

VARIACIÓN ESTACIONAL DE LA BIOMASA DE UN ENSAMBLE DE ESCARABAJOS COPRÓFAGOS (COLEOPTERA: SCARABAEINAE) EN UN PASTIZAL ALTOANDINO

Seasonal variation of the biomass of a dung beetle assemblage (Coleoptera: Scarabaeinae) in a high andean grassland

Catherine Casas¹✉, Naydu Pineda¹✉, Daniel Monroy²✉, Emilio Realpe²✉, Jorge Ari Noriega²✉

¹ Biología Aplicada, Universidad Militar Nueva Granada, Bogotá, Colombia.

² Laboratorio de Zoología y Ecología Acuática-LAZOEA, Universidad de Los Andes, Bogotá, Colombia.

✉ estos autores contribuyeron igualmente a la elaboración de este trabajo.

* For correspondence: jnorieg@hotmail.com

Received: 16th January 2020. Returned for revision: 5th May 2020. Accepted: 19th October 2020.

Associate Editor: Nicolás Ubero Pascal

Citation/ citar este artículo como: Casas C, Pineda N, Monroy D, Realpe E, Noriega JA. Variación estacional de la biomasa de un ensamble de escarabajos coprófagos (Coleoptera: Scarabaeinae) en un pastizal altoandino. Acta Biol Colomb. 2021;26(3):318-326. Doi: <https://doi.org/10.15446/abc.v26n3.84603>

RESUMEN

Los escarabajos coprófagos son excelentes indicadores de la integridad ecológica de los ecosistemas, cumpliendo un rol funcional esencial en el reciclaje de nutrientes, fertilización y aireación del suelo. Sin embargo, se conoce muy poco acerca de los ensambles de escarabajos altoandinos y de su estacionalidad. Por lo anterior, se buscó entender la variación estacional de la estructura del ensamble y su efecto en la biomasa, se escogieron dos pastizales, en la Reserva Biológica Encenillo (Guasca-Cundinamarca). En cada uno se dispusieron diez trampas de caída distanciadas 50 m y cebadas con excremento durante 24 horas. Se realizaron tres réplicas en cada una de las tres épocas estudiadas (seca, transición y lluvias). Se registró una variación estacional significativa, demostrando que las especies están asociadas a la época de lluvias. Se encontraron diferencias significativas para la biomasa entre especies y por época. La especie con la mayor biomasa fue *Homocopris achamas*. Se evidencia que los ensambles de pastizales altoandinos son poco diversos, debido a la fuerte perturbación antrópica, las presiones asociadas con la altitud y a la misma dinámica evolutiva de estas regiones. La marcada estacionalidad de las especies registradas y la estrecha asociación con la época de lluvias concuerda con el patrón estacional que se registra en el Neotrópico. La fuerte variación estacional de la biomasa puede tener un fuerte impacto en la funcionalidad ecológica y los servicios ecosistémicos en este hábitat. Es necesario cuantificar a futuro el aporte funcional de las especies y su variación estacional, con miras a su conservación.

Palabras clave: Bosque de alta montaña, diversidad, estacionalidad, paracopridos, Scarabaeidae.

ABSTRACT

Dung beetles are excellent indicators of ecosystem ecological integrity, accomplishing an essential role in nutrient cycling process that includes fertilization and soil aeration. Nevertheless, very little is known about the influence of season variation on the assemblage composition and ecological function of dung beetles from high Andean zones. We aimed to investigate the seasonal effect on the diversity and ecological function of dung beetles in terms of biomass. We sampled two pasture patches of the "Reserva Biológica Encenillo", located in Cundinamarca-Colombia, using ten pitfall traps baited with feces placed 50 m apart for 24 hours. This sample design was replicated during each season (dry, transition, and rain). A significant seasonal variation was documented, demonstrating an important association with the rainy season. Significant differences were found for the biomass between species and seasons. The species with the highest biomass was *Homocopris achamas*. It is evident that high Andean pastures assemblages have low diversity, due to the strong human disturbance, the pressures associated with the altitude, and the evolutionary dynamics of these regions. The marked seasonality of the registered species and the close association with the rainy season are consistent with the pattern established for the Neotropical region. Likewise, a strong seasonal variation of the biomass is evident, which could have a significant impact on the ecological functionality and the ecosystem services in this habitat. In future studies, it is necessary to quantify the functional contribution of the species and their seasonal variation to contribute to their conservation.

Keywords: diversity, high mountain forest, paracoprids, Scarabaeidae, seasonality.

INTRODUCCIÓN

Los escarabajos coprófagos pertenecientes a la subfamilia Scarabaeinae (Coleoptera: Scarabaeidae) presentan un alto grado de asociación a determinadas unidades de paisaje, lo cual se evidencia en la distribución, composición y estructura de los ensamblajes presentes en cada tipo de biotopo (Davis *et al.*, 2001; Horgan, 2001; Noriega *et al.*, 2007a). Debido a lo anterior y a su estrecha relación con el excremento de mamíferos, los escarabajos coprófagos han sido propuestos como eficientes bioindicadores del efecto de la perturbación ambiental causada por la actividad humana (Halffter y Favila, 1993; McGeogh *et al.*, 2002; Spector, 2006; Noriega *et al.*, 2007a; Otavo *et al.*, 2013). Dentro de las funciones ecológicas que desempeñan estos escarabajos, se destaca su contribución al reciclaje de nutrientes, la fertilización y aireación del suelo, la dispersión secundaria de semillas, el control de vectores asociados a las excretas (Nichols *et al.*, 2008) y la reducción del flujo de gases de efecto invernadero provenientes de la agricultura (Penttilä *et al.*, 2013). Sin embargo, estas funciones se ven fuertemente condicionadas por la biomasa de las especies (Horgan, 2007), presentándose una estrecha relación biomasa – funcionalidad ecosistémica, que en algunos casos puede ser más fácil de examinar que la relación existente con la diversidad (Bengtsson, 1998; Horgan, 2005; de Andrade *et al.*, 2014; Buse y Entling 2019), ya que la cantidad de excremento que puede removerse depende directamente de la biomasa de las especies que conforman el ensamblaje (Horgan, 2001).

