



UNIVERSIDAD NACIONAL DE COLOMBIA

Diversidad de escarabajos coprófagos (Scarabaeidae: Scarabaeinae) de un paisaje fragmentado de uso ganadero en el Magdalena Medio Antioqueño

Erykzon Jibram León González

Universidad Nacional de Colombia

Facultad de Ciencias, Escuela de Biociencias, Área Curricular de Ciencias Naturales

Medellín, Colombia

2015

Diversidad de escarabajos coprófagos (Scarabaeidae: Scarabaeinae) de un paisaje fragmentado de uso ganadero en el Magdalena Medio Antioqueño

Erykzon Jibram León González

Tesis o trabajo de investigación presentada(o) como requisito parcial para optar al
título de:

Magister en Ciencias-Entomología

Director (a):

I. A., M.Sc., Ph. D. Sandra Inés Uribe Soto

Codirector (a):

Lic. en Biología., Ph. D. Federico Escobar Sarria

Línea de Investigación en Ecología

Grupo de Investigación en Sistemática Molecular

Universidad Nacional de Colombia

Facultad de Ciencias, Escuela de Biociencias, Área Curricular de Ciencias Naturales

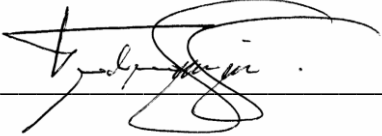
Medellín, Colombia

2015

*A la afable voz de la vida y sus necesarias
complicaciones...*

Aprobación final del documento de tesis de grado:

“Diversidad de Escarabajos Coprófagos (Scarabaeidae: Scarabaeinae) de un Paisaje Fragmentado de Uso Ganadero en el Magdalena Medio Antioqueño”

	Nombre	Firma
Director	Sandra Inés Uribe Soto	 _____
Codirector	Federico Escobar Sarria	 _____
Jurados		
	Dr. Germat Amat García	 Germán Amat García _____
	M.Sc. Roger Ayazo Berrocal	 _____

Agradecimientos

A Vivi por su apoyo y comprensión. A mis padres que con su ejemplo y sacrificio me brindaron esta oportunidad. A Maité, a quien considero una mamá. A la abuela Emilia. A las tí@s Dorian, Yolanda, Marissa y Walter. A Andrea, Nataly, Melissa, Paula y Jonathan. A ellos que con su cariño ocupan un lugar importante en mi vida. A mis amigos Manuel, Mario, Germán, Leder, Bedir, Catalina, Diego, Richard, El niño, Maria Angélica, Lorena y Diana por sus oportunas palabras de aliento. A Federico Escobar que más que un profesor en las artes ocultas y la retórica de la ciencia, me enseñó que la congruencia de las buenas ideas y sentimientos nos hace crecer. A los compañeros del grupo de investigación en Sistemática Molecular (Carlos Federico, Carlos Eduardo, etc.) y a la profesora Sandra Uribe por recibirme en él. A Alba Lucía Marín por su colaboración en el análisis del paisaje. A Ángela María Mesa, Juan Diego, Freddy y en especial a Lubin y la gente de la vereda La Carlota quienes me acogieron afectuosamente. A Héctor Fabio Osorio por contactarme con la gente de la zona. A Bert Kohlmann de la Universidad Earth, Claudia Medina y Arturo González del Instituto Alexander von Humboldt por colaborarme en la identificación de los especímenes. A Matthias Rös, Roger Ayazo, Roger Guevara y Carlos Cultid por las aclaraciones durante el análisis de datos. A Peter Feinsinger, Iralys Ventosa y Maikel Cañizares quienes me mostraron que la ciencia no se debe tomar tan en serio para no convertirnos en esclavos de su ego y el nuestro. A mis buenos compañeros de El Salvador (Luchi, Elena, Yorch, Yader, Cony, Melissa, Luis, Migue, Mauricio, Carlos, Don Eli), México (Caro y Clara), Guatemala (Fabi), Costa Rica (Priiii !!! y Maria), Panamá (Francisco y Mónica) y Puerto Rico (Erick). A los que tuvieron paciencia para leer este trabajo y a muchos otros que por falta de espacio no pondré en él. A las instituciones que hicieron posible el acceso a sus instalaciones e investigadores.

A las personas que se comprometieron, pero no me quisieron apoyar ó crearon dificultades... gracias por enseñarme que lo complejo sólo existe por la poca búsqueda de opciones. ¡Uds. saben quienes son!

, “¿No es acaso el tiempo como el amor, indivisible e inmensurable?

Si en vuestras mentes tenéis que dividir el tiempo en estaciones, entonces, que cada estación circunde a todas las demás estaciones, y que el día de hoy se mantenga unido al pasado por los recuerdos, y al porvenir por los anhelos.”

(Khalil Gibran; El Profeta, 1923)

Resumen

La expansión de la frontera agrícola pone en riesgo la biodiversidad. Por lo tanto, existe la necesidad de entender los factores y procesos que influyen en la respuesta de las especies a los cambios a escala del paisaje. En paisajes agrícolas, los remanentes de hábitat cumplen un papel importante en el sostenimiento de varios taxones, sin embargo, se conoce poco de su valor para los escarabajos coprófagos (Scarabaeinae) a esta escala. La importancia de este grupo radica en la amplia variedad de funciones que ejercen en los ecosistemas, lo que se refleja en servicios ambientales (i.e. remoción del excremento). En este documento se presenta un primer capítulo donde se examinan los modelos de paisaje mayormente utilizados para el estudio de la diversidad, se destacan las limitaciones del modelo de islas, los principales efectos de la pérdida y fragmentación del hábitat, y la ganadería como factor de alteración a escala del paisaje. Se emplean métodos recientes para el análisis de la diversidad (estimación de la completitud del muestreo por cobertura de la muestra y perfiles de diversidad). Además se construyen curvas de rango abundancia, se analiza la ordenación de los ensambles en los gradientes de pérdida de hábitat y se evalúa el efecto de las características del paisaje sobre la riqueza y abundancia de escarabajos a diferentes escalas. Los resultados de este estudio sugieren que para la conservación de este grupo y sus funciones ecológicas es necesario mantener e incrementar la cantidad de hábitat a escala del paisaje. Igualmente, se establece que las características del paisaje tienen influencia sobre la distribución y abundancia de escarabajos en paisajes fragmentados. Se recomienda para futuros estudios evaluar las diferencias funcionales en este grupo y diseñar un estudio que permita contestar como influye el efecto borde en áreas de topografía accidentada.

Abstract

The expansion of human activities (e. g. agriculture, livestock) threatens diversity. Therefore, there is need to understand the processes that moderate the responses of species to changes in the landscape. In livestock landscapes, habitat remnants play an important role in sustaining several taxa, however, little value for dung beetles (Scarabaeinae) on this scale is known. The importance of this group lies in the wide variety of functions they perform in ecosystems, as reflected in environmental services (i. g. removal). In this document the first chapter where landscape models mostly used for the study of diversity is presented, examines the limitations of the islands models, the main effects of habitat loss and fragmentation, and livestock stand out as factor alteration to the landscape scale. Recent methods for analysis of diversity (estimated sampling completeness of coverage and diversity profiles shown) are used. Furthermore rank abundance curves are constructed, ordination of communities assemblies is analyzed in gradients of habitat loss and the effect of landscape metrics on the richness and abundance of beetles at different scales are estimated. The results suggest that the conservation of this group and their ecological functions is necessary to maintain and increase the amount of habitat at the landscape scale. Likewise that landscape features influence the distribution and abundance of beetles in fragmented landscapes. It is recommended for future studies evaluating the functional differences in this group and propose a design that permit answer as the edge effect influence in areas of ragged topography.

Contenido

	Pág.
Resumen	VI, VII
Lista de figuras	IX
Lista de tablas	X
Capítulo 1	
1.1 La escala del paisaje.....	17
1.2 Pérdida y fragmentación del hábitat.....	19
1.3 La ganadería como factor de alteración a escala del paisaje.....	21
1.4 El uso de indicadores para estudios aplicados de diversidad: El caso de los escarabajos coprófagos.....	22
Capítulo 2	
Escarabajos coprófagos (Scarabaeidae: Scarabaeinae) en un gradiente de pérdida de hábitat de un paisaje de uso ganadero	26
2.1 Resumen.....	27
2.2 Introducción.....	28
2.3 Métodos.....	30
2.4 Resultados.....	39
2.5 Discusión	
2.5.1 Importancia de la cantidad del hábitat sobre la diversidad de escarabajos.....	51
2.5.2 Influencia de la heterogeneidad del paisaje sobre la diversidad.....	53
2.5.3 La diversidad y las escalas.....	55
2.5.4 Respuesta de las especies a los cambios en el hábitat.....	57
Capítulo 3	
3.1 Conclusiones.....	61
3.2 Recomendaciones.....	63
Bibliografía	67

Lista de figuras

Pág.

- Figura 1:** Localización del sitio de estudio y diseño del muestreo. Ubicación de ventanas, parcelas y trampas para el estudio de escarabajos coprófagos a escala del paisaje.....33
- Figura 2:** Riqueza y abundancia de especies de escarabajos coprófagos (Coleoptera: Scarabaeinae). $S_{Estimada}$ en ventanas (a). $S_{Observada}$ al interior de las ventanas (b). $S_{Observada}$ ventanas con similar rango de cobertura bosque/pastizal (c). Abundancia (d).....39
- Figura 3:** Perfiles de diversidad basados en números equivalentes de especies. Ventanas con bosque (B) (a). Ventanas con bosque-pastizal (Bp) (b). Ventanas con pastizal-bosque (Pb) (c). Ventanas con pastizal (P) (d).....41
- Figura 4:** Variables explicativas a escala de ventanas (80 y 176 ha) y en las parcelas. En el conjunto de modelos con 95% de confianza (gris) y en los modelos dentro de las 2 unidades de AIC ($\Delta AIC < 2$; negro).43, 44
- Figura 5:** Árboles de regresión múltiple. Riqueza de especies (a) y abundancia (b) a escala de 1 Km (80 ha). Riqueza de especies (c) y abundancia (b) a escala de 1.5 Km (176 ha).....46, 47
- Figura 6:** Curvas de rango-abundancia comparando la estructura de los ensamblajes de escarabajos coprófagos entre ventanas en un mismo rango de proporción bosque y pastizal. Bosque (B) (a). Bosque-pastizal (Bp) (b). Pastizal-bosque (Pb) (c). Pastizal (P) (d).....49
- Figura 7:** Escalamiento multidimensional no métrico (NMDS) en el ensamblaje de la comunidad de escarabajos (Coleoptera: Scarabaeinae) en ventanas de 80 ha (Jaccard (presencia-ausencia) (a) y Morisita-Horn (especies más abundantes) (b).....50

Lista de tablas

Pág.

Tabla 1: Resultados de la selección de modelos basado en la teoría de la información y la inferencia de modelos múltiples para las variables explicativas medidas a escala de ventanas de 1 Km (80 ha). Se muestran los parámetros del modelo promediado (β) y su error estándar (ES).
..... 45

Tabla 2: Resultados de la selección de modelos basado en la teoría de la información y la inferencia de modelos múltiples para las variables explicativas medidas a escala de ventanas de 1.5 Km (176 ha). Se muestran los parámetros del modelo promediado (β) y su error estándar (ES).
..... 45

Introducción

El cambio de uso del suelo para la implementación de la agricultura y la ganadería es considerada la principal amenaza para la biodiversidad (Sala *et al.*, 2000). Son el principal factor de pérdida y fragmentación de los hábitats naturales, lo que conlleva a la modificación de los ecosistemas, incrementando su vulnerabilidad y reduciendo su valor para la conservación. La pérdida y fragmentación de los hábitats reduce el área de los remanentes de vegetación nativa, incrementa su número y grado de aislamiento (Fahrig, 2003; Kerr & Deguise, 2004; Luck *et al.*, 2004), lo cual tiene efectos sobre la diversidad de las comunidades e impacta la biología, la demografía y el comportamiento de las especies y sus interacciones (Fisher & Lindenmayer, 2007).

La manera como se desarrollan las actividades agrícolas a escala del paisaje, es determinante para la conservación de la diversidad y el mantenimiento de sus funciones, puesto que no todos los paisajes transformados tienen la misma capacidad de actuar como reservorio para las especies. Por tanto, comprender cómo la estructura de los paisajes y la heterogeneidad resultante de las actividades agrícolas influyen sobre las comunidades y la respuesta de las especies a estos nuevos ambientes es uno de los temas centrales en ecología y biología de la conservación (Benton *et al.*, 2003; Lovett *et al.*, 2005; Fahrig, 2005).

La ganadería representa la actividad con el mayor impacto sobre los hábitats terrestres (Muergueito y Calle, 1999), debido a que modifica la composición de las especies y la dinámica de procesos ecológicos clave en el funcionamiento de los ecosistemas, tales como la descomposición de la materia orgánica, el reciclaje de nutrientes, la regulación de especies potencialmente plaga y la polinización (Giller & O'Donovan, 2002; Kremen, 2005). No obstante, algunos autores indican que una proporción considerable de la diversidad puede persistir dentro de estos paisajes, si se retiene una cantidad suficiente del hábitat original y si se implementan prácticas y

usos del suelo amigables con la biodiversidad (Tilman *et al.*, 2001; Daily, 2001; Harvey *et al.*, 2006).

En Colombia, la intensa intervención humana de los hábitats boscosos ocurre principalmente en la región Caribe y los valles interandinos de los ríos Cauca y Magdalena, donde se concentra gran parte de la producción ganadera y agrícola del país (IAvH, 1998). La importancia de estos ambientes reside en que pueden actuar como reservorios de especies leguminosas forrajeras y frutales, así como de especies maderables y bancos de germoplasma *in situ* (IAvH, 1998). Además, representan un gran potencial en términos de la conservación, sin embargo una porción reducida se encuentra bajo protección, la cual no supera el 0.4% de su extensión original (Forero-Medina y Joppa, 2010).

Por consiguiente, la evaluación de la diversidad de estos remanentes de vegetación, inmersos en áreas de uso ganadero, permitirá evaluar su papel en el mantenimiento de la biodiversidad (DeClerck *et al.*, 2010). Dado a que tradicionalmente la cuantificación de la riqueza de especies y su abundancia de acuerdo a la cantidad de hábitat presente y de otras características tales como: la distancia entre fragmentos de bosque, la cantidad del borde y el tamaño de los fragmentos no facilita una estimación clara de la proporción de cambio (Jackson & Fahrig, 2012), siendo necesario considerar los tipos y las características de la vegetación (i. e. cantidad de bosque, tipos de cobertura de la matriz) que componen el paisaje, con el fin de entender el efecto de los cambios derivados de la actividad humana sobre la biodiversidad (Brennan *et al.*, 2002; Fahrig *et al.*, 2010).

El objetivo general de esta investigación fue evaluar los cambios en diversidad de la comunidad de escarabajos coprófagos (Scarabaeidae: Scarabaeinae) de un paisaje fragmentado de uso ganadero en el Magdalena Medio Antioqueño mediante el análisis de un gradiente de intensificación de pérdida del bosque. Además de caracterizar la comunidad de escarabajos (e. i. riqueza, abundancia y composición) asociada a los diferentes tipos de cobertura vegetal que conforman el paisaje y cómo los cambios de la comunidad están relacionados con la configuración de los tipos de vegetación a dos escalas del paisaje.

El tema central de esta investigación se enmarca en el estudio de la diversidad en un paisaje de uso humano, con el objetivo de aportar al entendimiento de la persistencia de la diversidad en paisajes de uso ganadero y entender como las actividades humanas influyen en la diversidad de estos sistemas. Asimismo, se examina la

importancia de los remanente de bosque húmedo tropical (bh-T) para la diversidad de escarabajos coprófagos (Scarabaeinae) en un paisaje ganadero mediante el planteamiento de tres preguntas: (1) ¿Cómo influye la proporción de los distintos tipos de vegetación (i. e. bosques, pastizales, rastrojos) sobre la diversidad de escarabajos coprófagos en un paisaje ganadero?, (2) ¿Cuál es la influencia de los tipos de cobertura vegetal (i. e. bosques, pastizales, rastrojos) y sus atributos (extensión/ha., número de fragmentos, densidad de borde y % de cobertura del dosel) a dos escalas (80 ha y 176 ha)?, (3) ¿De qué manera la composición de las coberturas vegetales en el paisaje modifican la composición de especies? De acuerdo con lo anterior, este estudio pone a prueba dos hipótesis: (1) La cantidad de hábitat de bosque determina la diversidad de escarabajos en el paisaje ganadero y (2) La configuración de los tipos de cobertura (i. e. bosques, pastizales, rastrojos) en el paisaje determinan la diversidad de escarabajos (Fahrig *et al.*, 2010; Fahrig, 2013). A partir de estos planteamientos se predice que: (1) Habrá una mayor diversidad de escarabajos coprófagos en ventanas (extensiones circulares de 80 ha) con mayor proporción de hábitat de bosque en comparación con ventanas dominadas por pastizales, (2) La cobertura del dosel medidos a escala del hábitat tendrá mayor influencia en la riqueza y abundancia de escarabajos que los tipos de cobertura vegetal (i. e. bosques, pastizales, rastrojos) circundantes y considerados a las dos escalas (80 ha y 176 ha), (3) En la comunidad de escarabajos los ensambles y composición de las especies en las diferentes ventanas estará determinada por la mayor proporción de bosque en el paisaje.

El presente documento se estructura en tres capítulos. En el capítulo 1, se describen algunas de las propuestas para abordar el estudio de la diversidad partiendo de la importancia de la escala del paisaje y algunos de los modelos de paisaje mayormente utilizados. Asimismo, se explican los efectos de la fragmentación del hábitat, la ganadería como factor de alteración a escala del paisaje y los atributos de los escarabajos coprófagos como indicadores del estado de perturbación del bosque. En el capítulo 2, se especifican los análisis empleados y se muestran los resultados obtenidos. Además se discuten los principales aspectos ecológicos que dan soporte a los hallazgos. Finalmente, en el capítulo 3, se presentan las conclusiones y recomendaciones con algunas perspectivas para ampliar el estudio de la diversidad en paisajes ganaderos y empleando como modelo a los escarabajos coprófagos.

Capítulo 1

1.1 La escala del paisaje

El paisaje es definido como un área terrestre que puede ser topográficamente heterogénea, pero que posee una identidad climática, geográfica e histórica, así como regímenes de disturbio ocasionados de manera natural o por efecto de las actividades humanas (Halffter *et al.*, 2001). A escala del paisaje, los elementos biológicos y geográficos que conforman los ecosistemas son considerados de manera conjunta, ya que atributos de las especies como el tamaño, la capacidad de movimiento y la tasa de fecundidad, pueden ser correlacionados con características como el tipo de hábitat, el tamaño de los parches de vegetación y su calidad (Fahrig, 2003; Jackson & Fahrig, 2012). Asimismo, permite generar información base para entender la respuesta de las comunidades ante los cambios ambientales de acuerdo con sus rasgos de historia de vida y la historia biogeográfica de las especies que habitan los paisajes (Ricklefs & Schluter, 1993).

En paisajes de uso humano, tal y como ocurre con la ganadería, no solo se simplifican los ecosistemas por la pérdida de la diversidad vegetal, sino que se modifica y reorganiza el paisaje alterando la capacidad de supervivencia de las especies (Saunders *et al.*, 1991; Andrén, 1994; Fahrig, 2003). El papel de estos nuevos elementos están relacionados con la cantidad de hábitat remanente, el tamaño y la distancia entre parches, así como de las características propias de los hábitats derivados de la actividad humana (Fahrig, 2003; Santos y Tellería, 2006). En este contexto, se ha observado que los atributos de las especies como el movimiento (Fahrig, 2007), la persistencia de sus poblaciones (Fraterrigo *et al.*, 2009), la interacción entre éstas (Polis *et al.*, 2004) y la especialización por el hábitat (Halffter & Arellano, 2001) pueden ser sensibles e influenciar respuestas ecológicas relacionadas al cambio de preferencias alimenticias y la capacidad de dispersión, como consecuencia de la heterogeneidad de elementos presentes en el paisaje (Fahrig *et al.*, 2010)

Un primer enfoque para entender el efecto de los elementos del paisaje sobre las comunidades, incorpora el modelo de biogeografía de islas (McArthur & Wilson, 1967). Los supuestos de este modelo considera que los parches de hábitat son islas inmersas en una matriz hostil para las especies y que el tamaño y la distancia entre fragmentos tendría una relación directa con el número de especies (Haila, 2002). No obstante su extrapolación a paisajes de uso humano ignora la calidad de las

coberturas que componen la matriz (Vickery *et al.* 2009), la existencia de las fluctuaciones poblacionales en el tiempo (Valdés, 2011) y omite cómo se verían afectadas las especies dentro de la comunidad que no son dependientes de la cobertura arbórea como único tipo de hábitat (Sousa *et al.*, 2006).

