. tessellatum* de la estación tres. Es interesante resaltar que las dos especies que solo estuvieron en E3 pertenecen al género *Deltochilum*, mientras que las que estuvieron en dos estaciones o solo en la estación 1 pertenecen a cuatro géneros diferentes. De la especie *Canthon* sp 18H solo se pudo obtener datos para límite crítico superior (CTmax) dado que para los experimentos de límite inferior los individuos de la especie no sobrevivieron al ser trasladados de campo al laboratorio.

La amplitud en los límites críticos de temperatura varió entre las especies. La especie con mayor amplitud en el rango térmico fue *D. tessellatum* con un rango de 47,1 grados y la de menor fue *Deltochilum* sp 2 con 29,5 grados. Se encontró un patrón donde las especies de zonas más altas tienen mayor rango de temperatura, las de alturas intermedias o compartidas tienen un rango medio y las de alturas más bajas (1000 m.s.n.m.) tienen el menor rango. Una de las dos especies restringidas a 2000 m.s.n.m. presentó el menor rango (*Deltochilum* sp2, rango=29,5 grados) lo que no se ajusta a lo observado en las demás especies. Las dos especies de 1000 m.s.n.m. (*E. caribaeus* y *Scybalocanthon* sp) tuvieron valores entre 36.8 y 39.6 grados. Las especies que comparten dos alturas tuvieron rangos entre 40.8 y 42.7 grados, levemente mayor que las de zonas bajas e inferior a al menos una de las dos especies de 2000 m.s.n.m. (Tabla 4).

En cuanto a la distribución, todas las especies evaluadas a excepción de *Deltochilum* sp2 y *Scybalocanthon* sp son de distribución geográfica restringida y son las que tienen los menores rangos térmicos, 29,5 y 39.6 grados, respectivamente. Todas las demás tienen rangos mayores, a excepción de *E. caribaeus*, una especie de amplia distribución geográfica pero restringida a zonas altitudinales bajas.

**Tabla 3.** Categorización de los rangos térmicos de las especies seleccionadas. (N=184). Se tuvo en cuenta la media y la desviación estándar de cada rango térmico de las especies seleccionadas con su respectivo hábito y altitud registrada. Hábito: D= diurno, N: nocturno, Crep: Crepuscular. Distribución geográfica= A: amplia, R: restringida.

Especie (n)	Hábito	Distribución geográfica	Altitud (m)	Rango térmico (°)	Ctmin (°C)	Ctmax (°C)	Peso inicial (gr)	Peso final (gr)
<i>Canthon sp. 18H</i> (49)	D	A	1500-2000	-	-	42.2 ±1.82	0,10±0,01	0,08±0.07
<i>Deltochilum sp2</i> (15)	D	R	2000	29.5	14.9 ±0.07	44.4 ±1.71	0,47±0,05	0,42 ±0.11
<i>D. tessellatum</i> (16)	Crep	A	2000	47.1	12.7±1.77	59.8 ±4.29	0,72 ±0,11	0,49 ±0.14
<i>D. protectus</i> (66)	N	A	1000-1500	40.8	10.5±0.69	51.3 ±0.30	2,83±2,07	2.60 ±0.20
<i>E. marmoreus</i> (8)	Crep	A	1500-2000	42.6	11.3±0.32	54.0 ±0.0	0,29 ±0,07	0,40 ±0.24
<i>E. caribaeus</i> (10)	Crep	A	1000	36.8	14.8 ±0.15	51.6 ±0.64	1,33 ±0,07	1,61 ±0,42
<i>Scybalocanthon sp</i> (20)	D	R	1000	39.6	12.7 ±0.09	52.3 ±0.17	0,11 ±0,01	0,09 ±0.07

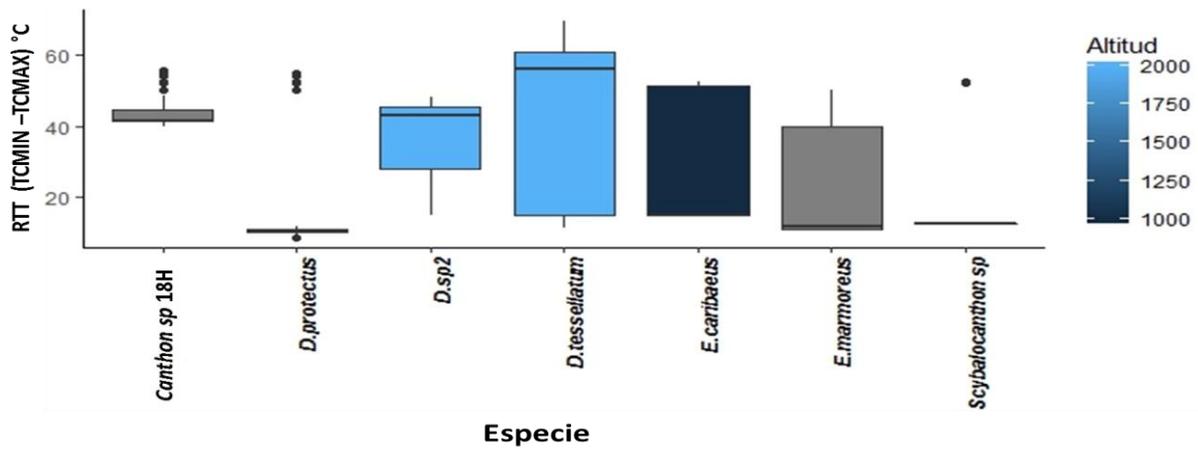
El rango de tolerancia térmica vario significativamente entre las especies (valores de la prueba Kruskal-Wallis) ( $p=1,647e^{-12}$ , IC 0,05) (Figura 16A). Así mismo, los rangos medios de Ctmax ( $p=2.4779e^{-11}$ ) y Ctmin ( $p= 2.539e^{-12}$ ) son significativamente diferentes para las especies (Figura 16B-C). Seguidamente, la prueba de *post hoc* arrojó diferencias significativas entre los rangos térmicos de las especies del ensamblaje así como para los límites críticos de temperaturas máximas y mínimas. Tales resultados muestran que las diferencias expresadas entre las especies respecto a sus límites críticos de temperatura son independientes de la variable altitud. Sin embargo, los datos de las especies *Canthon sp 18H*, *D. tessellatum* y *D. sp2* de zonas altas mostraron mantener un patrón en relación a la altitud, al tener un mayor rango de tolerancia térmica y límites térmicos en relación a *D. protectus* ( $2,68E^{-10}$ ) y *Scybalocanthon sp* ( $5,99E^{-05}$ ) de zonas intermedias y bajas. La especie *Scybalocanthon sp* de distribución geográfica restringida mostró diferencias significativas con la mayoría de las especies, excepto con *E. marmoreus* (Tabla 5).

### 8.1. Ritmos de actividad diaria en la comunidad.

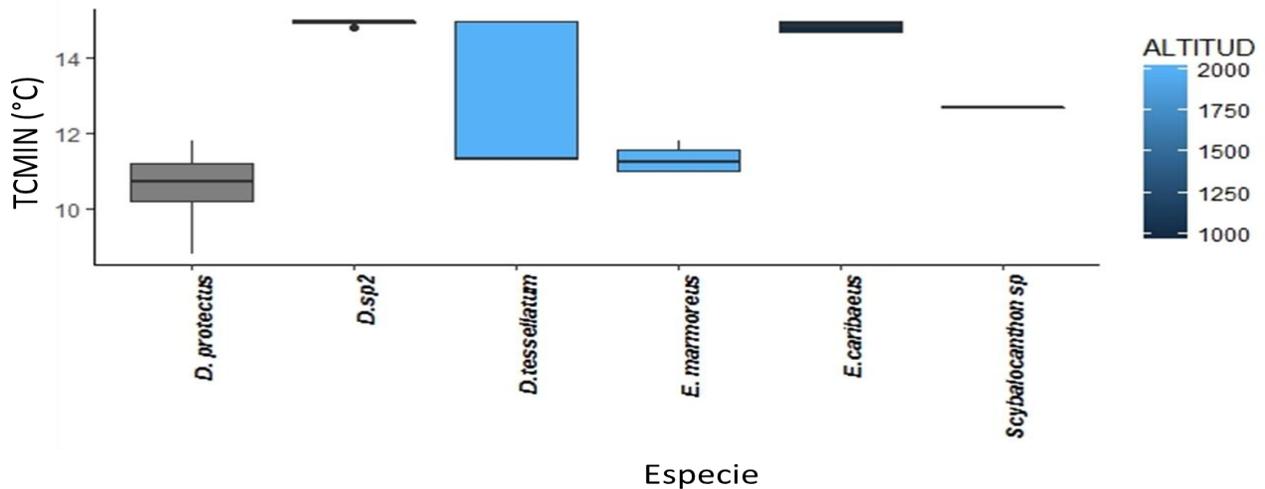
Se colectaron 808 individuos, lo cual reportó patrones diurnos, nocturnos y crepusculares. Se pudo determinar que existe una predominancia en la actividad diurna con un total de 542 individuos (67%), seguido por la nocturna con 161 individuos (20%) y la crepuscular con 105 individuos (13%). Así mismo, el grupo diurno registró la mayor cantidad de especies (seis spp., 43%), seguido por el grupo nocturno (cinco spp., 36%) y, por último, el grupo crepuscular (tres spp., 21%). Se resalta que no se presentó una relación conjunta entre el número de especies y la abundancia respecto al patrón de actividad diaria.

Las especies estuvieron activas a diferentes rangos de hora, concentrándose la mayoría entre las 8:00 hasta las 15:00 (> 60%). *Canthon* sp 18H, *Deltochilum* sp2, *Scybalocanthon* sp y *D. tessellatum* fueron las especies con el mayor porcentaje de individuos registrados durante la jornada diurna (Figura 17). Las especies del género *Dichotomius* predominaron durante la jornada de la noche encontrándose especies únicas en este rango: *D. aff satanas* y *D. protectus*. Así mismo, *D. tessellatum* y *E. hypocrita* solo se encontraron en el horario crepuscular y vespertino. Los individuos de las especies *Canthon* sp 18H, *D. protectus* y *E. marmoreus* que se colectaron en dos de las estaciones no presentaron diferencias en sus ritmos de actividad, independiente de la estación en la que se encontraron (Figura 17).

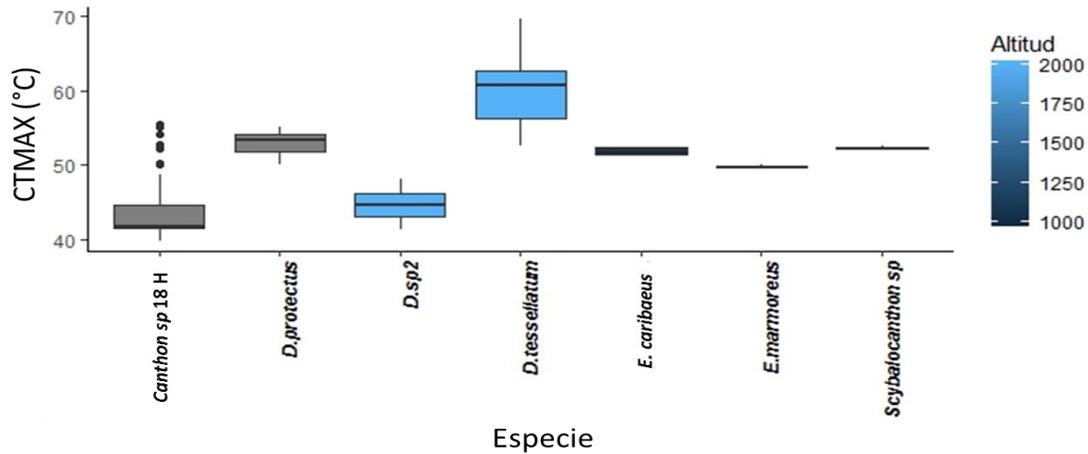
A.



B.



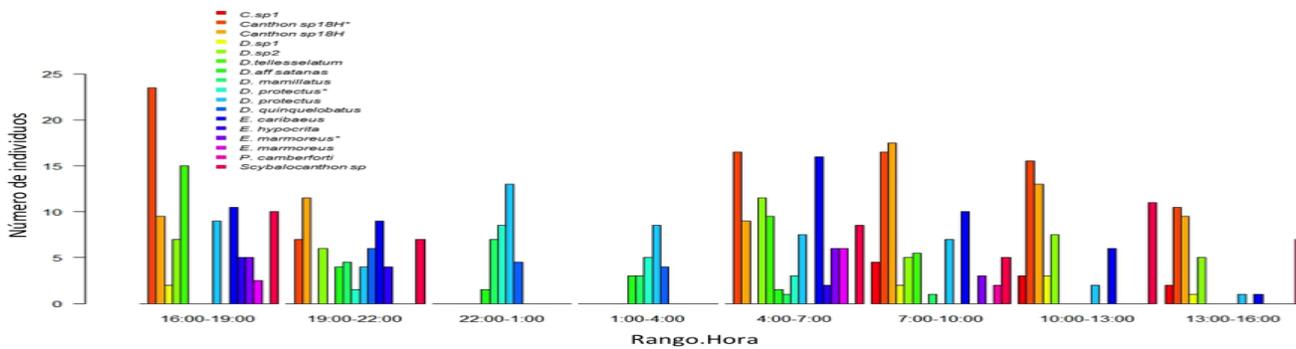
C.



**Figura 16.** Categorización de las variables de temperaturas críticas de las especies seleccionadas según la prueba de Kruskal-Wallis. A: Rangos térmicos (CTMAX-CTMIN) para las especies seleccionadas. B: Rangos térmicos mínimos. C: Rangos térmicos máximos. Las convenciones en franjas de azul representan los rangos altitudinales donde se concentran los datos.

**Tabla 4.** Resultados del análisis Mann-Whitney de los rangos térmicos de las siete especies de las especies seleccionadas a lo largo del gradiente altitudinal.