Para ecosistemas altoandinos, la fauna nativa de escarabajos coprófagos exhibe patrones específicos de ocupación, presentando ensamblajes con baja riqueza de especies, la mayoría de estas generalistas y de unos pocos géneros que exhiben preferencias al interior de los bosques o a zonas de claros (Amat-García *et al.*, 1997; Medina *et al.*, 2002; Escobar, 2004). Es por esto que, la creación de cultivos y zonas de pastoreo afectan fuertemente los ensamblajes altoandinos, permitiendo la colonización de especies de zonas abiertas que provienen de otros niveles altitudinales y que no requieren vastas extensiones de bosque para su subsistencia (Amat-García *et al.*, 1997). Estos ensamblajes de alta montaña presentan una fuerte colonización vertical que implica un bajo grado de dispersión regional, influenciados por procesos de especiación que operan a largo plazo (Halffter, 1991; Escobar *et al.*, 2005). Adicionalmente, se ha encontrado que la actividad de los escarabajos coprófagos presenta un comportamiento estacional que en algunas regiones depende del clima y particularmente de la periodicidad de las lluvias y la temperatura (Wolda, 1988; Hanski y Cambefort, 1991; Halffter y Montes de Oca, 1995; Davis, 1996; Boonrotpong *et al.*, 2004), sin embargo en otras regiones este patrón estacional no es tan marcado (Peck y Forsyth, 1982) y es explicado por la influencia de otros factores ambientales, presentando diferencias que

dependen de las condiciones locales (Andresen, 2005). Por ejemplo, en algunas regiones neotropicales, los adultos pueden presentar actividad durante todo el año (Halffter y Montes de Oca, 1995) o pueden llegar a sincronizar sus estadios larvales con las temporadas menos favorables (Halffter y Edmonds, 1982).

En Colombia, son pocos los trabajos publicados en zonas de alta montaña (>2000 m s. n. m.) (Howden y Campbell, 1974; Pardo y Rubiano, 1994; Amat-García *et al.*, 1997; Gasca y Ospina, 2000; Medina *et al.*, 2002; García Ramíre y Pardo, 2004; Noriega *et al.*, 2007b; Pulido *et al.*, 2007; Arango y Montes-R.; 2010, Camero-R. *et al.*, 2012; Chamorro *et al.*, 2014; Martínez-Revelo y Lopera-Toro, 2014) y la mayoría de estos trabajos no han estudiado ecosistemas fuertemente intervenidos, como áreas de pastizal (Noriega *et al.*, 2015), en donde se desconoce la existencia de algún tipo de patrón estacional. El objetivo de este trabajo es aportar al conocimiento de los escarabajos coprófagos en ecosistemas de alta montaña, particularmente en pastizales generados de manera antrópica en una matriz de bosques altoandinos, estudiando la estacionalidad y su efecto en la biomasa. Nuestras preguntas de investigación son: i) ¿Cuál es la variación estacional del ensamblaje de escarabajos coprófagos en un pastizal de alta montaña? y ii) ¿Cómo afecta la estacionalidad a la biomasa del ensamblaje? Esperamos encontrar que las especies existentes presentan una variación muy marcada asociada con la época de lluvia y que la biomasa de esta responde estrechamente a estos cambios estacionales.

MATERIALES Y MÉTODOS

Área de estudio

El bosque alto andino en Colombia se encuentra entre los 2800 y 3300 m. s. n. m. (Van der Hammen, 1998), clasificado en el orobioma alto andino (Rodríguez *et al.*, 2004), en donde se distinguen ecosistemas de subpáramo húmedo con parches de bosque (Martínez *et al.*, 2005). La temperatura varía entre 6 y 12 °C, con una nubosidad permanente y precipitaciones anuales entre 1000 y 2500 mm, con una alta humedad relativa y baja evapotranspiración (Van der Hammen, 1998). Los bosques existentes en los municipios de la Calera y Guasca (Cundinamarca), conforman uno de los últimos remanentes de bosque andino primario de la Cordillera Oriental, presentando una franja discontinua con un alto grado de fragmentación e intervención debido a la minería y expansión de la frontera agrícola (Martínez *et al.*, 2005). Su cobertura vegetal está conformada por bosques con diferentes edades de regeneración, dominados por *Weinmannia tomentosa* H.B. y K. (Cunnoniaceae), *Drimys granadensis* L.F. (Winteraceae), *Clusia multiflora* Kunth (Clusiaceae), *Myrcianthes rophaloides* (Kunth) McVaugh (Myrtaceae), *Myrsine coriacea* (Sw.) R.Br. (Primulaceae), *Miconia squamulosa* (Sm.) Triana (Melastomataceae) y *Bejaria*

resinosa Mutis (Ericaceae) (Cortés, 2003). La cobertura vegetal dominante de la reserva está compuesta por algunos parches aislados y poco conectados de pastizales, los cuales están embebidos en una matriz de bosque alto andino, con la presencia en algunas zonas de agroecosistemas. La Reserva Biológica Encenillo (Fundación Natura) está localizada en el departamento de Cundinamarca, en el municipio de Guasca, vereda La Trinidad, en el área de amortiguación del Parque Nacional Natural Chingaza (4°47'27.95" N y 73°54'35.50" W; Fig. 1a), en un rango altitudinal entre 2900 y 3200 m, con un área de 195 ha (Martínez *et al.*, 2005). La reserva hace parte de la cuenca del río Gachetá, presentando una temperatura promedio de 10 °C y una precipitación anual de 2000 mm (Cruz *et al.*, 1993). El régimen pluviométrico de la región identifica un período de sequía entre los meses de octubre a enero, una época de transición de febrero a marzo y una estación de lluvias de abril a septiembre.

Muestreo de los escarabajos y laboratorio

En el 2008, se realizaron tres muestreos consecutivos, con 48 horas de separación, en cada una de las estaciones climáticas (sequía, transición y lluvias), seleccionando dos pastizales cercanos (P1 y P2; Fig. 1b) separados entre sí por 1 km, y en donde ocasionalmente se presenta pastoreo de ganado. En cada pastizal se ubicaron 10 trampas de caída separadas 50 m entre sí (Larsen y Forsyth, 2005; Fig. 1b).