En consecuencia, modelos de paisaje como el de parche-matriz-corredor propuesto por Forman (1995) y el modelo abigarrado de McIntyre & Barret (1992), tiene en cuenta la heterogeneidad para dar una explicación a la manera como se mantiene la diversidad en paisajes de uso humano. En estos modelos se propone observar de manera diferente lo que se denomina en el modelo de islas hábitat-no hábitat, ya que estos consideran el papel que juegan los diferentes tipos de cobertura vegetal o usos del suelo en el paisaje para la diversidad, así como la manera que influyen en la respuesta de las especies (Honnay *et al.*, 2002; García, 2011). Por otro lado, el modelo abigarrado del paisaje, incorpora los distintos estados de alteración del hábitat o de la vegetación (ejemplo, rastrojos y áreas en sucesión; McIntyre & Hobbs, 1999), aunque la principal limitante de estos reside en que sus planteamientos se han desarrollado desde el punto vista de la percepción humana del paisaje (Valdés, 2011) asumiendo que todas las especies responden de forma similar a los cambios en él.

Por otra parte, el modelo de paisaje continuo (McIntyre & Hobbs, 1999; Fisher *et al.*, 2006) considerado válido para todas las especies, resalta la existencia de diferencias entre grupos de especies en cuanto a sus requerimientos de hábitat y trata de dar mayor importancia a la manera como éstas perciben y responden ante las características del paisaje en comparación con el modelo abigarrado. Además, propone, conceptualizar el paisaje por medio de mapas que representen el grado adecuado de hábitat para cada especie en particular (es decir, gradientes de alimento, refugio, espacio y condiciones climáticas etc.), teniendo en cuenta las escalas de percepción, distribución y respuesta al paisaje fragmentado (Fischer & Lindenmayer, 2004). Sin embargo, las variables consideradas en los modelos estadísticos de explicación tienen mayor relación con características propias de cada especie y no con el conjunto de especies que integran la comunidad (Valdés, 2011).

Recientemente, Fahrig (2013) propone la hipótesis de la cantidad de hábitat, para analizar los diferentes tipos de paisajes y como puede influir sobre la biodiversidad, debido a que las características de tamaño del parche y su grado de aislamiento atribuyen implícitamente la delimitación de comunidades y poblaciones (Harrison, 1991; Bowne & Bowers, 2004; citados por Fahrig, 2013). Asimismo, resalta el

problema de la adopción del modelo de islas en la forma de evaluar la diversidad en paisajes modificados, puesto que ignora las distribuciones reales y potenciales de las especies a través del tiempo (Tscharntke *et al.*, 2002; Gavish *et al.*, 2011). Sin embargo, cabe destacar que este modelo facilita entender procesos ecológicos complementarios y suplementarios que pueden afectar a las poblaciones (Duning *et al.*, 1992) y que al tener en cuenta la cantidad de hábitat original y de otros usos del suelo en el paisaje, podría ser una más de las alternativas a considerar dentro de los modelos propuestos para la conservación de la diversidad.

Por lo tanto, el valor de los modelos de paisaje para la conservación de la diversidad adquiere mayor importancia al considerarse la variedad de paisajes existentes y el grupo de estudio en particular. Además permiten esclarecer lo que se ha considerado como el hábitat para las especies (Debinski & Holt, 2000), al incluir la heterogeneidad del paisaje (tipos de cobertura o vegetación existente) (Fahrig *et al.*, 2010) como factor resultante del cambio natural o por efecto de las actividades humanas. Asimismo, ofrece la posibilidad de evaluar en los paisajes los tipos de arreglos y configuraciones que mantienen la funcionalidad de las comunidades.

1.2 Pérdida y fragmentación del hábitat

La pérdida y fragmentación del hábitat es el proceso por el cual una extensión del hábitat original es transformada a una serie de pequeños parches aislados, rodeados por una matriz diferente a la inicial (Wilcove *et al.*, 1986). Estos procesos han sido considerados de manera independiente (Fahrig, 2003). Sin embargo, la fragmentación *per se* ocurre como consecuencia de la pérdida del hábitat (Didham *et al.*, 2012).

Según Primack (1998), este fenómeno no es un proceso aleatorio dado que las áreas más accesibles, de topografía poco accidentada y con alta productividad presentan mayor susceptibilidad de colonización y aprovechamiento para el desarrollo de actividades humanas (Sarmiento *et al.*, 2002). Además, los cambios físico-bióticos producidos pueden afectar la composición, la estructura y la función original de los ecosistemas al ocasionar cambios progresivos en la configuración del paisaje, como consecuencia de la pérdida de hábitat, la disminución de su tamaño medio y el aumento del número de fragmentos de los hábitats resultantes (ver Fahrig, 2003), lo

cual incrementa la relación perímetro/superficie de los parches y promueve una mayor exposición del hábitat fragmentado a interferencias derivadas de los hábitats adyacentes, lo cual se conoce como efecto de borde (Santos y Tellería, 2006).

Los efectos de la pérdida y fragmentación del hábitat, pueden reflejarse de diferentes maneras y a diferentes niveles, desde favorecer la dispersión de especies generalistas que afectan a otras con requerimientos más específicos (Aizen y Feinsenger, 1994, Andresen, 2003), hasta modificar funciones ecosistémicas que desencadenan eventos de extinción local (Tallmon *et al.*, 2003). De igual forma, la reducción del tamaño y el aislamiento entre los fragmentos afectan el comportamiento y la sobrevivencia de las poblaciones (Farigh & Merriam, 1994), dependiendo de manera directa de características asociadas a la edad, el sexo, la adecuación y el tamaño corporal de los individuos (Debinski & Holt, 2000). Además de ocasionar alteraciones de la estructura, abundancia y flujo de genes que reduce la habilidad de éstas para responder a eventos adversos que ponen en riesgo su existencia (Thomas, 1994; Burkey, 1995; citados por Battisti, 2003).

Estudios sobre los efectos ecológicos de la pérdida y fragmentación del hábitat apenas consiguen explicar las consecuencias negativas que podría tener sobre la diversidad, debido a que la adopción de la teoría de islas a sistemas bajo presión humana (ver MacArthur & Wilson, 1967) propone que tamaños de fragmentos de hábitat más pequeños y alejados de fragmentos más grandes o continuos son menos probables de ser colonizados por las especies, dificultando establecer diferencias entre las tasas de colonización y extinción en los diferentes tipos de hábitats (Gotelli 1984, citado por Klein 1989). Además, asume que la matriz de uso humano es homogénea y afecta de igual manera a todas las especies (Cornell & Lawton, 1992; Tschardtke *et al.*, 2002; Dhidam *et al.*, 2012). Por consiguiente, existe la necesidad de estudios que permitan describir los efectos de la pérdida y fragmentación del hábitat con énfasis en la evaluación de los cambios en la riqueza y abundancia de artrópodos que cumplen funciones ecológicas importantes (Klein, 1989; Bierregaard *et al.*, 1992) y con relación a la manera en cómo ha sido intervenido el paisaje (Fahrig *et al.*, 2010).

1.3 La ganadería como factor de alteración a escala del paisaje

La ganadería es considerada la actividad agrícola de mayor crecimiento en comparación con otras actividades agrícolas (De Haan & Blackburn, 1995; Steinfeld *et al.*, 2006). Su expansión sobrepasa los límites de cambio en el ambiente que conlleva a la modificación de la composición vegetal, deterioro del suelo y la calidad del agua (Thomas & Barton, 1995; Wassenaar *et al.*, 2007).

Los cambios inducidos por el pastoreo de las áreas provocan alteración sucesional al reemplazar especies perennes por especies de ciclos más cortos (Bharucha & Shankarnarayan, 1958; Falvey & Hengmichai, 1979; Kumar & Bhandari, 1992; Humprey & Patterson, 2000). En el suelo, los efectos tienen relación con la compactación que origina cambios en las propiedades físicas (disminución de la porosidad, reducción de la aireación y drenaje) y fertilidad (Fuls, 1992). Entretanto, el impacto sobre los recursos hídricos es influenciado por la eutrofización producto de la fertilización de pastizales y excretas del ganado (Gerber *et al.*, 2005).

En Colombia, la expansión de la frontera agrícola comprende el 73% de las causas directas (i. e. deforestación, construcción de vías, introducción de especies exóticas, sobre-explotación de los recursos) de la extinción de especies (IAvH, 1997) y es responsable de la pérdida de una tercera parte de los bosques húmedos por debajo de 1000 metros de elevación (Etter *et al.*, 2006). Sin embargo, más que una actividad productiva la ganadería podría ser considerada una estrategia de ocupación de área (Muergeuito y Calle, 1999) con potencial para contribuir a conservar una proporción de la fauna y la flora mediante el diseño de sistemas de producción adaptados a contextos ambientales y sociales específicos (Pimentel *et al.*, 1992).

En consecuencia, existe la necesidad de evaluar el impacto de la ganadería y los sistemas de producción asociados a esta a escala regional y temporal amplia, para determinar la magnitud del efecto sobre los recursos, la diversidad y la recuperación de procesos ecológicos clave en los ecosistemas (Giraldo *et al.*, 2011), con el propósito de generar información que considere la estructura y composición del paisaje (Hobbs & Saunders, 1991; De Haan & Blackburn, 1995; Kleijn & Verbeek, 2000; Lobo *et al.*, 2006) y de esta manera contribuir a la elaboración e

implementación de prácticas de producción amigables con los ecosistemas y la diversidad (Harvey *et al.*, 2006).

1.4 El uso de indicadores para estudios aplicados de diversidad: El caso de los escarabajos coprófagos

La implementación de grupos indicadores es considerada una aproximación para determinar los efectos del cambio en el uso del suelo y la calidad del hábitat (Landres *et al.*, 1998; Halffter & Arellano, 2002). Los grupos indicadores simplifican las medidas de diversidad biológica gracias a que sus características (i. e presencia, ausencia, densidad poblacional, dispersión, éxito reproductivo) son convenientes y fáciles de medir (Gardner *et al.*, 2008). Sin embargo, su selección ha sido en ocasiones subjetiva, por lo cual: a) la identificación de un objetivo o pregunta clara, b) la revisión de criterios ecológicos relevantes para el objeto de estudio, c) el análisis del costo-efectividad y d) la disponibilidad de obtener datos de otros grupos, podrían ser criterios adicionales a tener en cuenta (Kneeshaw *et al.*, 2000). Asimismo, estas características deberían tener relación con respuestas fácilmente apreciables en el ensamble de las comunidades y las características propias de algunas especies representativas de los tipos de hábitat, que a su vez facilite predecir y cuantificar la forma en que ha ocurrido la perturbación en el ambiente (Moreno *et al.*, 2007). Igualmente, su selección debe permitir examinar la integridad ecológica y otros procesos clave en los ecosistemas (Feinsinger, 2001).

Los escarabajos coprófagos (Coleoptera: Scarabaeinae) ofrecen la posibilidad de ser estudiados a escala del paisaje (Halffter & Arellano, 2002). Las características de su comunidad es considerada focal para el estudio de la diversidad y la conservación (Spector, 2006), debido a:

- Facilidad de muestreo a partir de métodos estandarizados que cuantifican el esfuerzo y eliminan la experiencia de la captura de especies, permitiendo

evaluar características de la comunidad (composición y abundancia) en poco tiempo.

- Asequibilidad taxonómica del grupo. Reconocimiento de 5700 especies agrupadas dentro de 255 géneros (ScarabNet, 2006), gracias a una comunidad de alrededor de 60 investigadores en taxonomía que activamente describen nuevas especies y desarrollan herramientas para ello (Ratcliffe, 2006).
- Amplia distribución geográfica con especies presentes en gran número de localidades, que a su vez proporciona información para comparar niveles de diversidad a través de múltiples escalas espaciales (Escobar, 1997).
- Respuestas moderadas ante los cambios ambientales o de perturbación (Arellano & Halffter, 2003; Slade *et al.*, 2011).
- Importancia ecológica y económica, debido a que la historia natural del grupo ha sido entendida al intervenir en funciones como, el ciclo de nutrientes (Castle & Macdavid 1972; Mittal 1993), la dispersión de semillas (Slade *et al.*, 2011), el control de parásitos (Bornemissza 1970; Bergstrom *et al.*, 1976; Bryan 1973; Moon *et al.*, 1980; Mathison & Ditrach 1999) e incluso la polinización de algunas plantas (Bornemissza & Williams 1970)
- Correlación con otros grupos al emplear el excremento de mamíferos omnívoros y herbívoros como sustrato para la nidificación (Nichols *et al.* 2008).

Además, un gran número de especies están estrechamente ligadas a la cobertura arbórea (especies estenotrópicas) (Halffter & Arellano, 2001), lo cual podría ser útil para generar información sobre la comunidad en gradientes de pérdida y fragmentación del hábitat.

Recopilación de estudios a nivel global destacan el papel de los Scarabaeinae dentro de las formas de conversión del paisaje, clasificadas como hábitats modificados y fragmentación del hábitat (Nichols *et al.*, 2007). En el primer caso, los estudios relacionan a este grupo de insectos en escenarios como: la tala selectiva (Davis *et al.*, 2001; Davis & Philips, 2005; Quintero & Roslin, 2005), conversión a sistemas agroforestales (Davis *et al.*, 2001; Estrada & Coates-Estrada, 2002; Medina *et al.*,

2002; Shahabuddin *et al.*, 2005), bosques secundarios en estados tardíos (Escobar y Chacón-Ulloa, 2000; Vulinec, 2002; Escobar, 2004; Quintero & Roslin, 2005), bosques secundarios tempranos (Boonrotpong *et al.*, 2004; Avendaño-Mendoza *et al.*, 2005), plantaciones forestales (Numelin & Hanski, 1989; Davis *et al.*, 2001; Medina *et al.*, 2002; Davis & Philips, 2005), campos de cultivo anuales (Avendaño-Mendoza *et al.*, 2005; Shahabuddin *et al.*, 2005), pasturas (Escobar y Chacón-Ulloa, 2000; Medina *et al.*, 2002; Escobar, 2004; Scheffler, 2005), claros de bosque (Howden & Nealis, 1975; Klein, 1989; Halffter *et al.*, 1992; Vulinec, 2002; Scheffler, 2005) y bosques intactos (Howden & Nealis, 1975; Klein, 1989; Nummelin and Hanski, 1989; Halffter *et al.*, 1992; Escobar y Chacón-Ulloa, 2000; Davis *et al.*, 2001; Estada y Coates-Estrada, 2002; Medina *et al.*, 2002; Vulinec, 2002; Boonrotpong *et al.*, 2004; Escobar, 2004; Avendaño-Mendoza *et al.*, 2005; Davis & Philips, 2005; Quintero & Roslin, 2005; Scheffler, 2005; Shahabuddin *et al.*, 2005) en los cuales se destaca que la equidad de las comunidades de coprófagos puede declinar de manera significativa entre escenarios de plantaciones forestales, pasturas y claros de bosque, en comparación con bosques intactos (Nichols *et al.*, 2007).

Por otra parte, la escasez de estudios que relacionen la respuesta de este grupo a la fragmentación del hábitat imposibilita correlacionar cómo responden a características como el tamaño, aislamiento y densidad de mamíferos, ocurriendo diversas respuestas (Nichols *et al.*, 2007). Sin embargo, la mayoría de estudios reportan una alta riqueza en fragmentos de gran tamaño sin relación con la distancia entre hábitats (Nichols *et al.*, 2007).

Capítulo 2

**Escarabajos coprófagos
(Scarabaeidae: Scarabaeinae) en un
gradiente de pérdida de hábitat de un
paisaje de uso ganadero**

2.1 Resumen

1. Los remanentes de bosque a escala del paisaje son de gran importancia para la persistencia de especies de uso humano. Sin embargo, poco se ha documentado sobre el papel de estos elementos para mantener la diversidad de escarabajos coprófagos (Scarabaeinae) en paisajes de uso ganadero. En este estudio se evaluó la diversidad de escarabajos coprófagos de un paisaje fragmentado de uso ganadero en el Magdalena Medio Antioqueño.
2. Para el estudio se seleccionaron ocho ventanas o muestras del paisaje de 80 ha: a. dos ventanas con >90% cobertura de bosque, b. dos con 60 al 85% cobertura por bosque, c. dos con cobertura 60 al 85% por pastizal y d. dos con cobertura > 90% de pastizal. Se calculó la completitud de la muestra para cada ventana y los valores de qD para comparar la diversidad. Se empleó el factor de desigualdad (IF) para examinar la uniformidad de los ensamblajes. El efecto de las variables de paisaje sobre la diversidad se evaluó a tres escalas: al interior de ventanas (parcelas), en ventanas de 80 ha y en ventanas de 176 ha. Se graficaron las curvas de rango-abundancia para comparar los cambios en la estructura de la comunidad y se ordenaron los ensamblajes en las comunidades para evaluar el efecto de la proporción bosque/pastizal.
3. Se colectaron 8,071 individuos pertenecientes a 40 especies y 15 géneros. Para cada ventana la completitud del muestreo fue del 93%. La riqueza de especies fue mayor en áreas con proporción de bosque mayor al 60%. Al interior de ventanas de 80 ha la riqueza estuvo determinada por la cobertura del dosel y la abundancia por esta variable y la proporción de bosque. A escala de 176 ha la riqueza y abundancia fue influenciada por presencia de áreas de rastrojo (bosques secundarios de diferente edad). El efecto explicativo de las variables del paisaje sobre los órdenes de la diversidad y la abundancia a escala de 80 ha no superó el 30%, en comparación con la escala de 176 ha, la cual fue del 38% para las especies dominantes y la abundancia.
4. La riqueza de escarabajos coprófagos está fuertemente influenciada por la cantidad del hábitat de bosque. La estructura y ensamblajes de las comunidades de coprófagos están determinados por la estructura de la vegetación al interior de las ventanas y los tipos de coberturas a escala de 80 y 176 ha.

Palabras clave: Paisajes ganaderos, bosques, pastizales, escarabajos coprófagos.

2.2 Introducción

La implementación de actividades agrícolas son consideradas las principales amenazas para la biodiversidad (Salas-Morales *et al.*, 2010), ya que promueven la pérdida del hábitat y modifican la estructura del paisaje (Fahrig, 2003, Lindenmayer, 2007). Los efectos de la pérdida y fragmentación del hábitat permanecen en confusión, puesto que se extrapola a partir del concepto de insularidad (e.i. a partir del modelo de biogeografía de islas) (McArthur & Wilson, 1967) a todos los hábitats naturales que son disgregados por la influencia de las actividades humanas, el cual considera que los parches de hábitat se encuentran embebidos en una matriz inhóspita para todos los organismos (Haila, 2002; Valdés, 2011). Sin embargo, se mantiene el cuestionamiento de si las especies presentan respuestas dependientes de las características del hábitat a escala del paisaje (i. e. calidad de la matriz, tipos de cobertura, extensión) (Didham *et al.*, 2012), ya que para algunos grupos los cambios en su diversidad son inconsistentes con atributos como el tamaño y la distancia de los parches de hábitat (Turner, 1996), y pueden depender de sus atributos de historia natural (i. e. hábitos alimenticios, capacidad de dispersión) (Ewers & Didham, 2006).

Algunos autores consideran que la pérdida y fragmentación del hábitat deben considerarse como procesos independientes en el análisis de la diversidad (Fahrig, 2003; Santos y Tellería, 2006). No obstante, la fragmentación ocurre como consecuencia de la pérdida del hábitat (Didham *et al.*, 2012) y la respuesta de las especies ante este fenómeno podría explicarse a partir de modelos que relacionen sus dinámicas con el paisaje (Lawton, 1992), tal y como sugiere el modelo de paisaje continuo (Fisher *et al.*, 2006). Asimismo, modelos de parche-matriz-corredor y de paisaje abigarrado (variegado), proponen que hábitats con diferentes grados de modificación pueden presentar distintos grados de permeabilidad para las especies, por lo cual habría diferentes patrones de paisaje que regulen la diversidad (McIntyre & Barret, 1992; Forman, 1995)

Recientemente, el planteamiento de la hipótesis de cantidad de hábitat (Fahrig, 2013) recalca que el tamaño y aislamiento de los parches de vegetación, equivocadamente delimitan lo que se puede considerar como hábitat para las especies, por lo cual la estimación de la riqueza de una comunidad aislada por efecto de la pérdida y fragmentación del hábitat, puede ser interpretada como muchas comunidades con

distinto grado de riqueza (Bowne & Bowers, 2004). Asimismo manifiesta el problema de cuantificación de la diversidad especie-área al suponer que la riqueza de especies incrementaría de manera logarítmica en hábitats continuos y de mayor tamaño (McArthur & Wilson, 1963) comparado con hábitats fragmentados de tamaño menor (Fahrig, 2013).