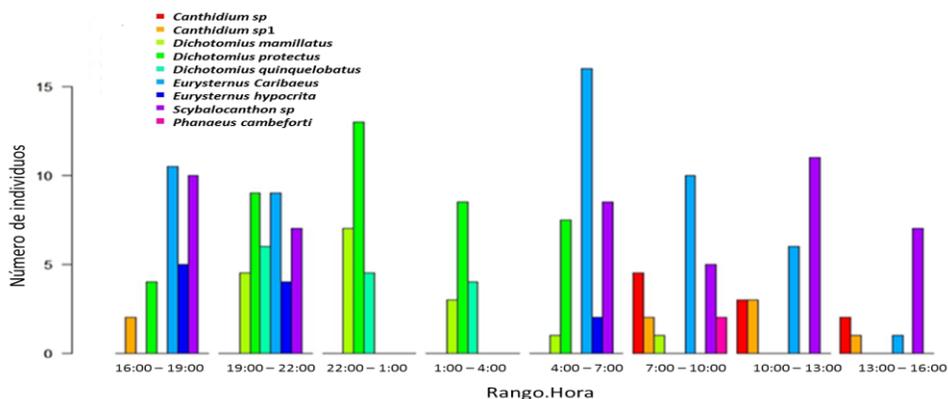
Especie	<i>C.politus</i>	<i>D.protectus</i>	<i>D.sp2</i>	<i>D.tessellatum</i>	<i>E.caribaeus</i>	<i>E.marmoreus</i>	<i>Scybalocanthon sp</i>
<i>C.politus</i>		2,86E-10	1	0,6096	1	1	5,99E-05
<i>D.protectus</i>	2,86E-10		0,0002529	3,02E-06	0,002004	1	9,82E-06
<i>D.sp2</i>	1	0,0002529		1	1	1	0,004469
<i>D.tessellatum</i>	0,6096	3,02E-06	1		0,8684	0,2729	0,03871
<i>E.caribaeus</i>	1	0,002004	1	0,8684		1	0,007227
<i>E.marmoreus</i>	1	1	1	0,2729	1		1
<i>Scybalocanthon sp</i>	5,99E-05	9,82E-06	0,004469	0,03871	0,007227	1	



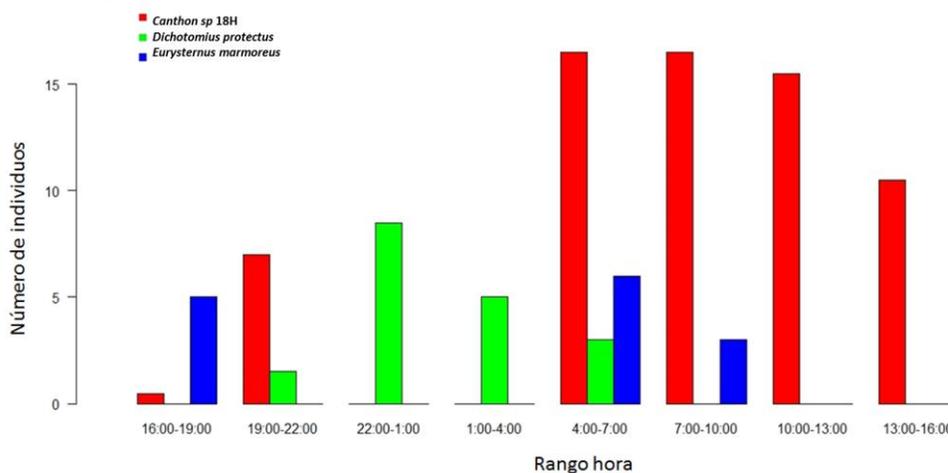
**Figura 17.** Horarios de actividad de las 14 especies de escarabajos coprófagos capturados a lo largo del gradiente altitudinal. Las especies que tiene un \* indican que fueron registradas en la estación dos.

En E1 la mayoría de las especies se capturaron en el día. *Scybalocanthon* sp fue la especie que presentó la mayor abundancia. El género *Eurysternus* se registró únicamente para los hábitos crepusculares/vesperinos. Para las estaciones E2 y E3 se registraron respectivamente tres y cinco especies. *Canthon* sp 18H fue la especie con mayor abundancia en la dos estaciones y mayor registro de individuos en el horario diurno. *D. protectus* y *D. aff satanas* se registraron únicamente en la noche. No se encontró diferencias entre las especies de un mismo género respecto a la preferencia de actividad diaria. Las especies que se reportaron en una misma estación mostraron diferencias en su preferencia de actividad/hora. En las tres estaciones se encontraron especies exclusivas diurnas, crepusculares y nocturnas (Figura 18 A, B, C).

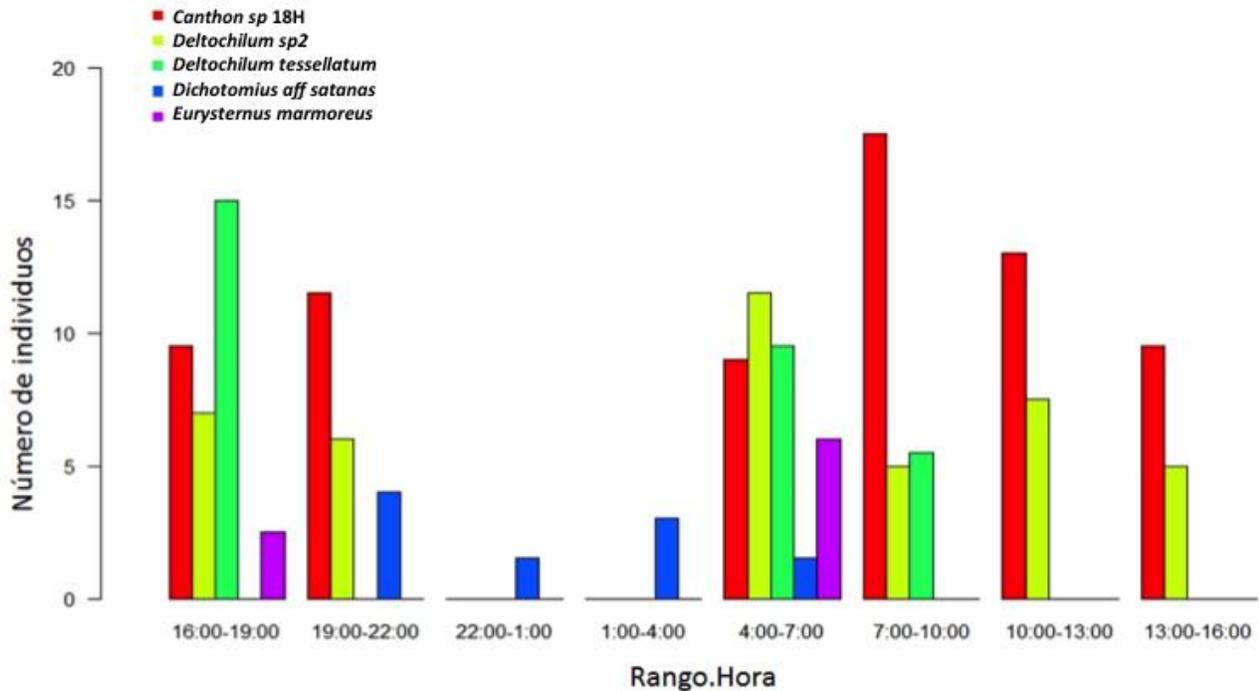
**A.**



**B.**



C.



**Figura 18.** Rangos de actividad diaria de las especies de las estaciones. A. Estación uno, Estación dos y C. Estación tres.

Con base en los valores de significancia con el índice de Pianka en el modelo nulo, no hay evidencia de solapamiento en horarios de actividad para las especies del ensamblaje, así como para cada estación (Tabla 6). Estos resultados sugieren que existe un nivel bajo de segregación temporal en los horarios de actividad durante el día entre las especies que comparten una misma altitud. Sin embargo, sí existe un solapamiento para el grupo de especies que tiene una actividad diurna y para el ensamble total. El mismo caso se muestra en la red de interacción para el ensamblaje total, ya que no se evidencia una clara preferencia por un horario de actividad diaria por parte de las especies (Figura 18).

**Tabla 5.** Grado de solapamiento temporal de los patrones de actividad diaria y análisis de significancia entre datos observados (obs) y esperados (Oj). Con un nivel de significancia de 0.05

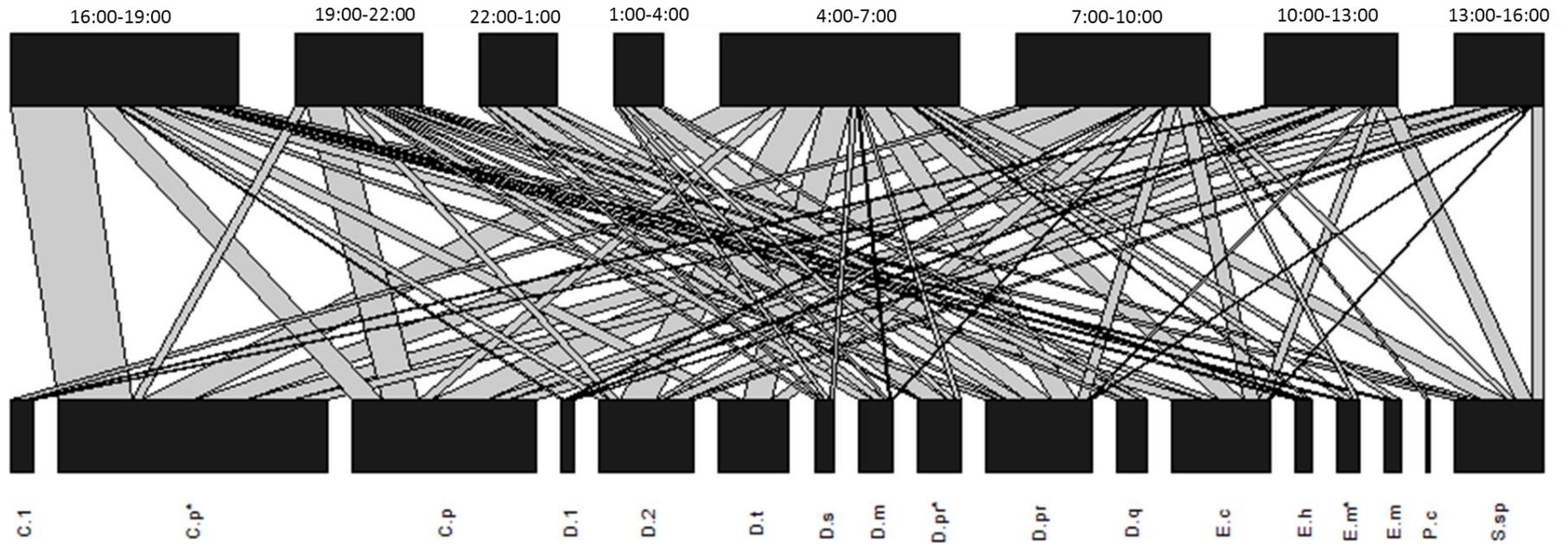
SITIO	Obs	Oj	P
Ensamblaje total	0.47	0.9378	0.06
Estación 1	0.44	0.4049	0.5951

<b>Estación 2</b>	0.23	0.4799	0.5201
<b>Estación 3</b>	0.45	0.9346	0.06

Al relacionar los patrones de actividad con el tipo de gremio en la relocalización del recurso alimentario se encontró que para el grupo de los rodadores solo se registraron cinco especies diurnas. Para el grupo de cavadores se observaron dos especies diurnas y cuatro nocturnas del género *Dichotomius* y por último, para los endocópridos se reportó el género *Eurysternus* (tres spp) con un patrón de actividad crepuscular.

Al analizar los rangos térmicos, los patrones de actividad diaria con relación a la altitud de las siete especies seleccionadas se encontraron que las dos especies exclusivas de 2000 m.s.n.m (*D. sp2* y *D. tessellatum*) se destacan como diurnas y rodadoras pero con diferencias en sus rangos de actividad y tolerancia térmica. La primera está activa todo el día con preferencia por las horas de la mañana mientras que la segunda está presente en las mañanas y tardes, con preferencia también por las horas de la mañana. Esto indica que las especies de zonas altas presentan diferencias en sus rangos térmicos y restricción o amplitud de su actividad diaria como estrategia de segregación temporal.

Para las dos especies exclusivas de la estación uno (*E. caribaeus* y *Scybalocanthon* sp) se observó diferencias tanto en los patrones de actividad diaria (crepuscular y diurno) como en el gremio (endocóprido y rodador) por lo que se puede inferir que son estrategias ecológicas utilizadas por las especies que comparten rangos térmicos similares (36.8 grados y 39.6°grados) y que coexisten en zonas bajas, lo que disminuiría la competencia interespecifica por el recurso. Por otra parte, las especies que se registraron en dos estaciones (*E. marmoreus* y *D. protectus*) mostraron rangos térmicos intermedios (42.8 grados y 40.8 grados), situándose en los gremios cavador y endocóprido y con preferencia horaria restringida (crepuscular o nocturna). De ello, se puede indicar que las especies con una mayor distribución altitudinal poseen mayores rangos de tolerancia térmica que al menos las de zonas bajas o de especies restringidas a localidades con menor altura.



**Figura 19.** Red de interacción entre el ensamble total de horario de actividad (grupo superior) de las 14 especies de escarabajos coprófagos (rectángulos inferiores) y los 8 intervalos de tres horas por 48 horas (rectángulos superiores). *Canthidium sp1* (C.1); *Canthon sp018H* (C.p); *Deltochilum sp1* (D.1); *Deltochilum sp2* (D.2); *Deltochilum tessellatum* (D.t); *Dichotomius aff satanas* (D.s); *Dichotomius mamillatus* (D.m); *Dichotomius protectus* (D.p); *Dichotomius quinquelobatus* (D.q); *Eurystemnus caribeus* (E.c); *Eurystemnus hypocrita* (E.h); *Eurystemnus marmorius* (E.m); *Phanaeus camberforti* (P.c); *Scybalocanthon sp* (S.sp).

## 9. DISCUSIÓN

### 9.1. Diversidad a lo largo del gradiente altitudinal.

Los resultados de riqueza reportados en este estudio con 10 géneros y 20 especies son bajos en comparación con otros estudios realizados en la Orinoquia Colombiana, aunque los estimadores de riqueza indicaron que hubo una buena representatividad del muestreo en las diferentes elevaciones. El número de géneros y especies no supera a los registrados por Quintero et al., (2007) con 14 géneros y 27 especies, por Medina y Pulido (2009) con 29 géneros y 27 especies reportados para el departamento del Vichada o para la zona de la selva de Matavén donde se registraron 12 géneros y 33 especies (Higuera y Ospina, 2009). Los valores obtenidos en estudios de escarabajos coprófagos en gradientes altitudinales fueron similares a los reportados por Escobar y Chacón (2000) quienes obtuvieron 10 géneros y 17 especies en un rango entre los 1800m y los 2000m en el municipio de Ricaurte, Nariño. Botina y Castillo (2012) reportaron para un transecto de 670m a 2962 m 14 géneros y 31 especies para el municipio de Barbacoas, Nariño, concluyendo en estos estudios que la riqueza mantiene una mayor concentración de número de especies en zonas bajas y que tienden a disminuir rápidamente después de los 2250m, como es esperado en gradientes donde la riqueza tiende a disminuir al aumentar la altitud (Lobo y Halffter, 2000; Esparza y Amat, 2007). Escobar et al., (2005) reporta que la altura es un componente principal que influye en la diversidad de los escarabajos para la cordillera oriental de los Andes colombianos en rangos entre los 1000m y 2250 m y que la mayor riqueza de especies se presentó en las altura medias. Martínez et al., (2009) registran 15 géneros y 29 especies en cuatro estaciones, ubicadas entre los 50 m.s.n.m y los 940 m.s.n.m. en la cuenca media y baja del río Gaira de la vertiente Noroccidental colombiana reportando que la altitud, la temperatura y la humedad no explican las diferencias en la distribución de la comunidad, de escarabajos coprófagos indicando que otras variables, como la cobertura vegetal, la densidad de la vegetación y el tipo de suelo pueden jugar un papel en la estructura de la comunidad de estos insectos.

