

COLEÓPTEROS COPRÓFAGOS (SCARABAEIDAE: SCARABAEINAE) ASOCIADOS A EXCREMENTOS DE MAMÍFEROS EN LA RESERVA NATURAL LURIZA (RNL), DEPARTAMENTO DEL ATLÁNTICO, COLOMBIA

Jorge Luis Rangel-Acosta¹, Orlando Ricardo Blanco-Rodríguez¹, Bleydis Paola Gutiérrez-Rapalino¹ & Neis José Martínez-Hernández²

¹Semillero Investigación Insectos (NEOPTERA) del Caribe colombiano, Grupo Biodiversidad del Caribe colombiano. Programa de Biología, Facultad de Ciencias Básicas, Universidad del Atlántico. Ciudadela Universitaria, Km 7- Vía Puerto Colombia. Barranquilla, Colombia – rangelaacosta@gmail.com

²Grupo de Investigación Biodiversidad del Caribe colombiano. Programa de Biología, Facultad de Ciencias Básicas, Universidad del Atlántico. Ciudadela Universitaria, Km 7- Vía Puerto Colombia. Barranquilla, Colombia – nejosemartinez@gmail.com

Resumen: Se evaluó la preferencia de los escarabajos coprófagos por los excrementos de mamíferos introducidos y nativos en un fragmento de bosque seco tropical en la Reserva Natural de Luriza (RNL), Atlántico, Colombia. Se realizaron seis muestreos desde abril hasta junio de 2009. En un transecto lineal se marcaron cuatro puntos separados 150m y en cada uno se colocaron en forma circular cinco trampas de caída (pitfall) cebadas individualmente con excrementos de vertebrados (*Bos taurus*, *Sus scrofa*, *Equus asinus*, *Alouatta seniculus* y *Homo sapiens*). Se capturaron 3011 individuos, distribuidos en 20 especies y 10 géneros. Las especies más abundantes fueron *Uroxys deavilai* con 1306 individuos y *Canthon morsei* con 909 respectivamente. La mayor riqueza (20) y abundancia (2271) de Scarabaeinae se capturó con el excremento de humano. La prueba ANOSIM demostró que existen diferencias en la estructura de la comunidad entre los cinco cebos ($R=0,153$; $p=0.1\%$). Con el índice de preferencia de Levins, se demostró que la mayoría de escarabajos coprófagos prefieren el excremento de humano; mientras que especies como *Onthophagus* sp2, *C. juvenicus*, *C. lituratus* muestran hábitos generalistas según el índice de Manly.

Palabras clave: Coleoptera, Scarabaeidae, *Canthon morsei*, *Uroxys deavilai*, bosque seco tropical, trampas de caída, cebos, *Alouatta seniculus*, Colombia.

Dung beetles (Scarabaeidae: Scarabaeinae) attracted to mammalian feces in the Luriza Natural Reserve (RNL), Departamento del Atlántico, Colombia

Abstract: We evaluated the preference of dung beetles for the dung of native and introduced mammals on a fragment of tropical dry forest in the Luriza Natural Reserve (RNL), Atlántico, Colombia. We did six samplings from April to June of 2009. We marked four points in a linear transect; the points were 150m away from each other and at each point were set five pitfall traps in a circle; the pitfall traps were baited individually with the dung of different mammals (*Bos taurus*, *Sus scrofa*, *Equus asinus*, *Alouatta seniculus* and *Homo sapiens*). We captured 3011 individuals, grouped in 20 species and 10 genera. The most abundant species were *Uroxys deavilai* with 1306 individuals and *Canthon morsei* with 909 individuals. The bait that attracted the greatest richness (20) and abundance (2271) of Scarabaeinae was human dung. The ANOSIM test showed that there were differences in the structure of the community between the five baits ($R=0,153$; $p=0.1\%$). Levin's preference index showed that most of the beetles preferred human dung, while species like *Onthophagus* sp2, *C. juvenicus*, and *C. lituratus* showed generalist habits according to Manly's index.

Key words: Coleoptera, Scarabaeidae, *Canthon morsei*, *Uroxys deavilai*, tropical dry forest, pitfall traps, baits, *Alouatta seniculus*, Colombia.

Introducción

Las preferencias tróficas de los escarabajos coprófagos de la familia Scarabaeidae ha sido documentada por muchos autores en diferentes regiones biogeográficas, demostrándose que estos insectos tienen afinidad por determinada heces de mamíferos herbívoros, omnívoros o carnívoros entre los que se destacan los realizados por Halffter & Matthews (1966), Walter (1983), Hanski, (1983, 1991), Hanski & Cambefort (1991), Halffter (1991), Gill (1991), Sowig & Wassmer (1994), Wassmer (1995), Lumaret & Iborra (1996), Martin-Piera & Lobo (1996), Lobo *et al.* (1997), Gittings & Giller (1998), Galante & Cartagena (1999), Finn & Giller (2002), Krell *et al.* (2003), Dormont *et al.* (2004), Errouissi *et al.* (2004), Sabu *et al.* (2006), Vinod & Sabu (2007), Nichols *et al.* (2009) y Viljanen (2009). Para la región Neotropical, se destacan los trabajos realizados por Anduaga & Halffter (1991), Louzada & Lopes (1997), Louzada & Vaz de Mello (1997), Dadda *et al.* (1998), Estrada *et al.* (1998), Anduaga (2000), Vulinec (2000), Bustos & Lopera (2003), Vulinec *et*

al. (2006), Falqueto *et al.* (2005) y Filgueiras *et al.* (2009); donde se ha demostrado que estos insectos se comportan como copro-necrófagos o saprófagos.

Sin embargo, independientemente de la zona se ha observado que las comunidades de escarabajos coprófagos son sensibles a la abundancia del recurso alimenticio y son fuertemente influenciadas por el tipo de excremento y los cambios en la disponibilidad de estos. Lo anterior incluye cambios en la composición, abundancia y estructura trófica, debido al aumento o disminución de especies; de escarabajos que son generalistas o no muestran ninguna preferencia por el estiércol, mientras que algunos son estrictamente especialistas o con varios grados de especialización (Nealis, 1977; Howden & Young, 1981; Peck & Forsyth, 1982; Halffter & Edmonds, 1982; Cambefort & Walter, 1991, Estrada & Coates-Estrada, 1991; Estrada *et al.*, 1993, 1999; Halffter *et al.*, 1992; Lumaret *et al.*, 1992; Davis, 1996, 2002; Osberg *et al.*, 1994; Escobar, 2000; Holter *et al.*, 2002; Krell *et al.*, 2003). A pesar de tener



Fig. 1. Mapa del departamento del Atlántico con la ubicación de la Reserva Natural de Luriza (RNL). Tomado de Simanca y Martínez 2010.

preferencia por un recurso o consumir diversos tipos de excrementos, los escarabajos adultos de la subfamilia Scarabaeinae, tienen piezas bucales especializadas como las mandíbulas y maxilares equipados con franjas finas para la manipulación y filtrado de los componentes semi-líquido del estiércol; así como mandíbulas con una gran zona de molares para triturar las partículas de comida en suspensión líquida en el estiércol (Halfiter & Matthews, 1966; Bertone, 2004).

Por otro lado, la destrucción, fragmentación y aislamiento de los remanentes de bosque puede causar la disminución, eliminación o limitar la distribución de las poblaciones de vertebrados nativos que suministran el recurso que es consumido por los escarabajos (Nichols *et al.*, 2007). Esto puede afectar la cantidad, calidad y distribución del excremento que es requerido por este grupo de insectos (Montes de Oca, 2001; Escobar, 2004; Estrada, 2007). Otra consecuencia adicional de los procesos de fragmentación, tala y extracción selectiva de madera es el aporte de una mayor cantidad de excremento, producto de la colonización de estos nuevos hábitats por grandes mamíferos que han sido introducidos; los cuales tienen una mayor capacidad de adaptarse a los nuevos microambientes generados por las expansiones de las fronteras agrícolas y ganaderas (Montes de Oca, 1993; Lobo & Montes de Oca, 1994; Montes de Oca & Halfiter, 1995, 1998; Escobar, 2004). De esta forma, es posible que la presencia de estos nuevos mamíferos en los fragmentos de bosque tropical secundarios y áreas adyacentes, provoque cambios en la composición y estructura en la fauna de Scarabaeinae (Howden & Nealis, 1975; Halfiter *et al.*, 1992; Radtke *et al.*, 2010).

En Colombia, entre los trabajos sobre la preferencia trófica de este grupo taxonómico se destacan los realizados por Quintero (1998), Bustos-Gómez & Lopera (2003); quienes determinaron algunos de los hábitos alimenticios de las

especies de escarabajos coprófagos en el Tolima y en la Amazonia colombiana. Con respecto al Bs-T en el Caribe Colombiano, los trabajos realizados se han enfocado en determinar el ensamblaje de este gremio en los fragmentos de bosque. Adicional a esto, algunos estudios se encuentran muy dispersos o en literatura poco asequible, destacándose el estudio realizado por Salcedo & Sierra (2010); las cuales evaluaron la composición y estructura de coleópteros coprófagos asociados a los excrementos de mono aullador (*Alouatta seniculus* Linnaeus, 1766) Cerdo (*Sus scrofa domestica* Linnaeus, 1758) y Vaca (*Bos taurus* Linnaeus, 1758) en un fragmento de bosque del departamento del Atlántico.

