



UNIVERSIDAD NACIONAL DE COLOMBIA

**ESCARABAJOS PASÁLIDOS (COLEOPTERA:
PASSALIDAE) EN UN GRADIENTE DE DISTURBIO
EN LOS ROBLEDALES DEL PARQUE MUNICIPAL
DE TIPACOQUE - BOYACÁ**

Nini Johanna Beltrán Martín

Universidad Nacional de Colombia
Facultad de Ciencias, Departamento de Biología
Bogotá, Colombia
2014

ESCARABAJOS PASÁLIDOS (COLEOPTERA: PASSALIDAE) EN UN GRADIENTE DE DISTURBIO EN LOS ROBLEDALES DEL PARQUE MUNICIPAL DE TIPACOQUE - BOYACÁ

Nini Johanna Beltrán Martín

Código: 190439

Tesis o trabajo de investigación presentada(o) como requisito parcial para optar al título de:
Magister en Ciencias- Biología

Director (a):

Magister en Ciencias-Biología, Germán Domingo Amat-García

Profesor asociado

Codirector (a):

Magister en Ciencias Agrarias, Alexander Sabogal González

Coordinador Laboratorio de Artrópodos, Centro Internacional de Física

Línea de Investigación:

Manejo y conservación de la vida silvestre

Universidad Nacional de Colombia

Facultad de Ciencias, Departamento de Biología

Bogotá, Colombia

2014

Dedicatoria:

A ti por estar siempre a mi lado.

A mi hija por su amor, comprensión y apoyo en esta tarea.

A Mario por su apoyo y amor.

A mi familia por su gran apoyo, compañía y por creer en mí.

A Stellita por ser mi apoyo incondicional en la vida y por sus palabras de aliento.

Agradecimientos

A la Universidad Nacional de Colombia por permitirme formarme en la mejor Universidad de Colombia.

Al grupo Insectos de Colombia por financiarme parte de este proyecto de investigación, sin el cual no se habría podido realizar.

Al ICN por permitirme revisar la colección y por sus instalaciones.

Al Centro Internacional de Física por recibirme como huésped becario y por el uso de los laboratorios.

Al profesor Germán Amat por sus correcciones, por permitirme ser parte de este proyecto, por su gestión, y colaboración en campo.

A la alcaldía de Tipacoque Boyacá quienes nos recibieron con agrado, por su hospitalidad y por permitirme conocer un lugar maravilloso, el Parque Natural Municipal Robledales de Tipacoque.

A don Jebrail, Sra. Nidia, y su familia que nos colaboraron y recibieron en sus casas y por su afecto.

A mis compañeros de campo Carlos Julián, Karen, Paola por su apoyo incondicional y su colaboración en esos largos viajes.

A mis auxiliares de campo Efraín, Carlos, Danilo, Miguel quienes me ayudaron, sin ustedes esto no sería cierto, además no habría podido volver.

A Alex mi codirector por sus valiosas enseñanzas, tiempo y lo más importante por ser mi amigo y enseñarme el verdadero valor de las personas que nos hacen mejores.

A mi profesor Alexis por su tiempo, por enseñarme, guiarme y ser tan buena persona conmigo.

Al profesor Orlando Vargas por acompañarnos a campo, por su tiempo en las asesorías y por ser un ejemplo.

A mis profesores Olga Montenegro, Hugo López, Diego Giraldo, Orlando Rangel de quienes aprendí muchas cosas valiosas para mi formación.

Al Profesor Pedro Reyes por su colaboración en la determinación de los especímenes y por sus valiosas enseñanzas.

A Larry Jimenez-Ferbans y Carlos Cultid por sus asesorías y por su tiempo.

A las secretarías de posgrados y del departamento de Biología Claudia, Nidia y Luz Angela que me colaboraron de mil maneras y por su arduo trabajo.

A los amigos que conocí en este recorrido Néstor, Liz, Jorge H, Margarita, Nubia, Zulima, Diana, Dieguito, Jhon, Carlitos, Milton, Andrés, Nata.

A mis compañeros de laboratorio en el CIF con quienes he compartido momentos muy valiosos, porque me siento como en mi casa.

A Ceci quien me acompañó en esta recta final y ha sido un apoyo increíble para poder culminar esta etapa, por darme su amistad, por ser tan bonita conmigo, por las traspachadas, por las canciones, por las conversaciones en whassap y en el fijo.

A Has por darme ánimo constantemente y por acompañarme durante todo el proceso.

A Fredy quien me ha acompañado desde el pregrado y de quien he aprendido la fortaleza y la disciplina, por escucharme y por los almuerzos de 20 minutos.

A mi tía Flor Alba y mis primos Danny y Leguy quienes me apoyaron en todo este proceso y creyeron en mí.

A mi cuñado Cristo por su apoyo y ser un ejemplo de vida, a mi hermana Gaby por su ayuda incondicional, y a mis sobrinos por ser tan especiales.

Resumen

El presente estudio evaluó la composición de los pasálidos en un gradiente de disturbio, en cuatro hábitats del Parque Natural Municipal Robledales de Tipacoque (Boyacá-Colombia). Este robledal está ubicado en la cordillera Oriental y hace parte del corredor biológico Guantiva-Iguaque-La Rusia. Se realizó el muestreo entre los 2750 y 2900 m, durante 5 salidas entre el 2012 y 2013. Se revisaron los troncos en diferentes estados de descomposición (1, 2, 3 y 4) presentes en cuatro hábitats (interior de bosque, borde, claros naturales y potrero). Los troncos fueron clasificados en cuatro categorías de acuerdo al diámetro: categoría 1, 2, 3 y 4. Se midió el largo y ancho de cada tronco para estimar el volumen. Con el fin de reconocer, la ubicación y composición de los grupos familiares en cada tronco se removió la madera por capas. En cada galería se midió el volumen, la humedad y la temperatura. Se revisaron 112 troncos de los cuales 57 presentaban grupos familiares donde se capturaron 1.028 individuos pertenecientes a dos tribus, dos géneros y cinco especies. Se encontraron 517 adultos, 32 pupas, 436 larvas y 43 huevos. Las especies encontradas fueron: *Passalus curtus* (30,7%), *Passalus irregularis* (25,41%), *Passalus quyefutynsuca* (21,4%), *Popilius gibbosus* (14,56%), *Passalus sp* (7,82%). Las cinco especies se encontraron en todos los hábitats pero con una frecuencia diferente. La mayor abundancia se encontró en el interior de bosque (417) seguido por el borde (313), claros (225) y potrero (68). En los resultados se observa que la abundancia, dispersión y supervivencia de estos escarabajos se ve afectada por el disturbio, en particular por las actividades de tala y la remoción de los troncos caídos. A nivel de microhábitat se encontraron todas las especies en la subcorteza, albura y duramen, sin embargo cada especie cambia sus preferencias en función del gradiente de disturbio. En congruencia con lo anterior el análisis de amplitud de nicho trófico muestra que en los diferentes hábitats las especies presentan diferentes grados de especificidad por los recursos. Finalmente, los valores de biomasa más altos se presentan en el interior de bosque y la especie con la mayor cantidad de biomasa es *P. curtus*.

Palabras clave: Coleópteros saproxilófagos, bosque de roble, deforestación, ensamble, cordillera Oriental de Colombia, gremio.

VIII ESCARABAJOS PASÁLIDOS (COLEOPTERA: PASSALIDAE) EN UN GRADIENTE DE DISTURBIO EN LOS ROBLEDALES DEL PARQUE MUNICIPAL DE TIPACOQUE - BOYACA

Abstract

The present study evaluates the composition of Passalids in a disturbed gradient. The study was developed in four hábitats of the Parque Natural Municipal Robledales de Tipacoque (Boyacá-Colombia). This oak forest is situated in the eastern chain of the Andean Mountains, and is part of the biological hall named Guantiva-Iguaque-La Rusia. We sampled between 2,750 and 2,900 m a s l. and the study was developed over five sampling seasons, between the years 2012 and 2013. We inspected trunks according to the decomposition level (1, 2, 3 y 4) in the all hábitats (forest, border, gap, and grass field). According to the diameter, trunks were classified in some categories: trunk-based and branches level 1, 2 and 3. We measure length and width of each trunk for the volume estimations and removed the layers of wood to find the family groups of passalids beetles. In each trunk, we measured the temperature, humidity and volume of each the passilids beetle's tunnels. We searched through 112 trunks and discovered 57 that had the presence of beetles. In total, we collected 1,028 specimens that belonged to 2 tribes, 2 genera and 5 species. We found 575 adults, 32 cocoons, 436 larvae, and 43 eggs. The species we found were *Passalus curtus* (30,7%), *Passalus irregularis* (25,41%), *Passalus quyefutynsuca* (21,4%), *Popilius gibbosus* (14,56%), *Passalus sp* (7,82%). These five species were found among all hábitats and had different frequencies. The most abundant hábitat was the forest (417), followed by the border (313), the gap (225), and the fields of grass (68). Our results suggest that the abundance, dispersion, and survival of beetles is affected by disturbance activities like trunks removal or the chop down. At microhábitat scale all species were found in the subcorteza, albura y duramen, nevertheless each species presented different level preference in the disturbance gradient. In addition, the tropic niche analysis showed that the species in the hábitats presented different sources specificity. Finally, In terms of biomass the highest values are present inside the forest and the species with the highest values in biomass is *P. curtus*.

Keywords: Saproxilyc beetle, Oak forest, deforestation, assemble, Eastern Andean mountain, guild.

Contenido

	Pág.
Resumen	VII
Abstract	VIII
Contenido	X
Lista de figuras.....	1
Lista de tablas	3
Lista de anexos:	4
Introducción	5
Capítulo 1: generalidades y objeto de estudio	4
1.1 Marco teórico.....	4
1.1.1 Insectos saproxilófagos.....	4
1.1.2 Biología de los Passalidae (Coleoptera)	5
1.1.3 Teoría ecológica del disturbio y las perturbaciones	6
1.1.4 Los insectos como bioindicadores.....	9
1.1.5 La respuesta de los insectos al disturbio	10
1.1.6 Concepto de gremio.....	11
1.1.7 Concepto de nicho:.....	13
1.2 Antecedentes	14
1.3 Planteamiento del problema	17
1.4 Objetivos	18
1.4.1 Objetivo general	18
1.4.2 Objetivos específicos	18
1.5 Área de estudio:	18
1.6 Métodos.....	22
1.6.1 Trabajo de campo	22
1.6.2 Tiempo y técnicas de muestreo	24
1.6.3 Laboratorio.....	26
1.6.4 Análisis de datos	26
1.7 Literatura citada	27

Capítulo 2: Ensamble de pasálidos en un gradiente de disturbio en un fragmento de Bosque de Roble del Parque Natural Municipal de Tipacoque - Boyacá.....	42
2.1 Resumen.....	42
2.2 Introducción	43
2.3 Materiales y métodos	44
2.3.1 Análisis estadísticos:	45
2.4 Resultados	46
2.4.1 Composición de especies y dominancia	46
2.4.2 Volumen de los troncos y galerías por hábitat.....	47
2.4.3 Adultos por galería por diámetro del tronco.....	49
2.5 Discusión	51
2.6 Conclusiones:	59
2.6.1 Recomendaciones:	59
2.7 Literatura citada.....	60
Capítulo 3: caracterización de los gremios de pasálidos en un gradiente de disturbio en los robledales del Parque Natural Municipal de Tipacoque - Boyacá.	72
3.1 Resumen:	72
3.2 Introducción:	73
3.3 Materiales y métodos:.....	73
3.3.1 Análisis estadísticos:	75
3.4 Resultados:.....	76
3.4.1 Temperatura y humedad de galerías.....	77
3.4.2 Morfometría:.....	78
3.4.3 Masa corporal:	79
3.4.4 Gremios:	80
3.4.5 Biomasa:	85
3.4.6 Análisis nicho	86
3.5 Discusión:	90
3.5.1 Temperatura y humedad.....	90
3.5.2 Morfometría.....	90
3.5.3 Análisis de nicho:.....	94
3.6 Conclusiones	97
3.7 Literatura citada.....	98
Capítulo 4: Conclusiones y recomendaciones.....	101
4.1 Conclusiones	101
4.2 Recomendaciones	102
Anexos.....	104

Lista de figuras

	Pág.
Figura 1.1 Área de estudio Parque Natural Municipal Robledales de Tipacoque (PNMRT).....	20
Figura 1.2 Perfil vegetal de la zona de estudio de 2750 -2900 m.....	21
Figura 1.3 Sitios seleccionados para el muestreo de pasálidos en un fragmento de bosque del PNMRT.....	23
Figura 1.4 Galerías construidas por los Pasálidos	26
Figura 1.5 Toma de variables micro climáticas dentro del tronco.....	27
Figura 2.1 Número de individuos para cada especie en cada hábitat.....	49
Figura 2.2 Volumen de troncos efectivos (cm ³) por hábitat y diámetro de los troncos (m).....	50
Figura 2.3 Índice de dominancia de Simpson (D) entre hábitats.....	51
Figura 2.4 Promedio del volume del tronco para cada hábitat.....	52
Figura 2.5 Promedio de adultos por galería (cm ³) por categoría de tronco.....	53
Figura 2.6 Consumo promedio por especie para cada hábitat	54
Figura 3.1 Distribución de las abundancias de pasálidos por microhábitat en los hábitats del Parque Natural Municipal Robledales de Tipacoque.....	77
Figura 3.2 (PCA) Análisis de componentes principales de caracteres morfométricos de las especies de pasálidos	78
Figura 3.3 Masa corporal en mg para cada especie	79
Figura 3.4 Biomasa total por hábitat	80

2 ESCARABAJOS PASÁLIDOS (COLEOPTERA: PASSALIDAE) EN UN GRADIENTE DE DISTURBIO EN LOS ROBLEDALES DEL PARQUE MUNICIPAL DE TIPACOQUE - BOYACA

Figura 3.5 Temperatura vs humedad de las galerías por lugar y Hábitat	81
Figura 3.6 Número de individuos de cada gremio por hábitat.....	82
Figura3.7 Porcentaje de gremios por especies de pasálidos.....	82
Figura3.8 Aporte de biomasa por gremios por especie.....	83
Figura 3.9 Aporte de biomasa por gremios por hábitat.....	84
Figura 3.10 Analisis de correspondencia canonica de la comunidad de pasálidos (densidad) P: potrero, IB: interior de bosque, C: Claros, B: Borde, abreviaciones de especies: Ppi: <i>Passalus (Pertinax) irregularis</i> , Ppc: <i>Passalus (Passalus) curtus</i> , Pp 1: <i>Passalus (Pertinax) sp 1</i> , Ppq: <i>Passalus (Pertinax) quyefutynsuca</i> ,Pg: <i>Popilius gibbosus</i>	85
Figura 3.11 Amplitud de nicho trofico en pasálidos (FNB).....	86
Figura3.12 Coincidencia de especies de pasálidos por troncos.....	

Lista de tablas

	Pág.
Tabla 1.1 Características de los tipos de disturbio (Pickett and White, 1985).....	8-9
Tabla 1.2 Indicadores para la caracterización del estado de conservación en los hábitats de estudio.....	24-25
Tabla 2.1 Abundancias de especies de Passalidae por hábitat en el Parque Natural Municipal Robledales de Tipacoque.....	48
Tabla 3.1 Distribución de las abundancias de pasálidos por grupo familiar.....	76
Tabla 3.2 Solapamiento de nicho trófico (TNO) de los pasálidos del Parque Natural Regional Robledales de Tipacoque	86

4 ESCARABAJOS PASÁLIDOS (COLEOPTERA: PASSALIDAE) EN UN GRADIENTE DE DISTURBIO EN LOS ROBLEDALES DEL PARQUE MUNICIPAL DE TIPACOQUE - BOYACA

Lista de anexos:

Anexo 1. Tabla de datos de las abundancias de los pasálidos por grupos familiares en el Parque Natural Municipal Robledales de Tipacoque.

Anexo 2. Fotografías de las especies

Anexo 3. Fotografías de las alas

Anexo 4. Tabla de datos de las medidas morfométricas .

Anexo 5. Prueba de χ^2 de los aportes de biomasa de cada especie a cada hábitat.

Anexo 6. Prueba de χ^2 de los aportes de cada gremio a cada hábitat.

Anexo 7. Fotografías de las galerías de los pasálidos

Introducción

Las transformaciones en las comunidades tanto vegetales como animales se generan por disturbios naturales o antrópicos como los cambios climáticos, vientos, huracanes, el uso de la tierra y la tala de los bosques (Thonike et al. 2001, Jeffries et al. 2006), produciendo efectos profundos en los ecosistemas, en los paisajes y en las poblaciones humanas, por lo tanto son claves en conducir a una heterogeneidad espacial y temporal, como un agente de selección en la evolución de las especies (Sousa 1984, Pickett & White 1985, Turner 2010).

Los regímenes de disturbio están relacionados con la dinámica temporal y espacial después de largos periodos, que incluye características como distribución espacial, frecuencia, periodo de rotación, tamaño, intensidad y severidad; factores que determinan la magnitud de los mismos en los ecosistemas (Turner 2010). Los resultados del disturbio por las actividades humanas han promovido la presión de sobreexplotación, generando la extinción de especies, pérdida de la estructura y función de los ecosistemas, pérdida del hábitat como una de las causas de la disminución de la diversidad y el impacto más importante sobre los bosques del trópico (Laurance 1999, Primack et al. 2001, Winfree et al. 2009).

Entre los disturbios presentes en Colombia el mayor impacto ha sido la rápida expansión humana en las zonas alto andinas que han sufrido la transformación de sus coberturas vegetales, por los usos de la tierra para agricultura, extracción de madera y ganadería (Etter et al. 2006), ya que históricamente la mayor parte de la población se ha concentrado en los Andes (Colmenares 1999, Herrera 2000), con altos niveles de urbanización e industrialización. Una evaluación realizada por Armenteras (2003) de la fragmentación y pérdida de hábitat de la región andina identifica que los bosques de roble son el ecosistema más amenazados y los resultados del trabajo realizado por Etter et al. (2006) asignan a estos bosques un nivel de amenaza intermedio, pero Cardenas et al. (2006) los clasifica como vulnerable de acuerdo a la clasificación de la Union Internacional de Conservación de la Naturaleza (UICN).

6 ESCARABAJOS PASÁLIDOS (COLEOPTERA: PASSALIDAE) EN UN GRADIENTE DE DISTURBIO EN LOS ROBLEDALES DEL PARQUE MUNICIPAL DE TIPACOQUE - BOYACA

Los bosques de roble son uno de los ecosistemas más importantes de los bosques andinos de Colombia, se encuentran distribuidos en 18 departamentos entre los 750 y 3450 metros de altitud, dominados por *Quercus humboldtii* (Bondpland) que se distribuyen en las tres cordilleras andinas, pero en la cordillera Oriental persisten los bosques de roble más extensos del país, formando el corredor de conservación Guantiva-La Rusia-Iguaque ocupando una superficie de 141.293 ha de las cuales están protegidas 12.375 representando un 7,9 %, dentro de las cuales se encuentra el Parque Natural Municipal Robledales de Tipacoque (Armenteras et al. 2003, Avella et al. 2010). Los robledales se consideran el hábitat de varias especies amenazadas y endémicas a nivel nacional, además de los bienes y servicios que prestan, ya que regulan la mayor parte de la oferta hídrica de las cuencas de los ríos Suarez y Chicamocha abasteciendo gran parte de las poblaciones de los departamentos de Santander y Boyacá (Solano et al. 2005, Avella et al. 2010).

Es importante resaltar que debido al alto grado de fragmentación de estos bosques es necesario promover áreas de protección alrededor de los santuarios y parques naturales, que se pueden considerar como áreas prioritarias para la conservación (Armenteras et al. 2003), no solo para los bosques sino para los organismos que viven en el, y que cumplen una función importante en la degradación de la madera; como el caso de los pasálidos, familia de coleópteros que vive dentro de los troncos en descomposición, cumpliendo una función ecológica al ayudar en el reciclaje de la materia orgánica (Schuster 2006). Su permanencia en los troncos se presenta debido a que cumplen todo su ciclo de vida dentro de estos, permitiendo su estabilidad por el refugio y el alimento que les ofrece (Reyes-Castillo 2002). Los pasálidos son escarabajos saproxilófagos y subsociales, que aceleran la degradación de la madera, reintegrándola al ciclo del carbono, ya que pueden procesar desde un tercio a una cuarta parte de los troncos podridos donde viven (Morón 1985, Castillo & Reyes-Castillo 1997). El comportamiento subsocial incluye un grupo familiar compuesto por una pareja fundadora monógama, larvas, adultos y huevos, con un solapamiento generacional que permite la cooperación entre adultos progenitores y teneales al cuidado de las larvas, los adultos proveen la comida: madera triturada y heces (Schuster & Schuster 1997, Castillo & Reyes-Castillo 1997).

Las investigaciones desarrolladas en este grupo resaltan su importancia a nivel ecológico, pero también su importancia en la conservación de especies endémicas y de distribución restringida en los ecosistemas de montaña, que se ven afectados por los disturbios y la deforestación de los

bosques, por esta razón esta propuesta tiene como objetivo evaluar la respuesta de los escarabajos pasálidos a la disponibilidad del sustrato bajo un gradiente de disturbio en la región de Tipacoque-Cordillera Oriental.

Capítulo 1: generalidades y objeto de estudio

1.1 Marco teórico

1.1.1 Insectos saproxilófagos

Los insectos saproxílicos se definen como aquellos que son “dependientes”, durante una parte de su ciclo de vida, de la madera muerta o de árboles muertos (en pie o caídos), o sobre la madera que colonizan los hongos (Speight 1989). Los pasálidos son considerados saproxilófagos, hábito que permite la incorporación de la madera en los ciclos de nutrientes (Gray 1946, Larroche & Grimaud 1988, Castillo & Morón 1992, Amat-García et al. 2004), además comparten la dependencia de la madera muerta con otros grupos como cerambícidos, lucánidos y cetoninos, pero a diferencia de estos grupos los pasálidos cumplen la totalidad de su ciclo de vida en los troncos en descomposición (Reyes-Castillo 2000).

Algunas investigaciones recientes han manifestado la sensibilidad de este grupo de insectos al manejo forestal. Esta sensibilidad es producto de su asociación con el hábitat que tiende a disminuir en los bosques manejados, algunas características de las especies que tiene una baja dispersión presentan una mayor alteración en relación a la fragmentación inducida por el hombre, que interrumpe la continuidad del hábitat (Grove 2002), disminuyendo la conectividad entre troncos siendo un factor limitante para muchas especies de insectos saproxilófagos con menor vagilidad (Speight 1989).

Los troncos en descomposición constituyen uno de los recursos más importantes en los bosques tropicales (Galindo-Cardona et al. 2007), no solo para los grupos de organismos que se alimentan de este recurso, sino para la dinámica de reciclaje de nutrientes, conformando unidades ecológicas particulares, cuyas condiciones ambientales propician el establecimiento de una gran variedad de organismos a lo largo de su degradación y su integración al humus del suelo (Graham 1925, Mason & Odum 1967, Reyes-Castillo & Halffter 1983), además, los microorganismos y la fauna juegan un papel fundamental en el retorno al suelo de los nutrientes inmovilizados durante largo tiempo en

la madera de los árboles y su descomposición parece influir en las condiciones del suelo forestal (Adams 1915, Swift et al. 1979, Reyes-Castillo 2002).

Se calcula que los saproxilófagos reciclan al año el equivalente a un 50% de la hojarasca que se descompone del suelo (Speight 1989) y dentro de la comunidad de pasálidos se estima que pueden desmenuzar un 33% de la madera caída disponible en un pinar y el 42% de la que existe en un bosque mixto de pino encino (Morón 1985).

Además, se ha evidenciado que se presentan procesos de sucesión en la degradación de la madera muerta. Preiss & Catts (1968) encontraron una mayor actividad de producción de detritus durante las primeras etapas de colonización del tronco, con un promedio de 6,1 g de detritus seco procesado por individuo en una semana que es cinco veces el peso fresco de un pasálido adulto, aunque Castillo & Morón (1992) proponen a partir de sus experimentaciones que algunas especies pueden procesar 4,5 veces su propio peso.

1.1.2 Biología de los Passalidae (Coleoptera)

Los pasálidos pertenecen a una familia de coleópteros que se distribuyen principalmente en zonas tropicales y templado-húmedas del mundo, se divide en dos subfamilias: Aulacocyclinae y Passalinae, la primera se encuentra en el Oriente de Asia, Australia y Oceanía, y la segunda se divide en dos tribus: Passalini que es pantropical y Proculini restringida a las Américas, organización propuesta por Reyes-Castillo (1970). El planteamiento de una nueva clasificación: Boucher (2006) planteó una clasificación, Passalidae dividida en dos subfamilias y siete tribus, mientras que Fonseca et al. (2011) la divide en dos subfamilias con cinco tribus. Gillogly (2005) no propone ninguna nueva clasificación a nivel de la familia.

La diversidad del grupo alcanza un valor máximo alrededor de 1000 especies (Boucher 2005) con la mayor diversificación en los trópicos; la gran mayoría vive dentro de los troncos en descomposición. Su permanencia en los troncos se presenta debido a que cumplen todo su ciclo de vida dentro de estos, por el refugio y el alimento que les ofrece (Reyes-Castillo 2002). El comportamiento subsocial incluye un grupo familiar compuesto por una pareja fundadora monógama, larvas, pupas, adultos y huevos, los cuidados de la cría, cooperación entre adultos progenitores e hijos (Schuster & Schuster 1997, Castillo & Reyes-Castillo 1997). En Colombia la familia está compuesta cerca de 100 especies (Amat et al. 2004).

6 ESCARABAJOS PASÁLIDOS (COLEOPTERA: PASSALIDAE) EN UN GRADIENTE DE DISTURBIO EN LOS ROBLEDALES DEL PARQUE MUNICIPAL DE TIPACOQUE - BOYACA

Este grupo es de fácil reconocimiento por su color negro, presenta una homogeneidad morfológica externa, no presentan dimorfismo sexual y polimorfismo intra-específico (Boucher 2006) con estrías en los élitros; el protórax está separado de los élitros por una cintura cilíndrica con el escutelo visible. Las antenas son lameladas generalmente de 3 a 6 (Boucher 2006, Reyes-Castillo 1970). Para la identificación de los géneros es importante reconocer un conjunto de caracteres como: estructura medio-frontal, número de artejos en la masa antenal, forma del borde del labro, borde cefálico, forma del prosternon y la punteadura del metasternon.

Su ciclo de vida es relativamente rápido (3 a 4 meses), con una alta longevidad en los adultos de 1 a 2 años. Presentan un solapamiento en al menos una generación. Las larvas y adultos presentan sistemas de comunicación quimiosensoriales, un complejo acústico, y transmisión de microorganismos esenciales para la degradación de la celulosa (Boucher 2006); la cópula se presenta dentro de la galería construida por una pareja fundadora monógama (Castillo et al. 1989, Schuster 1997).

1.1.3 Teoría ecológica del disturbio y las perturbaciones

La perturbación y el disturbio han sido usados erróneamente como sinónimos, la perturbación ha sido considerada como cualquier cambio en un parámetro que define un sistema (Loucks 1975). El problema con aplicar este término a sistemas naturales es la dificultad con separar “perturbación” desde la variación en los parámetros del sistema. Sin embargo, el término “perturbación” es más usado en tres contextos (Pickett & White 1985).

- Cuando los parámetros o comportamientos que definen un sistema han sido explícitamente definidos.
- Cuando una perturbación es nueva en un sistema (algunas perturbaciones humanas).
- Cuando la perturbación es directa bajo la luz de un experimento control. En este caso una perturbación es una salida (explícitamente definida) de un estado normal (también definido explícitamente).

Es poco probable que los ecosistemas naturales se puedan caracterizar con suficiente detalle para justificar el uso frecuente de la perturbación. Sin embargo, esto sigue siendo una posibilidad en el

contexto de los tratamientos experimentales, los modelos de simulación, el microcosmos bajo el control del investigador y los componentes de un sistema natural (Pickett & White 1985).

Por el contrario, un disturbio es cualquier evento relativamente discreto en el tiempo que altera la estructura de una población, comunidad o ecosistema, y cambia los recursos, la disponibilidad del sustrato o el ambiente físico (Whittaker 1953, Sousa 1984, Pickett & White 1985, Platt et al. 2003). Los efectos del disturbio varían en escala o área, frecuencia e intensidad (Vargas et al. 2010)

La escala está relacionada con los parches de espacios abiertos creados por disturbios físicos que varían en tamaño, algunos son pequeños, cuando un solo animal o planta es removido del sustrato; en el extremo opuesto, algunos disturbios pueden despojar grandes sectores de animales y plantas (Pickett & White, 1985, Gleen-Lewin & van der Maarel 1992).

Por otro lado, la frecuencia determina el intervalo de tiempo después de la recolonización y puede ocurrir desde el último evento de disturbio (Pickett & White 1985, Miller et al. 2011). Algunos disturbios pueden clasificarse como raros, si ocurren una sola vez durante el lapso de vida de las especies más longevas; o frecuentes, si ocurren muchas veces dentro del lapso de vida de las especies menos longevas (Noble & Slatyer 1980). En la mitad del espectro están los disturbios recurrentes, como fuegos, inundaciones, eventos climáticos extremos y ataque de plagas. Existen también disturbios continuos, como el pastoreo intensivo, los cuales suelen tener un impacto significativo sobre las comunidades, especialmente, sobre aquellos ecosistemas que no han evolucionado con este disturbio como parte de su dinámica (Vargas et al. 2010).

Y por último, la magnitud del disturbio, que se relaciona con la fuerza, intensidad o severidad del evento temporal en un área (Vargas et al. 2010), el grado de daño causado por la fuerza de un disturbio depende de:

a) La magnitud de la fuerza, b) características fisiológicas y morfológicas del organismo a trabajar
c) la naturaleza del sustrato en el cual los organismos se unen. Una gran fuerza de disturbio puede causar un daño intensivo; sin embargo el tamaño de un organismo, y la forma y magnitud de la fuerza afecta este encuentro (Sousa 1984) (Tabla 1.1).

Tabla 1.1 Características de los tipos de disturbio (Adaptado de Pickett & White, 1985)

Descriptor	Definición	Unidad	Indicador
------------	------------	--------	-----------

8 ESCARABAJOS PASÁLIDOS (COLEOPTERA: PASSALIDAE) EN UN GRADIENTE DE DISTURBIO EN LOS ROBLEDALDES DEL PARQUE MUNICIPAL DE TIPACOQUE - BOYACA

Distribución	Distribución espacial, incluye relaciones geográficas, topográficas, ambientales y gradientes de la comunidad.	Área (ha)	Distribución de los troncos en descomposición por el gradiente de disturbio.
Frecuencia	Medida del número de eventos por periodo de tiempo. Se usa la probabilidad del disturbio cuando se expresa como una fracción decimal de eventos por año.	Años	40 años
Área	Área del disturbio, puede ser expresada como área por evento, área por periodo de tiempo, área por evento por periodo de tiempo, o el área total por tipo de disturbio por periodo de tiempo. Frecuentemente se da como un porcentaje del área total disponible.	100 m ²	Área por tipo de disturbio por periodo de tiempo.
Magnitud	Intensidad: Fuerza física por área por tiempo.	Extracción de árboles	Caída natural de los árboles. Extracción selectiva de árboles. Tala masiva.
	Severidad: Impacto en los organismos, comunidad o ecosistema.	Extracción de árboles	Alta, Media, baja.

1.1.4 Los insectos como bioindicadores

La biología de la conservación es una disciplina nueva que tiene como propósito reconocer los atributos de la biodiversidad: composición, estructura y función en cuatro niveles de organización (Genes, especies y poblaciones, comunidades y ecosistemas, y paisajes) con el fin de cumplir sus objetivos: 1) prevenir la degradación del hábitat y la extinción de las especies, 2) restaurar ecosistemas, 3) posibilitar la continuidad de los procesos evolutivos y ecológicos y por último 4) restablecer relaciones sustentables entre las comunidades humanas y los ecosistemas (Primack et al. 2010).

En el caso de la entomología, la conservación tiene como propósito cumplir con objetivos generales, además de: la conservación de hábitats, de especies y la bioindicación (Amat et al. 2000), pero en muchas ocasiones el desconocimiento en algunos de los patrones de diversidad y la carencia de elementos como inventarios, han limitado la inclusión en programas de conservación de un grupo altamente diverso como los artrópodos más específicamente los insectos (Primack et al. 2010).

En general, el uso y la conservación de los artrópodos en Colombia está relacionado con fines alimenticios, decorativos, emblemáticos, identificación de patrones de rareza, endemidad, vulnerabilidad y presión sobre poblaciones, acciones globales dirigidas a la conservación y la zootecnia (Amat-García et al. 2007).

Pero estos últimos enfoques en la conservación de insectos son nuevos y desarrollados como resultado a la gran extinción contemporánea causada por la degradación y la pérdida de hábitats, además de la cosecha excesiva de organismos. Algunas de las acciones que se están desarrollando hacen parte del conocimiento de planes internacionales que incluyen las categorías de amenazas o vulnerabilidad creados por UICN.

Dentro de los aspectos fundamentales en las políticas de conservación es importante tener información sobre la distribución y el grado de endemismo de los grupos biológicos (World Conservation Monitoring Centre 1992), así mismo los rasgos que caracterizan el grado de rareza, restricción geográfica, especificidad de hábitat y bajo tamaño poblacional (Rabinowitz et al. 1986, Samways 1994) que permitan desarrollar estrategias de manejo y conservación no solo de los insectos, sino de las áreas en las que se encuentran y extrapolarlos a áreas más grandes.

Algunos estudios en Guatemala han utilizado a los pasálidos como indicadores ecológicos para diferentes tipos de bosques nublados (Cano 1993) y como indicadores de regiones distintas (Schuster 1992), Schuster (2000) propone utilizar a los pasálidos como organismos indicadores para determinar las regiones de bosques que son más parecidas o diferentes entre sí, áreas que tengan un alto grado de endemismo y/o diversidad, y de acuerdo a los resultados poder priorizar áreas para su conservación.

1.1.5 La respuesta de los insectos al disturbio

Los insectos responden a los cambios ambientales de diferentes formas, ya que algunos pueden representar mecanismos regulatorios que contribuyen a la estabilidad de los ecosistemas, esta respuesta puede ser distinta ya que los disturbios pueden influenciar sus densidades poblacionales (Scholwalter 1984) y después de esto, algunas especies pueden desaparecer o modificar su abundancia, reduciendo o eliminando significativamente las poblaciones locales, además de las características que determinan el modelo de ocurrencia, en tiempo y espacio en áreas que permitan su establecimiento (Basset et al. 1998).

La respuesta de los insectos a la dinámica de los disturbios dependen de su habilidad relativa para localizar y explotar los parches con alteraciones, estos insectos están particularmente adaptados a explotar estos parches y llegar a ser menos abundantes en una comunidad desarrollada en parches sin alteración. Otros insectos son virtualmente eliminados por el disturbio, debido a que estas respuestas dependen del grado de especialidad, de manera que algunos son especialistas y particularmente son más sensibles a los bosques con alteraciones (Basset et al. 1998, Holloway et al. 1992).