La riqueza reportada a lo largo del gradiente altitudinal no mostró una tendencia clara respecto a la variable de altitud ya que, con los datos obtenidos es difícil inferir una distribución lineal o de zonas intermedias como lo plantea Escobar et al., (2005). Sin embargo, los datos en zonas bajas mostraron un mayor número de especies (12sp) que fue disminuyendo progresivamente en las zonas intermedias (6ssp) y altas (7sp), de lo

que se puede inferir que puede estar relacionada con las adaptaciones de las especies de Scarabaeinae influenciadas por la variabilidad térmica, por la cobertura vegetal y por la productividad y por lo tanto con mayor presencia en esta estación es de especies de bosques de tierras bajas y con muy pocas especies de zonas altas (Lobo y Halfter, 2000).

## **9.2. Variabilidad en la estructura del ensamblaje**

El ensamblaje de escarabajos coprófagos en las tres estaciones varió significativamente en la presencia y/o ausencia, en la abundancia con el mayor porcentaje en zonas altas (Estación 3 con el 43%) y en las especies dominantes registradas. Esta variación puede ser explicada por variables ambientales y biológicas externas a los escarabajos, principalmente al estado de la cobertura vegetal debido a que las zonas de piedemonte, bosques montanos y premontanos han sufrido cambios históricos en sus coberturas naturales y modificaciones en la textura y densidad del suelo para la implementación de cultivos rotativos, ganadería, tala de madera y asentamiento humano. Este tipo de actividades provocan en los escarabajos coprófagos respondan de manera negativa a disturbios como la fragmentación y transformación de los hábitats naturales (Halffter et al. 1992, Amat et al. 1997, Escobar 1997, Escobar 2000). La variación también se puede explicar desde el punto de vista fisiológico, donde la respuesta diferencial frente a la temperatura por parte de las especies les permite colonizar diferentes alturas donde la presión por el recurso es menor (Addo-Bediako et al., 2002; Angilleta, 2003; Verdu et al., 2004). La interacción entre estas dos variables (ambientales y fisiológicas) delimita la distribución actual de las especies como se reporta en este estudio.

Además, la disminución del área de hábitats favorables en elevaciones altas, reducción de la diversidad de recurso alimenticio, las condiciones edáficas desfavorables para la fauna coprófaga y reducción de la productividad primaria parecen ser factores importantes para explicar la disminución de la riqueza y la diversidad de los escarabajos coprófagos con el aumento de altura (Escobar y Valderrama, 1995), debido a las bajas temperaturas. Por su parte las especies, responden con la variación en la tolerancia térmica, donde las especies que viven en zonas más altas deben invertir energía en las proteínas o en estrategias comportamentales (periodos de actividad) que los protegen del frío mientras que las zonas bajas no tienen esa preocupación debido a la estabilidad climática que es mucho menor a medida que se asciende en altura. Este es un balance donde se invierte energía en protegerse de la variación climática pero se gana al acceder a recursos que

las especies de zonas bajas no disponen. Al parecer dada la mayor riqueza de especies a 1000 m.s.n.m., se propone que hay una mayor presión de selección sobre las especies que apuestan por proteínas protectoras que por las que apuestan por menor protección pero mayor cantidad de recurso.

La estructura espacial y temporal a las épocas climáticas entre las especies del ensamblaje muestra una similitud del 68% formando dos grupos. El primer grupo por las estaciones 2 y 3 al compartir cuatro especies (*Canthon* sp 18H, *D. tessellatum*, *E. marmoreus* y *U. aff brachialis*) de distribución amplia. La estación 1 formando un único grupo con 11 especies entre las cuales nueve solo se registraron para esta estación y dos consideradas restringidas para los 1000 m.s.n.m. No se reportó ninguna especie exclusiva para la estación dos. Esto indicaría la existencia de una segregación espacial única de las especies para altitudes bajas. Este ordenamiento de segregación espacial tan marcado entre las estaciones puede deberse a tres medidas que se relacionan en conjunto. La primera medida por las condiciones desfavorables de coberturas naturales en que cerca del 85 % de la extensión original de los bosques andinos han desaparecido a causa de la extracción de maderas finas y la adecuación de tierras para la agricultura y ganadería (Andrade, 1992); lo cual implica zona de barreras a lo largo del gradiente (Escobar y Chacón de Ulloa, 2000). Dodson y Gentry (1991) concluyen un alto número de casos en que las especies se han visto afectadas por la extinción en los bosques húmedos tropicales debido a la deforestación masiva. La segunda medida sugiere que las especies prefieren colonizar zonas con variables climáticas estacionales, con una especificidad en los requerimientos ecológicos de las especies, y variabilidad en la disponibilidad de recursos alimenticios como las principales causas de los elevados niveles de biodiversidad para las zonas bajas. (Halffter 1991; Hill 1996; Medina et al. 2002). Y por último, la tercera medida y la cual está sujeta a las dos anteriores puede explicar el ordenamiento y la segregación entre las especies basándose en la hipótesis de variabilidad climática o estacional en que el clima se vuelve más variable hacia altitudes mayores, y el segundo, que las especies a altitudes mayores exhiben tolerancias climáticas (fisiológicas) más amplias que las especies que habitan en altitudes menores lo que cual restringe la riqueza de especies para las elevaciones mayores de 2000 m.n.s.m (Stevens, 1989; Chown et al., 2008). Los patrones de actividad temporal y espacial están influenciados por estrategias de termorregulación (Verdu et al., 2007).

### 9.3. Tolerancia Térmica

La alta sensibilidad de los escarabajos coprófagos a ligeros cambios ambientales tradicionalmente se atribuye a la necesidad de cobertura boscosa, a una especialización en el recurso alimenticio y a la asociación a determinados tipos de suelos. A esto debe sumarse su resistencia a la variabilidad climática, que hasta el momento es en la mayoría de las especies desconocida. Estos estudios demuestran que es una variable muy importante pues define la distribución altitudinal de las especies y que bajo el escenario mundial actual, entrará a jugar un papel en la supervivencia de las especies, sobre todo de aquellas con rangos térmicos restringidos, como lo son las especies de zonas bajas con distribución restringida. Todos estos factores hacen de este grupo un gremio muy selectivo y específico (Davis et al., 2001; Spector y Ayzama, 2003), lo cual explicaría no sólo las especies exclusivas de cada sección de bosque sino las diferencias entre estos últimos, como se ha visto en otros trabajos (Davis et al., 2002)

Las especies seleccionadas para el estudio de las tolerancias térmicas en relación a la distribución altitudinal mostraron patrones marcados para coexistir a lo largo del gradiente altitudinal. Los resultados obtenidos responden a las predicciones propuestas desde un inicio. Primero porque las especies *Deltochilum* sp2 (restringida para la elevación de 2000 m.s.n.m.) y *Scybalocanthon* sp (para las zonas bajas de 1000 m.s.n.m.), mostraron rangos de tolerancia bajos (29.5 grados y 39.6 grados) respecto a las demás especies estudiadas lo que confirma que las especies de restricción geográfica presentan un rango térmico sujeto a las condiciones ambientales de su hábitat (Verdu, 2004). Esto conlleva una limitación temporal en la actividad diaria con mayor inversión de tiempo y energía en termoregular, lo que deriva en cambios en los atributos de su historia de vida, por tanto limita la presencia de la especie en lugares más fríos (Gutiérrez et al., 2010). Así mismo, las especies *E. marmoreus* y *D. protectus* se reportaron para dos de las estaciones con una altitud de 1500 m.s.n.m. a 2000 m.s.n.m. y de 1000 m.s.n.m. a 1500 m.s.n.m. y con rangos térmicos relativamente altos entre de 42.8 grados y 40.8 grados. La especie *D.tessellatum* presentó el rango térmico más amplio en (47.1 grados) en comparación con las otras especies y con una distribución amplia de los 1500 m.s.n.m hasta los 2000 m.s.n.m pero con preferencia hacia alturas mayores de las mencionadas. Esto soporta la idea que las especies con una distribución amplia poseen rangos térmicos amplios que les permite adaptarse a variaciones en las condiciones climáticas. Las características fisiológicas, morfológicas y de comportamiento que presentan estas especies pueden ser

lo que hace posible que ocupen determinados espacios ofrecidos por la naturaleza, siendo el nicho una característica del medio (Peterson et al., 2011). Debido al cambio climático global, el aumento de la temperatura ambiental por efecto invernadero, no sólo extendería las regiones de distribución geográfica de los insectos, sino que también aumentaría sus tasas metabólicas, la utilización de recursos y la tasa de alimentación lo que para estas especies de distribución y rangos térmicos amplios sería una ventaja. Sin embargo, aumentos repentinos en las condiciones de temperatura provocaría en las especies estar en un constante desafío para mantener su homeostasis por ende su capacidad fisiológica de aclimatación entraría en declive ante las condiciones que se presente al modelamiento de cambio climático a lo largo de los gradientes geográficos (Bozinovic et al., 2011).

Las especies que se reportaron solo para la estación uno (por debajo de los 1000 m.s.n.m.) mostraron rangos de 36.8 grados y 39.6 grados siendo este el umbral óptimo que favorece los procesos de ciclo de vida, respiración, capacidad de vuelo, dispersión y relocalización del excremento (Lara-Reséndiz et al., 2014). *E. caribaeus* tiene hábitos de ser crepuscular y endocóprido a diferencia de *Scybalocanthon* sp que es diurno y rodador. Tal resultado se asemeja a que las especies que poseen rangos térmicos similares y fluctúan a la misma altitud; desarrollan estrategias para coexistir con el fin de disminuir la competencia interespecifica (Verdu et al., 2007)).

Para las zonas altas, la especie *D. tessellatum* reportó un rango térmico de 47.1 grados con una actividad diurna y de hábito rodador, igual que *Deltochilum* sp2 de la cual difiere en su rango térmico mucho menor y en su actividad diaria más amplia, por lo cual se ve una variación en las estrategias térmicas en las especies de zonas altas que pueden tener rangos amplios de temperatura que les permite soportar variaciones temporales durante el día y la noche o restringidos que les da actividad durante todo el día (Stevens, 1989; Chown et al, 2004). Estas dos especies aunque presentan similitud en sus estrategias de regulación térmica, presentaron variación en sus rangos de hora ya que la primera especie tiene horarios más prolongados para la búsqueda del recurso que la segunda especie, lo que soporta la predicción que las especies con características comportamentales similares deben tener variables ya sea fisiológicas o de uso del recurso que las diferencian.

El área de distribución actual de las especies puede verse afectada por el cambio climático global, repercutiendo básicamente en su localización espacial (Parmesan, 1996;

Sinervo *et al.*, 2010). Aunque los cambios en la temperatura son históricamente lentos (De la Vega y Shillman, 2015), en la actualidad se han acelerado por las acciones antrópicas. Se espera que las especies con rangos amplios se vean favorecidas o al menos soporten mejor estos cambios que las especies de zonas bajas y de distribución restringida, ya que estas tienen rangos térmicos de menor amplitud y por ende deben poder desplazarse altitudinalmente a medida que la temperatura sigue en ascenso. Como estas especies dependen además de la cobertura boscosa, la ausencia de bosques de piedemonte en los cuales resguardarse casi asegura su extinción. Esta amenaza también está latente para las especies de amplia distribución altitudinal pero estas pueden al menos ascender o descender un poco más, buscando coberturas favorables gracias a que su rango térmico así se los permite, pero de igual manera, si al final no hay bosques, también desaparecerán. Las especies que pueden adaptarse a alturas mayores se favorecen en tener menos competencia dado que es menor la riqueza de especies (Verdu *et al.*, 2004). El área de distribución de cada especie se restringe dada su tolerancia ambiental, producto de distintos procesos evolutivos que han moldeado a los organismos y que, en consecuencia, han determinado su presencia a ciertos espacios (De la Vega y Shillman, 2015).

Un ejemplo de esto son las especies del género *Scarabaeus*, que tienen diversos mecanismos para la termorregulación y que pueden explicar cuán estrechamente relacionadas están las especies simpátricas en responder la temperatura ambiente y cómo esto favorece su coexistencia (Verdú *et al.*, 2004). Los patrones de actividad diaria registrados por las especies muestran como la termorregulación está relacionada con los rangos térmicos y es utilizada para reducir la competencia interespecífica y selección de hábitat. Los cambios en los rangos de hora reportados por las especies diurnas les permiten colonizar una amplia gama de hábitats y, posteriormente, estos diversos patrones sugieren una posible adaptación a cambios abióticos o bióticos graduales (Heinrich, 1993; Hoffman *et al.*, 2013). Según estudios de patrones de distribución, los escarabajos del estiércol de una determinada comunidad tienden a ser bastante exactos en el calendario de sus actividades diarias (Halffter y Matthews, 1966; Mena *et al.*, 1999; Cultid, 2007)

## 10. CONCLUSIONES

El gradiente altitudinal estudiado funcionó para analizar la relación entre la tolerancia térmica, los mecanismos de termorregulación y la segregación espacial y temporal de las especies de escarabajos coprófagos de acuerdo a sus necesidades ecológicas y fisiológicas.

La riqueza y abundancia de escarabajos coprófagos presentaron diferencias estadísticamente significativas en los niveles altitudinales. La riqueza disminuyó a medida que se ascendió altitudinalmente, debido a que las especies son sensibles a los cambios físicos, biológicos y ambientales por lo tanto su preferencia y mayor riqueza en zonas de menor altura.

La amplitud del rango térmico determina la distribución altitudinal, estrategias de termorregulación o relocalización del excremento en el ensamblaje de escarabajos coprófagos, de manera que Las especies de restricción geográfica altitudinal presentaron rangos térmicos menores mientras que las especies con rangos amplios de tolerancia térmica pueden sobrevivir en zonas de bajas temperaturas (a mayor altura).

Las especies con rangos térmicos similares tienen estrategias de termorregulación o relocalización del excremento como la actividad diaria que les permiten reducir la competencia interespecifica.

Teniendo en cuenta estos hallazgos, es posible hipotetizar que la pérdida de cobertura vegetal en la región andina amenaza a las especies de escarabajos y la falta de conectividad entre los bosques húmedos bajos y los andinos será una barrera importante que definirá la suerte de muchas especies en el actual escenario de cambio climático.

## **11. RECOMENDACIONES**

Continuar con estudios de ensamblajes de escarabajos coprófagos y otros grupos biológicos que interactúen a lo largo de gradientes altitudinales que permitan profundizar en los patrones que rigen la distribución de las especies.

Se sugiere ampliar el rango altitudinal desde los 350 m.s.n.m hasta los 3000 m.s.n.m y muestreos de escarabajos coprófagos para zonas de bosques pre-montanos y montanos de la vertiente oriental para determinar con mayor precisión la distribución de las especies a partir del conjunto de características fisiológicas, morfológicas y ecológicas con las condiciones de las zonas de vida.

Evaluar herramientas de termografía digital y herramienta de software que permitan estudiar las temperaturas corporales de los escarabajos en su capacidad de vuelo en relación con sus rangos térmicos y la temperatura ambiental para así profundizar en el estudios de predicciones de cambio climático.

## 12. BIBLIOGRAFÍA

Addo-Bediako A, Chown SL & Gaston KJ. 2002. Metabolic cold adaptation in insects: a large-scale perspective. *Functional Ecology* 16: 332–338.