Cada trampa consistía en un vaso de 600 ml enterrado al nivel del suelo con 300 ml de una solución de alcohol (96 %) y agua en proporción 3:1, un vaso de 25 ml sostenido por un alambre, donde se depositaba el excremento de cerdo fresco y un plato plástico elevado a 20 cm del suelo sostenido por tres alambres para proteger la trampa del sol y la lluvia (modelo según Noriega y Fagua, 2009). Se decidió utilizar excremento de cerdo, ya que después de algunos pre-muestreos con otros cebos (*i.e.*, excremento humano y de vaca) este cebo, aunque no es el más frecuentemente utilizado (el más usado y el que mayor atracción presenta es el excremento humano), fue en este caso el que mayor atracción generó en la zona de estudio para las especies estudiadas en particular. Los muestreos se iniciaron a las 06:00 y finalizaron a las 06:00 del siguiente día, hidratando el cebo cada seis horas (sin cambio de este), ya que se observó una alta tasa de desecación de este debido a los cambios drásticos en temperatura. El esfuerzo de muestreo fue de 720 horas/trampa por pastizal en cada estación, para un total de 4320 horas/trampa. Los individuos recolectados se guardaron en bolsas marcadas con el número de trampa y el pastizal donde fueron capturados. Posteriormente fueron llevados al Laboratorio de Zoología y Ecología Acuática de la Universidad de Los Andes - LAZOE, donde fueron identificados hasta especie con la ayuda de revisiones y claves taxonómicas (Vaz-de-Mello *et al.*, 2010; Vaz-de-Mello *et al.*, 2011), comparación con material de referencia de las colecciones de la Universidad de Los Andes (EANDES) y la de referencia del último autor (CJAN) y la confirmación por parte de especialistas del grupo. Adicionalmente se cuantificó la biomasa de los individuos, para determinar el aporte por especie y por la totalidad del ensamble en cada uno de los pastizales. Se seleccionaron 20 individuos (*i.e.*, diez machos y diez hembras) de cada especie y se secaron en un horno durante 48 horas a una temperatura de 80 °C grados (según protocolos establecidos por diferentes autores Lobo, 1993; Horgan, 2005; Radtke y Williamson, 2005; Radtke *et al.*, 2006; Noriega *et al.*, 2012; de Andrade *et al.*, 2014; Buse y Entling 2019). Después se pesó cada individuo por separado en una balanza electrónica de precisión (Sartorius BP 210S). El peso de los individuos fue sumado y promediado para obtener el valor promedio de biomasa por especie.

Análisis de los datos

Se elaboraron curvas de acumulación de especies para cada uno de los hábitats utilizando el programa EstimateS v. 8.2.0 (usando los estimadores ACE, Chao 1, Jack 1 y Jack 2; Colwell, 2005). Se utilizó el programa Past v. 2.0, en el cual se realizaron las pruebas de normalidad y homogeneidad de varianzas para cada factor (especie, estación y pastizal), encontrándose que los datos presentaban una distribución no normal. Para evidenciar posibles diferencias entre la abundancia total se realizó una prueba de Kruskal-Wallis (KW) y para diferencias entre la abundancia por especies por época se realizaron pruebas de Mann-Whitney (MW). Para evidenciar diferencias

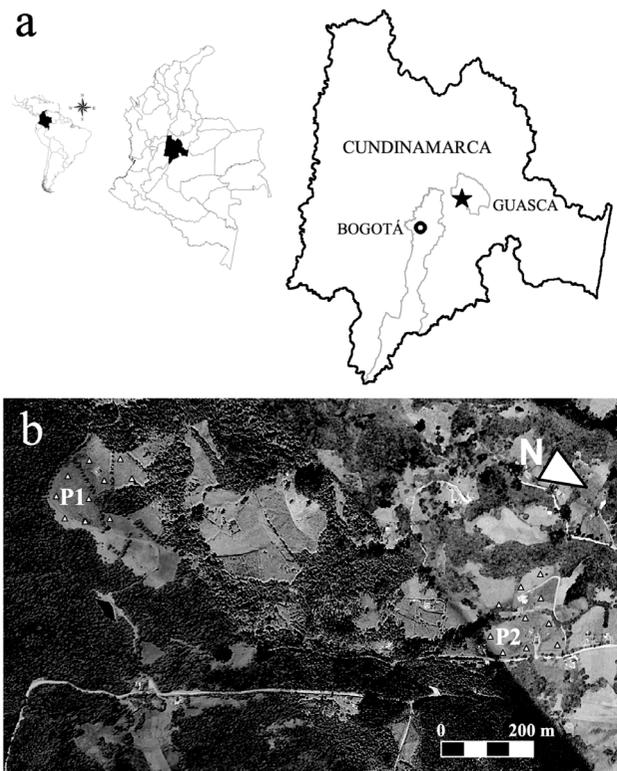


Figura 1. Localización de la zona de estudio a) Reserva Biológica Encenillo (★), Fundación Natura, Municipio de Guasca, Departamento de Cundinamarca, Colombia y b) disposición de los dos pastizales estudiados (P1 y P2) y de las trampas de caída (Δ).

entre la biomasa total se realizó una prueba de KW, entre especies por época y para la biomasa total de cada especie se realizaron pruebas de MW. Todas las pruebas estadísticas se realizaron con un nivel de confianza de $\alpha = 0,05$.

RESULTADOS

Durante las tres estaciones climáticas, se recolectó un total de 371 individuos en los dos pastizales, distribuidos en dos especies: *Homocopris achamas* (Harold, 1867) con 187 individuos (50,4 %) y *Uroxys coarctatus* (Harold, 1867) con 184 individuos (49,6 %) (Fig. 2a, b). La biomasa promedio por individuo de *H. achamas* fue de 0,34 g ($\pm 0,047$) y la de *U. coarctatus* de 0,03 g ($\pm 0,003$) (Fig. 2c). Las curvas de acumulación de especies demostraron que la eficiencia promedio del muestreo fue del 92,9 % (pastizal 1: 95,7-93,2 y pastizal 2: 92,4-90,6) un valor alto para estos sistemas. Con respecto a la abundancia entre las dos especies, no se encontraron diferencias significativas entre las tres replicas

al interior de cada una de las tres épocas, ni entre los dos pastizales, por lo que los datos de las réplicas y de los pastizales se consolidaron en un único evento de muestreo para cada época. No se registraron diferencias significativas en la abundancia total de las especies encontradas ($n=10$, $MWU=387$, $p=0,336$) ni en la riqueza al presentarse las mismas dos especies (*H. achamas* y *U. coarctatus*) en todos los muestreos y en las diferentes épocas (seca: $n=10$, $MWU=4,5$, $p=0,222$; transición: $n=10$, $MWU=4,2$, $p=0,054$; lluvias: $n=10$, $MWU=5,7$, $p=0,494$). En la época seca se recolectaron un total de cinco individuos de *H. achamas* y diez individuos de *U. coarctatus*, en la época de transición un individuo de *H. achamas* y nueve individuos de *U. coarctatus* y en la época de lluvias 181 individuos de *H. achamas* y 165 individuos de *U. coarctatus* (Fig. 3b). Al comparar entre épocas al interior de cada especie se registraron diferencias significativas a nivel de la abundancia para *H. achamas* ($n=10$, $KW=19,6$, $p < 0,001$) y *U. coarctatus* ($n=10$, $KW=19,4$, $p < 0,001$), mostrando una marcada preferencia por la época de lluvias (Fig. 3b, 4a). Con respecto a la biomasa, se registraron diferencias significativas para la biomasa total entre especies ($n=10$, $MWU=0,7$, $p < 0,001$) y al comparar por épocas para *H. achamas* ($n=10$, $KW=19,6$, $p < 0,001$) y *U. coarctatus* ($n=10$, $KW=19,4$, $p < 0,001$) (Fig. 3c, 4b), pero al comparar entre especies no se registran diferencias en época seca ($n=10$, $MWU=44$, $p=0,647$) o transición ($n=10$, $MWU=32,5$, $p=0,112$), pero si en la época de lluvias ($n=10$, $MWU=1,2$, $p < 0,001$). Al comparar el porcentaje total de biomasa entre especies se observó que el 92 % correspondió a *H. achamas* (64,87 g) y el 8 % a *U. coarctatus* (5,62 g) (Fig. 3).

