

**CONVENIO INTERADMINISTRATIVO No. 21-450 (624 de 2021 ANH) ENTRE LA
AGENCIA NACIONAL DE HIDROCARBUROS – ANH Y EL INSTITUTO DE
INVESTIGACIÓN DE RECURSOS BIOLÓGICOS ALEXANDER VON HUMBOLDT -
INSTITUTO HUMBOLDT**

Producto 4. Informe con el análisis de diversidad de mamíferos, anfibios, reptiles, aves, colémbolos, himenópteros terrestres, lepidópteros diurnos, coleópteros escarabeidos y melolóntidos, e insectos estridulantes, ictiofauna, macrófitas, macroinvertebrados, perifiton, fitoplancton y zooplancton.



Noviembre de 2022



Coprophanaeus gamezi Arnaud, 2002. Espécimen fotografiado por Indiana Ríos en la UM ANH_117

ESCARABAJOS COPRÓFAGOS

TABLA DE CONTENIDO

TABLA DE CONTENIDO	2
LISTA DE TABLAS	4
LISTA DE FIGURAS	5
Equipo de trabajo	6
Resumen	6
Introducción	7
Metodología	9
Diseño del muestreo	9
Toma de datos en campo	9
Puntos de avistamiento	9
Recorridos libres	9
Preparación de especímenes	9
Preparación de datos	10
Resultados	10
Esfuerzo de muestreo	10
Por método de captura y temporada climática	10
Por zona de trabajo y temporada climática	10
Por cobertura vegetal y temporada climática	11
Composición y diversidad de especies	12
Índices de diversidad	13
Distribución espacial de la riqueza y la abundancia de especies	13
Análisis de similitud	14
Análisis de redundancia y análisis estadístico de covariables	14
Complementariedad del muestreo	15
Resultados de análisis específicos realizados (por ejemplo modelos de ocupación de aves)	17
Discusión	18
Esfuerzo de muestreo	18
Composición y diversidad de especies	18
Índices de diversidad	18
Distribución espacial de la riqueza y la abundancia de especies	18

Análisis de similitud	18
Análisis de redundancia y análisis estadístico de covariables	18
Complementariedad del muestreo	18
Análisis extra	18
Conclusiones	18
Bibliografía	18

LISTA DE TABLAS

Tabla 1. Distribución de las unidades de muestreo por áreas y coberturas vegetales

Tabla 2. Cobertura del muestreo en las dos temporadas para cada una de las zonas

Tabla 3. Cobertura del muestreo por temporadas y coberturas vegetales.

LISTA DE FIGURAS

Figura 1. Esquema general del diseño de muestreo implementado en la Línea Base Regional de Biodiversidad en la Plataforma Kalé.

Figura 2. Unidades de muestreo diseñadas para el componente de escarabajos para la Línea Base Regional de Biodiversidad.

Figura 3. Método para la captura de escarabajos coprófagos A. Trampa de caída con atrayente de excremento humano. B. Detalle de una trampa de caída con atrayente de excremento humano.

Figura 4. Unidades de muestreo implementadas para el componente de escarabajos para la Línea Base Regional de Biodiversidad.

Figura 5. Preparación de los especímenes. A. Proceso de separación e identificación con ayuda de estereoscopios y literatura especializada. B. detalle de escarabajos montados en alfiler. C. Caja Cornell con la colección de referencia. D. escarabajos en proceso de identificación y separación junto con la etiqueta provisional con los datos asociados.

Figura 6. Abundancia por géneros registrados A. Temporada de aguas altas, B. Temporada de aguas bajas.

Figura 7. Abundancia por especies registradas A. Temporada de aguas altas, B. Temporada de aguas bajas

Figura 8. Gráfica Rango-Abundancia, orden según las abundancias totales, mostrando las temporadas. El subgráfico “Perfiles” incluye todas las especies y está ordenado las abundancias en cada temporada.

Figura 9. Gráfica Rango-Abundancia, orden según las abundancias totales, mostrando las Zonas. El Subgráfico “Perfiles” incluye todas las especies y está ordenado las abundancias en cada zona.

Figura 10. Gráfica Rango-Abundancia, orden según las abundancias totales, mostrando las coberturas. El subgráfico “Perfiles” incluye todas las especies y está ordenado según las abundancias en cada cobertura.

Figura 11. Gráfica Rango-Abundancia, orden según las abundancias de todas las especies, mostrando las coberturas y las temporadas.

Figura 12. Curvas de rarefacción/extrapolación de la riqueza de escarabajos coprófagos colectada, cálculos basados en la abundancia de las especies colectadas. Representación de las zonas.

Figura 13. Perfiles de números efectivos de taxones de Hill calculados gracias al paquete iNEXT. Las barras de errores representan los intervalos de confianza de las estimaciones de los números de Hill.

Figura 14. Mapa de calor mostrando la variación espacial de la riqueza en las dos temporadas. A. Aguas altas. B. Aguas bajas.

Figura 15. Mapa de calor mostrando la variación espacial de la abundancia en las dos temporadas. A. Aguas altas. B. Aguas bajas.

Figura 16. Representación de las temporadas en el espacio de la NMDS. Las líneas de color gris conectan los sitios (ANH) muestreados en las dos temporadas.

Figura 17. Representación de las coberturas en el espacio de la NMDS. Las líneas de color gris conectan los sitios (ANH) muestreados en las dos temporadas.

Figura 18. Representación de las zonas en el espacio de la NMDS. Las líneas de color gris conectan los sitios (ANH) muestreados en las dos temporadas.

Equipo de trabajo

Coordinador

Arturo González Alvarado

Investigadores aguas altas

Rafael Mauricio Cobos

David Vanegas

Daniel Felipe Silva

Investigadores aguas bajas

Rafael Mauricio Cobos

David Vanegas

Daniel Felipe Silva

David Camilo Martínez

Guías de campo aguas altas

Jesús David Mendoza

Alexander León Delgado

Jefferson Blanco

José Camacho

Guías de campó aguas bajas

Marlon de Jesus Matos

Fernel Navarro

Camilo Mendoza

Rafael Santos Piñeros

José Miguel Oliveiros

Resumen

Los escarabajos coprófagos son considerados un grupo bioindicador debido a la alta sensibilidad que presentan frente a las perturbaciones de sus hábitats, su dependencia a las áreas boscosas y su especial forma de reproducción y alimentación. Por otra parte, es un grupo ideal como objeto del monitoreo, por el amplio conocimiento que se tiene sobre su taxonomía y debido a que sus métodos de colecta están estandarizados y costo efectivos. En este trabajo se estudió la comunidad de estos escarabajos durante las temporadas de aguas altas y aguas bajas en las áreas denominadas Kalé, Platero y zona de caracterización, ubicadas en el municipio de Puerto Wilches-Santander, Colombia durante el mes de julio de 2021 (aguas altas) y marzo 2022 (aguas bajas). El muestreo se llevó a cabo en los principales hábitats representativos de la zona (bosque ripario, bosque denso, bosque abierto, herbazal y pastos limpios). Se instalaron 7 trampas de caída cebadas con excremento humano en cada una de las 40 unidades muestrales seleccionadas. En total se colectaron 25.916 especímenes, 7.751 en la temporada de aguas altas y 18.201 en la temporada de aguas bajas pertenecientes a 38 especies. La cobertura del muestreo fue cercana al 100%, tanto para las temporadas y las coberturas vegetales. Los perfiles de diversidad, las curvas de rango-abundancia y los análisis de similitud mostraron que existen diferencias entre los hábitats, siendo el bosque ripario el que presentó mayor riqueza y el herbazal mayor diversidad. La zona de Platero fue la que presentó mayor riqueza con 34 especies, seguida de Caracterización (32 especies) y Kalé con 30 especies. La zona de Caracterización fue la que presentó mayor diversidad seguida de Kalé y Platero. La mayor diversidad en la zona de Caracterización se puede deber a que en esa zona se encuentran los bosques de mayor tamaño y mejor estado de conservación. Estos resultados podrían demostrar la importancia de los bosques riparios en el mantenimiento de la comunidad de estos escarabajos en la zona de estudio

Introducción

Los insectos son uno de los grupos de organismos terrestres más sofisticados sobre la tierra, estuvieron entre los primeros animales en colonizar y explotar los ecosistemas terrestres y de agua dulce, lo cual ha dado forma a la biota de la tierra, exhibiendo relaciones coevolutivas y ecológicas con muchos grupos biológicos, desde plantas con flores hasta humanos (Misof *et al.* 2014). En términos de biomasa, los insectos dentro de los artrópodos son uno de los grupos de animales más importantes y representan un rango de 0,1 a 1,0 gigatoneladas de carbono (Gt C) para los artrópodos terrestres (Contreras-Santos *et al.* 2021). Esto representa el 46% de toda la biomasa animal del planeta (Bar-On *et al.* 2018). Por sus diferentes atributos ecológicos y su sensibilidad ante los disturbios de sus ambientes naturales, los insectos son un grupo ampliamente usado como indicadores de diversidad y conservación de sus hábitats, debido a sus importantes funciones ecológicas en términos de interacciones con otros organismos y con el medio ambiente (Bonebrake *et al.* 2010; Freitas *et al.* 2021; McGeoch 2007; Villarreal *et al.* 2006). El uso de insectos en estudios de impacto ambiental, se debe, principalmente, a que su riqueza, composición y abundancia están relacionadas con características bióticas y abióticas del hábitat como la estructura del paisaje, diversidad, composición y estructura vegetal, interacciones tróficas de la comunidad y/o variaciones climáticas (Bonebrake *et al.* 2010; DeVries 1997; Freitas *et al.* 2021; Lach *et al.* 2010).

Dentro de los grupos de insectos más empleados para el monitoreo de la biodiversidad se reconocen principalmente a las hormigas (Fernández *et al.* 2019; Lach *et al.* 2010), las mariposas diurnas (Bonebrake *et al.* 2010; Freitas *et al.* 2021) y los escarabajos coprófagos (Halffter 1991; Nichols *et al.* 2007). Mientras que para muchos grupos de insectos no existen claves taxonómicas actualizadas, se considera que para grupos como las hormigas, mariposas diurnas y escarabajos coprófagos en la región Netropical, cuentan con una buena estabilidad taxonómica (Fernández *et al.* 2019; Freitas *et al.* 2021; Nichols *et al.* 2007). Varias características hacen de los grupos de insectos anteriormente mencionados como buenos indicadores ecológicos, ambientales y de diversidad: 1) Son grupos diversos y abundantes en la mayoría de los ecosistemas terrestres. 2) Los métodos de recolecta y detección son efectivos y sencillos. 3) presentan poca estacionalidad. 4) Su taxonomía se encuentra relativamente bien definida (McGeoch 2007; McGeogh 1998; Villarreal *et al.* 2006).

En adición, los insectos proveen a las poblaciones humanas de muchos servicios ecosistémicos como el reciclaje de nutrientes, funcionan como parte de la oferta de recursos alimenticios para otros organismos y por su papel en la regeneración natural de los bosques gracias a su importante función en los procesos de polinización (Merckx *et al.* 2013). Por lo anterior, el estudio de las comunidades de insectos con medidas de la diversidad, y composición constituye una herramienta

importante para evaluar la salud de sus ecosistemas, como parte de la toma de decisiones en el ordenamiento territorial en el ámbito del cambio global (Freitas *et al.* 2021; Santos *et al.* 2016; Vieira 2020).

Los escarabajos coprófagos, son considerados de interés dada la sensibilidad presentan ante la transformación antrópica de los ecosistemas (Brown & Fabricius 2000; Favila & Halffter 1997). Son usados en estudios ecológicos y de conservación (Spector 2006), ya que participan en procesos ecológicos (Bang *et al.* 2005; Slade *et al.* 2007) removiendo y enterrando el recurso mientras contribuyen a la fertilización y aireación del suelo, generan condiciones aeróbicas que permiten la proliferación de bacterias que mineralizan los suelos (Nichols *et al.* 2008) son dispersores secundarios de semillas (Andresen 2005; Vulinec 2002), tienen una amplia distribución geográfica (Hanski & Cambefort 1993), métodos de colecta sencillos y estandarizados (Cultid-Medina *et al.* 2012), es una comunidad taxonómicamente accesible (Nichols *et al.* 2009; Spector 2006), están correlacionados con otros taxones (Barlow *et al.* 2010; Nichols *et al.* 2009), siendo la estrategia ideal involucrar otros grupos biológicos cuando se estudian estos escarabeidos, minimizando los costos que representa el levantamiento y establecimiento de inventarios biológicos (Silva & Medina-Hernández 2016).

Metodología

Para generar el diseño de muestreo se tuvieron en cuenta los siguientes factores: Distancia a las plataformas: Se espera que a mayor cercanía a la plataforma el impacto sea mayor. Para escarabajos, se espera que un punto situado a una distancia mayor a 3 km. tendrá un impacto cero.

Distribución espacial: En la zona de estudio existen dos gradientes de transformación del paisaje, uno de sur a norte y otro de occidente a oriente, a partir de los cuales se configuran tres sectores. Una zona al suroriente de territorios netamente agrícolas, una zona al nororiente de sitios agropecuarios susceptibles a la inundación y al occidente una zona con relictos de bosques conservados, cercanos a la ciénaga de paredes. A partir de estos dos factores se propuso un diseño de muestreo específico para el grupo de escarabajos (Figura 1).