En paisajes de uso ganadero los remanentes de bosque son elementos que pueden atenuar los efectos de la pérdida y fragmentación del hábitat (Lees & Peres, 2007; Barlow *et al.*, 2010), por lo que se ha señalado su importancia de conservarlos a escala del paisaje, ya que pueden actuar como reservorios de la biodiversidad (Naiman & Décamps, 1997; Sabo *et al.*, 2005; Doering & Coxson, 2010) (Tilman *et al.*, 2001; DeClerck *et al.*, 2010; Marczak *et al.*, 2010). Sin embargo, estudios que relacionan a los escarabajos coprófagos con ambientes modificados por efecto de la actividad humana, se han centrado en la evaluación de algunos atributos de los fragmentos o remanentes como: el tamaño (Klein, 1989), el porcentaje de cobertura forestal remanente en el paisaje (Escobar, 1997; Andresen, 2003), la cantidad de borde de hábitat (Spector & Ayzama, 2003), la conectividad entre fragmentos (Estrada *et al.*, 1998; Arellano *et al.*, 2008; Escobar *et al.*, 2008) y el tipo de matriz (Klein, 1989; Quintero & Roslin, 2005).

Los escarabajos coprófagos son un grupo diverso y participan en procesos ecológicos clave para el funcionamiento de los ecosistemas (Nichols *et al.*, 2008). Su utilidad como indicadores de la calidad del hábitat está relacionada con su rápida respuesta a las perturbaciones humanas (Halffter & Favila, 1993) y su diversidad en los ecosistemas tiene relación con la diversidad de otros grupos taxonómicos (i. e. vertebrados, principalmente mamíferos) (Nichols, *et al.*, 2009), por lo cual han recibido gran atención como indicadores de los cambios del uso del suelo (Spector, 2006) y del estado de salud de los pastizales (Davis *et al.*, 2004).

La presencia de los escarabajos coprófagos en los paisajes asegura que se lleven a cabo procesos ecológicos importantes para el funcionamiento de los ecosistemas, tales como: la incorporación de la materia orgánica en el suelo, la bioturbación (i.e. el desplazamiento y la mezcla de partículas de sedimento), el control de parásitos que afectan animales domésticos y humanos y la dispersión secundaria de semillas (ver Nichols *et al.*, 2008; referencias allí citadas).

Cambios en la estructura de la vegetación y en particular la eliminación del dosel, así como la oferta espacial y temporal del excremento modulan el ensamblaje de

escarabajos del estiércol (Hanski & Cambefort, 1991). También se reconoce que la intensificación de la agricultura y de la ganadería en regiones tropicales y subtropicales son factores que modifican el ensamblaje de escarabajos del estiércol (Nichols *et al.*, 2007). Por esta razón se ha señalado que la apertura y expansión de nuevos pastizales representan uno de los disturbios con mayor impacto sobre las comunidades de escarabajos (Halffter & Arellano, 2002; Nichols *et al.*, 2007; Horgan, 2009). Como consecuencia de esto, los pastizales en paisajes tropicales reducen el número de especies de escarabajos del bosque y modifica la composición (y de gremios) (Escobar, 1997; Horgan, 2009).

Por consiguiente, se reconoce que la ganadería tiene un impacto negativo en la diversidad a escala local o de los hábitats, aunque, a escala del paisaje este efecto puede diluirse, ya que los paisajes modificados pueden contener ensamblajes de escarabajos más diversos que paisajes intactos, lo cual es reportado por Rös *et al.* (2012) para la Zona de Transición Mexicana en la cual ocurre sobrelapamiento de la fauna de Scarabaeinae de diferentes orígenes biogeográficos y por lo tanto con diferentes preferencias de hábitat y sensibilidad a los cambios ambientales impuestos por la modificación de la vegetación a escala del paisaje

La presente investigación pretende generar información acerca de cómo se afecta la comunidad de escarabajos coprófagos mediante la evaluación de la proporción de hábitat en un paisaje ganadero del Magdalena Medio Antioqueño. Este es el primer estudio que evalúa el papel indicador de este grupo en sistemas ganaderos, ya que hasta el momento solo se ha documentado una alta riqueza y abundancia en la región del Magdalena Medio Caldense (Arango & Montes, 2009).

2.3 Métodos

Área de estudio

Se localiza en el valle Medio del río Magdalena, en la zona rural del municipio de Puerto Berrío, Departamento de Antioquia (6° 29' 31.20"N - 74° 34' 39.84"W) entre 300 y 750 m de altitud. La temperatura promedio anual es 29 °C, la precipitación oscila entre los 2000 y los 2400 mm anuales y la humedad relativa es del 80% (Corantioquia-Corporación Montañas, 2006). Los suelos pertenecen a la clasificación

Magdalena Medio húmedo de tipo Inceptisol y Entisol (origen ígneo-metamórfico) con altos contenidos de arcillas y de fertilidad moderada a baja. El relieve es ondulado y la vegetación corresponde al Bosque Húmedo Tropical (bh-T), con una gran complejidad florística en la que se pueden encontrar árboles que alcanzan alturas de 30 m y diámetro menor a 1 m, con especies representativas pertenecientes a las familias Meliaceae (*Cedrela angustifolia*) (Cedro), Bignoniaceae (Jacaranda) (Chingalé), Lauraceae (*Ocotea guianenses*) (Laurel) y Moraceae (*Pourouma sp.*) (Cirpe) (Espinal, 1977).

El paisaje de la zona es un mosaico de fragmentos de bosques de distinto tamaño (50 a 500 ha), inmersos en una matriz de áreas agrícolas y ganaderas, donde predominan los pastos introducidos cuyo manejo es mínimo y en el cual cerca del 40% de la zona está conformada por bosques naturales, algunos poco intervenidos, y otros con diferentes estados de sucesión (Corantioquia-Corporación Montañas, 2006).

Análisis del paisaje y selección de muestras de paisaje

Mediante el análisis espacial de imágenes satelitales RapidEye® del año 2011 correspondiente a la zona de estudio se seleccionó un paisaje de 15000 ha (Esquina 1: 6°33'11.15" N, 74°36'51.28" O; Esquina 2: 6°33'35.34" N, 74°27'26.47" O; Esquina 3: 6°24'18.69" N, 74°36'54.14" O; Esquina 4: 6°24'44.45" N, 74°27'25.74" O) y se determinó que las coberturas de vegetación dominantes son correspondientes principalmente a pastizales (54%), bosques (28%), rastrojos (16%) y áreas de asentamiento humano (2%).

En este paisaje se seleccionaron ocho ventanas o muestras del paisaje de 1 Km (80 ha) separadas mínimo 2 km entre sí: dos ventanas con > 90% de cobertura de bosque (B), dos ventanas con 60 al 85% de cobertura de bosque (Bp), dos ventanas con 60 al 85% de cobertura de pastizal (bP) y dos ventanas con > 90% de pastizal (P). Para determinar el efecto de las condiciones aledañas o circundantes a cada ventana de paisaje, se delimitó una área búfer o circundante de 1.5 km (176 ha).

Para cada una de las ventanas (a las dos escalas: 80 ha y 176 ha) se calcularon las siguientes métricas: el área de bosque (AB), el área de pastizal (AP), el área de rastrojo (AR), y la densidad de borde (DB), la cual equivale a la suma de las longitudes de todos los segmentos de borde de los fragmentos o áreas de cobertura

de bosques, rastrojos y pastizales, dividido por el área de cada uno de estos elementos. Asimismo, se calculó el número de parches de las clases de cobertura para cada ventana (NPB: Número de parches de bosque. NPR: Número de parches de rastrojo. NPP: Número de parches de pastizal).

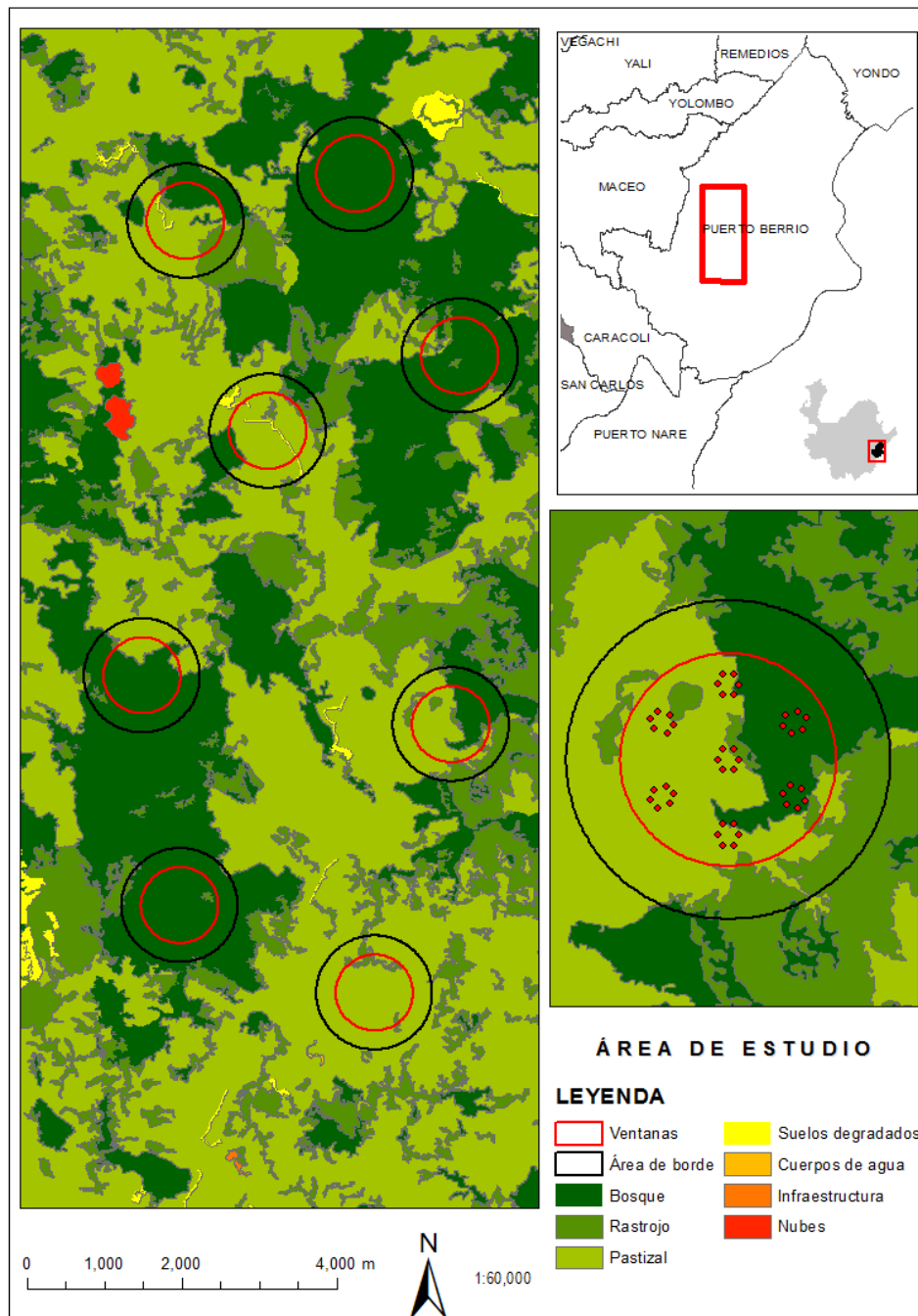
La estimación de la cobertura del dosel en cada sitio de muestreo (e. i. punto georeferenciado donde se colocó cada trampa) se realizó mediante fotografías con un lente de amplitud ojo de pescado POLAROID Studio Series 0.42x a una altura fija de 2 m y en dirección norte. Las imágenes se analizaron de manera individual en el programa Gap Light Analyzer (GLA) (Cary Institute of Ecosystem Studies).

Diseño del muestreo y captura de escarabajos

Al interior de cada ventana de paisaje se ubicaron siete parcelas, dispuestas de la siguiente manera: una al centro y seis en la periferia, equidistantes entre sí 353 m a partir de su centro (Figura 1). En cada parcela se colocaron seis trampas distribuidas de manera circular y distanciadas 50 m (Figura 1), intercalando dos tipos de atrayentes (mezcla de excremento humano con excremento de cerdo en proporción 7:3 y pescado descompuesto). Las trampas consistieron en vasos de 1 L de capacidad, enterrados a nivel del suelo y llenos a más de un tercio de su volumen con alcohol al 70%. Sobre cada vaso se colocó un soporte de alambre con el atrayente (40 a 50 g), protegido con un plato plástico desechable y codificado con el número de ventana, número de trampa y el tipo de cebo. Las trampas permanecieron en campo 48 horas, al final de los cuales todos los individuos colectados fueron depositados en bolsas resellables con alcohol al 70% debidamente etiquetadas. En total en cada ventana se colocaron 42 trampas para un total de 336 trampas. Así, el esfuerzo de muestro por ventana fue 2016 horas/trampa por ventanas y 16128 horas/trampa para todo el estudio.

La identificación de los especímenes se realizó con la ayuda de claves taxonómicas Vaz-de-Mello *et al.* (2011), Edmonds & Zidek (2010), Howden & Young (1981) y la revisión de las colecciones de la Universidad Nacional de Colombia (MEFLG) y el Instituto de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt (IAvH). Para los especímenes determinados a nivel de morfoespecie y que cuentan con ejemplares de referencia, se emplearon los códigos de unificación de registros de Colombia realizada por el IAvH. Asimismo, se depositaron especímenes de respaldo en estas instituciones y en el museo de entomología de la Universidad del Valle (MUSENUV).

Figura 1. Localización de las ventanas, parcelas y trampas para el estudio de escarabajos coprófagos a escala del paisaje. Los círculos rojos corresponden a ventanas de área de 1 Km (80 ha). Los círculos en negro corresponden al área de borde o amortiguamiento a 1.5 km (176 ha).



Análisis de datos

Se utilizó el estimador mejorado de la cobertura de muestra propuesto (\hat{C}_n) por Chao y Jost (2012) para evaluar la completitud del muestreo en cada ventana.

$$\hat{C}_n = 1 - \frac{f_1}{n} \left[\frac{(n-1)f_1}{(n-1)f_1 + 2f_2} \right]$$

Donde f_1 y f_2 corresponde al número de *singletons* y *doubletons* en la muestra, y n es el número total de individuos.

Este estimador permite analizar la diversidad de las comunidades a la misma cobertura (muestras comparadas a porciones iguales de la comunidad) mediante la extrapolación e interpolación de las coberturas de sus muestras de referencia (Chao & Jost, 2012). La riqueza de especies estimada mediante esta metodología satisface el principio de replicación propuesto por Jost (2010), el cual es importante para comparar la diversidad relativa de múltiples comunidades. La ventaja más relevante del método es que no sólo permite ordenar las comunidades por su riqueza, sino que se puede tener una medida de la magnitud de diferencia y obtener un intervalo de confianza para esta medida. Así, al evaluar la riqueza de las comunidades de esta forma, se caracteriza adecuadamente la diferencia en riqueza entre las comunidades (ver Chao & Jost, 2012).

El efecto del hábitat (bosque y pastizal) a escala de las ventanas de 80 ha sobre los valores de la riqueza observada ($S_{\text{Observada}}$) y la abundancia, se evaluó mediante la prueba pareada no paramétrica de U-Whitney, para determinar la existencia de diferencias entre ventanas correspondiente a una misma proporción de hábitat bosque/pastizal.

Para el análisis de los patrones de diversidad en la escala de 80 ha, se construyeron perfiles de diversidad de orden ${}^qD(q)$ ó números equivalentes (Jost, 2006; 2007), los cuales se comportan intuitivamente como se espera que se comporte la diversidad, al cumplir con el principio de duplicidad, lo que significa, que un sitio con el doble de especies igualmente frecuentes debe ser el doble de diverso que otro sitio con la mitad de especies igualmente frecuentes. Así la diversidad calculada dependerá de la frecuencia relativa de las especies (Hill, 1973) o del valor de qD y no de la forma

funcional de los índices. Igualmente, la diversidad obtenida de esta manera ofrece la posibilidad de conocer la magnitud de diferencia entre la diversidad de las comunidades (ver Jost, 2006), puesto que los valores de qD son expresados con relación a las abundancias relativas de las especies (ver Jost, 2006).

La expresión general de las diversidades verdaderas es (qD):

$${}^qD \equiv \left(\sum_i^S p_i^q \right)^{1/(1-q)}$$

Donde p_i es la abundancia relativa de la especie i , es decir, la abundancia de la especie i dividida entre la suma de las abundancia de las S especies que componen la comunidad. El exponente q es el orden de la diversidad y señala la sensibilidad de la diversidad a las especies raras o abundantes. La diversidad de orden cero (0D) es insensible a la frecuencia de las especies y representa la riqueza de especies. La diversidad de orden 1 (1D), usa las frecuencias relativas de cada especie sin favorecer especies raras o dominantes. Se conoce como la diversidad de Shannon en su forma exponencial. 1D no está definida para la ecuación general, pero sus límites existen y son iguales al exponencial del índice de entropía de Shannon (Jost, 2006, 2007). La diversidad de orden 2 (2D), es equivalente al inverso de Simpson y favorece las especies dominantes de la comunidad. Estas tres medidas permiten evaluar de forma comparativa cambios en la diversidad de las comunidades (Jost *et al.*, 2010).

Adicionalmente, se calculó el factor de desigualdad ($IF_{0,q}$) como una medida de qué tan pronunciada es la disminución de la diversidad a través del perfil (Jost, 2010). En otras palabras refleja el nivel o grado de dominancia en la comunidad. El IF representa la relación de la diversidad 0D (riqueza de especies, S) y diversidades de otros ordenes (q). Para calcular el IF (q_0, q_1) y (q_0, q_2) de cada perfil se usó la siguiente expresión:

$$IF_{0,q} \equiv S / \left(\sum_i^S p_i \right)^{1/(1-q)}$$

Donde $IF_{0,q}$ es el factor de desigualdad y S la riqueza de especies (0D).

Para identificar las variables del paisaje que presentaron una asociación mayor con cada variable de respuesta a escala de 1 Km (80 ha) y 1.5 Km (176 ha) se utilizó la aproximación de inferencia de modelos múltiples (multi-model inference; Burnham y Anderson, 2002). Esta aproximación asume que no existe un solo modelo que explique la realidad, sino que pueden existir varios modelos con plausibilidad (probabilidad) variable. Asimismo, permite examinar la plausibilidad de todos los modelos posibles a partir de una serie de factores (i.e. variables explicativas). La plausibilidad de los modelos fue evaluada con base en el criterio de información Akaike (AIC) corregido para muestras pequeñas (AICc). El AICc permite comparar entre modelos con diferente número de parámetros, siendo el modelo con menor AICc el más plausible. Sin embargo, modelos con AICc similar pueden ser igualmente plausibles. Por esta razón, se calculó la diferencia en AICc ($\Delta AICc$) en comparación con el modelo más parsimonioso (i.e., $\Delta AICc < 2$ indica que los modelos son igualmente plausibles; Burnham y Anderson, 2002).

Para comparar los modelos entre sí se calcularon los pesos de Akaike, w_i , que indica la probabilidad de que el modelo i sea seleccionado como el mejor ajustado si los datos fuesen colectados nuevamente en idénticas circunstancias (Burnham y Anderson, 2002). En otras palabras, w_i indica la probabilidad de que el modelo i sea el modelo real (o verdadero) que explica la variable de respuesta. Así, considerando el conjunto de modelos cuyos w_i sumaron 0.95 (i.e., $\sum w_i = 0.95$), podemos tener un 95% de confianza de que el modelo real está entre los modelos seleccionados. Después, a partir del conjunto de modelos seleccionados se estimaron los parámetros de cada factor promediando su valor dentro de cada modelo y calculando su error estándar (Burnham y Anderson, 2002). Este parámetro mide la asociación entre cada factor y la variable respuesta, indicando si la asociación es positiva o negativa. Además, comparando el promedio y el error estándar se puede tener una medida de la precisión del parámetro. En general, parámetros con valores similares o menores al de su error estándar deben ser considerados poco confiables (Burnham y Anderson, 2002). La importancia relativa de cada factor sobre la variable de respuesta se evaluó sumando el w_i de cada modelo candidato en el que dicho factor aparece (i.e., $\sum w_i$), lo que representa la probabilidad de que dicho factor se encuentre en el modelo real o verdadero que explica la variable de respuesta (Whittingham *et al.*, 2005).

Como es sugerido para variables tipo conteo, la riqueza de especies (0D), especies frecuentes (1D), especies dominantes (2D) y la abundancia fueron evaluadas utilizando error tipo Poisson y Gamma, corrigiendo por sobredispersión de los datos

(utilizando QAICc en vez de AICc). Asimismo se realizó transformación de los datos para algunos modelos a logaritmo, raíz cuadrada y valor inverso, con el propósito de no violar los supuestos de la distribución normal de los residuales y homogeneidad de las varianzas (devianza) (Crawley 2002). Los modelos se construyeron utilizando el programa R Studio (R Core Team 2013) con el paquete glmulti (Calcagno y Mazancourt, 2010). Para evaluar la bondad de ajuste de cada uno de los modelos, se estimó el porcentaje de devianza explicada por el modelo completo en comparación con el modelo nulo (i.e., que sólo tiene el intercepto; Crawley 2007).