Ades C, Ramírez EN. 2002. Asymmetry of leg use during prey handling in the spider *Scytodes globula* (Scytodidae). *J Insect Behavior* 15(4): 563-570.

Aguilar R y Cruz FB. 2010. Refuge use in a Patagonian nocturnal lizard, *Homonota darwini*: the role of temperature. *Journal of Herpetology* 44:236-241.

Alfaro C, Veloso C, Torres-Contreras H, Solís R y Canals M. 2013. Thermal niche overlap of the spider of the nook *Loxosceles laeta* (Araneae; Sicariidae) and its possible predator, the tiger spider *Scytodes globula* (Scytodidae). *J Thermal Biol* (in press).

Álvarez M, Córdoba S, Escobar F, Fagua G, Gast F, Mendoza H, Ospina M, Umaña A, Villareal H. 2004. Manual de métodos para el desarrollo de inventarios de Biodiversidad. Instituto de Investigación de Recursos Biológicos von Humboldt. Grupo de exploración y monitoreo Ambiental. Pág. 151-170

Amat-García Germán; Lopera-Toro Alejandro; Amézquita-Melo Sandra Jimena. (1997). Patrones de distribución de escarabajos coprófagos (Coleoptera: Scarabaeidae) en relicto del bosque altoandino, cordillera oriental de Colombia. *Caldasia* Vol. 19, Nos. 1-2.

Amézquita S J, Forsyth A, Lopera A, Camacho A. 1999. Comparación de la composición y riqueza de especies de escarabajos coprófagos (Coleoptera: Scarabaeidae) en remanentes de bosque de la Orinoquía Colombiana *Acta Zool Mex* (ns) 76: 113-126.

Andrade C, Fernandez MG, Amat GF. 2004. *Insectos de Colombia*. Vol. 3 pp.604.

Andrade MG. 1992. Biodiversidad y Conservación. p. 23-44. En: Andrade, G., J. Ruiz, R. Gómez (eds.) *Biodiversidad, Conservación y Uso de Recursos Naturales: Colombia en el contexto Internacional*

Angilletta MJ. 2009. *Thermal adaptation: a theoretical and empirical synthesis*. Oxford University Press. Oxford.

Araujo D, Rheims A, Brescovit D y Cella D. 2008. Extreme degree of chromosome number variability in species of the spider genus *Scytodes* (Araneae, Haplogynae, Scytodidae) *J Systematics and Evolutionary Research* 46: 89-95.

Arellano PH. Y Rangel CHO. 2009. Patrones de distribución de las especies dominantes en la vegetación de la serranía de Perijá, sectores norte y centro. En: J.O. Rangel-Ch (Ed.). *Colombia Diversidad Biótica VIII. Media y baja montaña de la serranía de Perijá*. Instituto de Ciencias Naturales, Universidad Nacional de Colombia. Bogotá, D.C. 728pp.

Barrientos ZR, Apablaza BJ, Norero SA y Estay PP. 1998. Temperatura. Base y constant térmica de desarrollo de la polilla del tomate, *Tuta absoluta* (Lepidoptera: Gelechiidae.). *Ciencia e investigación Agraria*, 25 (3): 133-137.

Bejarano-Bonilla DA, Yate-Rivas Alexander, Bernal-Bautista MH. Diversidad y distribución de la fauna quiróptera en un transecto altitudinal en el departamento del Tolima, Colombia. *Caldasia*, [S.I.], v. 29, n. 2, p. 297-308, jul. 2007. ISSN 2357-3759.

Bernier P y D. Schoene. 2009. Adapting forests and their management to climate change: an overview. *Unasylva. An international journal of forestry and forest industries*. Vol 60. 231-232

Blouin-Demers, G, y Nadeau, P. (2005). The Cost-Benefit Model of Thermoregulation Does Not Predict Lizard Thermoregulatory Behavior. *Ecology*, 86(3), 560-566.

Boher F, Godoy-Herrera R, Bozinovic F. 2010. The interplay between thermal tolerance and life-history is associated with the biogeography of *Drosophila* species. *Evolutionary Ecology Res* 13: 973- 986.

Botina, C y Castillo, J .2012. Estructura de las comunidades de escarabajos coprófagos (Coleoptera: scarabaeidae: scarabaeinae) en un gradiente altitudinal en el departamento de Nariño al suroccidente de Colombia. Informe final de Trabajo de Grado. Universidad de Nariño, San Juan de Pasto.

Bozinovic F, Calosi P y Spicer JI. 2011. Physiological correlates of geographic range in animals. *Annual review of Ecology, Evolution and Systematics*, 42: 155–179.

Calosi, P, Bilton DT y Spicer JI. 2008. Thermal tolerance, acclamatory capacity and vulnerability to global climate change. *Biology Letters*, 4: 99–102

Cambefort Y, 1991. From saprophagy to coprophagy. En: I. Hanski& Y. Cambefort (Eds.). *Dung Beetle Ecology*. Pp. 21-35. Princeton University Press, New Jersey.

Camero E y Calderón A. 2007 Comunidad de Mariposas Diurnas (Lepidoptera: Rhopalocera) en un Gradiente Altitudinal del Cañón del Río Combeima - Tolima, Colombia. *Acta Biológica Colombiana* 12(2): 95-110.

Camero R. 2003. Caracterización de la Fauna de Carábidos (Coleoptera: Carabidae) en un Perfil Altitudinal de la Sierra Nevada de Santa Marta-Colombia. *Revista de la Academia Colombiana de Ciencias* 27 (105): 491-516

Canals M, Alfaro C, Veloso C, Torres-Contreras H, Solís R. 2013. Tolerancia a la desecación y sobreposición del nicho térmico entre la araña del rincón *Loxosceles laeta* y un posible control biológico, la araña tigre *Scytodes globula*. *Rev. Ibero-Latinoam. Parasitol.* (2013); 72 (1): 52-60 (Coleoptera: Scarabaeidae: Scarabaeinae) *Folia Entomológica Mexicana* 82:195-238

- Canals M. 2011. Biología e historia natural de la araña del rincón *Loxosceles laeta*. *Parasitol al Día*. 1: 4-5.
- Carvajal, L. 2014. Conservación y Recuperación del loro Orejiamarillo. (*Ognorhynchus icterotis*) en el Piedemonte Llanero. Reserva Natural Las Palmeras, Cubarral, Meta.
- Castro-Arellano I, Lacher TE, Willig MR y Rangel TF. 2010. Assessment of assemblage-wide temporal niche segregation using null models. *Methods in Ecology and Evolution* 1:311–318.
- Celi J, Dávalos A. 2002. Manual de monitoreo: los escarabajos peloteros como indicadores de la calidad ambiental. *EcoCiencia*. Quito. 71 pag.
- Chao A y Jost L .2012. Coverage-based rarefaction and extrapolation: standardizing samples by completeness rather than size. *Ecology* 93:2533–2547. <http://dx.doi.org/10.1890/11-1952>.
- Chiang, HC. 1985. Insects and their Environment: 128-161 (en) PFAD, R.E. (Ed). *Fundamentals of Applied Entomology*. Macmillan Publishing Company, New York.
- Chown SL y Nicolson S. 2004. *Insect Physiological Ecology. Mechanism and patterns*. Oxford: Oxford University Press.
- Chown SL. y Gaston KJ. 2008. Macrophysiology for a changing world. *Proceedings of the Royal Society, London B* 275, 1469-1478.
- Colwell, RK. 2010. EstimateS, version v. 8.2.0: statistical estimation of species richness and shared species from samples, software and user's guide. © 2006, University of connectitud, Mansfield, Connecticut, USA.
- Cormacarena.1999. Identificación de zonas básicas de conservación, plan de emergencia y plan de contingencia del municipio de San Luis de Cubarral, Meta.
- Cortez-Fernández, C. 2006. Variación altitudinal de la riqueza y abundancia relativa de los anuros del Parque Nacional y Area Natural de Manejo Integrado Cotapata. *Ecología en Bolivia*, 41(1): 46-64.
- Cowell RK y Coddington JA. 1994. Estimating Terrestrial Biodiversity throught Extrapolation. *Philosophical Transactions: Biological Sciences*, Vol. 345, No. 1311, Biodiversity: Measurement and Estimation, 101-118.
- Cowles, RB. Y Burleson GL. 1944. The sterilizing effect of high temperatures on the male germ plasm of the yucca night-lizard, *Xantusia vigilis*. *The American Naturalist* 79:417-435.
- Cuatrecasas J. 1951. Observaciones geobotánicas en Colombia, *Trab. Mus. Nac. Cs. Nat.*, ser. Bot. 27: 1-144. Madrid.
- Cultid, C. 2007. Ritmos de actividad diaria de vuelo en una comunidad de coleópteros coprófagos (*Scarabaeidae: Scarabaeinae*) de un paisaje andino, Risaralda, Colombia.

Trabajo de Pregrado. Universidad del Valle. Facultad de Ciencias. Programa de Biología. Cali, Valle del Cauca, Colombia. 77p.

Cultid-Medina CA, Lobo JM, Medina CA. González FA, Escobar F, Chacón de Ulloa P. (2014). Completitud del inventario de escarabajos coprófagos (Coleoptera: Scarabaeinae) en la ecorregión del Eje Cafetero, Colombia. *Revista Colombiana de Entomología* 40 (1): 111-119. Enero-junio 2014. ISSN 0120-0488.

Davis, AJ., Holloway, JD, Huijbregts, H, Krikken, J, Kirk-Spriggs AH. y Sutton, SL. 2001. Dung beetles as indicators of change in the forests of northern Borneo. *Journal of Applied Ecology* 38: 593–616.

Davis, ALV, Scholtz, CH y Philips, TK. 2002. Historical biogeography of Scarabaeinae dung beetle. *Journal of Biogeography* 29: 1217–1256.

Deloya C, Parra V y Delfín H. 2007. Fauna de coleópteros Scarabaeidae Laparosticti y Trogidae (Coleoptera: Scarabaeoidea) asociados al Bosque Mesofilo de Montaña, cafetales bajo sombra y comunidades derivadas en el Centro de Veracruz, México. *Neotrop Entomol* 36: 5-21.

Díaz, JA. 1997. Ecological correlates of the thermal quality of an ectotherm's habitat: a comparison between two temperate lizard populations. *Functional Ecology* 11:79-89.

Dodson, C. & A. H. Gentry, A. H. 1991. Biological extinction in western Ecuador. *Ann. Missouri Bot. Gard.* 78: 273-295.

Escobar F, Kattan G y Medina C 2002. Diversity and habit use of dung beetle in a restored Andean landscape. *Biotropica* 34: 181-187.

Escobar F. 2000. Diversidad y distribución de los escarabajos del estiércol (Coleoptera: Scarabaeidae: Scarabaeinae) de Colombia. *PRIBES*. Colombia.

Escobar y Valderrama. 1995. Informe final: Comparación de la diversidad de artrópodos de bosque a través del gradient altitudinal Tumaco-Volcán de Chiles (Nariño). Evaluación del efecto de la deforestación. *Fundación Mac Arthur*. 74 pp.

Escobar, F. & P. Chacón. 2000. Distribución espacial y temporal en un gradiente de sucesión de la fauna de escarabajos coprófagos (Scarabaeinae, Aphodiinae) en un bosque tropical montano, Nariño–Colombia. *Revista de Biología Tropical* 48: 961–975.

Escobar, F. 1998. Análisis regional de escarabajos coprófagos (Coleoptera: Scarabaeidae: Scarabaeinae) de los bosques de la region Caribe de Colombia. Informe nacional del estado de la biodiversidad, Colombia. Tomo 1. Diversidad biológica. Instituto Humboldt, PNUMA y Ministerio del Medio Ambiente. Bogotá.

Esparaza-León y Amat-García. 2007. Composición y riqueza de escarabajos coprófagos (Coleoptera: Scarabaeidae: Scarabaeinae) en un gradiente altitudinal de selva húmeda

tropical del parque Nacional Natural Catatumbo-Barí (Norte de Santander), Colombia. *Actual Bio/29* (87): 181-192.

Estrada A, Coates-Estrada R y MERITT DJR. 1993. Bat species richness and abundance in tropical rain forest fragments and in agricultural habitats at Los Tuxtlas, Mexico. *Ecography* 16 (4): 309-318. doi: 10.1111/j.1600-0587.1993.tb00220.x

Fahrig L. Effects of Habitat Fragmentation on Biodiversity. 2003. *Annu Rev Ecol Evol Syst* 34: 487-515

Feder ME y Hofmann GE. 1999. Heat-shock proteins, molecular chaperones, and the stress response: evolutionary and ecological physiology. *Annual Review of Physiology*, 61: 243-282

Feder ME. 1999. Engineering candidate genes in studies of adaptation: the heat-shock protein HSP70 in *Drosophila melanogaster*. *American Naturalist* (Suppl.), 154: 55–66.

Fernández JB, Smith J, Scolaro A y Ibarzüengoytia NR. 2011. Performance and thermal sensitivity of the southernmost lizards in the world, *Liolaemus sarmientoi* and *Liolaemus magellanicus*. *Journal of Thermal Biology* 36:15-22.

Flores-Saldana, M. 2008. Estructura de las comunidades de murciélagos en un gradient ambiental en la reserva de la biosfera y tierra comunitaria del origen Pilon Lajas, Bolivia. *Matozoología Neotropical*, 15(2): 309-322.

Fosaa AM, Martin TS, Lawesson JE, Magnus G. 2004. Potential effects of climate change on plant species in the Faroe Islands. *Global Ecology and Biogeography*. Volume 13, Issue 5, pages 427–437

Gallego B, Verdu JR. Carrascal LM. Lobo JM. 2016. A protocol for analyzing thermal stress in insects using infrared thermography. *Journal of Thermal Biology*. 113-121

García-Robledo, C, Kuprewicz, EK, Staines, CL, Erwin TL, y Kress WJ. 2016. Limited tolerance by insects to high temperatures across tropical elevational gradients and the implications of global warming for extinction. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 113(3), 680–685.

Gaston KJ y Chown SL. 1999. Elevation and climatic tolerance: a test using dung beetles. *Oikos*, 86 584-590.

Guerrero R y Sarmiento C. 2010. Distribución altitudinal de hormigas (Hymenóptera, Formicidae) en la vertiente noroccidental de la Sierra Nevada de Santa Marta. *Acta Zoológica Mexicana* 26(2):279-302.

Gutiérrez D, Menéndez, R. 1995. Distribution and abundance of butterflies in a mountain área in the northern Iberian peninsula. *Ecography* 18: 209-216.

Halffter G y Edmonds WD. 1982 The nesting behavior of dung beetles (Scarabaeinae) Instituto de Ecología, México.

Halffter G. 1991. Historical and ecological factors determining the geographical distribution of beetles

Halffter, G y Matthews, EG. 1966. The Natural History of Dung Beetles of the Subfamily Scarabaeinae (Coleoptera, Scarabaeidae). *Folia Entomologica Mexicana* México, D. F. (Soc. Mexicana de Entomologia), Nr. 12–14, 1966; 312 S., 52 Abb. *Mitt. Mus. Nat.kd. Berl., Zool. Reihe*, 45: 426-427.