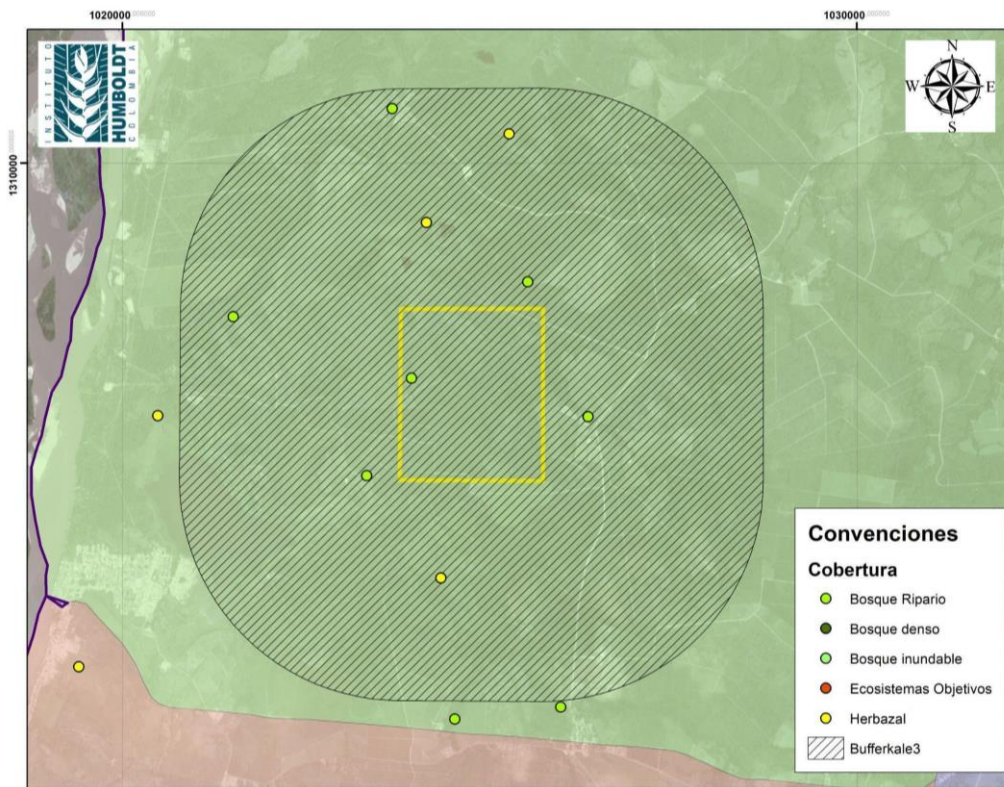


Figura 1. Esquema general del diseño de muestreo implementado en la Línea Base Regional de Biodiversidad en la Plataforma Kalé.

Para la selección de cada una de las unidades de muestreo se tuvieron en cuenta las coberturas vegetales presentes en la zona, tratando de incluir diferentes tipos de coberturas representativas, así no fueran muy abundantes. La cobertura de palma no fue seleccionada debido al uso de pesticidas por parte de las empresas del

sector lo cual afecta al grupo biológico. Estas unidades de muestreo se seleccionaron de manera aleatoria teniendo en cuenta algunos factores como distancia mínima entre los puntos, donde se estableció una distancia mínima de 500 m, distancia a vías y cuerpos de agua. Para el diseño de muestreo no se tuvieron en cuenta los límites municipales y se abarcaron los siguientes municipios: Puerto Wilches, Cantagallo, Sabana de Torres y Barrancabermeja. Finalmente se obtuvieron 41 unidades de muestreo (Figura 2).

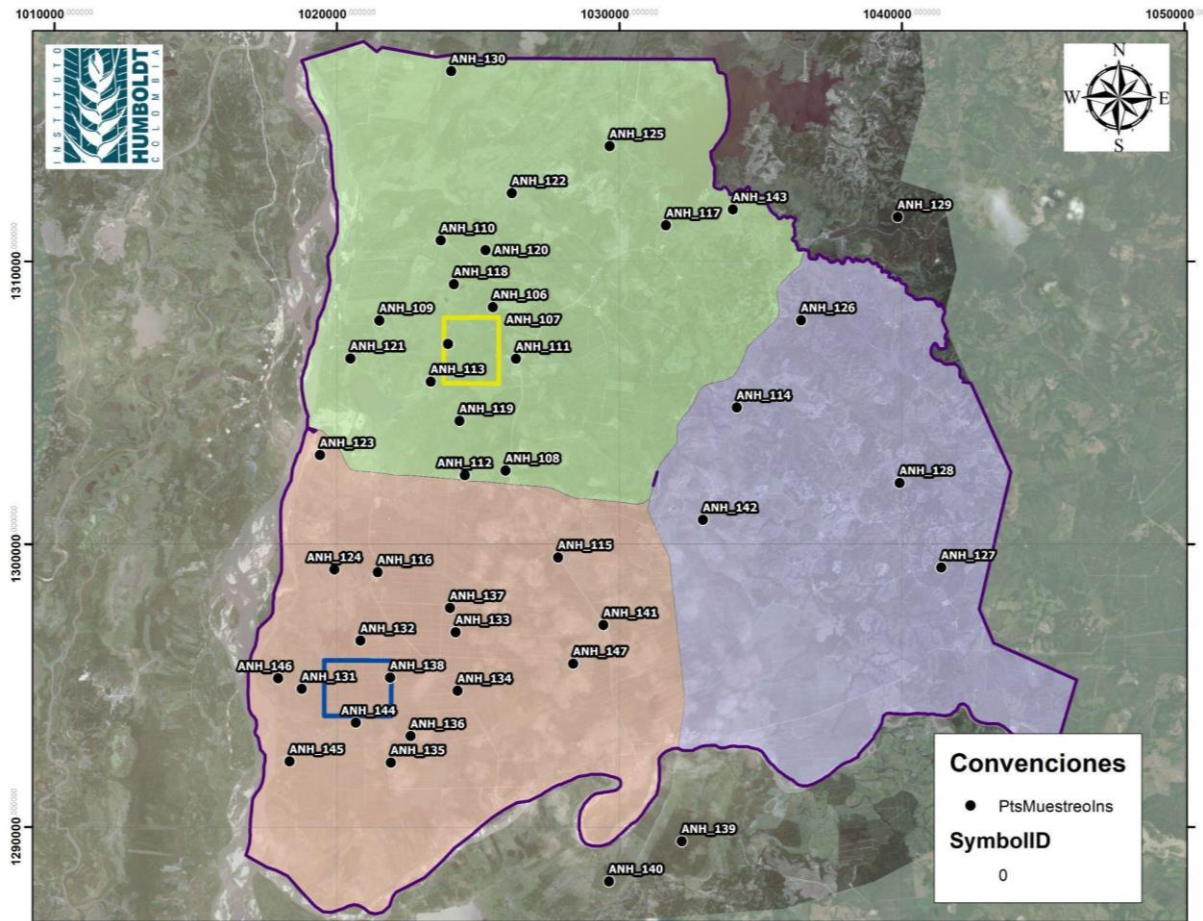


Figura 2. Unidades de muestreo diseñadas para el componente de escarabajos para la Línea Base Regional de Biodiversidad.

Toma de datos en campo

Para la caracterización de la comunidad de escarabajos coprófagos en cada una de las temporadas climáticas se utilizaron trampas de caída cebadas con excremento humano (Figura 3). Las colecta en la primera temporada se llevó a cabo entre el 1 y el 24 de julio de 2021, la segunda temporada se realizó entre el 17 de marzo y el 9 de abril de 2022.



Figura 3. Método para la captura de escarabajos coprófagos **A.** Trampa de caída con atrayente de excremento humano. **B.** Detalle de una trampa de caída con atrayente de excremento humano.

Durante la primera temporada no fue posible coleccionar en todas las unidades de muestreo (UM) diseñadas, debido a problemas con los permisos de acceso a las mismas. Para reemplazar estas UM (12) se seleccionaron otros puntos, cada uno con la misma cobertura de la unidad a reemplazar, manteniendo las mismas premisas del diseño del muestreo. Entre las UM que no se logró coleccionar se encuentran las originalmente ubicadas en los municipios de Sabana de Torres y Barrancabermeja. En la segunda temporada las colectas se realizaron en las mismas UM de la primera temporada.

Se realizaron muestreos en las siguientes coberturas: bosque abierto (ba), bosque denso (bd), bosque ripario (br), herbazal (h) y pastizal (p). La mayoría de estas coberturas se encuentran inmersas en una matriz dominada por cultivos de palma.

De las 40 UM implementadas, 16 se ubican en Kalé, 16 en Platero y ocho en la Zona de caracterización (Tabla 1, Figura 4). En cada UM se realizó un transecto con siete trampas, cada trampa separada por 50 metros. Cada una de las trampas fue re-cebadas a las 24 horas de la instalación y los especímenes fueron recolectados y preservados en alcohol a las 24 y 48 horas. En lo posible el transecto se instaló a una distancia de 100 metros al interior del hábitat (esto para los hábitats de ba, bd y br) para evitar el efecto borde. En algunos casos debido al tamaño del fragmento la distancia al borde fue menor a 100 metros. Además, debido al tamaño del fragmento, a las condiciones del mismo y/o a las condiciones de inundación del terreno las trampas fueron instaladas a menos de 50 metros entre sí.

Tabla 1. Distribución de las unidades de muestreo por áreas y coberturas vegetales

Cobertura vegetal	Kalé	Platero	Caracterización
Bosque abierto	2	-	-
Bosque denso	-	-	2
Bosque ripario	10	12	4
Herbazal	4	4	-
Pastizal	-	-	2
Total	16	16	8

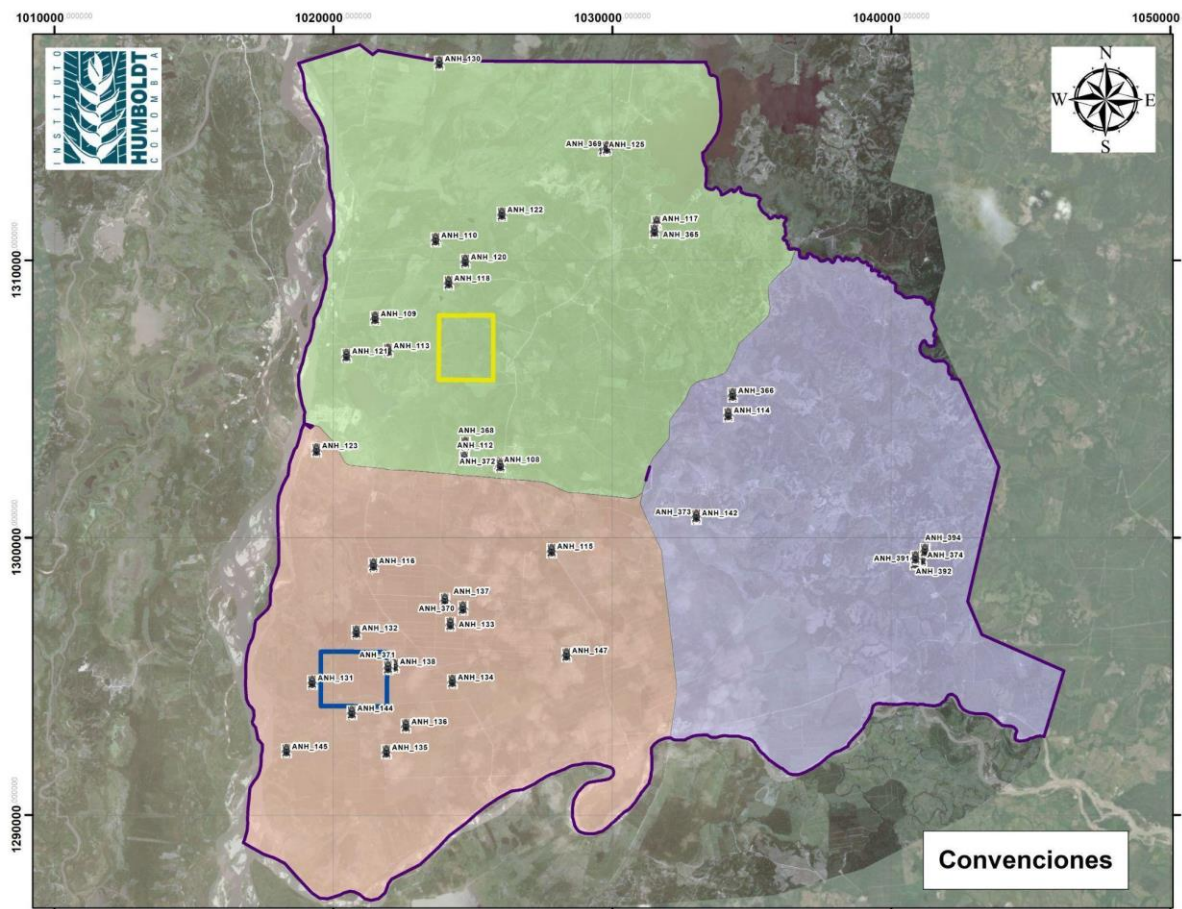


Figura 4. Unidades de muestreo implementadas para el componente de escarabajos para la Línea Base Regional de Biodiversidad.

Durante la primera temporada en cuatro UM (ANH_137, ANH_138, ANH_370, ANH_371) los especímenes solo fueron recolectados a las 96 horas por emergencia COVID y para cuatro UM (ANH_116, ANH_132, ANH_133, ANH_134) sólo fue

posible recolectar a las 48 horas por inconvenientes con la autorización de ingreso a los predios en donde se encontraban esas UM. Adicionalmente, en la unidad ANH_122 no se recolectaron especímenes debido a que a las 24 y a las 48 horas todas las trampas se inundaron. Por su lado, en la segunda temporada en todas las UM se recolectaron los especímenes a las 24 y 48 horas.

Preparación de especímenes

Los especímenes recolectados de cada trampa fueron colocados en alcohol al 96% junto con una etiqueta temporal (Figura 5D) que contenía la información de colecta. Posteriormente fueron limpiados, almacenados de nuevo en alcohol al 96%, junto con la etiqueta y guardados para ser enviados al Instituto Alexander von Humboldt en Villa de Leyva-Boyacá, para su posterior separación, identificación, montaje y preservación.

Para la identificación de las especies (Figura 5A) se utilizaron revisiones taxonómicas recientes (Edmonds 2000, Génier y Kohlmann 2003, Edmonds y Zídek 2004, Silva et al. 2015 Solís y Kohlmann 2004, Vaz-de-Mello 2008, Génier 2009, González et al. 2009, González y Vaz-de-Mello 2014, Edmonds & Zídek 2010, 2012, Génier 2012, Montoya-Molina & Vaz-de-Mello 2021, Cupello & Vaz-de-Mello 2018, Nazaré-Silva y Silva 2021). Para las especies que no fue posible su identificación se siguió la codificación de la colección de referencia del Instituto Alexander von Humboldt (González-Alvarado *et al.* 2015; González-Alvarado & Medina 2015).