Para evaluar el efecto de las variables del paisaje a escala del hábitat (parcelas) se empleó el método de árboles de regresión múltiple. A esta escala se consideró el promedio la cobertura del dosel de cada parcela ($n = 6$) y el área del tipo de cobertura como variables independientes. La estructura de los datos y el porcentaje de explicación del modelo se obtuvieron mediante el valor de cambio en la devianza, definida como:

$$D = \sum_{Obs_j} (y - \mu_{[j]})^2$$

Donde y es la variable respuesta y $\mu_{[j]}$ es el promedio de todos los valores de las variables asignadas al nodo j , que a su vez es la suma de cuadrados en todos los nodos. Cada división (ramas a partir del nodo) es la suma de los cuadrados correspondientes a sí mismo y la variación explicada corresponde a nodos terminales, asumiendo que su distribución es normal (Crawley, 2002). Para establecer si hubo diferencias entre nodos terminales, se realizó la prueba honesta mínima significativa de Tukey (DSH) corregida por Kramer (1956), para el caso en el que el número de réplicas no es igual.

Para examinar la estructura de las comunidades en las condiciones de pérdida de hábitat se compararon las ventanas con similar rango de cobertura bosque-pastizal y se construyeron curvas de rango-abundancia (ó curvas de Whittaker) para comparar los patrones de abundancia-dominancia. Esta metodología, permite describir la relación entre las poblaciones de especies que conforman la comunidad en diferentes gradientes de uso de los recursos, así como el tiempo de actividad e interacción con otras especies (Whittaker, 1972). Además de mostrar la posición que ocupa cada especie en la comunidad (Hutchinson, 1957). Así, la información reportada permite

describir e identificar las especies raras, abundantes y muy abundantes en la comunidad (ver Whittaker, 1972)

Para la evaluación del cambio en la composición de especies en las ventanas, con distinta proporción de bosque respecto al pastizal, se utilizó un análisis de escalamiento no métrico multidimensional (NMDS) y una prueba de F , para evaluar que tan variable fue la riqueza de especies en las comunidades a un mismo rango de cobertura bosque/pastizal. Los índices de similitud empleados para la ordenación fueron Jaccard (1990) y Morisita-Horn (1956). El primero tiene cuenta en razón de la incidencia de las especies y equivale a 0D , mientras que el segundo tiene cuenta en las especies de mayor abundancia-dominancia en las comunidades y equivale a 2D .

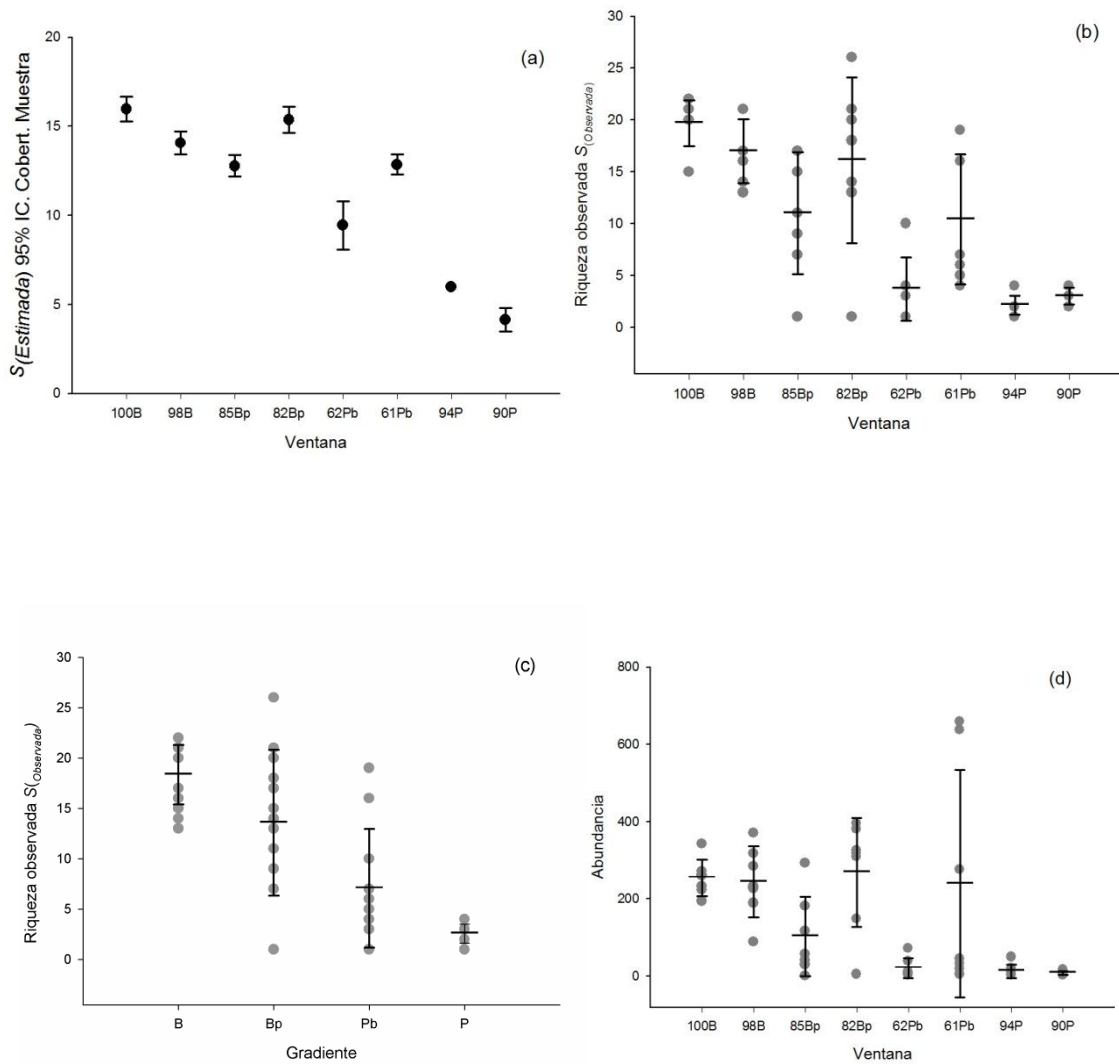
2.4 Resultados

Se colectaron 8,071 individuos pertenecientes a 40 especies de 15 géneros. La completitud del muestreo para cada ventana mostró valores superiores al 93%, indicando que se capturó una proporción representativa del ensamble de escarabajos.

Al comparar los valores estimados de la riqueza ($S_{Estimada}$), se encontró que ventanas con mayor proporción de pastizal (94P y 90P) presentaron la riqueza de especies más baja entre todas las condiciones evaluadas (Figura 2a). La riqueza observada ($S_{Observada}$) no presentó diferencias entre ventanas de bosque (100B / 98B= 1.08; $W=35$, $p=0.1725$) ($\bar{X} \pm DS$: 100B=19.71 \pm 2.21; 98B =17 \pm 3.1) y bosque-pastizal (85Bp / 82Bp= 0.75; $W=12.5$, $p= 0.124$) (85Bp=11 \pm 5.9; 82Bp=16.14 \pm 7.9) (Figura 2b), en comparación con ventanas de pastizal-bosque las cuales si presentaron diferencias (62Pb/61Pb=0.53; $W=5$, $p=0.012$) (62Pb=3.71 \pm 3.03; 61Pb=10.42 \pm 6.29)(Figura 2b). No obstante, cabe resaltar la alta variación de $S_{Observada}$ en condiciones de 60 al 85% de hábitat por bosques y pastizales (85/82Bp=13.57 \pm 7.25; 62/61Pb=7.07 \pm 5.9) (Figura 2c).

No se observó diferencias en la abundancia para la mayoría de las ventanas, excepto en aquellas con 65 al 80% de bosque-pastizal (Bp) ($85Bp / 82Bp=0.38$; $W=8$, $p=0.0378$) ($85Bp=103\pm 103.46$; $82Bp=268.57\pm 141.31$). Sin embargo, se aprecia una alta variación entre los sitios correspondientes a ventanas de condición de hábitat pastizal-bosque (Pb) ($62Pb/61Pb=0.089$; $W=10.5$, $p=0.0733$) ($62Pb=21.28\pm 25.5$; $61Pb=239.14\pm 294.22$) (Figura 2d).

Figura 2. Riqueza y abundancia de especies de escarabajos coprófagos (Coleoptera: Scarabaeinae). a. $S_{Estimada}$ en ventanas. b. $S_{Observada}$ al interior de las ventanas. c. $S_{Observada}$ ventanas con similar rango de cobertura bosque/ pastizal. d. Abundancia en ventanas. ($\bar{X}\pm DS$).

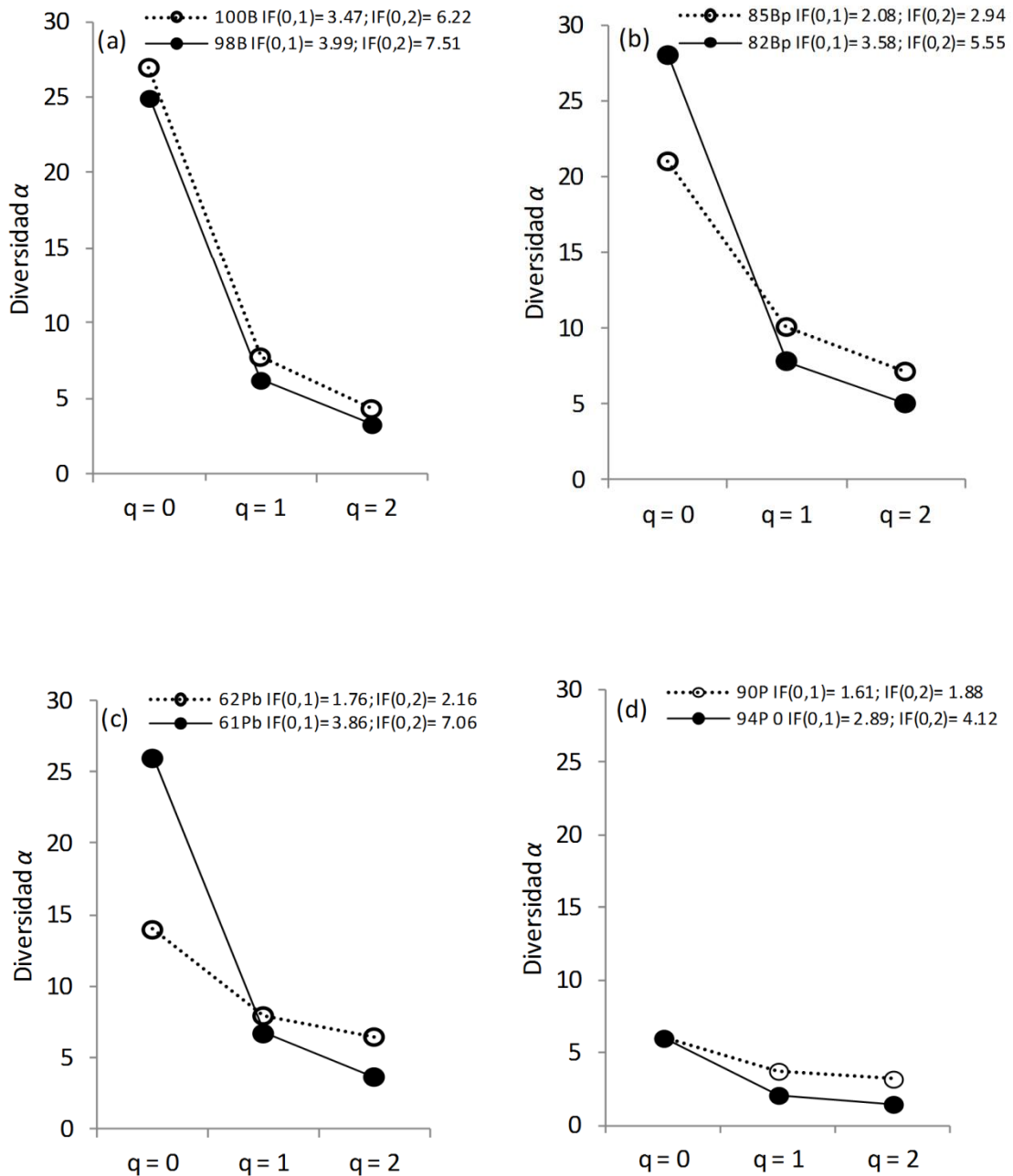


Al analizar la diversidad, se encontró que ventanas hasta con el 62% de pastizal fueron comparativamente más diversas en todos los órdenes de la diversidad que ventanas dominadas por solo pastizal. Sin embargo, al examinar la diversidad entre ventanas de una misma cobertura se observó que ventanas con >90% de bosque (100B y 98B), presentaron alta riqueza (0D) y tuvieron un menor número de especies típicas (1D) y dominantes (2D) respecto a las ventanas con 60 al 85% de bosque (85Bp y 82Bp), las que a su vez fueron diferentes en la riqueza de especies (Figura 3a y b).

De otro lado, en ventanas de pastizal-bosque (Pb) la riqueza no fue similar en este rango de cobertura, puesto que para una de ellas (61Pb), la riqueza fue comparable con ventanas dominadas por bosque (Figura 3c). No obstante, se observó que la diversidad entre ventanas de bosque (B), bosque-pastizal (Bp) y pastizal-bosque (Pb) tiende a ser similar cuando se consideran las especies típicas y dominantes.

Al analizar el IF (0,1; 0,2), se observó que la diversidad tendió a disminuir de manera pronunciada en ventanas con mayor hábitat de bosque (100B y 98B) y para aquellas con 60 al 85% de pastizal ó bosque (61Pb y 82Bp) (Figura 3a y 3c). Para las demás ventanas la dominancia en las comunidades no estuvo fuertemente acentuada según los valores IF (Figura 3b y 3d).

Figura 3. Perfiles de diversidad basados en números equivalentes de especies. a. Ventanas con bosque (B). b. Ventanas con bosque-pastizal (Bp). c. Ventanas con pastizal-bosque (Pb). d. Ventanas con pastizal (P).



En general, la asociación de la diversidad (en todos los órdenes de q) y la abundancia de escarabajos coprófagos con las variables de explicación (métricas de las clases de coberturas y cobertura del dosel) fue relativamente débil, puesto que en la mayoría de los casos el porcentaje de devianza explicada fue $< 30\%$ (Figura 4). Sin embargo, a

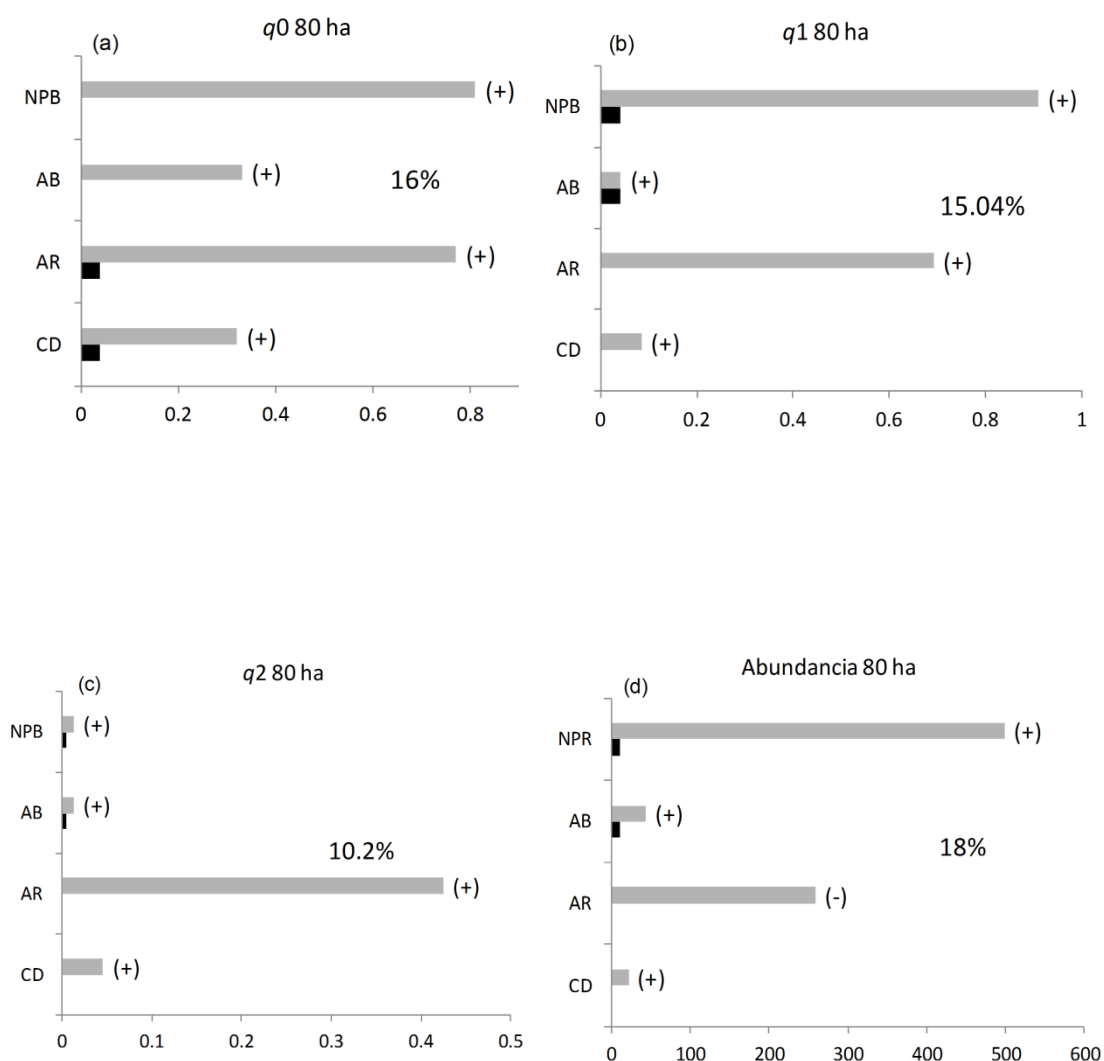
escala de 1.5 Km (176 ha), los modelos propuestos para las especies dominantes de la comunidad (2D) y la abundancia lograron explicar hasta el 38% de la devianza.

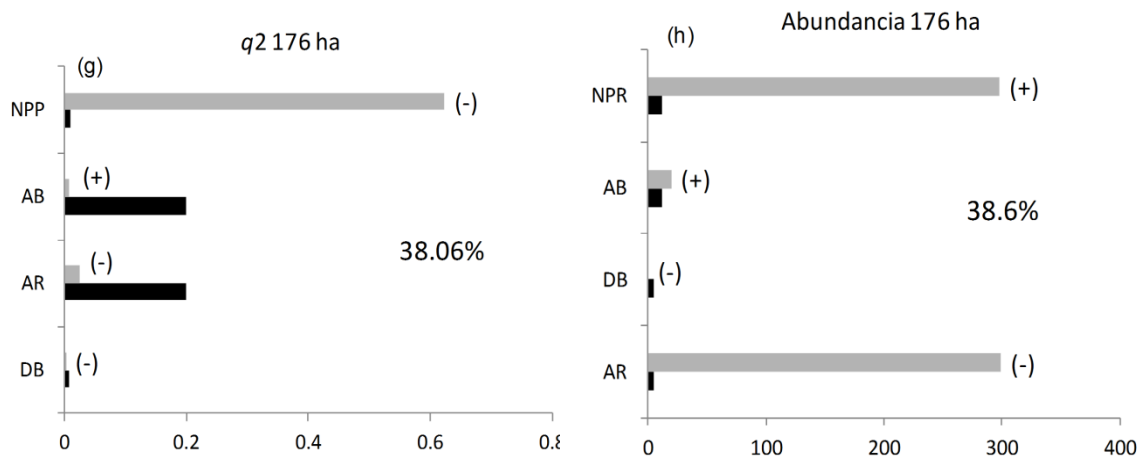
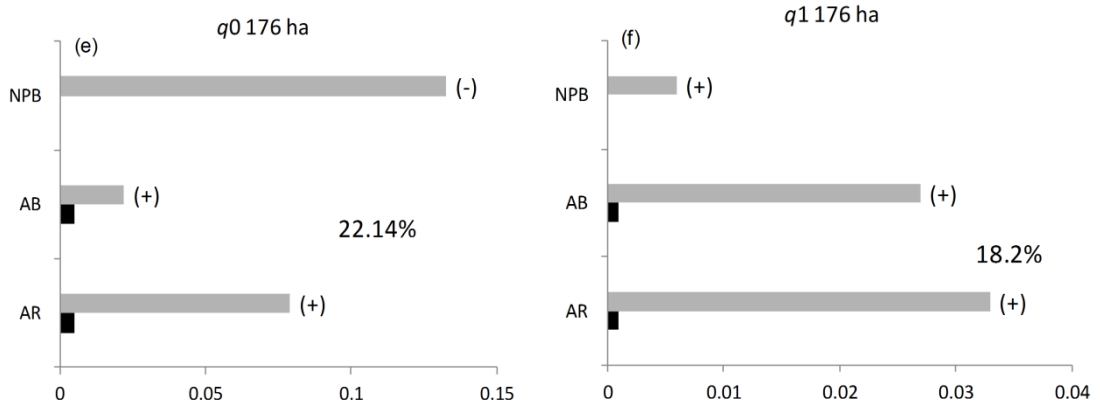
La cobertura del dosel (CD) y el área del rastrojo (AR) se asociaron de forma positiva y tuvieron la mayor influencia en la explicación de la riqueza de especies (0D) (16% de devianza explicada). Las especies comunes (1D) y dominantes (2D) de la comunidad fueron explicadas positivamente por el área del bosque (AB) y el número de parches de bosque (NPB) (15.4 y 10.2% de la devianza explicada respectivamente).