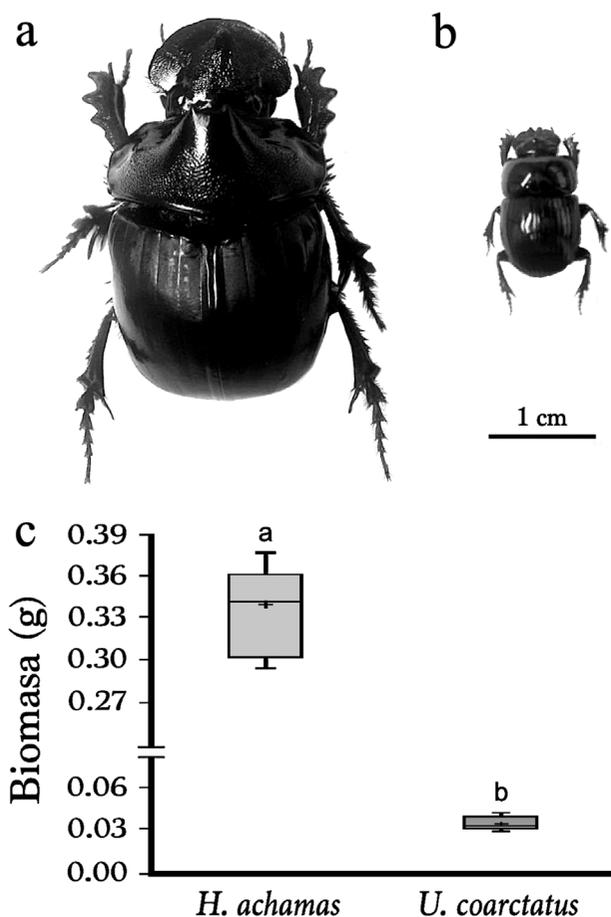


Figura 2. Especies recolectadas: a) *Homocopris achamas* (Macho) y b) *Uroxys coarctatus* (Hembra) y c) Biomasa (g) de cada una de las especies en la Reserva Biológica Encenillo, Guasca, Cundinamarca, Colombia. Letras diferentes (a, b) sobre las barras simbolizan diferencias estadísticamente significativas

DISCUSIÓN

De las 18 especies de escarabajos coprófagos registradas en Colombia para ecosistemas de alta montaña (Amat-García *et al.*, 1997; Pulido *et al.*, 2007; Noriega *et al.*, 2007b; Noriega, 2009; Martínez-Revelo y Lopera-Toro 2014), solo se recolectaron dos especies (*H. achamas* y *U. coarctatus*), pertenecientes al gremio de los paracópridos (*i.e.*, especies que construyen galerías debajo del excremento, relocalizando una porción del mismo de manera vertical y para este estudio correspondientes a grandes y pequeños cavadores respectivamente). Ambas especies son típicas de potreros de alta montaña, aunque *H. achamas* es capaz de entrar a los bosques circundantes (Amat-García *et al.*, 1997; autores datos sin pub.). Los ensamblajes de bosques altoandinos son típicamente pobres en especies debido a las presiones asociadas con la altitud, la baja oferta alimenticia, la disminución en el área e incremento del aislamiento, lo que promueve altas tasas de extinción y bajas tasas de colonización (Escobar *et al.*, 2005). Sin embargo, algunas especies presentes en relictos de bosque en sistemas montañosos son capaces de moverse y hasta llegar a utilizar el excremento presente en los pastizales (Amat *et al.*, 1997; Escobar y Chacón de Ulloa, 2000; Montes-Rodríguez *et al.*, 2019).

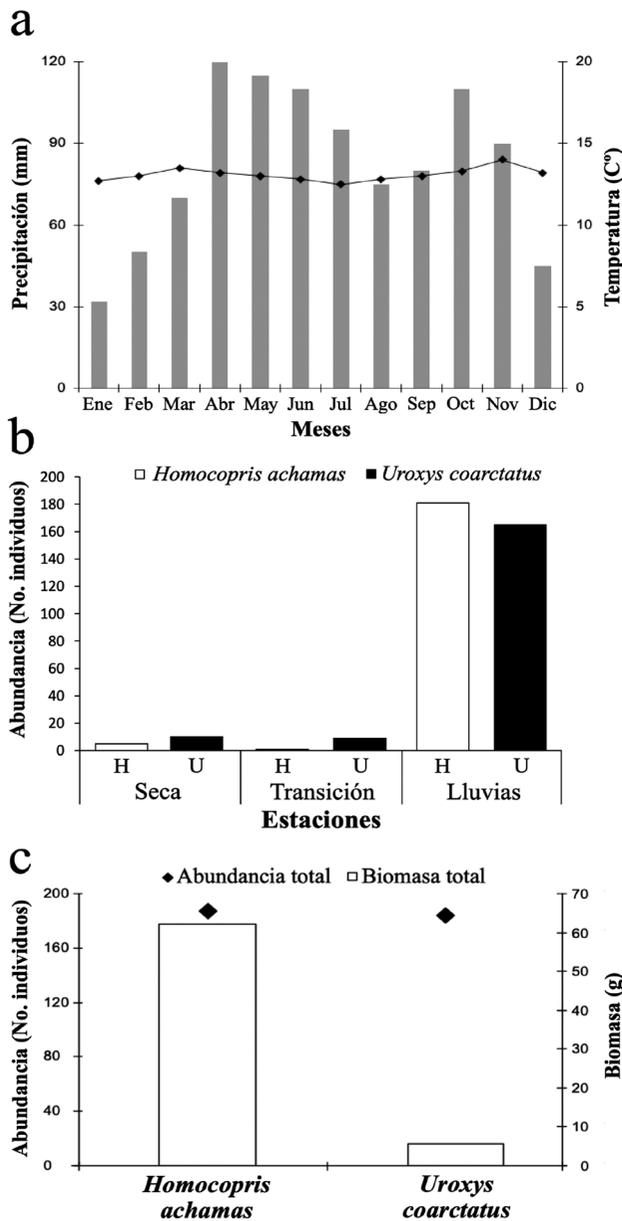


Figura 3. Valores de a) Precipitación promedio mensual (mm; barras) y Temperatura promedio mensual (°C; línea) para la zona de estudio, b) Abundancia de *Homocopris achamas* (H) y *Uroxys coarctatus* (U) en cada una de las estaciones (seca, transición, lluvias) y c) Relación entre la abundancia total y la biomasa (g) total de *Homocopris achamas* y *Uroxys coarctatus* en la Reserva Biológica Encenillo, Guasca, Cundinamarca, Colombia.