En este departamento, se ha observado la presencia de grandes mamíferos domésticos como *Bos taurus* (Linnaeus, 1758), *Sus scrofa domestica* (Linnaeus, 1758) y *Equus asinus* (Linnaeus, 1758) en los alrededores o senderos de los fragmentos de Bs-T; los cuales dejan sus excrementos que pueden ser usados por los Scarabaeinae como fuentes de recursos. Sin embargo, se desconoce cómo esta nueva fuente de alimento es explotada por estos escarabajos y cuál es la preferencia de estos por la nueva oferta de recursos.

Teniendo en cuenta lo anterior, se evaluó la variación de la fauna de los escarabajos coprófagos asociados a excrementos de mamíferos en un fragmento de Bs-T en la Reserva Natural de Luriza (RNL), Atlántico, Colombia.

Materiales y métodos

Área de estudio

La Reserva Natural de Luriza (RNL), está ubicada en el municipio de Usiacurí, departamento del Atlántico, Colombia. Está localizada a 10°45'27.8"N y 75°01'59.0"O (Fig. 1); a una altitud de 140m, con un relieve quebrado con pendientes entre 12-25% (Simanca & Martínez, 2010). La precipitación anual en la RNL oscila entre 600 y 700 mm, con una humedad relativa entre 60 y 90% y temperaturas promedio anuales entre 26 a 28°C. El área de estudio, según la clasificación de Holdridge (1978) pertenece a Bosque Seco Tropical (Bs-T).

La RNL cuenta con 376Ha, que conforman la mayor parte de la cuenca alta del arroyo Luriza, de los cuales uno de sus principales afluentes es la quebrada "Las Palmitas", la cual presenta agua durante todo el año (CRA, 2006). Esta quebrada atraviesa la reserva en sentido norte-sur y gran parte de la vegetación nativa y mayor cobertura que existe en la actualidad en la RNL se encuentra a los alrededores de la cuenca de esta quebrada.

La vegetación predominante en esta quebrada es la característica de Bs-T con árboles hasta 25m de altura; donde son comunes las familias Areacaceae, Apocynaceae, Bignoniaceae, Euphorbiaceae, Fabaceae, Polygonaceae (IAvH, 1998). En la zona, se destaca la presencia de especies vegetales de los géneros *Ceiba* Mill, *Pseudobombax* Dugand, *Tabebuia* Gomez, *Philodendron* Schott, *Anthurium* Schott, *Acrocomia* Mart, *Aristolochia* L. y las especies *Spondias mombin* L., *Crescentia cujete* L., *Pseudobombax septenatum* (Jacq.) Dugand, *Anacardium excelsum* L., *Bromelia* (L.) Adans., *Parinari pachyphylla* Rusby, *Justia bracteosa* (Mildbr.) Leonard, *Malvaviscus aboreus* Dill. ex Cav, *Myrmecodendron costarricense* Britt. & Rose, *Petiveria alliacea* L., *Cordia alba* (Jacq.) Roem. & Schult, *Mangifera indica* L., *Guazuma ulmifolia* Lam., *Pereskia quisqueyana* (Ekman) Alain, *Bursera simaruba* (L.) Sarg., *Hura crepitans* L., *Pachira* Aubl

(Símancas y Martínez, 2010). En el área se destaca la presencia de mamíferos nativos, tales como *Alouatta seniculus* (Linnaeus, 1766), *Dasypros novecentus* (Linnaeus, 1758), *Eira barbara* (Linnaeus, 1758), *Herpailurus yaguarondi* (Étienne Geoffroy Saint-Hilaire, 1803) y *Cuniculus paca* (Linnaeus, 1766).

Por otro lado, también se observó la presencia de mamíferos domesticados como *Bos taurus* (Vaca), *Sus scrofa domestica* (Cerdo), *Equus asinus* (Burro); los cuales han sido introducidos a la zona por causa de los asentamientos de poblaciones humanas cercanas a la reserva durante las últimas tres décadas. Estos mamíferos entran al bosque con facilidad en busca de alimento, agua y sombra; debido a que la reserva no cuenta con una barrera que le impida el paso a estas especies. En la actualidad, la reserva se encuentra rodeada de fincas ganaderas y zonas de cultivo; por lo cual su área original se ha reducido a un 20% durante los últimos años; debido al aumento de las fronteras ganaderas y agrícolas. Además, en el lugar se da la extracción selectiva de madera para la producción de carbón de forma artesanal y la construcción de viviendas.

Diseño y método de captura

Los muestreos fueron realizados desde abril hasta junio de 2009, en un fragmento de Bs-T aledaño a la quebrada, por ser el lugar con mayor cobertura arbórea y presencia de mamíferos nativos e introducidos. En este fragmento se escogieron cuatro puntos que fueron escogidos por ser lugares donde llegan las poblaciones de *A. seniculus*; así como mamíferos domesticados *Bos taurus*, *Sus scrofa domestica*, *Equus asinus* en busca del recurso hídrico y con una cobertura boscosa que brinda protección contra el calor y como sitio de descanso a estos mamíferos. La distancia entre los puntos fue de aproximadamente 150m y en cada uno se colocaron en forma circular un juego de cinco trampas de caídas (pitfall) distanciadas 5m una de la otra, para un total de 20 trampas por muestreo. Cada una de estas trampas fueron cebadas con un excremento diferente (*Bos taurus*, *Sus scrofa domestica*, *Equus asinus*, *Alouatta seniculus* y *Homo sapiens*) y permanecieron en campo durante 24 horas. La poca distancia entre estas trampas, se debe a que muchos de los mamíferos en este fragmento dejan su excremento en lugares puntuales, donde se encuentran los árboles de mayor tamaño y diámetro; los cuales le proporcionan sombra y refugio a estos vertebrados. Adicional a esto, en trabajos de escarabajos coprófagos donde se desea determinar la preferencia de un recurso por este grupo de insectos se recomienda colocar las trampas lo más cerca posible; tal como lo propuso Filgueiras *et al.* (2009) en un remanente de bosque lluvioso del Atlántico en el estado de Pernambuco, Brasil.

Las muestras recolectadas fueron lavadas y preservadas en alcohol al 70% e identificadas con las claves taxonómicas propuesta por Medina & Lopera (2000) y Vaz de Melo & Edmonds (2007) hasta el nivel de género y hasta especies con las claves de Kohlmann & Solis (1997), Vitolo (2000), González *et al.* (2009), Génier (2010) y Escobar (2010). La confirmación de las especies se realizó con la comparación de la colección entomológica del Instituto de Investigaciones Alexander von Humboldt (IAvH) y los especímenes reposan en la colección de este instituto y en la Colección Entomológica del Museo de Zoología de la Universidad del Atlántico (UARC).

Análisis de los datos

La riqueza se determinó como el número de especie por trampa y cebo. La abundancia como el número de individuos recolectados. Para estimar la representatividad de los muestreos en la zona y para cada uno de los excrementos utilizados, se realizó una curva de acumulación de especies con los estimadores ICE y Chao 2; realizándose los cálculos con el programa EstimateS 8.2 (Colwell, 2009). La diversidad o dominancia se determinó calculando las series de los números de Hill (N1 y N2) usando el programa PRIMER 6.0 (Clarke & Warwick, 2001). Los coleópteros capturados fueron agrupados según la relocalización del alimento, teniendo en cuenta lo propuesto por Halfiter & Favila (1993) y Favila & Halfiter (1997) en tres grupos: rodadores (R), cavadores (C) y residentes o endocopridos (E) y según el tamaño en pequeños (P) (menor a 10mm) y grandes (G) (mayor a 10 mm) según lo descrito por Escobar (2004).

La disimilitud en la composición de especies entre cebos se calculó mediante el índice de complementariedad (IC) propuesto por Colwell & Coddington (1994). Con el fin de estimar si hay diferencia en la estructura de la comunidad entre los cinco cebos se realizó un ANOSIM (Análisis de similitudes) con diseño a una vía (Clarke & Warwick, 2001). Previamente, los datos de abundancia se ordenaron con base en el índice de similitud de Bray-Curtis, transformando las abundancias a logaritmo $\ln(x+1)$ para contrarrestar el peso de las especies más dominantes, pero sin disminuir su importancia (Clarke & Warwick, 2001). Por otro lado, considerando a las especies que aportaron más del 10% de la abundancia total, se determinaron las especies que tipificaron o caracterizaron los cebos según su abundancia (rutina SIMPER -porcentajes de similitudes- PRIMER 6.0). Con el fin de determinar la preferencia por un recurso (excremento) se utilizaron los índice de Levins (L) (Krebs, 1989) para calcular la ampliación de nicho trófico para cada especie y el índice de Manly (1993) para determinar si las especies prefieren un tipo de excremento. Estos índices fueron calculados con el programa HaviStat 1.0 (Montenegro & Acosta, 2008) y solo se tuvieron en cuenta las especies que aportaron más del 0.3% de la abundancia total capturada, con el fin de no afectar los índices con la presencia de las especies únicas o con pocos individuos.

Resultados y discusión

Se capturaron 3011 individuos, distribuidos en 20 especies y 10 géneros (Tabla I). Esto corresponde, aproximadamente, al 28% y 7% de los géneros y especies reportados por Medina *et al.* (2001) para Colombia. A nivel regional, se capturó el 44% de las especies reportadas por Escobar (2000); mientras que a nivel local se capturó el 76% de las especies capturadas por Martínez *et al.* (2010a) para un parche de Bs-T en este mismo departamento. Lo anterior indica que estos fragmentos conservan una fauna representativa de Scarabaeinae de la región Caribe y de Colombia y que la utilización de varios cebos permite capturar una mayor riqueza de estos insectos para este ecosistema.