El disturbio se presenta como una presión de selección que permite desarrollar una variedad de mecanismos para utilizar los recursos adecuados (Matthews & Matthews 1978), pero a pesar de esta respuesta por parte de los insectos, no todos los grupos responden de la misma forma; esta respuesta de carácter espacio temporal en una comunidad ante el disturbio puede estar afectada por diferentes mecanismos. Lake et al. (1989), muestra la relación entre la diversidad y el gradiente espacial del disturbio que cambia con el tiempo, esta variación espacial en la diversidad se puede explicar, debido a que las comunidades pueden ser sensibles después del disturbio. A lo largo de

un gradiente espacial se puede reconocer si la comunidad en estudio tiene el mismo tiempo para recuperarse (Mackey & Currie 2001).

Según la hipótesis del disturbio intermedio (IDH, por sus siglas en inglés) la diversidad es alta cuando los disturbios son intermedios en las escalas de frecuencia e intensidad, (Connell 1978), y las bajas tasas de disturbio conducen a una baja diversidad de la comunidad de especies dominantes-competitivas, ya que solo persisten las especies que son mejores competidoras y las altas tasas de disturbio conducen a la extinción de todas; sin embargo, la mayoría de las especies están adaptadas al disturbio (Miller 2011). Es importante resaltar que pocas especies pueden persistir o recolonizar repetidamente después de cada disturbio (Mackey & Currie 2001), evidenciando una mayor sensibilidad a este fenómeno que puede ocasionar la pérdida de estas especies.

El IDH puede ser explicado como el resultado de la acción del disturbio que reduce el efecto de la dominancia competitiva, ya que la competencia puede regular la riqueza de las especies con un amplio intervalo de regímenes de disturbio, y esta exclusión competitiva puede ser acelerada por el disturbio, permitiendo que las especies tengan una compensación entre ellas, desarrollando la habilidad de competir y de tolerar el disturbio, y como resultado de la distinción matemática de mecanismos de coexistencia (Mackey & Currie 2001, Miller 2011). Varios autores sugieren que la predicción del IDH depende de un número de prerequisites: como la exclusión competitiva (Connell), un gran grupo regional de especies (Osman), múltiples estados en la sucesión (Collins y Glenn), una compensación entre la tolerancia y la competencia (Dial y Roughgarden) y entre la competencia y la colonización (Petraitis et al.) (Svennson 2007).

1.1.6 Concepto de gremio

Las comunidades en la naturaleza presentan diferentes interacciones que les permite explotar los recursos de forma diferente, el concepto de gremio ha sido ampliamente usado en la ecología, con una diversa discusión del término, que ha sido definido como un grupo de especies que explotan la misma clase de recursos ambientales de forma similar (Root 1967), es importante resaltar que las comunidades pueden ser divididas como unidades ecológicas, que no están restringidas por relaciones entre grupos taxonómicos o relaciones filogenéticas (Adam 1985, Blondel 2003), el gremio también puede ser definido como un conjunto de especies simpátricas que expresan preferencias por un conjunto común de recursos que pueden ser resueltos en una sola dimensión, o grandes unidades que tienen un rol funcional grueso, desde su tamaño, también es probable que tengan un nivel bajo de solapamiento espacial y de interacción (Adam 1985).

12 ESCARABAJOS PASÁLIDOS (COLEOPTERA: PASSALIDAE) EN UN GRADIENTE DE DISTURBIO EN LOS ROBLEDALDES DEL PARQUE MUNICIPAL DE TIPACOQUE - BOYACA

En este contexto Salt (1979) clasifica la avifauna basado en la ubicación del sitio de alimento, la forma de llevar el alimento y el método de forrajeo, dividiendo el gremio de aves que forrajean de día, interesándose por las adaptaciones de los animales en el ambiente físico, por otro lado Yordiz (1982) sugiere que una hermandad dominante puede ser vista como “gremio trófico” pero esto no es gremio en el sentido original porque no es considerado como recurso, Burns (1989) apropia el gremio trófico en agregaciones de especies con recursos tróficos similares, este uso corresponde al concepto tradicional de nivel trófico. Para Macnally y Doolan (1986) el gremio es un conjunto de especies cerradas relacionadas que son simpátricas y activas sincrónicamente y el forrajeo lo realizan en puntos similares de forma similar, argumentando que para limitar el gremio para una especie de relación cerrada, limita a otros porque la relación de especies cerradas se sobrelapa en el método de forrajeo en preferencias de hábitat entre otros.

El concepto ampliamente usado y mas aceptado es el de Root (1967) quien tiene en cuenta al gremio como foco de atención en todas las especies simpátricas que no compiten, a pesar de su relación taxonómica, el gremio elimina el uso dual del término nicho como medida de ambos roles funcionales de una especie en una comunidad y el conjunto de condiciones que permiten a una especie existir en un biotipo particular, además los gremios son usados en estudios comparativos de comunidades, que le permiten al investigador concentrarse en grupos específicos con funciones específicas en las que se pueden relacionar. Root (1967) define gremio como un grupo de especies que usan la misma clase de recursos en una forma similar.

Uno de los aspectos importantes, de acuerdo a la clase de recursos, las especies establecen grupos para explotar el recurso formando subconjuntos que se escogen de acuerdo al comportamiento de forrajeo. Las especies que se alimentan de forma similar de recursos similares exhiben un bajo o ningún solapamiento en el uso de las “presas”, porque ellos difieren en el tamaño del cuerpo. Otra forma de definir el gremio esta dado en base a la forma del uso del recurso ya sea oportunista o generalista, tipo de dieta, hábitat y comportamiento (Simberloff & Dayan 1991).

En el presente estudio se adopta el concepto de Root (1967) teniendo en cuenta que los pasálidos son un grupo de especies que usan el mismo recurso de forma similar, simpátricas, y que se establecen en galerías dentro de los troncos en descomposición, formando grupos familiares, la

clasificación de los gremios está dada por la abundancia de los grupos familiares, la morfología diferente y la distribución espacial en el mismo microhábitat.

1.1.7 Concepto de nicho:

La definición de nicho se ha tratado de explicar a partir de las interrelaciones del organismo, las variaciones ambientales, el uso del recurso y las relaciones con otras especies que coexisten en un mismo lugar, a partir de esto, varios autores han escrito sobre el concepto de nicho a través de los años con el fin de explicar las interacciones de las especies en el ambiente físico. Inicialmente el nicho era considerado una característica del ambiente como lo propone Grinnell (1917, 1924, 1928) primero propone el “nicho” para designar el lugar ocupado en asociación por una sola especie, luego llama nicho ecológico a la última unidad del hábitat y luego define esto como la unidad de distribución última entre las cuales cada especie es retenida por esta estructura y la limitación funcional (Whittaker et al. 1973, Soberon 2007).

Elton (1927) desarrolla la funcionalidad del concepto de nicho como el estatus de un animal en una comunidad, es el lugar en el ambiente biótico, particularmente está relacionado con el alimento y los enemigos; para estos dos autores el nicho es considerado una característica del ambiente (Vasquez 2005), Gause (1934) adopta el concepto de Elton como una base para desarrollar la idea del término actual del principio de Gause y Volterra o de exclusión competitiva. Un nicho es el lugar que ocupa una especie en una comunidad, es decir hábitat, alimento y modo de vida; para Odum (1953,1959) el nicho ecológico es la posición o el estatus de un organismo dentro de una comunidad y ecosistema resultante de las adaptaciones estructurales del organismo, las respuestas fisiológicas y el comportamiento específico (Inherente y/o aprendido) (Whittaker et al. 1973).

El concepto de nicho que actualmente es vigente y a partir del cual se están desarrollando nuevas discusiones es el propuesto por Hutchinson (1958, 1965, 1967), quien planteó que las variables ambientales afectan a las especies y las concibe como un grupo de n coordenadas, para cada una de estas coordenadas existe un valor limitante en el cual las especies pueden sobrevivir y reproducirse. Los rangos de las coordenadas entre los valores límites definen un hipervolumen n -dimensional, cada punto entre los cuales las condiciones ambientales pueden permitir la existencia de las especies indefinidamente (Whittaker et al. 1973). Hutchinson incluyó entre las variables ambientales tanto los factores abióticos como bióticos, este hipervolumen representa el nicho fundamental de una especie, además definió el nicho realizado de una especie en presencia de otra, para el caso especial de la competencia interespecífica, ubicando a las especies competidoras por

fuera del sistema de factores ambientales que definen el hipervolumen (Leibold 1995, Vasquez 2005).

Y por último el concepto de Chase y Leibold (2003) se refieren al nicho fundamental de Hutchinson como a todas las condiciones en las que una especie podría potencialmente existir y al nicho realizado como las condiciones en las que las especies existen en presencia de especies interactuantes; para Leibold et al. (2003, 2005) el nicho no es una característica exclusiva de las especies, sino una propiedad tanto de las especies como del ambiente, el nicho fundamental al depender de las condiciones ambientales, puede variar espacial y temporalmente no por cambios evolutivos en la población focal, sino por la variación espacio-temporal en las condiciones ambientales, además el nicho es definido como la suma de los requerimientos (el efecto de los diferentes factores ambientales sobre las especie local) y los impactos (los efectos de la especie focal sobre los diferentes factores ambientales (Vasquez 2005).

Leibold *et al.* (2003, 2005) llama nicho fundamental con su equivalente a nicho potencial que es la intersección entre las condiciones ambientales existentes (el espacio ambiental realizado) y la capacidad intrínseca del organismo de utilizar ese espacio ambiental (Vasquez 2005).

1.2 Antecedentes

En diferentes lugares se han realizado trabajos con el fin de conocer cuál es la respuesta de los insectos al disturbio, dentro de estos se presentan los más relevantes:

Schowalter (1985) enfatiza sobre la adaptación natural de los insectos, particularmente los herbívoros al disturbio, resaltando la repuesta a las condiciones de los cambios ambientales y las consecuencias de esta repuesta en las comunidades y ecosistemas; Hemphill (1991) examina la variación temporal y espacial a lo largo de un año y la importancia relativa de la competencia y el disturbio de un tricóptero y un simúlido. Hill et al.(1995) comparan la fauna de mariposas de un bosque Monzónico de tierras bajas de Buru Indonesia, de un bosque sin talar y uno que ha tenido tala selectiva por 5 años. Basset et al. (2001) evaluaron si las especies de insectos afectados por la apertura del dosel presentan una taxonomía particular o atributos ecológicos tales como la abundancia local, la distribución local, la agregación espacial, peso corporal, huésped, actividad diurna y fenología estacional.

Hilt et al. (2006) compararon la diversidad y riqueza de especies de polillas geométride en 15 sitios con disturbios antrópicos en un área montañosa en los Andes del sur de Ecuador representando un gradiente sucesional entre 1800 y 2000 m. Jeffries et al. (2006) revisaron las características de una comunidad de insectos herbívoros asociados a roble como hospedero y relacionaron esto con los cambios en la estructura de la vegetación, muestrearon insectos en múltiples lugares por edades del bosque, en diferentes microhábitats, además relacionaron la variación en la composición y la estructura de la vegetación con la variación en la densidad y la riqueza de insectos.

Akutsu et al. (2007) evaluaron la posibilidad de investigación del vuelo de insectos a nivel de familia como un indicador de la perturbación de tala en un bosque tropical de tierras bajas en Malasia. Winfree et al. (2009) realizaron un meta-análisis para revisar y sintetizar la literatura publicada de cómo la abundancia y la riqueza de especies de abejas es afectada por el disturbio humano.

Algunas investigaciones con coleópteros en otros países son: Didham et al. (1998) analizaron la respuesta de los escarabajos a la fragmentación, en un fragmento experimental de un bosque tropical de tierras bajas en la Amazonia central, comparando y contrastando los rasgos de las especies y relacionando los rasgos en la densidad de las poblaciones y la probabilidad de la extinción local en fragmentos de bosques tropicales. Kulakowski et al. (2003) estudiaron las interacciones entre el fuego y la plaga del gorgojo en un bosque disturbado subalpino de Colorado. Saint-Germain et al. (2004) describen la comunidad de insectos que se alimentan de la madera que usan el Abeto quemado por el fuego y caracterizaron los patrones del uso del sustrato en un hábitat sin limitaciones de sustrato. Reyes et al. (2012), analizaron el efecto del disturbio, originado por un incendio, sobre la riqueza, diversidad y abundancia de familias de coleoptera presentes en el estrato arbustivo y herbáceo de un fragmento de matorral en Tamaulipas, México.

Los estudios sobre la respuesta de los insectos a los disturbios en Colombia han estado relacionados generalmente a la respuesta de las diferentes especies a los cambios en el hábitat y su alteración debido a los efectos antrópicos: Amezcuita et al. (1999) determinaron la existencia de diferencias en la riqueza y componentes de especies de escarabajos coprófagos en dos remanentes de bosques con el fin de desarrollar estrategias de conservación. Gasca y Ospina (2000) quienes desarrollaron un estudio preliminar sobre la fauna de escarabajos coprófagos en tres hábitats: Interior de bosque, borde de bosque y matriz de potrero, en un bosque alto andino con el fin de comparar el impacto que tiene la diferencia de hábitat sobre la comunidad. Escobar y Chacón (2000) realizaron el monitoreo de escarabajos del estiércol en un bosque de montaña al sur

16 ESCARABAJOS PASÁLIDOS (COLEOPTERA: PASSALIDAE) EN UN GRADIENTE DE DISTURBIO EN LOS ROBLEDALES DEL PARQUE MUNICIPAL DE TIPACOQUE - BOYACA

occidente de Colombia con el fin de cuantificar los cambios en la riqueza, abundancia y composición a través de un gradiente de sucesión, además de determinar el uso de los distintos ambientes por parte de los escarabajos.

Ramírez y Locarno (2004) quienes comparan el cambio de la estructura de las comunidades de coleópteros coprófagos y necrófagos y examinan los hábitos alimenticios más frecuentes de las especies en hábitats con diferentes estados sucesionales (bosque secundario maduro, bosque secundario temprano y pastizal en regeneración dentro de un bosque muy húmedo de montaña del Choco Biogeográfico Caucano. Álvarez (2005) realizó un acercamiento sobre la respuesta de varias familias del orden coleoptera al disturbio en la cantera de Soratama, localidad de Usaquén, Bogotá. Fuentes-Medina et al. (2006) evaluaron la composición y distribución espacio-temporal de escarabajos coprófagos en distintas zonas de bosque, con el fin de establecer la relación de dicha fauna con el grado de conservación ecosistémica. Arango et al. (2007) realizaron la caracterización de las poblaciones de mariposas diurnas, escarabajos coprófagos y hormigas presentes en los diferentes elementos de paisaje del Eco-parque Alcazares – Arenillo comparando dos bosques y un potrero. Fagua et al. (2007) analizaron la información acerca de la diversidad y la estructura del ensamblaje de escarabajos coprófagos asociados a una franja de bosque de galería con tres estadios de alteración en la región de los llanos orientales.

Parra-H & Nates-Parra (2007) evaluaron el comportamiento en la distribución de las especies de euglosinos en tres ambientes con distinto grado de perturbación humana en el pie de monte llanero colombiano durante un año; Abadía et al. (2010) Cuantificaron la riqueza y comparan la composición de hormigas cazadoras en un mosaico de parches de vegetación natural y pastizales que conforman el paisaje rural, además propone especies indicadoras de los tipos de hábitat (Bosque maduro, secundario, corredor ripario y pastizal), García-Pérez (2013) realizó un inventario de las mariposas presentes en el Centro de investigación de Nataima – Tolima y su importancia como indicadores de la calidad de hábitat de diferentes áreas de cultivo.

Algunos de los trabajos realizados en ecología de pasálidos que se pueden resaltar y pueden ser un punto de partida para conocer la respuesta de los pasálidos a los disturbios son: Bonilla y Moreno (1994) quienes encontraron especies en un gradiente altitudinal entre los 700 a 2000 m en el departamento del Huila; Aguilar (1996) estudió el impacto de prácticas forestales sobre la

comunidad de pasálidos en los bosques de Choco-Biogeográfico (Sin publicar), el trabajo de Mouzihno (1998), quien identifica las especies de pasálidos en áreas degradadas, la distribución en los troncos y en las áreas abiertas, las familias de plantas asociadas a los pasálidos y la fauna asociada. Pardo-Locarno et al. (2000) también analizaron la distribución de tres especies en fragmentos de bosque seco tropical de la Cuenca media del río Cauca, evaluando el potencial como bioindicadores de perturbación del hábitat, Amat-García & Reyes-Castillo (2002) realizaron un reconocimiento de los pasálidos en relictos del bosque altoandino que circunda la Sabana de Bogotá entre 2500 y 3000 m.

Cardona et al. (2007) relacionan la disponibilidad del alimento, la dispersión y la distribución en los bosques tropicales, al igual que Lobo & Castillo (2004) quienes comparan la estructura de la comunidad de pasálidos entre un bosque tropical primario y secundario de México. Y por último, uno de los trabajos más recientes realizado por Kattan et al. (2010), quienes evaluaron los efectos de la restauración en la diversidad y abundancia de los pasálidos en el PNN Ucumarí.

1.3 Planteamiento del problema

Los escarabajos pasálidos cumplen un papel importante en los ecosistemas al ser descomponedores de la madera y presentar un ciclo completo dentro de esta. Poseen una característica muy importante dentro de los insectos ya que son subsociales, permitiendo una mayor permanencia y estabilidad tanto de larvas como de adultos en galerías construidas para su reproducción y ciclo de vida.

Algunos de los trabajos realizados en este grupo han sido en su gran mayoría de tipo taxonómico, pero en este momento se presentan pocos estudios en Colombia relacionados con su ecología y la respuesta de las especies a las alteraciones de los ecosistemas debido a la actividad antrópica, especialmente por la extracción de la madera.

Es conveniente conocer qué tipo de relación existe entre el estado de conservación de los bosques y la ecología de estos escarabajos, tan importantes en los bosques al intervenir en la incorporación de los nutrientes al sistema, por medio de la descomposición de la materia, además de reconocer áreas de endemismo y el uso de este grupo para establecer áreas prioritarias de conservación.

Dada la importancia del estudio de los escarabajos pasálidos en los bosques alto andinos, se planteó la siguiente pregunta de investigación:

18 ESCARABAJOS PASÁLIDOS (COLEOPTERA: PASSALIDAE) EN UN GRADIENTE DE DISTURBIO EN LOS ROBLEDALDES DEL PARQUE MUNICIPAL DE TIPACOQUE - BOYACA

¿Cómo varía la composición, riqueza y funcionalidad de los escarabajos pasálidos bajo un gradiente de disturbio en un fragmento de bosque de roble de la región de Tipacoque- Boyacá a 2800 m?

Hipótesis de trabajo:

Los disturbios naturales como los claros y los antrópicos como la formación de potreros, afectan la composición, riqueza y la funcionalidad de los escarabajos pasálidos en Parque Municipal de Tipacoque.

La disponibilidad del sustrato en el gradiente de disturbio limita el establecimiento de los Pasálidos en cuanto a la riqueza y abundancia.

1.4 Objetivos

1.4.1 Objetivo general

Estudiar la fauna de pasálidos y los cambios en atributos comunitarios a lo largo de un gradiente de disturbio en bosques de roble de la región de Tipacoque – Boyacá a los 2.800 m.

1.4.2 Objetivos específicos

- Determinar y comparar la composición de los pasálidos asociados a los troncos de roble en descomposición, en un gradiente de disturbio de un fragmento de bosque en el PNMRT.
- Describir la distribución de los pasálidos en cada uno de los hábitats escogidos dentro del fragmento de bosque.
- Caracterizar los gremios de los pasálidos presentes en cada uno de los hábitats dentro del fragmento del PNMRT.

1.5 Área de estudio:

El Parque Natural Municipal “Robledales de Tipacoque” (PNMRT), se ubica en el municipio de Tipacoque al norte del departamento de Boyacá, entre las veredas La Calera, El Palmar y Galván (Fig 1.1); fue declarado bajo esta figura mediante acto administrativo del concejo municipal el 25

de agosto de 2006 (Acuerdo No. 005 de 2006). El Parque hace parte del corredor Guantiva – La Rusia – Iguaque; limita al oeste con la vereda Vegas del municipio de Onzaga (Fundación Natura-Corpoboyaca 2008), cuenta con una importante zona de bosque de roble dominada por especies endémicas a nivel nacional como roble blanco *Quercus humboldtii* y roble negro *Colombobalanus excelsa* (Sánchez 2009), ubicada en la parte alta del municipio como una reserva natural, posee un área de 1159 hectáreas, dentro de la cual 748.4 hectáreas hacen parte del municipio de Tipacoque, adquiridas en el año 2004, con el objetivo de conservar el agua, la flora, la fauna, además del valor estético, los diferentes estudios de diversidad y el ecoturismo.

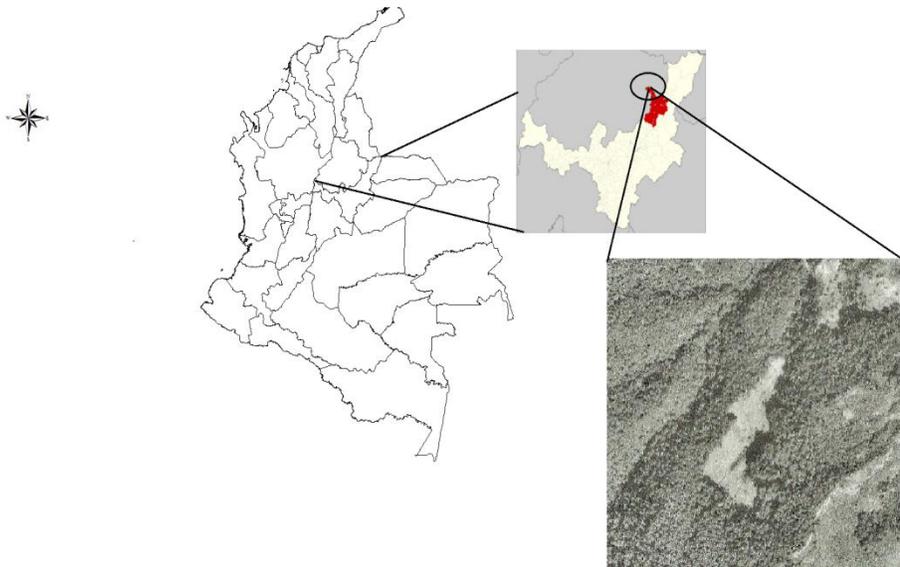


Figura 1.1 Área de estudio, Parque Natural Municipal Robledales de Tipacoque (PNMRT).

Presenta un importante aporte hídrico, ya que las microcuencas de este municipio nacen dentro del área del Parque; limitando con el municipio de Onzaga en Santander, con una importancia estratégica, por los servicios ambientales que ofrece, representados tanto en biodiversidad como en oferta hídrica para los departamentos de Boyacá y Santander (Solano et al. 2005) (Plan de desarrollo Municipal Tipacoque - Boyacá 2008-2011).

Ante la disminución de *Q. humboldtii* se han desarrollado diferentes estrategias de protección, pues presenta amenazas de desaparecer, la veda de la tala de roble existe desde el año de 1974, aunque en la actualidad es usado para carbón de leña y extracción no sostenible de madera, leña y fibras vegetales (Fundación Natura-Corpoboyaca 2008).

20 ESCARABAJOS PASÁLIDOS (COLEOPTERA: PASSALIDAE) EN UN GRADIENTE DE DISTURBIO EN LOS ROBLEDALES DEL PARQUE MUNICIPAL DE TIPACOQUE - BOYACA

El Parque está ubicado en un paisaje de alta montaña conformado geológicamente por materiales originados a partir de rocas devónicas y paleozoicas. Comprende un rango altitudinal desde los 2800 a los 3300 m. con su mayor elevación en el Alto El Encenillo sobre el sector suroccidental (Fundación Natura-Corpoboyaca 2008).

Por ser un bosque alto andino presenta clima frío, se caracteriza por ser húmedo, con una alta frecuencia de neblina. Este bosque manifiesta un buen estado de conservación, con pequeñas áreas fragmentadas; en la parte más alta se observan comunidades de páramo (Alto Frailejón) afectadas por la acción antrópica relacionada con cultivos y pastoreo. Las comunidades vegetales presentes en el parque presentan una alta diversidad, cumpliendo una función importante en la protección del agua y del suelo (Fundación Natura-Corpoboyaca 2008). En el roblezal se pueden encontrar árboles con 25 m de altura y un DAP de hasta 1 metro, presencia de epifitas, bejucos. Algunas de las zonas que se encuentran en esta altitud son de acceso restringido debido a las fuertes pendientes en las que se encuentran, además de las cañada, dificultando el acceso a algunas zonas (Fig 1.2).



Figura 1.2 Perfil vegetal de la zona de estudio de 2750 - 2900 m

En la vertiente occidental de la cordillera Oriental, en general predomina un régimen de distribución bimodal – tetra estacional desde la región de vida tropical hasta la franja alto andina (van der Hammen 2008), para esta franja alto andina el monto anual de precipitación es de 960 mm con un promedio de 80 mm. El parque no cuenta con estaciones meteorológicas para identificar las condiciones climáticas, la estación hidrometeorológica más cercana se encuentra en el municipio de Boavita a 2150 m, a pesar de esto se utilizó esta información para tener el panorama general de la zona (Fundación Natura-Corpoboyaca 2008).

La precipitación calculada para el área de estudio es 1081.85 mm/año y la temperatura promedio de 17.4 °C. La evaporación promedio anual registrada es de 109.3 mm, presentándose los mayores valores en el mes de enero con 142.7 mm y los menores en el mes de junio con 85.2 mm. El balance hídrico muestra que en los meses de diciembre a abril se presentan los mayores valores de evaporación (Fundación Natura-Corpoboyaca 2008).

1.6 Métodos

1.6.1 Trabajo de campo

Para la selección de las áreas de trabajo dentro del Parque Natural Municipal Robledales de Tipacoque (PNMRT), se realizó una visita al bosque y sus alrededores en abril de 2012, buscando hábitats que coincidieran con algún nivel del gradiente de disturbio como el potrero, los claros naturales y el borde e interior de bosque. Esta visita se utilizó para evaluar la viabilidad del muestreo en función de los caminos de acceso a cada área escogida, la distancia a la carretera y definir el rango altitudinal (2750 - 2900 m) (Fig 1.3).

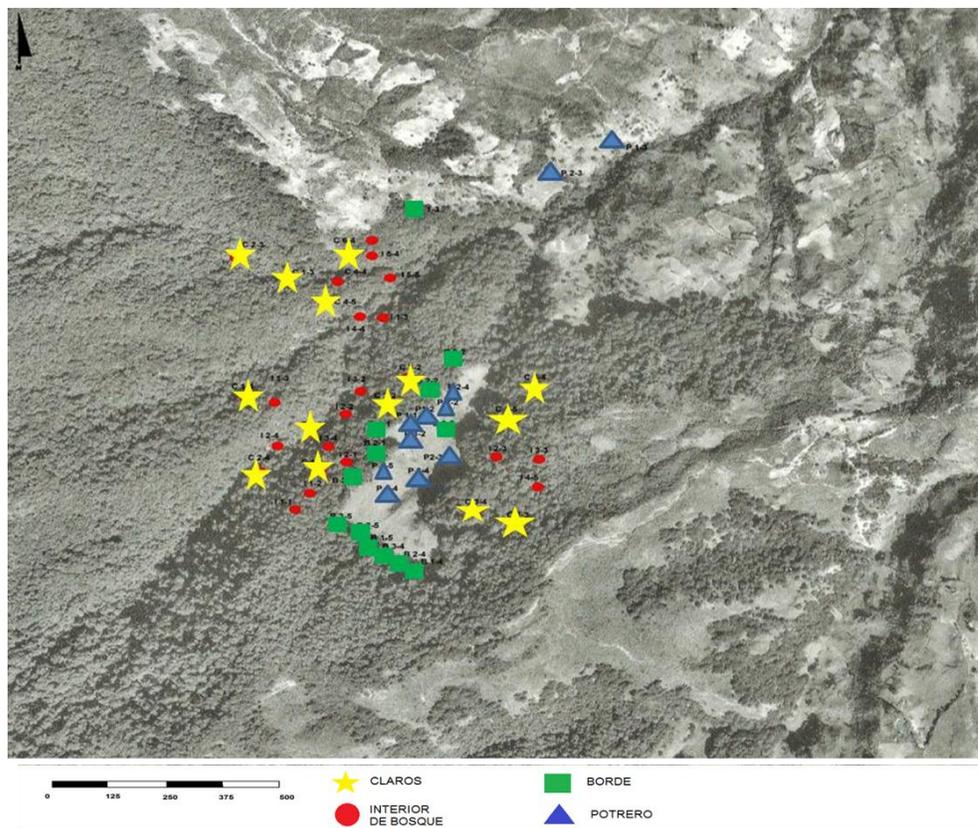


Figura 1.3 Sitios seleccionados para el muestreo de pasálidos en un fragmento de bosque del PNMRT.

Para categorizar los hábitats seleccionados según el grado de disturbio se construyó una tabla con nueve indicadores, modificando los indicadores utilizados por Blanco-Vargas et al. 2003, identificando el disturbio (Natural y antrópico) por medio de características del bosque identificando: número de árboles caídos, en pie y tocones disponibles, medición del DAP >10 cm, cantidad de estratos arbóreos en cada lugar, dosel presente o ausente, presencia de epifitas, tipo de disturbio, densidad de árboles, presencia de tocones, distancia entre árboles y tocones disponibles, caminos cercanos, la distancia del árbol a los claros y a los bordes de cada fragmento. Otras variables importantes que están relacionadas con el volumen del tronco, ya que es un buen indicador de riqueza, abundancia y composición de escarabajos saproxílicos (Grove 2002b) (Tabla 1.2).

Tabla 1.2 Indicadores para la caracterización del estado de conservación en los hábitats de estudio

Áreas Hábitats Indicadores de Conservación	Robledal Conservado (Bosque Secundario Tardío)	Robledal en Regeneración (Claro natural)	Borde del Robledal (Bordes)	Sin Robledal (Potrero)
Estratos arbóreos	4	2	3	Ausente
Dosel	Presente	Ausente	Ausente	Ausente
Epifitismo	Presente: 90 %	Estado intermedio: 50%	Estado bajo: 70%	Mínimo: 10%
Disturbio	Caída natural de árboles: Apertura de claros y tamaño. # de troncos	Extracción de árboles, regeneración del bosque: Apertura de claros	Borde del bosque: Vientos Disminución de la humedad	Tocones y remanentes de árboles: Ausencia de tocones

24 ESCARABAJOS PASÁLIDOS (COLEOPTERA: PASSALIDAE) EN UN GRADIENTE DE DISTURBIO EN LOS ROBLEDALES DEL PARQUE MUNICIPAL DE TIPACOQUE - BOYACA

	caídos dentro de claros	Spp de plantas pioneras en claros	Aumento de la temperatura	# de ramas remanentes Ausencia de Troncos.
Densidad de árboles	# de troncos en 100 m ² Alta: 90%	# de troncos en 100 m ² Media: 50%	# de troncos en 100 m ² Media-alta: 70%	# de tocones y restos de troncos en 100 m ² Muy Baja:5%
Distancia entre árboles y tocones	Menos de 5 m	Entre 5 y 10 m	Entre 8 y 10 m	Más de 10 m
DAP > 10 cm	>1 métro	Entre 1 métro y 80 cm	Entre 1 métro y 50 cm	Menor a 10 cm
# de claros	Menos de 10	Más de 10	Ausente	Abierto
Caminos cercanos	1-3	3-6	6-9	Abierto

1.6.2 Tiempo y técnicas de muestreo

Los muestreos se realizaron en cinco salidas, entre el segundo semestre del 2012 (Agosto y noviembre) y primer semestre del 2013 (Enero, marzo y abril); en cada salida, dos personas trabajaron 8 días de 8 am – 5 pm. En los hábitats escogidos se revisaron troncos y ramas en descomposición (Estados 1, 2, 3 y 4) con una distancia aproximada de 50 metros entre cada uno. Con el fin de relacionar la cantidad de troncos disponibles y la presencia de pasálidos, se midió el largo y el perímetro del tronco, para estimar el volumen de madera disponible. Con el fin de reconocer la ubicación de los pasálidos dentro del tronco, se removió capa a capa la madera con hachas pequeñas (Subcorteza, albura, duramen), hasta encontrar las galerías (Castillo 1987, Lobo

& Castillo 1997) (Fig 1.5). En cada galería se cuantificaron los grupos familiares (Adultos, larvas, huevos y pupas), además se midió con cinta métrica, el largo y el perímetro de cada galería, para estimar su volumen.



Figura 1.4 Galerías construidas por los Pasálidos

Adicionalmente se midieron variables microclimáticas en las galerías como la temperatura y la humedad relativa con un termohigrómetro modelo: RH 300-CAL (Figura 1.4).

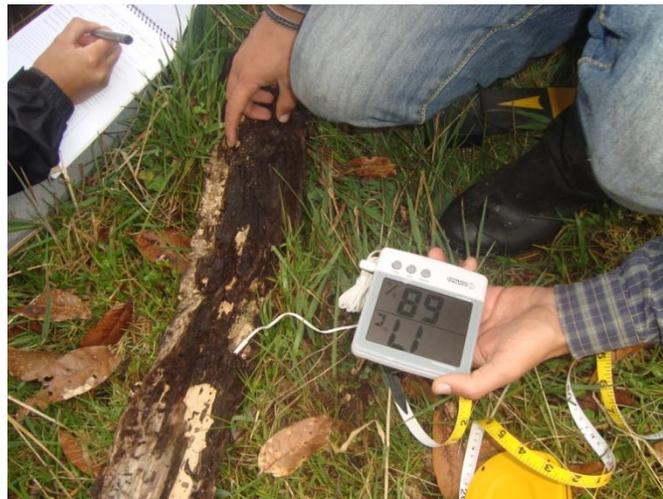


Figura 1.5 Toma de variables micro climáticas dentro del tronco

Los adultos colectados se preservaron en etanol al 96%, las larvas y pupas se preservaron en PAMPEL (42% de agua destilada, 44% de etanol a 96 ° GL, 8% de formalina, 6% de ácido acético glacial).

1.6.3 Laboratorio

Los organismos se depositaron en la colección de Instituto de Ciencias Naturales (ICN), los adultos se montaron en alfileres y los inmaduros se pasaron a frascos de vidrio con etanol al 70%, se identificaron utilizando un estereoscopio SQF- DX Advance Optical de 60 aumentos, se realizó la determinación taxonómica a especie con las claves de Hincks 1940 y Schuster 2005, además se empleó la colección de referencia de la Universidad Nacional de Colombia y se obtuvo la ayuda del profesor Germán Amat y Karen Salazar del ICN y del Dr. Pedro Reyes Castillo y el Dr. Larry Jimenez Ferbans del Instituto de Ecología A.C de México.