A escala de 176 ha el área del bosque (AB) y el área del rastrojo (AR) fueron las variables más importantes en la explicación de los órdenes de la diversidad, aunque AR fue negativa en la explicación de las especies dominantes de la comunidad (2D). Sin embargo, la baja precisión en los parámetros estimados para las especies más comunes (1D) y las especies dominantes (2D) con relación a la variable área de rastrojo (AR) (β) (*i.e.*, el error estándar de los parámetros fue similar o mayor al valor promedio de β ; Tabla 4), permite establecer que estos modelos son poco confiables en la explicación.

La abundancia de individuos a ambas escalas (80 y 176 ha) estuvieron asociadas con el número de parches de bosque (NPB) y el área del bosque en las ventanas (AB) (Figura 6d y h). No obstante, a escala de 176 ha se observó una baja precisión de los parámetros estimados para la variable NPB (Tabla 4). Aunque las variables densidad del borde (DB) y área del rastrojo (AR) fueron igualmente probables AIC ($\Delta AIC < 2$) en los modelos de explicación para este atributo (Figura 4h; Tabla 4).

Figura 4. Variables explicativas a escala de ventanas (80 y 176 ha) y en las parcelas. AB: Área de bosque. AR: Área de rastrojo. AP: Área de pastizal. DB: Densidad de borde. NPB: Número de parches de bosque. NPR: Número de parches de rastrojo. NPP: Número de parches de pastizal. CD: Cobertura del dosel. En el conjunto de modelos con 95% de confianza (gris) y en los modelos dentro de las 2 unidades de AIC ($\Delta AIC < 2$; negro). Las variables se muestran clasificadas según la suma de los pesos de Akaike de todos los modelos en los que se incluyó cada variable ($\sum w_i$). Los signos (+) y (-) indican la dirección de los efectos de cada variable explicativa (es decir, el signo del parámetro del modelo promediado).





En la evaluación de las métricas del paisaje al interior de las ventanas de 80 ha, la cobertura del dosel (%CD) explicó cerca del 19% de la devianza para la riqueza de especies (Figura 5a). Asimismo, a escala de 176 ha el valor más alto de riqueza correspondió a ventanas con área de rastrojo (AR) < 6 ha y mayor área de bosque (AB) (15.73% de la devianza explicada) (Figura 5c).

Respecto a la abundancia, la cobertura de dosel (CD) explicó el 42.8% (devianza) a escala de 80 ha. Sin embargo se observó que en ventanas con valores de CD superiores al 53% y bosque < 65 ha, la mayor abundancia es explicada en un 20% (Figura 5b). Entretanto, a escala de 176 ha los valores de baja abundancia tuvieron relación con áreas de rastrojos > 6 ha (58.7% de la devianza) (Figura 5d).

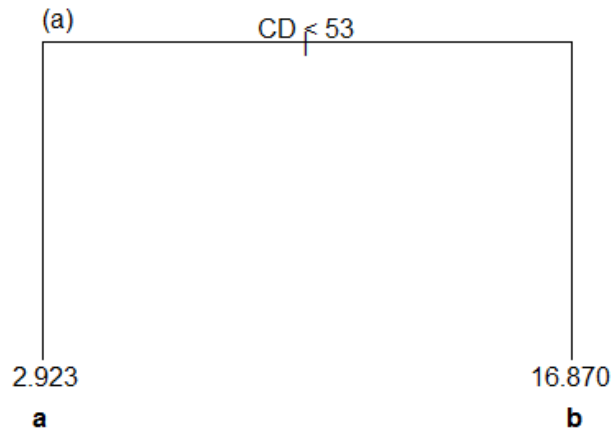
Tabla 1. Resultados de la selección de modelos basada en la teoría de la información y la inferencia de modelos múltiples para las variables explicativas medidas a escala de ventanas de 1 Km (80 ha). Se muestran los parámetros del modelo promediado (β) y su error estándar (ES).

Variables	CD		AR		AB		NPB		NPR	
	β	ES	β	ES	β	ES	β	ES	β	ES
q0	0.32	0.0999	0.77	1.4535	0.33	0.1051	0.81	0.0506	3.268	2.681
q1	0.085	0.0795	0.6921	0.6921	0.0423	0.0253	0.91	0.5704	-0.17	0.162
q2	0.045	0.051	0.4243	0.6699	0.0128	0.0151	0.9531	0.3413	-0.088	0.9388
Abundancia	22.07	0.552	-259.2	455.6	44.61	12.73	-852.6	713	499.08	231.32

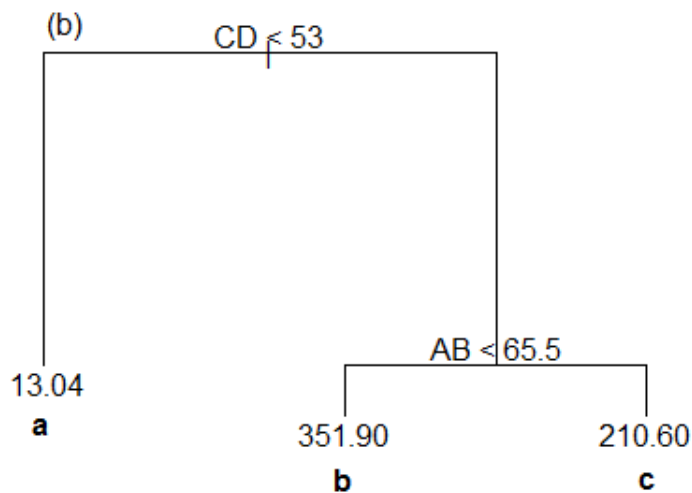
Tabla 2. Resultados de la selección de modelos basada en la teoría de la información y la inferencia de modelos múltiples para las variables explicativas medidas a escala de ventanas de 1.5 Km (176 ha). Se muestran los parámetros del modelo promediado (β) y su error estándar (ES).

Variables	AB		AR		NPB		NPP		DB		NPR	
	β	ES	β	ES	β	ES	β	ES	β	ES	β	ES
q0	0.0221	0.0051	0.0791	0.0402	-0.132	0.2302	0.4182	0.2733	47.261	119.39	5.27	4.75
q1	0.0271	0.0146	0.0335	0.115	0.6224	0.9482	-0.1466	1.466	-415.13	640.48	0.4921	0.28
q2	0.0072	0.0153	-0.0237	0.121	0.5661	2.5105	-0.6222	0.8175	-437.63	357.09	298.19	537.28
Abundancia	19.845	16.835	-299.6	126	-317.27	1463.96	483.14	20.05	-241225	112189	298.19	537.28

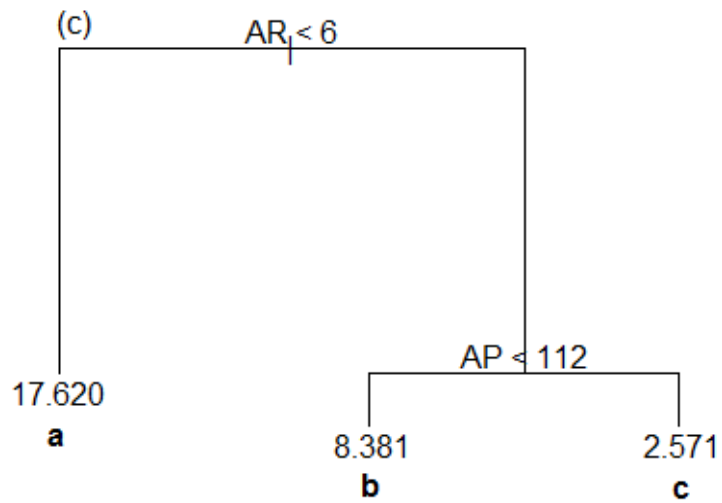
Figura 5. Árboles de regresión múltiple. a. Riqueza de especies y b. abundancia a escala de 1 Km (80 ha). c. Riqueza de especies y d. abundancia a escala de 1.5 Km (176 ha). * Letras distintas denotan diferencias significativas según la prueba de Tukey (95%).



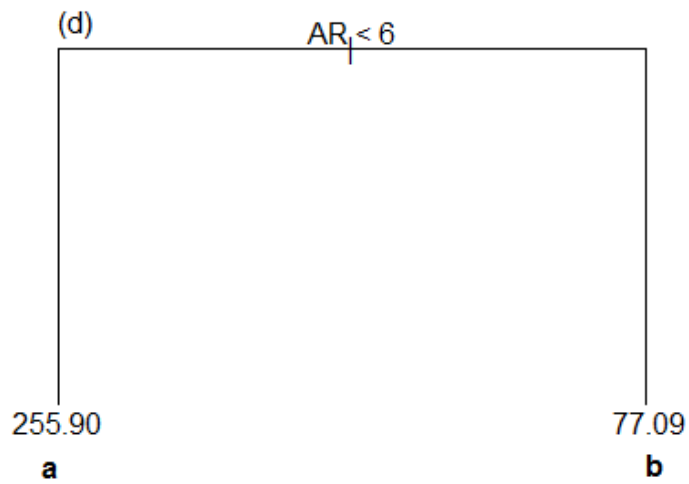
- Nodo), división, n, devianza, yval
- 1) Raíz n = 56; D (Total) = 3299.00; yval = 10.39
 - 2) $CD < 53\%$; n = 26; $D = 61.85$; yval = 2.923
 - 3) $CD > 53\%$; n = 30; $D = 529.5$; yval = 16.87



- Nodo), división, n, devianza, yval
- 1) Raíz n = 56; D (Total) = 1466000; yval = 144.1
 - 2) $CD < 53\%$; n = 26; $D = 4753$; yval = 13.04
 - 3) $CD > 53\%$; n = 30; $D = 627400$; yval = 257.7
 - 6) $AB < 65.5\text{ha}$; n = 10; $D = 307800$; yval = 351.9
 - 7) $AB > 65.5\text{ha}$; n = 20; $D = 186600$; yval = 210.6



- Nodo), división, n, devianza, yval
- 1) Raíz n= 56; D (Total)= 3299.00; yval= 10.39
 - 2) AR < 6ha; n= 21; D = 519.00; yval= 17.62
 - 6) AP < 112ha; n= 21; D = 731.00; yval= 8.381
 - 7) AP > 112ha; n= 14; D = 11.43; yval= 2.571

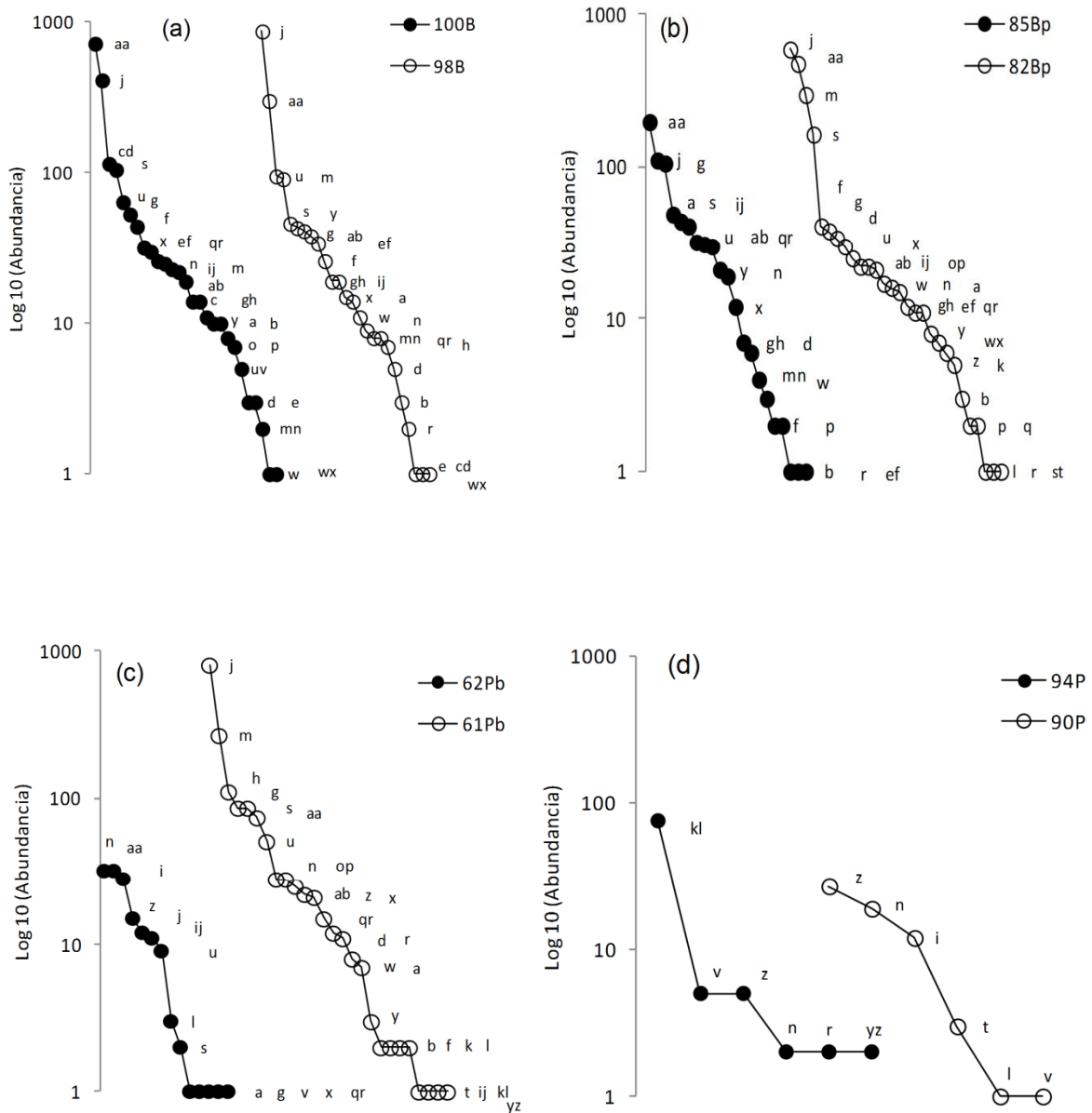


- Nodo), división, n, devianza, yval
- 1) Raíz n= 56; D (Total)=1466000; yval= 144.1
 - 2) AR < 6ha; n= 21; D = 185600; yval= 255.9
 - 3) AR > 6ha; n=35; D = 861100; yval= 77.09

Las curvas de rango-abundancia mostraron que ventanas de bosque (B), bosque-pastizal (Bp) y pastizal-bosque (Pb) compartieron las mismas especies abundantes (*Canthon* sp. 01 H y *Onthophagus* sp. 04H). Mientras que en las ventanas con pastizal (>90% pastizal), las especies las más abundantes fueron *Coprophanaeus corythus*, *Onthophagus marginicollis* y *Digitonthophagus gazella* (especie introducida y catalogada invasora), las cuales también se compartieron con ventanas que presentaron hasta un 15% de hábitat por pastizal. Sin embargo, *Pseudocanthon perplexus* fue la especie más dominante en una de las ventanas de cobertura por pastizal (Figura 6d).

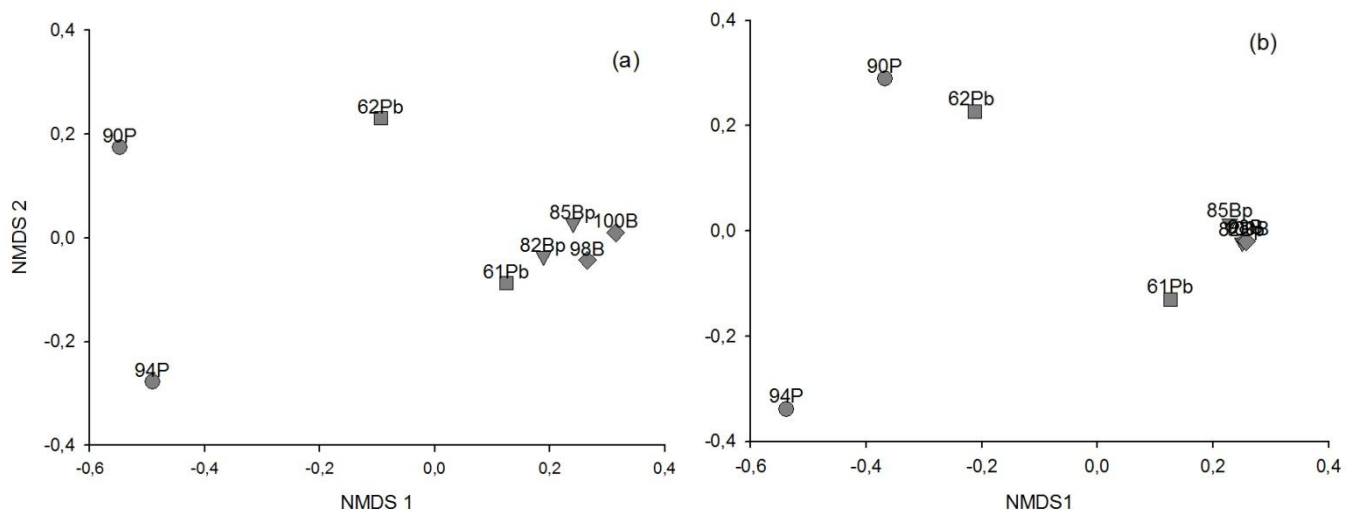
En la estructura de las comunidades se encontró que ventanas hasta con el 61% de pastizal (61Pb) presentaron un número de especies y abundancia semejante a las ventanas de mayor cobertura por bosque. Asimismo la dominancia para esta ventana fue similar con gradientes de hábitat de bosque >90% y 60 al 85 de bosque-pastizal, compartiendo a *Canthon* sp. 01H y *Canthon subhyalinus*, como las especies que pueden presentar miles de individuos (ciclos). En cuanto a gradientes de hábitats de pastizal, se encontró que la estructura de las comunidades fue diferente, siendo *Onthophagus marginicollis* y *Digitonthophagus gazella*, especies con igual número de individuos (Ver Tabla2; Figura 5d).

Figura 6. Curvas de rango-abundancia comparando la estructura de los ensambles de escarabajos coprófagos entre ventanas de 1 km (80 ha) en un mismo rango de proporción bosque y pastizal. a. Bosque (B). b. Bosque-pastizal (Bp). c. Pastizal-bosque (Pb). d. Pastizal (P).



El análisis de ordenamiento de los ensambles de la comunidad de escarabajos, indicó un buen ajuste de los datos en la ordenación (*Stress* = 0.039) para la incidencia de especies (Jaccard). Asimismo, se observó que ventanas con cobertura de bosque (B) y bosque-pastizal (Bp) presentaron mayor similitud y la variación en la diversidad para éstas no fue significativa (100B y 98B, $F = 0.5074$, $df = 6$, $p = 0.4295$; 85Bp y 82Bp, $F = 0.5433$, $df = 6$, $p = 0.4767$). Al igual que entre ventanas dominadas por pastizal >90% (P) (94P y 90P, $F = 0.8235$, $df = 6$, $p = 0.8197$). Entre tanto ventanas con 60 al 85% pastizal-bosque (Pb) fueron menos similares y la variación en su diversidad si presentó diferencias (62Pb y 61Pb, $F = 0.2332$, $df = 6$, $p < 0.0001$) (Figura 7a). Para las especies más abundantes (Morisita-Horn) (*Stress* = 0.042) se observó que ventanas >90% bosque y 60 al 85% bosque presentaron una similitud más acentuada, mientras que ventanas correspondientes a 60 al 85% de pastizal incrementaron su diferencia, siendo 62Pb similar a 90P (Figura 7b).

Figura 7. Escalamiento multidimensional no métrico (NMDS) mostrando la similitud de la ventanas de paisaje, utilizando dos índices de similitud composicional a. (Jaccard (presencia-ausencia) y b. Morisita-Horn (especies más abundantes).