Los resultados encontrados concuerdan con la tendencia identificada en estudios previos, donde se observa una propensión a la disminución de la riqueza con el aumento de la altitud, lo cual se acentúa con los eventos de perturbación, presentándose una fuerte reducción del recurso alimenticio y una disminución de la productividad primaria (Escobar *et al.*, 2005; Noriega y Realpe, 2018). Los escenarios fuertemente perturbados como los pastizales de alta montaña pueden favorecer el establecimiento de especies

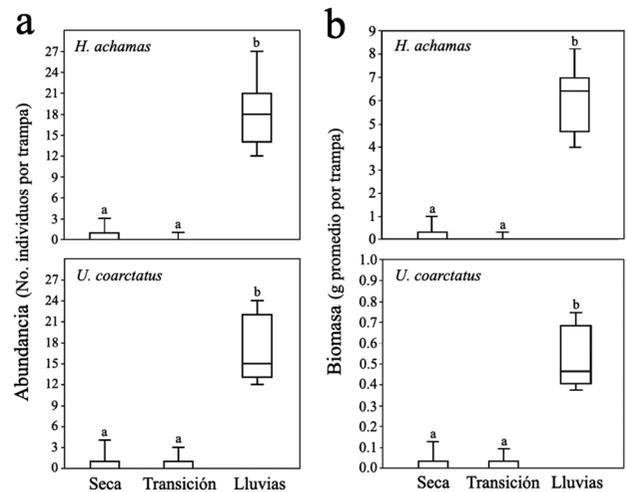


Figura 4. Variación entre a) Abundancia y b) Biomasa de *Homocopris achamas* y *Uroxys coarctatus* por trampa en cada una de las estaciones (seca, transición, lluvias) en la Reserva Biológica Encenillo, Guasca, Cundinamarca, Colombia. Letras diferentes (a, b) sobre las barras simbolizan diferencias estadísticamente significativas.

con hábitos generalistas que utilicen de manera indistinta las coberturas como es el caso de *H. achamas* y *U. coarctatus* que presentan amplios rangos de distribución y de adaptación a diferentes hábitats (Amat *et al.*, 1997; Escobar, 2000; Martínez-Revelo y Lopera-Toro, 2014). Adicionalmente, las características del suelo en los pastizales pueden ser mejores que las existentes en el bosque, debido al mejor drenaje, raíces cortas y poco profundas, una topografía plana y especialmente una oferta alimenticia abundante y constante en el tiempo como lo es el excremento de ganado vacuno (Horgan, 2008). En este sentido, la expansión de la frontera agrícola en esta región demuestra una marcada influencia, ya que antes que El Encenillo fuese declarado reserva, en los últimos 50 años se presentaron eventos de cacería, entresaca, cultivos de papa, ganadería y extracción de roca caliza, generando una fuerte fragmentación (Martínez *et al.*, 2005) que puede ser una de las principales causas de la baja diversidad encontrada, como se registra en otros estudios (Amat *et al.*, 1997). El principal resultado de este trabajo evidencia la combinación entre zonas con baja diversidad a nivel evolutivo y el efecto negativo que pudo haber ejercido históricamente la actividad antrópica sobre los ecosistemas altoandinos, especialmente relacionado con la pérdida de hábitat y la fragmentación (Andresen y Laurance, 2007).

Las poblaciones de *H. achamas* y *U. coarctatus* presentaron una marcada estacionalidad, registrando las mayores abundancias en la época de lluvias, lo cual coincide con lo encontrado para la mayoría de los ensambles de escarabajos coprófagos que presentan cambios estacionales marcados (Peck y Forsyth, 1982; Janzen, 1983, Edwards, 1991; Hanski y Cambefort, 1991; Davis, 1993; Boonrotpong *et al.*, 2004; Novais *et al.*, 2016) respondiendo directamente a la precipitación (Andresen, 2005) y donde la severidad

de la estación seca ocasiona una fuerte disminución en la actividad de la mayoría de las especies (Hanski y Cambefort, 1991). La actividad de los escarabajos coprófagos se ve restringida a determinados picos de humedad y temperatura que condicionan su fisiología (Halffter y Montes de Oca, 1995). En este tipo de localidades, donde la actividad de los adultos es estacional, los períodos secos son usualmente empleados por las especies para el desarrollo de los estadios larvales o en algunas ocasiones pueden llegar a presentarse eventos de hibernación o diapausa (Halffter y Edmonds, 1982).

Uno de los aspectos más interesantes registrados en este estudio es la marcada diferencia entre la biomasa de *H. achamas* y *U. coarctatus*, que, aunque presentan abundancias similares, se registra una variación en extremo significativa de su biomasa (mayor al 1000 %), lo cual tiene un importante efecto en términos de la funcionalidad ecológica que cada una de estas especies desempeña en el ecosistema. Algunos estudios han identificado que especies con una mayor biomasa son capaces de remover una mayor cantidad de suelo y relocalizar una mayor cantidad de excremento en un menor tiempo (Horgan, 2001; 2007), afectando su rol funcional (Horgan, 2005). En este sentido los valores de biomasa podrían ser utilizados en estudios de monitoreo para inferir las consecuencias funcionales de la pérdida de especies en hábitats perturbados como proponen varios autores (Horgan, 2005; de Andrade *et al.*, 2014; Buse y Entling 2019). El papel funcional que desempeña *H. achamas* en el pastizal alto andino tiene un mayor efecto ecosistémico al compararse con el posible rol que podría desempeñar *U. coarctatus*, ya que debido a su tamaño *H. achamas* es capaz de remover un volumen superior de suelo, enterrar una mayor cantidad de excremento y contribuir a un mayor reciclaje de nutrientes como se reporta para otras especies en otros ecosistemas (Buse y Entling, 2019). Por su parte *U. coarctatus* sería una especie accesoria, ya que a pesar de estar presente en los pastizales en igual número, tendría un papel poco relevante en términos de la biomasa potencial de excremento y de suelo removida, pero podría estar jugando un papel complementario en términos de otras funciones como la post dispersión de semillas, ya que sus nidos son mucho más superficiales que los que hace *H. achamas* (autores datos sin publicar), maximizando los servicios ecosistémicos del ensamble al aumentar la germinación de las semillas (Slade *et al.*, 2007). Esta fuerte diferencia en la biomasa podría indicar que aquellos ecosistemas donde se mantienen especies con valores altos de biomasa (grandes paracópidos o telecópidos), serían lugares menos afectados a nivel funcional, ya que podrían asegurar el reciclaje de nutrientes, manteniendo una eficiente tasa de remoción y aireación del suelo (Bang *et al.*, 2005; Nichols *et al.*, 2008). En este sentido proponemos que sería interesante utilizar la abundancia y biomasa de *H. achamas* como un indicador de la salud de estas áreas.