Para hacer una aproximación a la biomasa se midieron con un calibrador digital, en adultos de las cinco especies, el largo total desde el borde del clípeo hasta el ápice de los élitros, el largo de los élitros desde el húmero hasta el ápice del élitro, la medida dorso-ventral en el metasternon, el ancho del élitro después del tercer par de patas, el largo del pronoto desde el borde anterior hasta el borde posterior y el ancho cerca a la foseta lateral, se midió el ancho de la mandíbula en el diente interno y el largo desde la base de las antenas y se realizó el montaje de las alas posteriores de algunos individuos para evaluar el tipo de desarrollo alar (macróptera, hemibraquíptera y braquíptera).

1.6.4 Análisis de datos

Se realizó el análisis de la estructura y composición de la comunidad de pasálidos, definiendo atributos como: composición de especies, abundancia, dominancia (Índice de Simpson $-D-$ e inverso de Simpson $-1/D-$). Con el fin de evaluar diferencias entre el volumen del tronco muestreado en cada lugar, en la densidad de adultos por cm^3 y la cantidad de oferta del recurso en cada lugar y por diámetro de los troncos encontrados (Categoría 1, 2,3,4), se realizaron pruebas de Kruskal-Wallis y pruebas pareadas de Mann-Whitney con la ayuda del programa Past 2.17c (Hammer et al. 2001). La clasificación de cada tronco encontrado se realizó de acuerdo al

diámetro: Categoría 1: $< 0,06$, categoría 2: $\geq 0,06$ a $< 0,1$, categoría 3: $\geq 0,1$ a $< 0,15$, categoría 4: $\geq 0,15$. Las estimaciones de la masa corporal y la biomasa, se realizaron con el modelo alométrico de poder propuesto por Rogers, teniendo en cuenta el largo como modelo 1 (Ecuación 1) y el largo por el ancho del organismo modelo 2 (Ecuación 2), transformados con logaritmo en base 10 (Bradley et al. 1993).

Ecuación 1: $\text{Log}(\text{peso}) = b + a(\text{Log}X)$, X= largo del organismo

Ecuación 2: $\text{Peso} = e^b (X)^a$,

Donde X= Largo*ancho (ecuación 2)

Con el fin de identificar las diferencias entre los aportes de biomasa para cada gremio se realizó una prueba de χ^2 con Past 2.17c (Hammer et al. 2001). Con el fin de estimar la amplitud con la que cada especie explora diferentes porciones de la madera en descomposición se calculó el índice de amplitud de nicho de Levins (1968):

Ecuación 3: $B = \frac{1}{\sum P_j^2}$

donde B= medida de Levins de amplitud de nicho, P_j = proporción de individuos usando el microhábitat j.

Para reconocer el grado de solapamiento de nicho trófico entre las especies se calculó el índice de solapamiento de Shoeners (1970) (Ecuación 4).

Ecuación 4: $\text{NOI} : 1 - \left(\frac{1}{2} \right) \sum_{i=1}^n |P_{ij} - P_{ik}|$

Donde P_i es la proporción del i(esimo) microhábitat en las especies j y k.

1.7 Literatura citada

Abadia JC, Bermudez C, Lozano-Zambrano FH, Chacón P. 2010. Hormigas cazadoras en un paisaje Subandino de Colombia: riqueza, composición y especies indicadoras. Revista Colombiana de Entomología 36 (1): 127 -134.

28 ESCARABAJOS PASÁLIDOS (COLEOPTERA: PASSALIDAE) EN UN GRADIENTE DE DISTURBIO EN LOS ROBLEDALDES DEL PARQUE MUNICIPAL DE TIPACOQUE - BOYACA

Adams CC. 1915. An ecological study of prairie and forest invertebrates. *Bulletin Illinois State Laboratory of Natural History*. 11:30 – 280.

Adams J. 1985. The definition and interpretation of guild structure in ecological communities. *J. Animal Ecology*. 54:43-59.

Aguilar N. 1996. Estructura de la comunidad de los escarabajos pasálidos (Coleoptera: Passalidae) en bosques de cativo de cuatro edades post-aprovechamiento forestal (región del Darién, Choco Biogeográfico). Tesis Biología. Pontificia Universidad Javeriana. p. 75.[No publicada]

Alvarez DA. 2005. Estudio del ensamblaje de coleópteros en áreas de diferente condición de abandono en la cantera Soratama. Localidad de Usaquén. Bogotá D. C. Tesis de pregrado. Pontificia Universidad Javeriana.

Amat-García G, Andrade MG, Bonilla A, Zúñiga MC. 2000. Los insectos como modelos biológicos en estudios de conservación. Memorias. Mesas de trabajo. Primer Congreso Colombiano de Zoología. p. 247-255.

Amat-García G, Blanco-Vargas E, Reyes-Castillo P. 2004. Lista de especies de los escarabajos pasálidos (Coleoptera: Passalidae) de Colombia. *Biota Colombiana*, Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt, Bogotá, Colombia. 5(002):173-181.

Amat-García G, Gonzalo Andrade MC y Amat García E. 2007. Libro Rojo de los Invertebrados Terrestres de Colombia – Bogotá: Instituto de Ciencias Naturales- Universidad Nacional de Colombia, Conservación Internacional Colombia, Instituto Alexander von Humboldt, Ministerio de Ambiente, Vivienda y Desarrollo Territorial. p. 216

Amat-García G, Reyes-Castillo P. 1996. Escarabajos pasálidos de Colombia II: Distribución geográfica y altitudinal. En: Andrade G, Amat-García G. y Fernández F. (eds.). *Insectos de Colombia: estudios escogidos*. Academia Colombiana de Ciencias Exactas, Física y Naturales y Centro Editorial Javeriano. Colección Jorge Álvarez Lleras. Santa Fé de Bogotá. (10) p. 75-92.

Amat-García G y Reyes-Castillo P. 1999. Los escarabajos pasálidos de Colombia IV: Tipificando las especies de montaña. En: Amat-García G, Andrade MG y Fernández. F. (eds.) *Insectos de*

Colombia: estudios escogidos. Academia Colombiana de Ciencias Exactas, Física y Naturales y Centro Editorial Javeriano. Colección Jorge Álvarez Lleras. Santa Fé de Bogotá. (13) p. 75-92.

Amat-García G, Reyes-Castillo P. 2002. Los coleóptera Passalidae de Colombia. Inventarios y biodiversidad de Insectos. PrBES 2002. SEA.

Amat-García G, Reyes-Castillo P. 2007. Los Passalidae (Coleoptera: Scarabaeoidea) del departamento del Amazonas, Colombia. *Caldasia*. 29 (2):329-354.

Amezquita SJ, Forsyth A, Lopera A, Camacho A. 1999. Comparación de la composición y riquezas de especie de escarabajos coprófagos (Coleoptera: Scarabaeidae) en remanentes de bosque de la orinoquia colombiana. *Acta Zoologica Mexicana*. Pp.113-126.

Andrade-C MG. 1998. Utilización de las mariposas como bioindicadoras del tipo de hábitat y su biodiversidad en Colombia. *Academia Colombiana de la Ciencia*. 22(84):407-421.

Arango BL, Montes RM, Lopez PD, Lopez PO. 2007. Mariposas (Lepidoptera: Papilionoidea, Hesperoidea), escarabajos coprófagos (Coleoptera: Scarabaeinae) y hormigas (Hymenoptera:Formicidae) del ecoparque Alcázares – Arenillo (Manizales, Caldas - Colombia). *Boletín Científico - Centro de Museos-Museo de Historia Natural*. 11:390 - 409

Armenteras D, Gast F, Villareal H. 2003. Andean forest fragmentation and representativeness of protected natural areas in the eastern Andes, Colombia. *Biological Conservation* 113:245-256

Avella AM, Cárdenas CL. 2010. Conservación y uso sostenible de los bosques de roble en el corredor de conservación Guantiva – La Rusia – Iguaque, Departamentos de Santander y Boyacá, Colombia. *Revista Colombia Forestal* 13(1):5-30

Akutsu K, Khen CV, Toda M. 2007. Assessment of higher insect taxa as bioindicators for different logging-disturbance regimes in lowland tropical rain forest in Sabah, Malaysia. *Ecology Research*. 22:542–550.

Blanco-Vargas E, Amat-García G, Florez-Daza E. 2003. Araneofauna orbitelar (Araneae: orbiculariae) de los Andes de Colombia: comunidades en hábitats bajo regeneración. *Revista Iberica de Aracnología*. 7(30):189-203.

Basset Y, Novotny V, Miller S, Springates. N. 1998. Assesing the impact of forest disturbance on tropical invertebrates: some comments. *Journal of Applied Ecology*. 35:461-466

30 ESCARABAJOS PASÁLIDOS (COLEOPTERA: PASSALIDAE) EN UN GRADIENTE DE DISTURBIO EN LOS ROBLEDALDES DEL PARQUE MUNICIPAL DE TIPACOQUE - BOYACA

Basset Y, Elroy C, Hammond D, Brown V. 2001. Short-term effects of canopy openness on insect herbivores in a rain forest in Guyana. *Journal of Applied Ecology*. 38:1045 – 1058.

Bradley ES, Robert JC, Richard DG, Robert CW. 1993. Estimation of Insect Biomass by length and width. *American Midland Naturalist*. 129(2):234-240.

Bonilla H, Moreno S. 1994. Reconocimiento exploratorio de los Lamellicornia de las familias Passalidae, Lucanidae y Scarabaeidae (Coleoptera de algunas zonas del departamento del Huila. Tesis ingeniero forestal. Universidad del Tolima.p 71.

Boucher S. 2006. Évolution et phylogénie des Coléoptères Passalidae (Scarabaeoidea). *Annales de la Société Entomologique de France*. 41 (3-4): 239-604.

Blondel J. 2003. Guilds or functional groups: does it matter?. *Oikos*. 100:223-23.

Burns TP. Lindeman´s contradiction and the trophic structure of ecosystems. *Ecology*. 70:1355-62

Cano EB. 1993. Pasálidos. En: Evaluación ecológica rápida de la Reserva de la Biósfera “Sierra de Las Minas”. CDC-CECON, USAC. Guatemala. 36-39

Cano EB, Schuster JC. 2012. La ecología de la degradación de la madera por escarabajos Passalidae (Coleoptera): simbiosis y efectos sobre el comportamiento. *Revista 24 de la Universidad del Valle de Guatemala*. 72-81.

Chase JM, Leibold MA. 2003. *Ecological niches: linking classical and contemporary approaches*, University of Chicago Press, Chicago, Illinois, USA.

Cárdenas D, Salinas N. 2006. Libro rojo de plantas de Colombia especies maderables amenazadas. Instituto Amazonico de Investigaciones Cientificas SINCHI. Ministerio de ambiente, vivienda y desarrollo territorial p 6-156.

Castillo ML. 1987. Descripción de la comunidad de coleóptera Passalidae en el bosque tropical perennifolio de la región de los Tuxtlas Veracruz. México. Tesis Biología.

Castillo ML, Morón M. 1992. Observaciones sobre la degradación de madera por algunas especies de Pasálidos (Coleoptera: Lamellicornia). *Folia Entomológica Mexicana*.(84):35-44.

Castillo ML y Reyes-Castillo P. 1997. Passalidae. En: González E, Dirzo R, Vogt RC. (eds.). Historia Natural de Los Tuxtlas. UNAM. CONABIO. México. p. 647 .

Castillo ML, Reyes-Castillo P. 2003. Los Passalidae: Coleopteros tropicales degradadores de troncos de árboles muertos. p 237-262. En: Alvarez - Sanchez J, Naranjo-Garcia E [Eds], Ecología del suelo en la selva tropical húmeda de México, Universidad Nacional Autónoma de México, Xalapa, México.

Castillo ML, Lobo MJ. 2004. A comparison of Passalidae (Coleoptera, Lamellicornia) diversity and community structure between primary and secondary tropical forest in Los Tuxtlas, Veracruz, Mexico. *Biodiversity and Conservation* 13:1257-1269.

Colmenares G. 1999. Historia económica y social de Colombia. 1. TM. Editores, Bogotá.

Conell J. 1978. Diversity in tropical rain forest and coral reef. *Science*. 199: 1302- 1310

Dayan T, Simberloff D. 2005. Ecological and Community-wide character displacement: the next generation. *Ecology Letters*. (8) Pp.875-894.

Delgado. L, Márquez. J. 2006. Estado del conocimiento y conservación de los Coleópteros Scarabaeoidea (Insecta) del Estado de Hidalgo México. *Acta zoológica Mexicana* 22(2):57-108.

Didham RK, Hammond PM, Lawton JH, Eggleton P, Stork NE. 1998. Beetle species responses to tropical forest fragmentation. *Ecological Monographs* 68 (3): 295-323.

Doumenge C, Gilmour D, Ruiz Perez M, Blockhus J. 1995. Tropical montane cloud forest: conservation status and management issues. p. 24-37. En: Hamilton. LS, Juvick. J.O, Scatena. F. N, eds. *Tropical Montane Cloud Forests*. Springer. New York.

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

Etter A, McAlpine C, Wilson K, Phinn S, Possingham H. 2006. Regional patterns of agriculture land use and deforestation in Colombia. *Agriculture, Ecosystems and Environment* 114: 369-386

32 ESCARABAJOS PASÁLIDOS (COLEOPTERA: PASSALIDAE) EN UN GRADIENTE DE DISTURBIO EN LOS ROBLEDALES DEL PARQUE MUNICIPAL DE TIPACOQUE - BOYACA

Fonseca CR, Leitaó BML, Souza FMF. 2011. A hypothetical evolutionary history of passalid beetles narrated by the comparative anatomy of the hindgut (Coleoptera: Passalidae). *Zootaxa* 3012:1-30.

Fuentes-Medina PV, Camero-Rubio E. 2006. Estudio de la fauna de escarabajos coprófagos (Coleoptera: Scarabaeidae) en un bosque húmedo tropical de Colombia. *Entomotropica*. 21(3):133-143

Fundación Natura-CorpoBoyacá. 2008. Diagnostico socio-ambiental del PNM “Robledales de Tipacoque” y su área de influencia. Convenio 106-07.

Galindo-Cardona A, Giray T, Sabat A, Reyes-Castillo P. 2007. Bess Beetle (Coleoptera: Passalidae): substrate availability, dispersal, and distribution in a subtropical wet forest. *Annals of the Entomological Society of America*. 100(5):711-720.

García-Pérez JF. 2013. Mariposas (Lepidoptera: Papilionoidea y Hesperioidea) del centro de investigación Nataima (Tolima, Colombia) *Scientia Agroalimentaria*. 1:11- 18

Gasca HJ, Ospina MF. 2000. Estudio preliminar de la composición de la comunidad de escarabajos coprófagos (Coleoptera: Scarabaeidae) de un bosque alto andino de Albán (Cundinamarca, Colombia). *Acta Biológica Colombiana*. 5(2):19-22

Gibb H, Ball JP, Johansson T, Atlegrim O, Hjalte ´n J, Danell K. 2005. The effects of management on coarse woody debris volume and quality in boreal forests in northern Sweden. *Scand Journal. Forest Research*. 20:213–222.

Glenn-Lewin DC y van der Maarel E. 1992. Patterns and processes of vegetation dynamics. In: Glenn-Lewin D.C., Peet R.K, Veblen T.T. (eds), *Plant succession: Theory and prediction*. Chapman y Hall, Londres. p. 11-59.

Graham SA. 1925. The felled tree trunk as an ecological unit. *Ecology*. 6(4): 397-411.

Gray IE. 1946. Observations on three life history of the horned *Passalus*. *The American Midland Naturalist*. 35(3): 728-746.

- Grove SJ. 2002. Saproxylic insect ecology and the sustainable management of forests. *Annual Review. Ecology. System.* 33:1-23
- Hammer Ø, Harper D, Ryan P. 2001. PAST: Paleontological Statistics Software Package for Education and Data Analysis. *palaeontologia Electronica* 4(1): Available from: http://palaeoelectronica.org/2001_1/past/issue1_01. Htm.
- Herrera M. 2000. Ordenamiento territorial y control político en las llanuras del Caribe y en los Andes centrales Neogranadinos, siglo XVIII. PhD Thesis, University of Syracuse. N. Y.
- Hilt N, Brehm G and Fiedler K. 2006. Diversity and ensemble composition of geometrid moths along a successional gradient in the Ecuadorian Andes. *Journal of Tropical Ecology.* 22(2): 155-166
- Hill JK, Hamer LA and Banham WM T. 1995. Effects of selective logging on tropical forest butterflies on Buru, Indonesia. *Journal of Ecology* 32: 754-760.
- Hincks WD. 1940. Preliminary key to the *Petrejus* section of the genus *Passalus* Coleoptera, Passalidae. *Annals and Magazine of Natural History*, 6(11):486-496.
- Hemphill N. 1991. Disturbance and variation in competition between stream insects. *Ecology.* 72(3):864 – 872.
- Holloway JD, Spriggs K, Khen CV. 1992. The response of some rainforest insect groups to logging and conversion to plantation. *philosophical transactions of the Royal Society of London. Series B.* 335:425-436.
- Hugueny B, Cornell HV. 2000. Predicting the relationship between local and regional species richness from a patch occupancy dynamics model. *Journal of Animal Ecology* 69 (2):194–200.
- Jeffries MJ, Marquis JR, Forkner RE. 2006. Forest age influences oak insect herbivore community structure, richness, and density. *Ecological Applications.* 16(3):901-912.
- Kattan GH, Murcia C, Galindo-Cardona A. 2010. An evaluation of bess beetles (Passalidae) and their resource base in a restored Andean forest. *Tropical Conservation Science* 3(3):334-343

34 ESCARABAJOS PASÁLIDOS (COLEOPTERA: PASSALIDAE) EN UN GRADIENTE DE DISTURBIO EN LOS ROBLEDALDES DEL PARQUE MUNICIPAL DE TIPACOQUE - BOYACA

Kosuke A, Chey VK, Masanori JT. 2007. Assessment of higher insect taxa as bioindicators for different logging-disturbance regimes in lowland tropical rain forest in Sabah, Malaysia. *Ecological Research*.22:542-550.

Kulakowski D, Veblen T, Bebi P. 2003. Effects of fire spruce beetle outbreak legacies on the disturbance regime of a subalpine forest in Colorado. *Journal of Biogeography*, 30:1445-1446.

Lake PS, Doeg TJ, Marchant R. 1989. Effects of multiple disturbance on macro invertebrate communities in the Acheron River, Victoria. *Australian Journal of Ecology* 14: 507 – 514.

Laurance WF. 1999. Reflections on the tropical deforestation forest. *Biological Conservation*. 91:109-117.

Larroche D, Grimaud M. 1988. Recherches sur les passalides africains Actes. Colloque. Insectes Sociaux 4:103-110.

Leal D, Vargas W, Lozano F, Palacio JD. 2006. Evaluación genética de los bosques de Roble (*Quercus humboldtii* Bonpl.) en los municipios de Finlandia y Salento, Quindío, utilizando la técnica de microsatélites. En: Solano, C. y Vargas, N. Memorias del I Simposio Internacional de Robles. Fundación Natura-Pontificia Universidad Javeriana.

Leibold MA. 1995. The niche revisited: mechanistic models and community context. *Ecology* 76(5):1371-1382.

Levins R. 1968. Evolution in changing environments: some theoretical explorations. Princeton University Press, Princeton.

Letcher AJ, Purvis A, Nee S y Harvey PH. 1994. Patterns of overlap in the geographic ranges of Palearctic and British mammals. *Journal. Animal. Ecology*. 63:871 -879.

Lobo J, Castillo ML. 1997. The relationship between ecological capacity and morphometry in a neotropical community of Passalidae(Coleoptera) *The Coleopterists Bulletin*. 51(2):147-153.

Lozano F. 1997. Pasálidos: distribución y efecto de la deforestación en el transecto altitudinal Tumaco-Chiles (Nariño). *Boletín Museo Entomológico Universidad del Valle* 5(1):13-24

Loucks OL. 1975. Analysis of perturbation in Ecosystems. In “The study of species transients, their characteristics and significance of natural resource systems” Institute Ecological. Indianapolis, Indiana.

MacNally RC, Doolan JM. 1986. An empirical approach to guild structure: hábitat relationships in nine species of eastern- Australian cicadas. *Oikos* 47:33-46

MacVean C and Schuster JC. 1981. Altitudinal distribution of passalid beetles (Coleoptera, Passalidae) and pleistocene dispersal on the volcanic chain of Northern Central America *Biotropica* 13(1):29-38.

Mackey RL, Currie DJ. 2001. The diversity- disturbance relationship: is it generally strong and peaked? *Ecology*. 82(12):3479 – 3492.

Mason W, Odum E. 1967. The effect of coprophagy on retention and bioelimination of radionuclides detritus-feeding animals. *Radioecology, Proceedings Second National Symposium on Radioecology*, 721-724.

Matthews RW, Matthews JR. 1978. “Insect Behavior”. Wiley, New York. p. 507.

Medina FP V, Camero-Rubio E. 2006. Estudio de la fauna de escarabajos coprófagos (Coleoptera: Scarabaeidae) en un Bosque Húmedo Tropical de Colombia. *Entomotropica*. 21(3):133-143

Mendez I. 2009. Los insectos Saprofílicos en la Península Ibérica: que sabemos y que nos gustaría saber. *Boletín Sociedad Entomológica Aragonesa*. (4):505-512

Miller AD, Roxburgh SH, Shea K. 2011. How frequency and intensity shape diversity-disturbance relationship. *Princeton University. Proceedings of the National Academy of Sciences*. 5(108):5643-5648.

Morón A. 1985. Los insectos degradadores un factor poco estudiado en los bosques de México. *Folia Entomológica Mexicana* (65):131-137.

Moreno AE, Verdù JR, Arita HT. 2007. Escarabajos, diversidad y conservación biológica. Ensayos en Homenaje a Gonzalo Halffer. *Sociedad Entomológica Aragonesa. Monografías 3er Milenio*. 7:179-192.

36 ESCARABAJOS PASÁLIDOS (COLEOPTERA: PASSALIDAE) EN UN GRADIENTE DE DISTURBIO EN LOS ROBLEDALES DEL PARQUE MUNICIPAL DE TIPACOQUE - BOYACA

Moreno CE, Sánchez-Rojas G, Pineda E, Escobar F. 2007. 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*, 1(1):71-86

Mouzinho CJ, Da Fonseca. C. 1998. Contribuição ao estudo da passalidofauna (Coleoptera, Scarabaeoidea, Passalidae) em uma Área de terra firme da Amazônia Central. *Acta Zoológica Mexicana (nueva serie)*. (073):19-44.

Muñoz A, Camacho L. 2010. Conservación y uso sostenible de los bosques de roble en el corredor de conservación Guantiva - La Rusia – Iguaque, Departamentos de Santander y Boyacá, Colombia. *Revista Colombia Forestal* 13(1):5-30.

Municipio de Tipacoque. 2000. Esquema de Ordenamiento Territorial Municipal (EOT).

Municipio de Tipacoque. 2008. Plan de desarrollo municipal Tipacoque – Boyacá 2008-2011, Secretaria de Planeación.

Noble IR, Slatyer RO. 1980. The use of vital attributes to predict sucesional changes in plant communities subject to recurrent disturbances. *Vegetatio* 43: 5-21.

Noriega JA, Realpe E, Fagua G. 2007. Diversidad de escarabajos coprófagos (Coleoptera: Scarabaeidae) en un bosque de galería con tres estadios de alteración. *Universitas Scientiarum Revista de la Facultad de Ciencias Edición especial I*. 12:51-63.

Pardo-Lorcano L, Lozano F, Zambrano, Montoya J. 2000. Passalidae (Coleóptera: Scarabaeoidea) en Fragmentos de Bosque Seco Tropical de la Cuenca Media del Rio Cauca, Colombia. *Folia Entomológica Mexicana*. 110:15-22

Parra-H A, Nates-Parra G. 2007. Variación de la comunidad de abejas de las orquídeas (Hymenoptera: Apidae) en tres ambientes perturbados del piedemonte llanero colombiano. *Revista de Biología. Tropical*. 55(3-4): 931-941.

Pearson. DL. 1994. Selecting indicator taxa for the quantitative assessment of biodiversity. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London Series B* 345:75–79.

- Petratis PS, Latham RE, Niesenbaum RA. 1989. The Maintenance of species diversity by disturbance. *The Quarterly Review of Biology*. 64(4):393-418
- Pickett STA, White PS. 1985. The ecology of natural disturbance and patch dynamics. Academic press. California. p. 472.
- Platt W, Connell J. 2003 Natural disturbances and directional replacement of species. *Ecological Monographs*. 73(4):507-522
- Preiss F, Catts E. 1968. The mechanical breakdown of hardwood in the laboratory by *Popilius disjunctus* (Coleoptera: Passalidae). *Journal Kansas Entomological Society*. 41:240-242.
- Primack R, Rozzi R, Feinsinger P Dirzo R, Massardo F. 2010. Fundamentos de conservación biológica perspectivas latinoamericanas. Fondo de Cultura Económico. México. p. 183-220
- Rabinowitz D, Cairns S, Dillon T. 1986. Seven forms of rarity and their frequency in the flora the British Isles. Soula ME (ed). *Conservation biology, the science and scarcity of diversity*, 1st edn. p. 182-204
- Kattan. G.1992. Rarity and Vulnerability: the Birds of the Cordillera Central of Colombia. *Conservation Biology*. 6(1):64-70
- Ramírez GJ, Pardo Locarno LC. 2004. Escarabajos Scarabaeinae saprófagos (Coleoptera: Scarabaeinae) en un bosque muy húmedo premontano de los Andes occidentales colombianos. *Ecología Aplicada*, 3 (1,2): 59-63
- Reyes SJU, Maldonado NS, De león GEI, De león RIR, Hernandez HL, Barrientos AY. 2012. Efecto del disturbio en la vegetación sobre la composición de Coleoptera en un fragmento de matorral de Victoria, Tamaulipas, México. *Universidad de Guadalajara. Dugesiana* 19 (2): 49 - 56
- Reyes-Castillo P. 1970. Coleoptera Passalidae: morfología y división en grandes grupos; géneros americanos. *Folia Entomológica Mexicana*. 20-22:1-240.
- Reyes-Castillo P. 1984. Análisis zoogeográfico de los Passalidae (Coleoptera: Lamellicornia) en México. Memoria de los simposios Nacionales de Parasitología Forestal II y III. SARH, publicación especial, 46:292-303.

38 ESCARABAJOS PASÁLIDOS (COLEOPTERA: PASSALIDAE) EN UN GRADIENTE DE DISTURBIO EN LOS ROBLEDALES DEL PARQUE MUNICIPAL DE TIPACOQUE - BOYACA

Reyes-Castillo P, Halffter G. 1983. La structure sociale chez les Passalidae. Bulletin de la Societe entomologique de France. 88:619-635.

Reyes-Castillo P. 2000. Coleoptera Passalidae de México. Pp.171-182. En: Martín-Piera F, Morrone JJ, Melic A. (Editores). Hacia un proyecto Cyted para el inventario y estimación de la diversidad entomológica en Iberoamérica Pribes 2000. M3M: Monografías Tercer Milenio, 1, Sociedad Entomológica Aragonesa, Zaragoza.

Reyes-Castillo P. 2002. Passalidae. P. 467-483. En: Llorente Busquets J y Morrone JJ. (eds) Biodiversidad, taxonomía y biogeografía de los artrópodos de México: hacia una síntesis de su conocimiento. Vol. III. Universidad Autónoma de México.

Reyes-Castillo y Amat-García G. 2003. Passalidae (Coleoptera) de Colombia. Escarabeidos de Latinoamérica: Estado del conocimiento. M3M: Monografías Tercer Milenio 3, SEA, Zaragoza. p. 35-50

Reyes-Castillo P. 2004. Passalidae (Insecta: Coleoptera). Biodiversidad de la Sierra Madre Oriental, Las prensas de Ciencias, Ed. Luna. I, Morrone. J.J, Espinosa. D. México, D.F.

Reyes-Castillo P. 2006. Ensayo bibliográfico sobre Pasálidos que presenta Pedro Reyes-Castillo. Bibliografía temática sobre Passalidae (Insecta: Coleoptera). Instituto de Ecología, A. C. Xalapa, Veracruz. México.p. 1-32 [No publicado]

Root RB. 1967. The niche exploitation pattern of the blue-gray gnatcatcher. Ecological. Monograph. 37, 317-350.

Saint-Germain M, Pierre D, Hebert C. 2004. Xylofagous insects species composition and patterns of substratum use o fire-killed black spruce in central Quebec. Revue Canadienne de recherche forestière. 34:677-685.

Salt GW. 1979. A comment on the use of the term “emergent propities” American Naturalistic. 113:145-61

- Sánchez S. 2009. Valoración económica de bienes de uso directo (Madera en pie y leña) del Bosque de roble, corredor Guantiva-La Rusia- Iguaque, Colombia. Tesis. Universidad Nacional de Asunción.
- Samways MJ. 1994. Insect conservation biology. Chapman y Hall. Londres. p. 35.
- Saunders DA, Hobbs RJ, Margules CR. 1991. Biological consequences of ecosystem fragmentation: a review. *Conservation Biology*. 5(1):18-32
- Schuster JC. 1992. Biotic areas and the distribution of Passalid beetles (Coleoptera) in Northern Central America; post-Pleistocene montane refuges. In: *Biogeography of Mesoamerica. Proc. Of a Symposium: Mérida, México*. Tulane University, U.S.A p. 285 – 292.
- Schuster JC. 1993. Passalidae: clave para géneros de Colombia. *Boletín Museo Entomológico. Universidad del Valle*. 1(2): 55-61
- Schuster J y Schuster L. 1997. The evolution of social behavior in Passalidae (Coleoptera). In: *The evolution of social behavior in insects and arachnids*. Edited by: Choe JC, Crespi BJ. Cambridge University Press, Cambridge, United Kingdom. p. 260-269.
- Schuster JC, Cano ED, Cardona C. 2000. Un método sencillo para priorizar la conservación de los bosques nubosos de Guatemala, usando Passalidae (Coleoptera) como organismos indicadores. *Acta Zoológica Mexicana (Nueva serie)* (008):197-209.
- Schuster JC. 2006. Passalidae (Coleoptera) de Mesoamerica: diversidad y biogeografía. In: Cano EB (ed). *Biodiversidad de Guatemala. Universidad del Valle de Guatemala*. I: 379-392.
- Schlieman A, Sara Bockheim JG. 2011. Methods for studying treefall gaps: a review. *Forest Ecology and Management*. 261:1143-1151.
- Schowalter DT. 1985. Adaptation of insects to disturbance. In: Pickett STA, White PS. (eds). *The ecology of natural disturbance and patch dynamics*. Academic Press. p. 235-252.
- Schluter D. 2000. *The ecology of adaptive radiations*. Oxford University Press, Oxford. p. 1-292.
- Simberloff D, Bocklen W. 1981. Santa Rosalia reconsidered: size ratios and competition. *Evolution*. 35:206 -1228

40 ESCARABAJOS PASÁLIDOS (COLEOPTERA: PASSALIDAE) EN UN GRADIENTE DE DISTURBIO EN LOS ROBLEDALES DEL PARQUE MUNICIPAL DE TIPACOQUE - BOYACA

- Simberloff D, Dayan T. 1991. The guild concept and the structure of ecological communities. *Annual Review Ecology System.*22:115 -143
- Soberón J. 2007. Grinnellian and Eltonian niches and geographic distributions of species. *Ecology Letters.* 10: 1115–1123.
- Schoeners TW. 1970. Nonsynchronous overlap of lizards in patchy hábitats. *Ecology.* 51:408–11.
- Solano C, Roa C, Calle Z. 2005. Estrategia de desarrollo sostenible del corredor de conservación Guantiva – La Rusia – Iguaque. Fundación Natura. Bogotá.
- Sousa WP. 1984a. The role of disturbance in natural communities. *Annual Review Ecology. System.*15:353-91.
- Speight MC. 1989. Saproxylic invertebrates and their conservation. Council of Europe, Strasbourg.
- Svensson JR, Lindegarth M, Siccha M, Lenz M, Molis M, Wahl M, Pavia H. 2007. Maximum species richness at intermediate frequencies of disturbance: consistency among levels of productivity. *Ecology*, 88(4):830-838
- Swift M, Heal OW, Andreson J. 1979. Descomposition in terrestrial ecosystems. *Studies in Ecology.* University of California Press. 5:372.
- Suarez-Villasmil L, Bulla L, El Souki M, Martinez H, Candia R. 2012. Abundancia, biomasa y riqueza de los insectos y arañas en herbazales del Archipiélago Los Roques (Mar Caribe-Venezuela) metodos en ecología y Sistemática.7(1):1-19
- Torres JA. 1994. Wood descomposition of cyrilla racemiflora in a tropical montane forest. *Biotropica.* 26(2):124-140
- Thonicke K, Venevsky S, Sitch S, Cramer W. 2001. The role of fire disturbance for global vegetation dynamics: coupling fire into a Dynamic Global Vegetation Model. *Global Ecology and Biogeography.* 10:661-677
- Turner MG. 2010. Disturbance and landscape dynamics in a changing world. *Ecology.* 91.(10):2833 – 2849.

- Van Der Hammen T. 2008. "Zonal ecosystems of the west and east flanks of the Colombian Eastern Cordillera (Sumapaz transect)" *Estudios de Ecosistemas Tropandinos-Ecoandes* 7. La Cordillera Oriental Colombiana, Transecto Sumapaz. En: Alemania. ed: Gebr. Borntraeger Verlagsbuchhandlung.7:961 - 1009.
- Vasquez D. 2005. Reconsiderando el nicho Hutchinsoniano. *Ecología Austral*. 15: 49–158.
- Vargas O, Bejarano S, Gómez P, Díaz J. 2010. Guía técnica para la restauración ecológica de ecosistemas. Convenio Ministerio de Ambiente, Vivienda y Desarrollo Territorial y Academia de ciencias Exactas, Física y Naturales. Universidad Nacional de Colombia.
- Wermelinger B. 2004. Ecology and management of the spruce bark beetle *Ips typographus*—a review of recent research. *Forest Ecological Management*. 202:67–82.
- Winfrey R, Aguilar R, Vasquez DP, Gretchen L and Aizen A. M. 2009. A meta - analysis of bees' responses to anthropogenic disturbance. *Ecology*. 90(8):2068-2076.
- Whittaker RH. 1953. A consideration of climax theory: the climax as a population and pattern. *Ecological Monographs* 23:41-7.
- Whittaker RH, Levin SA, Root RB. 1973. Niche, hábitat and ecotope. *The American Naturalist*. 107(955):321-338.
- Whitcom RF, Robbins CS, Lynch JF. 1981. Effects of forest fragmentation on avifauna of the eastern deciduous forest .In: Burgess, RL, Sharpe DM. (Eds), *Forest island dynamics in a managed landscapes*. Springer-Verlag, New York, USA. p 125-205
- Whitmore TC. 1989. Canopy gaps and the two major groups of forest trees. *Ecology* 70:536–538.
- World Conservation Monitoring Centre. 1992. *Global Biodiversity: status of the Earth's Living Resources*. Chapman y Hall. Londres. p 594.
- Yordi. P. 1982. The compartmentation of real and assembled ecosystems. *American Naturalist*.120:551-70

Capítulo 2: Ensamble de pasálidos en un gradiente de disturbio en un fragmento de Bosque de Roble del Parque Natural Municipal de Tipacoque - Boyacá

2.1 Resumen

Los bosques de roble en Colombia estan fuertemente amenazados, por esta razón el bosque del PNMRT cuenta con una restricción para la extracción de madera desde hace 40 años. Se evaluó el ensamble de escarabajos pasálidos en un gradiente de disturbio en cuatro hábitats del Parque Municipal Robledales de Tipacoque (Boyacá-Colombia), en una franja altitudinal de 2750 a 2900 m en la cordillera Oriental; los muestreos se desarrollaron en 5 meses (2012 – 2013) y se encontraron pasálidos en 57 de los 112 troncos revisados.