El número total de especies observadas (20), representó el 95% del valor esperado según el estimador de riqueza ICE (21,19) y el 100% para Chao 2 (20) (Fig. 2A). Teniendo en cuenta los valores de riqueza calculado por los estimadores en el área de estudio, se pueden encontrar entre 21 y 20 especies;

Tabla I. Riqueza, abundancia, diversidad y gremio funcional por cebo de los escarabajos coprófagos en la Reserva Natural Luriza (RNL), Atlántico, Colombia. Entre paréntesis, promedio de especies e individuos por trampas, con su respectiva desviación estándar. Abreviaturas: Cavador (C), Rodador (R), Endocoprído (E), Pequeño (P) y Grande (G).

Especies	<i>B. taurus</i>	<i>H. sapiens</i>	<i>S. scrofa</i>	<i>A. seniculus</i>	<i>E. asinus</i>	Total	Gremio
<i>Canthon morsei</i> (Harold, 1868)	11	671	116	34	77	909	RP
<i>Canthon mutabilis</i> (Lucas, 1857)	0	2	1	0	0	3	RP
<i>Canthon juvenicus</i> (Harold, 1868)	0	3	1	1	0	5	RP
<i>Canthon lituratus</i> (Germar, 1813)	3	9	0	1	0	13	RP
<i>Canthon cyanellus salley</i> (Harold, 1863)	2	47	4	3	2	58	RP
<i>Canthidium centrale</i> (Boucomont, 1928)	5	103	28	7	21	164	CP
<i>Canthidium haroldi</i> (Preudhomme, 1886)	1	11	3	6	0	21	CP
<i>Coprophanaeus jasius</i> (Olivier, 1789)	0	2	0	0	0	2	CG
<i>Dichotomius yucatanus</i> (Bates, 1987)	1	230	52	28	8	319	CG
<i>Deltochilum lobipes</i> (Bates, 1887)	0	1	0	0	0	1	RG
<i>Eurysternus impressicollis</i> (Castelnau, 1840)	0	3	0	0	0	3	EP
<i>Eurysternus mexicanus</i> (Harold, 1869)	0	3	0	0	0	3	EG
<i>Eurysternus plebejus</i> (Harold, 1880)	0	1	0	0	0	1	EP
<i>Mallagoniella astyanax</i> (Olivier, 1789)	0	2	0	0	0	2	RG
<i>Onthophagus</i> sp1.	3	84	27	23	1	138	CP
<i>Onthophagus</i> sp2.	0	18	5	8	1	32	CP
<i>Phanaeus hermes</i> (Harold, 1868)	0	2	0	0	0	2	CG
<i>Phanaeus prasinus</i> (Harold, 1868)	1	2	0	0	0	3	CG
<i>Uroxys boneti</i> (Pereira & Halffter, 1961)	0	24	1	1	0	26	CP
<i>Uroxys deavilai</i> (Delgado & Kolhmann, 2007)	45	1053	87	71	50	1306	CP
Número de especies	9	20	11	11	7	20	
	(1.08±1.02)	(5.63±2.43)	(2.83±1.05)	(1.92±2.08)	(1.08±1.32)		
Número de individuos	72	2271	325	183	160	3011	
	(2.54±4.41)	(96.21±87.95)	(13.33±11.93)	(7.71±14.60)	(6.58±14.75)		
Pielou (J')	0,60	0,50	0,69	0,73	0,64		
Número de Hill (N1)	3,70	4,43	5,19	5,78	3,49		
Número de Hill (N2)	2,36	3,16	4,18	4,37	2,86		

demostrando que hay una baja probabilidad de continuar capturando especies en estos fragmentos (Fig. 2A). Esto indica que las técnicas de captura, el número de trampas, muestreos y cebos utilizados fueron suficientes para obtener un número representativo de la fauna de coleópteros coprófagos presente en el área y la época de estudio. Además, se observa una tendencia de la curva de especies únicas y duplicadas a lograr una asíntota demostrando que las probabilidades de capturar nuevas especies en este fragmento son bajas.

Por otro lado, se puede observar que la única curva de acumulación que muestra una estabilización es la del cebo humano, donde los valores observados convergen con los valores estimados (ICE= 23 y Chao 2= 20 especies) hasta en un 86% y 100% (Fig. 2B). Para los demás excrementos, se observó que solo se capturó entre el 47% y 75% de las especies esperadas por los estimadores utilizados (Fig. 2), con excepción del excremento de *E. asinus* en el cual los estimadores estuvieron entre el 87% (ICE) y 100% (Chao 2) de los valores observados (Fig. 2D); comportamiento similar se presentó en la curva de acumulación para *A. seniculus* (Fig. 2F). Estos resultados demuestran que con el excremento de humano complementado con los de algunos mamíferos nativos se pueden obtener resultados confiables sobre la riqueza y composición de especie de este grupo de insectos en estos tipos de ecosistemas. Sin embargo, los resultados de las curvas de acumulación por cebo deben tomarse con precaución teniendo en cuenta que el total de especies estimadas puede variar dependiendo de la época y las circunstancias del muestreo realizado; debido a que la duración de la volatilidad puede variar dependiendo del tipo de excremento y las condiciones climáticas del lugar, que pueden modificar fuertemente el contenido de agua en las heces (Lumaret & Kirk, 1987; Errouissi *et al.*, 2004).

El género mejor representado fue *Canthon* (Hoffmann-segg, 1817) con cinco especies. La alta riqueza de este género

se puede explicar debido a que la parte norte de Sudamérica fue el centro de origen de estos escarabajos, desde donde salieron varias líneas filéticas que poblaron América del Sur, Central y Norte en el Mioceno-Plioceno, estableciéndose y poblando esta parte del mundo (Halffter, 1974; Rivera-Cervantes & Halffter, 1999). Lo anterior coincide con lo reportado por Escobar (1997), Bustos-Gómez & Lopera (2003), Jiménez *et al.* (2008), Martínez *et al.* (2009, 2010a); demostrando que este género es representativo de los bosque secos de América (Padilla-Gil & Halffter, 2007).

Las especies más abundantes fueron *Uroxys deavilai* Delgado & Kolhmann y *Canthon morsei* Howden, con 1306 y 909 individuos respectivamente (Tabla I); las cuales aportaron el 73% de la abundancia capturada. Estos resultados se pueden atribuir, a que estas especies colonizan heces de mamíferos y otros recursos como materia vegetal en descomposición, hongos y carroña, esta situación ha sido reportada por varios autores para *C. morsei*, entre los que se destacan Bedoussac *et al.* (2007), Halffter & Halffter (2009) y Martínez *et al.* (2010a). Este último autor reporta esta especie como *C. morsei* pero tras revisión de su material entomológico se determinó que se trataba de *C. morsei*. Las especies *E. plebejus* Harold (1) y *D. lobipes* Bates (1), fueron las menos abundantes; aportando el 0,06% del total de la abundancia capturada (Tabla I). La baja abundancia de estas especies se debe posiblemente a los métodos de captura utilizados; los cuales no son efectivos para obtener un número representativos de su abundancia o los muestreos no coincidieron con la época de mayor actividad de estas especies.

La mayor riqueza y abundancia se capturó en el excremento humano con 20 especies (5,63±2,43) y 2271 individuos (96,21±87,95); mientras que la menor riqueza (7) se presentó en el excremento de *E. asinus* y la menor abundancia (72) en el de *B. taurus* (Tabla I). La baja riqueza y abundancia en los dos últimos excrementos, se puede atribuir a que estos