2.5 Discusión

En el presente estudio se evaluó la diversidad de escarabajos coprófagos de un paisaje fragmentado de uso ganadero, mediante el planteamiento de un diseño de muestreo jerárquico que permitió evaluar el efecto de la proporción de los tipos de hábitat, el tipo de matriz y su calidad, propuesta en modelos de paisaje (Valdés, 2011) sobre la riqueza y abundancia de este grupo de insectos. Los resultados obtenidos concuerdan con la propuesta de Fahrig (2003), quien plantea que la pérdida del hábitat afecta de manera negativa la diversidad al promover la exposición del hábitat original remanente (i. e. bosque) a los efectos de los hábitats circundantes (i. e. rastrojos, cultivos y pastizales) (Santos y Tellería, 2006).

Los valores de riqueza de escarabajos coprófagos en las ventanas, coincidieron con la hipótesis de cantidad de hábitat (Fahrig, 2013) y estuvieron asociadas con las variables cobertura del dosel, área o tamaño del bosque y área o tamaño del rastrojo a escala del hábitat (parcela) y de las ventanas. Asimismo, la respuesta de las especies y la estructura de las comunidades estuvieron influenciadas por éstas variables y su caracterización en la escala circundante (176 ha). Lo anterior debido a que los remanentes de vegetación y el tipo de la matriz y su continuidad, afectan la riqueza y abundancia en las comunidades, (Aizen y Feinsinger, 1994; Ewers & Didham, 2006; Fahrig *et al.*, 2010). Lo cual podría explicarse por la influencia de procesos ecológicos como la complementación y suplementación a escala del paisaje, que contribuyen a la persistencia de las poblaciones en las comunidades (Duning *et al.*, 1992). A continuación se discuten a detalle los resultados y se sugieren los aspectos ecológicos que las soportan.

2.5.1 Importancia de la cantidad del hábitat sobre la diversidad de escarabajos

Como se ha reportado para aves y pequeños mamíferos, la cantidad de hábitat (i.e., proporción de bosque) en paisajes fragmentados favorece la diversidad (Laurence & Bierregard, 1997; Fahrig, 2002). Los valores altos de riqueza y abundancia presentaron mayor asociación con ventanas dominadas por bosque, en comparación con ventanas con una alta cobertura de pastizal. Esto concuerda con lo reportado por

Escobar *et al.* (2008) quienes refieren que la riqueza y abundancia están positivamente relacionadas con la cantidad del bosque. Asimismo, la persistencia de las comunidades depende en gran parte de ello, ya que algunas poblaciones requieren grandes extensiones de bosque (Halffter y Halffter, 1989), mientras que otras, como se ha reportado para aves presentan distribución limitada y están asociadas a condiciones específicas de su interior (Stratford & Robinson, 2005). Por lo tanto, de acuerdo con estos resultados, la pérdida del bosque parece ser la causa más importante que afecta la diversidad de este grupo de insectos.

Por otra parte, se ha propuesto que la fauna de Scarabaeinae está influenciada por la cobertura del dosel en paisajes ganaderos, más que por la oferta del recurso, el cual es abundante en este tipo de paisajes (Halffter & Arellano, 2002; Navarrete-Gutiérrez & Halffter, 2008). Esto podría explicar la variación en condiciones intermedias de bosque/pastizal, puesto que la riqueza y abundancia presentaron valores extremos, similares a condiciones dominadas por un solo tipo de cobertura (bosque ó pastizal) (Figura 2). Sin embargo, características como la densidad del dosel y la complejidad de la estructura vegetal pueden ser determinantes en la heterogeneidad ambiental de los hábitats (Trzcinski *et al.*, 1999; Gardner *et al.*, 2008), lo cual permite mantener una riqueza de especies similar a áreas mejor conservadas o intactas (Vulinec *et al.*, 2006).

Lo anterior tiene relación a que la riqueza de especies presentó mayor asociación con la proporción de área de bosque y rastrojo, puesto que a mayor cantidad de bosque la riqueza de este grupo se ve favorecida (ver Escobar *et al.*, 2008), mientras que la equitatividad de las comunidades fue diferente entre ventanas con similar proporción de bosque (Figura 3a, b y c). Esto difiere de lo reportado por Navarrete-Gutiérrez & Halffter (2008), quienes relacionan que a mayor cantidad de hábitat la equitatividad tiende a ser similar en áreas de bosque continuo que en fragmentos de bosque y áreas de pastizal. Aunque, estos resultados no son estrictamente comparables, debido a que emplearon diferentes índices para evaluar dicha variable de respuesta.

Por consiguiente, la proporción ó cantidad de hábitat de bosque en el paisaje parece tener relación con lo propuesto por Andrén (1994), quien documenta que bajo algunos modelos de estudio con aves y mamíferos, rangos de hábitat entre 30 y 10%, las poblaciones tienden a declinar de forma notoria. No obstante, los requerimientos de hábitat adecuado varían entre especies (Andrén, 1996). Por consiguiente, a pesar que los pastizales fueron los hábitats con menor riqueza, remanentes de bosque

inmersos en éstas áreas pueden favorecer la persistencia de algunas especies. Esto se ha documentado para muchos taxones en remanentes de vegetación ribereña (Kikuchi *et al.*, 2011; Perry *et al.*, 2011; Ives *et al.*, 2011).

En este sentido, cabe resaltar que al comparar la equitatividad mediante el número efectivo de especies es posible evaluar cuanto se afecta la diversidad en gradientes de perturbación del hábitat (Moreno *et al.*, 2011; Pereyra & Moreno, 2013). El principal hallazgo de este estudio es que para la mayoría de condiciones evaluadas (60 al 85% bosque, 60 al 85% pastizal y >90% pastizal) la riqueza de especies (0D) fue más sensible a los cambios en la cantidad del bosque, en comparación con las especies más frecuentes (1D) y las especies dominantes de la comunidad (2D). Esto concuerda con los resultados de Hoyle & Harborne (2005) donde la riqueza de microartrópodos estuvo asociada con la cantidad del hábitat y no se vio afectada por la fragmentación. Asimismo, esto sugiere que para algunas especies la heterogeneidad resultante de los estados de alteración del bosque como consecuencia de la pérdida del hábitat no afectaría a algunas de ellas, sino que puede influenciar respuestas ecológicas relacionadas al cambio de preferencias alimenticias, lo cual permite el sostenimiento de la riqueza de especies similar a áreas intactas o poco intervenidas (Quintero & Roslin, 2005; Fahrig *et al.*, 2010).

Estos resultados también permite discutir la manera como se ha cuantificado la diversidad en algunos grupos biológicos a partir del enfoque ó modelo de biogeografía de islas (McArthur & Wilson, 1967), en el cual se supone que sus valores tienden a incrementar conforme incrementa el área del bosque y en el que la matriz es un elemento adverso para las especies (Haila, 2002; Valdés, 2011) (Collinge, 2000). Por lo tanto, como refiere Fahrig (2013) es necesario considerar la mayor cantidad de hábitat propio de las especies, los tipos de cobertura que conforman la matriz y su calidad (Fahrig *et al.*, 2010), y de esta manera evaluar cómo se modera la diversidad.

2.5.2 Influencia de la heterogeneidad del paisaje sobre la diversidad

Varios estudios sugieren que los elementos que componen el paisaje y la manera como están distribuidos son determinantes en la persistencia de las poblaciones, la interacción entre las especies y el funcionamiento de los ecosistemas (Jonsen &

Fahrig, 1997; Fahrig *et al.*, 2010). Además, se ha reportado que los escarabajos muestran asociaciones y fidelidad a biotipos particulares de hábitat o tipo de vegetación (Davis *et al.*, 2001). En este estudio, las áreas de bosque y rastrojo, así como el número de parches de estos dos tipos de cobertura, afectaron de forma positiva sobre la riqueza y abundancia de escarabajos. Como se ha mencionado, la cobertura arbórea es uno de los principales factores que regula la permanencia de los Scarabaeinae en el bosque húmedo tropical (Spector, 2006; Navarrete-Gutiérrez & Halffter, 2008). Asimismo se ha documentado en paisajes de uso humano que la persistencia de las poblaciones depende de la existencia de hábitats favorables dentro de la matriz adyacente, con condiciones similares al bosque (Pineda *et al.*, 2005; Devictor & Jiguet, 2007), tales como las áreas de rastrojo y cultivos con árboles. Esto apoya los resultados obtenidos en este estudio, puesto que la diversidad en ventanas dominadas por bosque fue similar a sitios en los que su matriz contigua estaba compuesta por áreas de rastrojo ó bosque en sucesión . Asimismo, el efecto del vecindario puede influenciar el mantenimiento de las poblaciones (Duning *et al.*, 1992).

Por otra parte, Jonsen & Fahrig (1997) mencionan que la heterogeneidad del paisaje es un componente importante para la persistencia de muchas especies y la riqueza tiende a incrementar conforme incrementa la heterogeneidad en el paisaje (Benton *et al.*, 2003; Ribas *et al.*, 2005). Esto concuerda con nuestros hallazgos, ya que algunos sitios con mayor proporción de áreas de pastizal pero con parches de bosque cercanos (Figura 7a y b), presentaron ensambles similares a sitios de bosque continuo. Igualmente, se ha documentado que algunas especies experimentan menor susceptibilidad a los cambios del hábitat (Gibb *et al.*, 2006), por lo cual la vegetación secundaria podría mantener ensambles de escarabajos similares a los del bosque (Quintero & Roslin, 2005).

En este sentido, áreas de bosque adyacentes a áreas de pastizal pueden presentar recambio con especies de hábitats abiertos lo cual puede incrementar la diversidad en bosques perturbados e incrementar la diversidad a escala del paisaje (Arellano & Halffter, 2003). En este estudio el mayor recambio de especies al parecer estuvo asociado con la presencia de áreas de rastrojo, por lo cual, cabe mencionar que la existencia de este tipo de hábitat, incrementa la heterogeneidad en el paisaje y tendría relación a que dentro de modelos de paisaje como parche-matriz-corredor y el modelo abigarrado, pueda funcionar como corredor para las especies (Forman, 1995;

McIntyre & Barret, 1992). Además, como sugiere Davis *et al.* (2001), algunas especies pueden incrementar su rango de dispersión, debido a los cambios microclimáticos como consecuencia del grado de intensidad al que ha sido sometido el bosque y el tipo de matriz adyacente (Devictor & Jiguet, 2007), lo cual influye en el aumento de la abundancia de las especies y modifica la composición de las comunidades (Edwards *et al.*, 2013). Por lo tanto, de acuerdo a lo reportado en otros estudios, el tipo de hábitat y su extensión, así como el grado de transformación y la heterogeneidad a escala del paisaje además de influir sobre la riqueza y abundancia de escarabajos, modifica la estructura de sus comunidades. Esto concuerda con lo reportado por Escobar *et al.* (2008), quienes refieren que la dinámica de este grupo depende en gran parte de la heterogeneidad espacial a escala del paisaje.

La heterogeneidad y la configuración del hábitat parecen influenciar la distribución y densidad de las poblaciones (Devictor & Jiguet, 2007; Wilcove *et al.*, 1986). Sin embargo, aunque nuestros resultados no evalúan la manera en cómo se distribuyen los tipos de cobertura en el paisaje, la estructura de las comunidades tendió a cambiar conforme se consideró la composición de los tipos de hábitat y el número de parches a escala de 80 ha. Esto confirma que la pérdida del hábitat puede modificar las comunidades, al propiciar condiciones que favorecería la dispersión de especies con requerimientos menos específicos (Andresen, 2003).

2.5.3 La diversidad y las escalas

Tscharntke *et al.* (2005) refiere a que características como la cercanía y la cantidad de hábitat a escala del paisaje (contexto del paisaje) son factores que pueden incidir sobre la diversidad en una escala menor o puntual. Sin embargo, su interpretación puede ser errónea, ya que la variación en la riqueza y composición no siempre está subordinada por el contexto del paisaje y podría tener relación al comportamiento propio de las especies ó a la escala a la cual algunos organismos perciben los cambios (Shweiger *et al.*, 2005; Jackson & Fahrig, 2012). Los resultados de este estudio muestran que la riqueza (0D) de escarabajos a escala de 80 ha estuvo principalmente influenciada por la cobertura del dosel a escala del hábitat (parcelas) y el área de rastrojo (AR) (Figura 4a). Esto concuerda con lo que se ha reportado para este grupo, en condiciones de uso del suelo donde se ha mantenido un alto grado de

cobertura y complejidad vegetal en bosque secundarios, y para los cuales la riqueza de las comunidades de escarabajos es similar a áreas intactas (Vulinec & Lambert, 2006). Igualmente otros aspectos del paisaje, como la composición de la matriz (Quintero & Roslin, 2005) y el arreglo físico-espacial (Dunning *et al.*, 1992) de los hábitats probablemente influyeron sobre la riqueza a esta escala.

Por otra parte, se ha mencionado que la composición y el arreglo físico-espacial de los hábitats, además del efecto de vecindario pueden afectar las poblaciones en paisajes complejos (Dunning *et al.*, 1992), lo cual de acuerdo a nuestros resultados, concuerda con que el número de parches de bosque y su extensión influyó sobre la abundancia. Esto tendría relación a que áreas de pastizal próximas al bosque pueden influenciar el recambio de especies, principalmente aquellas con amplio rango de distribución (Navarrete-Gutiérrez & Halffter, 2008). Además, procesos ecológicos a escala del paisaje (complementación y suplementación de los tipos de hábitat) podrían tener efecto, puesto que dos parches cercanos podrían ayudar a soportar poblaciones con mayor número de individuos (Dunning *et al.*, 1992).

Lo anterior se podría explicar a partir de los resultados obtenidos a escala de 176 ha, en la cual la asociación entre el número de especies dominantes y la abundancia con el tipo y número de parches de hábitat fueron igualmente probables (Figura 4g y h). Por lo tanto, cabe resaltar que para el presente estudio la influencia de los tipos de hábitat (bosques, pastizales y rastrojos) sobre la diversidad de escarabajos tuvo relación con procesos ecológicos a escala del paisaje y la heterogeneidad del mismo (Dunning *et al.*, 1992; Brennan *et al.*, 2002; Fahrig *et al.*, 2010). Igualmente, la extensión a la cual el patrón espacial del paisaje predice mejor la respuesta de las especies y las poblaciones (escala del efecto) puede depender de la vagilidad, los hábitos alimenticios, entre otros atributos biológicos y ecológicos de las especies (Jackson & Fahrig, 2012).

Por consiguiente, aunque son pocos los estudios que evalúan la respuesta de la diversidad a los cambios en el paisaje (ver Steffan-Dewenter *et al.*, 2002; Cerezo *et al.*, 2010; Smith *et al.*, 2011; Thornton *et al.*, 2011), cabe resaltar que esta aproximación teniendo en cuenta múltiples escalas (Aviron *et al.*, 2005) y el uso de los órdenes de la diversidad (números equivalentes de especies), podría ser de utilidad para describir el grano al cual las especies perciben y responden ante los cambios en el paisaje, puesto que para las escalas evaluadas (parcelas, 80 y 176 ha)

la diversidad presentó relación con los diferentes variables ó métricas examinadas en el paisaje (Figura 4 y 5).

2.5.4 Respuesta de las especies a los cambios en el hábitat

Las diferencias en la composición de especies fueron influenciadas por la sustitución del bosque por pastizales para el pastoreo en la región del Magdalena Medio Antioqueño. Las ventanas dominadas por áreas de pastizal evaluadas durante este estudio presentan en comparación una riqueza y abundancia menor de escarabajos con respecto al bosque y el rastrojo (bosque secundario). Esto indica que las áreas de pastizal representan una barrera para el movimiento de algunas poblaciones de coprófagos (Arellano & Halffter, 2003), que a su vez podría tener relación con que las poblaciones de algunas especies experimenten cambios en el número de individuos, debido a la reducción y fragmentación de las áreas disponibles de bosque (Klein, 1989). Esto se explica en gran medida a la fuerte dependencia de las especies de zonas tropicales de tierras bajas por áreas de bosque relativamente bien conservadas (Halffter & Arellano, 2001).

Un aspecto importante a resaltar es la variación (DE) reportada tanto para la riqueza de especies como para la abundancia en cada ventana (Figura 2b y d), en particular en aquellas con niveles de perturbación intermedia (61, 62% Pb). Lo cual puede ser el reflejo del efecto del contexto espacial (Brennan *et al.*, 2002) (e. i. estructura y arreglo de las coberturas vegetales) para cada una de ellas.

Sin embargo, cabe resaltar que para algunas especies como *Oxysternon conspicillatum*, *Phanaeus pyrois* y *Coprophanaeus ohausi*, la captura de individuos fue similar en ventanas con mayor cobertura por bosque y cuyas áreas para los diferentes tipos de cobertura mantuvieron una proporción similar al ser caracterizadas a escala de 1.5 Km (176 ha). Sin embargo, este factor puede no ser determinantes para otras especies como *Coprophanaeus corythus* para la cual el número de individuos capturados podría estar determinado por factores propios de la especie ó debido a que su rango de actividad en el paisaje es mayor que la escala evaluada (80 ha).

Por otra parte, las marcadas diferencias en el número de capturas para otras especies como *Canthidium* sp. 1, *Canthon acutoides* y *Canthon* sp. 01H podrían presentar explicación por efecto del grado de cobertura del dosel, que a su vez tendría mayor influencia en comparación al tipo de cobertura vegetal (bosque ó rastrojo) como variable de hábitat. Esto favorecería fenómenos como la segregación de las especies, debido a cambios en la estructura de la vegetación y el grado de perturbación (Escobar y Chacón, 2000), y que para algunas de éstas influye en el aumento de individuos debido a las nuevas condiciones microclimáticas (Navarrete-Gutiérrez & Halffter, 2008).

En este sentido, ajustes en las comunidades de escarabajos coprófagos y aumento en la captura tendría relación a diversos factores, ya sea el grado de especificidad por el tipo de hábitat (Hanski, 1989; Moreno *et al.*, 2007), las alteraciones microclimáticas ocasionadas por la deforestación que favorecería la presencia de algunas especies (Saunders *et al.*, 1990), el tipo de suelo (Nealis, 1977), el recurso producido particularmente por vertebrados al interior del bosque (Hanski, 1989), como también la escala y el contexto del paisaje (Brennan *et al.*, 2002).

Capítulo 3

Conclusiones y recomendaciones

3.1 Conclusiones

La riqueza de escarabajos coprófagos estuvo fuertemente influenciada por la cantidad del hábitat de bosque. Esto refiere que para la conservación de este grupo y sus funciones ecológicas es necesario mantener e incrementar la cantidad de bosque a escala del paisaje. Igualmente para la región del Magdalena Medio Antioqueño los bosques secundarios (rastros) y remanentes de vegetación nativa en áreas de pastizal contribuyen a mantener la diversidad de este grupo de insectos.

En este sentido, la evaluación de la diversidad mediante perfiles ó número equivalente de especies, permiten determinar la influencia de los cambios en la cantidad de hábitat de bosque ó pastizal sobre porciones particulares de la comunidad, ya que la riqueza de especies (0D) fue mayor en condiciones de sólo bosque, mientras que las especies típicas (1D) y dominantes (2D) fueron más diversas en condiciones intermedias de estos tipos de hábitat. Por lo tanto los remanentes de bosque de diferente tamaño contribuyen de manera distinta en el sostenimiento de las poblaciones de coprófagos.

Por otra parte, el grado de cobertura arbórea y la densidad del dosel es más importante para algunas especies, lo cual concuerda con lo reportado por Navarrete-Gutiérrez & Halfter (2008), puesto que especies como *Canthon* sp 01H, *Coprophanæus corythus*, *Dichotomius* sp 06H y *Onthophagus marginicollis* fueron encontradas en bosques mejor conservados, bosques secundarios y áreas de pastizal con algún grado de cobertura arbórea. De manera similar especies como *Canthon septemmaculatus* y *Canthon* sp 10H las cuales presentan mayor afinidad con el pastizal, tienen a su vez asociación con áreas de bosque secundario lo cual podría ser un factor determinante para el sostenimiento de sus poblaciones. Por lo tanto se establece que para algunas especies, a pesar que pueden estar presentes en los pastizales y aprovechar el recurso disponible allí, es necesario mantener diferentes grados de cobertura forestal.

Respecto a la estructura y ensamble de las comunidades, se establece que las características del paisaje tienen influencia sobre la distribución y abundancia de escarabajos en paisajes fragmentados, puesto que la composición vegetal de algunos de los sitios evaluados (ventanas) (Figura 6a, b y c; 7a y b) ayudó a mantener la estructura de las comunidades y ensambles, similares en áreas de mayor cobertura por bosque. Además el efecto de escala para determinar la influencia de las áreas

circundantes y la estimación de la diversidad mediante el número efectivo de especies permitió determinar el grado de influencia de los tipos de hábitat y sus métricas, y así describir el grano al cual la diversidad de este grupo responde ante las características del hábitat a escala del paisaje.