Halffter, G. y Favila, M. E. 1991. The Scarabaeinae (Insecta: Coleóptera) an animal group for analysing, inventorying and monitoring biodiversity in tropical rainforest and modified landscapes. *Biol. Interna*. No. 27- 21 pp.

Hanna CHJ y Cobb VA. 2007. Critical thermal maximum of the green lynx spider *Peucetia viridians* (Araneae, Oxyopidae). *J Arachnology*. 35: 193-196.

Hanski I y Cambefort Y. 1991. Spatial processes. In: Hanski I y Cambefort, Y. eds. *Dung beetle ecology*. Princeton, New Jersey: Princeton University Press, 283–304

Heinrich, B. 1993. *The Hot-blooded Insects: Mechanisms and Evolution of Thermoregulation*. Cambridge, MA: Harvard University Press.

Higuera-Díaz M, Ospina-Correa M. 2009. Insectos. Pp.115– 139. En: Villarreal-Leal H., M. Álvarez-Rebolledo, M. Higuera-Díaz, J. Aldana-Domínguez, J. D. Bogotá-Gregory, F. A. Villa-Navarro, P. von Hildebrandt, A. PrietoCruz, J. A. Maldonado-Ocampo, A. M. Umaña-Villaveces, S. Sierra, F. Forero 2009. Caracterización de la biodiversidad de la selva de Matavén (sector centro-oriental) Vichada, Colombia. Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt y Asociación de Cabildos y Autoridades Tradicionales Indígenas de la selva de Matavén (AcatiseMa). Bogotá, D. C.

Higuera-Díaz M y Ospina-Correa M. (2009). Insectos. Pp.115– 139. En: Villarreal-Leal H., M. Álvarez-Rebolledo, M. Higuera-Díaz, J. Aldana-Domínguez, J. D. Bogotá-Gregory, F. A. Villa-Navarro, P. von Hildebrandt, A. PrietoCruz, J. A. Maldonado-Ocampo, A. M. Umaña-Villaveces, S. Sierra, F. Forero 2009. Caracterización de la biodiversidad de la selva de Matavén (sector centro-oriental) Vichada, Colombia. Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt y Asociación de Cabildos y Autoridades Tradicionales Indígenas de la selva de Matavén (AcatiseMa). Bogotá, D. C.

Hil CJ. 1996. Habitat specificity and food preferences of an assemblage of tropical Australian dung beetles. *Journal of Tropical Ecology*, Vol. 12, N.4.

Hochachka PW y Somero G. 2000. *Strategies of Biochemical Adaptation*. Edit. Cambridge University Press. 358 pp.

Hochachka PW y Somero GN. 2002. *Biochemical Adaptation*. Oxford University Press. Oxford.

Hoffmann AA, Chown SL y Clusella-Trullas S .2013. Upper thermal limits in terrestrial ectotherms: How constrained are they? *Funct Ecol* 27(4):934–949.

Howden, HF y Young, OP, 1981. Panamanian Scarabaeinae: Taxonomy, Distribution and Habits (Coleoptera, Scarabaeidae) Contributions of the American Entomological Institute. 18 (1): 1-204.

Hsieh TC, Ma KH y Chao A. Interpolation and Extrapolation for Species Diversity. Disponible en: [L http://chao.stat.nthu.edu.tw/blog/software-download/](http://chao.stat.nthu.edu.tw/blog/software-download/)

Huey, RB, Hertz EP y Sinervo B. 2003. Behavioral drive versus behavioral inertia in evolution: a null model approach. *American Naturalist* 161:357-366.

Humphreys WF. 1987. Behavioral temperature regulation. Pp. 56-65. In *Ecophysiology of spiders*. (Nentwig, W., Ed.) Springer Verlag, Berlin.

Hutchison, V.H. & Dupré, R.K. 1981. Thermoregulation. 206–249. In: Feder, M.E. & Burggren, W.M. (eds.), and *Environmental Physiology of the Amphibians*. The University of Chicago Press. Chicago.

Ibargüengoytia NR, Renner ML, Boretto JM, Piantoni C y Cussac VE. 2007. Thermal effects on locomotion in the nocturnal gecko *Homonota darwini* (Gekkonidae). *Amphibia-Reptilia* 28:235-246.

IGAC. 1999. Paisaje fisiográficos de la Orinoquía-Amazonía (Oram) Colombia.

Jhonston IA y Bennett AF. 1996. *Animals and Temperature: Phenotypic and Evolutionary Adaptation*. Soc.Exper.Biol. Sem. Series 59. Cambridge: Cambridge University Press.

Jost, L. 2006. Entropy and diversity. *Oikos* 113:363–375.

Jost, L. 2007. Partitioning diversity into independent alpha and beta components. *Ecology* 88:2427–2439.

Kaspari M, Clay NA, Lucas J, Yanoviak SP, Kay A. 2015. Thermal adaptation generates a diversity of thermal limits in a rainforest ant community. *Glob Change Biol* 21(3):1092–1102.

Kearney MR y Porter W. 2009. Mechanistic niche modeling: combining physiological and spatial data to predict species ranges. *Ecology Letters*, 12: 334–350.

Korner CH 2000. Why are there global gradients in species richness? Mountains may hold the answer. *TREE* 15(12):513

Korner CH. 2007. The use of 'altitude' in ecological research. *TRENDS in Ecology and Evolution*. Vol.22 No. 11.

Krogh A; Zeuthen E. 1941. The mechanism of flight preparation in some insects. *J. Exp. Biol.* 18, 1-10

Lara-Reséndiz, RA, Díaz de la Vega-Pérez AH, Jiménez-Arcos VH, Gadsden H, y Méndez-De la Cruz Fausto R. 2014. Termorregulación de dos poblaciones de lagartijas simpátridas: *Sceloporus lineolateralis* y *Sceloporus poinsettii* (Squamata: Phrynosomatidae) en Durango, México. *Revista mexicana de biodiversidad*, 85(3), 875-884. <https://dx.doi.org/10.7550/rmb.36603>

Lara-Reséndiz RA, Arenas-Moreno DM y Méndez- De la Cruz FR. 2013. Termorregulación diurna y nocturna de la lagartija *Phyllodactylus bordai* (Gekkota: Phyllodactylidae) en una región semiárida del centro de México. *Revista Chilena de Historia Natural* 86:127-135.

Larsen TH y Forsyth A. 2005. Trap Spacing and Transect Design for Dung Beetle Biodiversity Studies *Biotropica*, 37: 322–325.

Lobo JM y Halffter G. 2000. Biogeographical and ecological factors affecting the altitudinal variation of mountainous communities of coprophagous beetles (Coleoptera: Scarabaeoidea): a comparative study. *Conservation Biology and Biodiversity*. 93(1): 115-126.

Lobo, MJ y Halffter G. 2003. Biogeographical and Ecological Factors Affecting the Altitudinal Variation of Mountainous Communities of Coprophagous Beetles (Coleoptera: Scarabaeoidea): a comparative study. *Ann, Entomol, Soc, Am.* 93(1); 115-126. Vol. 93, no.1.

Lutterschmidt WI y Hutchison VH. 1997. The critical thermal maximum: history and critique. *Can. J. Zool.* 75, 1561–1574

Malhi, Y. 2010. The carbon balance of tropical forest regions, 1990-2005, *Current Opinion in Sustainability Science*, 2, 4, 237-244

Mann, M.E. y Jones, P.D. 2003. Global surface temperatures over the past two millennia. *Geophysical Research Letters*, 30: 1820–1823.

May ML. 1979. Insect thermoregulation. *Ann Rev Entomol* 24: 313–349.

McGeoch, MA, B. JV Rensburg, JV y Botes A. 2002. The verification and application of bioindicators: a case study of dung beetles in a savanna ecosystem. *Journal of Applied Ecology*, 39: 661-672.

Medina C, Lopera A, Vitolo A y Gill B. 2001. Escarabajos coprófagos (Coleóptero: Scarabaeidae: Scarabaeinae) de Colombia. *Biota Colombiana*. 2: 131-144.

Medina CA y Lopera-Toro A. 2001. Clave ilustrada para la identificación de géneros de escarabajos coprófagos (Coleoptera: Scarabaeinae) de Colombia. *Caldasia* Vol 22, No. 2.

Medina CA, Escobar, F, Kattan, G. 2002. Diversity, habitat use of dung beetles in a restored Andean landscapes *Biotropica* 34(1):181-187.

Medina y Pulido. 2009. Escarabajos coprófagos de la Orinoquía Colombiana. *Biota Colombiana* 10 (1 y 2).

Meehl GA, Stocker TF, Collins WD et al., 2007. Global climate projections. 747–845. In: Solomon, S, Qin D, Manning M et al., (eds.) *Climate Change. 2007: The Physical Science Basis. Contribution of Working Group I to the Fourth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change*. Cambridge University Press. Cambridge.

Mena BJ. 1999. Importancia térmica del vuelo en la configuración de las comunidades de coleópteros coprófagos en ecosistemas mediterráneos (Coleoptera: Scarabaeidae: Geotrupidae.) Tesis doctoral: Universidad de Alicante.

Montes de Oca E. 2001. Escarabajos coprófagos de un escenario ganadero típico de la región de los Tuxtlas, Veracruz, México: importancia del paisaje en la composición de un gremio funcional. *Acta Zool Mex (ns)* 82: 111-132.

Nichols E, Spector S, Louzada S, Larsen T, Amezcuita S, Favila ME. 2008. Ecological functions and ecosystem services provided by Scarabaeinae dung beetles, *Biological Conservation*, Volume 141, Issue 6.

Noriega, J.A.; Cubillos, A.M.; Castañeda, C.; Sanchez, A.M. (2008). Actividad diaria de colonización del recurso alimenticio en un ensamblaje de escarabajos coprófagos (Coleoptera: Scarabaeidae) en la Amazonía colombiana.

Pachauri, R.K. & Reisinger, A. 2007. Contribution of working groups I, II and III to the Fourth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change. IPCC. Geneva.

Pacheco Y, León G. 2001: Clasificación climática de la Orinoquia Colombiana a partir de los patrones de circulación atmosférica. *Meteorol. Colomb.* 4:117-120. ISSN 0124-6984. Bogotá, D.C. – Colombia.

Palacios M y Constantino L. 2006. Diversidad de Lepidópteros Rhopalocera en un Gradiente Altitudinal en la Reserva Natural el Pangan, Nariño, Colombia. *Boletín Científico. Centro de Museos. Museo de Historia Natural* 10: 258-278.

Parmesan C. 2006. Ecological and evolutionary responses to recent climate change. *Annual Review of Ecology Evolution and Systematics*, 37: 637–669.

Peterson AT, 2011. Ecological niche conservatism: A time-structured review of evidence. *Journal of Biogeography*, 38:817-827. <http://dx.doi.org/10.1111/j.1365-2699.2010.02456>.

Podrabsky JE & Somero GN. 2004. Changes in gene expression associated with acclimation to constant and fluctuating daily temperatures in an annual killfish *Austrofundulus limnaeus*. *Journal of Experimental Biology*, 207: 2237-2254.

Pörtner. HO. 2002. Physiological basis of temperature-dependent biogeography: trade-offs in muscle design and performance in polar ectotherms. *The Journal of Experimental Biology* 205, 2217–2230

Pulido A. 2009. Diversidad y distribución potencial de escarabajos coprófagos (Coleoptera: Scarabaeidae: Scarabaeinae) bajo escenarios de cambio climático en un paisaje fragmentado al Sur de Costa Rica. [Tesis de Maestría]. Escuela de Posgrado. Centro Agronómico Tropical de Investigación y Enseñanza – CATIE. 88pp.

Quintero IP, Osorio R, Castillo M y Higuera. 2007. Insectos. Pp. 87-122. En: Villarreal-Leal, H., J. Maldonado-Ocampo (comp.). 2007. Caracterización biológica del Parque Nacional Natural El Tuparro (Sector Noreste), Vichada. Colombia. Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt. Bogotá D.C, Colombia.

Ramirez, A, gutiérrez-fonseca, PE. Ecological ensembles and assemblages - a reply to Monge-Nájera. *Revista de Biología Tropical*, [S.l.], v. 64, n. 2, p. 817-819, may 2016. ISSN 2215-2075.

Rangel Ch. 2015. La biodiversidad de Colombia: significado y distribución regional. *Rev. Academia Colombiana de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales*. 39(151):176-200.

Raymond BH y Pianka RE. "Lizard Thermal Biology: Do Genders Differ?" *The American Naturalist* 170, no. 3

Régnière, J. 2009. Predicting insect continental distributions from species physiology. *Unasylva* 231/232, Vol. 60: 37-42.

Régnière, J. y St-Amant, R. 2008. BioSIM 9 user's manual. Information Report LAU-X-134. Quebec, Canadá, Natural Resources Canada, Canadian Forest Service, Laurentian Forestry Centre.

Rinehart JP, Yocum GD y Denlinger DL. 2000. Developmental upregulation of inducible hsp70 transcripts, but not the cognate form, during pupal diapause in the flesh fly, *Sarcophaga crassipalpis*. *Insect Biochemistry and Molecular Biology*, 30: 515–521.

Root, TL, Price, JT, Hall, KR., Schneider, SH, Rosenzweig, C y Pounds JL. 2003. Fingerprints of global warming on wild animals and plants. *Nature*, 421: 37–42.

Rudas G, Marcelo D, Armenteras D, Rodríguez N, Morales M, Delgado LC y Sarmiento A. 2007. Biodiversidad y actividad humana: relaciones en ecosistemas de bosque subandino en Colombia. Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt. Bogotá D. C., Colombia. 128 p

Schär C, Vidale PL, Lüthi D, Frei C, Häberli C, Liniger MA y Appenzeller C. 2004. The role of increasing temperature variability in European summer heatwaves. *Nature*, 427: 332-336.

Seebacher F y Franklin CE. 2012. Determining environmental causes of biological effects: the need for a mechanistic physiological dimension in conservation biology. *Philosophical Transactions of the Royal Society B*, 367: 1607–1614.

Sinervo, BF. Méndez-De la Cruz, DB. Miles B. Heulin E. Bastiaans M. Villagrán-Santa Cruz, R, Lara-Reséndiz N. Martínez-Méndez ML. Calderón-Espinosa RN. Meza- Lázaro H. Gadsden LJ. Ávila, M. Morando, IJ. De la Riva PV. Sepúlveda CF, Rocha D, bargüengoytia CA. Puntriano M. Massot V, Lepetz TA. Oksanen DG. Chapple AM. Bauer WR. Branch J. Clobert J y. Sites W. 2010. Erosion of lizard diversity by climate change and altered thermal niches. *Science* 328:894-899.

Soberón J y Nakamura M. 2009. Niches and distributional areas: concepts, methods and assumptions. *Proceedings of the National Academy of Sciences of United States of America*, 106(Suppl 2): 19644–19650.

Solís A. 2007. Métodos y Técnicas de Recolecta para Coleópteros Scarabaeoideos. Instituto Nacional de Biodiversidad, Santo Domingo, Heredia, Costa Rica (Consultado: 22 marzo 2014, <http://www.inbio.ac.cr/papers/meto-col-scarabaeoidea/metoscar.pdf>). 1-17

Soto A, Apablaza J, Norero A, Estay P. 1999. Requerimientos térmicos de *Trialeurodes vaporariorum* (Hemiptera: Aleyrodidae) en tomate (*Lycopersicon esculentum*). *Ciencia e Investigación Agraria* 26: 37-42.