Se colectaron 1.028 individuos distribuidos en dos tribus, dos géneros y cinco especies por edades de la siguiente manera: 517 adultos, 32 pupas, 436 larvas y 43 huevos. Las especies encontradas: *Passalus (Passalus) curtus* (30,7%), *Passalus (Pertinax) irregularis* (25,41%), *Passalus (Pertinax) quyefutynsuca* (21,4%), *Popilius gibbosus* (14,56%) *Passalus (Pertinax) sp* (7,82%). Las cinco especies se encontraron en todos los hábitats pero con abundancias diferentes; la mayor abundancia se encontró en el interior de bosque (417) seguido por el borde (313), claro (225) y potrero (68).

Se evaluó el volumen de los troncos en cada hábitat, y se evidenció que la cantidad de adultos por cm^3 es mayor en el interior de bosque; además se analizó la abundancia de adultos en los diferentes tamaños del tronco clasificados de acuerdo con el diámetro (Categoría 1: $< 0,06$, categoría 2: $\geq 0,06$ a $< 0,1$, categoría 3: $\geq 0,1$ a $< 0,15$ y categoría 4: $\geq 0,15$), observando diferencias significativas en el número de individuos entre categorías. Los pasálidos realizan su ciclo de vida en los troncos en descomposición y las presiones del disturbio como la tala y la remoción de estos, alteran su abundancia, dispersión y supervivencia. Se resalta que el volumen del tronco es una

variable importante para los insectos saproxílicos, en el interior de bosque se observa un mayor número de individuos por cm^3 , un factor importante para la conservación del bosque.

Palabras clave: Coleópteros saproxilófagos, bosque de roble, deforestación, ensamble, cordillera Oriental de Colombia

2.2 Introducción

La Región de los Andes del Norte posee ecosistemas de bosques montanos tropicales (1000-3000 m) que actualmente son considerados prioridad para la conservación, por su alta riqueza de especies y los endemismos encontrados en esta zona (Armenteras et al. 2003), además, porque son considerados los ecosistemas menos conocidos en el trópico (Standmüller 1987). La fragmentación de estos bosques presenta un cambio en el paisaje por la alta presencia de poblaciones humanas que ha sido la principal causas de la pérdida de la diversidad (Whitcom et al. 1981, Chávez & Arango 1998).

Dentro de esta diversidad de coberturas boscosas, se encuentran los robledales, reducidos por una fuerte amenaza generada por la sobreexplotación forestal comercial y la extensión de la agricultura de subsistencia con cultivos comerciales de origen local (Doumenge et al. 1995), la rápida expansión humana que desde las tierras bajas presionan los sistemas montanos y el incremento de la densidad humana en los ecosistemas de alta montaña (Kappelle 1996, Etter et al. 2006).

La fragmentación de los bosques es resultado de disturbios que puede ser de forma natural, como los claros, y antrópica como la tala de árboles para obtención de la madera y la ampliación de la frontera agropecuaria, que afectan a la fauna que vive en estos lugares, tanto a vertebrados como invertebrados. Los insectos pueden ser sensibles y responder a los cambios ambientales de diferentes formas, ya que algunos poseen mecanismos regulatorios que contribuyen a la estabilidad de los ecosistemas; esta repuesta puede ser distinta ya que los disturbios influyen en la dinámica poblacional de las especies (Scholwalter 1985); algunas especies desaparecen o modifican su abundancia, reduciendo o eliminando significativamente sus poblaciones locales, además de las características que determinan su habilidad de dispersión, de establecimiento en el tiempo y en el espacio de áreas con recurso (Juliano 1983, Basset et al. 1998)

Un grupo que está altamente relacionado con los boques de roble son los escarabajos pasálidos, que cumplen todo su ciclo de vida en la madera en descomposición de donde se alimentan, un recurso indispensable para el reciclaje de nutrientes dentro del bosque (Castillo 1987, Reyes-

Castillo 2006, Cano & Schuster 2012) se caracterizan por conformar grupos subsociales y exhiben un cuidado parental en el que participa activamente la pareja fundadora, además de los adultos tenebrales, larvas y huevos que pueden permanecer dentro de las galerías donde nidifican (Schuster & Schuster 1997, Castillo & Reyes-Castillo 1997, Cano & Schuster 2012).

En el presente documento se analiza el efecto del disturbio en el ensamble de escarabajos pasálidos, por lo cual se determina y compara la composición de los pasálidos asociados a los troncos en descomposición, en un gradiente de disturbio en uno de los fragmentos de bosque del parque. El Parque Municipal Regional Robledales de Tipacoque hace parte del corredor biológico Iguaque-Guantiva- La Rusia, declarado una zona de reserva forestal desde hace 40 años y cuenta con una restricción para la extracción de madera, presentando un mosaico de fragmentos de bosque, potreros y cultivos.

2.3 Materiales y métodos

Este estudio se realizó en el Parque Natural Municipal Robledales de Tipacoque (PNMRT) vereda La Calera, Boyacá-Colombia (06° 23' 55.4''N y 72° 43' 33.9''W), en un bosque alto andino, con vegetación dominante de *Quercus humboldtii*, un rango altitudinal entre 2750 y 2900 m, presenta un clima frío, se caracteriza por ser húmedo, con una alta frecuencia de neblina, el promedio anual de humedad relativa es de 77,5%, una temperatura promedio anual de 21,2 °C; con un régimen de precipitación bimodal tetraestacional y con un total anual de precipitación es de 959,8 mm (van der Hammen 2008). Se seleccionaron cuatro lugares que representan el gradiente de disturbio: interior de bosque secundario tardío (conservado), claros naturales, bordes y potrero, utilizando indicadores cualitativos tales como: número de estratos arbóreos, presencia o ausencia del dosel y cantidad de epifitismo.

En el interior de bosque se pueden encontrar árboles con 25 m de altura y un DAP de hasta 1 m, presencia de epifitas y bejucos; algunas de estas áreas se encuentran en lugares con acceso restringido debido a las fuertes pendientes. Se encontraron claros de bosque con diferentes tamaños que varían de 1 m² a 200 m², formados por caída sencilla o caída múltiple de árboles, con algunas especies en regeneración.

Se realizaron cinco salidas de campo, entre el segundo semestre del 2012 (Agosto y noviembre), y el primer semestre del 2013 (Enero, marzo y abril). En cada muestreo dos personas trabajaron por 8 días de 8 am a 5 pm. En los hábitats descritos se revisaron los troncos y las ramas en descomposición en estado 1, 2, 3 y 4 (Castillo 1996), manteniendo una distancia aproximada de 50 metros entre cada uno. En total se revisaron 112 troncos. Por medio de una cinta métrica flexible se midió el largo y el ancho de cada tronco muestreado, además del largo y el perímetro de las galerías encontradas con adultos o grupos familiares para estimar el volumen de los troncos y de la madera removida,. Los pasálidos se colectaron removiendo la madera con hachas pequeñas identificando las galerías habitadas y discriminando su ubicación en el tronco (corteza, albura, duramen) (Castillo 1987, Lobo y Castillo 1997).

Los adultos colectados se preservaron en alcohol al 96% y las larvas y pupas se preservaron en PAMPEL (42% de agua destilada, 44% de etanol a 96° GL, 8% de formalina, 6% de ácido acético glacial). Los adultos se montaron en alfileres y se realizó el montaje de las alas posteriores de algunos individuos para evaluar el tipo de desarrollo alar (macróptera, hemibraquíptera y braquíptera); los inmaduros fueron transferidos a frascos de vidrio con etanol al 70%, los adultos se identificaron utilizando un estereoscopio SQF- DX Advanced Optical de 60 aumentos, se realizó la determinación taxonómica a especie con las claves de Hincks (1940) y Schuster (1993), además se empleó la colección de referencia de la Universidad Nacional de Colombia. Los organismos colectados se identificaron y se depositaron en la Colección Entomológica del Instituto de Ciencias Naturales de la Universidad Nacional de Colombia sede Bogotá.

2.3.1 Análisis estadísticos:

Se realizó el análisis de la estructura y composición de la comunidad de pasálidos, definiendo atributos como: composición de especies, abundancia, dominancia (inverso de Simpson $-1/D$). Con el fin de evaluar diferencias entre el volumen del tronco muestreado en cada lugar, en la densidad de adultos por cm^3 y la cantidad de oferta del recurso en cada lugar y por el diámetro de los troncos encontrados (categoría 1, 2, 3 y 4), se realizaron pruebas de Kruskal-Wallis y pruebas pareadas de Mann-Whitney con la ayuda del programa Past 2.17c (Hammer et al. 2001). La clasificación de cada tronco se realizó de acuerdo al diámetro: Categoría 1: $< 0,06$ m, categoría 2: $\geq 0,06$ m < 0.1 m, categoría 3: $\geq 0,1$ m $< 0,15$ m, categoría 4: $\geq 0,15$ m.

2.4 Resultados

2.4.1 Composición de especies y dominancia

Durante 25 días de muestreo, se encontraron en 57 troncos (efectivos) de los 112 revisados, 1.028 individuos, agrupados en dos tribus, dos géneros y cinco especies de pasálidos. Los adultos predominaron (517), seguidos de larvas (436), huevos (43) y pupas (32) (Anexo 1).

Passalini presentó la mayor abundancia (878 individuos), representada por *Passalus (Pertinax)* y cuatro especies, y la tribu Proculini (150 individuos) por *Popilius* y una especie (Tabla 1). La especie con mayor abundancia fue *P. curtus* (Kaup 1869) (30,5%), seguida de *P. irregularis* (Kuwert 1891) (26.1%), *P. quyefutynsuca*. (21,2%), *Popilius gibbosus* (Burmeister 1847) (14,4%) y *Passalus sp* (7,7%) (Anexo 2).

La abundancia de individuos por hábitat fue mayor en el interior de bosque con 419 individuos representando el 40,76%, seguida del borde de bosque con 313 individuos (30,6%), los claros con 228 individuos (22%), y el potrero con 68 individuos (6,64%) (Tabla 2.1).

Tabla 2.1 Abundancias de especies de Passalidae por hábitat en el Parque Natural Municipal Robledales de Tipacoque.

ESPECIE	Interior de bosque		Claro		Borde		Potrero		Total general	
	Abu	% Rel	Abu	% Rel	Abu	% Rel	Abu	% Rel	Abu	% Rel
<i>P. irregularis</i>	157	37%	86	38%	7	2%	14	21%	264	26%
<i>P. quyefutynsuca</i>	45	11%	56	25%	95	30%	23	34%	219	21%
<i>Passalus sp</i>	30	7%	30	13%	11	4%	8	12%	79	8%
<i>P. curtus</i>	171	41%	45	20%	99	32%	1	1%	316	31%
<i>P. gibbosus</i>	16	4%	11	5%	101	32%	22	32%	150	15%
Total general	419	100%	228	100%	313	100%	68	100%	1028	100%

Las diferentes especies presentaron variaciones en sus abundancias dependiendo del tipo de hábitat. *P. curtus* presenta su mayor pico de abundancia en el interior de bosque (62,16%), y su segundo pico en el borde (22,70%); *P. irregularis* de igual forma presenta su pico más alto en el interior de bosque (63,09%), seguido del claro (29,53%); *P. gibbosus* presenta una alta abundancia en el borde de bosque (55,74%) seguida por el interior de bosque (22,95%); *Passalus sp* presenta el mayor pico en el claro de bosque (53,66%), seguido del interior de bosque (24,39%) y por ultimo *P. quyefutynsuca* que presenta abundancias similares en todos los lugares (17 a 25%) (Fig 2.1).

En cuanto al porcentaje de abundancia de las especies por hábitat, se observa que las dominantes en el interior de bosque son *P. curtus* y *P. irregularis*, en el borde son *P. curtus* y *P. gibbosus*, en el claro dominan *Passalus sp* y *P. irregularis*, por ultimo en el potrero se encuentra *P. quyefutynsuca* (Fig 2.2).

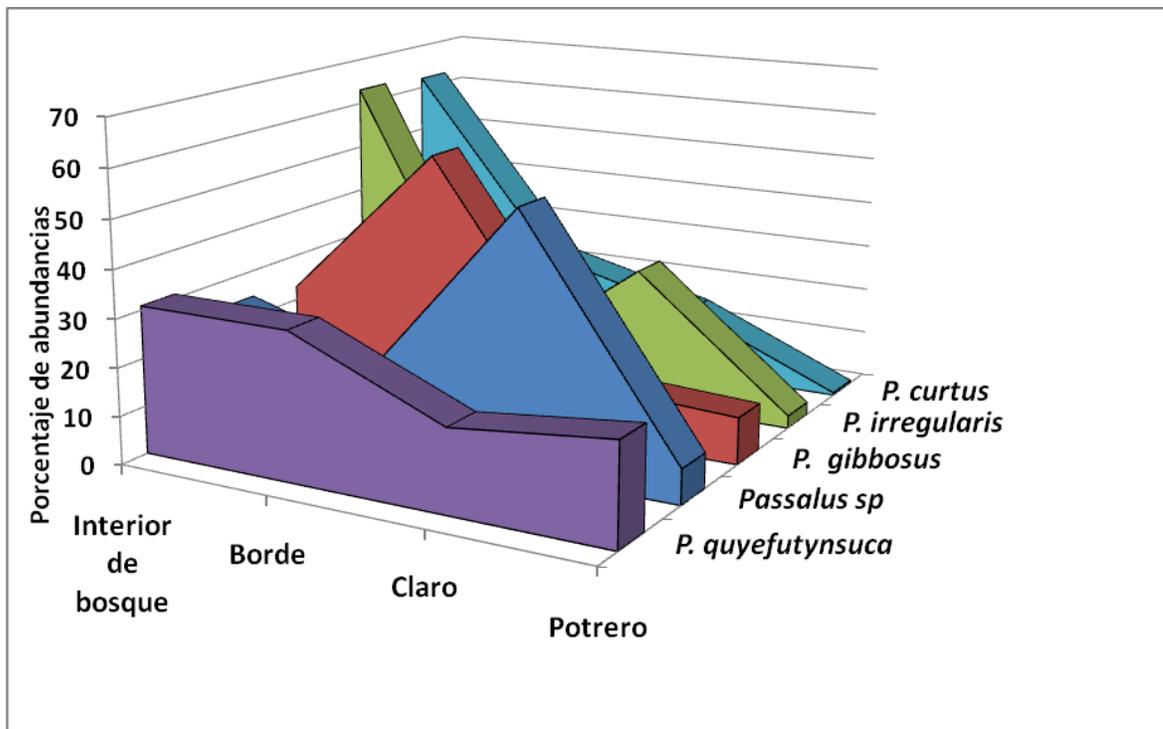


Figura 2.2 Porcentaje de abundancia de especies por hábitat.

2.4.2 Volumen de los troncos y galerías por hábitat

Volumen de troncos

Con el fin de evaluar el volumen de madera asociada a cada categoría de los troncos se realizó una prueba de Kruskal Wallis [H:43,67 p(H): <0.0001] y se encontraron diferencias significativas, la categoría 1 tuvo la menor mediana (0,011 m³), seguida de la categoría 2 (0,027 m³), la categoría 3 (0,093 m³) y por último la categoría 4 (0,601 m³) (Fig 2.3a). Con el propósito de identificar la cantidad de madera disponible en cada hábitat, se compararon los volúmenes de los troncos efectivos, para el interior de bosque los valores varían de (0,011- 1,24), en el borde (0,006 – 0,84), para el claro (0,004-0,84) y por último en el potrero (0,006- 0,54), se aplicó una prueba de Kruskal Wallis y no se encontraron diferencias significativas en el volumen de los troncos entre hábitats [H: 2,705; p(H): 0,4394] (Fig 2.3b).

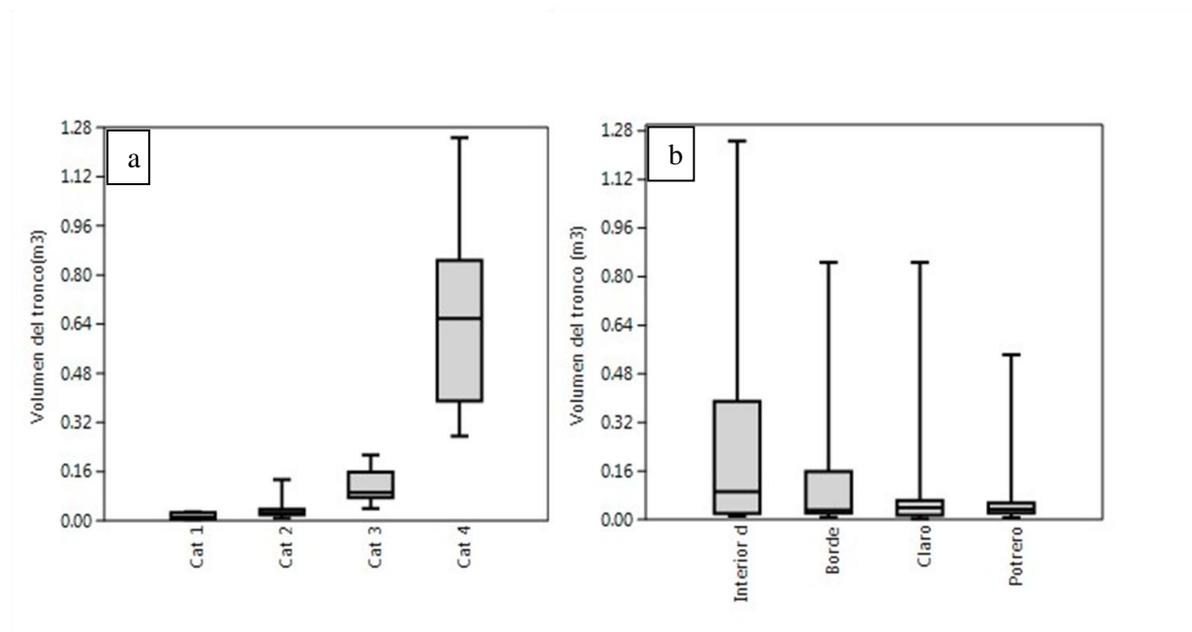


Figura 2.3 Volúmen de los troncos efectivos (m³). a. por categorías b. por hábitat.

La oferta de troncos en descomposición que se presenta en cada hábitat es mayor en el interior de bosque, seguido por el borde, claro y potrero, es importante resaltar que no todos los hábitats presentan la misma oferta, ya que al relacionarla con el diámetro de los troncos encontrados, se observa que en el interior de bosque hay una mayor oferta de troncos en la categoría 2 y 4, en el borde se presenta una mayor oferta de la categoría 1 y 4, en los claros y el potrero de troncos en

categoría 3 (Fig 2.4). En la categoría 2 se presentan diferencias en los troncos encontrados en el interior de bosque y los demás hábitats.

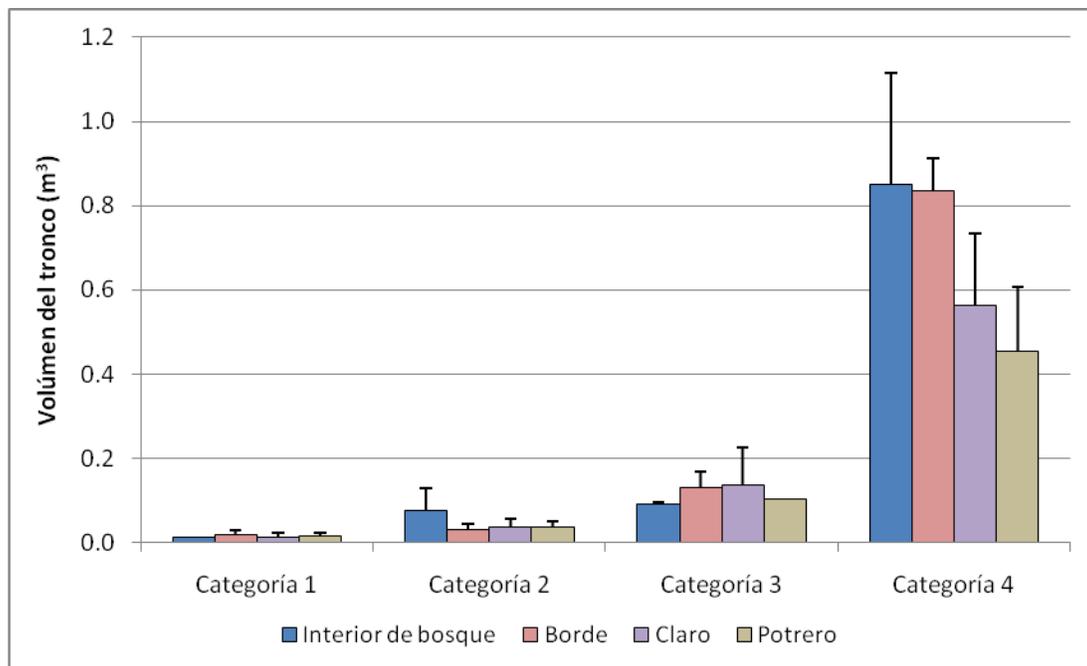


Figura 2.4 Promedio del volumen del tronco para cada hábitat.

2.4.3 Adultos por galería por diámetro del tronco

Los valores más altos del promedio de adultos por galerías se presentan en los troncos de categoría 2 y 3 para *P.gibbosus* y *P. quyefutynsuca* respectivamente (Fig 2.5), seguidas de las categoría 4 y 1; *P. curtus* presenta en promedio el mismo número de adultos para toda las categorías de troncos, *P. irregularis* presenta su mayor número de adultos en la categoría 4, algunas especies no están presentes en todas las categorías de troncos como *P. gibbosus* que no coloniza troncos de categoría 1 y por último *Passalus* sp presenta mayores abundancias en troncos de categoría 3 (Fig 2.5)

50 ESCARABAJOS PASÁLIDOS (COLEOPTERA: PASSALIDAE) EN UN GRADIENTE DE DISTURBIO EN LOS ROBLEDALES DEL PARQUE MUNICIPAL DE TIPACOQUE - BOYACA

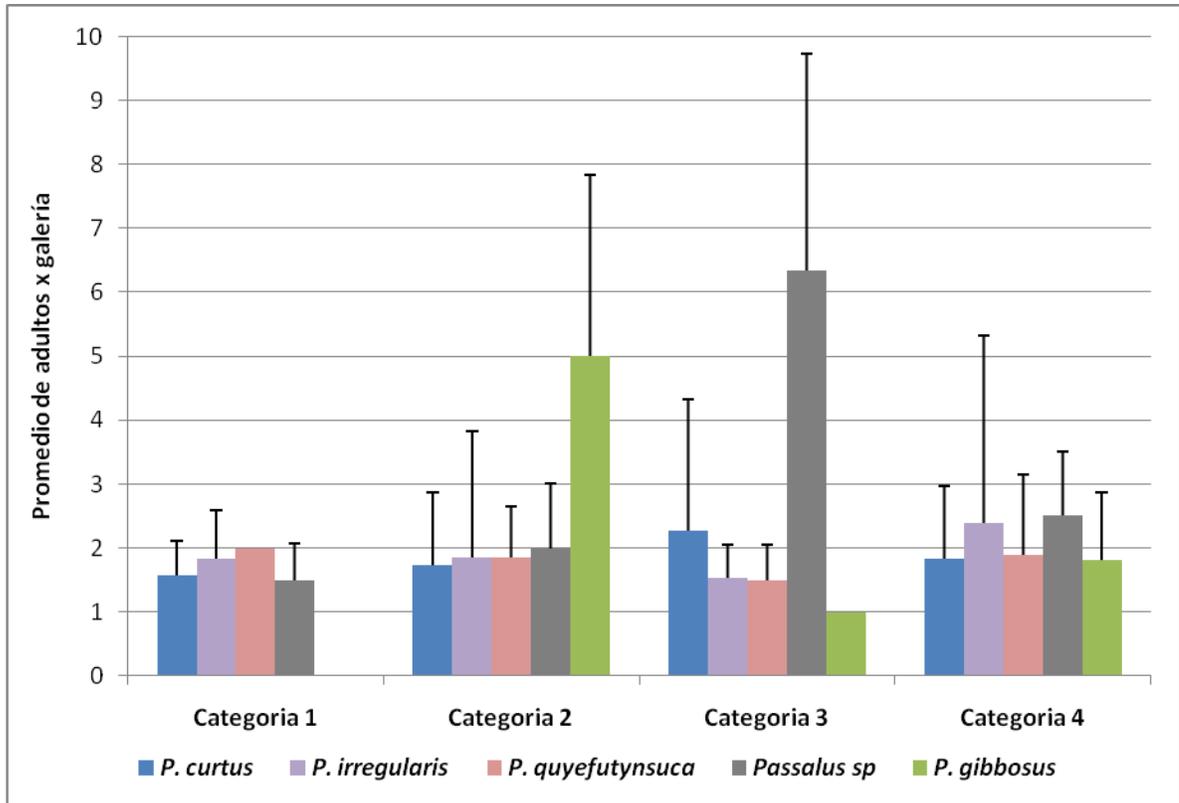


Figura 2.5 Promedio de pasálidos adultos por galería para cada categoría de tronco.

De forma general se observa que los adultos presentan un consumo/remoción diferencial para cada hábitat, el mayor promedio se da en el potrero, seguido por el borde, el claro y por último en el interior de bosque; *P. quyefutynsuca* presenta un alto consumo/remoción en el borde, pero es equitativo en los demás hábitats, al igual que *P. curtus* y *Passalus sp*; *P. gibbosus* presentan un alto consumo en el potrero e *P. irregularis* en el borde (Fig 2.6).

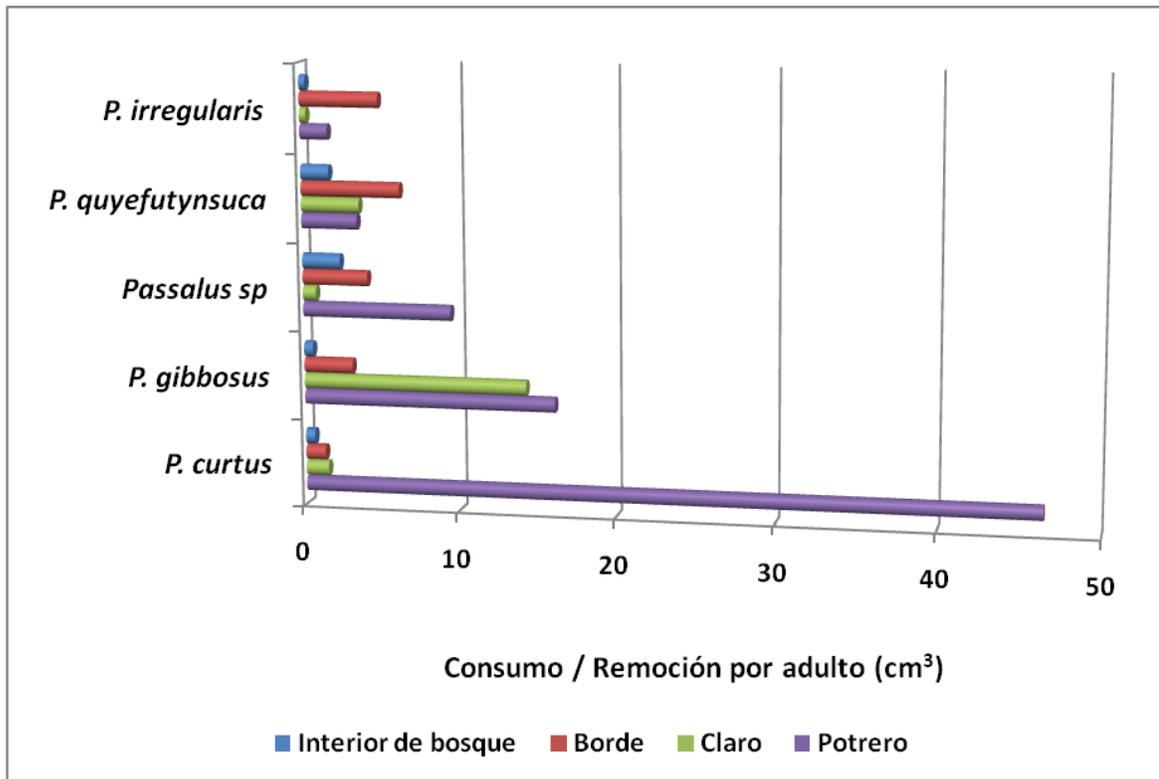


Figura 2.6 Consumo/remoción promedio por adulto para cada hábitat.

2.5 Discusión

La mayoría de las especies colectadas pertenecen a la tribu Passalini que exhibe una alta riqueza en la región ecuatorial comparada con Proculini que presenta una notable diversificación en la Zona de Transición Mexicana (Jimenez-Ferbans & Amat-García 2009); sin embargo esta última presenta una mayor especialización en el uso del recurso, ya que colonizan y explotan las regiones de la albura y el duramen (Castillo 1987), adicionalmente presentan un alto porcentaje de especies endémicas asociada a zonas de alta montaña o pie de monte (Reyes-Castillo 2000). Entre los géneros colectados, *Passalus* posee un mayor número de especies en Colombia, agrupando el 63% de las 140 especies, constituyendo el mayor género de Passalidae del nuevo mundo, constituido por especies de montaña (Subgénero *Pertinax*) (Jimenez-Ferbans & Amat-García 2009), con endemismos concentrados en las zonas medias y altas de las cordilleras andinas (Amat-García & Reyes-Castillo 2002, Jimenez-Ferbans et al. 2012). Las especies de la sección Petrejus de *Passalus* también presentan una radiación adaptativa importante en los ecosistemas de alta montaña (Amat-García & Reyes-Castillo 2002).

De acuerdo con Amat-García & Reyes-Castillo (2002) proponen estimar el número de especies por área, considerando que un área con 5 o menos especies presenta una baja diversidad, pero en el presente trabajo la riqueza es alta, particularmente si se compara con la franja altitudinal y el esfuerzo de muestreo de otras investigaciones, en ésta investigación se encontraron todas las especies en todos los hábitats muestreados (5 spp); la investigación con mayor similitud en la metodología de muestreo es la de Amat-García & Reyes-Castillo (2002), quienes colectaron ocho especies, en tres fragmentos de bosque y sus respectivos bordes y potreros aledaños, en un rango altitudinal de 500 m (2.500 – 3.000), más amplio que el abordado en este trabajo (150 m); encontraron solamente en uno de los fragmentos la presencia de tres especies en todos los hábitats evaluados, las demás en uno solo.

En el trabajo de Castillo et al. (2004) en México se colectaron 12 especies en 15 periodos de muestreo (durante 29 meses) en un rango altitudinal de 150 a 530 m; Mouzihno et al. (2010) en Brasil colectaron 6 especies en 13 meses en 10 islas del Rio Negro amazónico y Kattan et al. (2010) en Risaralda Colombia colectaron 5 especies en 6 meses de muestreo entre los 2400 y 2600 m. La riqueza de especies del presente estudio coincide con lo encontrado por Kattan et al. (2010) en la cordillera Central, en el Parque Regional Ucumari; aunque solo se comparte una especie (*P. irregularis*), especie típica de montaña y característica de la región montañosa andina (Reyes-Castillo y Amat-García 2003). Las demás especies encontradas en esta altitud son las esperadas según la listas de Amat-García et al. (2004), lo que significa que son especies con una amplia distribución geográfica, al encontrarlas en otros lugares de la cordillera Oriental.

Reyes-Castillo (2000) resalta la importancia de los bosques nublados que poseen una estabilidad microclimática y una mayor disponibilidad de troncos en descomposición permitiendo un mayor número de especies de pasálidos y abundancia de las poblaciones, a diferencia de lugares como los potreros que presentan condiciones con mayor insolación y desecación de los troncos, con bajas poblaciones de pasálidos. Los troncos encontrados presentan una pequeña variación en el tamaño de acuerdo al habitat en el que se encontraban.

Oferta de recurso/ volumen de troncos:

En el interior de bosque se evidencia una mayor oferta de madera en descomposición, con una mayor cantidad de troncos y de ramas caídas de categoría 2 y 4, seguida del borde donde se

encontraron troncos en categoría 1 y 4 se puede considerar que a pesar de presentar condiciones ambientales como una mayor radiación y exposición a los vientos, en este estudio para las especies de pasálidos pueden seguir manteniendo las abundancias en este hábitat por la presencia de cobertura vegetal, con condiciones parecidas al interior de bosque, en los claros se evidencia un aumento en el número de troncos de las categorías 2 y 3 por la caída de los árboles, ya sea de caída múltiple o sencilla que aumenta la cantidad de estos troncos, el fuste de los troncos caídos por el disturbio natural tarda más tiempo en la descomposición, ya que incrementa la exposición, aumenta la radiación solar y la temperatura, además disminuye la humedad relativa; presenta un bajo número de troncos de categoría 1 y 4, la formación de los claros por la caída de uno o más árboles (Whitmore 1989), son una forma de disturbio dominante en muchos sistemas de bosques a nivel mundial, ya que juegan un rol importante en la ecología de los bosques siendo un foco de diversidad y riqueza de especies (Sousa 1984), pueden ayudar a mantener el ciclaje de nutrientes y la preservación de la naturaleza en bosques maduros con sucesión tardía, la preservación del suelo, la diversidad de plantas y el cambio en la microtopografía en muchos bosques. Los claros juegan un papel importante en la bio geoquímica general de los sistemas forestales y en la dinámica de los microorganismos (Schliemann et al. 2011; Platt y Conell 2003). Se evidenció una mayor equitatividad en los claros con una mayor diversidad.

Por último en el potrero, identificando el gradiente de disturbio que cambian la disponibilidad de los recursos produciendo efectos en el ecosistema y en el paisaje (Schowalter 1985, Turner 2010). Es importante resaltar que el diámetro de los troncos es considerada una de las variables más importantes que controla la estructura de la comunidad de insectos saproxílicos y puede causar diferencias en la composición de la fauna de estos insectos (Grove 2002, Miss & Deloya 2007). El mayor volumen de troncos está en el interior de bosque, en algunas ocasiones los bosques que son talados o manejados presentan una ausencia de troncos grandes y la presencia de troncos grandes depende de los años que tenga el bosque (Kattan et al. 2010) (Fig 2.4)

Es importante resaltar que la poca disponibilidad de sustrato como los troncos en descomposición, contienen una gran concentración de individuos de diferentes especies, incrementando la competencia por el recurso y las oportunidades para la depredación, bajo estas condiciones los ciclos reproductivos rápidos podrían ser una estrategia de supervivencia más efectiva como lo observado por Mouzinho et al. (2010). A pesar de no haber tenido en cuenta las épocas de muestreo se observó en la última salida, en una atípica época seca en la región, no se encontró la misma cantidad de grupos familiares que en los muestreos anteriores, además se encontró una

cantidad considerable de partes de escleritos de adultos en los troncos encontrados en el borde y en el potrero, estos cambios climáticos son uno de los factores más importante que afecta la abundancia de todos los grupos de insectos (Kosuke et al. 2007).