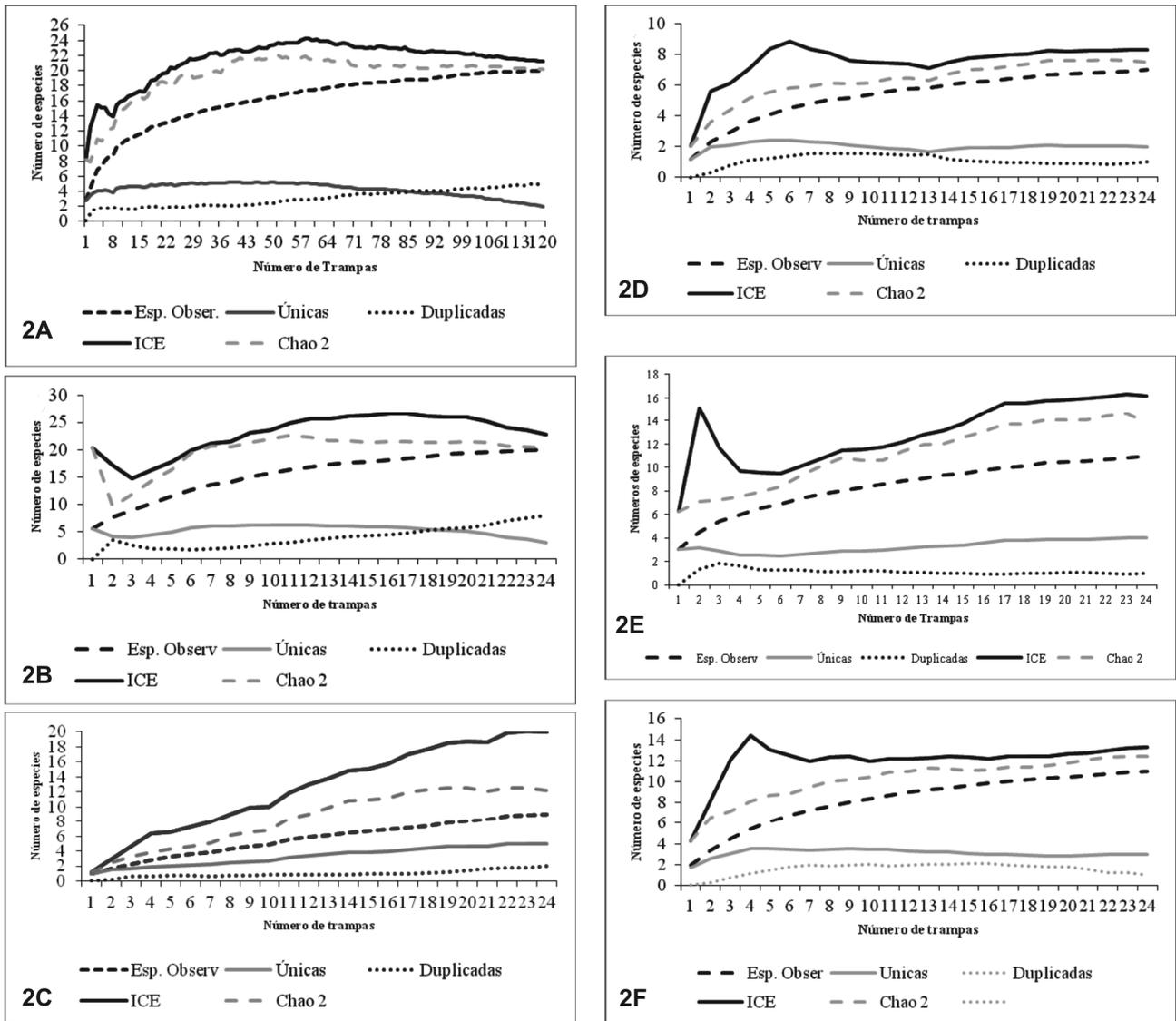


Fig. 2. Curva de acumulación de especies A) Reserva Natural Luriza (RNL), B) excremento de humano, C) excremento de vaca, D) excremento de burro, E) excremento de cerdo y F) excremento de mono.

mamíferos no son nativos de esta zona, por tal razón sus excremento son un nuevo recurso que aun no ha sido explotado por la fauna de Scarabaeinae de la reserva. Además, el excremento de estos mamíferos es muy compacto producto de su dieta rica en fibras vegetales, lo cual lo convierte en un recurso difícil de fragmentar y poco maleable para los escarabajos coprófagos construir las bolas-nido. Estos resultados coinciden con lo reportado por Bustos-Gómez & Lopera (2003) para un parche de Bs-T en el departamento del Tolima para los excrementos de bovino.

Por otro lado, a pesar de que los asentamientos humanos en la zona aledaña al bosque son recientes; los escarabajos coprófagos prefieren las heces de omnívoro, los cuales se caracterizan por la alta proporción de nitrógeno y fósforo (Hanski, 1991). Adicional a esto, mantienen una gran proporción de bacterias; las cuales pueden ser de gran importancia en el metabolismo de los organismos de este grupo (Bustos-Gómez & Lopera, 2003). Siete de las veinte especies capturadas, fueron registradas solamente en el excremento de *H. sapiens* (*Coprophanaeus jasius*, *Dichotomius yucatanus*, *Deltotium lobipes*, *Eurysternus impressicollis*, *E. mexicanus*, *E. plebejus* y *Mallagioniella astyanax*) con tres o menos



Canthon aberrans



Uroxys deavilai

Fig. 3. Especies más abundantes.

individuos, demostrando que estas capturas podrían ser accidentales o especies turistas y puede ser evidencia de la facilidad con que los Scarabaeinae “saltan” las barreras físicas impuestas por la fragmentación (Quintero & Halfter, 2009) o colonizan nuevas fuentes de recursos alimenticios. Adicional a esto, es posible que estos resultados se presenten debido a

que el excremento humano presenta sustancias volátiles con un mayor tiempo de difusión y acción; los cuales pueden atraer un mayor número de especies. Las otras 13 especies fueron capturadas con todos los cebos, con excepción de *Phanaeus prasinus*, que fue capturada con heces de *B. taurus* y *H. sapiens*. El tamaño y la baja abundancia de esta especie (solo tres individuos capturados) pueden estar indicando que presenta hábitos especializados, por lo cual no puede ser detectada con facilidad con la técnica utilizada.

Los valores de la serie de números de Hill presentaron su mayor valor ($N_1= 5,78$ y $N_2= 4,33$) en trampas cebadas con heces de *A. seniculus* (Tabla I); demostrando que seis y cuatro especies son abundantes o muy abundantes respectivamente en este tipo de excremento, las cuales contribuyen de manera efectiva a la diversidad de este. Además, en este tipo de excremento se presentó el mayor valor (0,73) de equitatividad de Pielou (Tabla I); demostrándose que las especies que explotan esta fuente de alimento lo hacen de manera equitativa y no hay dominancia de ninguna especie. Esto se puede explicar debido a que las poblaciones de estos mamíferos se distribuyen a lo largo del parche dejando sus excrementos de manera permanente en puntos focales en la RNL, donde se encuentran los árboles de gran altura y con bastante sombra; lo cual disminuye la competencia entre escarabajos por este recurso. Por otra parte, trabajos realizados con especies de este género de primates (Estrada & Cotes-Estrada, 1991; Anzures *et al.*, 1998; Estrada *et al.*, 1993, 1999; Feer, 1999; Boonrotpong *et al.*, 2004); han demostrado que hay especies de Scarabaeinae que prefieren este excremento por ser mamíferos que se encuentran permanentemente en los bosques y realizan aportes de recursos diarios que es utilizado por los escarabajos coprófagos para su alimentación y nidificación (Estrada *et al.*, 1993; Castellanos & Escobar, 1999). Además, los Scarabaeinae contribuyen a la dispersión de semillas que se encuentran en el excremento de estos mamíferos, razón por la cual este grupo de insectos se hace fundamental en la dinámica ecológica de estos fragmentos de Bs-T, en especial cuando se trata de la restauración de zonas de la reserva que fueron alteradas para crear pastizales para la cría de ganado y áreas para cultivos. Estas áreas con la expansión de sus límites quedan bajo la jurisdicción de la RNL, con la nueva declaración de reserva de parte del gobierno departamental y se hace necesario diseñar estrategias para el repoblamiento de las zonas afectadas.

El índice de complementariedad (I. C) demostró que la mayor disimilaridad de especies se presentó entre los excrementos de *E. asinus* y *H. sapiens* (0,65) (Tabla II). Estos resultados se pueden explicar debido a que el primer tipo de excremento presenta muchas fibras vegetales, con poco contenido de agua y es muy compacto, convirtiéndolo en un recurso poco atractivo para los Scarabaeinae. El menor I.C (0,17) se presentó entre los excrementos de *A. seniculus* y *S. scrofa* (Tabla II); demostrando que la composición de Scarabaeinae entre los excrementos de estas dos últimas especies son similares. La baja disimilaridad observada entre estos dos excrementos, se puede atribuir en parte, a que durante los muestreos ambas especies de mamíferos se encontraban alimentándose del mismo material vegetal (*Manguifera indica*); lo cual posiblemente pudo influir en la composición de especies asociados a este tipo de excremento, presentándose los resultados observados. Estos resultados contrastan con lo reportados por Estrada *et al.* (1993), donde las diferencias en

la composición de especies entre el excremento de mamífero herbívoro y un omnívoro son muy significativas.

Con respecto a la estructura de la comunidad, con el análisis de ANOSIM se determinó que existen diferencias entre los diferentes excrementos utilizados con respecto a los aportes de cada especie a la abundancia (Estadístico $R= 0,25$; $p= 0,001$). Estas diferencias se deben a las mayores proporciones de captura de algunas especies con el excremento de *H. sapiens* con respecto a los demás excrementos, razón por la cual se presentó un ensamblaje que se encuentra asociada a las heces de un omnívoro como el humano y otra al excremento de mamíferos nativos como *A. seniculus* o domesticados estrictamente herbívoros (Tabla III). De esta forma, se demuestra que muchas de estas especies tienen preferencia por un recurso y esto aumenta su probabilidad de ser capturado de acuerdo al tipo de excremento utilizado. Adicional a esto, la alta abundancia presentada en el excremento humano, se puede asociar a la mayor atractividad y volatibilidad de sus componentes, en especial cuando las condiciones ambientales (temperatura ambiente y del suelo, humedad relativa) cambian drásticamente entre el día y la noche en el Bs-T del Caribe colombiano.