CONCLUSIONES

Los escarabajos coprófagos de pastizales altoandinos, evidencian una marcada estacionalidad asociada a la época de lluvias, condicionando su fenología y comportamiento a las condiciones ambientales apropiadas. La baja riqueza de especies en la Reserva Biológica Encenillo puede atribuirse a una combinación de factores entre los cuales juegan un papel decisivo la historia evolutiva de su fauna, las condiciones ambientales existentes y la fuerte intervención antrópica, donde a pesar del buen estado de conservación que presentan algunos de sus parches de bosque, no se logra contrarrestar el efecto que generó la fragmentación, la tala y caza de mamíferos a lo largo de los últimos 50 años. En futuros estudios se recomienda cuantificar la cantidad de suelo removido y la cantidad de excremento relocalizado en las diferentes estaciones y así poder estimar la función ecológica de cada una de las especies dentro del ensamble con miras a establecer planes y estrategias de conservación regional. Finalmente, es recomendable mantener estos paisajes mixtos entre fragmentos de bosque muy bien conservados, con una alta conectividad y zonas de pastizales con algún acceso controlado de ganado, con el fin de mantener las áreas de refugio y especialmente el aporte funcional de este grupo.

CONFLICTO DE INTERESES

Los autores declaran que no tienen conflicto de intereses.

AGRADECIMIENTOS

A la fundación Natura por todo su apoyo, colaboración y la financiación de este proyecto. A Clara Solano y Alejandro Cujar por su asistencia y colaboración durante el trabajo en la Reserva Biológica Encenillo. A la Universidad Militar y al Laboratorio de Zoología y Ecología Acuática (LAZOE) de la Universidad de Los Andes. A Ricardo Botero-Trujillo y Nora Martínez por sus aportes, correcciones y sugerencias al manuscrito. A Jaime Orlando Cumbalaz, a la familia Avellaneda Zambrano, a Gynna Casas, Pilar Niño y Catalina Dorado, por su ayuda en el trabajo de campo. A Fernando-Vaz-Mello por la confirmación taxonómica de las especies identificadas.

REFERENCIAS

- Amat-García G, Lopera-Toro A, Amézquita-Melo S. Patrones de distribución de escarabajos coprófagos (Coleoptera: Scarabaeidae) en relicto del bosque altoandino, Cordillera Oriental de Colombia. *Caldasia*. 1997;19(1-2):191-204.
- Andresen E, Laurance S. Possible indirect effects of mammal hunting on dung beetle assemblages in Panama. *Biotropica*. 2007;39(1):141-146.

- Andresen E. Effects of the season and vegetation type on community organization of dung beetles in a tropical dry forest. *Biotropica*. 2005;37(2):291-300.
- Arango L, Montes-R JM. Caracterización entomológica parcial de la cuenca del río la Miel en el departamento de Caldas (Colombia). *B Cien Mus Hist Nat*. 2010;13(2):249-268.
- Bang HS, Lee J-H, Kwon OS, Na YE, Jang YS, Kim WH. Effect of paracoprids dung beetles (Coleoptera: Scarabaeidae) on the growth of pasture herbage and the underlying soil. *Appl Soil Ecol*. 2005;29(2):165-171. Doi: <https://doi.org/10.1016/j.apsoil.2004.11.001>
- Bengtsson J. Which species? What kind of diversity? Which ecosystem function? Some problems in studies of relations between biodiversity and ecosystem function. *Appl Soil Ecol*. 1998;10(3):191-199. Doi: [https://doi.org/10.1016/S0929-1393\(98\)00120-6](https://doi.org/10.1016/S0929-1393(98)00120-6)
- Boonrotpong S, Sotthibandhu S, Pholpunthin C. Species composition of dung beetles in the primary and secondary forest at Ton Nga Chang Wildlife Sanctuary. *Sci Asia*. 2004;30:59-65. Doi: <https://doi.org/10.2306/scienceasia1513-1874.2004.30.059>
- Buse J, Entling MH. Stronger dung removal in forests compared with grasslands is driven by trait composition and biomass of dung beetles. *Ecol Entom*. 2019;12793:1-9.
- Camero-R E, García AM, Piñeros DO. Estructura y composición de la comunidad de coleópteros del dosel en bosques altoandinos de Colombia. *Entomotropica*. 2012;27(3):129-144.
- Colwell RK. EstimateS: statistical estimation of species richness and shared species from samples; 2005. Version 7.5. Disponible en: <http://purl.oclc.org/estimates> Citado: 03 ene 2020.
- Cortés S. Estructura de la vegetación arbórea y arbustiva del costado oriental de la Serranía de Chía (Cundinamarca, Colombia). *Caldasia*. 2003;25(1):119-137.
- Cruz G, Perez E, Knudson I, Ramirez I, Guzman L, Quiceno A, *et al*. Salida de campo, un reconocimiento del sector circundante al municipio de Guasca Cundinamarca. Bogotá, Colombia: Fundación Encenillo, Universidad de los Andes, Facultad de Ciencias Biológicas; 1993. p. 85.
- Chamorro W, Pardo-Locarno LC, Castillo-García J, Vaz-de-Mello FZ. Notas sobre la morfología y ecología de *Oruscatus opalescens* (Coleoptera: Scarabaeidae: Scarabaeinae). *Rev Colomb Entomol*. 2014;40(2):287-291.
- Davis AJ, Holloway J, Huijbregts H, Krikken J, Kirk-Springgs A, Sutton S. Dung beetles as indicators of change in forest of northern Borneo. *J Appl Ecol*. 2001;38:593-616.
- Davis AL. Alpha-diversity patterns of dung beetles assemblages (Coleoptera: Scarabaeidae, Aphodiidae, Staphilinidae, Histeridae, Hydrophilidae) in the winter rainfall region of South Africa. *Afr Entomol*. 1993;1(1):67-80.
- Davis ALV. Seasonal dung beetle activity and dung dispersal in selected South African habitats: Implications for pasture improvement in Australia. *Agr Ecosyst Environ*. 1996;58(2-3):157-169. Doi: [https://doi.org/10.1016/0167-8809\(96\)01030-4](https://doi.org/10.1016/0167-8809(96)01030-4)
- De Andrade RB, Barlow J, Louzada J, Vaz-de-Mello FZ, Silveira JM, Cochrane MA. Tropical forest fires and biodiversity: dung beetle community and biomass responses in a northern Brazilian Amazon forest. *J Insect Conserv*. 2014;1007:1-8. Doi: <https://doi.org/10.1007/s10841-014-9719-4>
- Edwards PB. Seasonal variation in the dung of African grazing mammals, and its consequences for coprophagous insects. *Funct Ecol*. 1991;5(5):617-628. Doi: <https://doi.org/10.2307/2389480>
- Escobar F, Chacon de Ulloa P. Distribución espacial y temporal en un gradiente de sucesión de la fauna de coleópteros coprófagos (Scarabaeinae, Aphodiinae) en un bosque tropical montano, Nariño - Colombia. *Rev Biol Trop*. 2000;48:1-17.
- Escobar F, Lobo J, Halffter G. Altitudinal variation of dung beetle (Scarabaeidae: Scarabaeinae) assemblages in the Colombian Andes. *Global Ecol Biogeogr*. 2005;14:327-337.
- Escobar F. Diversidad y distribución de los escarabajos del estiércol (Coleoptera: Scarabaeidae: Scarabaeinae) de Colombia. En: Martin-Piera F, Morrone JJ, Melic A, editores. Proyecto CYTED para el inventario y estimación de la diversidad entomológica en Iberoamérica: PRIBES-2000. Zaragoza: Monografías Tercer Milenio, SEA; 2000. p. 197-210.
- Escobar F. Diversity and composition of dung beetle (Scarabaeinae) assemblages in a heterogeneous Andean landscape. *Trop Zool*. 2004;17(1):123-136. Doi: <https://doi.org/10.1080/03946975.2004.10531202>
- García Ramíre JC, Pardo Locarno LC. Escarabajos Scarabaeinae saprófagos (Coleoptera: Scarabaeidae) en un bosque muy húmedo premontano de los Andes occidentales Colombianos. *Ecol Aplic*. 2004;3(1-2):59-63. Doi: <http://dx.doi.org/10.21704/rea.v3i1-2.271>
- Gasca HJ, Ospina MF. Estudio preliminar de la composición de la comunidad de escarabajos coprófagos (Coleoptera: Scarabaeidae) de un bosque altoandino en Albán (Cundinamarca, Colombia). *Acta Biol Colomb*. 2000;5(2):19-22.
- Halffter G, Edmonds W. The nesting behaviour of dung beetles (Scarabaeinae): An ecological and evolutive approach. Publicación 10. México D.F., México: Instituto de Ecología; 1982. p. 167.
- Halffter G, Favila ME. The Scarabaeinae (Insecta: Coleoptera) and animal group for analyzing, inventorying and monitoring biodiversity in tropical rain forest and modified landscape. *Biol Inter*. 1993;27:15-21.