La mayoría de los insectos son aparentemente capaces de buscar activamente sitios apropiados para la alimentación, esta selección de alimento apropiado envuelve señales visuales y químicas (Schowalter 1985), en el caso de los pasálidos pueden ser atraídos por compuestos químicos que hacen que colonicen o no un tronco; los escarabajos de la madera son reconocidos por su habilidad de localizar y explotar árboles dañados o fuertemente afectados (Schowalter 1985); es importante resaltar que se presenta un mayor consumo en lugares con una mayor exposición al disturbio, ya que el disturbio crea oportunidades para especies que no se encuentran en la misma proporción en bosques sin disturbio, y mosaicos de hábitats que resultan de la regeneración de parches con disturbios además incrementa nichos disponibles (Hilt 2006, Reyes et al. 2012). Por otra parte, las variaciones en el consumo de madera por hábitat son diferentes para cada especie, ya que no todas las especies consumen de la misma forma, las galerías que presentan un mayor tamaño están en el borde, seguido por el potrero, claros e interior de bosque, en ese trabajo se asume que el consumo y/o remoción de la madera en las galerías por los adultos es proporcional al tamaño de las mismas, la especie que se encontró en esa zona realizó la galería y no fue ocupada antes por otra especie (Fig 2.6)

Abundancia y dominancia:

La abundancia de algunas especies pueden cambiar como respuesta a las variaciones en las condiciones ambientales, algunas especies como *P. quyefutynsua* pueden estar adaptadas a explotar parches con disturbios con abundancias altas, y presenta una menor abundancia en lugares como el interior de bosque que no presenta disturbio (Schowalter 1985), este incremento en la abundancia producto del disturbio ha sido reportado para coleópteros (Reyes et al. 2012), dicho incremento puede deberse a que pocas especies se benefician desproporcionadamente de hábitats con disturbios, probablemente porque su recurso es abundante temporalmente (Hilt et al. 2006)

Sin embargo, algunas especies puede presentar bajas abundancias como en el caso de *Passalus sp* que puede ser sensible a los disturbios reduciendo o eliminando significativamente la población, y pueden ser amenazadas de extinción local, ésta especie puede ser rara o moderadamente común

(Didham et al. 1998), su distribución va desde los 2500-2900 m dentro del parque y posiblemente este en el punto más alto de su distribución o probablemente el decrecimiento de la humedad debido al incremento en la evaporación por la radiación solar puede tener una disminución en las abundancias por la sensibilidad de algunos insectos a la desecación, en este caso la desecación de la madera (Kozuke et al. 2007).

Algunos trabajos reportan que la abundancia de los coleópteros puede disminuir con el disturbio según lo encontrado por Cifuentes-Ruiz & Zaragoza-Caballero (2009), indican que el empobrecimiento del microhábitat por la disminución en la estructura de la vegetación tiene un impacto en la diversidad biológica de los grupos de artrópodos que es evidente a nivel de su abundancia, siendo importante resaltar que la distribución de las abundancias puede ser un indicador útil de bosques con disturbios, en comparación con otros índices, como la diversidad de especies, este puede tener una ventaja de no requerir datos comparativos de otros sitios sin disturbio (Hill 1995)

Los cambios en las condiciones físicas como resultado de disturbio antrópico por la tala de los árboles posibilitan un incremento en la evaporación debido a la radiación solar, puede generar un decrecimiento en las abundancias por la sensibilidad de algunos insectos a la desecación (Kosuke et al. 2007), los insectos especialistas pueden ser más sensibles a los bosques con disturbio (Basset et al. 1998). Un ambiente con poco sustrato disponible aumenta la competencia del recurso y las oportunidades para la depredación (Mouzhino et al. 2010), al igual que el trabajo reportado por Castillo y Reyes-Castillo (1997) las especies que colonizan los troncos que están en los potreros viven en la parte enterrada y más húmeda.

El potrero pueden recibir significativamente más radiación, la temperatura del aire puede ser más alta, además del incremento de la exposición al viento como resultado del proceso de fragmentación del paisaje, quizá remueva la corteza de los troncos o endurecerla por la alta radiación, reduciendo la disponibilidad del recurso para invertebrados que viven en la corteza y por lo tanto puede disminuir el recurso alimenticio y la estabilidad (Saunders et al. 1991) para las especies subcortícolas que necesitan la corteza para protegerse y para desarrollar las galerías y los grupos familiares.

Los cambios en la dominancia de las especies puede estar relacionada con la respuesta de las especies a la presión ejercida por el disturbio, que presenta una alteración en la disponibilidad de los recursos, debido a que la mayoría de las especies de los bosques tropicales son parcialmente

intolerantes a las condiciones de las zonas deforestadas, por los cambios climáticos y la oferta del recurso (Klein 1989), estas condiciones hacen que las especies presenten un cambio en su distribución para cada hábitat (Fig 2.3).

Los lugares con tres especies dominantes son el interior de bosque y el potrero, estos cambios se pueden dar porque algunas especies presentan una mayor adaptación al disturbio o una mayor tolerancia ecológica; posiblemente estas especies que están en el interior de bosque y en el potrero, los dos extremos del gradiente, son euritópicas al exponer un amplio rango de tolerancia al disturbio según el hábitat y las condiciones microambientales (Begon et al. 2006), no presentan una alta especificidad al recurso, sino una estrategias generalistas, presentes en todos los hábitats con abundancias altas, en el potrero se presenta una alta dominancia, resaltando que en ambientes con poca disponibilidad de sustrato se presenta una gran concentración de individuos por cm² (Mouzinho et al. 2010), a diferencia del grupo formado por los claros y bordes que presentan una mayor equitatividad en la distribución del recurso al tener 4 especies dominantes, evidenciándose una mayor diversidad.

Por esta razón, se resalta que la dinámica que se presenta en este Robledal entre las especies se debe a su continuidad, que permite que las especies posiblemente se desplacen de una lugar a otro colonizando nuevos troncos, volando o caminando largas distancias de acuerdo a la disponibilidad de troncos en descomposición (Galindo-Cardona et al. 2007), las especies que se establecen en los bordes, un hábitat que tiene un componente estocástico fuerte, hace que todos los bordes de los bosques tropicales sean únicos y diferentes (Didham 1998).

Por otro lado, la dispersión de las especies está relacionada con la posibilidad de vuelo, la mayoría de las especies que poseen reducción alar son las que habitan en altamontaña (Reyes-Castillo 1970), ya que la dispersión para colonizar nuevos troncos se puede dar por el vuelo o caminando largas distancias (Schuster & Schuster 1997), siendo la distancia un factor importante en la dinámica de la colonización de los troncos de muchas especies (Galindo-Cardona et al. 2007); en este estudio se encontraron 4 especies macrópteras (*P. quyefutunsuca*, *P. irregularis*, *P. gibbosus*, *Passalus* sp) y una especie hemibraquíptera (*P. curtus*) según la clasificación de Boucher (2006). Este último caso se caracteriza por no tener la venación alar completa, la reducción del ala afecta el soporte del ápice de los campos anteriores y posteriores y la zona anal, entre las venas cubital (Cu2)

y anal (A2), se observa una reducción de la vena M2 y una variación en el margen radial (Boucher 2006) (Anexo 3)

Los registros para *P. curtus* estan en la Cordillera de los Andes: desde Ecuador, Baños 1800 m, Peru, cordillera Central: Manizales (Hincks 1940), en la cordillera Oriental en Cundinamarca:Subachoque, alto de San Miguel 2.600 m (Colección ICN), Boyaca: Muzo: 843m (Hincks 1940), Tipacoque 2.750-3.300 (Fonseca datos sin publicar), es necesario resaltar que la habilidad de dispersión es diferente a la habilidad de establecimiento, para Gaston (1994a) la habilidad de dispersión depende de la capacidad en la búsqueda de nuevos sitios, y la habilidad de establecimiento depende del alimento, escape de la predación, supervivencia al ambiente fisico, y por último, la reproducción en un nuevo sitio (Juliano 1983).

P. curtus es la especie más abundante del estudio evidenciando un alta habilidad de establecimiento, con una alta dominancia en el interior de bosque, seguida por el borde y el claro, evidenciando una baja resistencia a hábitats con un alto grado de disturbio, como en el potrero, ya que se encontró un solo individuo; en otros trabajos se encuentra restringida solo para el interior de bosque (Amat-García & Reyes-Castillo 2002). Según Boucher (2006) las especies con este tipo de reducción alar pueden desplazarse, en este trabajo se encontró en todos los hábitats muestreados, evidenciando una buena habilidad de dispersión, pero se resalta que puede ser un foco de atención para la conservación y el manejo de los bosques, ya que la fragmentación puede ejercer una mayor presión por la tala del bosque, evitando que esta especie en un futuro pueda dispersarse y colonizar nuevos troncos, presentando una alta probabilidad de extinción local, además de realizar un seguimiento a esta especie en otras regiones de Colombia y en las otras cordilleras.

La especie *P. quyefutynsuca* fue recientemente descrita por Jiménez-Ferbans et al. (2014), encontrada en los bosques de roble del PNMR de Tipacoque y en zonas aledañas, con una distribución altitudinal de 2.530 a 2.933 m; en este trabajo se presentan los primeros datos sobre la historia natural de esta especie. Es una especie que presenta abundancias similares en todos los hábitats, presentando una característica más generalista en el uso del hábitat, a pesar de esto presenta una alta dominancia en el interior de bosque y en el potrero. Esta especie muestra una tolerancia al disturbio, ya que es dominante y abundante en todos los hábitats, respondiendo de manera optima a nuevas condiciones inducidas por el disturbio que responden mejor que otras, este incremento en la abundancia en su gran mayoría ocurre entre especies con una amplia tolerancia ecológica y con grandes rangos geográficos, pero hasta el momento no se registra esta especie en otros lugares, ya que ha sido descrita recientemente (Hamer et al. 1997, Spitzer et al. 1997); es

importante resaltar que las especies puede responder de forma diferente al mismo efecto físico del disturbio (Miller et al. 2011).

A diferencia de *P. curtus* que presenta una preferencia por zonas con cobertura como el interior de bosque y el borde, siendo la especie más abundante en todo el muestreo, *Passalus sp* es dominante solo en los claros con una mayor especificidad, *P. gibbosus* es una especie que se encuentra dominando en el borde presentando una resistencia a las condiciones de hábitats, tales como la alta radiación solar, fuertes vientos y baja humedad (Didham 1998).

P. irregularis es la segunda especie más abundante con un amplio rango altitudinal con registros desde los 270 m hasta los 3.020 m (Amat-Garcia et al. 2004). Kattan et al. (2010) mencionan que esta especie puede presentar gran plasticidad en el uso del recurso, aspecto que se valida con los resultados obtenidos en este trabajo, dado que fue encontrada en todos las hábitats (Con mayor abundancia en el interior de bosque) y todos los tamaños de troncos encontrados; adicionalmente coloniza las diferentes capas del tronco, a pesar de ser clasificada como subcortícola, por poseer un cuerpo dorso ventralmente comprimido (Reyes-Castillo 2000).

Passalus sp es una especie que inicialmente puede ser confundida con *P. irregularis*, pero presenta una talla más pequeña (15.73-18.91 mm) de ojos grandes, cuerpo delgado y plano, negro brillante, área frontal punteada, fosas frontales glabras, pronoto punteado en los lados y en la parte anterior, maza antenal trilamelada con artejos anchos, el último ancho y los otros dos esbeltos, se encuentra desde los 2500 -2900 m. Presenta abundancias relativamente bajas en todo el muestreo, el lugar donde presentó su mayor abundancia fue en los claros, seguido por el interior de bosque, bordes y potrero con una baja abundancia, esta especie presenta una mayor tendencia a los lugares con una dinámica de disturbio natural como los claros.

El género *Popilius* presenta nueve especies en Colombia, *P. gibbosus* es una especie común del norte de la cordillera Oriental de los Andes, se distribuye por casi toda la Provincia Norandina (Reyes-Castillo & Amat-García 2003), se registra desde los 1509m hasta los 3.000 m (Fonseca Datos sin publicar). Presenta su mayor abundancia en los bordes, seguidos por el interior de bosque, claros y potrero, además presenta una mayor especificidad en la colonización de los troncos, ya que no coloniza troncos pequeños de categoría 1 (Fig 2.1).

2.6 Conclusiones:

Finalmente se observa que la presión del disturbio genera cambios en las abundancias de las especies y en la disponibilidad de los recursos en este caso la madera en descomposición que está en una mayor proporción en el interior de bosque aumentando la densidad de las especies, seguida por el borde, claros y potrero, se observa el gradiente de disturbio, resaltando que algunas especies de pasálidos pueden mantener las abundancias en hábitats que presentan cobertura, como en el interior de bosque o el borde, y otras especies presentan una mayor sensibilidad a las zonas de disturbio como los claros y el potrero, debido al cambio en las condiciones ambientales.

Las diferencias evidenciadas entre los tamaños de los troncos en cada lugar está dada inicialmente por la disponibilidad de madera en descomposición, resaltando que el volumen del tronco es una variable importante para los insectos saproxílicos, en el interior de bosque se observa un mayor número de individuos por cm^3 , un factor importante para la conservación del bosque, reconociendo que la colonización de los troncos es diferencial para cada especie, ya que hay unas especies como *P. gibbosus* que no coloniza troncos de categoría 1, sino que presenta una preferencia por troncos con mayores diámetros.

Por otra parte, la dispersión de las especies está dada por la posibilidad de vuelo y de encontrar el recurso caminando largas distancias, la especie *P. curtus* presenta hemibraquipterismo un tipo de reducción alar. Esta especie presenta una alta habilidad de establecimiento debido a que es la especie más abundante, y en este estudio se encontró en todos los lugares muestreados, evidenciándose hasta el momento la habilidad de dispersión, pero puede ser un foco de conservación.

Los claros son un tipo de disturbio natural que hace parte de la dinámica de los bosques tropicales, a pesar de ser un nuevo hábitat de exploración para los pasálidos, las abundancias disminuyen alterando las poblaciones de estos escarabajos.

2.6.1 Recomendaciones:

Se recomienda desarrollar planes de manejo tanto para los bosques como de la madera en descomposición que sirve de alimento y refugio para una gran cantidad de especies. Estos planes de manejo deben incluir una socialización a la comunidad sobre la importancia ecosistémica de estas especies, teniendo en cuenta que muchas comunidades utilizan la madera, y no se debe remover toda la madera disponible.

En la metodología para el muestreo de los pasálidos se debe tener en cuenta el diametro de los troncos, para reconocer la especificidad de algunas especies. Realizar un seguimiento en las otras cordilleras de la especie *P. curtus* que es hemibraquiptera y en otras zonas de Colombia, para reconocer su habilidad de dispersión y posiblemente ser utilizada como foco de conservación, además poder desarrollar trabajos en poblaciones de pasálidos que permitan reconocer su dinámica e identificar su habilidad de dispersión.

2.7 Literatura citada

Amat-García G, Reyes-Castillo P. 2002. Los coleóptera Passalidae de Colombia. Inventarios y biodiversidad de Insectos. PrBES 2002. SEA.

Amat-García G, Blanco-Vargas E, Reyes-Castillo P. 2004. Lista de especies de los escarabajos pasálidos (Coleoptera: Passalidae) de Colombia. Biota Colombiana 5(2):173-181.

Armenteras D, Gast F, Villareal H. 2003. Andean forest fragmentation and representativeness of protected natural areas in the eastern Andes. Colombia. Biological Conservation 113:245-256

Basset Y, Novotny V, Miller S, Springates N. 1998. Assessing the impact of forest disturbance on tropical invertebrates : Some comments. Journal of applied Ecology. 35:461-466.

Begon M, Townsed C, Harper JL. 2006. Ecology: from individuals to ecosystems. 4th ed. Blackwell Publishing Ltd. UK.p. 633

Boucher S. 2006. Évolution et phylogénie des Coléoptères Passalidae (Scarabaeoidea). Annales de la Société Entomologique de France.41(3-4):239-604.

Cano EB, Schuster JC. 2012. La ecología de la degradación de la madera por escarabajos Passalidae (Coleoptera): simbiosis y efectos sobre el comportamiento. Revista 24 de la Universidad del Valle de Guatemala. 72-81.

Chavez ME, Arango N. (Eds). 1998. Informe nacional sobre el estado de la biodiversidad 1997. Instituto de investigaciones de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt. PNUMA y Ministerio de Medio Ambiente. 3.

Clark DB, Clark DA. 1996. Abundance, growth and mortality of very large trees in neotropical lowland rain forest. *Forest Ecology Management*. 80:235–244.

Castillo ML. 1987. Descripción de la comunidad de coleóptera Passalidae en el bosque tropical perennifolio de la región de los Tuxtlas Veracruz. México. Tesis Biología.

Castillo ML, Reyes-Castillo P. 1997. Passalidae. En: González E, Dirzo R, Vogt RC (eds.). *Historia Natural de Los Tuxtlas*. UNAM. CONABIO. p. 647.

Castillo ML, Lobo MJ. 2004. A comparison of Passalidae (Coleoptera, Lamellicornia) diversity and community structure between primary and secondary tropical forest in Los Tuxtlas, Veracruz, Mexico. *Biodiversity and Conservation* 13:1257-1269.

Cifuentes-Ruiz, P. y S. Zaragoza-Caballero. 2009. Distribución temporal de Arthropoda y Coleoptera capturados en trampas Pitfall en un sitio alterado y un sitio conservado de un Bosque tropical caducifolio (Reserva de la Biosfera Sierra de Huautla, Morelos, México). *Entomología mexicana*, 8: 321-325.

Didham RK, Hammond PM, Lawton JH, Eggleton P, Stork NE. 1998. Beetle species responses to tropical forest fragmentation. *Ecological Monographs* 68(3):295-323.

Doumenge C, Gilmour D, Ruiz Perez M, Blockhus J. 1995. Tropical montane cloud forest: conservation status and management issues. p. 24-37. En: Hamilton LS, Juvick JO, Scatena FN, (eds). *Tropical Montane Cloud Forests*. Springer. New York.

Etter A, McAlpine C, Wilson K, Phinn S, Possingham H. 2006. Regional patterns of agriculture land use and deforestation in Colombia. *Agriculture, Ecosystems and Environment* 114: 369-386

Fauth JE, Bernanrdo J, Camara M, Resetarits J, Buskirk van, McCollum SA. 1996. Simplifying the jargón of community ecology: a conceptual approach. *The American Naturalist*. 147:282-286.

Galindo-Cardona A, Giray T, Sabat A, Reyes-Castillo P. 2007. Bess beetle (Coleoptera: Passalidae): substrate availability, dispersal, and distribution in a subtropical wet forest. *Annals of the entomological society of America*. 100(5):711-720.

Gaston KJ. 1994^a. *Rarity*. Chapman and Hall, London.

Grove SJ. 2002. Saproxylic insect ecology and the sustainable management of forests. Annual Review Ecology system. 33:1-23

Hamer KC, Hill JK, Lacey LA, Langham AM. 1997. Ecological and biogeographical effects of disturbance on tropical butterflies of Sumba, Indonesia. Journal of biogeography. 24:67-75

Hammer Ø, Harper D, Ryan P. 2001. PAST: Paleontological Statistics Software Package for Education and Data Analysis. Palaeontologia Electronica 4(1): Available from: http://palaeoelectronica.org/2001_1/past/issue1_01. Htm.

Hill JK, Hamer LA and Banham WM T. 1995. Effects of selective logging on tropical forest butterflies on Buru, Indonesia. Journal of Ecology 32: 754-760.

Hilt N, Brehm G and Fiedler K. 2006. Diversity and ensemble composition of geometrid moths along a successional gradient in the Ecuadorian Andes. Journal of Tropical Ecology. 22(2): 155-166

Hincks WD. 1940: Preliminary key to the Petrejus section of the genus Passalus Coleoptera, Passalidae. Annals and Magazine of Natural History. 6(11): 486-496

Hugueny B, Cornell HV. 2000. Predicting the relationship between local and regional species richness from a patch occupancy dynamics model. Journal of Animal Ecology 69(2):194-200.

Instituto Alexander von Humboldt. 2000. Sistema de información de la diversidad de Colombia. [Citado Junio 2014]. Disponible desde: <http://data.sibcolombia.net/species/83087>.

Jimenez-Ferbans L, Amat-García G. 2009. Sinopsis de los Passalidae (Coleoptera: Scarabaeoidea) del Caribe Colombiano. Caldasia. 31(1):155-173.

Jiménez-Ferbans L, Amat-García G, Reyes-Castillo P. 2012. Nueva especie de *Passalus fabricius*, 1792 (Coleoptera: Scarabaeoidea: Passalidae) de la Sierra Nevada de Santa Marta, Colombia. Acta zoologica Mexicana. (n.s). 28(3):607-612.

- Jimenez-Ferbans L, Reyes-Castillo P, Amat-García G. 2014. Tres especies Colombianas nuevas de Passalidae (Coleoptera:Scarabaeoidea). *Revista Mexicana de Biodiversidad* 85:31-37
- Johnson CN. 1998. Species extinction and the relationship between distribution and abundance. *Nature*, 394:272–274.
- Juliano SA. 1983. Body size, dispersal ability, and range size in North American species of *Brachinus* (Coleoptera: Carabidae). *Coleopterist Bulletin*. 37:232 -238.
- Kappelle M. 1996. Conservación de la biodiversidad y desarrollo sostenible: degradación de los robledales naturales. En: *Los Bosques de Roble (Quercus) de la Cordillera de Talamanca, Costa Rica: diversidad, ecología, conservación y desarrollo*. C.R. Instituto Nacional de Biodiversidad: Universidad de Amsterdam. p. 209-220
- Kattan GH, Murcia C, Galindo-Cardona A. 2010. An evaluation of bess beetles (Passalidae) and their resource base in a restored Andean forest. *Tropical Conservation Science*. 3(3):334-343
- Kosuke A, Chey VK, Masanori JT. 2007. Assessment of higher insect taxa as bioindicators for different logging-disturbance regimes in lowland tropical rain forest in Sabah, Malaysia. *Ecology Research*. 22:542-550.
- Klein BC. 1989. Effects of forest fragmentation on dung and carrion beetle communities in central Amazonia. *Ecology* 70:1715 - 1725.
- Leal D, Vargas W, Lozano F, Palacio JD. 2006. Evaluación genética de los bosques de roble (*Quercus humboldtii* Bonpl.) en los municipios de Finlandia y Salento, Quindío, utilizando la técnica de microsatélites. En: Solano C, Vargas N. *Memorias del I Simposio Internacional de Robles*. Fundación Natura-Pontificia Universidad Javeriana.
- Lobo J, Castillo ML. 1997. The relationship between ecological capacity and morphometry in a neotropical community of Passalidae (Coleoptera) *The Coleopterists Bulletin* 51(2):147-153.
- Miller AD, Roxburgh SH, Shea K. 2011. How frequency and intensity shape diversity-disturbance relationships. *Princeton University. Proceedings of the National of Academy Science*. 108(14):5643-5648
- Miss DJ, Deloya G. 2007. Observaciones sobre los coleópteros saproxilófilos (Insecta: Coleoptera) en Sotuta, Yucatán, México. *Revista Colombiana de Entomología* 33 (1):77-81

Moreno CE, Verdú JR, Arita HT. 2007. Elementos ecológicos e históricos como determinantes de la diversidad de especies en comunidades. En: Escarabajos, diversidad y conservación biológica. (Eds) Zunino. M; Melic. A. Sociedad Entomológica Aragonesa (S.E.A) Monografías Tercer Milenio.7:179-192

Mouzhino JRC, Fonseca CRV, Barbosa MLL. 2010. The influence of flood pulses on the reproductive strategy of two species of passalid beetle in the fluvial archipelago of Anavilhanas, Amazon. *Journal of Natural History*. 44(9-10):589-600

Platt W, Connell J. 2003 Natural Disturbances and directional replacement of species. *Ecological Monographs*. 73(4):507-522

Reyes-Castillo P. 1970. Coleoptera Passalidae: morfología y división en grandes grupos; géneros americanos. *Folia Entomológica. Mex.* 20-22:1-240.

Reyes-Castillo P. 2000. Coleoptera Passalidae de México. Pp.171-182. En: Martín-Piera F, Morrone JJ, Melic A, (Editores). Hacia un proyecto Cyted para el inventario y estimación de la diversidad entomológica en Iberoamérica Pribes 2000. m3m: Monografías Tercer Milenio, vol. 1, Sociedad Entomológica Aragonesa, Zaragoza. p. 171-182

Reyes-Castillo P. 2002. Passalidae. Pp 467-483. En: Llorente Busquets J, Morrone E. (eds) Biodiversidad, taxonomía y biogeografía de los artrópodos de México: hacia una síntesis de su conocimiento. Universidad Autónoma de México. Vol. III.

Reyes-Castillo. P y Amat-García. G. 2003. Passalidae (Coleoptera) de Colombia. Escarabeidos de Latinoamérica: Estado del conocimiento. m3m: Monografías Tercer Milenio. SEA, Zaragoza, 3:35-50

Reyes-Castillo, P. 2004. Passalidae (Insecta: Coleoptera). In Biodiversidad de la Sierra Madre Oriental, I. Luna, J. J. Morrone y D. Espinosa-Organista (eds.). Las Prensas de Ciencias, UNAM, México, D.F., p. 283-293.

- Reyes-Castillo P. 2006. Ensayo bibliográfico sobre Pasálidos que presenta Pedro Reyes-Castillo. Bibliografía temática sobre Passalidae (Insecta: Coleoptera). Instituto de Ecología, A. C. Xalapa, Veracruz. México. p. 1-32.[No publicado]
- Reyes SJU, Maldonado NS, De león GEI, De león RIR, Hernandez HL, Barrientos AY. 2012. Efecto del disturbio en la vegetación sobre la composición de Coleoptera en un fragmento de matorral de Victoria, Tamaulipas, México. Universidad de Guadalajara. Dugesiana 19 (2): 49 - 56
- Sabogal-Rodriguez A. 2011. Estudio comparativo de las comunidades de arañas asociadas a bosques conservados y areas intervenidas en el santuario de Flora y Fauna Otún Quimbaya (Risaralda, Colombia). Tesis. Universidad Nacional de Colombia.
- Saunders DA, Hobbs. RJ, Margules CR. 1991. Biological consequences of ecosystem fragmentation: A Review. Conservation biology. 5(1):18-32
- Schuster JC. 1993. Passalidae: clave para géneros de Colombia. Boletín del Museo Entomológico.. Universidad del Vall 1(2):55-61
- Schuster J, Schuster L. 1997. The evolution of social behavior in Passalidae (Coleoptera). In: The evolution of social behavior in insects and arachnids. Edited by: Bernard J. Crespi, Simon Fraser University, British Columbia.p. 260-269.
- Schlieman A, Sara Bockheim JG. 2011. Methods for studying trefall gaps:A review Forest Ecology and Management 261:1143-1151.
- Schowalter DT. 1985. Adaptation of insects to disturbance. In: Pickett STA, White PS. (eds). The ecology of natural disturbance and patch dynamics. Academic Press. p. 235-252.
- Schluter. D. 2000. The ecology of adaptive radiations. Oxford University Press, Oxford.
- Sousa .WP. 1984a. The role of disturbance in natural communities. Annual Review Ecology System.15:353-91.
- Standmüller T. 1987. Cloud forest the humid tropics: a bibliographic review. Centro Agronómico tropical de investigación y enseñanza. Turrialba. Costa Rica.p 82.
- Spitzer K, Jaros J, Havelka J, Leps J. 1997. Effects of small-scale disturbance on butterfly communities of an Indochinese montane rainforest. Biological Conservation. 80:9-15

Torres JA. 1994. Wood decomposition of *Cyrilla racemiflora* in a tropical Montane Forest. *Biotropica*. 26(2):124-140

Turner MG. 2010. Disturbance and landscape dynamics in a changing world. *Ecology*. 91.(10):2833 – 2849.

Van Der Hammen T. 2008. "Zonal ecosystems of the west and east flanks of the Colombian Eastern Cordillera (Sumapaz transect)" *Estudios de Ecosistemas Tropandinos-Ecoandes* 7. La Cordillera Oriental Colombiana, Transecto Sumapaz. En: Alemania. ed: Gebr. Borntraeger Verlagsbuchhandlung.7:961 - 1009.

Whitcom RF Robbins CS, Lynch JF. 1981. Effects of forest fragmentation on avifauna of the eastern deciduous forest .In: Burgess RL, Sharpe DM. (Eds), *Forest island dynamics in a managed landscapes*. Springer-Verlag, New York, USA, p.125-205

Whitmore TC. 1989. Canopy gaps and the two major groups of forest trees. *Ecology* 70 (3):536-538.

Capítulo 3: caracterización de los gremios de pasálidos en un gradiente de disturbio en los robledales del Parque Natural Municipal de Tipacoque - Boyacá.

3.1 Resumen:

La deforestación de los bosques de roble en los Andes por disturbios antrópicos y naturales han alterado la fauna xilófaga asociadas a estos, al reducir la disponibilidad de madera en descomposición. Este trabajo se realizó en cuatro hábitats del Parque Municipal Robledales de Tipacoque (Boyacá-Colombia), entre los 2750 y 2900 msnm en la cordillera Oriental. Se evaluó la relación entre el gradiente de disturbio y los gremios de pasálidos, a partir de la abundancia de los grupos familiares y el tamaño de los individuos por especie; adicionalmente se estimó la biomasa por especie y el aporte por gremio en cada hábitat, además se relacionaron con dos variables microambientales dentro de las galerías (humedad y temperatura).

Se colectaron cinco especies: *Passalus curtus* (30,7%), *Passalus irregularis* (25,41%), *Passalus quyefutynsuca* (21,4%), *Popilius gibbosus* (14,56%) y *Passalus* sp (7,82%); distribuidas en 517 adultos, 32 pupas, 436 larvas y 43 huevos, para un total de 1028 individuos, pertenecientes a 2 tribus y 2 géneros.

A nivel de microhábitat se encontraron todas las especies en la subcorteza, albura y duramen, sin embargo cada especie cambia sus preferencias en función del gradiente de disturbio. Además el análisis de amplitud de nicho trófico muestra que en los diferentes hábitats las especies presentan diferentes grados de especificidad. Finalmente, los valores de biomasa más altos se presentan en el interior de bosque y la especie con el mayor aporte es *P. curtus*.

3.2 Introducción:

La madera en descomposición es un hábitat importante para diferentes organismos del bosque que sucesionalmente la colonizan, es considerada una unidad ecológica cuyas condiciones microambientales permiten el establecimiento de microorganismos, fauna y flora; este recurso es un gran reservorio de carbón que actúa como un disipador de este a la atmósfera, representando hasta el 22% del carbono forestal, además provee un sitio para la fijación del nitrógeno (Torres 1994, Reyes-Castillo 2006, Cano et al. 2012).

Los organismos saproxilófagos cumplen un papel importante en la dinámica de los bosques al ser descomponedores de la madera, permitiendo el reciclaje de nutrientes (Grove 2002). Se dividen en: microfauna, mesofauna y macrofauna, siendo los escarabajos pasálidos parte de esta última (Reyes-Castillo 2000), es un grupo que cumple parte de su ciclo de vida en el tronco, presentando una estructura subsocial al poseer cuidado parental de los adultos a las larvas y un grupo familiar compuesto por huevos, larvas, teneales y adultos; el tronco en descomposición les ofrece un ambiente relativamente estable con un espacio necesario para la alimentación, desarrollo y reproducción (Reyes-Castillo & Halffter 1983). Su actividad continua, permite la disgregación y el desmenuzamiento de la madera (Reyes-Castillo 2006).

Presentan una estratificación dentro del tronco en microhábitats tales como la subcorteza, albura y duramen, elaborando galerías de acuerdo con la forma de explotación del recurso (Castillo 1987), esta ubicación permite reconocer su especificidad; dentro de las variables microambientales más importantes en el tronco se encuentra la humedad y la temperatura, al presentar una tendencia higrófila (Jimenez-Ferbans et al. 2014), por esta razón se hace una clasificación de los gremios según el concepto de Root (1970), relacionado con el uso de las especies por la misma clase de recursos pero que tiene la posibilidad de diferentes particiones basadas en distintas clasificaciones del recurso (Simberloff & Dayan 1991).

El objetivo de este trabajo fue caracterizar los gremios, estimar la biomasa y desarrollar una propuesta de nicho de los pasálidos en un gradiente de disturbio, dentro de un fragmento del Parque Natural Municipal Robledales de Tipacoque.

3.3 Materiales y métodos:

Este estudio se realizó en el Parque Natural Municipal “Robledales de Tipacoque” (PNMRT) vereda la Calera, Boyacá-Colombia (06° 23' 55.4''N y 072° 43' 33.9''W), en un bosque alto

andino, con una vegetación dominante de *Quercus humboldtii*, entre los 2750 y los 2900 m, presenta un clima frío. En el robledal se pueden encontrar árboles con 25 m de altura y un DAP de hasta 1 metro, presencia de epifitas y bejucos. La zona en esta altitud presenta lugares con acceso restringido debido a las fuertes pendientes, además de cañadas dificultando el acceso. Se caracteriza por ser un hábitat húmedo con una alta frecuencia de neblina, una temperatura promedio anual 17,4 °C, el promedio anual de humedad relativa es de 77,5%, la evaporación promedio anual registrada es de 109.3 mm, posee un régimen de precipitación bimodal tetraestacional con un monto anual de precipitación de 1081.85 mm/año (van der Hammen 2008, Fundación Natura-Corpoboyaca 2008). Se seleccionaron 4 lugares dentro del robledal que coincidieran con algún nivel del gradiente de disturbio: bosque secundario tardío (Conservado), claros naturales, bordes y potrero; para definirlos se utilizaron indicadores cualitativos tales como: número de estratos arbóreos, presencia o ausencia del dosel, cantidad de epifitismo, identificación del tipo de disturbio teniendo en cuenta la caída natural de árboles, apertura de claros, número de troncos caídos y caminos cercanos.

Se realizaron 5 muestreos, en agosto y noviembre del 2012 y enero, marzo, abril del 2013. En cada muestreo 2 personas trabajaron durante 5 días de 8:00 am a 5:00 pm. En cada hábitat escogido se revisaron los troncos y ramas caídas en descomposición en estado 1, 2, 3 y 4, separados entre sí por una distancia aproximada de 50 metros. En cada rama y tronco se removió la madera utilizando hachas pequeñas, desprendiendo la capa exterior del tronco hasta el interior (Corteza, albura, duramen) hasta encontrar las galerías y los ejemplares en su ubicación asociada a cada una de las capas de la madera, para establecer algún tipo de preferencia por el microhábitat (dureza de la madera) (Castillo1987, Lobo & Castillo 1997), además se midió la humedad y la temperatura de las galerías con un termo higrómetro modelo: RH 300-CAL.