Las diferencias y bajas similaridades entre el cebo de humano con los demás excrementos se deben al aporte a la abundancia que hacen las especies capturadas con este cebo (*U. deavilai*, *C. morsei* y *D. yucatanus*), las cuales contribuyen con 64% la abundancia total capturada con este atrayente. Estas especies y *C. centrale* con su abundancias fueron las que tipificaron y discriminaron los diferentes excrementos utilizados como lo demuestra la rutina SIMPER (Tabla IV). De acuerdo con esta rutina, las especies *U. deavilai* y *C. morsei* fueron las únicas especies que tipificaron los cinco cebos, esto es posible debido a flexibilidad que presentan estas dos especies al momento de explotar varios tipos de recursos como hongos, carroña y frutos en descomposición (Bedoussac *et al.*, 2007; Halffter & Halffter, 2009; Martínez *et al.*, 2010a). Resultados similares fueron encontrados por Bustos-Gómez & Lopera (2003) y Barraza *et al.* (2010) para especies de estos géneros en parches de bosque seco en el Departamento del Tolima y Magdalena (Colombia) respectivamente.

De acuerdo con el índice de preferencia de Levins, se evidenció que todas las especies fueron atraídas hacia el excremento humano (*H. sapiens*) y según el índice de Manly, el 54% de las especies capturadas prefieren este tipo de recurso; sin embargo, un 46% de los Scarabaeinae prefieren otro tipo de excremento (Tabla V). Lo anterior se puede explicar, debido a que muchas especies de Scarabaeinae se han adaptado a consumir nuevas fuente de recursos; tales como las heces de mamíferos introducidos, frutas en descomposición, hongos y restos de animales muertos, demostrándose que muchas de las especies capturadas son eurifagas, cuyos adultos tienen hábitos alimenticios amplios. Además, la preferencia que presentan la mayoría de especies por el excremento de humano en este parche de bosque, se puede atribuir a la reducción y aislamiento de los bosques producto de la fragmentación; lo cual ha traído como consecuencia la desaparición o emigración de los grandes vertebrados nativos a parches más grandes, lo cual se traduce en cambios de la estructura, composición y la preferencia del recurso de parte de los escarabajos coprófagos (Montes de Oca, 2001). Además, en estos nuevos parches de Bs-T, la preferencia por los recursos cambia debido a que las nuevas fuentes de alimentos serán aportados por los mamí-

Tabla II. Índice de complementariedad (I. C) (Colwell & Coddington 1994) entre los cinco excrementos utilizados en la RNL, Atlántico, Colombia. Entre paréntesis se presenta el número de especies compartidas.

Excremento	<i>B. taurus</i>	<i>H. sapiens</i>	<i>S. scrofa</i>	<i>A. seniculus</i>	<i>E. asinus</i>
Riqueza	9	20	11	11	7
<i>B. taurus</i>		(9)	(7)	(7)	(6)
<i>H. sapiens</i>	0,55		(11)	(11)	(7)
<i>S. scrofa</i>	0,46	0,45		(10)	(6)
<i>A. seniculus</i>	0,46	0,45	0,17		(7)
<i>E. asinus</i>	0,60	0,65	0,50	0,36	

Tabla III. Resultados del análisis de similitudes (ANOSIM) entre los excrementos utilizados en el área de estudio. Los $p > 0.05$ (en negrita), demuestran que hay diferencias significativas entre excrementos.

Grupos	Estadístico R	Nivel de significancia (p)
<i>H. sapiens</i> , <i>S. scrofa</i>	0,257	0,001
<i>H. sapiens</i> , <i>B. taurus</i>	0,668	0,001
<i>H. sapiens</i> , <i>A. seniculus</i>	0,449	0,001
<i>H. sapiens</i> , <i>E. asinus</i>	0,552	0,001
<i>S. scrofa</i> , <i>B. taurus</i>	0,078	0,211
<i>S. scrofa</i> , <i>A. seniculus</i>	0,048	0,197
<i>S. scrofa</i> , <i>E. asinus</i>	0,013	0,363
<i>B. taurus</i> , <i>A. seniculus</i>	0,019	0,351
<i>B. taurus</i> , <i>E. asinus</i>	-0,043	0,696
<i>A. seniculus</i> , <i>E. asinus</i>	-0,038	0,717

Tabla IV. Porcentajes de similaridad (SIMPER) de especies que caracterizan por su abundancia a cada uno de los excrementos utilizados en la RNL, Atlántico, Colombia.

Especies	Contribución (%)				
	<i>H. sapiens</i>	<i>S. scrofa</i>	<i>B. taurus</i>	<i>A. seniculus</i>	<i>E. asinus</i>
<i>Canthon morsei</i>	42,41	44,57	13,92	44,57	16,82
<i>Uroxys deavilai</i>	27,51	25,62	82,11	25,62	71,30
<i>Dichotomius yucatanus</i>	13,06	19,70		19,70	7,15
<i>Canthidium centrale</i>	8,39	4,80		4,80	
Similaridad Promedio (%)	54,03	34,18	34,44	24,79	37,73

Tabla V. Índice de Levins y Manly para evaluar la preferencia de los coleópteros coprófagos por el excremento de mamíferos en la RNL, Atlántico, Colombia (número negrilla indica que es especialista y prefiere).

Especies/Índices	Índice de levins	Índice de Manly 1993				
		<i>B. taurus</i>	<i>H. sapiens</i>	<i>S. scrofa</i>	<i>A. seniculus</i>	<i>E. asinus</i>
<i>Canthon morsei</i>	0,19	0,0	0,6	0,2	0,1	0,2
<i>Canthon mutabilis</i>	0,20	0,0	0,5	0,5	0,0	0,0
<i>Canthon juvenicus</i>	0,32	0,0	0,5	0,3	0,3	0,0
<i>Canthon lituratus</i>	0,21	0,4	0,5	0,0	0,1	0,0
<i>Canthon cyanellus salley</i>	0,13	0,1	0,7	0,1	0,1	0,1
<i>Canthidium centrale</i>	0,31	0,0	0,4	0,2	0,1	0,3
<i>Canthidium haroldi</i>	0,41	0,1	0,4	0,2	0,4	0,0
<i>Dichotomius yucatanus</i>	0,20	0,0	0,6	0,2	0,1	0,1
<i>Eurysternus impressicollis</i>	0,0	0,0	1,0	0,0	0,0	0,0
<i>Eurysternus mexicanus</i>	0,0	0,0	1,0	0,0	0,0	0,0
<i>Onthophagus sp1.</i>	0,32	0,0	0,5	0,3	0,2	0,0
<i>Onthophagus sp2.</i>	0,37	0,0	0,4	0,2	0,3	0,1
<i>Phaneus prasinus</i>	0,20	0,5	0,5	0,0	0,0	0,0
<i>Uroxys boneti</i>	0,04	0,0	0,9	0,1	0,1	0,0
<i>Uroxys deavilai</i>	0,13	0,1	0,7	0,1	0,1	0,1

feros nativos que consumen alimento de arboles introducidos (*Manguifera indica*, *Carica papaya* y *Melicococcus bijugatus*) y los mamíferos domesticados; así como el excremento de la especie humana, el cual será más atractivo para la fauna Scarabaeinae por sus características mencionadas anteriormente.

Con respecto a los gremios tróficos, los Scarabaeinae cavadores pequeños (CP) predominó independientemente del tipo de cebo, seguidos de los rodadores pequeños (RP) (Fig. 4ab). Este comportamiento se observó tanto para la riqueza como para la abundancia relativa. Los altos valores de especies pequeñas se debe a los constantes procesos de fragmentación que ha sufrido la reserva, lo cual ha traído como conse-

cuencia la desaparición de las poblaciones de mamíferos nativos que proporcionaban grandes cantidades de recurso para las especies de escarabajos coprófagos grandes. A pesar que en la actualidad hay mamíferos introducidos que proporcionan grandes cantidades de recurso, este es aprovechado por aquellas especies de talla pequeña que se caracterizan por colonizar hábitats abiertos e intervenidos y tienen una alta capacidad para explotar estos recursos. Adicional a esto, la mayor riqueza y abundancia de los pequeños cavadores en el sistema, se puede atribuir al suelo arenoso-arcilloso (ArA); debido a que en este tipo de suelo le resulta más fácil construir sus galerías y esto puede estar explicando la mayor

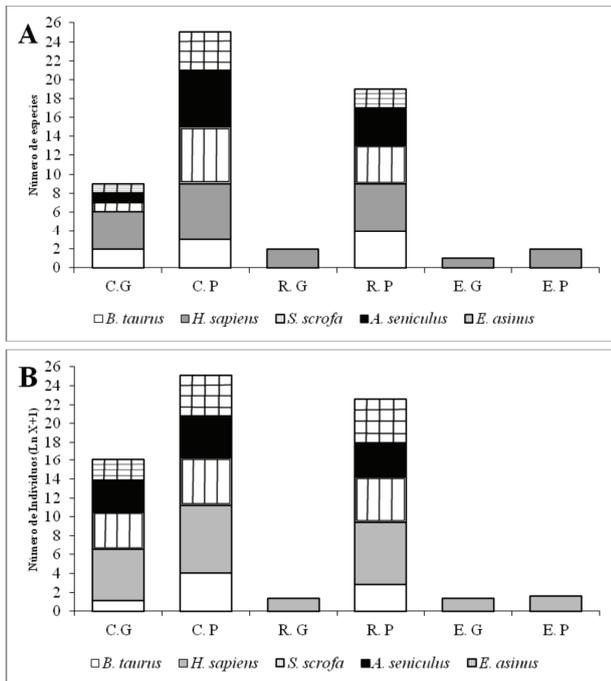


Fig. 4. Riqueza (A) y abundancia (B) de los gremios funcionales de coleópteros coprófagos por excremento en la RNL, Atlántico, Colombia. Datos de abundancia fueron transformados a Ln X+1.