Spector, S. & Ayzama, S. 2003. Rapid turnover and edge effects in dung beetle assemblages (Scarabaeidae) at a Bolivian Neotropical Forest-Savanna Ecotone. *Biotropica* 35: 394-404.

Stevens, G. C. 1989. The latitudinal gradients in geographical range: how so many species co-exist in the tropics? *American Naturalist* 133: 240-256.

Suárez-Badillo HA y Ramírez-Pinilla, MP. 2004. Anuros del gradiente altitudinal de la estación experimental y demostrativa el Rasgón (Santander, Colombia) Anura from an altitudinal gradient at field station El Rasgón (Santander, Colombia). *Caldasia* 26(2) 2004: 395-416

Tejedo M, Duarte, H, Gutiérrez-Pesquera LM, Beltrán JF, Katzenberger M, Marangoni F, Navas CA, Nicieza AG, Relyea RA, Rezende EL, Richter-Boix A, Santos M, Simon M, Sole M. 2012. El estudio de las tolerancias térmicas para el examen de hipótesis biogeográficas y de la vulnerabilidad de los organismos ante el calentamiento global. Ejemplos en anfibios. *Bol. Asoc. Herpetol. Esp.* 23(2).

Terblanche JS, Deere JA, Clusella-Trullas S, Janion C, Chown SL. Critical thermal limits depend on methodological context. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*. 2007; 274(1628):2935-2943. doi:10.1098/rspb.2007.0985.

Terblanche JS, Hoffmann AA, Mitchell KA, Rako. L.; Peter C. Roux L.; Chown. AL. 2011. Ecologically relevant measures of tolerance to potentially lethal temperatures. *The Journal of Experimental Biology* 214, 3713-3725

Townsend AR, Cleveland CC, Houlton BZ, Alden CB y White JW. 2011. Multi-element regulation of the tropical forest carbon cycle. *Front. Ecol. Environ.* 9:47. doi: 10.1890/100047

Vannier G. 1994. The thermobiological limits of somefreezing tolerant insects: the supercooling and thermostupor points. *Acta Oecologica* 15: 31–42.

Verdu JR, Arellano L, Numa C y Mico´ E. 2007. Roles of endothermy in nichedifferentiation for ball-rolling dung beetles (Coleoptera: Scarabaeidae) along an altitudinal gradient. *Ecol Entomol* 32: 544–551.

Verdú JR, Díaz A, Galante E. Thermoregulatory strategies in two closely related sympatric *Scarabaeus* species (Coleoptera: Scarabaeinae). *Physiol Entomol.* 2004; 29:32-38

Verdú, JR. L. Arellano L, Numa C. 2006. Thermoregulation in endothermic dung beetles (Coleoptera: Scarabaeidae): Effect of body size and ecophysiological constraints in flight, *Journal of Insect Physiology*, Volume 52.

Verdu´JR, Alba-Tercedor J, Jimenez-Manrique M. 2012 Evidence of Different Thermoregulatory Mechanisms between Two Sympatric *Scarabaeus*Species Using Infrared Thermography and Micro-Computer Tomography. *PLoS ONE* 7(3)

Victorino, A. (comp.) 2012. Bosques para las personas: Memorias Del Año Internacional de los Bosques 2011. Instituto de Investigación de Recurso Biológicos Alexander von Humboldt y Ministerio de Ambiente y Desarrollo Sostenible. Bogotá, D.C., Colombia. 120 pág.

Viviroli D y Weingartner, R. 2004. Hydrologische Bedeutung des europäischen Alpen-raums. *Hydrologischer Atlas der Schweiz*, Tafel 6.4, Bern.

Williams SE, Shoo LP, Isaac JL, Hoffmann AA y Langham G. 2008. Towards an integrated framework for assessing the vulnerability of species to climate change. *PLoS Biol*, 6: e325.

Zalom F, Goodel P, Wilson L, Barnett, W. y Bentley W, 1983. Degree-days: the calculation and use of heat unit in pest management. University of California, Davis, C.A, USA.

## **CAPITULO 2**

### **Artículo científico**

Este Artículo está escrito en formato de LA REVISTA ORINOQUIA

Diversidad del ensamblaje de escarabajos coprófagos en un gradiente altitudinal de la Orinoquía colombiana.

Diversity of the assembly of coprophagous beetles) in an altitudinal gradient of the Colombian Orinoquía.

Jenny Ramirez-gutierrez<sup>1\*</sup>, Alejandro Lopera-Toro<sup>2</sup>, Jesús M. Vásquez<sup>3</sup>

<sup>1</sup>Programa de Biología, Universidad de los Llanos, Meta Colombia.

Jenny.ramirez@unillanos.edu.co

<sup>2</sup>Asociación Gaica. Colombia. Alejandro.lopera@gmail.com

<sup>3</sup>Grupo de investigación Evaluación, Manejo y Conservación de Recursos Hidrobiológicos y Pesqueros. Instituto de Ciencias Ambientales de la Orinoquia Colombiana (ICAOC).

Universidad de los Llanos. jvasquez@unillanos.edu.co

**Resumen:** Los patrones de diversidad a nivel altitudinal permiten evidenciar la dinámica de los organismos ante la acelerada fragmentación del hábitat como consecuencia de las diferentes acciones antropogénicas. Se analizó el ensamblaje de escarabajos coprófagos (Scarabaeinae) a lo largo de tres estaciones dentro de un gradiente altitudinal (piedemonte, bosque pre-montano y montano) en la vereda el alto Vergel, Cubarral Meta entre las épocas de lluvias y seca de 2016. En cada estación fue ubicado un transecto lineal, donde se marcaron 5 puntos distanciados 50 m, instalándose en cada uno una trampa de caída cebada con excremento humano y revisadas durante 72 horas. Se capturaron 1.267 individuos, agrupados en 10 géneros y 20 especies, de las cuales las más abundantes fueron *Canthon politus*, *Scybalocanthon sp*, *Eurystemus caribaeus* y *Dichotomius protectus* reportando el 70% de la abundancia capturada para el área de estudio. Los valores más altos de abundancia fueron observados durante la época de lluvias en las tres estaciones (620 individuos) y los más bajos en época de transición (294 individuos). Los valores más altos de riqueza fueron en la estación uno (12 especies) y el más bajo en la estación tres (6 especies). Con el análisis de similitud se determinó que las estaciones dos y tres forman un grupo homogéneo de especies que difiere de la estación uno. Se demuestra que las especies en las estaciones uno y tres registraron la mayor

abundancia debido al estado de la cobertura natural, la oferta del recurso y la productividad primaria que ofrece cada rango altitudinal.

**Palabras clave:** Ensamblaje, coprófago, variación altitudinal, cobertura natural

**Abstract.** The diversity patterns at the altitudinal level make it possible to demonstrate the dynamics of the organisms in the face of the accelerated fragmentation of the habitat as a consequence of the different anthropogenic actions. The assemblage of scarab beetles (Scarabaeinae) was analyzed over three seasons within an altitudinal gradient (piedmont, premontane and montane forest) in the path of Alto Vergel, Cubarral Meta between the rainy and dry seasons of 2016. In each station was located a linear transect, where 5 points were marked 50 m apart, each one installing a fall trap primed with human excrement and checked for 72 hours. 1,267 individuals were captured, grouped into 10 genera and 20 species, of which the most abundant were *Canthon politus*, *Scybalocanthon sp*, *Eurysternus caribaeus* and *Dichotomius protectus* reporting 70% of the abundance captured for the study area. The highest values of abundance were observed during the rainy season in the three seasons (620 individuals) and the lowest in the transition period (294 individuals). The highest values of richness were in season one (12 species) and the lowest in season three (6 species). With the analysis of similarity it was determined that stations two and three form a homogeneous group of species that differs from station one. It is shown that the species in stations one and three recorded the highest abundance due to the state of the natural cover, the supply of the resource and the primary productivity offered by each altitudinal range.

Keywords: Assemblage, coprophage, altitudinal variation, natural coverage

**INTRODUCCIÓN** .La distribución de las especies está dada por una serie de variables tanto bióticas como abióticas (Pulido, 2009), por esto es importante conocer cómo se relacionan las comunidades bióticas con las características físicas y biológicas, y así establecer el grado de afectación que se da en las especies por los cambios inducidos por la actividad humana. Los escarabajos coprófagos presentan una amplia distribución geográfica y pueden llegar a colonizar una gran variedad de hábitats (Halfpter y Davila, 1991). Dado que muchas de las especies tienden a especializarse en un rango altitudinal, tipo de suelo y tipo de bosque (Escobar, 2000), este grupo de insectos es atractivo para la

realización de monitoreos biológicos (Celi y Dávalos, 2001). A escala del paisaje la diversidad del ensamblaje de los coprófagos está modulada por el área de los parches de bosque (Escobar, 2004), la configuración espacial de las coberturas vegetales (Hernández & Sánchez, 1992), la calidad de la matriz productiva (Nichols et al., 2008) y por la historia de uso antrópico.

En la región de la Orinoquía colombiana son escasos los estudios básicos sobre la distribución de las especies (Carvajal y Murillo, 2006; Morales-Castaño et al., 2009; Trujillo, 2009; Usma & Trujillo, 2011; Rangel, 2015) siendo esto un punto clave para evaluar la transformación que viene sufriendo esta región en sus cuatro zonas bioclimáticas: piedemonte, altillanura, sabana inundable, zonas de páramo y zonas de alta montaña, causa principalmente de la implementación de ganadería extensiva, producción agrícola, minería, procesamiento de hidrocarburos y expansión de monocultivos provocando mayor cobertura de pastizales en zonas de bosques (FAO, 1966)

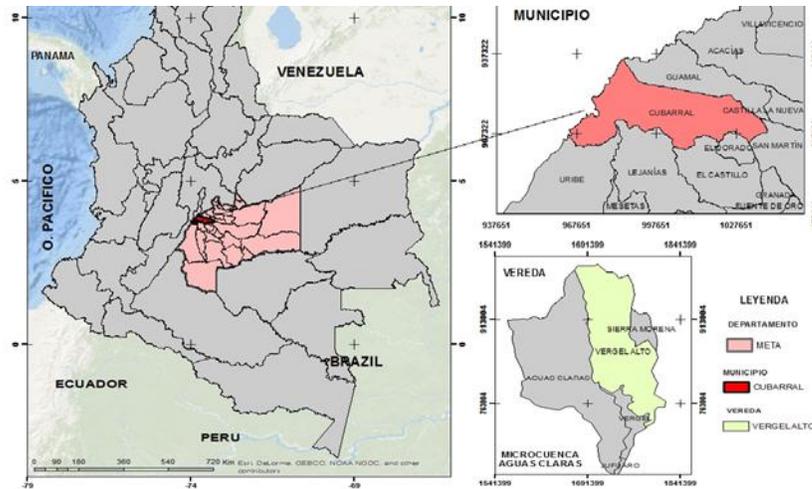
Por lo tanto, el presente trabajo tiene como finalidad ampliar la información sobre los escarabajos coprófagos que habitan en la región de la Orinoquía (piedemonte, Bosque premontano y montano); así como establecer en el gradiente la composición y estructura del ensamblaje y posibles ítems de valoración ecosistémica que sean útiles para una evaluación ecológica sobre el impacto de las acciones antropogénicas en la región y en particular este grupo de insectos.

## **Materiales y Métodos.**

**Area de estudio.** El estudio se realizó en la vereda El Vergel Alto del municipio de Cubarral, en el Departamento del Meta, ubicado a 03°46'45" Latitud Norte - 73°51'50" Longitud Oeste (Figura 1). La temperatura media anual varía entre 12°C y 23°C. Se encuentra conectada al río Humea (Subzona Hidrográfica del Río Ariari) teniendo su origen en el alto de la Sierra Morena, en el que confluyen importantes riachuelos como son: río Cristalino, caño Central, la Cristalina (Carvajal, 2014).

Se definieron tres transectos altitudinales definidos como estación 1 (E1), estación 2 (E2) y estación (E3). Las dos primeras estaciones son fincas pertenecientes a habitantes cofundadores de la vereda (3°49'39.00"N 73°53'22.00"W; 3°50'28.80"N 73°53'9.80"W) y lo concerniente a la tercera estación se ubica la reserva las Palmeras (3°51'55.70"N

73°54'0.30"W) la cual comprende una zona de aproximadamente 250 hectáreas de bosque natural. De esta manera los dos primeros rangos tienen un objeto de aprovechamiento selectivo de especies maderables valiosas y se consideran medianamente intervenidos, encontrándose en la parte alta de la vereda bosques primarios.



**Figura 1.** Localización de la zona de estudio en el municipio de Cubarral, Meta. Tomado de: Morales-G et al., 2017.

**Métodos de muestreo.** Se realizaron tres muestreos entre abril, agosto y diciembre de 2016. En cada estación se ubicó un transecto lineal. En el que se colocaron cinco trampas de caída separadas por 50 m una de la otra.

**Técnicas de captura.** De acuerdo a lo propuesto por Solís (2007) y Álvarez et al. (2004), las trampas se diseñaron con vasos plásticos de 16 onzas enterradas a ras de suelo y la trampa cubierta mediante el diseño de un techo con dos palillos para pincho y un plato de tamaño mediano en icopor. Un tercio del volumen del recipiente se llenó con agua mezclada con detergente para el sacrificio de los ejemplares al caer en la trampas Las trampas se recibieron con excremento humano los días en que estuvieron abiertas. El contenido de las trampas se revisó cada 24 horas en tres días efectivos de muestreo para cada localidad. Los especímenes fueron guardados en alcohol al 70% y la determinación taxonómica se realizó con el uso de la clave ilustrada para la identificación de géneros

de escarabajos coprófagos (Coleoptera: Scarabaeinae) de Colombia (Medina & Lopera, 2001) y el apoyo de colección CALT-ECC (Colección Alejandro Lopera Toro- Escarabajos Coprófagos de Colombia).

**Análisis estadístico.** Se elaboró un listado general con las especies de escarabajos coprófagos recolectados y su abundancia en las tres estaciones. Además, las especies fueron organizadas en grupos funcionales: gran cavador (>10 mm), pequeño cavador (<10mm), gran rodador (>10 mm), pequeño rodador (<10 mm) y residentes, según las clasificaciones propuestas por Halffter y Edmonds (1982) y Hanski y Cambefort (1991). Se utilizaron los datos registrados de las trampas de excremento humano, para obtener información sobre los principales atributos comunes: número de especies, número de individuos por especie, composición (géneros y especies). La abundancia y riqueza de especies se consideró como el número total de individuos capturados por especie y el número total de especies registradas en cada estación. La riqueza se comparó a un mismo nivel de cobertura de muestreo (Chao y Jost 2012); la cobertura de muestreo (C.hat) representa la proporción del número total de individuos en una comunidad, pertenecientes a las especies representadas en la muestra. La riqueza esperada se determinó mediante los estimadores Chao 1, basado en la abundancia de cada especie y Jackknife 1 y Bootstrap, basados en presencia y ausencia (Colwell y Coddington 1994). La representatividad del muestreo se evaluó construyendo curvas de acumulación de especies para cada estación, mediante el método no lineal de Clench utilizando el programa EstimateS v.9.0.