- Halffter G, Montes de Oca T. Daily and seasonal activities of a guild of the coprophagus, burrowing beetle (Coleoptera Scarabaeinae) in tropical grassland. *Trop Zool.* 1995;8:159-180. Doi: <https://doi.org/10.1080/03946975.1995.10539277>
- Halffter G. Historical and ecological factors determining the geographical distribution of beetles (Coleoptera: Scarabaeidae: Scarabaeinae). *Folia Entomol Mex.* 1991;82:195-238. Doi: <https://doi.org/10.21426/B615110376>
- Hanski I, Cambefort Y. Resource partitioning. En: Hanski I, Cambefort Y, editores. *Dung beetle ecology*. New Jersey, USA: Princeton University Press; 1991. p. 331-340.
- Horgan FG. Burial of bovine dung by coprophagous beetles (Coleoptera: Scarabaeidae) from horse and cow grazing sites in El Salvador. *Eur J Soil Biol.* 2007;37(2):103-111. Doi: [https://doi.org/10.1016/S1164-5563\(01\)01073-1](https://doi.org/10.1016/S1164-5563(01)01073-1)
- Horgan FG. Dung beetle assemblages in forests and pastures of El Salvador: A functional comparison. *Biodiv Conserv.* 2008;17:2961-2978.
- Horgan FG. Dung beetles in pasture landscapes of Central America: proliferation of synanthropic species and decline of forest specialists. *Biodiv Conserv.* 2001;16:2149-2165. Doi: <https://doi.org/10.1007/s10531-006-9145-3>
- Horgan FG. Effects of deforestation on diversity, biomass and function of dung beetles on the eastern slopes of the Peruvian Andes. *Forest Ecol Manag.* 2005;216(1-3):117-133.
- Howden HF, Campbell JM. Observations on some Scarabaeoidea in the Colombian Sierra Nevada de Santa Marta. *Coleopt Bull.* 1974;28(3):109-114.
- Janzen DH. Seasonal change in abundance of large nocturnal dung beetles (Scarabaeidae) in Costa Rican deciduous forest and adjacent horse pasture. *Oikos.* 1983;41(2):274-283. Doi: <https://doi.org/10.2307/3544274>
- Larsen TH, Forsyth A. Trap spacing and transect design for dung beetle biodiversity studies. *Biotropica.* 2005;37:322-325.
- Lobo JM. Estimation of dung beetle biomass (Coleoptera: Scarabaeoidea). *Eur J Entomol.* 1993;90:235-238.
- Martínez X, Rincón D, Galvis P, Monje C. Valoración biofísica y planificación predial para la conformación de la reserva encenillo. Bogotá, Colombia: Fundación Natura; 2005. p. 72.
- Martínez-Revelo DE, Lopera-Toro A. Escarabajos coprófagos (Coleoptera: Scarabaeidae: Scarabaeinae) de los páramos del departamento de Nariño, Colombia. *Biota Colomb.* 2014;15(1):62-72.
- McGeogh MA, Van Rensburg BT, Botes A. The verification and application of Bioindicators: A case study of dung beetles in a savanna ecosystem. *J Appl Ecol.* 2002;39:661-672.
- Medina CA, Escobar F, Kattan GH. Diversity and hábitat use of dung beetles in a restored Andean landscape. *Biotropica.* 2002;34(1):181-187. Doi: [https://doi.org/10.1646/0006-3606\(2002\)034\[0181:DAHUOD\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1646/0006-3606(2002)034[0181:DAHUOD]2.0.CO;2)
- Montes-Rodríguez JM, Ortega Molina OE, Espinosa Vélez Y. Efecto de borde en ensamblajes de escarabajos coprófagos (Coleoptera: Scarabaeidae) en fragmentos de bosque de un paisaje andino. *Caldasia.* 2019;41:380-391. Doi: <https://doi.org/10.15446/caldasia.v41n2.70845>
- Nichols E, Spector S, Louzada J, Larsen T, Amezcuita S, Favila ME, Network TSR. Ecological functions and ecosystem services of Scarabaeine dung beetles. *Biol Conserv.* 2008;141(6):1461-1474. Doi: <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2008.04.011>
- Noriega JA, Camero RE, Arias-Buriticá J, Pardo-Locarno LC, Montes JM, Acevedo AA, et al. Grado de cobertura del muestreo de escarabajos coprófagos (Coleoptera: Scarabaeidae: Scarabaeinae) en Colombia. *Rev Biol Trop.* 2015;63(1):97-125. Doi: <https://doi.org/10.15517/RBT.V63I1.13323>
- Noriega JA, Fagua G. Monitoreo de escarabajos coprófagos (Coleoptera: Scarabaeidae) en la región neotropical. En: Acosta A, Fagua G, Zapata AM, editores. *Técnicas de campo en ambientes tropicales: Manual para el monitoreo en ecosistemas acuáticos y artrópodos terrestres*. Bogotá, Colombia: Unidad de Ecología y Sistemática - UNESIS, Pontificia Universidad Javeriana; 2009. p. 165-188.
- Noriega JA, Palacio JM, Monroy-G JD, Valencia E. Estructura de un ensamblaje de escarabajos coprófagos (Coleoptera: Scarabaeinae) en tres sitios con diferente uso del suelo en Antioquia, Colombia. *Actual Biol.* 2012;34:43-54.
- Noriega JA, Realpe E, Fagua G. Diversidad de escarabajos coprófagos (Coleoptera: Scarabaeidae) en un bosque de galería con tres estadios de sucesión. *Univ Scientiarum.* 2007a;12:51-63.
- Noriega JA, Realpe E. Altitudinal turnover of species in a neotropical peripheral mountain system: a case study with dung beetles (Coleoptera: Aphodiinae and Scarabaeinae). *Environ Entomol.* 2018;47(6):1376-1387. Doi: <https://doi.org/10.1093/ee/nvy133>
- Noriega JA, Solís C, Escobar F, Realpe E. Escarabajos coprófagos (Coleoptera: Scarabaeidae) de la provincia de la Sierra Nevada de Santa Marta. *Biota Colomb.* 2007b;8(1):77-86.
- Noriega JA. Análisis de la diversidad de escarabajos coprófagos (Coleoptera: Scarabaeidae) en el departamento de Cundinamarca. *Rev Tecnol.* 2009;8(1):83-89.
- Novais SMA, Evangelista LA, Reis-Júnior R, Neves FS. How does dung beetle (Coleoptera: Scarabaeidae) diversity vary along a rainy season in a tropical dry forest? *J Insect Scien.* 2016;16(1):1-6. Doi: <https://doi.org/10.1093/jisesa/iew069>