proporción de cavadores frente a los rodadores. Esta situación contribuye a un mayor reciclaje de nutrientes dentro de los bosques, debido a que los cavadores pueden dispersar mayor cantidad de semillas por su alta capacidad de procesamiento del excremento (Doube, 1990). Además, este suelo tiene mayor drenaje, acumula mayor cantidad de materia orgánica y aumentan la proliferación de hongos en las galerías que son un alimento alternativo para los Scarabaeinae (Martínez *et al.*, 2010a). Resultado similares han sido publicados por Martínez *et al.* (2010b) y Barraza *et al.* (2010), donde la proporción de especies cavadoras sobre las rodadoras es significativamente mayor en los bosques secos del departamento del Atlántico y Magdalena respectivamente. La baja riqueza y abundancia relativa de las especies rodadoras frente las cavadoras puede deberse a la ubicación de las trampas, las cuales en su mayoría quedaron ubicadas en pendientes debido a la geografía del terreno. Es posible, que esta condición impida que tanto los pequeños como los grandes rodadores puedan utilizar el excremento presente en estas pendientes por la dificultad en transportar las bolas (Martínez *et al.*, 2010b); sin embargo, se requiere colocar trampas en la zona plana y con pendientes en esta reserva con el fin de tener una conclusión más precisa para comprobar esta hipótesis. Por otro lado, se observó que las especies rodadoras, cavadoras grandes y residentes, están asociadas a animales que dejan grandes deposiciones de excremento poco compacto (humano), debido a la cantidad que estos requieren para realizar las bolas de excremento para la postura de los huevos.

La baja proporción del gremio de endocrópidos o residentes (E) (Fig. 4ab) puede tener mucha relación con la cantidad de excremento que estos requieren, de ahí su presencia solo en el cebo de humano (Halffter & Edmonds, 1982). Este gremio realiza sus galerías al interior del mismo excremento, por lo que podrían tener más éxito cuando el recurso es más abundante (Howden & Young, 1981). También se podría

aumentar su frecuencia de captura, realizando revisiones manuales del excremento aportando por los mamíferos que viven en la zona o colocando un modelo de trampa donde se simule grandes deposiciones de excrementos que pudieran alojar a este tipo de escarabajos.

Para finalizar, pese que el aumento de las fronteras agrícolas y ganaderas afecta la reserva; esta conserva una fauna importante de coleópteros coprófagos de los bosques secos del Caribe colombiano. También se pudo observar que este grupo de escarabajos presenta una notable preferencia por el excremento de omnívoros por su calidad y cantidad, lo cual aporta los nutrientes necesarios para llevar a cabo sus funciones fisiológicas. Finalmente se pudo determinar que para realizar inventarios completos de este grupo en ecosistemas fragmentados es necesario la utilización de excrementos tanto de mamíferos nativos como de introducidos.

Agradecimiento

A la comunidad de Luriza por facilitar la estancia en este lugar, durante la realización del trabajo de campo. Al señor Manuel y Doris Amaranto y demás familiares por acogernos en su hogar y colaborar con la alimentación. A Jaime Padilla, por el transporte al área de estudio. También a la ONG Usiacuri Verde por permitir realizar el trabajo en la reserva. Al Instituto de Investigaciones Alexander von Humboldt por permitir la visita a sus instalaciones. A la Doctora Claudia Medina y Luis Edier Franco por su ayuda para la confirmación de las muestras en el instituto. A los miembros del semillero de investigación NEOPTERA del programa de Biología, por su colaboración en el trabajo de campo y la Facultad de Ciencias Básicas de la Universidad del Atlántico por facilitar los permisos y las instalaciones del laboratorio de Zoología para el procesamiento e identificación de las muestras.

Bibliografía

- ANDUAGA, S. & G. HALFFTER 1991. Nidificación y alimentación de *liatongus rhinocerus* (Bates) (Coleoptera Scarabaeoidea Scarabaeinae). *Acta Zool. Mex (n.s)*, **57**: 1-14.
- ANDUAGA, S. 2000. Escarabajos coprófagos (Coleoptera Scarabaeoidea) asociados a hongos en la sierra madre occidental, Durango, México: con una compilación de las especies micetofagas. *Acta Zool. Mex (n.s)*, **80**: 119-130.
- ANZURES, A., A. ESTRADA & R. COTES-ESTRADA 1998. Monos Aulladores (*Alouatta palliata*), escarabajos coprófagos y la fragmentación de las selvas en Los Tuxtlas México. *Neotropical Primates* **6**(4).
- BARAZA, J., J. M. MONTES, N. J. MARTÍNEZ & C. DELOYA 2010. Ensamblaje de escarabajos coprófagos (Scarabaeidae: Scarabaeinae) del Bosque Tropical Seco, Bahía Concha, Santa Marta (Colombia). *Revista Colombiana de Entomología*, **36**(2): 285-329.
- BERTONE, M. A. 2004. Dung beetles (Coleoptera: Scarabaeidae and Geotrupidae) of North Carolina cattle pastures and their implications for pasture improvement. Thesis Degree of Master of Science. <http://repository.lib.ncsu.edu/ir/bitstream/1840.16/1952/1/etd.pdf>
- BOONROTPOONG, S., S. SOTTHIBANDHU & C. PHOLPUNTHIN 2004. Species Composition of Dung Beetles in the Primary and Secondary Forests at Ton Nga Chang Wildlife Sanctuary. *Science Asia*, **30**: 59-65.
- BUSTOS, L. & A. LOPERA 2003. Preferencia por Cebo de los Escarabajos Coprófagos (Coleoptera: Scarabaeidae: Scarabaeinae) de un Remanente de Bosque Seco Tropical al Norte del Tolima (Colombia). p. 59-65. En: Onore, G., Reyes-Castillo, P & Zunino, M. (Comps.). *Escarabajos de Latinoamérica: Estado del Conocimiento. M3m- Monografías Tercer Milenio*, Vol. 3. *Sociedad Entomológica Aragonesa (SEA)*, Zaragoza.
- CAMBEFORT, Y & P. WALTER 1991. Dung beetles in Tropical Forests in Africa. In: Hanski I, Cambefort Y, eds. *Dung beetle ecology*, 198-210. Princeton University Press.
- CASTELLANOS, M. C & F. ESCOBAR 1999. Dung beetles (Scarabaeidae: Scarabaeinae) attracted to Woolly Monkey (*Lagothrix lagothericha* Humboldt) dung at Tinigua National Park, Colombia. *The Coleopterists Bulletin*, **53**(2): 155-159.
- CLARKE, K. R & R. M. WARWICK 2001. Change in marine communities: an approach to statistical analysis and interpretation, 2nd ed. PRIMER-E, Plymouth, United Kingdom.
- COLWELL, R & J. CODDINGTON 1994. Estimating terrestrial biodiversity through extrapolation. *Philos. Trans. R. Soc. Lond. B. Biol. Sci.*, **345**: 101-118.
- COLWELL, R. K. 2009. *EstimateS*: Version 8.2. Statistical estimation of species richness and shared species from samples (Software and User's Guide).
- CORPORACIÓN REGIONAL DEL ATLÁNTICO (CRA). 2006. *Sistema de áreas protegidas del departamento del Atlántico. Barranquilla, Colombia*. Tomo 1. p. 17-22.
- DAVIS, A. L. V. 1996. Community organization in dung beetles (Coleoptera: Scarabaeidae): differences in body size and functional group structure between habitats. *African Journal of Ecology*, **34**: 258-275.
- DAVIS, A. L. V. 2002. Dung beetle diversity in South Africa: influential factors, conservation status, data inadequacies and survey design. *African Entomology*, **10**: 53-65.
- DORMONT, L., S. RAPIOR, D. B. MCKEY & J. P. LUMARET 2007. Influence of dung volatiles on the process of resource selection by coprophagous beetles. *Chemoecology*, **17**: 23-30.
- DOUBE, B. M. 1990. A functional classification analysis of the structure of dung beetle assemblages. *Ecological Entomology*, **15**: 371-383.
- ERROUSSI, F., S. HALOTI, P. JAY-ROBERT, A. JANATI-IDRISSI & J. P. LUMARET 2004. Effects of the Attractiveness for Dung Beetles of Dung Pat Origin and Size Along a Climatic Gradient. *Environ. Entomol.*, **33**(1): 45-53.
- ESCOBAR, A. 2010. *Taxonomía y variación morfológica del complejo de especies del género Uroxys (Scarabaeidae: Scarabaeinae) en el sistema regional de áreas protegidas del eje cafetero (SIRAP-EC), Colombia*. Trabajo de grado. Santiago de Cali-Colombia. Universidad del Valle. Facultad de Ciencias Naturales y Exactas. Programa académico de Biología 116 pp.
- ESCOBAR, F. 1997. Estudio de la Comunidad de Coleópteros (Scarabaeidae) en un Remanente del Bosque Seco del Norte del Tolima, Colombia. *Caldasia*, **19**(3): 419-430.
- ESCOBAR, F. 2000. Diversidad y distribución de escarabajos del estiércol (Coleoptera: Scarabaeidae: Scarabaeinae) de Colombia. *M3m-Monografías Tercer Milenio vol. 1, SEA*, Zaragoza: 197-210.
- ESCOBAR, F. 2004. Diversity and composition of dung beetle (Scarabaeinae) assemblages in a heterogeneous Andean landscape. *Tropical Zoology*, **17**: 123-136.
- ESTRADA, A. & R. COATES-ESTRADA 1991. Howler monkeys (*Alouatta palliata*), dung beetles (Scarabaeidae) and seed dispersal: ecological interactions in the tropical rain forest of Los Tuxtlas, Mexico. *J. Trop. Ecol.*, **7**: 459-474.
- ESTRADA, A., G. HALFFTER, R. COATES-ESTRADA & D. A. MERITT 1993. Dung beetles attracted to mammalian herbivore (*Alouatta palliata*) and omnivore (*Nasua narica*) dung in the tropical rain forest of Los Tuxtlas, Mexico. *Journal of Tropical Ecology*, **9**: 45-54.
- ESTRADA, A., R. COATES-ESTRADA, A. ANZURES & P. CAMMARANO 1998. Dung and carrion beetles in tropical rain forest fragments and agricultural habitats at Los Tuxtlas, Mexico. *Journal of Tropical Ecology*, **14**: 577-593.
- ESTRADA, A., A. D. ANZURES & R. COATES-ESTRADA 1999. Tropical rain forest fragmentation, howler monkeys (*Alouatta palliata*) and dung beetles at Los Tuxtlas, Mexico. *American Journal of Primatology*, **48**: 253-262.
- ESTRADA, A. 2007. Fragmentación de las selvas y agroecosistemas como reservorios de conservación de la fauna silvestre en los Tuxtlas, México. En Harvey, C.A. & J.C. Sáenz. *Evaluación y conservación de biodiversidad en paisajes de Mesoamérica*. Costa Rica. 620 pp.
- FALQUETO, S. A., F. Z. VAZ-DE-MELLO & J. H. SCHOEREDER 2005. Are fungivorous Scarabaeidae less specialist? *Ecología Austral*, **15**: 17-22.
- FAVILA, M. E. & G. HALFFTER 1997. The use of indicator groups for measuring biodiversity as related to community structure and function. *Acta Zool. Mex. (n.s)*, **72**: 1-25.
- FEER, F. 1999. Effects of dung beetles (Scarabaeidae) on seeds dispersed by howler monkeys (*Alouatta seniculus*) in the French Guianan rain forest. *J. Trop. Ecol.*, **15**: 129-142.
- FILGUEIRAS, B. K. C., C. N. LIBERAL., C. D. M. AGUIAR., M. I. M. HERNÁNDEZ & L. IANNUZZI 2009. Attractivity of omnivore, carnivore and herbivore mammalian dung to Scarabaeinae (Coleoptera, Scarabaeidae) in a tropical Atlantic rainforest remnant. *Revista Brasileira de Entomologia*, **53**(3): 422-427.
- FINN J. A & P. S. GILLER 2002. Experimental investigations of colonization by North temperate dung beetles of different types of domestic herbivore dung. *Appl. Soil Ecol.*, **20**: 1-13.
- GALANTE, E. & C. CARTAGENA 1999. Comparison of Mediterranean dung beetles (Coleoptera: Scarabaeoidea) in cattle and rabbit dung. *Environ. Entomol.*, **28**: 420-424.
- GÉNIEUR, F. 2009. *Le genre Eurysternus Dalman, 1824 (Scarabaeidae: Scarabaeinae: Oniticellini), revision taxonomique et clés de détermination illustrées*. Sofia: Pensoft. 430 pp.
- GILL, B. D. 1991. Dung Beetles in tropical American Forest. In: Hanski, I. & Y. Camberfort. *Dung Beetle Ecology*. Princeton University Press. Princeton New Jersey. 481 pp.