En la primera temporada se creó una colección de referencia (Figura 5C) con los especímenes montados en alfileres entomológicos (Figura 5B), esta colección contiene todas las especies colectadas, para cada especie con entre uno y seis especímenes. Los demás especímenes fueron preservados en sobres, cada especie de cada trampa en un sobre. La colección de referencia fue ampliada con las especies que fueron colectadas en la segunda temporada, se adicionaron especies que sólo fueron colectadas en esta segunda temporada y se agregaron especímenes de especies que tenían pocos ejemplares.

Todos los especímenes fueron depositados en la colección entomológica del Instituto Humboldt, estos especímenes cuentan con sus respectivas etiquetas de localidad, identificación y número de catálogo.



Figura 5. Preparación de los especímenes. **A.** Proceso de separación e identificación con ayuda de estereoscopios y literatura especializada. **B.** detalle de escarabajos montados en alfiler. **C.** Caja Cornell con la colección de referencia. **D.** escarabajos en proceso de identificación y separación junto con la etiqueta provisional con los datos asociados.

Preparación de datos

El Darwin Core de escarabajos fue construido a partir de la información proveniente de las trampas de caída cebadas. En dicha base de datos está consignada una sección del evento de muestreo en la que está asociada un identificador único para cada punto, repetición y temporada de muestreo (event ID). Cada evento de muestreo está asociada a un esfuerzo (tiempo), fecha, hora, hábitat, temporada climática, coordenadas, localidad específica y algunos datos de vegetación que fueron establecidos para los posibles análisis de los modelos de ocupación de la temporada de aguas bajas, aquí se incluyó información relacionada con: altura de dosel, cobertura de dosel y altura del herbazal. Esta base de datos de eventos está

asociada a otra base con información de cada registro obtenido en cada evento, el cual contiene información del identificador, fecha, hora, especie y su respectiva clasificación taxonómica, con el autor del nombre científico.

Posteriormente, dicha DwC de escarabajos fue sometida a evaluación por parte del equipo I2D del Instituto Humboldt para su validación, y publicación como conjunto de datos (http://i2d.humboldt.org.co/ceiba/resource.do?r=escarabajos_anh_2021). Con la matriz validada, se construyeron los análisis que se presentan a continuación.

Finalmente, para complementar la información de todos los registros realizamos una GDB en la cual incluimos información que no está consignada en las anteriores bases de datos y que está relacionada con información de categorías de amenaza de las especies a nivel nacional e internacional (CITES, IUCN y resolución de 1912), información sobre distribución, migración, veda, uso cultural de las especies, gremio trófico, abundancia relativa y abundancia absoluta.

Resultados

Esfuerzo de muestreo

Por zona de trabajo y temporada climática

El esfuerzo de muestreo fue de siete trampas de caída con excremento humano como atrayente en cada una de las 40 unidades de muestreo seleccionadas, las trampas estuvieron activas por 48 horas. Fueron en total 560 trampas, 280 para cada una de las temporadas. El total de horas/trampa fue de 28.224 (14.784 horas/trampa en la temporada de aguas altas y 13.440 horas/trampa en la temporada de aguas bajas).

Con 7.715 individuos recolectados en la temporada de aguas altas y 18.201 en la temporada de aguas bajas, la cobertura del muestreo para las dos temporadas fue de aproximadamente el 100% (Tabla 2, Anexo 1 - Escarabajos), siendo en la zona de Caracterización la cobertura del muestreo levemente menor que en las otras dos zonas.

Tabla 2. Cobertura del muestreo en las dos temporadas para cada una de las zonas

Zona	Coverage (cobertura del muestreo)
Caracterización	0,9993
Kalé	0,9997
Platero	0,9998

Por cobertura vegetal y temporada climática

La cobertura de muestreo para cada una de las coberturas vegetales en las dos temporadas fue aproximadamente del 100%, siendo los pastos en la temporada de aguas altas la única cobertura, en la que la cobertura del muestreo estuvo por debajo del 99% (Tabla 3).

Tabla 3. Cobertura del muestreo por temporadas y coberturas vegetales.

Temporada Climática	Cobertura Vegetal	Coverage (cobertura del muestreo)
Ambas	Bosque Abierto	0,9989
	Bosque Denso	0,9985
	Bosque Ripario	1,0000
	Herbazales	0,9997
	Pastos	0,9951
Aguas altas	Bosque Abierto	0,9954
	Bosque Denso	0,9913
	Bosque Ripario	1,0000
	Herbazales	0,9982
	Pastos	0,9897
Aguas bajas	Bosque Abierto	0,9983
	Bosque Denso	0,9977
	Bosque Ripario	1,0000
	Herbazales	0,9991
	Pastos	0,9977

Composición y diversidad de especies

En total se encontraron 38 especies, de 16 géneros, de las cuales 25 fueron identificadas a especies (65,7%) y las restantes 13 fueron morfotipadas (34,3%) siguiendo la codificación propuesta por (González y Medina 2015), para un total de 25.916 especímenes. De las especies encontradas el 92% fueron compartidas en las dos temporadas (35 especies) y el número de géneros fue el mismo (15). *Scatimus ovatus* Harold, 1862 solo fue recolectada en la temporadas de aguas altas y *Dichotomius reclinatus* (Felsche, 1901) y *Sulcophanaeus steinheili* (Harold, 1875) únicamente en la temporada de aguas bajas, por su lado el género *Scatimus* solo fue colectado en aguas altas y *Sulcophanaeus* en aguas bajas. En cuanto a la abundancia en la temporada de aguas bajas (18.201) se colectaron 2,37 veces los individuos que en la temporada de aguas altas (7.715).

En la temporada de aguas altas se registraron 23 especies y 13 morfoespecies, donde el género con mayor cantidad de individuos fue el género *Onthophagus* con 2.850 especímenes, representando cerca del 37% de la abundancia, seguido por *Canthon* con 1.619 especímenes y *Sylvicanthon* con 1.286 especímenes; entre estos tres géneros representan aproximadamente el 74% de la abundancia total (Figura 6A). Los géneros con menor representatividad fueron *Trichillidium* con 16 especímenes, *Digitonthophagus* con cuatro especímenes y *Scatimus* con un registro. En la temporada de aguas bajas se registraron 24 especies y 13 morfoespecies, donde el género con mayor cantidad de individuos fue *Onthophagus* con 9.819 especímenes, seguido por *Canthon* con 3.327 especímenes y *Dichotomius* con 2.181 especímenes; entre estos tres géneros representan aproximadamente el 84% de la abundancia total y el género más abundante (*Onthophagus*) el 54% de los individuos colectados en esa temporada (Figura 6B). Los géneros con menor representatividad fueron *Phanaeus* con 40 especímenes, *Digitonthophagus* con seis especímenes y *Sulcophanaeus* con un registro.

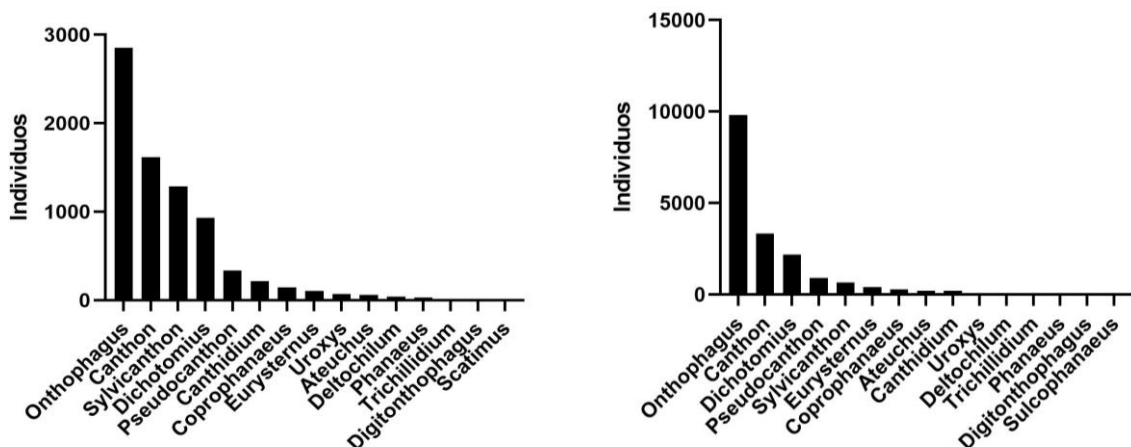


Figura 6. Abundancia por géneros registrados **A.** Temporada de aguas altas, **B.** Temporada de aguas bajas.

En la temporada de aguas altas la morfoespecie dominante fue *Onthophagus* sp. 01H con 2.044 individuos, representando un 26% de la abundancia total, seguida de *Sylvicanthon aequinoctialis* con 1.286 individuos y *Onthophagus marginicollis* con 739 individuos, estas tres especies alcanzando el 52% de la abundancia total (Figura 7A). Las morfoespecies menos representativas fueron *Uroxys* sp. 05H con 14 individuos, *Canthon* sp. 05H junto a *Canthon* sp. 09H con tres individuos, *Dichotomius andresi* y *Digitonthophagus gazella* con cuatro individuos, seguidas por *Onthophagus acuminatus* con dos individuos y *Scatimus ovatus* con un registro. En la temporada de aguas bajas la morfoespecie dominante fue *Onthophagus* sp. 01H con 7.677 individuos, representando un 42% de la abundancia total, seguida de *Dichotomius agenor* con 2.121 individuos y *Onthophagus marginicollis* con 1.700 individuos, estas tres especies alcanzan el 63% de la abundancia total (Figura 7B). Las morfoespecies menos representativas fueron *Canthon* sp. 05H con 17 individuos, *Canthidium* sp. 10H con siete, *Canthon lituratus* con cuatro individuos, *Dichotomius reclinator* y *Sulcophanaeus steinheili* con un registro.

En las Figuras 8 y 9, curvas de rango-abundancia, se puede observar que la estructura de la comunidad en las dos temporadas (Figura 8 subgráfico “Perfiles”) y en las tres zonas es similar (Figura 9 subgráfico “Perfiles”), con tres especies o cuatro especies dominantes, seguido de varias especies con abundancias medias y entre una y tres especies con cuatro o menos individuos. La especie dominante en la zona de Kalé y Platero en las dos temporadas fue la misma (*Onthophagus* sp. 01H), por su lado en la zona de Caracterización la especie dominante cambió de *Onthophagus marginicollis* en la temporada de aguas altas a *Canthon subhyalinus* en la temporada de aguas bajas. Sin embargo, la especie dominante, fue mucho más abundante que la segunda y la tercera especie en la temporada de aguas bajas, siendo más evidente en las zonas de Kalé y Platero, adicionalmente esas segundas y terceras especies abundantes cambiaron en las tres zonas entre las dos temporadas.

Este cambio en la estructura de la comunidad también se evidencia en cada cobertura vegetal entre las dos temporadas (Figura 10), donde solo en el Bosque Ripario y en los Pastos se mantuvo la misma morfoespecie dominante entre las dos temporadas (*Onthophagus* sp. 01H en bosque ripario y *Onthophagus marginicollis* en los pastos). Sin embargo, a diferencia de la temporalidad a nivel de zonas, en las coberturas vegetales entre las dos temporadas no se evidencia un aumento tan marcado en la dominancia en la temporada de aguas bajas.

En la temporada de aguas altas, entre las coberturas vegetales se observan diferencias entre las especies dominantes, por su lado en la temporada de aguas bajas, a pesar que la estructura es diferente, se encontró que *Onthophagus* sp. 01H dominó en el Bosque Ripario (igual que en aguas altas), Herbazal y en Bosque Abierto.

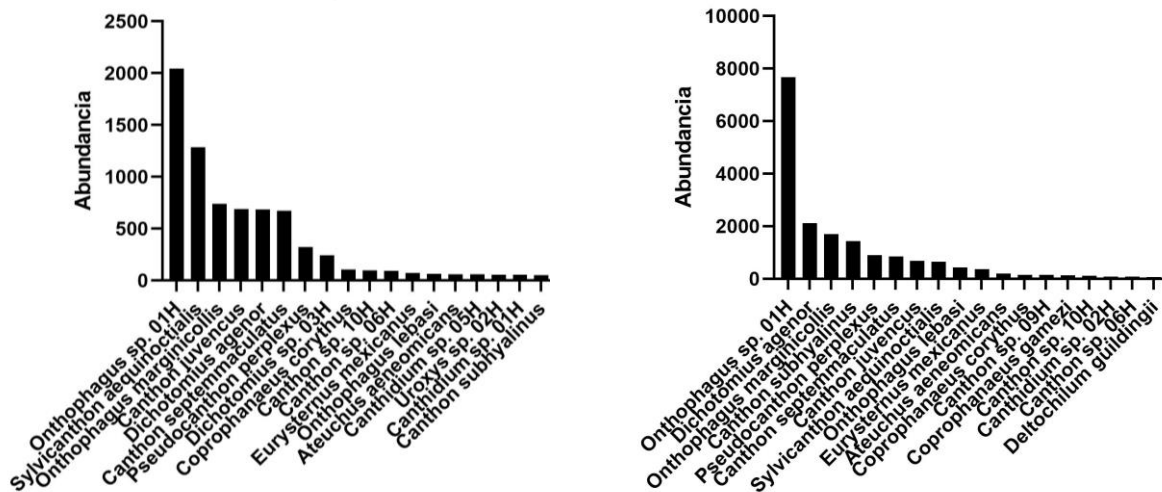


Figura 7. Abundancia por especies registradas **A.** Temporada de aguas altas, **B.** Temporada de aguas bajas.