## **Resultados**

Se capturó un total de 1267 especímenes, 10 géneros con 20 especies de Scarabaeinae. Los géneros con el mayor número de especies fueron *Deltochilum* (5sp), *Dichotomius* (4 sp) y *Eurysternus* (3sp) y los que tuvieron el menor número de especies fueron *Canthon*, *Uroxys*, *Scybalocanthon*, *Phanaeus* y *Coprophanaeus* con una especie cada uno (tabla 1). Las especies más abundantes fueron *Canthon politus*, *Scybalocanthon* sp., *Eurysternus caribaeus*, *Dichotomius protectus* y *Deltochilum* (*Deltohyboma*) sp.2 representando el 70% del total de individuos colectados.

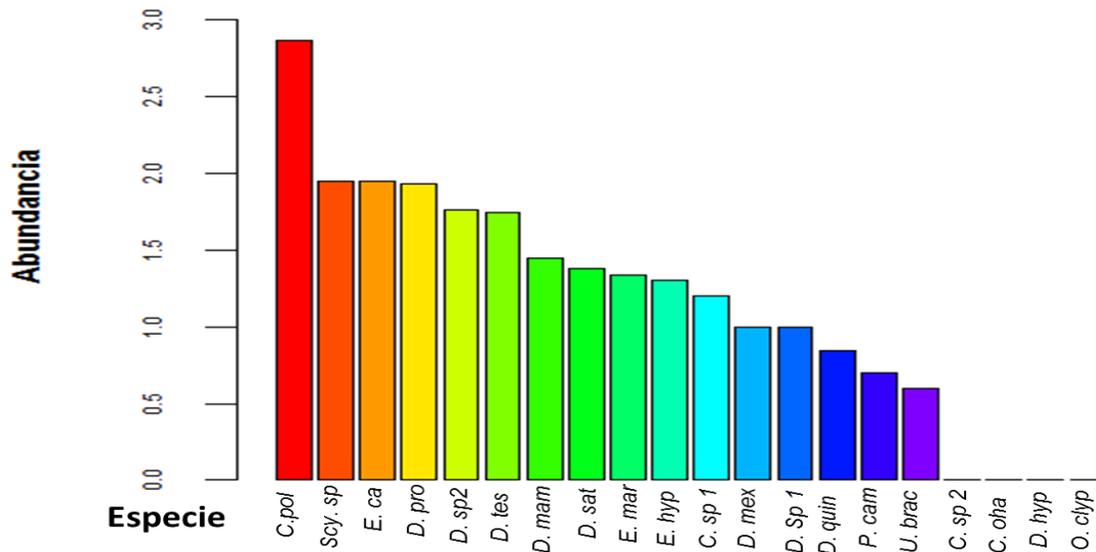
El mayor número de especies se registró en la estación uno donde se encontraron 12 especies en comparación a las seis y siete especies de las estaciones dos y tres. El

número de individuos tuvo un comportamiento diferente al presentarse el mayor valor en la estación tres y el menor en la estación dos (Figura 2).

Las estaciones uno y dos comparten la especie *Dichotomius protectus*. Las estaciones dos y tres comparten las especies *Canthon politus*, *Deltochilum tessellatum*, *Eurystemus marmoreus* y *Uroxys aff brachiali*. Las especies *Canthidium sp*, *Canthidium sp 2*, *Coprophanaeus ohausi*, *Deltochilum sp1*, *Dichotomius mamillatus*, *Dichotomius quinquelobatus*, *Eurystemus caribaeus*, *Eurystemus hypocrita*, *Onthophagus aff clypeatus*, *Phanaeus cambeforti* y *Scybalocanthon sp* fueron exclusivas para la estación uno. *Deltochilum mexicanum* fue exclusiva para la estación dos o intermedia y para la estación tres las especies *Deltochilum hyponum*, *Deltochilum sp2* y *Dichotomius satanas* solo se reportaron para esta altitud. Las tres estaciones en conjunto no compartieron ninguna de las especies reportadas en el presente estudio.

**Tabla 1.** Abundancias de la fauna de escarabajos coprófagos (Coleoptera: Scarabaeinae) en tres localidades de un gradiente altitudinal de la vereda el Alto Vergel, Meta. Gremio: R= Rodador, C= Cavador, E= Endocóprido. Actividad: D=Diurno, N=Nocturno, CV= Crepuscular-Vespertino. // \*= Especies únicas en la estación uno., \*\*= Especies únicas en la estación dos. , \*\*\* = especies únicas para la estación tres. Preferencia: B= Bosque, Mixto= Bosque y zonas abiertas.

Especie	Grupo funcional	Estación 1	Estación 2	Estación 3	Total
<i>Canthidium sp 1</i>	C/D	16*	-	-	16
<i>Canthidium sp 2</i>	C/D	1*	-	-	1
<i>Canthon sp 18H</i>	R/N	-	288	450	776
<i>Coprophanaeus ohausi</i> (Felsche, 1991)	C/D	1*	-	-	1
<i>Deltochilum hyponum</i> (Buquet, 1844)	R/D	-	-	1***	1
<i>Deltochilum mexicanum</i> (Burmeister, 1848)	R/D	-	10**	-	10
<i>Deltochilum sp1</i>	R/D	10*	-	-	10
<i>Deltochilum sp2</i>	R/D	-	-	58***	58
<i>Deltochilum tessellatum</i> (Bates, 1870)	R/D	-	7	49	56
<i>Deltochilum tessellatum</i> (Bates, 1870)	C/N	-	-	24***	24
<i>Dichotomius aff satanas</i> (Harold, 1867)	C/N	28*	-	-	28
<i>Dichotomius mamillatus</i> (Felsche, 1901)	C/N	74	12	-	86
<i>Dichotomius protectus</i> (Harold, 1867)	C/N	7*	-	-	7
<i>Dichotomius quinquelobatus</i> (Felsche, 1901)	En/CV	89*	-	-	89
<i>Dichotomius quinquelobatus</i> (Felsche, 1901)	En/CV	20*	-	-	20
<i>Eurystemus caribaeus</i> (Herbst, 1789)	En/CV	-	19	3	22
<i>Eurystemus hypocrite</i> (Balthasar, 1939)	C/D	1*	-	-	1
<i>Eurystemus marmoreus</i> (Castelanu, 1840)	C/D	5*	-	-	5
<i>Eurystemus marmoreus</i> (Castelanu, 1840)	R/D	90*	-	-	90
<i>Onthophagus aff clypeatus</i> (Blanchard, 1846)	C/N	-	3	1	4
<i>Phanaeus cambeforti</i> (Arnaud, 1982)					
<i>Scybalocanthon sp</i> (Martínez 1948)					
<i>Uroxys aff brachialis</i> (Arrow, 1933)					
<b>Total de especies= 20</b>		<b>342</b>	<b>339</b>	<b>586</b>	<b>1267</b>
<b>Total de especies por estación</b>		<b>12</b>	<b>6</b>	<b>7</b>	



**Figura 2.** Riqueza y abundancia observada de las especies de escarabajos coprófagos en las tres estaciones del gradiente altitudinal en la vereda el Alto Vergel, Meta Colombia, donde se realizaron los muestreos.

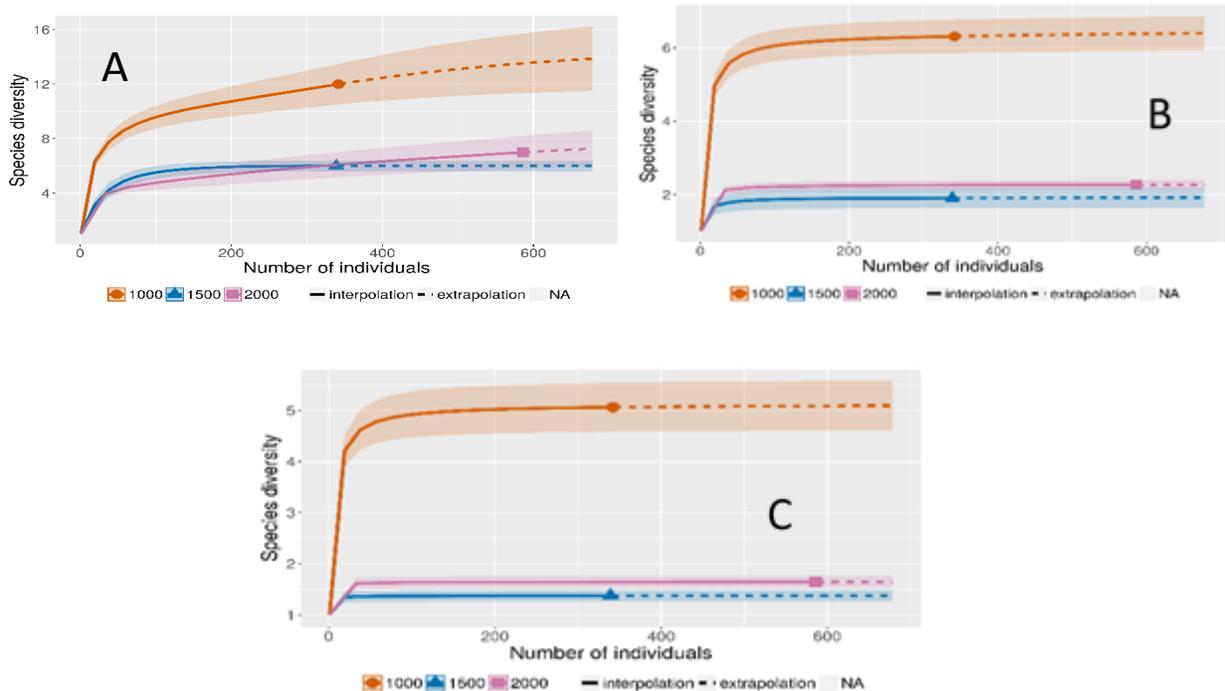
En la remoción del excremento y la actividad diaria de los escarabajos coprófagos se reportaron siete especies como rodadoras, diez cavadoras y tres endocópridos. Respecto a su preferencia de actividad diaria se registraron once especies diurnas, seis nocturnas y tres crepusculares y vespertinas entre las tres estaciones.

**Representatividad del muestreo:** Las tres estaciones alcanzaron porcentajes de representatividad superiores al 85%. La estación dos mostró los porcentajes más altos. El valor más alto fue para el índice Chao1 en la estación dos con 100% (Tabla 2.) Por otro lado, la curva de acumulación de especies de la estación dos muestra una curva asintótica que llegan a estabilizarse; y confirma los índices de Chao1 y Jackknife 1. El mayor número de especies observadas se encontró en las estaciones uno y tres, fue menor en la estación dos. Sin embargo, los límites de confianza de las estaciones dos y tres atienden a solaparse. La comparación de la riqueza entre las estaciones se realizó con un 99% de cobertura que corresponde al menor porcentaje obtenido en la estación tres. Esto indica un muestreo aceptable y con suficientes muestras para registrar la mayoría de las especies de esa estación (Figura 3).

**Tabla 6.** Abundancia, riqueza, completitud (C.hat) y porcentajes de eficiencia de los índices utilizados para cada estación no paramétricos de la riqueza observada y esperada de cada estación evaluada. N = número de individuos observados en las tres estaciones. Sobs = Riqueza total observada, Sm = Riqueza estimada (Cobertura 99%), C.hat: Estimador de cobertura de muestreo (Chao & Jost, 2012). Negrilla= Valor más alto de C.hat.

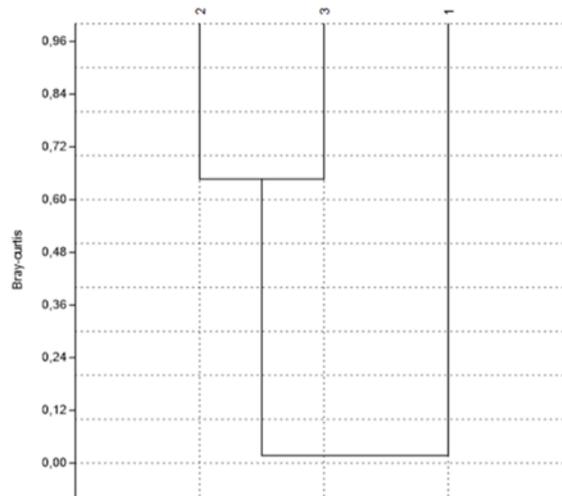
	E1	E2	E3
<b>N</b>	342	339	586
<b>S.obs</b>	12	6	<b>7</b>
<b>C.hat</b>	0.9912	NaN	<b>0.9966</b>
<b>Chao 1 (%)</b>	80,05	100	87,5
<b>Jacknife 1 (%)</b>	80,6	100	78,38
<b>Bootstrap (%)</b>	91,67	97,88	89,17

La mayor riqueza estimada se encontró en las estaciones uno y dos y fue menor en la estación tres. Se observa, que los valores de riqueza a lo largo del transecto no muestran diferencias significativas entre las estaciones dos y tres donde sus límites se solapan; sin embargo se observan diferencias significativas con la estación uno donde sus límites no se solapan con las otras dos estaciones (figura 3)



**Figura 3.** Diversidad de los escarabajos coprófagos a lo largo del gradiente altitudinal (estación 1, estación 2 y estación 3). 11A: diversidad orden q0, 11B: diversidad q1, 11C: diversidad q2.

**Similitud:** Este análisis basado en el índice de Bray-curtis se encontró que las estaciones dos y tres son las más parecidas con un valor del 68% de similitud. La estación uno es diferente de estas dos estaciones con un valor cercano a cero, indicando que las tres estaciones son significativamente diferentes (Figura 4).



**Figura 4.** Dendrograma de similaridad según la abundancia del ensamblaje de coprófagos presente en las tres estaciones, utilizando como índice el porcentaje de similitud de Bray-Curtis.

#### **Discusión.**

**Diversidad a lo largo del gradiente altitudinal.** Los resultados de riqueza reportados en este estudio con 10 géneros y 20 especies son bajos en comparación con otros estudios realizados en la Orinoquia Colombia aunque los estimadores de riqueza indicaron que hubo una buena representatividad del muestreo en las diferentes elevaciones. El número de géneros y especies no supera a los registrados por Quintero et al., (2007) con 14 géneros y 27 especies y por Medina y Pulido (2009) con 29 géneros y 27 especies reportados para el departamento del Vichada. Para la zona de la selva de Matavén se registraron 12 géneros y 33 especies (Higuera y Ospina, 2009). Los valores obtenidos en estudios de escarabajos coprófagos en gradientes altitudinales fueron similares a los reportados por Escobar y Chacón (2000) quienes obtuvieron 10 géneros y 17 especies en un rango entre los 1800m y los 2000m en el municipio de Ricaurte, Nariño. Botina y

Castillo (2012) reportaron para un transecto de 670m a 2962 m 14 géneros y 31 especies para el municipio de Barbacoas, Nariño concluyendo en estos estudios que la riqueza mantiene una mayor concentración de número de especies en zonas bajas y que tienden a disminuir rápidamente después de los 2250m, como es esperado en gradientes donde la riqueza tiende a disminuir al aumentar la altitud (Lobo y Halffter, 2000; Esparza y Amat, 2007). Escobar et al., (2005) reporta que la altura es un componente principal que influye en la diversidad de los escarabajos para la cordillera oriental de los Andes colombianos en rangos entre los 1000m y 2250 m y que la mayor riqueza de especies se presentó en las altura medias. Martínez et al., (2009) registran 15 géneros y 29 especies en cuatro estaciones, ubicadas entre los 50 m y los 940 m en la cuenca media y baja del río Gaira de la vertiente Noroccidental colombiana reportando que la altitud, la temperatura y la humedad no explican las diferencias en la distribución de la comunidad, de escarabajos coprófagos indicando que otras variables, como la cobertura vegetal, la densidad de la vegetación y el tipo de suelo pueden jugar un papel en la estructura de la comunidad de estos insectos.