- GITTINGS, T & P. S. GILLER 1998. Resource quality and the colonization and succession of coprophagous beetles. *Ecography*, **21**: 581-592.
- GONZALEZ, F., F. MOLANO & C. MEDINA 2009. Los subgéneros *Calhyboma*, *Hybomidium* y *Telhyboma* (Coleoptera: Scarabaeidae: Scarabaeinae: *Deltochilum*) en Colombia. *Revista Colombiana de Entomología*, **35**(2): 253-274.
- HALFFTER, G. & E. G. MATTHEWS 1966. The Natural History of dung beetles of the Subfamily Scarabaeinae (Coleoptera: Scarabaeidae). *Folia Entomológica Mexicana*, **12-14**: 1-312.
- HALFFTER, G. 1974. Eléments anciens de l'Entomofaune Néotropical: Ses implications biogéographiques. *Quaest. Entomol.*, **10**: 223-262.
- HALFFTER, G & W. D. EDMONDS 1982. *The nesting behavior of dung beetle (Scarabaeinae)*. Instituto de Ecología, México. 220 pp.
- HALFFTER, G. 1991. Historical and ecological factor determining the geographical distribution of the beetles (Coleoptera: Scarabaeidae: Scarabaeinae). *Folia Entomol. Mex.*, **82**: 195-238.
- HALFFTER, G., M. E. FAVILA & V. HALFFTER 1992. A study of structure of scaradinae guild in Mexican tropical rain forests and derived ecosystems. *Folia Entomol. Mex.*, **84**: 131-136.
- HALFFTER, G & M. E. FAVILA 1993. The Scarabaeinae (Insecta: Coleoptera) an animal group for analysing, inventorying and monitoring biodiversity in tropical rainforest and modified landscapes. *Biol. Interna.*, No. **27**. 21 pp.
- HANSKI, I. 1983. Distributional ecology and abundance of dung and carrion-feeding beetles (Scarabaeidae) in tropical rain forest in Sarawak, Borneo. *Acta Zoologica Feenica*, **167**: 1-45.
- HANSKI, I. 1991. The dung insect community. Pag 5-21. In: I. Hanski & Y. Camberfort (eds.), *Dung Beetle Ecology*. Princeton University Press. Princeton New Jersey. U.S.A. 481 pp.
- HANSKI, I & Y. CAMBERFORT 1991. Competition in Dung Beetles. In I. Hanski & Y. Camberfort (eds.), *Dung beetle ecology*. Princeton University Press, Princeton.
- HOLDRIDGE, L. 1978. *Ecología basada en zonas de vida*. Instituto Interamericano de Ciencias Agrícolas San José, Costa Rica. 159 pp.
- HOLTER, P., C. H. SCHOLTZ & K. G. WARDHAUGH 2002. Dung feeding in adult Scarabaeines (tunnellers and dwellers): even large dung beetles eat small particles. *Ecological Entomology*, **27**: 169-176.
- HOWDEN, H. F & V. G. NEALIS 1975. Effects of clearing in tropical rain forest on the composition of the coprophagous scarab beetle fauna (coleopteran). *Biotropica*, **7**(2): 77-83.
- HOWDEN, H & O. YOUNG 1981. Panamanian Scarabaeinae: taxonomy, distribution and habits (Coleoptera: Scarabaeidae). *Contributions of the American Entomological Institute*, **18**: 1-204.
- INSTITUTO DE INVESTIGACIÓN DE RECURSOS BIOLÓGICOS ALEXANDER VON HUMBOLDT. IAVH. 1998. *Programa de inventarios de la biodiversidad Grupo de exploración y monitoreo GEMA. El bosque seco tropical (Bs-T) en Colombia*. <http://araneus.humboldt.org.co/download/inventarios/bst/doc3.pdf>
- JIMÉNEZ, L., W. MENDIETA, H. GARCÍA & G. AMAT 2008. Notas sobre los escarabajos coprófagos (Coleoptera: Scarabaeinae) en ambientes secos de la región de Santa Marta, Colombia. *Acta Biol. Colomb.*, **13**(2): 203-208.
- KOHLMANN, B. & A. SOLIS 1997. El género *Dichotomius* (Coleoptera: Scarabaeidae) en Costa Rica. *G. it. Ent.*, **8**: 348-382.
- KREBS, C. J. 1989. *Ecological Methodology*. Harper and Row Publishers, New York. 654 pp.
- KRELL, F.T., S. K. WESTERWALBESLOH, I. WEIB, P. EGGLETON & K. E. LINSENMAR 2003. Spatial separation of Afrotropical dung beetle guilds: a trade-off between competitive superiority and energetic constraints (Coleoptera: Scarabaeidae). *Ecography*, **26**: 210-222.
- LOBO, J. M. & E. MONTES DE OCA 1994. Distribución local y coexistencia de *Digitonthophagus gazella* (Fabricius 1787) y *Onthophagus batesi* Howden & Cartwright, 1963 (Coleoptera: Scarabaeidae). *Elytron*, **8**: 117-127.
- LOBO, J.M., I. SANMARTÍN & F. MARTÍN-PIERA 1997. Diversity and spatial turnover of dung beetle (Coleoptera: Scarabaeoidea) communities in a protected area of South Europe (Doñana National Park, Huelva, Spain). *Elytron*, **11**: 71-88.
- LOUZADA, J. N. C & F. S. LOPES 1997. A comunidade de Scarabaeidae copro-necrófagos (Coleoptera) de um fragmento de mata Atlântica. *Revista Brasileira de Entomologia*, **41**(1): 117-121.
- LOUZADA, J. N. C & F. Z. VAZ-DE-MELLO 1997. Scarabaeidae (Coleoptera, Scarabaeoidea) atraídos por ovos em decomposição em Viçosa, Estado de Minas Gerais, Brasil. *Caldasia*, **19**(3): 521-522.
- LUMARET, J. P & A. A. KIRK 1987. Ecology of dung beetles in the French Mediterranean region (Coleoptera, Scarabaeinae). *Acta Zool. Mexic. (NS)*, **24**: 1-55.
- LUMARET, J. P., N. KADIRI & M. BERTRAND 1992. Changes in resources: consequences for the dynamics of dung beetle communities. *Journal of Applied Ecology*, **29**: 349-356.
- LUMARET, J. P & O. IBORRA 1996. Separation of trophic niches by dung beetles (Coleoptera: Scarabaeoidea) in overlapping habitats. *Pedobiol.*, **40**: 392-404.
- MANLY, B., L. MCDONALD & D. THOMAS 1993. *Resource Selection by Animals: Statistical Design and Analysis for Field Studies*. Chapman & Hall, London. 177 pp.
- MARTÍN-PIERA, F. & J. M. LOBO 1996. A comparative discussion of the trophic preferences in dung beetle communities. *Misc. Zool.*, **19**: 13-31.
- MARTÍNEZ, N. J., H. GARCÍA, L. A. PULIDO, D. D. OSPINO & J. C. NARVÁEZ 2009. Escarabajos coprófagos (Coleoptera: Scarabaeinae) de la vertiente noroccidental, Sierra Nevada de Santa Marta, Colombia. *Neotropical Entomology*, **38**(6): 708-715.
- MARTÍNEZ, N. J., L. M. CAÑAS, J. L. RANGEL, J. M. BARRAZA, J. M. MONTES & O. R. BLANCO 2010a. Coleópteros coprófagos (Scarabaeidae: Scarabaeinae) en un fragmento de bosque seco tropical en el departamento del Atlántico, Colombia. *Boletín del Museo de Entomología de la Universidad del Valle*, **11**(1): 21-30.
- MARTÍNEZ, N. J., L. M. CAÑAS, J. L. RANGEL, O. BLANCO, J. MENDOZA & S. COHEN 2010b. Coleópteros coprófagos (Scarabaeidae: Scarabaeinae) en la Reserva Natural Las Delicias (RND), Sierra Nevada de Santa Marta (SNSM), Colombia. *Boletín Científico Centro de Museos de Historia Natural*, **14**(2): 187-200.
- MEDINA, C., A. LOPERA, A. VITOLO & B. GILL 2001. Escarabajos Coprófagos (Coleoptero: Scarabaeidae: Scarabaeinae) de Colombia. *Biota Colombiana*, **2**(2): 131-144.
- MEDINA, C & A. LOPERA 2000. Clave ilustrada para la identificación de géneros de escarabajos coprófagos (Coleoptera: Scarabaeidae) de Colombia. *Caldasia*, **21**(1): 70-94.
- MONTENEGRO, J & A. ACOSTA 2008. Programa innovador para evaluar uso y preferencia de hábitat. *Universitas Scientiarum*, **13**(2): 208-217.
- MONTES DE OCA, E. 1993. Comparación de la comunidad local de Scarabaeinae (Coleoptera Scarabaeidae) de una zona de la región de Laguna Verde, Veracruz, después de 20 años. *Memorias I Reunión de investigadores sobre fauna veracruzana*, p: 17-18.
- 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.*, **82**: 111-132.
- MONTES DE OCA, E. & G. HALFFTER 1995. Daily and seasonal activities of a guild of the coprophagous, burrowing beetle (Coleoptera Scarabaeidae Scarabaeinae) in tropical grassland. *Trop.*, **8**: 159-180.