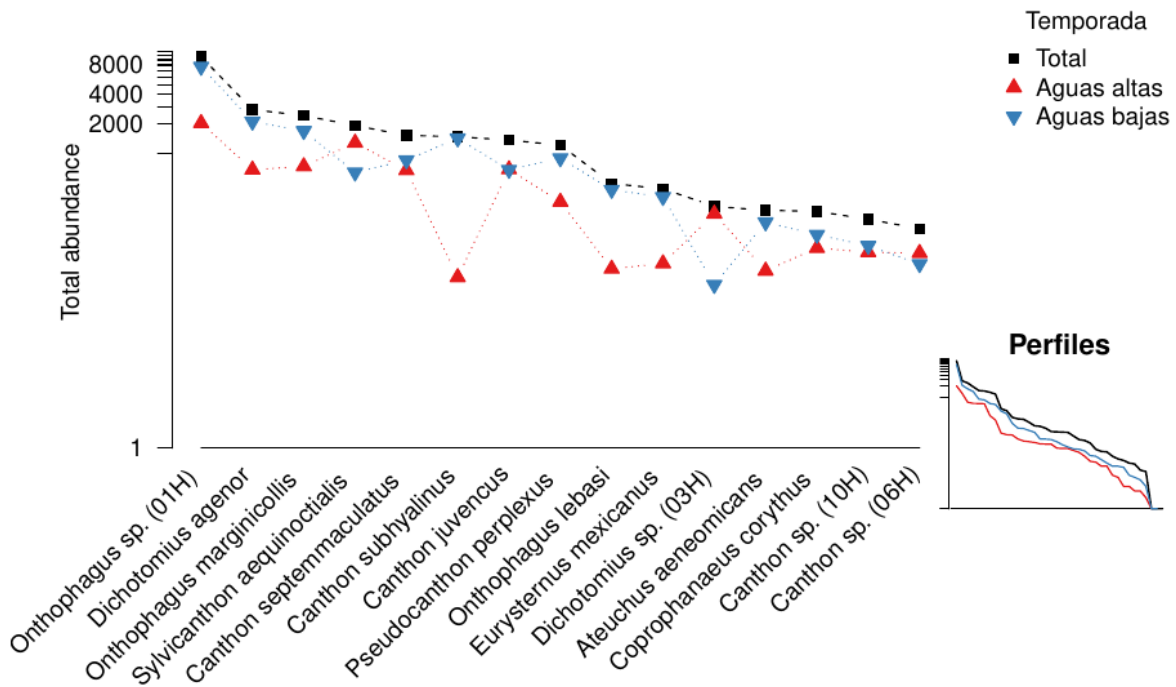


Figura 8. Gráfica Rango-Abundancia, orden según las abundancias totales, mostrando las temporadas. El subgráfico “Perfiles” incluye todas las especies y está ordenado las abundancias en cada temporada

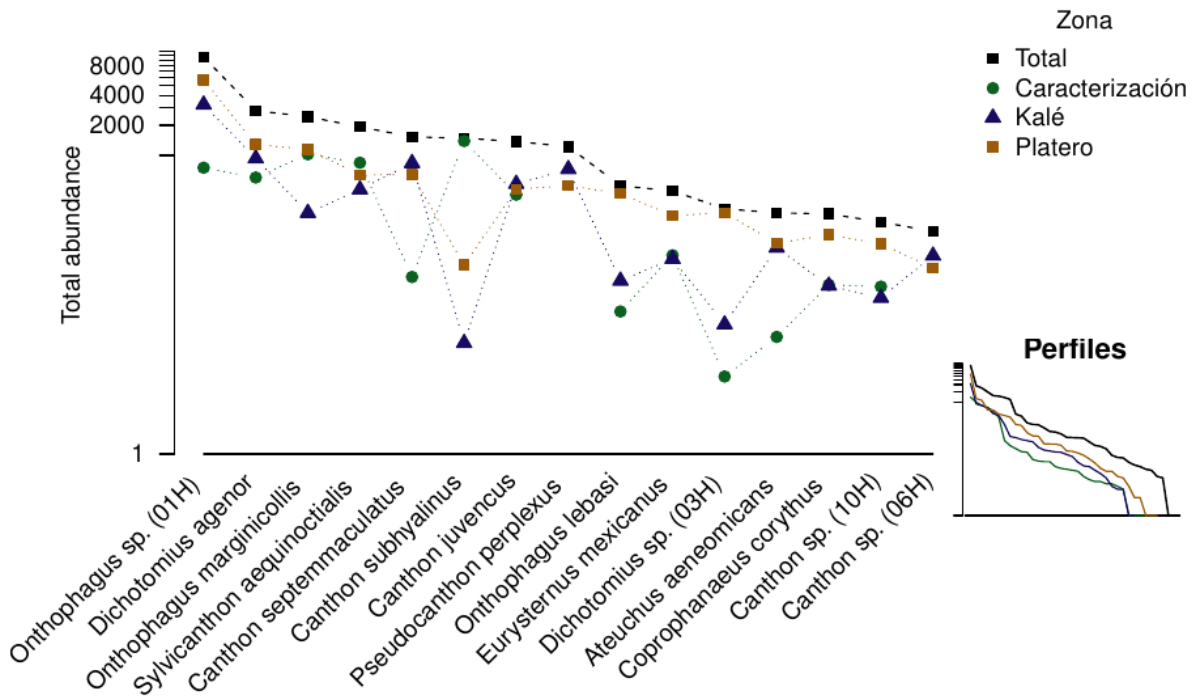


Figura 9. Gráfica Rango-Abundancia, orden según las abundancias totales, mostrando las Zonas. El Subgráfico “Perfiles” incluye todas las especies y está ordenado las abundancias en cada zona.

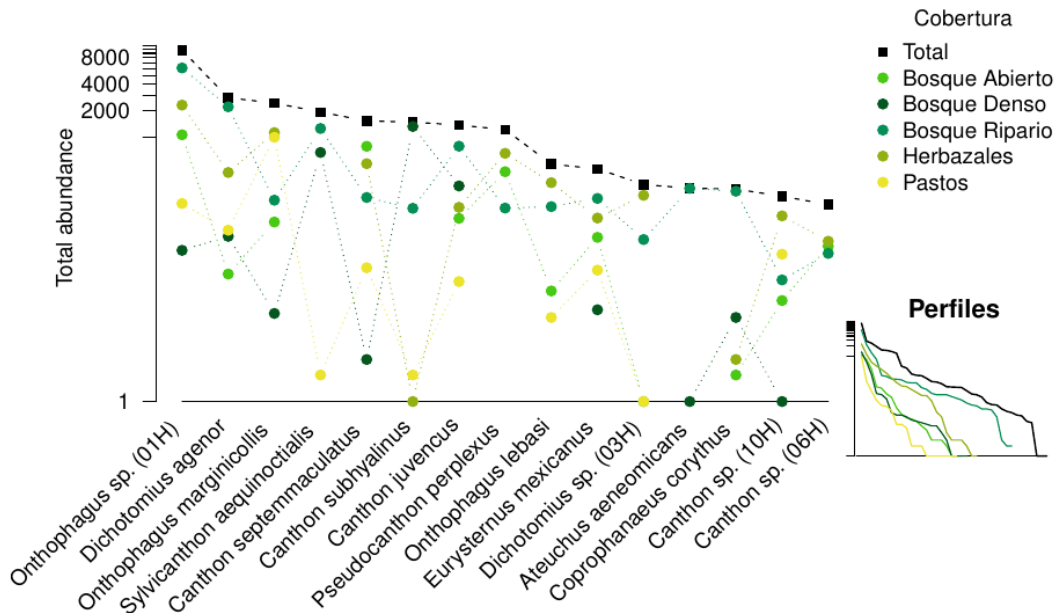


Figura 10. Gráfica Rango-Abundancia, orden según las abundancias totales, mostrando las coberturas. El subgráfico “Perfiles” incluye todas las especies y está ordenado según las abundancias en cada cobertura.

En los perfiles de diversidad de la Figura 11 se puede observar que en cada cobertura la temporalidad afectó principalmente la abundancia de las especies, pero no fuertemente la estructura de la comunidad. Adicionalmente, se puede observar que la estructura de la comunidad es similar entre Bosque Abierto y los Pastos, en donde las curvas presentan una pendiente más pronunciada, estableciendo que hay poca especies dominantes y varias especies con abundancias bajas (especies raras).

Por su lado, en el bosque Ripario y el Herbazal se observa que la curva no tiene una pendiente tan fuerte, evidenciando que la comunidad cuenta con varias especies con abundancias medias, es decir, son más equitativas que en el bosque Abierto y los Pastos.

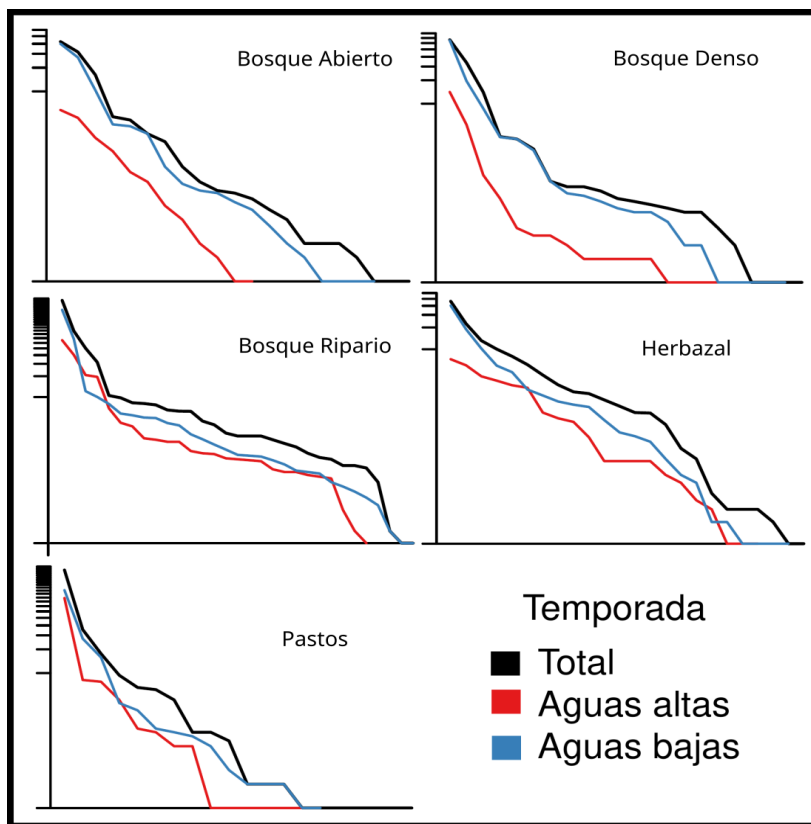


Figura 11. Gráfica Rango-Abundancia, orden según las abundancias de todas las especies, mostrando las coberturas y las temporadas.

Índices de diversidad

Con base en los índices de diversidad verdadera estimados para las tres zonas en las dos temporadas (Figura 12) la zona de Platero fue la que presentó mayor riqueza con 34 especies, seguida de Caracterización con 32 especies y Kalé con 30 especies. Adicionalmente, la zona de Caracterización fue la más diversa con 8,79

(q1) y 6,53 (q2) especies efectivas, seguida de Kalé (especies efectivas q1: 8,45 y q2: 4,83) y Platero (especies efectivas q1: 8,01 y q2: 4,08).

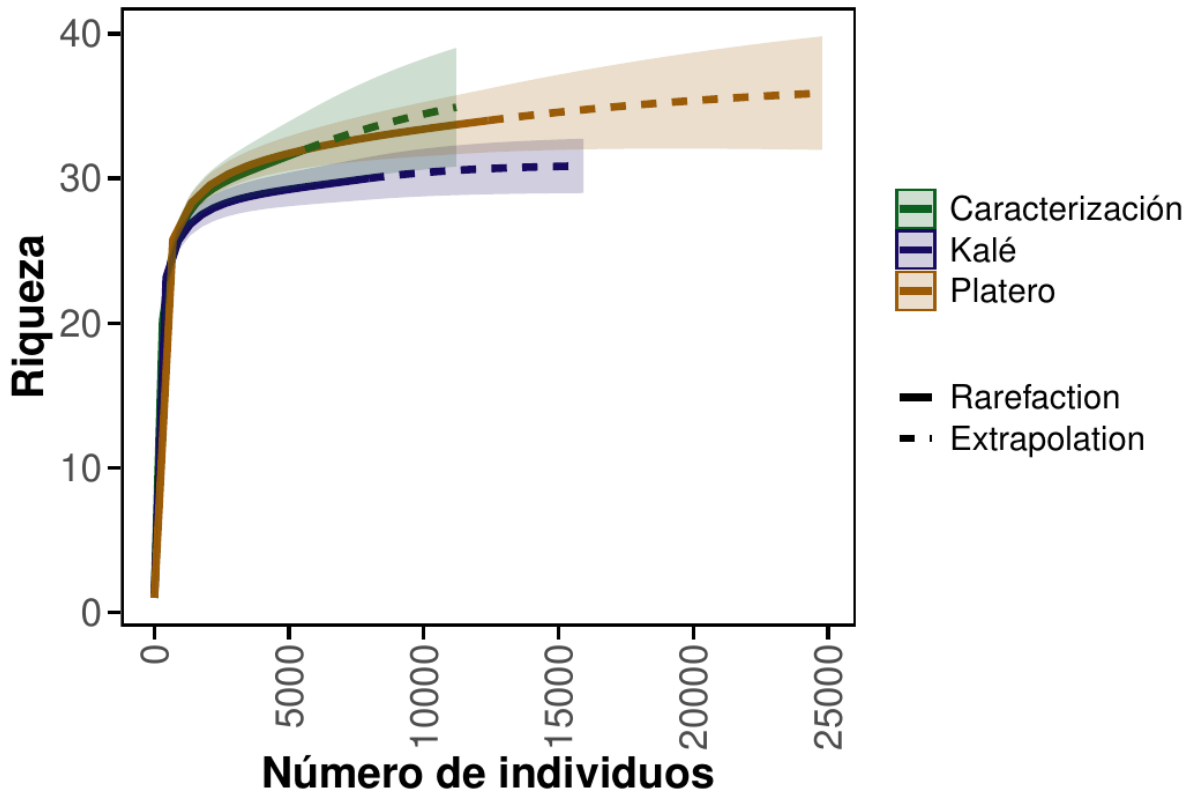


Figura 12. Curvas de rarefacción/extrapolación de la riqueza de escarabajos coprófagos colectada, cálculos basados en la abundancia de las especies colectadas. Representación de las zonas

Por su lado, en las coberturas vegetales, el bosque ripario en las dos temporadas (Figura 13) fue en la cobertura que se encontró el mayor número de especies (27 en aguas altas y 31 en aguas bajas), seguido del herbazal con 21 (aguas altas) y 23 (aguas bajas) especies; sin embargo la cobertura vegetal más diversa fue el herbazal presentando en aguas altas 9,65 (q1) y 7,55 (q2) especies efectivas y 6,47 (q1) y 4,07 (q2) en aguas bajas, frente a 8,23 (q1) y 5,03 (q2) de aguas altas y 5,48 (q1) 2,89 (q2) de aguas altas en el bosque ripario. La cobertura con menos especies en la temporada de aguas altas fue el bosque abierto y en aguas bajas los pastos. La cobertura menos diversa en las dos temporadas fueron los pastos.