- Otavo SE, Parrado-Rosselli A, Noriega JA. Superfamilia Scarabaeoidea (Insecta: Coleoptera) como elemento bioindicador de perturbación antropogénica en un Parque Nacional amazónico. *Rev Biol Trop.* 2013;61(2):735-752. Doi: <https://doi.org/10.15517/rbt.v61i2.11219>
- Pardo LC, Rubiano M. Registros y observaciones preliminares de los escarabajos (Coleoptera-Scarabaeoidea) del páramo las Hermosas, Valle-Tolima (Colombia). *Cespedesia.* 1994;20(64-65):87-114.
- Peck SB, Forsyth A. Composition, structure and competitive behavior in a guild of Ecuadorian rain forest dung beetles (Coleoptera: Scarabaeidae). *Can J Zool.* 1982;60:1624-1634. Doi: <https://doi.org/10.1139/z82-213>
- Penttilä A, Slade EM, Simojoki A, Riutta T, Minkkinen K, Roslin T. Quantifying beetle-mediated effects on gas fluxes from dung pats. *Plos One.* 2013;8(8). Doi: <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0071454>
- Pulido LA, Medina CA, Riveros RA. Nuevos registros de escarabajos coprófagos (Scarabaeidae: Scarabaeinae) para la región andina de Colombia. Parte I. *Rev Acad Colomb Cienc.* 2007;31(119):305-310.
- Radtke MG, Fonseca CRV, Williamson GB. Volume as a predictor for biomass: Equations for Neotropical Scarabaeidae. *Ann Entomol Soc Am.* 2006;99(5):831-836. Doi: [https://doi.org/10.1603/0013-8746\(2006\)99\[831:VAAPFB\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1603/0013-8746(2006)99[831:VAAPFB]2.0.CO;2)
- Radtke MG, Williamson GB. Volume and linear measurements as predictors of dung beetle (Coleoptera: Scarabaeidae) biomass. *Ann Entomol Soc Am.* 2005;98(4):548-551. Doi: [https://doi.org/10.1603/0013-8746\(2005\)098\[0548:VALMAP\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1603/0013-8746(2005)098[0548:VALMAP]2.0.CO;2)
- Rodríguez N, Armenteras D, Morales M, Romero M. Ecosistemas de los Andes Colombianos. Bogotá, Colombia: Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt, Unidad de Sistemas de Información Geográfica; 2004. p. 154.
- Slade EM, Mann DJ, Villanueva JF, Lewis OT. Experimental evidence for the effects of dung beetle functional group richness and composition on ecosystem function in a tropical forest. *J Anim Ecol.* 2007;76(6):1094-1104.
- Spector S. Scarabaeine dung beetles (Coleoptera: Scarabaeidae: Scarabaeinae): an invertebrate focal taxón for biodiversity research and conservation. *Coleopt Bull Mon.* 2006;60(mo5):71-83. Doi: [https://doi.org/10.1649/0010-065X\(2006\)60\[71:SDBCSS\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1649/0010-065X(2006)60[71:SDBCSS]2.0.CO;2)
- Van der Hammen T. Plan ambiental de la Cuenca alta del río Bogotá. Análisis y orientaciones para el ordenamiento territorial. Bogotá, Colombia: CAR; 1998. p. 129.
- Vaz-de-Mello FZ, Edmonds WD, Ocampo FC, Schoolmeesters P. A multilingual key to the genera and subgenera of the subfamily Scarabaeinae of the New World (Coleoptera: Scarabaeidae). *Zootaxa.* 2011;2854(1):1-73. Doi: <https://doi.org/10.11646/zootaxa.2854.1.1>
- Vaz-de-Mello FZ, Génier F, Smith ABT. Reclassification of *Homocopris* Burmeister as a valid genus to accommodate three species formerly in *Dichotomius* Hope (Scarabaeidae: Scarabaeinae: Coprini). *Coleopt Bull.* 2010;64(3):192. Doi: <https://doi.org/10.1649/0010-065X-64.3.192.3>
- Wolda H. Insect seasonality: Why? *Ann Rev Ecol System.* 1988;19:1-18. Doi: <https://doi.org/10.1146/annurev.es.19.110188.000245>