La riqueza reportada a lo largo del gradiente altitudinal no mostró una tendencia clara respecto a la variable de altitud ya que, con los datos obtenidos es difícil inferir una distribución lineal o de zonas intermedias como lo plantea Escobar et al., (2005). Sin embargo, los datos en zonas bajas mostraron una alta representatividad (12ssp) que fue disminuyendo progresivamente en las zonas intermedias (6ssp) y altas (7ssp) lo que puede inferir que la alta riqueza en la estación uno puede estar relacionada a las adaptaciones de las especies de Scarabaeinae influenciadas por la variabilidad térmica, por la cobertura vegetal y por la productividad y por lo tanto con mayor presencia en esta estación es de especies de bosques de tierras bajas y con muy pocas especies de zonas altas (Lobo y Halfter, 2000).

**Variabilidad en la estructura del ensamblaje.** La diferencia entre el ensamblaje de escarabajos coprófagos presente en las tres estaciones varió significativamente en la presencia y/o ausencia, en la abundancia con el mayor porcentaje en zonas altas (Estación 3 con el 43%) y en las especies dominantes registradas. Esta variación puede ser explicada por variables ambientales y biológicas externas a los escarabajos, principalmente a la pérdida de la cobertura vegetal debido a que las zonas de piedemonte, bosques montanos y premontanos han sufrido cambios históricos en sus coberturas naturales y modificaciones en la textura y densidad del suelo para la implementación de cultivos rotativos, ganadería, tala de madera y asentamiento humano.

Este tipo de actividades provocan en los escarabajos coprófagos respondan de manera negativa a disturbios como la fragmentación y transformación de los hábitats naturales (Amat *et al.* 1997, Escobar 1998, Escobar 2000). La variación también se puede explicar desde el punto de vista fisiológico, donde la respuesta diferencial frente a la temperatura por parte de las especies les permite colonizar diferentes alturas donde la presión por el recurso es menor (Addo-Bediako *et al.*, 2002; Angilleta, 2009; Verdu *et al.*, 2004) La interacción entre estas dos variables (ambientales y fisiológicas) delimitan la distribución actual de las especies como se reporta en este estudio.

Por otro lado, la tendencia en la disminución de la riqueza y la diversidad de los escarabajos coprófagos con el aumento de altura puede deberse a varios factores entre ellos a la disminución del área de hábitats favorables en elevaciones altas, reducción de la diversidad de recurso alimenticio, las condiciones edáficas desfavorables para la fauna coprófaga y reducción de la productividad primaria (Escobar y Valderrama, 1995), debido a las bajas temperaturas y como acá se presenta y se discute antes, también como respuesta a la variación en la tolerancia térmica, donde las especies que viven a zonas más altas deben invertir energía en las proteínas o en estrategias comportamentales (periodos de actividad) que los protegen del frío mientras que las zonas bajas no tienen esa preocupación debido a la estabilidad climática que es mucho menor a medida que se asciende en altura. Este es un balance donde se invierte energía en protegerse de la variación climática pero se gana al acceder a recursos que las especies de zonas bajas no disponen. Al parecer dada la mayor riqueza de especies a 1000 m.s.n.m., se propone que hay una mayor presión de selección sobre las especies que apuestan por proteínas protectoras que por las que apuestan por menor protección pero mayor cantidad de recurso.

La estructura espacial y temporal entre las especies del ensamblaje muestra una similitud del 68% formando dos grupos. El primer grupo formado por las estaciones 2 y 3 al compartir cuatro especies (*Canthon* sp 18H, *D. tessellatum*, *E. marmoreus* y *U. aff brachialis*) de distribución amplia. La estación 1 formando un único grupo con 11 especies entre las cuales nueve solo se registraron para esta estación y dos consideradas restringidas para los 1000 m.s.n.m. No se reportó ninguna especie exclusiva para la estación 2. Esto indicaría la existencia de una segregación espacial única de las especies para altitudes bajas. Este ordenamiento de segregación espacial tan marcado entre las estaciones puede deberse a tres medidas que se relacionan en conjunto. La primera

medida por las desfavorables condiciones de coberturas naturales en que cerca del 85 % de la extensión original de los bosques andinos han desaparecido a causa de la extracción de maderas finas y la adecuación de tierras para la agricultura y ganadería (Andrade, 1992); lo cual implica zona de barreras a lo largo del gradiente (Escobar y Chacón de Ulloa, 2000). Según Dodson y Gentry (1991) documentan un alto número de casos en que las especies se han visto afectadas por la extinción en los bosques húmedos tropicales debido a la deforestación masiva. La segunda medida sugiere que las especies prefieren colonizar zonas con variables climáticas estacionales, con una especificidad en los requerimientos ecológicos de las especies, y variabilidad en la disponibilidad de recursos alimenticios como las principales causas de los elevados niveles de biodiversidad para las zonas bajas. (Medina et al. 2002). Y por último, la tercera medida y la cual está sujeta a las dos anteriores puede explicar el ordenamiento y la segregación entre las especies basándose en la hipótesis de variabilidad climática o estacional en que el clima se vuelve más variable hacia altitudes mayores, y el segundo, que las especies a altitudes mayores exhiben tolerancias climáticas (fisiológicas) más amplias que las especies que habitan en altitudes menores lo que cual restringe la riqueza de especies para las elevaciones mayores de 2000 m.n.s.m (Stevens, 1989; Chown et al., 2004). Los patrones de actividad temporal y especial están influenciados por estrategias de termorregulación (Verdu et al., 2007).

### **Conclusiones.**

La diferencia entre el ensamblaje de escarabajos coprófagos presente en las tres estaciones varió significativamente tanto en la presencia y/o ausencia, en la abundancia y dominancia de las especies registradas.

Se presentó segregación especial y temporal entre las tres estaciones marcando patrones de diversidad en relación con las condiciones ambientales de los hábitats.

Las especies no registraron gran variación por las épocas de lluvias o secas lo que indican pueden no están influenciadas con cambios en la precipitación.

### **Bibliografía.**

Addo-Bediako A, Chown SL, Gaston KJ (2000) Thermal tolerance, climatic variability and latitude. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 267, 739–745

Álvarez M, Córdoba S, Escobar F, Fagua G, Gast F, Mendoza H, Ospina M, Umaña A, Villareal H. 2004. Manual de métodos para el desarrollo de inventarios de Biodiversidad. Instituto de Investigación de Recursos Biológicos von Humboldt. Grupo de exploración y monitoreo Ambiental. Pág. 151-170

Amat-García Germán; Lopera-Toro Alejandro; Amézquita-Melo Sandra Jimena. (1997). Patrones de distribución de escarabajos coprófagos (Coleoptera: Scarabaeidae) en relicto del bosque altoandino, cordillera oriental de Colombia. *Caldasia* Vol. 19, Nos. 1-2.

Angilletta, M.J. 2009. *Thermal adaptation: a theoretical and empirical synthesis*. Oxford University Press. Oxford.

Botina, C y Castillo, J .2012. Estructura de las comunidades de escarabajos coprófagos (Coleoptera: scarabaeidae: scarabaeinae) en un gradiente altitudinal en el departamento de Nariño al suroccidente de Colombia. Informe final de Trabajo de Grado. Universidad de Nariño, San Juan de Pasto.

Carvajal, L. 2014. Conservación y Recuperación del loro Orejiamarillo. (*Ognorhynchus icterotis*) en el Piedemonte Llanero. Reserva Natural Las Palmeras, Cubarral, Meta.

Celi J, Dávalos A. 2002. Manual de monitoreo: los escarabajos peloteros como indicadores de la calidad ambiental. EcoCiencia. Quito. 71 pag.

Chao, A. & Jost, L. 2012. Coverage-based rarefaction and extrapolation: standardizing samples by completeness rather than size. *Ecology*, 93, 2533–2547.

Chown SL y Nicolson S. 2004. *Insect Physiological Ecology. Mechanism and patterns*. Oxford: Oxford University Press.

Cowell R K., Coddington J.A. (1994). Estimating Terrestrial Biodiversity through Extrapolation. *Philosophical Transactions: Biological Sciences*, Vol. 345, No. 1311, Biodiversity: Measurement and Estimation, 101-118.

Dodson, C. y A. H. Gentry, A. H. 1991. Biological extinction in western Ecuador. *Ann. Missouri Bot. Gard.* 78: 273-295.

Escobar F, Chacon de Ulloa, P. 2000. Distribución espacial y temporal en un gradiente de sucesión de la fauna de coleópteros coprófagos (Scarabaeinae, Aphodiinae) en un bosque tropical montano, Nariño – Colombia *Revista Biología Tropical* 48(4):961-975.

Escobar F. 2000. Diversidad y distribución de los escarabajos del estiércol (Coleóptera: Scarabaeidae: Scarabaeinae) de Colombia. PRIBES. Colombia.

Escobar F., J.M. Lobo, G. Halffter. 2005. Altitudinal variation of dung beetle (Scarabaeidae: Scarabaeinae) assemblages in the Colombian Andes Global Ecology and Biogeography 14:327-337.

Escobar y Valderrama. 1995. Informe final: Comparación de la diversidad de artrópodos de bosque a través del gradiente altitudinal Tumaco-Volcán de Chiles (Nariño). Evaluación del efecto de la deforestación. Fundación Mac Arthur. 74 pp.

Escobar, Federico. 2000. Diversidad y distribución de los escarabajos del estiércol (Coleóptera: Scarabaeidae: Scarabaeinae) de Colombia. PRIBES. Colombia  
Escobar, F. & Chacón, P. 2000. Distribución espacial y temporal en un gradiente de sucesión de la fauna de escarabajos coprófagos (Scarabaeinae, Aphodiinae) en un

Esparaza-León y Amat-García. 2007. Composición y riqueza de escarabajos coprófagos (Coleoptera: Scarabaeidae: Scarabaeinae) en un gradiente altitudinal de selva húmeda tropical del parque Nacional Natural Catatumbo-Barí (Norte de Santander), Colombia. Actual Bio/29 (87): 181-192.

FAO. 1966. "Reconocimiento edafológico de los Llanos Orientales Colombia". En: La vegetación natural y la ganadería de los llanos orientales. Roma

Halffter G y Edmonds WD. 1982 The nesting behavior of dung beetles (Scarabaeinae) Instituto de Ecología, México.

Halffter, G. & Favila, M. E. 1991. The Scarabaeinae (Insecta: Coleóptera) an animal group for analysing, inventorying and monitoring biodiversity in tropical rainforest and modified landscapes. Biol. Interna. No. 27- 21 pp.

Hanski, I. y Cambefort, Y. 1991. Dung Beetle Ecology. New Jersey, Princeton University Press, 481 p.

Lobo JM y Halffter G. 2000. Biogeographical and ecological factors affecting the altitudinal variation of mountainous communities of coprophagous beetles (Coleoptera: Scarabaeoidea): a comparative study. Conservation Biology and Biodiversity. 93(1): 115-126.

Martínez, N.J; García, H.; Pulido, L.A; Ospino, D, Narváez, J.C. 2009. Escarabajos Coprófagos (Coleoptera: Scarabaeinae) de la Vertiente Noroccidental, Sierra Nevada de Santa Marta, Colombia. *Neotropical Entomology* 38(6):708-715

Medina CA y Lopera-Toro A. 2001. Clave ilustrada para la identificación de géneros de escarabajos coprófagos (Coleoptera: Scarabaeinae) de Colombia. *Caldasia* Vol 22, No. 2.

Morales-Castaño, Irina T.; Medina U., Claudia Alejandra. 2009. Insectos de la Orinoquia colombiana: evaluación a partir de la Colección Entomológica del Instituto Alexander von Humboldt (IAvH). *Biota Colombiana*, vol. 10, núm. 1-2, pp. 31-53

Nichols E, Spector S, Louzada S, Larsen T, Amezquita S, Favila ME. 2008. Ecological functions and ecosystem services provided by Scarabaeinae dung beetles, *Biological Conservation*, Volume 141, Issue 6.

Pulido A. 2009. Diversidad y distribución potencial de escarabajos coprófagos (Coleoptera: Scarabaeidae: Scarabaeinae) bajo escenarios de cambio climático en un paisaje fragmentado al Sur de Costa Rica. [Tesis de Maestría]. Escuela de Posgrado. Centro Agronómico Tropical de Investigación y Enseñanza – CATIE. 88pp.

Quintero I., P. Osorio, R. Castillo, M. Higuera. (2007). Insectos. Pp. 87-122. En: Villarreal-Leal, H., J. Maldonado-Ocampo (comp.). 2007. Caracterización biológica del Parque Nacional Natural El Tuparro (Sector Noreste), Vichada. Colombia. Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt. Bogotá D.C, Colombia.

Rangel, Ch. J. 2015. La biodiversidad de Colombia: significado y distribución regional. *Rev. Academia Colombiana de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales*. 39(151):176-200.

Solís, A. 2007. Métodos y Técnicas de Recolecta para Coleópteros Scarabaeoideos. Instituto Nacional de Biodiversidad, Santo Domingo, Heredia, Costa Rica (Consultado: 22 marzo 2014, <http://www.inbio.ac.cr/papers/meto-col-scarabaeoidea/metoscar.pdf>). 1-17

Stevens, G. C. 1989. The latitudinal gradients in geographical range: how so many species co-exist in the tropics. *American Naturalist* 133: 240-256.

Trujillo, G. 2009. Diversidad de los reptiles de la Orinoquía colombiana: análisis de los patrones de distribución y relaciones ambientales. (Tesis de Maestría). Universidad Nacional de Colombia, Bogotá, Colombia.

Usma, J.S., & F. Trujillo (Editores). 2011. Biodiversidad del Casanare: Ecosistemas Estratégicos del Departamento. Gobernación de Casanare - WWF Colombia. Bogotá D.C. 286p.

Verdu JR; Arellano L, Numa C; Mico´ E. (2007). Roles of endothermy in nichedifferentiation for ball-rolling dung beetles (Coleoptera: Scarabaeidae) along an altitudinal gradient. *Ecol Entomol* 32: 544–551.

Verdu, J, Díaz A, A & GALANTE, E. 2004. Thermoregulatory strategies in two closely related sympatric Scarabaeus species (Coleoptera: Scarabaeinae). *Physiological Entomology*. 29, 32–38