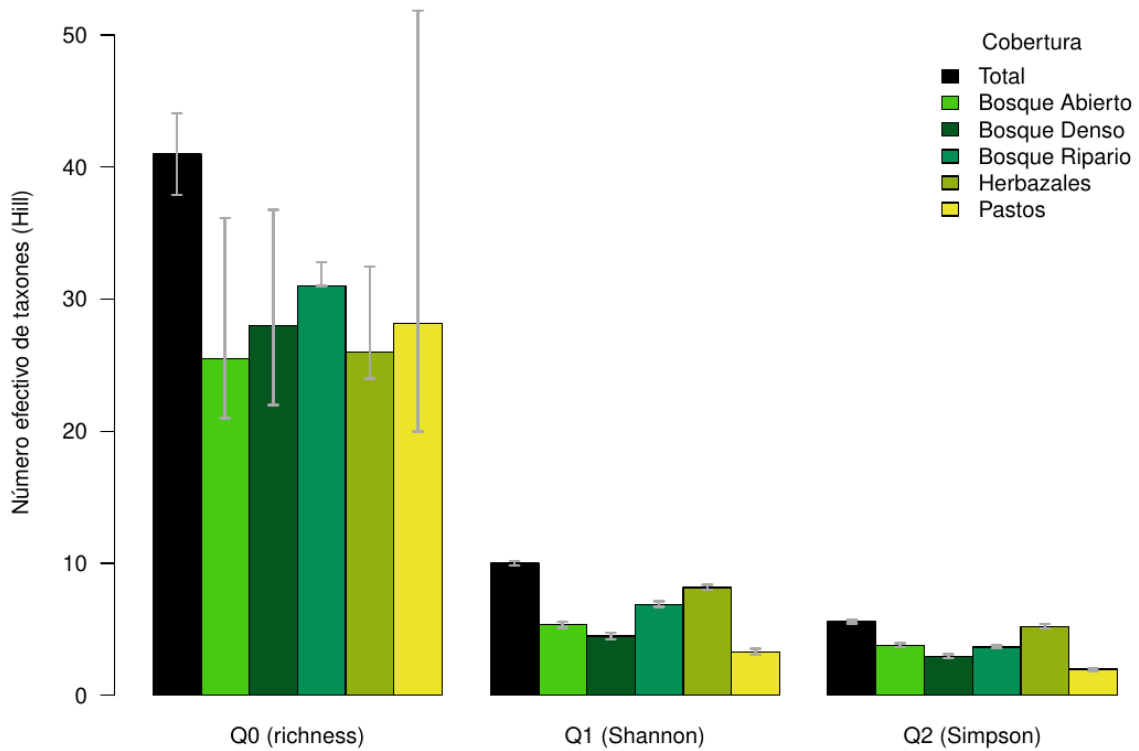


Figura 13. Perfiles de números efectivos de taxones de Hill calculados gracias al paquete iNEXT. Las barras de errores representan los intervalos de confianza de las estimaciones de los números de Hill

La variación en el número de especies, en cada cobertura vegetal entre temporadas, fue entre una y siete especies, cada cobertura presentando más especies en la temporada de aguas bajas. La diversidad presentó diferentes patrones de variación, el bosque abierto, bosque ripario y herbazal presentaron mayores valores de diversidad en la temporada de aguas altas, por su lado, en bosque denso y pastos presentaron menores valores de diversidad en esa temporada.

Según las estimaciones, Figura 13, los intervalos de confianza muestran que es posible encontrar más especies en la zona de estudio, principalmente en los pastos. Sin embargo, los intervalos de confianza en las estimaciones muestran que es probable que a pesar que se encuentren más especies la diversidad no debería mostrar una gran variación.

Distribución espacial de la riqueza y la abundancia de especies

En los mapas de calor de la variación de la riqueza se puede observar que en las dos temporadas (Figura 14) la mayor riqueza se encuentra concentrada hacia el sur de la zona de estudio, principalmente en la zona de Platero. Adicionalmente, con valores de riqueza media hacia el sur y nororiente de la zona de estudio y en el área

cercada a Kalé donde se encontró menos riqueza. Sin embargo, la baja riqueza encontrada en esta última zona es más evidente en la temporada de aguas altas.

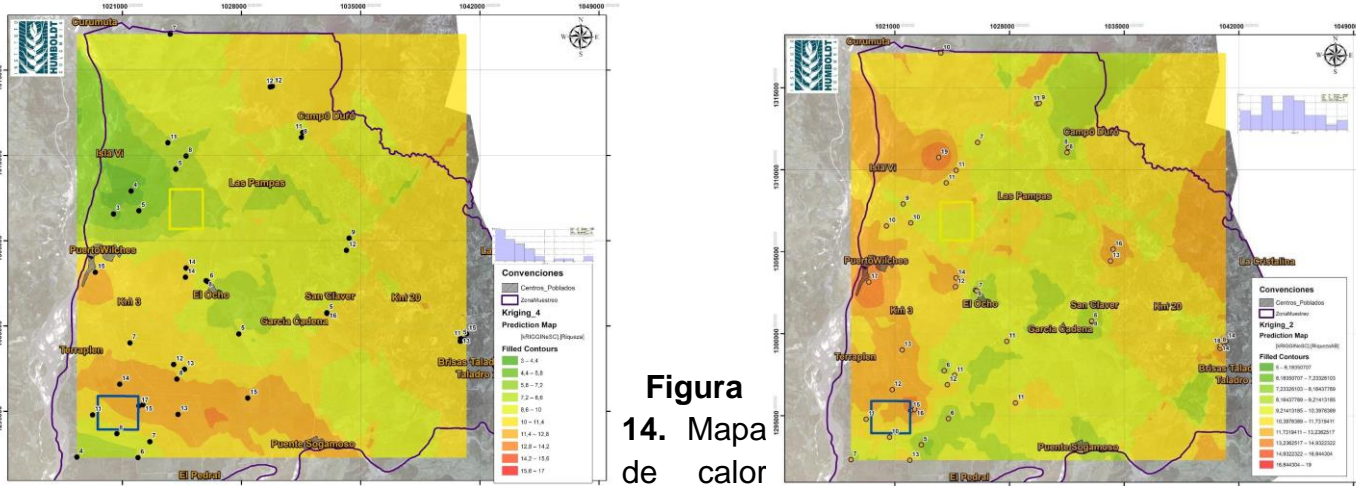


Figura 14. Mapa de calor

mostrando la variación espacial de la riqueza en las dos temporadas. **A.** Aguas altas. **B.** Aguas bajas.

Por otro lado, en los mapas de calor de la variación de la abundancia se puede observar que la mayor abundancia en las dos temporadas (Figura 15) se encuentra hacia los extremos occidental y oriental de la zona de estudio y en la zonas centrales de Kalé y Platero presentan abundancias medias o bajas, siendo mayores las abundancias en esta zona en la temporada de aguas bajas. También, se observa un cambio en las abundancias en la zona oriental, en donde en la temporada de aguas altas la mayor abundancia se encontró en la parte nororiental y en la temporada de aguas bajas en la zona suroriental.

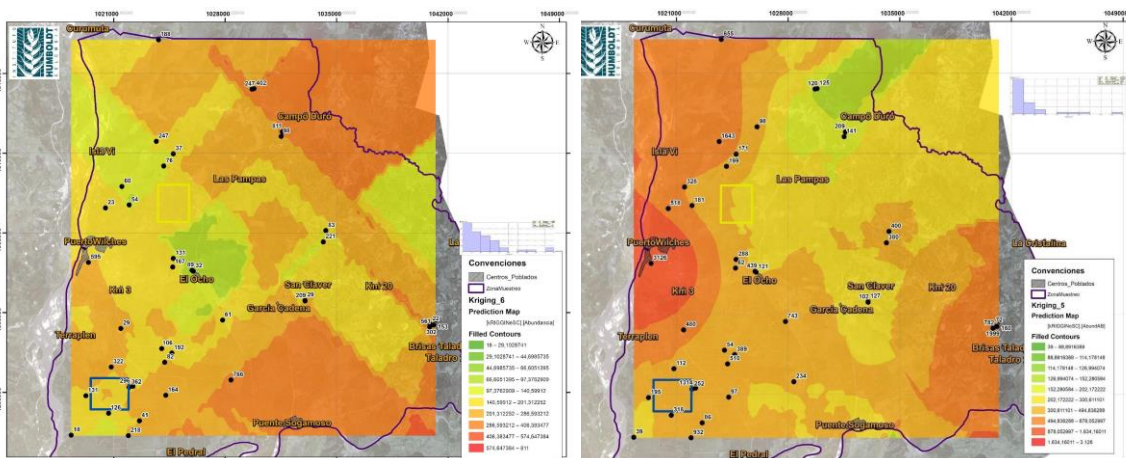


Figura 15. Mapa de calor mostrando la variación espacial de la abundancia en las dos temporadas. **A.** Aguas altas. **B.** Aguas bajas.

Análisis de similitud

Los análisis de similitud aunque el nivel de estrés fue de 0,23, se puede considerar aceptable, lográndose inferir algunas diferencias y similitudes entre temporadas, cobertura y zonas. Estos análisis (Figuras 16, 17 y 18) muestran que no se encontraron, a nivel de la estructura de la comunidad, diferencias evidentes entre la temporada de aguas baja y aguas altas (Figura 16). Por su lado entre las coberturas vegetales si se encontraron diferencias (Figura 17). En donde los bosques densos y los pastos aparecen bien diferenciados de las demás coberturas. Adicionalmente, aunque existe un solapamiento entre los herbazales y el bosque ripario, la estructura de la comunidad en cada una de esas coberturas se alcanza a diferenciar. Por último, el bosque abierto no se logra diferenciar claramente del bosque ripario y el herbazal.

Por su lado entre las zonas de trabajo Platero y Kalé no se encontraron diferencias marcadas y la zona de caracterización si se diferencia un poco de estas dos (Figura 18). Por último, las líneas grises unen la misma Unidad Muestral en las dos temporadas, evidenciándose que a pesar que no existen diferencias entre las diferentes temporadas, cada unidad muestral es diferente, en cuanto a la composición de especies, entre las dos temporadas.

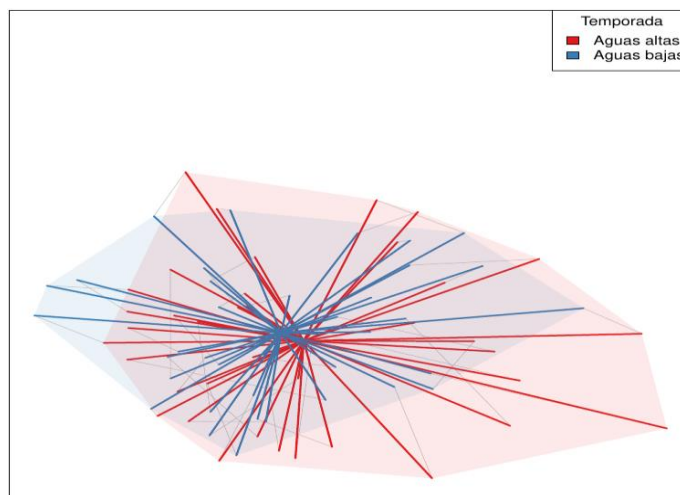


Figura 16. Representación de las temporadas en el espacio de la N-MDS. Las líneas de color gris conectan los sitios (ANH) muestreados en las dos temporadas.

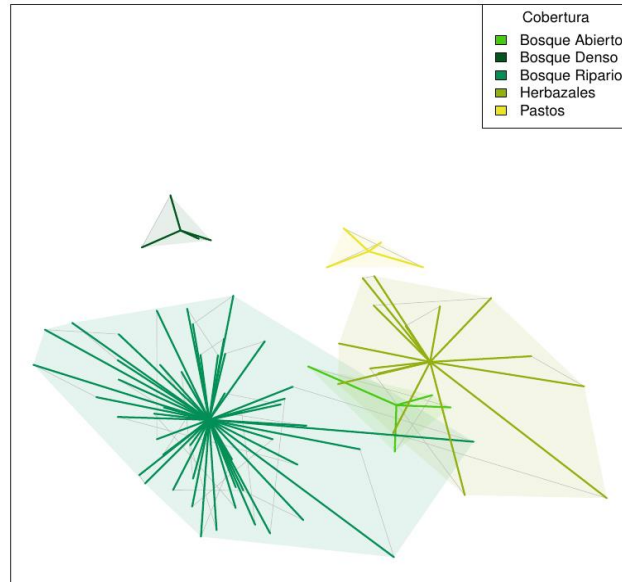


Figura 17. Representación de las coberturas en el espacio de la NMDS. Las líneas de color gris conectan los sitios muestreados en las temporadas. (ANH) dos

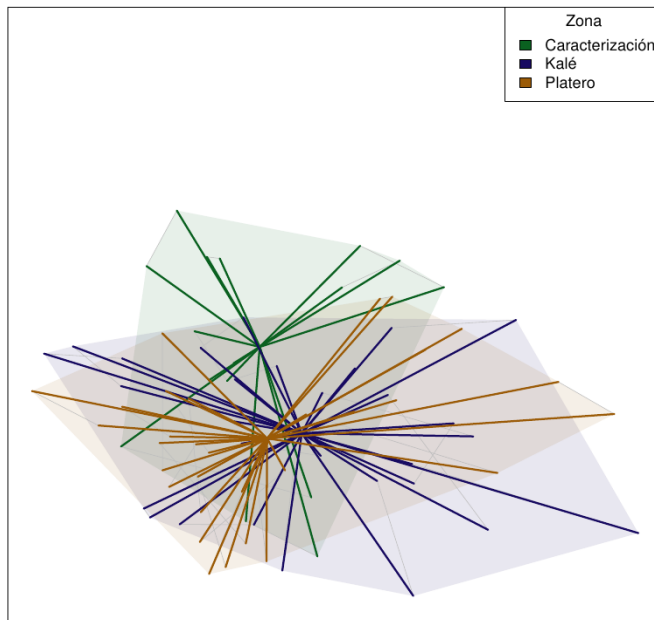


Figura 18. Representación de las zonas en el espacio de la NMDS. Las líneas de color gris conectan los sitios (ANH) muestreados en las dos temporadas.