- MONTES DE OCA, E & G. HALFFTER 1998. Invasion of Mexico by two dung beetles previously introduced into the United states. *Stud. Neotrop. Fauna & environm.*, **33**: 37-45.
- NEALIS, V. G. 1977. Habitat associations and community analysis of South Texas dung beetles (Coleoptera: Scarabaeinae). *Canadian Journal of Zoology*, **55**: 138-147.
- NICHOLS, E., T. LARSEN, S. SPECTOR, A. L. DAVIS, F. ESCOBAR, M. FAVILA, K. VULINEC & THE SCARABAEINAE RESEARCH NETWORK 2007. Global dung beetle response to tropical forest modification and fragmentation: A quantitative literature review and meta-analysis. *Biological Conservation*, **137**: 1-19.
- NICHOLS, E., T. A. GARDNER, S. SPECTOR & THE SCARABAEINAE RESEARCH NETWORK 2009. Co-declining mammals and dung beetles: an impending ecological cascade. *Oikos*, **118**: 481-487.
- RIVERA-CERVANTES, L & G. HALFFTER 1999. Monografía de las especies mexicana de *Canthon* del subgénero *Glaphyrocantion* (Coleoptera: Scarabaeidae: Scarabaeinae). *Acta Zoológica Mexicana* (n.s.), **77**: 23-150.
- OSBERG, D. C., B. M. DOUBE & S. A. HANRAHAN 1994. Habitat specificity in African dung beetles: the effect of soil type on the survival of dung beetle immatures (Coleoptera: Scarabaeidae). *Tropical Zoology*, **7**: 1-10.
- PADILLA-GIL, D. N & G. HALFFTER 2007. Biogeography of the areas and *Canthonini* (Coleoptera: Scarabaeidae) of dry tropical forests in Mesoamerica and Colombia. *Acta Zoológica Mexicana*, **23**(1): 73-108.
- PECK, S. B & A. FORSYTH 1982. Composition, structure, and competitive behaviour in a guild of Ecuadorian rain forest dung beetles (Coleoptera, Scarabaeidae). *Canadian Journal of Zoology*, **60**: 1624-1634.
- QUINTERO, I. 1998. *Diversidad y preferencias por recursos alimenticios en una comunidad de escarabajos coprófagos en un área de selva amazónica en Leticia- Amazonas- Colombia* (Coleoptera; Scarabaeidae; Scarabaeinae). Tesis de pregrado, Universidad Pedagógica Nacional. Bogotá, Colombia.
- QUINTERO, I. & G. HALFFTER 2009. Cambios a través del tiempo en una comunidad de escarabajos copronecrófagos (Insecta: Coleoptera: Scarabaeinae) como consecuencia de la modificación y fragmentación de un bosque tropical lluvioso. *Acta Zoológica Mexicana* (n. s.), **25**(3): 625-649.
- RADTKE, M. G., C. R. V. DA FONSECA & G. B. WILLIAMSON 2010. Dung Beetle Communities: a Neotropical-North Temperate Comparison. *Neotropical Entomology*, **39**(1): 19- 27.
- SABU, T. K., K. V. VINOD & P. J. VINEESH 2006. Guild structure, diversity and succession of dung beetles associated with Indian elephant dung in South Western Ghats forests. *Journal of Insect Science*, **6**: 17, available online: <http://insectscience.org/6.17>
- SALCEDO, G. & K. I. SIERRA 2010. *Escarabajos coprófagos (Coleoptera: Scarabaeinae) asociados a excrementos de mono (Alouatta seniculus Linnaeus 1766), cerdo (Sus domestica Linnaeus 1758) y vaca (Bos taurus Linnaeus 1758) en dos sectores del departamento del Atlántico, Colombia*. Trabajo de grado. Barranquilla-Colombia. Universidad del Atlántico, Facultad de Ciencias Básicas. 55 pp.
- SIMANCA, R. & N. J. MARTINEZ 2010. Nueva técnica para evaluar la estratificación vertical de hormigas (Hymenoptera: Formicidae) en el bosque seco tropical, Colombia. *Boletín de la Sociedad Entomológica Aragonesa* (S.E.A.), **46**: 311-318.
- SOWIG, P. & T. WASSMER 1994. Resource partitioning in coprophagous beetles from sheep dung: phenology and microhabitat preferences. *Zool. Jb. Syst.*, **121**: 171-192.
- VAZ-DE-MELLO, F. Z & W. D. EDMONDS 2007. Géneros y subgéneros de la subfamilia Scarabaeinae (Coleoptera: Scarabaeidae) de las Américas. Versión 2.0 Español. 30 pp.
- VILJANEN, H. 2009. *Dung beetle communities in Madagascar*. Academic dissertation 39 pp. Helsinki. <http://ethesis.helsinki.fi>
- VINOD, K. V. & T. K. SABU 2007. Species composition and community structure of dung beetles attracted to dung of gaur and elephant in the moist forests of South Western Ghats. 14pp. *Journal of Insect Science* **7**: 56, available online: <http://insectscience.org/7.56>
- VITOLO, A. 2000. Clave para la identificación de los géneros y especies Phanaeinas (Coleoptera: Scarabaeidae: Coprinae: Phanaeini) de Colombia. *Rev. Acad. Colomb. Cienc.*, **24**(93): 591-601.
- VULINEC, K. 2000. Dung beetles (Coleoptera: Scarabaeidae), monkeys, and conservation in Amazonia. *Florida Entomologist*, **83**: 229-241.
- VULINEC, K., J. E. LAMBERT & D. J. MELLOW 2006. Primate and Dung Beetle Communities in Secondary Growth Rain Forests: Implications for Conservation of Seed Dispersal Systems. *International Journal of Primatology*, **27**(3): 855- 879.
- WALTER, P. 1983. La part de la nécrophagie dans le régime alimentaire des Scarabéides coprophages afro-tropicaux. *Bulletin de la Société Zoologique de France*, **108**(3): 397-402.
- WASSMER, T. 1995. Selection of the spatial habitat of Coprophagous beetles in the Kaiserstuhl area near Freiburg, SW-Germany. *Acta Ecologica*, **16**(4): 461-478.