Todos los organismos se colectaron manualmente utilizando pinzas entomológicas, los adultos se preservaron en alcohol al 96% y las larvas y pupas se preservaron en PAMPEL (42% de agua destilada, 44% de alcohol a 96° GL, 8% de formalina, 6% de ácido acético glacial). Los adultos se montaron en alfileres, y los inmaduros fueron transferidos a frascos de vidrio con alcohol al 70%, identificados y etiquetados. Para estimar la masa corporal y la biomasa, se realizaron las siguientes medidas sobre los adultos de cada especie con un calibrador digital: largo total desde el borde del clípeo hasta el ápice de los élitros, el ancho de los élitros después del tercer par de patas, la altura

dorso-ventral en el metaesternón, el largo del élitro desde el húmero hasta el ápice del élitro, el largo del pronoto en el final del surco medio y ancho del pronoto en la parte media del pronoto, el largo de la mandíbula desde la base hasta el apice, y el ancho de la mandíbula en el diente interno. Todos los especímenes se depositaron en la colección entomológica del Instituto de Ciencias Naturales de la Universidad Nacional de Colombia sede Bogotá.

3.3.1 Análisis estadísticos:

Para la realización del análisis de gremios se tuvo en cuenta las abundancias de los adultos por grupos familiares en cada microhábitat, la identificación de las diferencias entre las variables microambientales (humedad y temperatura) de los hábitats se realizó por medio de una prueba de Kruskal-Wallis al igual que una correlación de Spearman entre las dos variables ambientales por cada hábitat. Con el fin de reconocer la relación entre las variables microambientales, los hábitats y las especies se utilizó el análisis de correspondencia canónica (ACC), las especies son ordenadas por la proyección de sus centroides en el eje de cada variable ambiental indicando la influencia de cada factor en cada especie, con el programa Past 2.17c (Hammer et al 2001). Con el objetivo de verificar la homogeneidad en la talla dentro de cada especie se utilizó el análisis de componentes principales (ACP) a partir de las medidas morfométricas utilizando una matriz de varianza-covarianza para ocho variables morfométricas, seguidamente se calculó la masa corporal y la biomasa, con el promedio de los dos modelos alométricos de poder propuestos por Rogers que tienen en cuenta el largo del organismo (Ecuación 1) o el largo por el ancho (Ecuación 2), transformados con logaritmo en base 10 (Bradley et al. 1993).

Ecuación 1: $\text{Log}(\text{peso}) = b + a(\text{Log}X)$, X= largo del organismo,

Ecuación 2: $\text{Peso} = e^b (X)^a$, donde X= Largo * ancho

Se realizó una prueba de Kruskal Wallis para identificar diferencias entre la masa corporal de las especies. Para identificar las diferencias entre los aportes de biomasa por gremio en cada hábitat se realizó una prueba de χ^2 con el programa Past 2.17c (Hammer et al 2001).

Con el fin de estimar la especificidad de cada especie por los diferentes microhábitats de los troncos, se calculó el índice de amplitud de nicho de Levins (1968) donde la especie que presenta una mayor especificidad tiene un valor de 0 y la especie que presenta poca especificidad o es más generalista presenta un valor de 1 (Ecuación 3):

Ecuación 3: $B: \frac{1}{\sum P_j^2}$,

donde B= medida de Levins de amplitud de nicho, P_j = proporción de individuos usando el microhábitat j.

Para reconocer el grado de solapamiento de nicho trófico entre las especies se calculó el índice de solapamiento de Shoeners (1970) (Ecuación 4).

Ecuación 4: $NOI: 1 - \left(\frac{1}{2}\right) \sum_{i=1}^n |P_{ij} - P_{ik}|$

Donde P_i es la proporción del i(esimo) microhábitat en las especies j y k.

3.4 Resultados:

Durante 25 días de muestreo distribuidos en 5 meses se encontraron 1.028 individuos agrupados en dos tribus, dos géneros y cinco especies de pasálidos, en 57 de 112 troncos revisados. Los adultos predominaron (517 individuos), seguidos de larvas (436), huevos (43) y pupas (32).

La tribu Passalini presentó la mayor abundancia (878 individuos) y la tribu Proculini 150 individuos; del género *Passalus* se colectaron 878 individuos con un 85,6% y del género *Popilius* 150 individuos con un 14,4%; cuatro especies pertenecen al género *Passalus* (Subgénero *Pertinax*) y una del género *Popilius*.

En la tabla 3.1 se presenta la abundancia de individuos por grupo familiar de las diferentes especies. La especie con un mayor número de individuos por estado de desarrollo fue *P. curtus* con el 30,8%, seguida de *P. irregularis* con el 25,6%, *P. quyefutynsuca* 21,3%, *P. gibbosus* 14,5% y *Passalus* sp 7,8%.

Tabla 3.1 Distribución de las abundancias de pasálidos por grupo familiar.

Especie	Adultos		Huevos		Larvas		Pupas	
	Abs	% Rel	Abs	% Rel	Abs	% Rel	Abs	% Rel
<i>P. irregularis</i>	148	28,68	18	41,86	89	20,41	8	25,00
<i>P. quyefutynsuca</i>	81	15,70	9	20,93	120	27,52	9	28,13
<i>Passalus sp</i>	42	8,14	3	6,98	34	7,80	1	3,13
<i>P. curtus</i>	185	35,85	5	11,63	116	26,61	10	31,25
<i>P. gibbosus</i>	60	11,63	8	18,60	77	17,66	4	12,50
Total general	516	100	43	100	436	100	32	100

La especie con más grupos familiares fue *P. curtus* (49), seguida por *P. irregularis* (41), *P. quyefutynsuca* (19), *P. gibbosus* (9) y por ultimo *Passalus sp* (6) para un total de 124 grupos familiares. El hábitat con mayor número de grupos familiares es el interior de bosque con 54, claros con 37, borde 23, potrero con 10.

3.4.1 Temperatura y humedad de galerías

Los datos obtenidos de la temperatura al interior de las galerías no presentaron diferencias significativas entre los hábitats muestreados (H: 2,4, p(H): 0,48); sin embargo se observó un aumento en los valores desde el interior de bosque hasta el potrero, las medianas oscilaron entre 17,4°C y 19°C (Fig 3.4a). En cuanto a la humedad de las galerías si se encontraron diferencias significativas entre algunos hábitats (H: 13,4, p(H): <0,01), el interior de bosque y el claro presentan los mayores valores de humedad (%) en las galerías y son diferentes a los encontrados en el potrero (U: 8 y 13.5, respectivamente, p(x) < 0,001) (Fig 3.4b). La correlacion de Spearman demostro que hubo una relacion inversamente proporcional entre las dos variables microclimáticas para cada lugar: solo el borde (r= -0.88, p(x) <0,001) y el potrero (r= -0.72, p(x) <0,001) mostraron diferencias significativas. Para los dos hábitats restantes la correlación no fue estadísticamente

significativa, sin embargo el r también presentó signo negativo ($r=-0.52$, $p(x) = 0,08$ en interior de bosque y $r=-0.25$, $p(x) = 0,44$ en claro).

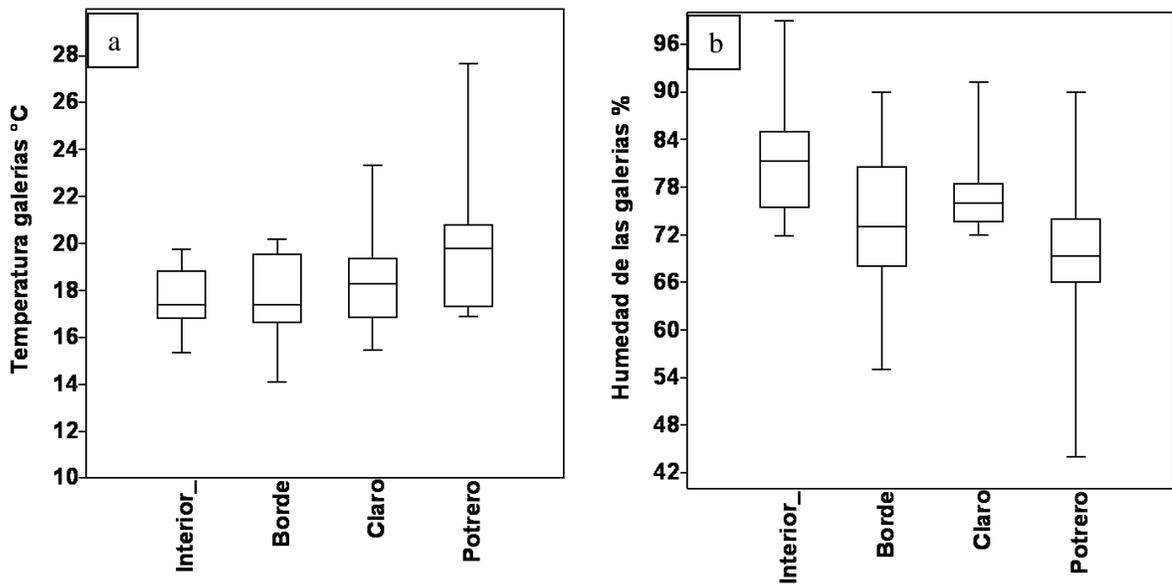


Figura 3.4 Temperatura y humedad de las galerías por hábitat

3.4.2 Morfometría:

Para verificar la independencia en cada una de las especies, se realizó un análisis de componentes principales (PCA por sus siglas en inglés) utilizando una matriz de varianza-covarianza para ocho variables morfométricas (Anexo 4); a partir de este se definieron dos grupos sobre el componente 1 (var: $98\% \pm 0.26$), las especies pequeñas a la izquierda y las grandes a la derecha del eje del componente 2; la variable que tuvo mayor peso fue el largo total (Coeficiente= 0.73) seguida de largo del elitro (Coeficiente= 0.44); las dos especies más pequeñas fueron *Passalus* sp. y *P. irregularis* y las más grandes *P. gibbosus*, *P. curtus* y *P. quyefutynsuca*. Aunque el segundo componente aporta un porcentaje de varianza bajo (var: $0.63\% \pm 0.16$), se observa una separación entre las especies grandes quedando *P. curtus* en la parte superior derecha y las dos restantes en la inferior, esta separación está influenciada por el ancho y el largo del pronoto (Fig 3.1).

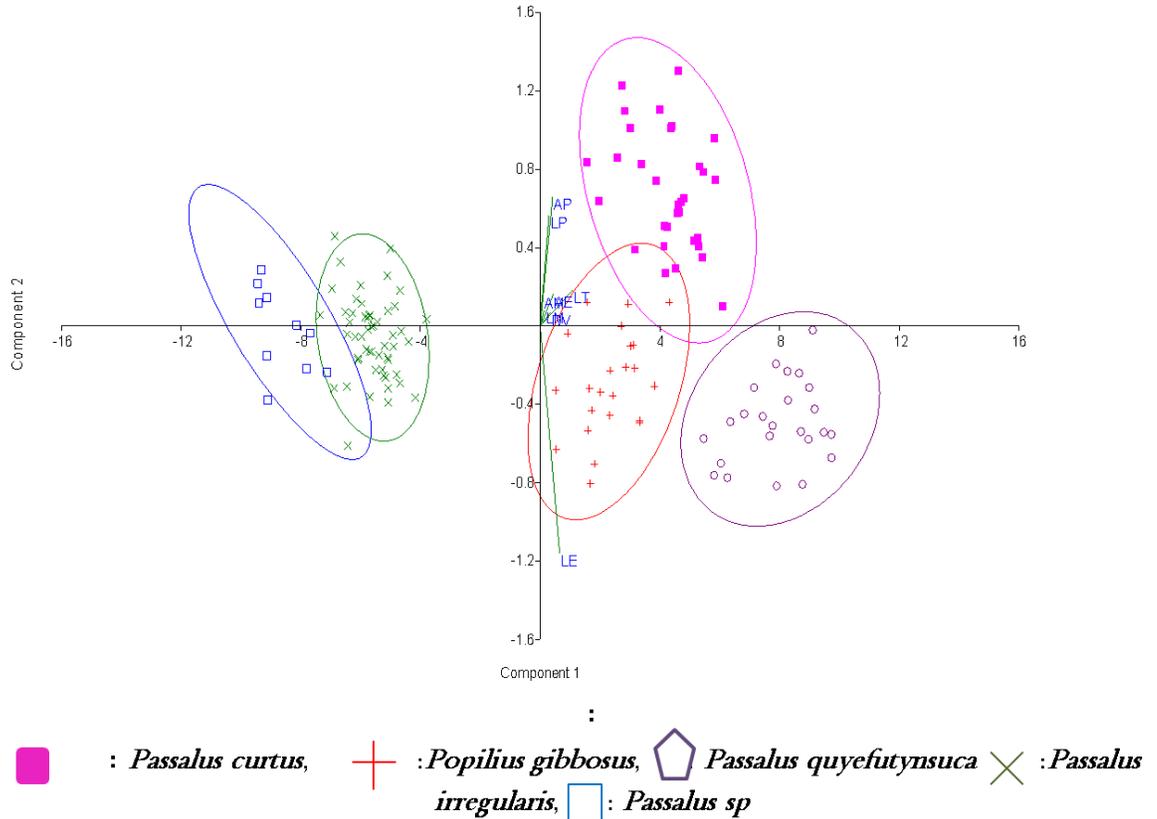


Figura 3.1 Análisis de componentes principales de caracteres morfométricos para las especies de pasálidos.

3.4.3 Masa corporal:

Con el fin de estimar la masa corporal se midieron los adultos de cada especie (*P. irregularis*: 55, *P. quyefutynsuca*: 26, *Passalus sp*: 10, *P. curtus*: 38, *P. gibbosus*: 23). Con la aplicación de una prueba de Kruskal-Wallis (H: 66,03, p(H): <0,0001) se encontraron diferencias significativas en las distribuciones de los datos de masa corporal para todas las especies (Fig 3.2).

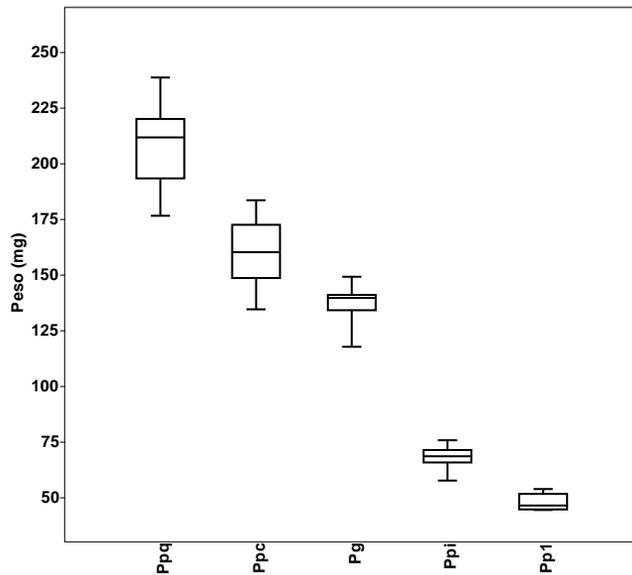


Figura 3.2 Masa corporal en mg para cada especie. Ppq: *Passalus quyefutynsuca*, Ppc: *Passalus curtus*, Pg: *Popilius gibbosus*, Ppi: *Passalus irregularis*, Pp1: *Passalus sp.*

3.4.4 Gremios:

En la figura 3.5 se observa un mayor número de grupos familiares en el interior de bosque y en el borde, seguido por el claro y por ultimo el potrero, los microhábitats con mayor número de grupos familiares son la subcorteza y la albura, distribuidos en el interior de bosque y el claro; y por ultimo el duramen presenta un mayor número de grupos familiares en el borde y el potrero.

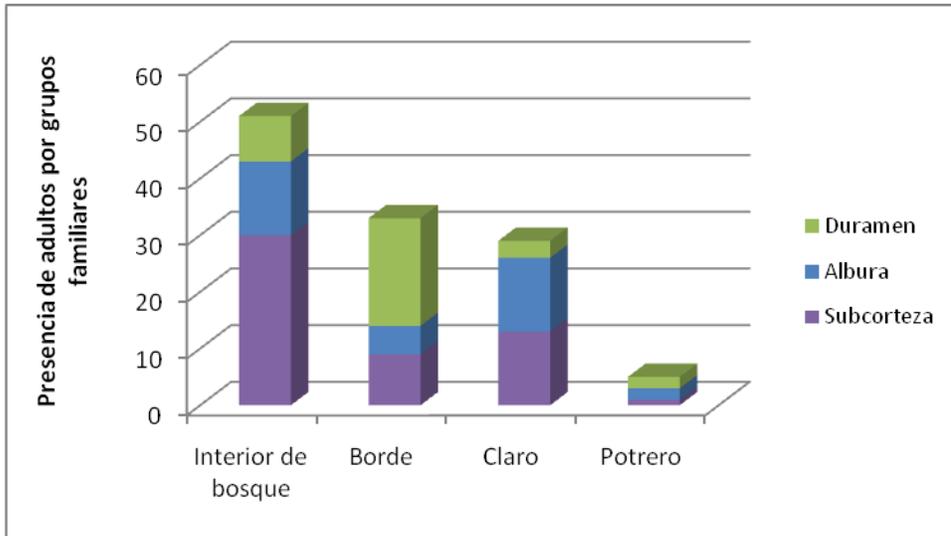


Figura 3.5 Distribución de adultos por grupos familiares para cada hábitats del PNMT.

Se establecieron tres gremios de acuerdo al microhábitat, subcortícolas, alburamícolas y duramícolas; el gremio que presentó una mayor abundancia es el subcortícola. Entre el suelo y el tronco se encontraron algunos adultos, pero no se incluyeron como un gremio diferente porque no se observó la construcción de galerías, ni un grupo familiar constituido. Para cada hábitat se cuantificó la abundancia por gremio; el interior de bosque y los claros presentan la mayor abundancia de los subcortícolas y alburamícolas, seguido por el duramícola en el borde (Fig 3.6).

82 ESCARABAJOS PASÁLIDOS (COLEOPTERA: PASSALIDAE) EN UN GRADIENTE DE DISTURBIO EN LOS ROBLEDALES DEL PARQUE MUNICIPAL DE TIPACOQUE - BOYACA

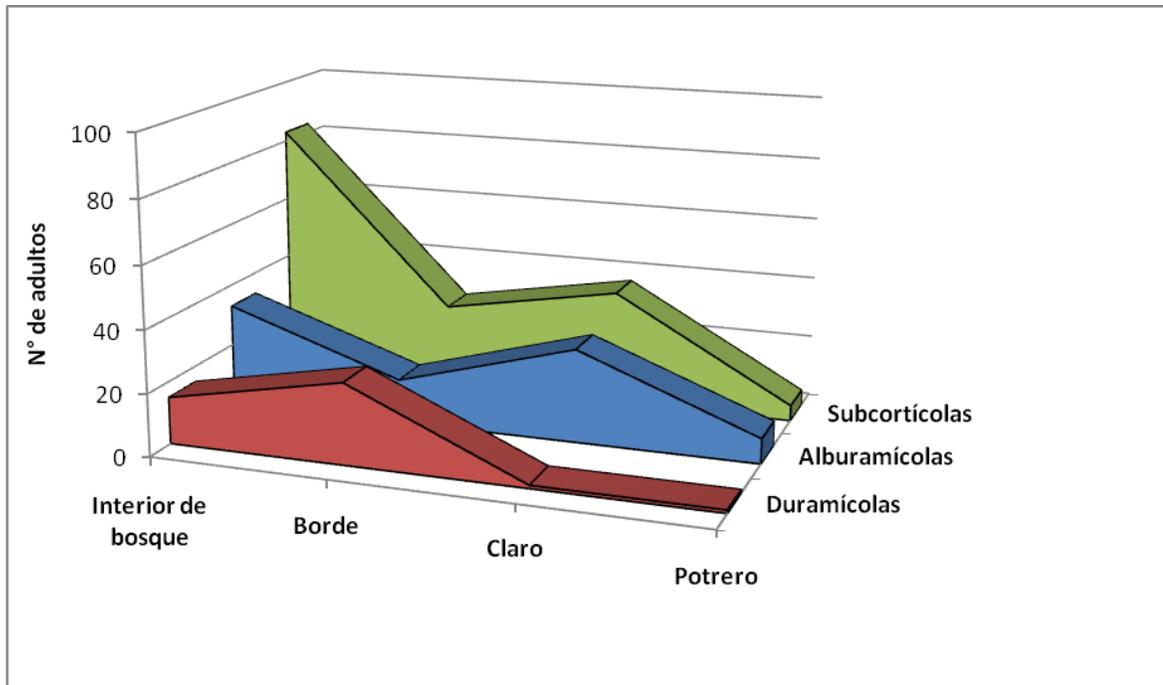


Figura 3.6 Pasálidos por gremio por hábitat.

En la figura 3.7, se observa que la especie con mayor porcentaje de abundancia en el gremio subcortícola es *P. irregularis* con el 41,45%, *P. curtus* con un 26,97%, y *Passalus* sp. con el 20,4%, de los alburamícolas esta *P. curtus* con un 41,18%, *P. irregularis* y *P. quyefutynsuca* presentan el mismo porcentaje con 22,35% y de los duramícolas esta *P. gibbosus* con un 51,16%, *P. curtus* con el 30,23% y por ultimo *P. quyefutynsuca* con el 18,60%.

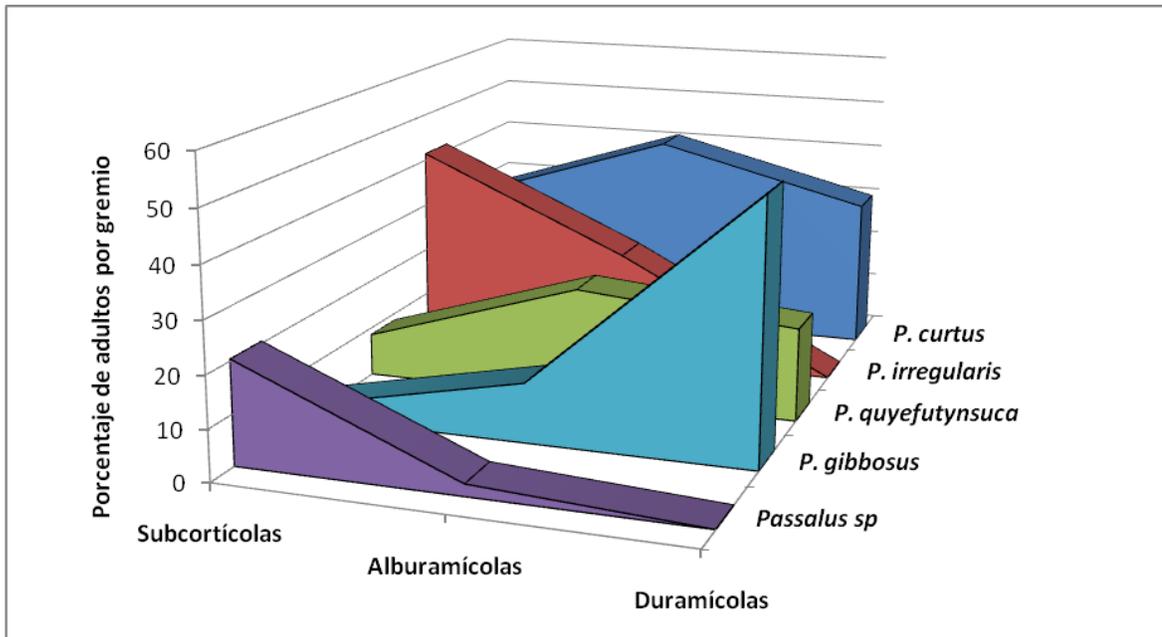


Figura 3.7 Porcentaje de adultos por gremio por especie.

La prueba de χ^2 entre los aportes de biomasa de cada especie a los gremios mostraron diferencias significativas (Anexo 6). Para el gremio de los subcortícolas: el mayor aporte esta dado por *P. curtus* (2,87 g), *P. irregularis* (2,80 g), *P. quyefutynsuca* (1,97 g), *Passalus sp* (0,40 g), *P. gibbosus* (0,29 g). Para el gremio alburamícola el mayor aporte lo presentó la especie *P. quyefutynsuca* (2,16 g), *P. gibbosus* (1,37 g), *P. curtus* (1,31 g), *P. irregularis* (0,84 g) y por último para el gremio duramícola los aportes más altos los tienen *P. curtus* (1,95 g) y *P. gibbosus* (1,42 g) seguidos de *P. quyefutynsuca* (0,76 g) seguido por *P. irregularis* (0,28 g) y *Passalus sp* (0,04 g) (Fig 3.8)

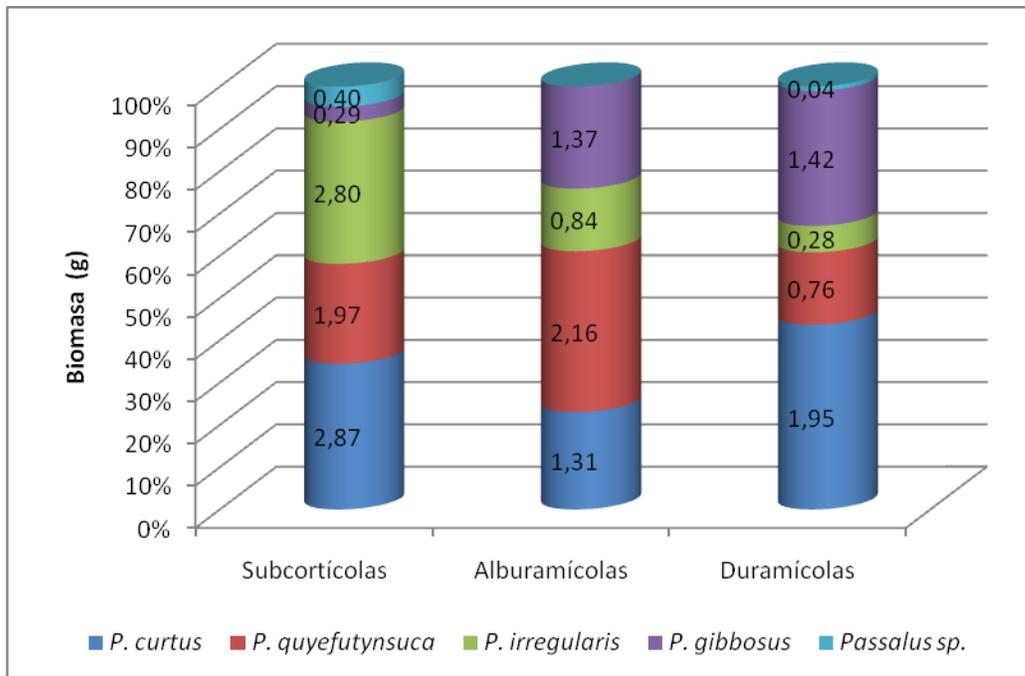


Figura 3.8 Aporte de biomasa por gremios por especie

Los aportes de biomasa por gremio para cada hábitat son iguales para el interior de bosque y el borde, y la prueba de χ^2 evidenció que hubo diferencias significativas entre el interior de bosque, claro y potrero (Anexo 6), para el interior de bosque el gremio que aporta una mayor cantidad de biomasa es el subcortícola, para el borde el duramícola, para el claro los aportes están dados en igual proporción por subcortícolas y alburamícolas, y por último en el potrero el mayor aporte está dado por los subcortícolas (Fig 3.9).

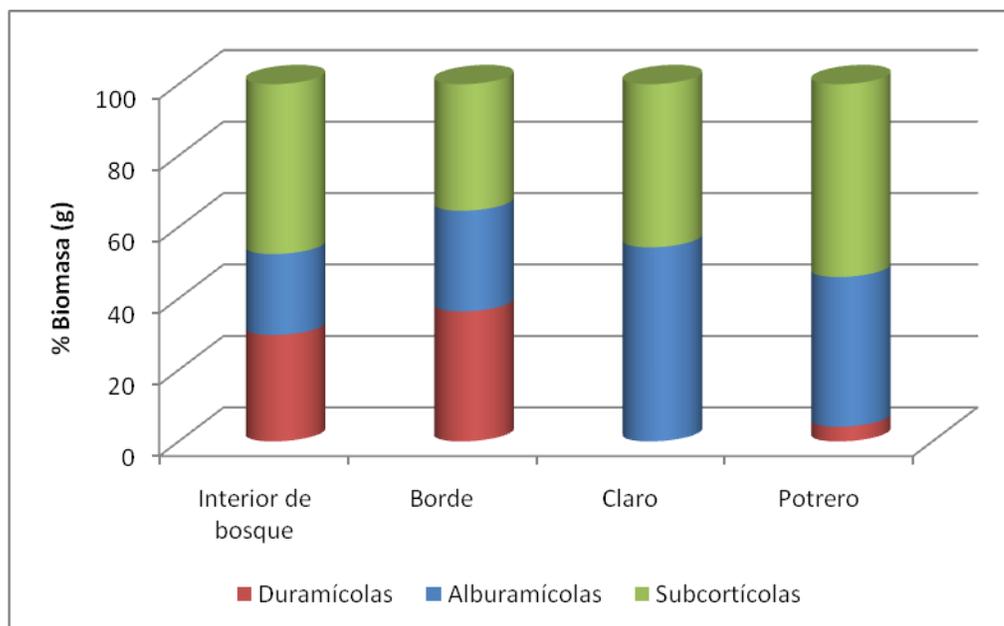


Figura 3.9 Aporte de biomasa por gremios por hábitat

3.4.5 Biomasa:

Las pruebas χ^2 mostraron diferencias para la biomasa aportada por cada especie entre los hábitats (Anexo 5), *P. curtus* aportó la mayor cantidad en el interior de bosque, *P. quyefutynsuca* en borde y potrero, y *P. irregularis* en claros; en general *P. curtus* tuvo los mayores aportes de biomasa (6,12 g), seguida por *P. quyefutynsuca* con (4,89 g), *P. irregularis* (3,92 g), *P. gibbosus* (3,09 g) y *Passalus* sp (0,44 g) (Fig 3.3). Los valores de biomasa disminuyen con el gradiente de disturbio, el mayor aporte se encontró en el interior de bosque (9,72 g), seguido por el borde (4,10 g), los claros (3,0 g) y potrero (1,64 g).

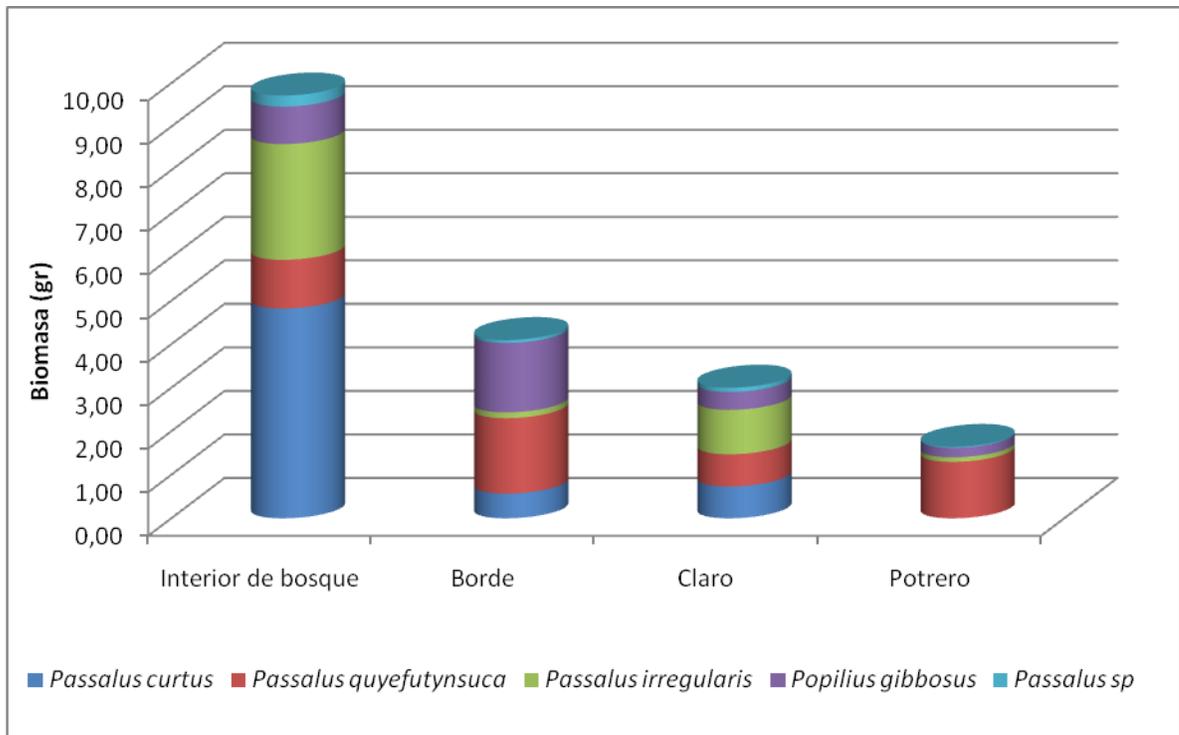


Figura 3.3 Aporte de biomasa total de especies de pasálidos en cada hábitat.

3.4.6 Análisis nicho

De acuerdo con el análisis de correspondencia canónica (CCA, por sus siglas en inglés); el primer eje agrupa el 74,7 % de la variación, ordenando los habitats en función de la cercanía de los mismos, formando dos grupos el interior de bosque y el claro relacionadas con el vector de la humedad, el borde y el potrero con el vector de la temperatura; estos dos vectores presentan una tendencia opuesta en el diagrama del ACC, ya que a medida que aumenta la temperatura disminuye la humedad, el primer vector de la humedad se orienta en dirección del interior de bosque, con las especies *P.irregularis* y *P. curtus* estan más cercanas; el segundo vector del volumen de las galerías que relaciona el borde, debido a que presenta galerías más grandes con la especie *P.gibbosus* presentando su mayor abundancia en este habitat, el segundo eje presenta una explicación del 25,2% agrupando a *Passalus sp* y *P. quyefuntysuca*, especies que están

relacionadas con el tercer vector de la temperatura cercana al hábitat de potrero, lugar que presenta valores altos de temperatura (Fig 3.10).