Discusión

El esfuerzo de muestreo fue de 28.224 horas/trampa (14.784 horas en la temporada de aguas medias-altas y 13.440 horas en la temporada de aguas bajas), siendo este esfuerzo uno de los más grandes realizados en Colombia en una localidad; de acuerdo a Noriega et al. (2015) las localidades con mayor esfuerzo de muestreo registradas para Colombia son La Planada (Nariño) con 61.440 horas/trampa, Lloró (Chocó) con 32.976 horas/trampa, Los Estoraques (Norte de Santander) con 22.176 horas/trampa, Tinigua (Meta) con 20.160 horas/trampa y Mariquita (Tolima) con 13.440 horas/trampa. Dado el esfuerzo de muestreo realizado en Puerto Wilches, la estimación de la cobertura de muestreo general presentó un valor muy cercano a uno (100%), por lo que evidencia que para este grupo un mayor muestreo incrementa la abundancia, pero no mucho más la riqueza.

El muestreo llevado a cabo en las dos temporadas climáticas registró un total de 25.917 individuos distribuidos en 16 géneros y 38 especies, equivalente el 40% de los géneros (40) y el 12.45% de las especies (305) reportadas para Colombia (Noriega et al. 2015). Para los bosques secos del Magdalena medio y del Caribe Colombiano se registró el 88.8% de los géneros (18) y el 55% de las especies (68) (González y Medina 2015) y para el Bosque Húmedo Tropical (bh-T) del Magdalena medio (Puerto Berrío, Antioquia), registró el 95% de las especies (40) y un género más (15).

Los géneros con mayor representación en las dos temporadas climáticas fueron *Onthophagus* Latreille, 1802 y *Canthon* Hoffmannsegg, 1817. *Onthophagus* es un género con amplia distribución con especies de bosques y hábitats abiertos, se asocia comúnmente a excremento vacuno y pueden aprovechar sustratos como frutos y hongos en descomposición; las especies de este género van desde los 4 a los 12 milímetros (Cultid et al., 2012). *Onthophagus marginicollis* y *Onthophagus* sp. 01H destacan como dominantes en las temporadas muestreadas. Estas especies son comúnmente colectadas en elevaciones entre los 40 a los 300 metros sobre el nivel del mar, presentan hábitos cavadores construyendo túneles poco profundos (1 a 5 cm). Son generalistas, encontrándose poblaciones abundantes ya que son poco exigentes en términos de calidad de hábitat. Contribuyen al control de las moscas hematófagas en ambientes ganaderos (Giraldo-Echeverri et al. 2018).

Las especies del género *Canthon* son de hábito rodador, con un tamaño que va desde los 4 a los 14 mm, distribuido por toda América, se caracterizan por su cuerpo liso y brillante, sin quillas o tubérculos en sus élitros, las especies de este género se asocian particularmente al excremento de los monos (Cultid et al. 2012). Las especies de este género son sensibles a las transformaciones de los ecosistemas que conlleven a la pérdida de la estructura vegetal o reducción de la misma (Cultid

et al., 2012), son considerados exigentes con respecto a la calidad del hábitat, teniendo preferencias por áreas con una cobertura del dosel superior al 30%, en las zonas ganaderas está asociado a los relictos de bosque circundante ya que usa los arbustos para posarse y buscar alimento, son generalistas en su alimentación, aprovechando diferentes fuentes como excremento de mamíferos, cadáveres de animales y frutas en descomposición (Vaz-de-Mello *et al.*, 2014; Giraldo-Echeverri *et al.* 2018). *Canthon subhyalinus* es una especie de amplia distribución con un tamaño de 4 a 6 milímetros, asociada comúnmente a zonas de bosque primario con presencia de monos, por lo que la pérdida de hábitat es su mayor amenaza, pese a ello, sus comunidades están bien representadas (Vaz-de-Mello *et al.*, 2014). Por último, *Canthon juvenicus* es una especie rodadora de longitud entre 3 a 5 milímetros, ha sido registrada al interior de parches de bosque, es considerada abundante (Giraldo-Echeverri *et al.* 2018).

Además de las especies nombradas anteriormente pertenecientes a los géneros dominantes, destacan en la temporada de aguas altas *Sylvicanthon aequinoctialis* y en la temporada de aguas bajas *Dichotomius agenor*. *Sylvicanthon aequinoctialis* una especie con un tamaño promedio de 12 mm, registrada comúnmente en elevaciones entre los 180 hasta los 300 metros sobre el nivel del mar en el interior de los bosques y ocasionalmente en los bordes, especie generalista y considerada abundante (Giraldo-Echeverri *et al.* 2018). *Dichotomius agenor* es una especie de gran tamaño con un promedio de 25 mm, es una especie cavadora de actividad diurna y nocturna, exigente en la calidad del hábitat teniendo preferencia por las coberturas con un dosel superior al 40%, en los ecosistemas alterados se asocia a relictos de bosque, de alimentación generalista y construye túneles de 10 a 60 cm de profundidad, es una especie de importancia en términos de conservación ya que contribuye de manera importante en la remoción de excremento, descompactación del suelo y control de plagas (Giraldo-Echeverri *et al.* 2018).

Entre las especies encontradas se pueden resaltar *Dichotomius reclinatus*, *D. andresi* y *Sulcophanaeus steinheili*. La primera de ellas es considerada una especie asociada a bosques primarios o bien conservados (Pardo-Locarno y Camero 2014, Neita-Moreno com. Pers.), poco colectada y rara en colecciones (Sarmiento y Amat 2014), de esta especie solo fue colectado un individuo en un bosque denso de la zona de Caracterización en la temporada de aguas bajas. *D. andresi* fue colectado en las dos temporadas, en bosques densos de la zona de Caracterización, esta especie es endémica del Magdalena Medio (Sarmiento y Amat 2014).

Por otro lado, *Sulcophanaeus steinheili* es considerada una especies de zonas abiertas, poco colectada y poco común en colecciones (Edmonds 2000, Gámez y Acconcia 2020). Esta especie es considerada oportunista, que podría ampliar su distribución con la modificación de los hábitats naturales y la extensión de la ganadería (Edmonds 2000, Gámez 2004). En la zona de estudio se recolectó un ejemplar en la temporada de aguas bajas en un herbazal.

En general se observa que la comunidad de escarabajos coprófagos en el área de estudio está dominada por especies generalistas poco exigentes en términos de calidad de hábitat y se encontraron muy pocos individuos de especies consideradas indicadores de hábitats bien conservados.

Con respecto a los índices de diversidad verdadera estimados para las zonas de trabajo no se observan diferencias significativas en la riqueza registrada para cada zona, donde Platero tiene la mayor riqueza encontrándose dos especies menos en Caracterización y cuatro en Kalé. Sin embargo, en términos de diversidad de orden 1 ($e^{H_{Shannon}}$), la zona más diversa fue Caracterización siendo solo un 3,5% más diversa que la zona de Kalé y 8,5% más diversa que la zona de Platero. Por su lado la diversidad de orden 2 en la zona de Caracterización 6,53 especies se pueden considerar como dominantes, siendo este valor 26% mayor a la diversidad de ese orden encontrada en Kalé y 37% mayor que en la zona de Platero.

La distribución de la diversidad en las coberturas muestreadas en la temporada de aguas altas muestra al bosque ripario como la cobertura con mayor riqueza con una diferencia de seis especies con respecto al herbazal. Sin embargo, el herbazal registra la mayor diversidad (Diversidad orden 1) con un valor de 9,65 especies, siendo el herbazal 14,7% más diverso que el bosque ripario, 40% más que el bosque abierto y 64,6% más que el bosque denso y 72% más que los pastos. De la misma manera, en la diversidad de orden 2, se observó que el herbazal fue 33,3% más diverso que el bosque ripario, 40% más que el bosque abierto y 70% más que el bosque denso y 77% más que los pastos. En la temporada de aguas bajas el bosque ripario tiene la mayor riqueza registrada con ocho especies más que el herbazal, al igual que en la otra temporada en la diversidad de orden 1 el herbazal es la cobertura más diversa, siendo 15,3% más que el bosque ripario, 25,58% más que el bosque abierto, 38,4% más que el bosque denso y 47,7% más que los pastos.

El patrón observado en la riqueza coincide con lo normalmente encontrado en este grupo de escarabajos, en donde las áreas mejor conservadas y/o con mayor cobertura vegetal cuentan con mayor número de especies que las zonas perturbadas o sin vegetación (Cárdenas-Bautista et al. 2020, Escobar 2004, Estrada et al. 1999, Rodríguez-García et al. 2021).

Por otro lado que en los herbazales se haya registrado la mayor diversidad se puede deber a que estos escarabajos están utilizando esta cobertura como área de tránsito entre la matriz, encontrándose especies de áreas boscosas y de áreas abiertas, coincidiendo con los registrado en otros estudios (Cárdenas-Bautista et al. 2020, Rangel-Acosta y Martínez-Hernández 2017, Mrotskoski-Niero y Medina-Hernández 2017).

Estos resultados sugieren que la conectividad que existe entre las coberturas muestreadas, permite la continuidad de las comunidades. Según Giraldo-Echeverri

et al. (2018) son los bosques los que sostienen la mayor diversidad de escarabajos coprófagos. La fragmentación del hábitat permite la aparición de especies oportunistas y variabilidad del recurso, a su vez, si los procesos de fragmentación derivan en una pérdida del ecosistema funcional incide negativamente sobre la biodiversidad (Fahrig et al. 2019).

Es difícil explicar las diferencias encontradas en la distribución espacial de la riqueza y la abundancia entre las dos temporadas climáticas. Las mayores riquezas y abundancias en las dos temporadas se encontraron en lugares distintos sin presentar un patrón en particular. Por otro lado, la riqueza entre las dos temporadas no presentó un cambio remarcable, compartiendo entre temporadas más del 90% de las especies. Por su lado la abundancia si presentó un cambio marcado entre temporadas, en la temporada de aguas bajas se recolectaron 2,35 veces más individuos que en la temporada de aguas altas, esta diferencia encontrada se puede explicar debido a que durante las colectas realizadas en la temporada de aguas bajas coincidió con el inicio de las lluvias. Este patrón de la abundancia es frecuente en las comunidades de escarabajos coprófagos en las zonas tropicales, en donde las lluvias se consideran uno de los factores más relevantes que afectan a las comunidades, encontrándose la menor abundancia y riqueza en las épocas más secas (Hanski y Cambefort, 1991), adicionalmente se ha registrado que la época de inicio de lluvias es donde normalmente se registra la mayor abundancia de estos escarabajos (Andresen 2005, Casas et al. 2021, Martínez et al. 2010, Rangel-Acosta et al 2018).

A pesar que no existe una marcada diferencia en la estructura de la comunidad entre las tres zonas de estudio, principalmente entre Kalé y Platero, la zona de Caracterización se diferencia levemente de las anteriores, esto probablemente se debe a las especies únicas encontradas en esta zona, estas especies pueden estar presentes solo en esta zona debido a que es donde se encuentran parches de bosque de mayor tamaño. Adicionalmente, en estos análisis se ve reflejado la importancia de la cobertura vegetal sobre la riqueza, la abundancia y la composición de la comunidad de estos escarabajos, resultados comúnmente encontrados para en este grupo (Escobar 2004).

Conclusiones

- En total se registraron 25.917 individuos distribuidos en 16 géneros y 38 especies, equivalente al 40% de los géneros (40) y el 12.45% de las especies (305) reportadas para Colombia. Esto con un esfuerzo de muestreo de 560 trampas, 280 para cada una de las temporadas y un total de 28.224 horas/trampa (14.784 en la temporada de aguas altas y 13.440 en la temporada de aguas bajas). La cobertura del muestreo para las dos temporadas y para las coberturas vegetales fue cercana del 100%, mostrando que el esfuerzo del muestreo fue efectivo.
- Con base en los índices de diversidad verdadera estimados la zona de Platero fue la que presentó mayor riqueza con 34 especies, seguida de Caracterización (32 especies) y Kalé con 30 especies. Adicionalmente, la zona de Caracterización fue la que presentó mayor diversidad seguida de Kalé y Platero. La mayor diversidad en la zona de Caracterización se puede deber a que en esa zona se encuentran los bosques de mayor tamaño y mejor estado de conservación, adicionalmente, fue la única zona que presentó especies exclusivas como *Dichotomius reclinatus*, *D. andresi* y *Sulcophanaeus steinheili*, aunque con pocos individuos de cada especie.
- La riqueza y diversidad fue mayor en los bosques que en los pastos, siendo un patrón común en los escarabajos coprófagos neotropicales, donde la riqueza, abundancia y la composición de la comunidad están fuertemente influenciadas por las coberturas vegetales. Los herbazales presentaron mayor diversidad que los bosques riparios, esto se puede deber a que estos escarabajos están utilizando esta cobertura como área de tránsito entre la matriz, encontrándose especies de áreas boscosas y de áreas abiertas, sugiriendo que puede existir cierta conectividad entre los diferentes bosques riparios de la zona y que estos fragmentos de bosque pueden estar sosteniendo la comunidad de escarabajos coprófagos de la zona. Sin embargo, es necesario realizar estudios de conectividad para entender la dinámica de la comunidad en la matriz, así como evaluar el papel de los cultivos de palma en el movimiento y mantenimiento de la comunidad.
- No se encontraron marcadas diferencias en la riqueza entre las dos temporadas, compartiendo el 92% de las especies entre las temporadas climáticas. Por otro lado, la abundancia fue significativamente mayor en la temporada de aguas bajas, con aproximadamente 2,35 más individuos, esto se podría explicar debido a que las colectas en esa temporada coincidieron con el inicio de las lluvias, siendo esta temporada frecuentemente a nivel neotropical la época de mayor abundancia de estos escarabajos. Adicionalmente, debido a diferentes factores en la temporada de aguas altas, en ocho puntos de colecta no se lograron realizar las colectas a las 24 y 48 horas y que debido a las lluvias durante esa temporada varias trampas se inundaron.