3.2 Recomendaciones

Se sugiere que implementar la hipótesis de cantidad de hábitat (Fahrig, 2013) para entender los efectos de su pérdida y fragmentación sobre la diversidad es un enfoque apropiado, puesto que no todas las especies responden de igual manera y de acuerdo a los modelos de paisaje propuestos. Igualmente, no todos los remanentes de hábitat a pesar de considerar características como el tamaño y su aislamiento, necesariamente tienden a conservar proporciones altas o bajas de diversidad, sino que se encuentran supeditados a la manera como han sido explotados y al contexto del paisaje.

En este sentido, es recomendable mantener la mayor cantidad de cobertura arbórea (bosques secundarios en estados sucesionales diferentes), como una alternativa más para conservar la diversidad teniendo en cuenta la manera en como las especies usan y perciben el paisaje. Asimismo, los estudios bajo esta escala permiten obtener una aproximación de la influencia de la matriz y su tipo sobre la diversidad a escala local ó puntual, lo cual a su vez involucra y valida los enfoques complementarios y suplementarios considerados en las teorías de la biogeografía de islas y los modelos de paisaje propuestos.

De otro lado, para nuestro grupo de interés sería oportuno evaluar las diferencias desde el punto de vista funcional, ya que la pérdida del hábitat y la fragmentación al ser procesos interdependientes ocasionan modificación de las condiciones microclimáticas entre el borde y el interior, y los efectos sobre la comunidad podrían ser confusos. Por lo tanto, para nuestra zona de estudio correspondiente a las estribaciones inferiores y piedemonte de la cordillera central, cuya zona es de topografía accidentada se ha documentado nada al respecto, por lo cual sería necesario el planteamiento de un diseño que permita contestar como los efectos del borde ocasionados por la pérdida y fragmentación del hábitat afectan la diversidad.

Bibliografía

AIZEN M, FEINSINGER P. Forest fragmentation, pollination, and plant reproduction in a Chaco Dry forest, Argentina. *Ecology*. 1994; 75(2):330-351.

ANDRÉN H. Effects of habitat fragmentation on bird and mammals in landscapes with different proportions of suitable habitat: a review. *Oikos*. 1994;71:355-366.

ANDRÉN H. Population responses to habitat fragmentation: statistical power and the random sample hypothesis. *Oikos*. 1996; 76:235-242.

ANDRESEN E. Effect of forest fragmentation on dung beetle communities and functional consequences for plant regeneration. *Ecography*. 2003; 26(1):87-89.

ARANGO L, MONTES J. Caracterización entomológica parcial de la cuenca del río la miel en el departamento de Caldas (Colombia). *Boletín Científico Museo de Historia Natural. Centro de Museos*. 2009; 13(2): 249-268.

ARELLANO L, HALFFTER G. Gamma diversity: derived from and a determinant of alpha diversity and beta diversity. An analysis of three tropical landscapes. *Acta Zoológica Mexicana (n.s.)*. 2003; 90:27-76.

ARELLANO L, LEÓN-CORTÉS J, HALFFTER G. Response of dung beetle assemblages and their conservation in remnant natural and modified habitats in southern México. *Insect Conservation and Diversity*. 2008; 1(4): 253-262.

AVENDAÑO-MENDOZA C, MORÓN-RÍOS A, CANO E, LEÓN-CORTÉS J. Dung beetle community (Coleoptera:Scarabidae:Scarabaeinae) in a tropical landscape at the Lachua Region, Guatemala. *Biodiversity and Conservation*. 2005; (14):801-822.

AVIRON S, BUREL F, BAUDRY J, SCHERMANN N. Carabid assemblages in agricultural landscapes: impacts of habitat features, landscape context at different spatial scales and farming intensity. *Agriculture, Ecosystems and environment*. 2005; 108:205-217.

- BARLOW J, LOUZADA J, PARRY L, HERNÁNDEZ M, HAWES J, PERES C, VAZ-DE-MELLO F, GARDNER T. Improving the design and management of forest strips in human-dominated tropical landscapes: a field test on Amazonian dung beetles. *Journal of Applied Ecology*. 2010; (47):779-788.
- BATTISTI C. Habitat fragmentation, fauna and ecological network planning: toward a theoretical conceptual framework. *Italian Journal of Zoology*. 2003; 70(3):241-247.
- BENTON G, VICKERY J, WILSON J. Farmland biodiversity is habitat heterogeneity the key?. *Trends in Ecology and Evolution*. 2003; 18:182-188.
- BERGSTROM B, MAKI R, WERNER B. Small dung beetles as biological control agents: laboratory studies of beetle action on trichostongylid eggs in sheep and cattle feces. *Proceeding of the Helminthology Society of Washington*. 1976; 43:171-174.
- BHAGWAT S, WILLIS K, BIRKS H, WHITTAKER R. Agroforestry: a refuge for tropical biodiversity? *Trends in Ecology & Evolution*. 2008; 23:261-266.
- BHARUCHA, F, SHANKARNARAYAN K. Effects of overgrazing on the grasslands of the Western Ghats, India. *Ecology*. 1958; 39:152-153.
- BIERREGARD R, LOVEJOY T, KAPOS V, DOS SANTOS A, HUTCHINGS R. The biological dynamics of tropical rain forest fragments. *Bioscience*. 1992; 42:859-866.
- BOONROTPONG S, SOTTHIBANDHU S, PHOLPUNTHIN C. Species composition of dung beetles in the primary and secondary forests at Ton Nga Chan Wildlife Sanctuary. *Science Asia*. 2004; (30):59-65.
- BORNEMISSZA G, WILLIAMS C. An effect of dung beetle activity on plant yield. *Pedobiologia*. 1970; 10(1):1-7.
- BOWNE R, BOWERS A. Interpatch movements in spatially structured populations: a literature review. *Landscape ecology*. 2004; 19:1-20.
- BRENNAN J, BENDER D, CONTRERAS T, FAHRIG L. Focal patch landscape studies for wildlife management optimizing sampling effort across scales. In: *Integrating landscape ecology into natural resource management* (eds. Liu, J. & Taylor, W.). *Cambridge University Press*, Cambridge, USA. 2002 pp. 68-91.
- BRYAN R. The effects of dung beetles activity on the numbers of parasitic gastrointestinal helminth larvae recovered from pasture samples. *Australian Journal of Agricultural Research*. 1973; 24:161-168.
- BURNHAM K, ANDERSON D. Model selection and multi-model inference. *A Practical Information-Theoretic Approach*. 2nd ed. Springer, New York. 488 p. 2002.
- CALCAGNO V, MAZANCOURT C. glmulti: An R Package for Easy Automated Model Selection with (Generalized) Linear Models. *J. Stat. Softw.* 2010; 34:1-29.
- CASTLE M, McDAID E. The decomposition of cattle dung and its effect on pasture. *Journal of the British Grassland Society*. 1972; 27(3):133-138.
- CEREZO A, PERELMAN S, ROBBINS S. Landscape-level impact of tropical forest loss and fragmentation on bird occurrence in eastern Guatemala. *Ecological Modelling*. 2010; 221:512-526.

- CHAO C, JOST L. Coverage-based rarefaction and extrapolation: standardizing samples by completeness rather than size. *Ecology*. 2012; 9:2533-2547.
- COLLINGE S. Effects of grassland fragmentation on insect species loss, colonization, and movement patterns. *Ecology*. 2000; 81: 2211-2226.
- CORANTIOQUIA, CORPORACIÓN MONTAÑAS. Plan de manejo ambiental del complejo cenagoso de chiqueros y su área de influencia en el municipio de Puerto Berrío-Antioquia. 2006. Págs. 123.
- CORNELL H, LAWTON J. Species interactions, local and regional processes, and limits to the richness of ecological communities: a theoretical perspective. *Journal of Animal Ecology*. 1992; 61:1-12.
- CRAWLEY M. Statistical computing. An introduction to data analysis using S-plus. John Wiley & Sons, Londres. 2002.
- CRAWLEY M. The R Book. John Wiley & Sons Ltd. 2007.
- DAILY G. Ecological forecast. *Nature*. 2001; 411:245.
- DAVIS A, HOLLOWAY J, HUIJBREGTS H, KRIKKE J, KIRK-SPRIGGS A, SUTTON S. Dung beetles as indicators of change in the forests of Northern Borneo. *Journal of Applied Ecology*. 2001; 38(3):593-616.
- DAVIS A, PHILIPS T. Effect of deforestation on a southwest Ghana dung beetle assemblage (Coleoptera:Scarabaeidae) at the periphery of Ankasa conservation area. *Environmental Entomology*. 2005; (34):1081-1088.
- DAVIS A, SCHOLTZ C, DOOLEY P, BHAM N, KRYGER T. Scarabaeinae dung beetles as indicators of biodiversity, habitat transformation and pest control chemicals in agro-ecosystems. *South African Journal of Science*. 2004; 100:1-10.
- DE HAAN C, BLACKBURN H. The balance between livestock and the environment. In: Eighth Congress of Tropical Animal Health and Production at Berlin. Germany. September. 1995. 25-29.
- DEBINSKI D, HOLT R. Review: A survey of habitat fragmentation experiments. *Conservation Biology*. 2000; 14(2):342-355.
- DeCLERCK F, CHAZDON R, HOLL K., MILDER J, FINEGAN B, MARTÍNEZ-SALINAS A, IMBACH P, CANET L. & RAMOS Z. Biodiversity conservation in human-modified landscapes of Mesoamerica: past, present and future. *Biological Conservation*. 2010; 143:2301-2313.
- DEVICTOR V, JIGUET F. Community richness and stability in agricultural landscapes: The importance of surrounding habitats. *Agriculture, Ecosystem and Environment*. 2007; 120: 179-184.
- DIDHAM R, KAPOS V, EWERS R. Rethinking the conceptual foundations of habitat fragmentation. *Oikos*. 2012; 121(2):161-170.
- DOERING M, COXSON D. (2010) Riparian alder ecosystems as epiphytic lichen refugia in sub-boreal spruce forests of British Columbia. *Botany*. 2010; 88:144-157.

DUNNING J, BRENT J, PULLIAM H. Ecological processes that affect populations in complex landscapes. 1992; 65(1):169-175.

EDMONDS W, ZIDEK J. A taxonomic review of the neotropical genus *Coprophanaeus* Olsoufieff, 1924 (Coleoptera: Scarabaeidae, Scarabaeinae). *Insecta Mundi*. 2010; 0129:1-111.

EDWARDS F, EDWARDS D, LARSEN T, HSU W, BENEDICK S, CHUNG A, VUN KHEN C, WILCOVE D, HAMER K. Does logging and forest conversion to oil palm agriculture in biodiversity hotspots? *Animal Conservation*. 2013; 1:1-11.

ESCOBAR F, CHACÓN 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. *Revista de Biología Tropical*. 2000; (48):961-975.

ESCOBAR F, HALFFTER G, SOLIS A, HALFFTER V, NAVARRETE D. Temporal shifts in dung beetle community structure within a protected area of tropical wet forest: a 35 year study and its implications for long-term conservation. *Journal of Applied Ecology*. 2008; 45:1584-1592.

ESCOBAR F. Diversity and composition of dung beetle (Scarabaeinae) assemblages in a heterogeneous Andean landscape. *Tropical Zoology*. 2004; (17):123-136.

ESCOBAR F. Estudio de la comunidad de coleópteros coprófagos (Scarabaeidae) en un remanente de bosque seco al norte del Tolima, Colombia. *Caldasia*. 1997; 19(3):419-430.

ESPINAL L. Zonas de vida o formaciones vegetales de Colombia. Memorias explicativa sobre el mapa ecológico de Colombia. Instituto Geográfico Agustín Codazzi. Pg. Bogotá. Colombia. 1977.

ESTRADA A, COATES-ESTRADA R, ANZURES A, CAMMARANO P. Dung and carrion beetles in tropical rain forest fragments and agricultural habitats at Los Tuxtlas, Mexico. *Journal Tropical Ecology* 1998;14: 577-593.

ESTRADA A, COATES-ESTRADA R. Dung beetles in continuous forest, forest fragments and in an agricultural mosaic habitat island at Los Tuxtlas, Mexico. *Biodiversity and Conservation*. 2002; (11):1903-1918.

ETTER A, McALPINE C, PULLAR D, POSSINGHAM H. Modelling the conversion of Colombian lowland ecosystems since 1940: Driver, patterns and rates. *Journal of Environmental Management*. 2006; 79:74-87.

EWERS R, DIDHAM, R. Confounding factors in the detection of species responses to habitat fragmentation. *Biological Reviews*. 2006; 81:117-142.

FAHRIG L, MERRIAM G. Conservation of fragmented populations. *Conservation Biology*. 1994; 8:50-59.

FAHRIG L. How much habitat is enough? *Biological Conservation*. 2001; 100:65-74.

FAHRIG L. Effect of habitat fragmentation on the extinction threshold: A synthesis. *Ecological Applications*. 2002; 12(2):346-353.

- FAHRIG L. Effects of habitat fragmentation on biodiversity. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*. 2003; 34:487-515.
- FAHRIG L. When is a landscape perspective important?. *Issues and Perspectives in Landscape Ecology* (Eds J. Wiens & M. Moss), pp. 3-10. Cambridge University Press, Cambridge, UK. 2005.
- FAHRIG L. Non-optimal animal movement in human-altered landscapes. *Functional Ecology*. 2007; 21 (6):1003-1015.
- FAHRIG L, JACQUES B, BROTONS L, BUREL F, CRIST T, FULLER R, SIRAMI C, SIRIWARDENA G, MARTIN J. Functional landscape heterogeneity and animal biodiversity in agricultural landscapes. *Ecology Letters*. 2010; 14:101-112.
- FAHRIG L. Rethinking patch size and isolation effects: the habitat amount hypothesis. *Journal of Biogeography*. 2013; 40(9):1649-1663.
- FALVEY J, HENGMICHAJ, P. Invasion of *Imperata cylindrica* (L) Beauv. by *Eupatorium* species in Northern Thailand. *Journal of Range Management*. 1979; 32:340-344.
- FEINSINGER P. Designing field studies for biodiversity conservation. Washington DC. Island Press. 2001 P. 212. 2001.
- FISHER J, LINDENMAYER D, MANNING A. Biodiversity, ecosystem function, and resilience: ten guiding principles for commodity production landscapes. *Frontiers in Ecology and the Environment*. 2006; 4(2):80-86.
- FISHER J, LINDENMAYER D. Appreciating ecological complexity: habitat contours as a conceptual landscape model. *Conservation Biology*. 2004; 1245-1253.
- FISHER J, LINDENMAYER D. Landscape modification and habitat fragmentation: a synthesis. *Global Ecology and Biogeography*. 2007; 16:265-280.
- FORERO-MEDINA G, JOPPA L. Representation of global and national conservation priorities by Colombia's protected area Network. *Plos One*. 2010; 5(10):1-10.
- FORMAN T. Some general principles of landscape and regional ecology. *Landscape Ecology*. 1995; 10:133-142.
- FRATERRIGO J, PEARSON S, TURNER M. Joint effects of habitat configuration and temporal stochasticity on population dynamics. *Landscape Ecology*. 2009; 24:863-877.
- FULS E. Ecosystem modification created by patch-overgrazing in semi-arid grassland. *Journal of Arid Environments*. 1992; 23:59-69.
- GARCÍA D. Efectos biológicos de la fragmentación de hábitats: nuevas aproximaciones para resolver un viejo problema. *Revista científica y técnica de ecología y medio ambiente: Ecosistemas*. 2011; 20(2):1-10.
- GARDNER T, BARLOW J, ARAUJO I, ÁVILA-PIRES T, COSTA J, ESPOSITO M, FERREIRA L, HAWES J, HERNÁNDEZ M, HOOGMOED M, LEITE R, LO-MAN-HUNG N, MALCOLM J, MARTINS M, MESTRE L, MIRANDA-SANTOS R, OVERAL W, PARRY L, PETERS S, RIBEIRO-JUNIOR M, DA SILVA M, SILVA MOTTA C,

- PERES C. The cost-effectiveness of biodiversity surveys in tropical forests. *Ecology Letters*. 2008; 11:139-150.
- GARDNER T, HERNÁNDEZ M, BARLOW J, PERES C. Understanding the biodiversity consequences of habitat change: the value of secondary and plantation forest for neotropical dung beetles. *Journal of Applied Ecology*. 2008; 45:883-893.
- GASCON C, LOVEJOY T, BIERREGARD R, MALCOLM J, STOUFFER P, VASCONCELOS H, LAURANCE W, ZIMMERMAN B, TOCHER M, BORGES S. Matrix habitat and species richness in tropical forest remnants. *Biological Conservation*. 1999; 91: 223-229.
- GAVISH Y, ZIV Y, ROSENZWEIG M. Decoupling fragmentation from habitat loss for spiders in patchy agricultural landscapes. *Conservation Biology*. 2011;150-159.
- GERBER P, CHILONDA P, FRANCESCHINI G, MENZI H. Geographical determinants and environment implications of livestock production intensification in Asia. *Bioresource Technology*. 2005; 96:263-276.
- GIBB H, HJÄLTÉN J, BALL J, ATLEGRIM O, PETTERSSON R. Effects of landscape composition and substrate availability on saproxylic beetles in boreal forest: A study using experimental logs for monitoring assemblages. *Ecography*. 2006; 29(2): 191-204.
- GILLER P S, O' DONOVAN G. Biodiversity and ecosystem function: do species matter? *Biology and Environment*. 2002; 3: 129-139.
- GIRALDO C, ESCOBAR E, CHARÁ J, CALLE Z. The adoption of silvopastoral systems promotes the recovery of ecological processes regulated by dung beetles in the Colombian Andes. *Insect Conservation and Diversity*. 2011; 4:115-122.
- HAILA Y. A conceptual genealogy of fragmentation research: from island biogeography to landscape ecology. *Ecology Applications*. 2002; 12(2);321-334.
- HALFFTER G, ARELLANO L. Response of dung beetle diversity to human-induced changes in a tropical landscape. *Biotropica*. 2002; 34:144-154.
- HALFFTER G, ARELLANO L. Variación de la diversidad en especies de Scarabaeinae (Coleóptera: Scarabaeidae) como respuesta a la antropización de un paisaje tropical. *In* Navarrete-Heredia JL, HE Fierros-López, A Burgos-Solorio eds. *Tópicos sobre Coleóptero de México*. Guadalajara, México. Universidad de Guadalajara - Universidad Autónoma del Estado de Morelos. 2001. p. 35-56. 2001.
- HALFFTER G, FAVILA M, HALFFTER V. A comparative study of the structure of the scarab guild in Mexican tropical rain forests and derived ecosystems. *Folia Entomológica Mexicana*. 1992; (84):131-156.
- HALFFTER G, FAVILA M. The Scarabaeinae (Insecta:Coleoptera) and animal group for analyzing, inventoriying and monitoring biodiversity in tropical rainforest and modified landscapes. *Biology International*. 1993; 27:15-21.
- HALFFTER G, HALFFTER V. Behavioral evolution of the non-rolling roller beetles (Coleoptera: Scarabaeidae). *Acta Zoológica Mexicana*. 1989; 32 (ns):1-53.