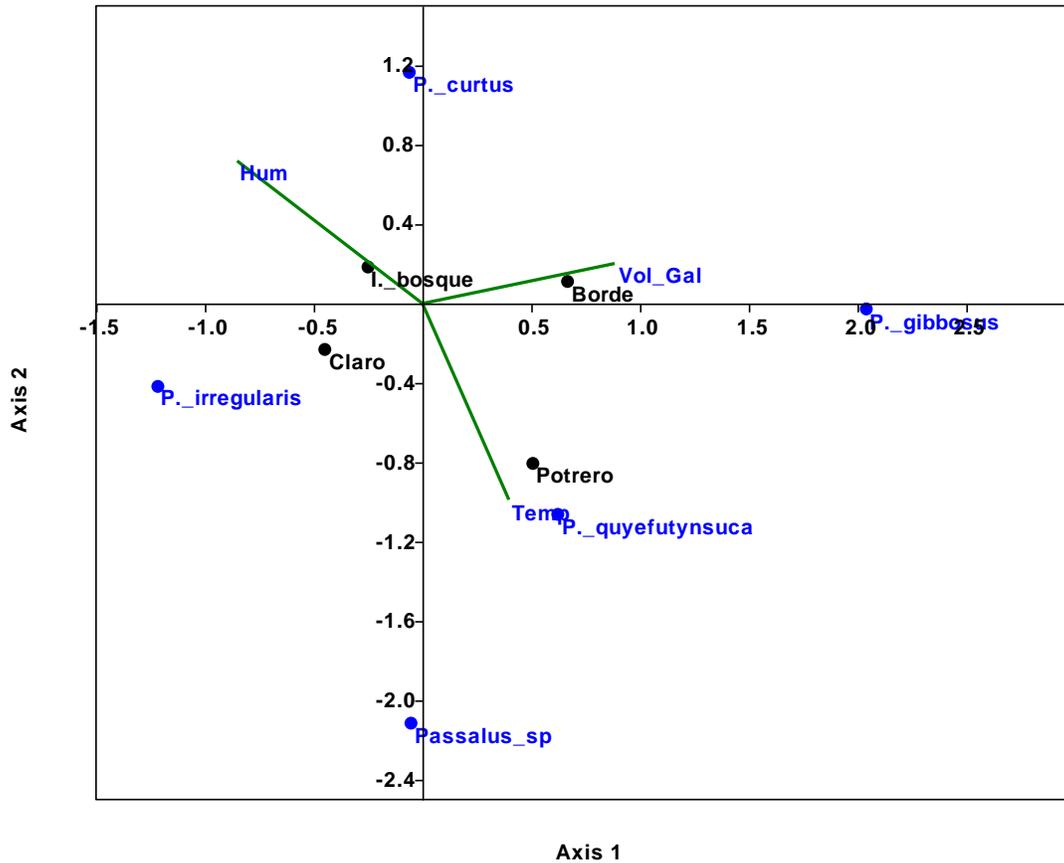


Figura 3.10 Analisis de correspondencia canonica de la comunidad de pasálidos (densidad)

De acuerdo con los valores obtenidos en el indice de Levins, algunas especies presentan mayor especificidad en el consumo del recurso para cada hábitat; *P. quyefutynsuca* es una especie generalista en el uso del recurso en todos los habitats con valores por encima de 0,65 hasta 0,99, por otra parte *P. irregularis* y *P. curtus* presentan mayor especificidad en el potrero con valores de 0, y en los demás habitats son generalistas con valores de 0,90 y 1 respectivamente, *P. gibbosus* presentan mayor especificidad para el claro, y *Passalus sp* presenta una especificidad para el interior de bosque. Por otro lado la amplitud de nicho de *P. quyefutynsuca* es menor con valores

entre 0,69 y 0,99, para *P. irregularis* los valores varían de 0 a 0,90; *P. curtus* presenta valores de 0 a 1, *P. gibbosus* de 0 a 0,93 y por último *Passalus sp* de 0 a 0,84 (Figura 3.11).

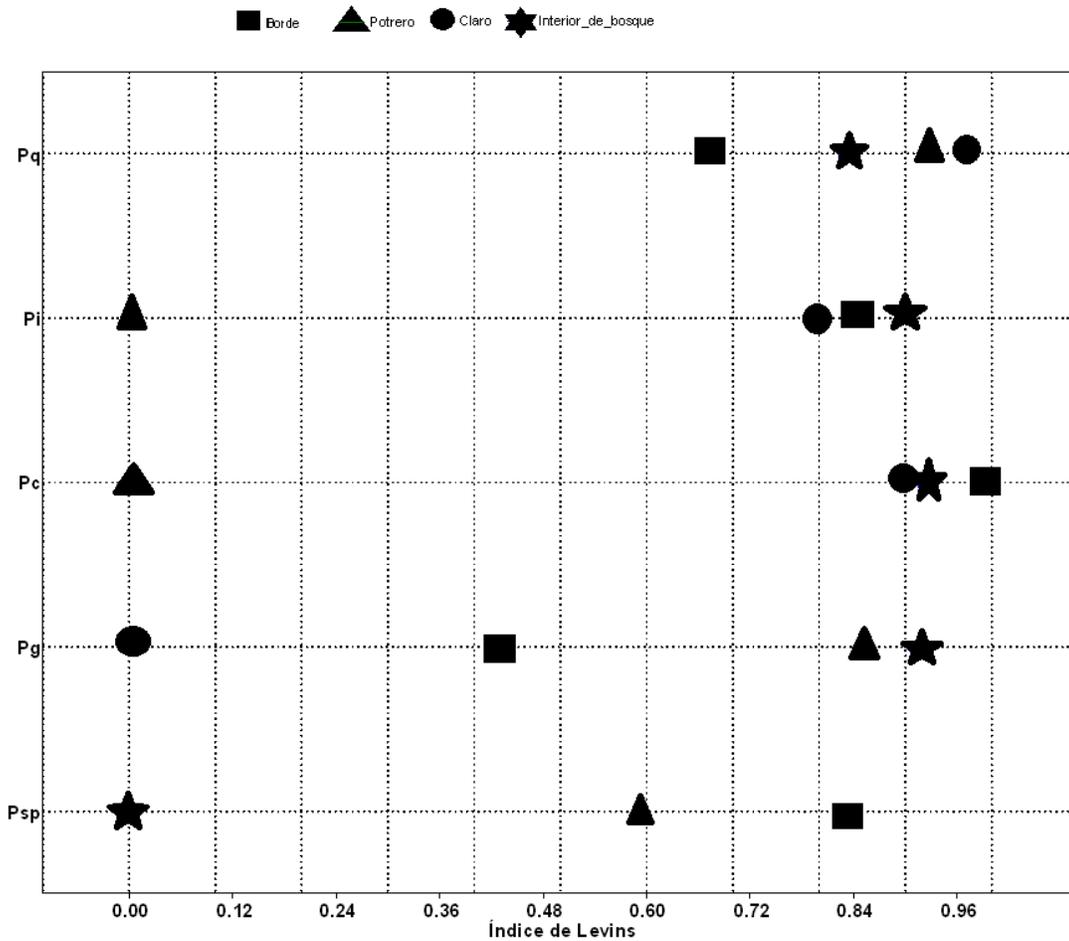


Figura 3.11 Amplitud de nicho trófico en pasálidos (FNB) Pg: *Popilius gibbosus*, Psp: *Passalus sp* 1, Pc: *Passalus curtus*, Pi: *Passalus irregularis*, Pq: *Passalus quyeftynsua*

Los valores encontrados al aplicar el índice de Shoener (1974) de solapamiento de nicho trófico, se tuvieron en cuenta los valores por encima de 0,40, el solapamiento de nicho trófico más alto se presenta entre *P. gibbosus* y *P. curtus* en el interior de bosque (0,77), seguido por el de *P. curtus* y

P. irregularis en el claro con un valor de (0,589), el habitat con el mayor número de solapamientos fue el claro (Tabla 3.2).

Tabla 3.2 Solapamiento de nicho trofico (TNO) de los pasálidos del PNMRT.

Hábitat	Especies		TNO
Interior de bosque	<i>P. gibbosus</i>	<i>P. curtus</i>	0,779
	<i>P. irregularis</i>	<i>P. quyefutynsuca</i>	0,479
Claro	<i>P. gibbosus</i>	<i>Passalus</i> sp	0,414
	<i>P. curtus</i>	<i>P. irregularis</i>	0,589
	<i>P. curtus</i>	<i>P. quyefutynsuca</i>	0,497

De acuerdo con la figura 3.12 la mayor coincidencia de especies en el mismo tronco es de dos por cada uno, el porcentaje más alto se presentó en el claro con el 57,1 %, el interior de bosque y el borde presentan el mismo porcentaje de dos especies con el 40%, por otro lado el habitat con mayor porcentaje de una sola especie por tronco es el potrero representando el 84,6%; se observó que en la mayoría de los casos se encontraba una especie grande y una especies pequeña por cada tronco.

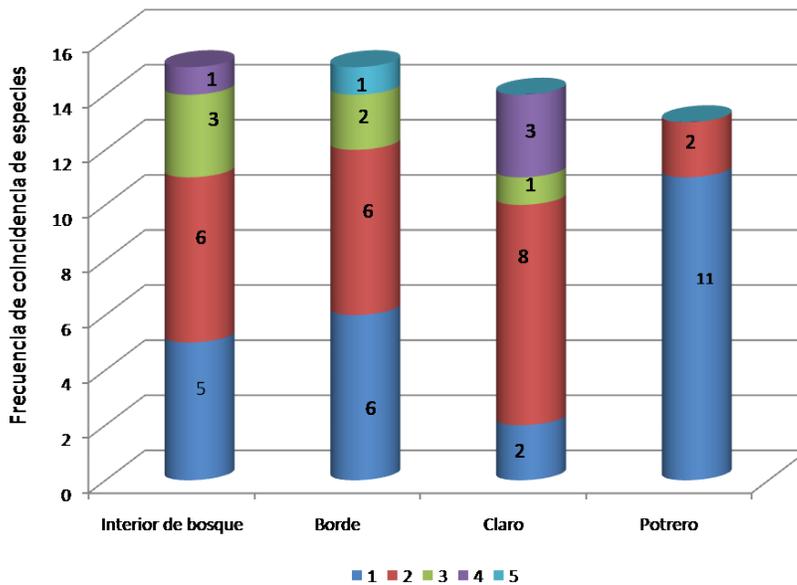


Figura 3.12 Coincidencia de especies de pasálidos por tronco

3.5 Discusión:

3.5.1 Temperatura y humedad

A diferencia del trabajo de Castillo (1987) quien estimó el porcentaje de humedad por medio de la formula de (Fragosos 1985), en este estudio estas dos variables (temperatura y la humedad) se midieron directamente de las galerías disminuyendo el error por otros factores ambientales, estas dos variables microambientales son de gran importancia para los organismos, debido a que limita el crecimiento y la reproducción de los mismos, al garantizar la posibilidad de reproducirse y obtener una descendencia, se resalta que no todas las especies toleran los rangos de temperatura de la misma manera (Begon 2006).

Para el caso de los pasálidos estos factores inciden en la colonización y la permanencia en las galerías, siendo los factores ambientales más importantes para la localización y abundancia de los insectos, además de ser factores determinantes para su óptimo desarrollo (Castillo 1987), estas dos variables pueden cambiar debido a las condiciones ambientales en cada hábitat y la exposición a factores ambientales tales como los vientos, la radiación, sombra y temperatura; la temperatura se incrementa a medida que aumenta el grado de disturbio, y la humedad disminuye directamente proporcional a la temperatura (Fig 3.5).

El gradiente de disturbio contribuye en los cambios ambientales que afecta las condiciones microclimáticas de los pasálidos identificandose una relación, en el potrero cambia la radiación solar, la temperatura y la incidencia de los vientos entre otros factores que alteran la dispersión de los organismos como la tala total de la vegetación y la remoción de los troncos, y a pesar de que los claros se presentan cambios, al estar dentro del interior de bosque no aumenta drásticamente la temperatura.

3.5.2 Morfometría

Los trabajos relacionados con los pasálidos asociados a su microhábitat dentro del tronco en descomposición y su vínculo con la morfometría fueron realizados por: Schuster (1978), Reyes-Castillo and Halffter (1984), Johki and Kon (1987) y Lobo y Castillo (1997), según lo citado por estos dos autores se puede evidenciar una clara adaptación morfológica selectiva para los

requerimientos ambientales de acuerdo a la morfología de los pasálidos, ya que este grupo de escarabajos presentan una alta adaptación a su microhabitat.

Castillo et al. (2003) menciona que las especies más deprimidas están ubicadas debajo de la corteza y las más robustas o cilíndricas están en el interior del tronco, según los resultados de esta investigación se puede identificar unas diferencias morfológicas entre las especies, pero a pesar de esto, las especies no presentan una clara especificidad por el microhabitat, y no coincide con lo citado anteriormente debido a que todas se encontraron en los diferentes microhábitats con menor abundancia, lo que facilita reconocer la alta plasticidad en el uso del recurso que puede ser el resultado de la presión ejercida por el disturbio que permite que las especies se encuentren en todas los microhábitats del tronco.

En los pasálidos la obtención del recurso y el uso del espacio les permite coexistir, evitando o disminuyendo la competencia al elaborar galerías en los diferentes microhábitats del tronco, por esta razón no se observó una relación entre el tamaño de las especies y la ubicación del microhábitat, lo que les permite reducir el solapamiento en el uso del recurso y por consiguiente la competencia interespecífica (Dayan & Simberloff 2005), como la segregación ecológica (Lobo & Castillo 1997)(Fig 3.2).

Con el fin de relacionar la forma en el que las especies usan el recurso se establecieron 3 gremios, dos de los cuales fueron propuestos por Castillo (1987), Subcortícola y alburamícula, y este último se dividió en dos: alburamícula y duramícula.

El primero de los gremios está relacionado con la zona subcortícola del tronco que es efímera e inestable (Castillo 1987, Castillo & Reyes-Castillo 1997), con un mayor grado de descomposición, ya que esta expuesta a una mayor cantidad de agentes climáticos (Lobo & Castillo 1997), según Castillo (1987) las especies subcortícolas son el grupo que coloniza primero el tronco, elaboran las galerías con mayor superficie y menor profundidad, además poseen un cuerpo deprimido, pero no solo las especies con estas características están en este microhabitat, en esta investigación no se cumple debido a que se encontraron especies como *P.curtus* que es cilíndrica; en el caso de *P.irregularis* presenta una población grande con grupos familiares abundantes, con 41 grupos, y a pesar de la rápida descomposición ofrece una gran cantidad de recurso, ya que es la zona con mayor número de individuos.

Passalus sp es la tercera especie más abundante en este gremio, y según el gradiente de disturbio va disminuyendo la cantidad de pasálidos ubicados en la subcorteza; el hábitat con un mayor

número de especies subcortícolas es el interior de bosque, seguido por el claro, el borde y potrero; esté último hábitat presenta condiciones ambientales adversas debido a la alta radiación solar, la desecación de los troncos y la escasez de estos, en algunas ocasiones la corteza es una capa muy dura, difícil de remover como en el caso de los troncos encontrados en este hábitat, los pasálidos encontrados se ubican generalmente en la parte inferior de los troncos contra el suelo, donde hay una mayor humedad al tener una tendencia higrófila, la descomposición es más rápida en las áreas del tronco que están en contacto con el suelo (Castillo & Reyes-Castillo 2003; Galindo-Cardona et al. 2007) (Fig 3.6 y 3.7) (Anexo 7)

Las especies que están presentes en la albura y duramen presentan galerías con mayor profundidad en el tronco, debido a que tardan mayor tiempo en ingresar y elaborarlas, según el trabajo de Castillo (1987) referencia que este gremio alburamícolico en su mayoría pertenecen a la tribu Proculini donde abundan las especies “especialistas” que colonizan y explotan las regiones de la albura y duramen, no existiendo las subcortícolas y siendo escasas las “generalistas”; siendo contrario a lo observado en este estudio, ya que 4 especies de las recolectadas pertenecen a la tribu passalini, y tan solo una a la tribu proculini; el hábitat con más especies alburamícolicas es el claro seguido por el interior de bosque, a pesar de que es un microhábitat que presenta un proceso de descomposición más lento, es posible que la poca variación en la humedad en estos dos lugares permite que se pueda descomponer la madera y que estas condiciones faciliten el establecimiento de los pasálidos.

La especie que presenta mayor abundancia en el gremio alburamícolico es: *P. curtus* representando el 45%, la más abundante en todos los hábitats, y en contraposición con lo citado por (Reyes-Castillo 2000) quien encuentra poblaciones más pequeñas que explotan el interior del tronco, que son favorecidas por su especialización ecológica, y prefieren las etapas intermedias de descomposición del tronco (Reyes-Castillo 2000), presenta una mayor abundancia en troncos de categoría de descomposición 2 y 3, ya que la albura reciente es más rica en nutrientes que la albura vieja (Saint-Germain et al. 2003), es decir troncos en descomposición en categoría 4 donde la madera está muy podrida y pueden deshacerse con las manos (Amat-García et al. 2002).

La tribu Passalini presenta las especies con porcentajes más altos de abundancia, con una mayor posibilidad en el uso del recurso, ya que se evidencia un mayor número de especies “generalistas”

que pueden colonizar y explotar cualquier zona del tronco en descomposición (Castillo 1987), la especie que se encontró en todos los hábitats, muestra un comportamiento generalista u oportunista, presentando un número de individuos aproximadamente igual en todos los microhábitats, la alta abundancia de especies que consumen cambium o albura son grupos que incluyen especies que están bien adaptadas al disturbio (Wermelinger 2004).

Por último, en el gremio duramícola la especie que presenta una mayor abundancia es *P. gibbosus* que está presente con un 48%, seguido por *P. curtus* y *P. quyefutynsuca*, la textura de la madera es diferente a los otros microhábitats, presentando una mayor especialización ecológica en el uso del recurso, las especies que colonizan este microhábitat tardan más tiempo en la construcción de las galerías ya que el proceso de descomposición es más lento en la parte interna del tronco (Castillo et al. 2003), estas especies presentan una mayor masa corporal, posiblemente con mayores requerimientos de espacio, ya que se observó que las galerías con mayor volumen se encontraron en este gremio, y el hábitat con mayor abundancias en este gremio es el borde.

El gremio que más biomasa aporta al sistema es el subcortícola, presentando las mayores abundancias, la especie con mayor aporte de biomasa es *P. curtus* debido a que la biomasa está dada por las especies más abundantes (Suarez-Villasmil et al. 2012)(Fig 3.4), de acuerdo con lo anterior es importante resaltar que las especies que mayor biomasa aportan al sistema son las de mayor tamaño en cada uno de los gremios (*P. curtus*, *P. quyefutynsuca* y *P. gibbosus*), por esta razón las grandes especies pueden tener una gran influencia en la función del ecosistema por los aportes de biomasa presentes en cada hábitat (Horgan 2005), a nivel de la comunidad el tamaño del cuerpo se puede explicar generalmente a través de la partición del recurso (Hutchinson & Mac Artur 1959, Benitez et al. 2010) (Fig 3.8).

El hábitat con mayor cantidad de biomasa es el interior de bosque, seguido por el borde, el claro y el potrero, esta biomasa puede ser explicada por la cantidad de madera en descomposición disponible en cada hábitat, principalmente en el interior de bosque que permite obtener valores altos y que disminuye de acuerdo con el gradiente de disturbio, de este modo la relación que se puede establecer debido a los disturbios antrópicos, como la deforestación y la fragmentación, inciden no solo en el cambio del paisaje, en la dispersión de las especies, sino también en el aporte de la biomasa total al sistema, ya que es probable que se afecte por la disponibilidad del recurso (Horgan 2005); en este caso, la madera en descomposición como recurso disponible disminuye en el gradiente y proporcionalmente disminuye la abundancia de los individuos, por esta razón es de gran importancia poder establecer medidas de manejo y conservación del bosque que permita que

la madera se pueda descomponer en el tiempo, al no ser removida y que sea colonizada por pasálidos y otros organismos. En el trabajo de Gibb et al. (2005), se puede identificar una diferencia en la composición de los insectos saproxilicos entre un bosque maduro y uno manejado o intervenido con relación a la alta diversidad de sustratos de madera muerta en los bosques maduros, esto puede indicar que el bosque manejado o intervenido presenta una pérdida importante de algunas de las cualidades, tales como la alta diversidad y la densidad de la madera muerta.

3.5.3 Análisis de nicho:

Las relaciones que se establecieron por medio del ACC entre los lugares, las especies y las variables microambientales sugieren que para algunas especies hay variables que explican su afinidad teniendo en cuenta el hábitat, para hablar de nicho de los pasálidos es fundamental tener en cuenta las condiciones ambientales y el recurso necesarios para que estos organismos puedan tener una población viable en el nicho realizado; restringido por factores abióticos como la temperatura y la humedad, la disponibilidad del recurso y los factores bióticos por las interacciones con otras especies o por la sucesión ecológica que se da en los troncos en descomposición.

Según Chase y Leibold (2003) relaciona las condiciones en que las especies existen en presencia de otras especies que interactúan con ellas, en este caso *P. quyeftynsuca* presenta una mayor influencia de la temperatura y esta más relacionada con el potrero como una zona abierta, al igual que *Passalus* sp, *P. gibbosus* presenta las galerías más grandes en el borde evidenciándose una mayor número de individuos en este lugar con mayor número de galerías y de grupos familiares, posiblemente estas dos especies puedan ser más resistentes a las presiones del disturbio y a las condiciones ambientales que cambian por la apertura del bosque por potreros o por claros naturales, *P. curtus* al igual que *P. irregularis* se encuentran influenciadas por la humedad que está altamente relacionada con el interior de bosque y los claros, estos dos hábitats al estar cerca no se evidencia un fuerte cambio en la temperatura; por lo tanto la subsistencia de estas especies está dada por las condiciones microambientales que les permite permanecer y ese impacto determinaría su persistencia (Vasquez 2005) (Fig 3.10)

Es importante resaltar que las presiones de selección en este caso el disturbio pueden influir en las especies cambiando de alguna forma el nicho realizado y llevándolas a ocupar diferentes regiones

del nicho fundamental al poder explotar otras partes del tronco y poder aumentar su habilidad de establecimiento (Juliano 1983, Vasquez 2005). Algunos grupos familiares no están aislados de otros grupos coespecíficos (Castillo 1987), esta interacción entre especies, se puede dar de diferentes formas, de acuerdo con los valores de coincidencias entre estas; se observó que los valores más altos son de dos especies en cada tronco, generalmente una especie pequeña y una grande, esta coincidencia se presenta en mayor porcentaje en el interior de bosque en los troncos grandes de categoría 3 y 4, seguido por el borde, claro, y no se presenta en el potrero, posiblemente por la escasez del recurso, estas interacciones interespecíficas podrían definir el rango de las condiciones bióticas bajo las cuales una población de pasálidos puede persistir (Vasquez 2005), al depender del mismo recurso la competencia interespecífica juega un rol importante, es importante resaltar que en los pasálidos se evidencia claramente la segregación espacial de las galerías que implica evitar la competencia y permitir la coexistencia de las especies, donde la caracterización ecológica acentúa la segregación espacio-temporal y facilita la coexistencia en el hábitat (Stéphane 2005), se observó que la especie *P. curtus* elabora galerías de forma espiral en troncos de categoría 3, usando el recurso de una forma diferente y disminuyendo el solapamiento espacial en especies simpátricas, ya que lo común son las galerías horizontales.

Esta coexistencia requiere que las especies respondan a las diferentes formas de heterogeneidad ecológica, como resultado de la compensación en la habilidad de las especies al interactuar con varias características de su ambiente (Leibold & Cheson 2000); según Cheson (1991, 2000) los mecanismos que permiten la coexistencia entre las especies producen tasas demográficas densodependientes que cambian a lo largo de gradientes ambientales como los que se observaron en este estudio bajo la presión del disturbio, el hábitat con más grupos familiares es el interior de bosque, seguido por el borde, los claros, y el potrero, las especies con un mayor número de grupos familiares son *P. curtus*, seguida por *P. irregularis*, *P. quyeputynsuca*, *P. gibbosus* y por último *Passalus* sp.

Con el fin de estimar la amplitud de nicho trófico (figura 3.11) se utilizó el índice de Levins, *P. curtus*, *P. irregularis*, *P. gibbosus* y *Passalus* sp son especies con una tendencia especialista en hábitats específicos, ya que los valores de amplitud de nicho trófico van desde 0, a diferencia de este estudio, el trabajo de Lobo y Castillo (1997) utilizan el índice de Levins para estimar la amplitud de nicho estacional con el fin de analizar su especificidad o generalidad en el uso del recurso obteniendo que la especialización trófica depende del tipo de árbol, pero para el caso de los

pasálidos parece no ser importante; por otro lado la amplitud de nicho trófico es afectado principalmente por la disponibilidad del recurso (Amezaga et al. 1998), en el caso del gradiente de disturbio afecta directamente la cantidad de madera en descomposición en cada hábitat.

De acuerdo con lo anterior *P. quyefutynsuca* presenta una menor especificidad, esta especie presenta una estrategia generalista con abundancias similares para todos los hábitats, *P. irregularis* y *P. curtus* son dos especies que presentan una mayor especificidad en el potrero debido a que sus mayores abundancias están en zonas con un bajo grado de disturbio como en el interior de bosque y el borde, y por último *Passalus sp* y *P. gibbosus* son dos especies que exhiben una mayor especificidad en el interior de bosque y en el claro respectivamente, por otro lado la relación entre la amplitud de nicho y el tamaño de las especies presentan una relación inversamente proporcional (Kennerly 1959; Klopfer 1962), esto se confirma con lo expuesto en este estudio para todos los casos, *P. quyefutynsuca* que es la especie más grande con la menor amplitud de nicho y las otras especies: *P. irregularis*, *P. curtus*, *Passalus sp* y *P. gibbosus* son especies de talla pequeña con una mayor amplitud de nicho.

En la tabla 3.2 se presentan los valores de solapamiento de nicho trófico por pares de especies, el solapamiento de nicho trófico entre *P. gibbosus* y *P. curtus* en el interior de bosque es alto con un valor (0,77), sugiriendo que tienen una pequeña diferencia en su respectivo nicho trófico, el aumento en el solapamiento del nicho trófico se presenta cuando el recurso es abundante que cuando es raro (Shoener 1982, Blondel 2003, Carvalho 2005), este solapamiento se presenta en el interior de bosque, hábitat que presenta una mayor cantidad de madera en descomposición, esto evitaría la competencia interespecífica, en este caso se presentaría un leve solapamiento de nicho en la dimensión alimentaria, lo que posibilita que en otras dimensiones se pueda segregar y que se presente la coexistencia (Carvalho 2005).

Otro de los valores que exhibe un alto solapamiento de nicho trófico se presenta en el claro entre *P. curtus* y *P. irregularis* (0,59) un hábitat que presenta un mayor número de pares de especies con solapamiento (3 pares de especies), seguido del interior de bosque (2 pares de especies), y por último el potrero y borde con (un par de especies); el interior de bosque y el claro presentan una mayor cantidad de troncos en descomposición, en el claro las especies se pueden comportar como invasoras al colonizar un nuevo hábitat y por esto aumentar el consumo.

Las especies que presentan valores promedios es posible que al colonizar el tronco reduzcan la oportunidad de ocupar una porción de la madera que este libre por otra especie, en este caso la colonización puede ser secuencial (Amezaga et al. 1998), los escarabajos de la madera aparecen segregados en diferentes partes del tronco, usando todos los sitios (Amezaga et al. 1998), se observa que el uso del recurso es compartido al presentar valores intermedios, permitiendo la coexistencia. Se resalta que la partición de nicho espacial en las galerías hechas por cada especie contribuye a la coexistencia de especies similares morfológicamente (Christopher 2006, Jiang 2008).

A diferencia de lo mencionado por Dayan & Simberloff (2005) algunos estudios con otros organismos han encontrado que especies de tamaños similares coexisten con menor frecuencia en comunidades locales y con un menor solapamiento en la distribución geográfica, en algunas ocasiones la competencia puede permitir que las especies presenten tamaños similares, pero se reduce el rango de distribución geográfica (Letcher et al. 1994), de esta forma la competencia por el recurso es una de varias interacciones ecológicas que pueden seleccionar el tamaño o la forma de un animal por evolución, siendo una poderosa fuerza de diversificación entre los organismos que les permite un cambio en su respuesta ecológica (Schuluter 2000, Dayan & Simberloff 2005).

3.6 Conclusiones

Los factores microambientales como la temperatura y la humedad afectan la distribución de los pasálidos, observándose el gradiente de disturbio, se encontraron diferencias significativas en la humedad de las galerías del interior de bosque y el potrero.

Los gremios pueden alterarse por el disturbio, una presión de selección, debido a que las especies pueden cambiar su distribución dentro del tronco.

Se establecieron criterios para reconocer el nicho en los pasálidos tales como el recurso y factores abióticos como la humedad y la temperatura.

El hábitat que más biomasa aporta al sistema es el interior de bosque evidenciándose su importancia ecológica, dado que ninguno de los otros hábitats aporta la misma cantidad al sistema, aspecto importante en la conservación.

3.7 Literatura citada

Acosta M, López A, Mugica L. 2003. Relación entre la morfología del pico y la segregación trófica de las especies en la comunidad de aves acuáticas del agroecosistema arrocero. *Revista Biología* 17(1):31 – 41.

Amezaga I, Rodriguez MA. 1998. Resource partitioning of four sympatric bark beetles depending on swarming dates and tree species. *Forest Ecology and Management* 109:127–135

Benitez de la Fuente H, Jerez V, Briones R. 2010. Proporción sexual y morfometría para dos poblaciones de *Ceroglossus chilensis* (Coleoptera: Carabidae) En la Region de BiobioChile. *Revista Chilena de Entomología*. 35:61-70

Begon M, Townsed C, Harper JL. 2006. *Ecology: from individuals to ecosystems*. 4th ed. Blackwell Publishing Ltd. UK. p. 633.

Blondel J. 2003. Guilds or functional groups: do is matter?. *Oikos* 100:223-231

Bradley ES, Robert JC, Richard DG, Robert CW. 1993. Estimation of Insect Biomass by length and width. *American Midland Naturalist*. 129(2):234-240.

Cano. EB, Schuster JC. 2012. La ecología de la degradación de la madera por escarabajos Passalidae (Coleoptera): simbiosis y efectos sobre el comportamiento. *Revista 24 de la Universidad del Valle de Guatemala*. p 72-81.

Castillo. M. 1987. Descripción de la comunidad de coleóptera Passalidae en el bosque tropical perennifolio de la región de los Tuxtlas Veracruz. México. Tesis Biología.

Castillo L, Morón. M. 1992. Observaciones sobre la degradación de madera por algunas especies de Pasálidos (Coleoptera: Lamellecornia). *Folia Entomológica Mexicana*.(84):35-44.

Castillo ML, Reyes-Castillo P. 1997. Passalidae. En: González E, Dirzo R, Vogt RC. (eds.). *Historia Natural de Los Tuxtlas*. UNAM. CONABIO. México. 647 pp.

Castillo M, Reyes-Castillo P. 2003. Los Passalidae: coleópteros tropicales degradadores de troncos de árboles muertos, en: Alvarez-Sánchez JF, Naranjo-García E. (eds.), *Ecología del suelo en la*

selva tropical húmeda de México, Instituto de Ecología, Xalapa, Instituto de Biología y Facultad de Ciencias, UNAM, p. 237-262.

Carvalho FMV, Fernandez FMV, Nessimian JL. 2005. Food habits of sympatric opossums coexisting in small Atlantic Forest fragments in Brazil. *Mammalian Biology* 70(6):366 - 375

Chase JM, Leibold MA. 2003. *Ecological niches: linking classical and contemporary approaches*, University of Chicago Press, Chicago, Illinois, USA. p.1-181.

Chesson P. 1991. A need for niches. *Trends in Ecology and Evolution* 6: 263

Chesson P. 2000. Mechanisms of maintenance of species diversity. *Annual Review of Ecology and Systematics* 31:343-366

Christopher CC, Barrett GW. 2006. Coexistence of white-footed mice (*Peromyscus leucopus*) and golden mice (*Ochrotomys nuttalli*) in a southeastern forest *Journal Mammal.* 87:102–7.

Dayan T, Simberloff D. 2005. Ecological and Community-wide character displacement: the next generation. *Ecology Letters.* (8):875-894

Galindo-Cardona A, Giray T, Sabat A, Reyes-Castillo P. 2007. Bess beetle (Coleoptera: Passalidae): substrate availability, dispersal, and distribution in a subtropical wet forest. *Annals Of The Entomological Society of America.* 100(5):711-720.

Gibb H, Ball JP, Johansson T, Atlegrim O, Hjalte ´n J, Danell K. 2005. The effects of management on coarse woody debris volume and quality in boreal forests in northern Sweden. *Scand. Journal Forest Research.* 20:213–222.

Grove SJ. 2002. Saproxyllic insect ecology and the sustainable management of forests. *Annual Review Ecology System.* 33:1-23.

Hammer Ø, Harper, DAT, Ryan PD. 2001. PAST: Paleontological Statistics Software Package for Education and Data Analysis. *Palaeontologia Electronica* 4(1): 9.

Hutchinson GE, MacArthur RH. 1959. A theoretical ecological model of size distributions among species of animals. *American Naturalist* 93:117-125.

Jiang T, Feng J, Sun Keping, Wang J. 2008. Coexistence of two sympatric and morphologically similar bat species *Rhinolophus affinis* and *Rhinolophus pearsoni*. Progress in Natural Science 18:523 -532.

Juliano SA. 1983. Body size, dispersal ability, and range size in North American species of *Brachinus* (Coleoptera: Carabidae). Coleopterists Bulletin. 37:232 -238.

Khelifa R, Zebba R, Moussaoui A, Kahalerras A, Bensouilah S, Mahdjoub H. 2013. Niche partitioning in three sympatric congeneric species of dragonfly, *Orthetrum chrysostigma*, *O. coeruleascens anceps*, and *O. nitidinerve*: The importance of microhabitat. Journal of Insect Science. 13(71):1-18.

Kennerly Jr TJ. 1959. Contact between the ranges of two allopatric species of pocket gophers. Evolution 13:247-263.

Klopfer PM. 1962. Behavioural aspects of ecology. Englewood Cliffs. Prentice Hall. New Jersey.

Letcher AJ, Purvis A, Nee S, Harvey PH. 1994. Patterns of overlap in the geographic ranges of Palearctic and British mammals. Journal Animal Ecology. 63:871 -879.

Levins R. 1968. Evolution in changing environments: some theoretical explorations. Princeton University Press, Princeton.

Lobo J, Castillo ML. 1997. The relationship between ecological capacity and morphometry in a neotropical community of Passalidae (Coleoptera) The Coleopterists Bulletin 51(2):147-153.

Miller MC. 1967. Pattern and process in competition. Advance in Ecological Research 4:1-74.