- Finalmente, en general se observa que la comunidad de escarabajos coprófagos en el área de estudio está dominada por especies generalistas poco exigentes en términos de calidad de hábitat y se encontraron muy pocos individuos de especies consideradas indicadoras de hábitats bien conservados.

Bibliografía

- Andresen, E. (2005). Interacción entre primates, semillas y escarabajos coprófagos en bosques húmedos tropicales: Un caso de diplocoria. *Universidad y Ciencia*, Num. Esp.(II), 73-84.
- Barlow, J., Louzada, J., Parry, L., Hernández, M. I. M., Hawes, J., Peres, C. A., Vaz-de-Mello, F. Z., & Gardner, T. A. (2010). Improving the design and management of forest strips in human-dominated tropical landscapes: A field test on Amazonian dung beetles. *Journal of Applied Ecology*, 47(4), 779-788. <https://doi.org/10.1111/J.1365-2664.2010.01825.X>
- Bar-On, Y. M., Phillips, R., & Milo, R. (2018). The biomass distribution on Earth. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 115(25), 6506-6511. <https://doi.org/10.1073/PNAS.1711842115>
- Bohórquez-Mieles, J. C., & Montoya-Lerma, J. (2009). Abundancia y preferencia trófica de *Dichotomius belus* (Coleoptera: Scarabaeidae) en la Reserva Forestal de Colosó, Sucre. *Boletín del Museo de Entomología de la Universidad del Valle*, 10(1), 1-7.
- Bonebrake, T. C., Ponisio, L. C., Boggs, C. L., & Ehrlich, P. R. (2010). More than just indicators: A review of tropical butterfly ecology and conservation. *Biological Conservation*, 143(8), 1831-1841. <https://doi.org/10.1016/J.BIOCON.2010.04.044>
- Brown, A., & Fabricius, C. (2000). Conservation in a Changing World. En Cambridge University Press (Ed.), *African Zoology* (A. Balmfor, Vol. 35, Número 2, p. 303). Cambridge University Press. <https://doi.org/10.1080/15627020.2000.11657106>

- Cárdenas-Castro, E., & Páez-Martínez, A. (2017). Comportamiento reproductivo de coleópteros coprófagos (Coleoptera: Scarabaeidae) en condiciones de laboratorio. *Revista de Ciencias Agrícolas*, 34(1), 74-74. <https://doi.org/10.22267/rcia.173401.64>
- Chao, A., & Jost, L. (2012). Coverage-based rarefaction and extrapolation: Standardizing samples by completeness rather than size. *Ecology*, 93(12), 2533-2547. <https://doi.org/10.1890/11-1952.1>
- Clavel, J., Julliard, R., & Devictor, V. (2011). Worldwide decline of specialist species: Toward a global functional homogenization? *Frontiers in Ecology and the Environment*, 9(4), 222-228. <https://doi.org/10.1890/080216>
- Contreras-Santos, J. L., Martínez-Atencia, J., Raghavan, B., López-Rebolledo, L., & Garrido-Pineda, J. (2021). Silvopastoral systems: Mitigation of greenhouse gases in the tropical dry forest—Colombia. *Agronomy Mesoamerican*, 32(3), 901-919. <https://doi.org/10.15517/AM.V32I3.43313>
- Cortes Rincon, J. A. (2013). Análisis espacio-temporal del Bosque Húmedo Tropical en la región del Magdalena Medio entre los periodos 1977-2013 (Puerto Boyacá, Departamento de Boyacá) Juliana. En *Journal of Chemical Information and Modeling* (Vol. 53, Número 9, p. 62). PONTIFICIA UNIVERSIDAD JAVERIANA FACULTAD DE ESTUDIOS AMBIENTALES Y RURALES CARRERA DE ECOLOGIA.
- Cultid-Medina, C. A., Medina-Uribe, C. A., Martínez-Quintero, B. G., Escobar-Villa, A. F., Constantino-Chuaire, L. M., & Betancur-Posada, N. J. (2012). Escarabajos coprófagos (Scarabaeinae) del Eje Cafetero: Guía para el estudio ecológico (p. 195).

Cenicafé, Federación Nacional de Cafeteros de Colombia and Wild life Conservation. <https://doi.org/10.13140/RG.2.1.1013.9049>

Devictor, V., Julliard, R., Couvet, D., Lee, A., & Jiguet, F. (2007). Functional homogenization effect of urbanization on bird communities. *Conservation Biology*, 21(3), 741-751. <https://doi.org/10.1111/j.1523-1739.2007.00671.x>

DeVries, T. J. (1997). A review of the genus *Chorus* Gray, 1847 (Gastropoda: Muricidae) from western South America. *Tulane Studies in Geology and Paleontology*, 30(3), 125-145.

Favila, M. E., & Halffter, G. (1997). The use of indicator groups for measuring biodiversity as related to community structure and function. *Acta Zoológica Mexicana (nueva serie)*, 72, 1-25. <https://doi.org/10.21829/AZM.1997.72721734>

Fernández, F., Guerrero, F., Roberto, J., & Delsinne, T. (2019). Hormigas de Colombia. En *Hormigas de Colombia* (p. 1200). Editorial Universidad Nacional de Colombia. <https://doi.org/10.21676/9789587837650>

Freitas, A. V. L., Santos, J. P., Rosa, A., Iserhard, C., Richter, A., Siewert, R., Gueratto, P., Carreira, O., & Lourenço, G. (2021). Sampling methods for butterflies (Lepidoptera). En J. Santos & G. Fernandes (Eds.), *Measuring arthropod biodiversity. A handbook of sampling methods* (pp. 101-123). Springer.

Fundación Alma & Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt. (2013). Deterioro de humedales en el Magdalena Medio: Un llamado para

su conservación (p. 145). Fundación Alma – Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt.

Génier, F. (2009). Le genre *Eurysternus* Dalman, 1824 (Scarabaeidae: Scarabaeinae: Oniticellini), revision taxonomique et clés de détermination illustrées. En *Pensoft Series Faunistica (Series Fau)*, p. 430. Pensoft.

Génier, F., & Moretto, P. (2017). *Digitonthophagus* Balthasar, 1959: Taxonomy, systematics, and morphological phylogeny of the genus revealing an African species complex (Coleoptera: Scarabaeidae: Scarabaeinae). *Zootaxa*, 4248, 1-110. <https://doi.org/10.11646/zootaxa.4248.1.1>

Gilroy, J. J., Prescott, G. W., Cardenas, J. S., Castañeda, P. G. D. P., Sánchez, A., Rojas-Murcia, L. E., Medina Uribe, C. A., Haugaasen, T., & Edwards, D. P. (2015). Minimizing the biodiversity impact of Neotropical oil palm development. *Global Change Biology*, 21(4), 1531-1540. <https://doi.org/10.1111/gcb.12696>

Giraldo-Echeverri, C., Montoya-Molina, S., & Escobar-Sarria, F. (2018). *Escarabajos Del Estiércol En Paisajes Ganaderos De Colombia* (p. 140). Fundación CIPAV.

González-Alvarado, A., & Vaz-de-Mello, F. (2014). Taxonomic review of the subgenus *Hybomidium* Shipp 1897 (Coleoptera: Scarabaeidae: Scarabaeinae: *Deltochilum*). *Annales de la Société entomologique de France (N.S.)*, 50(3-4), 431-476.

González-Alvarado, A., & Medina, C. (2015). Listado de especies de escarabajos coprófagos (Coleoptera: Scarabaeidae: Scarabaeinae) de bosque seco de Colombia. *Biota Colombiana*, 16(1), 36-44. <https://doi.org/10.21068/bc.v16i1.365>

- González-Alvarado, A., Torres, E., & Medina, C. (2015). Escarabajos coprófagos (Coleoptera: Scarabaeidae: Scarabaeinae) de bosques secos colombianos en la Colección Entomológica del Instituto Alexander von Humboldt. *Biota Colombiana*, 16(1), 88-95.
- Guzmán-Vásquez, H., Sánchez-García, J. A., & Hernández-Cruz, J. (2017). El Género *Cyclocephala* Dejean (Coleoptera: Melolonthidae: Dynastinae: Cyclocephalini) En México. *Entomología mexicana*, 4, 808-812.
- Halffter, G. (1991). Historical and ecological factors determining the geographical distribution of beetles (Coleoptera: Scarabaeidae: Scarabaeinae). *Biogeographia – The Journal of Integrative Biogeography*, 15(1). <https://doi.org/10.21426/b615110376>
- Halffter, G., & Padilla, D. (2007). Biogeography of the areas and Canthonini (Coleoptera: Scarabaeidae) of dry tropical forest in Mesoamerica and Colombia. *Acta Zoológica Mexicana (nueva serie)*, 23(1), 73-108.
- Hanski, I., & Cambefort, Y. (1993). *Dung Beetle Ecology* (p. 520). Princeton University Press. <https://doi.org/10.2307/5374>
- Hea, S. B., Lee, J. H., Oh, S. K., Young, E. N., Yong, S. J., & Won, H. K. (2005). Effects of paracoprid dung beetles (Coleoptera: Scarabaeidae) on the growth of pasture herbage and on the underlying soil. *Applied Soil Ecology*, 29(2), 165-171. <https://doi.org/10.1016/j.apsoil.2004.11.001>
- Hernandez, N. M., Muñoz, G. S., Quintero, K. S., & Méndez, J. B. (2012). Escarabajos coprófagos (Coleoptera: Scarabaeinae) asociados a excrementos de mamíferos en

un fragmento de bosque seco tropical en el Departamento del Atlántico, Colombia. *Ecologia Austral*, 22(3), 203-210. <https://doi.org/10.25260/ea.12.22.3.0.1227>

Jost, L., & González-Oreja, A. (2012). Midiendo la diversidad biológica: Más allá del índice de Shannon. *Acta zoológica lilloan*, 56(1-2), 3-14.

Lach, L., Parr, C. L., & Abbott, K. L. (2010). *Ant Ecology* (p. 424). Oxford University Press.

León-González, E. J. (2015). Diversidad de escarabajos coprófagos (Scarabaeidae: Scarabaeinae) de un paisaje fragmentado de uso ganadero en el Magdalena Medio Antioqueño (p. 78). Universidad Nacional de Colombia. <https://repositorio.unal.edu.co/handle/unal/54000>

Martínez-Revelo, D. E., Castro-Moreno, C., & Medina, C. A. (2018). Escarabajos coprófagos de la cuenca alta y media del río Bitá, Vichada, Colombia. *Biota Colombiana*, 19(1), 226-235. <https://doi.org/10.21068/C2018.V19N01A15>

McGeoch, M. A. (2007). Insects and bioindication: Theory and progress. En A. Stewart, T. New, & O. Lewis (Eds.), *Insect conservation biology* (pp. 144-174). Proceedings of the royal entomological society's 23rd symposium. CAB International, Wallingford.

McGeogh, M. A. (1998). The selection, testing and application of terrestrial insects as bioindicators. *Biological Reviews*, 73(2), 181-201. <https://doi.org/10.1111/j.1469-185X.1997.tb00029.x>

Medina, C., González-Alvarado, A., & Neita, J. (2018). Caracterización preliminar de escarabajos coprófagos y fitófagos (Coleoptera: Scarabaeidae, Melolonthidae) del

bosque seco de la serranía de la Macuira, Alta Guajira, Colombia. Cuadernos de biodiversidad, 54, 28-40. <https://doi.org/10.14198/CDBIO.2018.54.04>

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

Medina, Claudia., & Pulido, Astrid. (2009). Escarabajos coprófagos (Coleoptera: Scarabaeinae) de la Orinoquía colombiana. *Biota colombiana*, 10(1-2), 55-62.

Mendivil, J., Giraldo-Echeverri, C., Quevedo-Vega, C., Chará, J., & Medina, C. (2020). Escarabajos estercoleros asociados a sistemas de ganadería sostenible en diferentes regiones de Colombia. *Biota Colombiana*, 21(1), 134-141.

Merckx, T., Huertas, B., Basset, Y., & Thomas, J. (2013). A global perspective on conserving butterflies and moths and their habitats. En *Key Topics in Conservation Biology* 2 (pp. 237-257). John Wiley & Sons, Ltd. <https://doi.org/10.1002/9781118520178.ch14>

Misof, B., Liu, S., Meusemann, K., Peters, R. S., Donath, A., Mayer, C., Frandsen, P. B., Ware, J., Flouri, T., Beutel, R. G., Niehuis, O., Petersen, M., Izquierdo-Carrasco, F., Wappler, T., Rust, J., Aberer, A. J., Aspöck, U., Aspöck, H., Bartel, D., ... Zhou, X. (2014). Phylogenomics resolves the timing and pattern of insect evolution. *Science*, 346(6210), 763-767.

Moctezuma, V., Halffter, G., & Escobar, F. (2016). Response of copronecrophagous beetle communities to habitat disturbance in two mountains of the Mexican

Transition Zone: Influence of historical and ecological factors. *Journal of Insect Conservation*, 20, 945-956.

Montoya-Molina, S., & Vaz-de-Mello, F. Z. (2021). Taxonomic review of the *Dichotomius* (*Luederwaldtinia*) *agenor* species group (Coleoptera: Scarabaeidae: Scarabaeinae). *European Journal of Taxonomy*, 734(1), 1-64.
<https://doi.org/10.5852/ejt.2021.734.1233>

Montoya-Molina, S., Giraldo-Echeverri, C., Montoya-Lerma, J., Chará, J., Escobar, F., & Calle, Z. (2015). Land sharing vs. Land sparing in the dry Caribbean lowlands: A dung beetles' perspective. *Applied Soil Ecology*, 98, 204-212.

Morón, M. Á. (2001). Larvas de escarabajos del suelo en México (Coleoptera: Melolonthidae). *Acta Zoológica Mexicana* (n.s.), 1, 111-130.