- HALFFTER G, MORENO C, PINEDA E. Manual para la evaluación de la biodiversidad. En: Reservas de la Biosfera. Manuales y Tesis Sociedad Entomológica Aragonesa. 2001;2:80 pp.
- HANSKI I, CAMBERFORT Y. Dung beetle ecology. Princeton University Press, New Jersey. 1991. pp 520. 1991.
- HANSKI I. Ecosystems of the world. In: H. Lieth and J. A. Wagner (Eds.). Elsevier. 1989: 489-511.
- HARRISON S. Local extinction in a metapopulation context: an empirical evaluation. *Biological Journal of the Linnean Society*. 1991; 42:73-88.
- HARVEY C, MEDINA A, SÁNCHEZ D, VILCHEZ S, HERNÁNDEZ B, SAEZ J, MAES J, CASANOVES F, SINCLAIR F. Patterns of animal diversity in different forms of tree cover in agricultural landscapes. *Ecological Applications*. 2006; 16:1986-1999.
- HILL M. Diversity and evenness: a unifying notation and its consequences. *Ecology*. 1973; 54:427-432.
- HOBBS R, SAUNDERS D. Reintegrating fragmented landscapes: a proposed framework for the Western Australina Wheatbelt. *Proc. V Aust. Soil Cons. Cod In press*. 1991.
- HONNAY O, VERHEYEN K, BUTAYE J, JACQUEMYN H, BOSSUYT B, HERMY M. Possible effects of habitat fragmentation and climate change on the range of forest plant species. *Ecology Letters*. 2002; 5:525-530.
- HORGAN F. Invasion and retreat: shifting assemblages of dung beetles amidst changing agricultural landscapes in central Peru. *Biodiversity and Conservation*. 2009; 18:3519-3541.
- HOWDEN H, NEALIS V. Effects of clearing in a tropical rain forest on the composition of the coprophagous scarab beetle fauna (Coleoptera). *Biotropica*. 1975; (7): 77-83.
- HOWDEN H, YOUNG O. Panamiam Scarabaeinae: Taxonomy, distribution, and habits (Coleoptera: Scarabaeidae). *Contributions of the American Entomological Institute*. 1981; 1(1): 204.
- HOYLE M, HARBORNE A. Mixed effects of habitat fragmentation on species richness and community structure in a microarthropod microecosystem. *Ecological Entomology*. 2005; 30:684-691.
- HUMPREY J, PATTERSON G. Effects of late summer cattle grazing on the diversity of riparian pasture vegetation in an upland conifer forest. *Journal of Applied Ecology*. 2000; 37(6):986-996.
- HUTCHINSON G. Concluding remarks. *Cold Spring Harbor Symp*. 1957; 22:415-427.
- INSTITUTO DE INVESTIGACIONES DE RECURSOS BIOLÓGICOS ALEXANDER VON HUMBOLT (IAvH). Manual de métodos para el desarrollo de inventarios de biodiversidad. Programa de inventarios de biodiversidad Grupo de Exploración y Monitoreo Ambiental (GEMA). 1998. 238 Págs.
- INSTITUTO DE INVESTIGACION DE RECURSOS BIOLÓGICOS ALEXANDER VON HUMBOLDT (IAvH). Informe nacional sobre el estado de la biodiversidad en Colombia. Tres Volúmenes. Ministerio del Medio Ambiente. Bogotá. Colombia. 1997.

- IVES C, HOSE G, NIPPERESS D, TAYLOR M. Environmental and landscape factors influencing ant and plant diversity in suburban riparian corridors. *Landscape and Urban Planning*. 2011; 103:372-382.
- JACKSON H, FARIHG L. What size is a biologically relevant landscape? *Landscape Ecology*. 2012; 27:929-941.
- JONSEN I, FAHRIG L. Response of generalist and specialist insect herbivores to landscape spatial structure. *Landscape Ecology*. 1997; 12:187-195.
- JOST L. Entropy and diversity. *Oikos*. 2006; 113:363-375.
- JOST L. Partitioning diversity into independent alpha and beta components. *Ecology*. 2007; 88:2427-2439.
- JOST L. The relation between evenness and diversity. *Diversity*. 2010; 2: 207-232.
- KEER J, DEGUISE I. Habitat loss and the limits to endangered species recovery. *Ecology Letters*. 2004; 7: 1163-1169.
- KIKUCHI S, SUZUKI W, SASHIMURA N. Gene flow in an endangered willow *Salix hukaoana* (Salicaceae) in natural and fragmented riparian landscapes. *Conservation Genetics*. 2011; 12:79-89.
- KLEIJN D, VERBEEK M. Factors affecting the species composition of arable field boundary vegetation. *Journal of Applied Ecology*. 2000; 37(2):256-266.
- KLEIN B. Effects of forest fragmentation on dung and carrion beetle communities in central Amazonia. *Ecology*. 1989; (70):1715-1725.
- KNEESHAW D, LEDUC A, DRAPEAU P, GAUTHIER S, PARE D, CARIGNAN R. DOUCER R, BOUHILLIER L, MESSIER C. Development of integrated ecological standards of sustainable forest management at an operational scale. *The Forestry Chronicle*. 2000; 76:481-493.
- KREMEN C. Managing ecosystem services: what do we need to know about their ecology? *Ecology Letters*. 2005; 8:468-479.
- KUMAR M, BHANDARI M. Impact of protection and free grazing on sand dune vegetation in the Rajasthan Desert, India." *Land Degradation and Rehabilitation*. 1992; 3:215-227.
- LANDRES P, VERNER J, THOMAS J. Ecological uses of vertebrate indicator species: A critique. *Conservation Biology*. 1998; 4:316-329.
- LAURANCE W, BIERREGAARD F JR. *Tropical forest remnants: ecology, management, and conservation of fragmented Communities*, The University of Chicago Press, Chicago. 528 p. 1997.
- LAURANCE W, LOVEJOY T, VASCONCELOS H, BRUNA E, DIDHAM R, STOUFFER P, GASCON C, BIERREGAARD R, LAURANCE S, SAMPAIO E. Ecosystem decay of Amazonian forest fragments: a 22-year investigation. *Conservation Biology*. 2002; 16: 605-618.

- LAWTON. There are not 10 million kinds of population dynamics. *Oikos*. 1992; 63: 337-338.
- LEES C, PERES C. Conservation value of remnant riparian forest corridors of varying quality for amazonian birds and mammals. *Conservation Biology*, 2008; 22:439-449.
- LINDENMAYER D, POSSINGHAM H, LACY R, MCCARTHY M, POPE M. How accurate are population models? Lessons from landscape-scale tests in a fragmented system. *Ecology Letters*. 2003; 6:41-47.
- LOBO J, HORTAL J, CABRERA-SAÑUDO J. Regional and local influence of grazing activity on the diversity of a semi-arid dung beetle community. *Diversity and Distributions*. 2006; 12: 111-123.
- LOVETT G, JONES C, TURNER M, WEATHERS K. *Ecosystem function in heterogeneous landscapes*. Springer. 2005.
- LUCK G. W, RICKETTS T.H, DAILY G.C. IMHOFF M. Alleviating spatial conflict between people and biodiversity. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*. 2004;101:182-186.
- MARCZAK L, SAKAMIKI T, TURVEY S, DEGUISE I, WOOD S, RICHARDSON J. Are forested buffer an effective conservation strategy for riparian fauna? An assessment using meta-analysis. *Ecological Applications*. 2010; 20:126-134.
- MATHISON B, DITRICH O. The Fate of *Cryptosporidium parvum* oocysts ingested by dung beetles and their possible role in the dissemination of Cryptosporidiosis. *The Journal of Parasitology*. 1999; 85:678-681.
- McARTHUR R, WILSON E. An equilibrium theory of insular zoogeography. *Evolution*. 1963; 17(4):373-387.
- McARTHUR R, WILSON E. *The theory of island biogeography*. Princeton University Press. 1967.
- McINTYRE S, BARRET W. Habitat variegation, an alternative to fragmentation. *Conservation Biology*. 1992; 6:146-147.
- McINTYRE S, HOBBS J. A framework for conceptualizing human effects on landscapes and its relevance to management and research models. *Conservation Biology*. 1999; 13:1282-1292.
- MEDINA C, ESCOBAR F, KATTAN H. Diversity and habitat use of dung beetles in a restored Andean landscape. *Biotropica*. 2002; (34):181-187.
- MITTAL I. Natural manuring and soil conditioning by dung beetles. *Tropical Ecology*. 1993; 34:150-159.
- MOON, R, LOOMIS E, ANDERSON J. Influence of two species of dung beetle on larvae of face fly. *Environmental Entomology*. 1980; 9:607-612.
- MORENO C, BARRAGÁN F, PINEDA E, PAVÓN N. Reanálisis de la diversidad alfa: alternativas para interpretar y comparar información sobre comunidades ecológicas. *Revista Mexicana de Biodiversidad*. 2011; 82:1249-1261.
- MORENO C, PINEDA E, ESCOBAR F, SANCHEZ-ROJAS G. Shortcuts for biodiversity evaluation: A review of terminology and recommendations for the use of

target groups, bioindicators and surrogates. *International Journal of Environment and Health*. 2007; 1: 71-86.

MUERGUEITO E, CALLE Z. Diversidad biológica en la ganadería bovina de Colombia. *Agroforestería para la Producción Animal en América Latina*. Organización de las Naciones Unidas para la Agricultura y la Alimentación (FAO). 1999; 143:27-46.

NAIMAN R, DÉCAMPS H. The ecology of interfaces: riparian zones. *Annual Review of Ecology and Systematics*. 1997; 28:621-658.

NAVARRETE-GUTIÉRREZ D, HALFFTER G. Dung beetle (Coleoptera: Scarabaeidae: Scarabaeinae) diversity in continuous forest, forest fragments and cattle pastures in a landscape of Chiapas, Mexico: the effects of anthropogenic changes. *Biodivers. Conserv.* 2008; 17:2869-2898.

NEALIS V. Habitat associations and community analysis of south Texas dung beetles (Coleoptera: Scarabaeinae). *Can. Journal Zoology*. 1977; 55:138-147.

NICHOLS E, GARDNER T, PERES C, SPECTOR S. The Scarabaeinae Research Network. (2009) Co-declining mammals and dung beetles: an impending ecological cascade. *Oikos*. 2009; 118:481-487.

NICHOLS E, LARSEN T, SPECTOR S, DAVIS A, ESCOBAR F, FAVILA M, VULINEC K. THE SCARABAEINAE RESEARCH NETWORK. Global dung beetle response to tropical forest modification and fragmentation: A quantitative literature review and meta-analysis. *Biological Conservation*. 2007; 137:1-19.

NICHOLS E, SPECTOR S, LOUZADA J, LARSEN T, AMEZQUITA S, FAVILA M. The Scarabaeinae Research Network. Ecological functions and ecosystem services provided by Scarabaeinae dung beetles. *Biological Conservation*. 2008;141:1461-1474.

NUMMELIN M, HANSKI I. Dung beetles of the Kibale Forest, Uganda; comparison between virgin and managed forests. *Journal of Tropical Ecology*. 1989; (5):349-352.

PEREYRA L, MORENO C. Divide y vencerás: revisión de métodos para la partición de la diversidad regional de especies en sus componentes alfa y beta. *Revista Chilena de Historia Natural*. 2013; 86:231-239.

PERRY R, WINGLEY T, MELCHIOR M, THILL R, TAPPE P, MILLER D. Width of riparian buffer and structure of adjacent plantations influence occupancy of conservation priority birds. *Biodiversity and Conservation*. 2011; 20:625-642.

PIMENTEL D, STACHOW U, TAKACS D, BRUBAKER H, DUMAS A, MEANEY J, O'NEIL A, ONSI D, CORZILIUS D. Conserving biological diversity in agricultural and forestry systems. *Bioscience*. 1992; 42(5):354-362.

PINEDA, E., A. MORENO, E ESCOBAR, AND G. HALFFTER. Frog, bat, and dung beetle diversity in the cloud forest and coffee agroecosystems of Veracruz, Mexico. *Conservation Biology*. 2005; 19: 400-410.

POLIS G, POWER M, HUXEL G. Food webs at the landscape level. The University of Chicago Press. 2004.

PRIMACK R. *Essential of conservation biology*. 2 ed. Sinauer; 1998.

QUINTERO I, ROSLIN T. Rapid recovery of dung beetle communities following habitat fragmentation in central Amazonia. *Ecology*. 2005; 86(12): 3303-3311.

R Development Core Team. R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. ISBN 3-900051-07-0. 2013. URL <http://www.R-project.org>.

RATCLIFFE B. Scarab Workers World Directory. <http://www.museum.unl.edu/research/entomology/workers/index2.htm> (accessed 1 May 2006).

RIBAS C, SOBRINHO T, SCHOEREDER J, SPERBER C, LOPES-ANDRADE C, SOARES S. How large is large enough for insects? Forest fragmentation effects at three spatial scales. *Acta Oecológica*. 2005; 27:31-41.

RICKLEFTS R, SCHLUTER D. Species diversity: Regional and historical influences. Pp 350-363. In: Species diversity in ecological communities. Ricklefs, R, Schluter D. (Eds.). The University of Chicago Press. Chicago Illinois. 1993.

RÖS M, ESCOBAR F, HALFFTER G. How dung beetles respond to a human-modified varied landscape in Mexican cloud forest: a study of biodiversity integrating ecological and biogeographical perspectives. *Diversity and Distributions*. 2012; 18:377-384.

SABO J, SPONSELLER R, DIXON M, GADE K, HARMS T, HEFFERNAN J, JANI, A, KATZ G, SOYKAN C, WATTS J, WELTER J. Riparian zones increase regional species richness by harboring different , no more, species. *Ecology*. 2005; 86:56-62.

SALA O, CHAPIN S, ARMESTO J, BERLOW E, BLOOMFIELD J, DIRZO R, HUBER-SANWALD E, HUENNEKE L, JACKSON R, KINZIG A, LEEMANS R, LODGE D, MOONEY H, OESTERHELD M, POFF N, SYKES M, WALKER B, WALKER M, WALL D. Global biodiversity scenarios for the year 2100. *Science*. 2000 287, 1770.

SALAS-MORALES S, CASARIEGO-MADORELL M. Zimatán, Oaxaca. En: CEBALLOS G, MARTÍNEZ L, GARCÍA A, ESPINOZA E, BEZAURY J, DIRZO R. (eds.). *Diversidad, Amenazas y Áreas Prioritarias para la Conservación de las Selvas Secas del Pacífico de México*, pp. 527-531. CONABIO y Fondo de Cultura Económica, México DF, México. 2010.

SANTOS T, TELLERÍA J. Pérdida y fragmentación del hábitat: efecto sobre la conservación de las especies. *Revista científica y técnica de ecología y medio ambiente: Ecosistemas*. 2006; 15(2):3-12.

SARMIENTO A, GALÁN F.A, MESA C, CASTAÑO E, DELGADO C.L, ARIZA F. Metodología de índices sintéticos de estado de los ecosistemas y relación con índices de presión y respuesta antrópica. Programa Nacional de Desarrollo Humano - Departamento Nacional de Planeación. Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander von Humbolt. 2002. [Online] [citado 12 Feb 2012]. Disponible en: www.humboldt.org.co/chmcolombia/indicadores/Capitulo4/41_Amazonia/Inicio.htm

SAUNDERS D, HOPKINS A, HOW R, EDITORS. Australian ecosystems: 200 years of utilisation, degradation and reconstruction. *Proceedings of the Ecological Society of Australia* 16. 1990.

SAUNDERS D, HOBBS R, MARGULES C. Biological consequences of ecosystem fragmentation: a review. *Conservation Biology*. 1991; 5(1):18-32.

SCARABNET. ScarabNet Global Taxon Database. www.scarabnet.org (accessed 1 May. 2006).

SCHEFFLER P. Dung beetle (Coleoptera:Scarabaeidae) diversity and community structure across three disturbance regimes in eastern Amazonia. *Journal of Tropical Ecology*. 2005; (21): 9-19.

SCHROTH G, DA FONSECA G, HARVEY C, GASCON C, VASCONCELOS H, IZAC A. *Agroforestry and biodiversity conservation in tropical landscapes*. Islands Press, Washington, District of Colombia. 2004

SCHWEIGER O, MAELFAIT J, VAN WINGERDEN W, HENDRICKX F, BILLETER R, SPEELMANS M, AUGENSTEIN I, AUKEMA B, AVIRON S, BAILEY D, BUKACEK R, DIEKÖTTER T, DIRKSEN J, FRENZEL M, HERZOG F, LIIRA J, ROUBALOVA M, BUGTER R. Quantifying the impact of environmental factors on arthropod communities in agricultural landscapes across organizational levels and spatial scales. *Journal of Applied Ecology*. 2005; 42:1129-1139.

SHAHABUDDIN, SCHULZE C, TSCHNARNTKE T. Changes of dung beetle communities from rainforests towards agroforestry systems and annual cultures in Sulawesi (Indonesia). *Biodiversity and Conservation*. 2005; (14):863-877.

SLADE E, MANN D, LEWIS O. Biodiversity and ecosystems function of tropical forest dung beetles under contrasting logging regimes. *Biological Conservation*. 2011;144: 166-174.

SMITH C, FAHRIG L, FRANCIS M. Landscape size affects the relative importance of habitat amount, habitat fragmentation, and matrix quality on forest birds. *Ecography*. 2011; 34:103-113.

SOUSA P, BOLGER T, DA GAMA M, LUKKARI T, PONGE F, SIMON C, TRASER G, VANBERGEN J, BRENNAN A, DUBS F, IVITS E, KEATING A, STOFER S, WATT D. Changes in Collembola richness and diversity along a gradient of land-use intensity: a pan European study. *Pedobiologia*. 2006;50:147-156.

SPECTOR S, AYZAMA S. Rapid turnover and edge effects in dung beetle assemblages (Scarabaeidae) at a Bolivian neotropical forest-savanna ecotone. *Biotropica*. 2003;35: 394-404.

SPECTOR S. Scarabaeinae dung beetle (Coleoptera: Scarabaeidae: Scarabaeinae): An invertebrate focal taxon for biodiversity research and conservation. *The Coleopterists Bulletin, Monograph Number*. 2006; 5:71-83.

STEFFAN-DEWENTER I, MÜNZENBERG U, BÜRGER C, THIES C, TSCHARNTKE T. Scale-dependent effects of landscape context on the three pollinator guilds. *Ecology*. 2002; 83:1421-1432.

STEINFELD H, GERBER P, WASSENAAR T, CASTEL V, ROSALES M, DE HAAN C. *Livestock's Long Shadow: Environmental Issues and Options*. Food and Agriculture Organization of the United Nations, Rome, Italy. 2006.

- STRATFORD J, ROBINSON W, Gulliver travels to the fragmented tropics: geographic variation in mechanisms of avian extinction. *Frontiers Ecological Environment*. 2005; 3:85-92.
- TALLMON D, JULES E, RADKE N, MILLS L. Of mice and men and trillium: cascading effects of forest fragmentation. *Ecological Applications*. 2003; 13:1193-1203.
- THOMAS D, BARTON D. Interactions between livestock production systems and the environment. Impact domain: Crop-livestock interactions. Commission of the European Union. 1995.
- THORNTON D, BRANCH L, SUNQUIST M. Passive sampling effects and landscape location alter associations between species traits and response to fragmentation. *Ecological Applications*. 2011; 21:817-829.
- TILMAN D, FARGIONE J, WOLFF B, D'ANTONIO C, DOBSON A, HOWARTH R, SCHINDLER D, SCHLESINGER W, SIMBERLOFF D, SWACKHAMER D. Forecasting agriculturally driven global environmental change. *Science*. 2001; 292:281-284.
- TRZCINSKI M, FAHRIG L, MERRIAM G. Independent effects of forest cover and fragmentation on the distribution of forest breeding birds. *Ecological Applications*. 1999; 9(2):586-593.
- TSCHARNTKE T, KLEIN A, KRUESS A, STEFFAN-DEWENTER I, THIES C. Landscape perspectives on agricultural intensification and biodiversity–ecosystem service management. *Ecology Letters*. 2005; 8:857-874.
- TSCHARNTKE T, STEFFAN-DEWENTER I, KRUESS A, THIES C. Contribution of small habitat fragments to conservation of insect communities of grassland-cropland landscapes. *Ecological Application*. 2002.
- TURNER A. Freshwater snails alter habitat use in response to predation. *Animal Behaviour*. 1996; 51(4): 747-756.
- VALDÉS A. Modelos de paisaje y análisis de fragmentación: de la biogeografía de islas a la aproximación de paisaje continuo. *Revista científica y técnica de ecología y medio ambiente: Ecosistemas*. 2011; 20(2):11-20.
- VAZ-DE-MELLO F, EDMONDS W, OCAMPO F, SCHOOLMEESTERS P. A multilingual key to the genera and subgenera of the subfamily Scarabaeinae of the New World (Coleoptera: Scarabaeidae). *Zootaxa*. 2011; 2854:1-73.
- VICKERY J, FEBER R, FULLER R. Arable field margins managed for biodiversity conservation: a review of food resource provision for farmland birds. *Agric. Ecosystem Environments*. 2009; 133:1-13.
- VULINEC K, LAMBERT J, MELLOW D. Primate and dung beetle communities in secondary growth rain forests: implications for conservation of seed dispersal systems. *International Journal of Primatology*, 2006; 27:855-879.
- VULINEC K. Dung beetle communities and seed dispersal in primary forest and disturbed land in Amazonia. *Biotropica*. 2002; (34):297-309.

WASSENAAR T, GERBER P, VERBURG P, ROSALES M, IBRAHIM M, STEINFELD H. Projecting land use changes in the Neotropics: the geography of pasture expansion into forest. *Global Environmental Change*. 2007; 17:86-104.

WHITTAKER R. Evolution and measurements of species diversity. *Taxon*; 1972; 21:213-251.

WHITTINGHAM M, SWETNAM R, WILSON J, CHAMBERLAIN D, FRECKLETON R.P. Habitat selection by yellowhammers *Emberiza citrinella* on lowland farmland at two spatial scales: implications for conservation management. *J. Applied Ecology*. 2005; 42:270-280.

WILCOVE D.S, McLELLAN H, DOBSON A.P. Habitat fragmentation in the temperate zone. *Conservation Biology: The science of scarcity and diversity*. M. E Solé, Editor; 1986.