Murillo-Ramos, L. D. C., Berrocal, R. A., & Ariasb, J. C. L. (2016). Notes on nesting tunnels of *Diabroctis cadmus* Harold, 1868 (Coleoptera: Scarabaeidae: Scarabaeinae). *Coleopterists Bulletin*, 70(1), 198-199.
<https://doi.org/10.1649/072.070.0134>

Navarro I, L., Roman A, K., Gomez F, H., & Perez H, A. (2011). Listado de escarabajos coprófagos (coleoptera: Scarabaeidae: Scarabaeinae) de la serranía de coraza, sucre (colombia). *Revista Colombiana de Ciencia Animal - RECIA*, 3(2), 262-262.
<https://doi.org/10.24188/recia.v3.n2.2011.375>

- Nichols, E., Gardner, T. A., Peres, C. A., & Spector, S. (2009). Co-declining mammals and dung beetles: An impending ecological cascade. *Oikos*, 118(4), 481-487. <https://doi.org/10.1111/J.1600-0706.2009.17268.X>
- Nichols, E., Larsen, T., Spector, S., Davis, A. L., Escobar, F., Favila, M., & Vulinec, K. (2008). Corrigendum to «Global dung beetle response to tropical forest modification and fragmentation: A quantitative literature review and meta-analysis» [Biol. Conserv. 137 (2007) 1-19] (DOI:10.1016/j.biocon.2007.01.023). *Biological Conservation*, 141(7), 1932-1932. <https://doi.org/10.1016/J.BIOCON.2008.06.004>
- Nichols, E., Larsen, T., Spector, S., Davis, A. L., Escobar, F., Favila, M., & Vulinec, K. (2007). Global dung beetle response to tropical forest modification and fragmentation: A quantitative literature review and meta-analysis. *Biological Conservation*, 137(1), 1-19. <https://doi.org/10.1016/J.BIOCON.2007.01.023>
- Nichols, E., Spector, E. S., Louzada, J., Larsen, T., Amezcua, S., Favila, M. E., & Network, T. S. R. (2008). Ecological functions and ecosystem services provided by Scarabaeinae dung beetles. *Biological Conservation*, 141, 1461-174.
- Noriega, J. A. (2002). First report of the presence of the genus *Digitonthophagus* (Coleoptera: Scarabaeidae) in Colombia. *Caldasia*, 24(1), 213-215.
- Noriega, J. A., Moreno, J., & Otavo, S. (2011). Quince años del arribo del escarabajo coprófago *Digitonthophagus gazella* (Fabricius, 1787) (Coleoptera: Scarabaeidae) a Colombia: Proceso de invasión y posibles efectos de su establecimiento. *Biota Colombiana*, 12(2), 35-44.

- Noriega, J. A., Solís, C., García, H., Murillo-Ramos, L., Renjifo, J. M., & Olarte, J. E. (2013). Sinopsis de los escarabajos coprófagos (Coleoptera: Scarabaeinae) del Caribe Colombiano. *Caldasia*, 35(2), 465-477.
- Noriega, J. A., Solis, C., Quintero, I., Pérez, L. G., Garcia, H. G., & Ospino, D. A. (2006). Registro Continental de *Digitonthopagus gazella* (Coleoptera: Scarabaeidae) en Colombia. *Caldasia*, 28(2), 379-381.
- Olden, J. D., & Rooney, T. P. (2006). On defining and quantifying biotic homogenization. *Global Ecology and Biogeography*, 15(2), 113-120. <https://doi.org/10.1111/j.1466-822X.2006.00214.x>
- Olden, J. D., Poff, N. L. R., Douglas, M. R., Douglas, M. E., & Fausch, K. D. (2004). Ecological and evolutionary consequences of biotic homogenization. *Trends in Ecology and Evolution*, 19(1), 18-24. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2003.09.010>
- Ortega-Álvarez, R., Zúñiga-Vega, J. J., Ruiz-Gutiérrez, V., Berrones Benítez, E., Medina Mena, I., & Ramírez Felipe, F. (2018). Improving the sustainability of working landscapes in Latin America: An application of community-based monitoring data on bird populations to inform management guidelines. *Forest Ecology and Management*, 409(May 2017), 56-66. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2017.09.033>
- Otavo, S., Parrado-Rosselli, A., & Noriega, J. (2013). Superfamilia Scarabaeoidea (Insecta: Coleoptera) como elemento bioindicador de perturbación antropogénica en un parque nacional amazónico. *Revista de Biología Tropical*, 61(2), 735-752.

Padilla Gil, A., & Nancy, D. (2007). *Acta Zoológica Mexicana* (nueva serie). *Acta Zoológica Mexicana* (nueva serie), 23(1), 73-108.

Padilla Gil, A., & Nancy, D. (2007). *Acta Zoológica Mexicana* (nueva serie). *Acta Zoológica Mexicana* (nueva serie), 23(1), 73-108.

Pérez-Cogollo, L. C., Rodríguez-Vivas, R. I., Delfín-González, H., Reyes-Novelo, E., & Morón, M. (2015). Life History of *Onthophagus landolti* Harold, 1880 (Coleoptera: Scarabaeidae), with Descriptions of the Preimaginal Stages. *Coleopterists Bulletin*, 69(2), 255-263.

Pérez-Cogollo, L. C., Rodríguez-Vivas, R. I., Delfín-González, H., Reyes-Novelo, E., & Morón, M. Á. (2015). Life History of *Onthophagus landolti* Harold, 1880 (Coleoptera: Scarabaeidae), with Descriptions of the Preimaginal Stages. *Coleopterists Bulletin*, 69(2), 255-263. <https://doi.org/10.1649/0010-065X-69.2.255>

Pineda, E., & Moreno, C. E. (2015). Evaluación de la diversidad de especies en ensamblajes de vertebrados: Un primer acercamiento midiendo y comparando la riqueza de especies. En *Manual de técnicas del estudio de la fauna* (Vol. 49, pp. 211-211). <http://onlinelibrary.wiley.com/doi/10.1111/j.1365-2664.2012.02182.x/full%5Cnpapers3://publication/doi/10.1111/j.1365-2664.2012.02182.x>

Pizano, C., & García, H. (2014). El bosque seco tropical en Colombia. Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt (IAvH). Bogotá, D.C., Colombia. Fundación CIPAV, septiembre, 354-354.

- Prescott, G. W., Gilroy, J. J., Haugaasen, T., Medina Uribe, C. A., Foster, W. A., & Edwards, D. P. (2016). Reducing the impacts of Neotropical oil palm development on functional diversity. *Biological Conservation*, 197, 139-145. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2016.02.013>
- Rangel-Acosta, J. L., & Martínez-Hernández, N. J. (2017). Comparación de los ensamblajes de escarabajos copronecrófagos (Scarabaeidae: Scarabaeinae) entre fragmentos de bosque seco tropical y la matriz adyacente en el departamento del Atlántico-Colombia. *Revista Mexicana de Biodiversidad*, 88(2), 389-401. <https://doi.org/10.1016/J.RMB.2017.03.012>
- Rangel-Acosta, J. L., Solano Torres, J. A., & Martínez Hernández, N. J. (2018). Variación temporal y vertical de los escarabajos coprófagos (Scarabaeidae: Scarabaeinae) en dos fragmentos de bosque seco tropical en el departamento del Atlántico-Colombia | *Boletín Científico. Centro de Museos. Boletín Científico. Centro de Museos.*, <https://revistasojs.ucaldas.edu.co/index.php/boletincientifico/article/view/2750>
- Rangel-Acosta, J., Blanco-Rodríguez, R., & Martínez-Hernández, N. (2016). Escarabajos copro-necrófagos (Scarabaeidae: Scarabaeinae) en diferentes usos del suelo en la reserva campesina La Montaña (RCM) en el departamento del Atlántico, Colombia. *Boletín científico museo de historia natural Universidad de Caldas*, 20(1), 78-97.
- Redford, K. H., & Feinsinger, P. (2001). The half-empty forest: Sustainable use and the ecology of interactions. *Conservation of Exploited Species*, October, 370-399.
- Rodríguez-García, S., Carretero-Pinzón, X., Monroy, D., Medellín, F., García, M., & Noriega, J. A. (2021). Influence of gallery forests fragmentation in the Colombian

Orinoquia on the diversity and functional structure of the dung beetles' assemblage. *Boletín Científico del Centro de Museos*, 25(2), 119-137.
<https://doi.org/10.17151/bccm.2021.25.2.8>

Salaman, P., Donegan, T., & Cuervo, A. (2002). New distributional bird records from Serrania de San Lucas and adjacent central cordillera of colombia. *British Ornithologists' Club*, 122(4), 285-303.

Salazar, F., & Donoso, D. A. (2015). Catálogo de insectos con valor forense en el Ecuador. *Revista Ecuatoriana de Medicina Y Ciencias Biológicas*, 36, 47-57.

Santos, J. P., Marini-Filho, O. J., Freitas, A. V. L., & Uehara-Prado, M. (2016). Monitoramento de Borboletas: O Papel de um Indicador Biológico na Gestão de Unidades de Conservação. *Biodiversidade Brasileira*, 6(1), 87-99.

Santos, N. R. (2009). Proceso De Transformación De La Cobertura Forestal En El Valle Del Magdalena Medio En El Periodo De 1987-2001. *Ambiente y Desarrollo*, 12(23), 105-132.

Sarmiento-Garcês, R., & Amat-García, G. (2009). Escarabajos del género *dichotomius* Hope 1838 (scarabaeidae: Scarabaeinae) en la amazonía colombiana. *Rev. Acad. Colomb. Cienc.*, 33(127), 285-296.

Silva, F., & Vaz-de-Mello, F. (2015). A revision of the *Deltochilum* subgenus *Aganhyboma* Kolbe, 1893 (Coleoptera: Scarabaeidae: Scarabaeinae). *Zootaxa*, 3925(4), 451-504.

- Silva, P. G., & Medina-Hernández, M. I. (2016). Spatial variation of dung beetle assemblages associated with forest structure in remnants of southern Brazilian Atlantic Forest. *Revista Brasileira de Entomologia*, 60(1), 73-81.
<https://doi.org/10.1016/J.RBE.2015.11.001>
- Slade, E., Mann, D., Villanueva, J., & Lewis, O. (2007). Experimental evidence for the effects of dung beetle functional group richness and composition on ecosystem function in a tropical forest. *The Journal of animal ecology*, 76(6), 1094-1104.
<https://doi.org/10.1111/J.1365-2656.2007.01296.X>
- SoberónM., J., & LlorenteB, J. (1993). El uso de funciones de acumulación de especies para la predicción de la riqueza de especies. *Conservation Biology*, 7(3), 480-488.
<https://doi.org/10.1046/j.1523-1739.1993.07030480.x>
- Solis, A., & Kohlmann, B. (2002). El género *Canthon* (Coleoptera: Scarabaeidae) en Costa Rica. *Giornale italiano di entomologia*, 10, 1--68.
- Solís, C., Noriega, J. A., & Herrera, G. (2011). Escarabajos coprófagos (Coleoptera: Scarabaeinae) en tres bosques secos del departamento del Atlántico-Colombia. *Boletín del Museo de Entomología de la Universidad del Valle*, 12, 33-41.
- Spector, S. (2006). Scarabaeine Dung Beetles (coleoptera: Scarabaeidae: Scarabaeinae): An Invertebrate Focal Taxon for Biodiversity Research and Conservation. *Coleopterists Bulletin*, 60, 71-83.
- Stokstad, E. (2014). The empty forest. *Science*, 345(6195), 396-399.
<https://doi.org/10.1126/science.345.6195.396>

- Vargas-Pérez, A. A., & Martínez-Revelo, D. E. (2016). Composición y estructura del ensamble de escarabajos coprófagos (Scarabaeidae: Scarabaeinae) en dos fragmentos de bosque del departamento de Antioquia. *Revista de la Facultad de Ciencias*, 5(2), 114-123. <https://doi.org/10.15446/rev.fac.cienc.v5n2.60089>
- Vaz-de-Mello, Fernando., Larsen, Trond., Silva, Fernando., Gill, Bruce., Spector, Sacha., & Favila, Mario. (2014). (PDF) *Canthon septemmaculatus*. The IUCN Red List of Threatened Species (ISSN. The IUCN red list of threatened species, 5-5.
- Vaz-de-Mello, Fernando., Larsen, Trond., Silva, Fernando., Gill, Bruce., Spector, Sacha., & Favila, Mario. (2014). (PDF) *Canthon subhyalinus*. The IUCN Red List of Threatened Species (ISSN. The IUCN Red List of Threatened Species, 5. https://www.researchgate.net/publication/279061979_Canthon_subhyalinus_The_IUCN_Red_List_of_Threatened_Species_ISSN
- Verdú, J. R., Alba-Tercedor, J., & Jiménez-Manrique, M. (2012). Evidence of Different Thermoregulatory Mechanisms between Two Sympatric *Scarabaeus* Species Using Infrared Thermography and Micro-Computer Tomography. *PLoS ONE*, 7(3), e33914-e33914.
- Vieira, M. V. (2020). The quest for holy grails in long-term ecoprograms: Potential dangers and solutions. *Oecologia Australis*, 24(2), 252-258. <https://doi.org/10.4257/oeco.2020.2402.01>
- Villarreal, H., Álvarez, M., Gast, F., Umaña, A. M., Mendoza, H., & Schiele, R. (2006). *Manual De Métodos Para El Desarrollo De Inventarios De Biodiversidad (Segunda*

ed, p. 236). Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt. www.humboldt.org.co

Villegas, N., Gaigl, A., & Vallejo, L. F. (2008). El complejo chisa (Coleoptera: Melolonthidae) asociado a cebolla y pasto en Risaralda, Colombia. *Revista Colombiana de Entomología*, 34(1), 83-89.

Vulinec, Kevina. (2002). Dung beetle communities and seed dispersal in primary forest and disturbed land in Amazonia. *Biotropica*, 34(2), 297-309. <https://doi.org/10.1111/j.1744-7429.2002.tb00541>.

Anexos

Anexo 1 - Escarabajos. Listado de especies y abundancias por zona de trabajo, tipo de cuerpo de agua y temporada climática. (Buscar este anexo en Anexo General)