Tinglei J, Feng J, Keping S, Wang J. 2006. Coexistence of two sympatric and morphologically similar bat species *Rhinolophus affinis* and *Rhinolophus pearsoni*. Progress in Natural Science 18: 523-532

Reyes-Castillo P. 2000. Coleoptera Passalidae de México. Pp.171-182. En: Martín-Piera F, Morrone JJ, Melic A. (Editores). Hacia un proyecto Cyted para el inventario y estimación de la

- diversidad entomológica en Iberoamérica Pribes 2000. m3m. Monografías Tercer Milenio. Sociedad Entomológica Aragonesa, Zaragoza, 2000. 1:171-182
- Reyes-Castillo. P. 2006. Bibliografía temática sobre Passalidae (Insecta: Coleoptera). Instituto de Ecología, A. C. Xalapa, Veracruz. México. p. 1-32.
- Reyes-Castillo P, Halffter G. 1983. La structure sociale chez les Passalidae. Bulletin de la Societe entomologique de France. 88:619-635.
- Saint-germain M, Pierre D, Hebert C. 2003. Xylofagous insects species composition and patterns of substratum use o fire-killed black spruce in central Quebec. Journal Forest Research. 34:677-685
- Simberloff D, Bocklen W. 1981. Santa Rosalia reconsidered: Size ratios and competition. Evolution. 35:1206 -1228
- Simberloff D, Dayan Tamar. 1991. The guild concept and the structure of ecological communities. Annual Review Ecology System. 22:115 -143
- Schluter D. 2000. The ecology of adaptive radiatons. Oxford University Press, Oxford.
- Schoener TW. 1970. Nonsynchronous overlap of lizards in patchy hábitats. Ecology. 51:408-11.
- Schoener TW. 1982. Controversy over interspecific competition. American Scientis. 70:586-595.
- Stéphane B. 2005. Hábitat selection and coexistence of invasive cockroach species (Dictyoptera) in sugar-cane fields on Réunion island. Acta Oecologica 29:16-26
- Suarez-Villasmil L, Bulla L, El Souk M, Martinez H, Candia R. 2012. Abundancia, biomasa y riqueza de los insectos y arañas en herbazales del Archipiélago Los Roques (Mar Caribe-Venezuela). Metodos en Ecología y Sistemática. 7(1):1-19
- Torres JA. 1994. Wood decomposition of cyrilla racemiflora in a tropical montane forest. Biotropica. 26(2):124-140
- Horgan FG. 2005. Effects of deforestation on diversity, biomass and function of dung beetles on the eastern slopes of the Peruvian Andes. Forest Ecology and Management 216:117-133

102 ESCARABAJOS PASÁLIDOS (COLEOPTERA: PASSALIDAE) EN UN GRADIENTE DE DISTURBIO EN LOS ROBLEDALES DEL PARQUE MUNICIPAL DE TIPACOQUE - BOYACA

Van Der Hammen T. 2008. "Zonal ecosystems of the west and east flanks of the Colombian Eastern Cordillera (Sumapaz transect)" Estudios de Ecosistemas Tropandinos-Ecoandes 7. La Cordillera Oriental Colombiana, Transecto Sumapaz. En: Alemania. ed: Gebr. Borntraeger Verlagsbuchhandlung , 7:961 - 1009

Vasquez D. 2005. Reconciderando el nicho Hutchinsoniano. Ecología Austral. 15:149 – 158. Diciembre. Asociacion Argentina de Ecología.

Wermelinger B. 2004. Ecology and management of the spruce bark beetle *Ips typographus*—a review of recent research. Forest Ecology Management. 202:67–82.

Capítulo 4: Conclusiones y recomendaciones

4.1 Conclusiones

El bosque de roble del Parque Natural de Tipacoque presenta una estabilidad debido a que todas las especies están presentes en todos los lugares muestreados, pero a pesar de esto la presión del disturbio genera cambios en las abundancias de las especies y la disponibilidad del recurso en este caso la madera en descomposición que está en una mayor proporción en el interior de bosque aumentando la densidad de las comunidades, seguida por los claros, bordes y potrero.

Las diferencias evidenciadas entre los tamaños de los troncos en cada hábitat está dada inicialmente por la disponibilidad de madera en descomposición, evidenciándose la presión del disturbio, ya que en algunos lugares como en el potrero se encuentran pocos troncos en descomposición debido a la remoción y las condiciones ambientales, presentándose una mayor competencia y dominancia de unas especies sobre otras, con un mayor consumo; el volumen del tronco es una variable importante para los insectos saproxílicos, en el interior de bosque se evidencia un mayor número de individuos por cm^3 , un factor importante para la conservación del bosque.

La dispersión de las especies está dada por la posibilidad de vuelo y de encontrar el recurso caminando largas distancias, la especie *Passalus curtus* presenta hemibraquipterismo un tipo de reducción en las alas. Esta especie presenta una alta habilidad de establecimiento debido a que es la especie más abundante, y en este estudio se encontró en todos los hábitats muestreados, evidenciándose hasta el momento la habilidad de dispersión, pero puede ser un foco de conservación.

Los factores microambientales tales como la temperatura y la humedad afectan la distribución de las especies de pasálidos en los hábitats y se puede evidenciar el gradiente de disturbio, se evidencian diferencias significativas en la humedad de las galerías del interior de bosque y el potrero.

ESCARABAJOS PASÁLIDOS (COLEOPTERA: PASSALIDAE) EN UN GRADIENTE DE DISTURBIO EN LOS ROBLEDALES DEL PARQUE MUNICIPAL DE TIPACOQUE - BOYACA

Los gremios pueden alterarse por el disturbio que es una presión de selección, ya que las especies pueden cambiar su distribución dentro del tronco. Los cambios morfométricos en los tamaños de las especies, responden a un evidente cambio evidenciando una divergencia evolutiva que permite la coexistencia de las especies

Se desarrolla una propuesta para reconocer el nicho en los pasálidos tales como el recurso y factores abióticos como la humedad y la temperatura, además de algunos modelos como la amplitud de nicho trófico y el solapamiento de nicho, que presentan diferencias entre especies y entre hábitats. Por último se evalúa los aportes de biomasa por cada hábitat, observando que en el interior de bosque hay una mayor aporte de las especies al sistema, evidenciándose su importancia ecológica, ya que ninguno de los otros hábitats aportan la misma cantidad, aspecto importante en la conservación del bosque y en los servicios ecosistémicos de los pasálidos al ser descomponedores de grandes cantidades de madera.

4.2 Recomendaciones

Es importante desarrollar planes de manejo tanto de los bosques como de la madera que está en descomposición que sirve de alimento y refugio para una gran cantidad de especies. Estos planes de manejo deben incluir una socialización a la comunidad aledaña al parque, sobre la importancia ecosistémica de las especies pasálidos, teniendo en cuenta que las personas de las veredas aledañas al parque utilizan la madera, pero se resalta que no toda debe ser removida.

Realizar un seguimiento en las otras cordilleras de la especie *Passalus curtus* que es hemibraquiptera y en otras zonas de Colombia, para reconocer su habilidad de dispersión, además de usarla como foco de conservación.

Desarrollar trabajos en poblaciones de pasálidos que permitan reconocer su dinámica, además poder identificar su habilidad de dispersión. Realizar otros estudios que permitan comparar los resultados e identificar si se presentan las mismas variaciones que en el presente estudio.

ESCARABAJOS PASÁLIDOS (COLEOPTERA: PASSALIDAE) EN UN GRADIENTE DE
DISTURBIO EN LOS ROBLEDALES DEL PARQUE MUNICIPAL DE TIPACOQUE -
BOYACA

Anexos

Anexo 1. Datos de colecta de pasálidos en el PNM Robledales de Tipacoque

# DE TRONCO	GÉNERO-ESPECIE	LUGAR	# HUEVOS	# ADULTOS	#LARVAS	# PUPAS
1	<i>Passalus irregularis</i>	Interior de bosque	0	6	4	0
1	<i>Passalus quyefutynsuca</i>	Interior de bosque	0	7	3	0
1	<i>Passalus curtus</i>	Interior de bosque	0	5	2	0
1	<i>Popilius gibbosus</i>	Interior de bosque	0	14	2	0
2	<i>Passalus irregularis</i>	Interior de bosque	3	30	22	2
2	<i>Passalus quyefutynsuca</i>	Interior de bosque	0	11	5	1
2	<i>Passalus curtus</i>	Interior de bosque	1	22	19	1
3	<i>Passalus irregularis</i>	Interior de bosque	3	20	18	6
3	<i>Passalus</i> sp 1	Interior de bosque	0	8	12	0
3	<i>Passalus curtus</i>	Interior de bosque	0	16	5	0
4	<i>Passalus irregularis</i>	Borde	0	1	0	0
4	<i>Passalus quyefutynsuca</i>	Borde	0	20	61	3
4	<i>Passalus</i> sp 1	Borde	0	2	0	0
4	<i>Passalus ccurtus</i>	Borde	0	3	1	1
4	<i>Popilius gibbosus</i>	Borde	4	32	58	2
5	<i>Passalus curtus</i>	Borde	0	3	5	0
6	<i>Passalus curtus</i>	Borde	1	2	12	0
7	<i>Passalus irregularis</i>	Claro	0	1	0	0
7	<i>Passalus curtus</i>	Claro	0	2	0	0
8	<i>Passalus irregularis</i>	Claro	0	5	7	0
8	<i>Passalus quyefutynsuca</i>	Claro	0	5	21	0
8	<i>Passalus curtus</i>	Claro	0	6	10	1
9	<i>Passalus irregularis</i>	Potrero	0	1	0	0
9	<i>Popilius gibbosus</i>	Potrero	4	3	5	2

10	<i>Passalus quyefutynsuca</i>	Potrero	0	2	0	0
11	<i>Passalus quyefutynsuca</i>	Potrero	0	1	0	0
11	<i>Popilius gibbosus</i>	Potrero	0	1	5	0
12	<i>Passalus irregularis</i>	Interior de bosque	0	4	0	0
12	<i>Passalus curtus</i>	Interior de bosque	1	28	6	0
13	<i>Passalus curtus</i>	Interior de bosque	0	11	3	0
14	<i>Passalus irregularis</i>	Interior de bosque	0	12	4	0
14	<i>Passalus quyefutynsuca</i>	Interior de bosque	9	6	0	2
15	<i>Passalus sp 1</i>	Borde	0	1	0	0
15	<i>Passalus curtus</i>	Borde	0	1	3	0
16	<i>Passalus quyefutynsuca</i>	Borde	0	2	4	2
16	<i>Passalus sp 1</i>	Borde	0	3	5	0
16	<i>Passalus curtus</i>	Borde	0	3	4	0
17	<i>Passalus curtus</i>	Borde	0	1	3	2
18	<i>Passalus curtus</i>	Potrero	0	1	0	0
19	<i>Passalus sp 1</i>	Potrero	2	3	2	1
20	<i>Passalus quyefutynsuca</i>	Potrero	0	3	2	0
21	<i>Passalus irregularis</i>	Claro	0	2	0	0
21	<i>Passalus quyefutynsuca</i>	Claro	0	2	1	0
21	<i>Passalus curtus</i>	Claro	0	1	1	0
21	<i>Popilius gibbosus</i>	Claro	0	7	4	0
22	<i>Passalus irregularis</i>	Claro	0	3	1	0
22	<i>Passalus curtus</i>	Claro	0	2	0	0
23	<i>Passalus irregularis</i>	Claro	0	2	1	0
24	<i>Passalus quyefutynsuca</i>	Potrero	0	2	0	0
25	<i>Passalus quyefutynsuca</i>	Potrero	0	2	0	0
26	<i>Passalus irregularis</i>	Claro	4	5	3	0
26	<i>Passalus curtus</i>	Claro	0	2	0	0
27	<i>Passalus irregularis</i>	Claro	0	2	3	0
27	<i>Passalus curtus</i>	Claro	0	1	0	0
28	<i>Passalus irregularis</i>	Claro	1	6	5	0
28	<i>Passalus</i>	Claro	0	5	19	1

ESCARABAJOS PASÁLIDOS (COLEOPTERA: PASSALIDAE) EN UN GRADIENTE DE
 DISTURBIO EN LOS ROBLEDALES DEL PARQUE MUNICIPAL DE TIPACOQUE -
 BOYACA

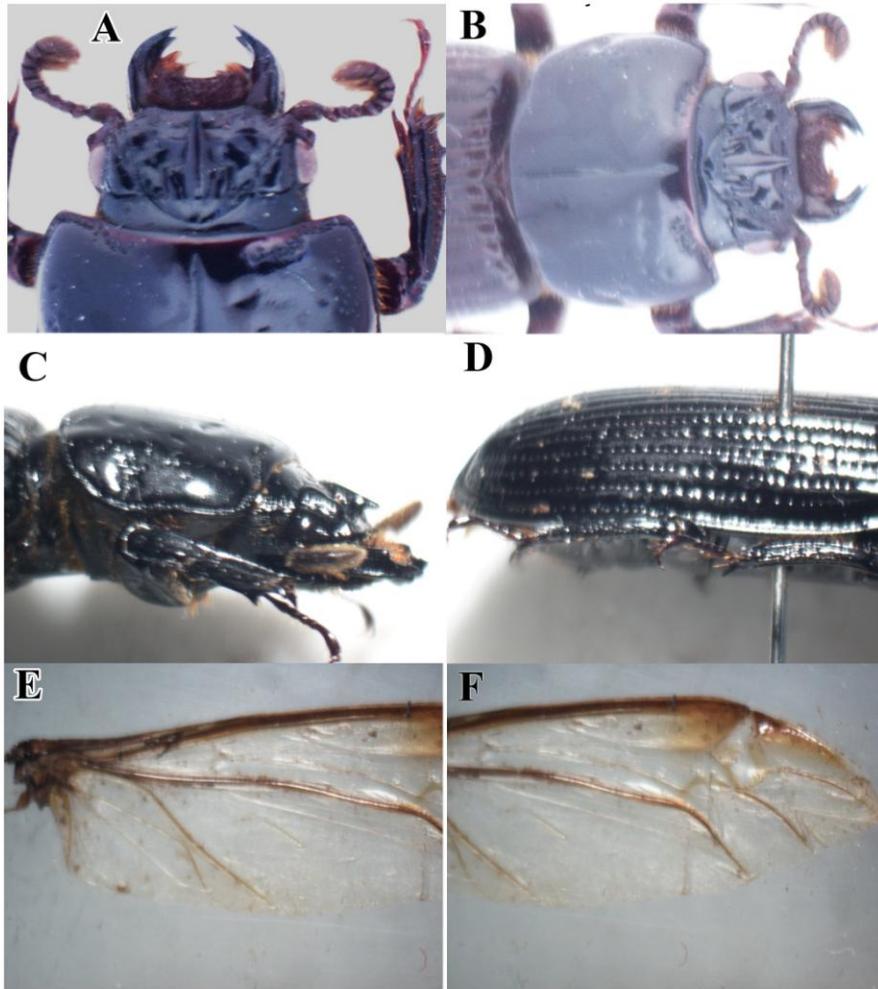
	<i>quyefutynsuca</i>					
28	<i>Passalus</i> sp 1	Claro	1	2	1	0
28	<i>Passalus curtus</i>	Claro	0	3	1	2
29	<i>Passalus curtus</i>	Interior de bosque	0	3	0	0
30	<i>Passalus irregularis</i>	Interior de bosque	0	2	0	0
30	<i>Passalus curtus</i>	Interior de bosque	0	3	3	0
31	<i>Passalus curtus</i>	Interior de bosque	0	2	0	0
32	<i>Passalus irregularis</i>	Borde	0	1	0	0
32	<i>Passalus curtus</i>	Borde	1	5	9	1
33	<i>Passalus irregularis</i>	Borde	0	1	0	0
33	<i>Passalus curtus</i>	Borde	0	4	3	0
34	<i>Passalus curtus</i>	Borde	0	2	0	0
35	<i>Passalus curtus</i>	Interior de bosque	1	6	3	0
36	<i>Passalus irregularis</i>	Claro	0	2	0	0
36	<i>Passalus curtus</i>	Claro	0	3	3	0
37	<i>Passalus irregularis</i>	Claro	0	3	2	0
37	<i>Passalus quyefutynsuca</i>	Claro	0	2	0	0
37	<i>Passalus</i> sp 1	Claro	0	3	0	0
37	<i>Passalus curtus</i>	Claro	0	1	0	0
38	<i>Passalus</i> sp 1	Interior de bosque	0	2	8	0
38	<i>Passalus curtus</i>	Interior de bosque	0	2	0	0
39	<i>Passalus curtus</i>	Interior de bosque	0	3	0	1
40	<i>Passalus irregularis</i>	Claro	3	3	3	0
40	<i>Passalus</i> sp 1	Claro	0	1	0	0
41	<i>Passalus irregularis</i>	Interior de bosque	0	16	0	0
41	<i>Passalus quyefutynsuca</i>	Interior de bosque	0	1	0	0
41	<i>Passalus curtus</i>	Interior de bosque	0	2	5	1
42	<i>Passalus curtus</i>	Claro	0	5	0	0
43	<i>Passalus irregularis</i>	Claro	0	2	0	0
43	<i>Passalus curtus</i>	Claro	0	1	0	0

44	<i>Passalus irregularis</i>	Claro	0	8	9	0
44	<i>Passalus</i> sp 1	Claro	0	16	6	0
45	<i>Passalus irregularis</i>	Interior de bosque	0	2	1	0
45	<i>Passalus curtus</i>	Interior de bosque	0	10	4	0
46	<i>Passalus irregularis</i>	Interior de bosque	0	2	0	0
46	<i>Passalus curtus</i>	Interior de bosque	0	2	0	0
47	<i>Popilius gibbosus</i>	Potrero	0	2	0	0
48	<i>Passalus irregularis</i>	Potrero	4	2	6	0
49	<i>Passalus irregularis</i>	Borde	0	1	0	0
49	<i>Passalus curtus</i>	Borde	0	3	1	0
50	<i>Passalus curtus</i>	Borde	0	1	0	0
51	<i>Passalus irregularis</i>	Borde	0	2	0	0
51	<i>Passalus curtus</i>	Borde	0	5	3	0
52	<i>Passalus irregularis</i>	Potrero	0	1	0	0
53	<i>Passalus irregularis</i>	Borde	0	1	0	0
53	<i>Passalus quyefutynsuca</i>	Borde	0	1	0	0
54	<i>Passalus quyefutynsuca</i>	Potrero	0	3	4	0
55	<i>Passalus quyefutynsuca</i>	Potrero	0	4	0	0
56	<i>Passalus curtus</i>	Borde	0	1	3	0
57	<i>Passalus quyefutynsuca</i>	Borde	0	2	0	0
57	<i>Passalus curtus</i>	Borde	0	8	4	0
57	<i>Popilius gibbosus</i>	Borde	0	2	3	0
Total general			43	517	436	32

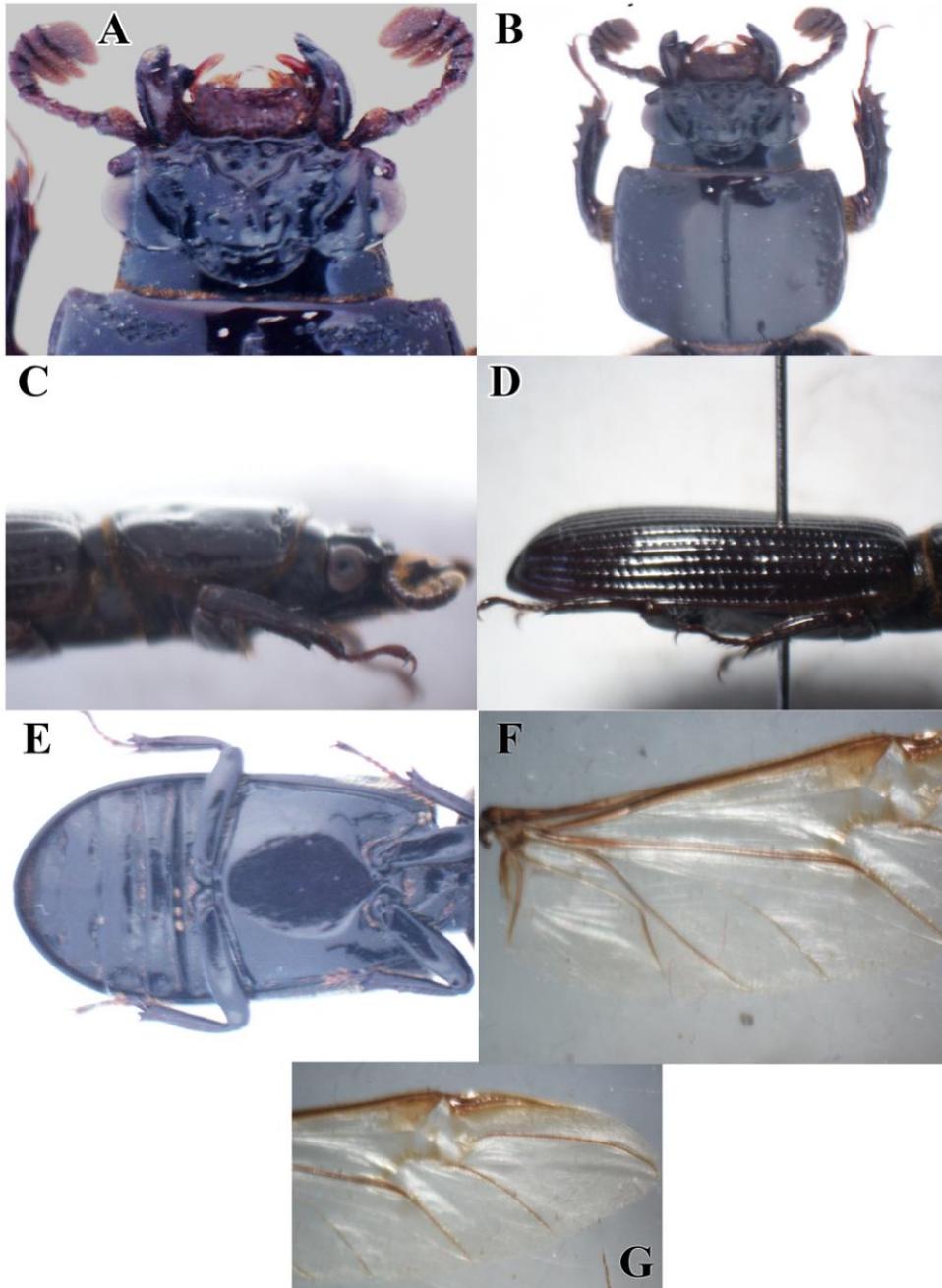
ESCARABAJOS PASÁLIDOS (COLEOPTERA: PASSALIDAE) EN UN GRADIENTE DE
DISTURBIO EN LOS ROBLEDALES DEL PARQUE MUNICIPAL DE TIPACOQUE -
BOYACA

Anexo 2. Fotografías de cinco especies de pasálidos

Anexo 2. Fotografías de las Especies

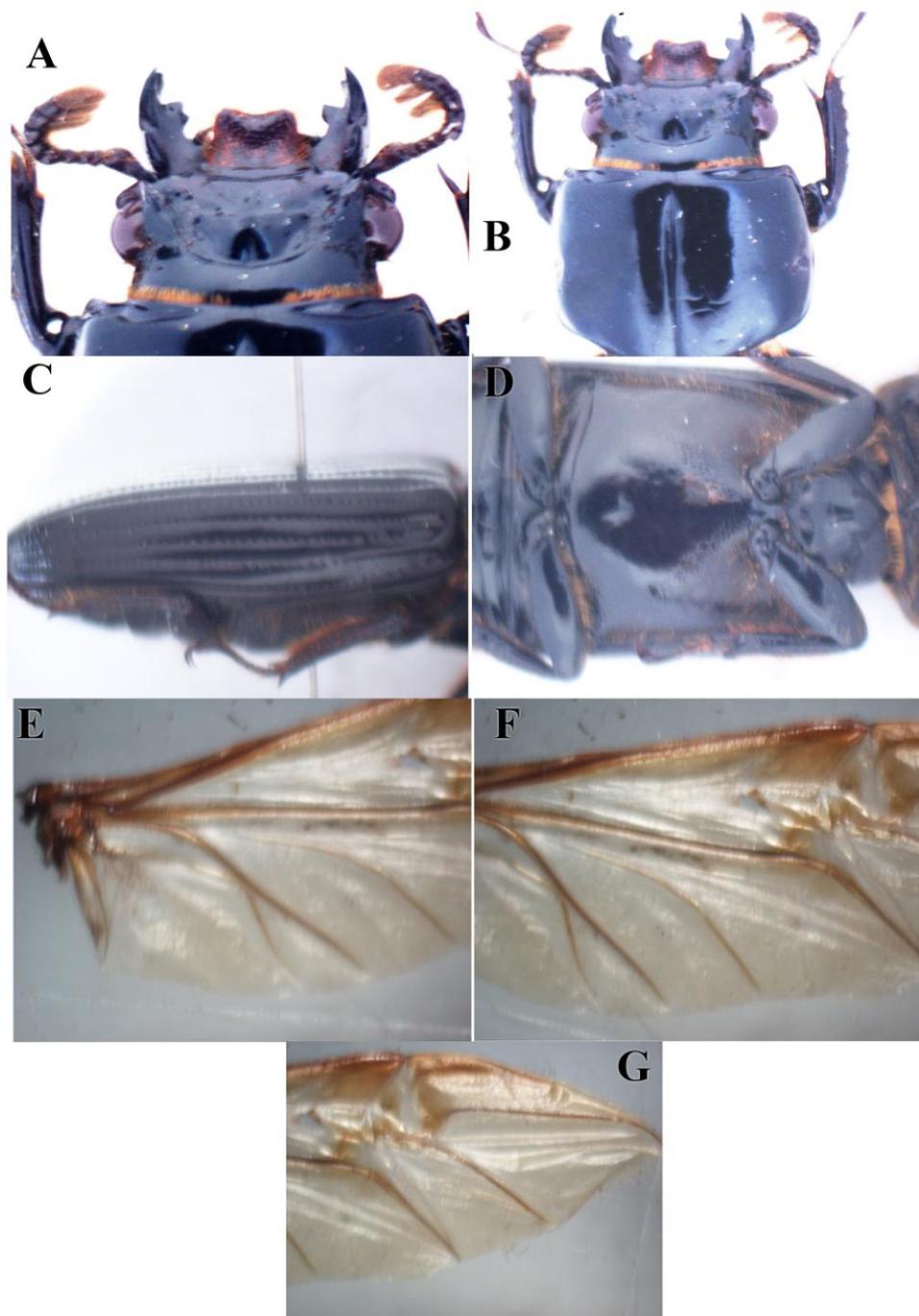


Passalus curtus: A. Cabeza, B. Cabeza y pronoto dorsal, C. Cabeza y pronoto lateral, D. Abdomen lateral, E. Base del ala, F. Apice del ala.



Passalus irregularis: A. Cabeza, B. Cabeza y pronoto dorsal, C. Cabeza y pronoto lateral, D. Abdomen lateral, E. Abdomen ventral, F. Base del ala, G. Apice del ala.

ESCARABAJOS PASÁLIDOS (COLEOPTERA: PASSALIDAE) EN UN GRADIENTE DE
DISTURBIO EN LOS ROBLEDALES DEL PARQUE MUNICIPAL DE TIPACOQUE -
BOYACA



Popilius gibbosus: A. Cabeza, B. Cabeza y pronoto, C y D. Abdomen lateral y ventral E. F. G. Base, media y apice del ala

A



B



C



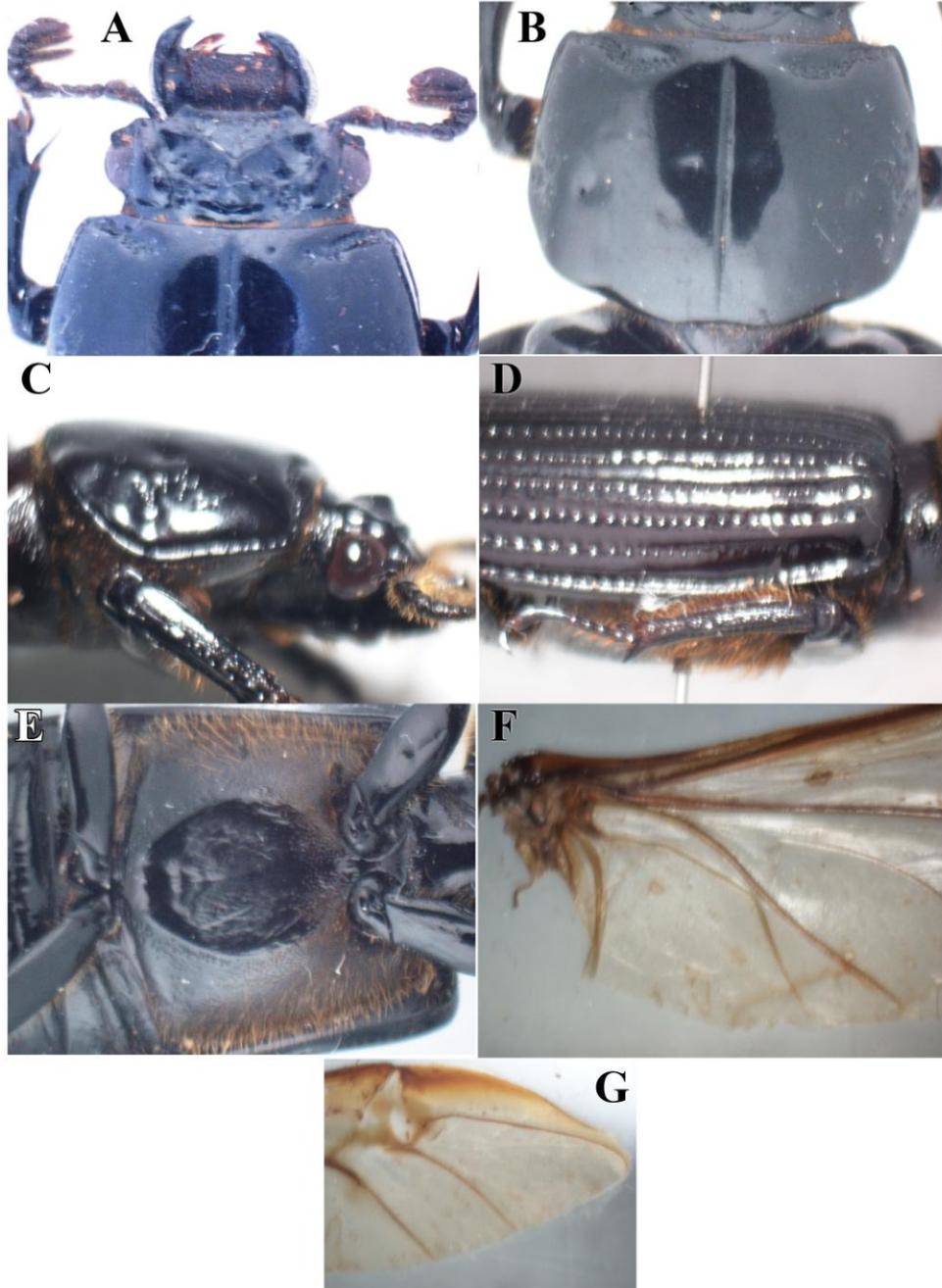
D



E

Passalus sp 1: A. Vista Lateral completa B. Cabeza C. Abdomen ventral D. Pronoto E. Ala

ESCARABAJOS PASÁLIDOS (COLEOPTERA: PASSALIDAE) EN UN GRADIENTE DE
DISTURBIO EN LOS ROBLEDALES DEL PARQUE MUNICIPAL DE TIPACOQUE -
BOYACA



Passalus quyefutynsuca: A.Cabeza, B.Pronoto, C.Cabeza lateral, D y E.Abdomen lateral y ventral, F. Base del ala, G. Apice del ala.

Anexo 3. Fotografías de alas de pasálidos

Anexo 3. Fotografías de las alas.



A. *Passalus irregularis* B. *Popilius gibbosus* C. *Passalus curtus*

ESCARABAJOS PASÁLIDOS (COLEOPTERA: PASSALIDAE) EN UN GRADIENTE DE
DISTURBIO EN LOS ROBLEDALES DEL PARQUE MUNICIPAL DE TIPACOQUE -
BOYACA



A. Ala *Passalus* sp 1 B. Base de ala *Passalus quyefutynsuca* C. Apice del ala *Passalus quyefutynsuca*

Anexo 4. Medidas morfométricas de cinco especies de pasálidos del PNM Robledales de Tipacoque

GÉNERO-ESPECIE	<i>Passalus sp</i>	<i>Passalus irregularis</i>	<i>Popilius gibbosus</i>	<i>Passalus curtus</i>	<i>Passalus quyefutynsuca</i>
LARGO TOTAL	16,59 ± 0,78	18,86 ± 0,63	24,48 ± 0,87	26,18 ± 0,89	28,79 ± 1,12
L.ELITROS	11,00 ± 0,47	12,28 ± 0,42	15,96 ± 0,41	16,14 ± 0,60	18,56 ± 0,54
A.ELITROS	5,46 ± 0,22	6,39 ± 0,24	8,79 ± 0,29	9,47 ± 0,31	10,44 ± 0,41
Altura Dorso-Ventral	2,70 ± 0,23	3,52 ± 0,21	5,72 ± 0,42	5,88 ± 0,36	6,55 ± 0,36
L.MANDIBULA	1,44 ± 0,15	1,71 ± 0,21	2,37 ± 0,20	2,58 ± 0,25	2,81 ± 0,26
A.MANDIBULA	0,78 ± 0,14	0,85 ± 0,07	1,15 ± 0,10	1,36 ± 0,10	1,38 ± 0,13
L.PRONOTO	4,12 ± 0,17	4,47 ± 0,19	5,90 ± 0,22	6,78 ± 0,24	7,01 ± 0,31
A.PRONOTO	4,90 ± 0,19	5,76 ± 0,22	7,95 ± 0,32	8,94 ± 0,29	9,33 ± 0,39

ESCARABAJOS PASÁLIDOS (COLEOPTERA: PASSALIDAE) EN UN GRADIENTE DE
DISTURBIO EN LOS ROBLEDALES DEL PARQUE MUNICIPAL DE TIPACOQUE -
BOYACA

Anexo 5. Prueba de χ^2 de los aportes de biomasa de cada especie a cada hábitat.

$\chi^2/P(\chi^2)$	Interior bosque	de Borde	Claro	Potrero
Interior_de_bosque		5,635E-16	0,0033619	3,02E-24
Borde	77,592		1,86E-09	6,02E-08
Claro	15,758	46,585		3,20E-15
Potrero	116,47	39,307	74,026	

	Sub 1	Sub 2	Sub 3	Sub 4
Interior_de_bosque	A			
Borde		B		
Claro			C	
Potrero				D

Anexo 6. Prueba de χ^2 de los aportes de cada gremio a cada hábitat.

$\chi^2/P(\chi^2)$	Interior de bosque	Borde	Claro	Potrero
Interior de bosque		0,218	4,88E-10	2,81E-06
Borde	3,05		1,03E-10	9,94E-08
Claro	42,88	45,99		0,040
Potrero	25,57	32,25	6,43	

	Sub 1	Sub 2	Sub 3
Interior_de_bosque	A		
Borde	A		
Claro		B	
Potrero			C

ESCARABAJOS PASÁLIDOS (COLEOPTERA: PASSALIDAE) EN UN GRADIENTE DE
 DISTURBIO EN LOS ROBLEDALES DEL PARQUE MUNICIPAL DE TIPACOQUE -
 BOYACA

Anexo 7. Fotografías de galerías y grupos familiares de los pasálidos

Anexo 5. Galerías y grupos familiares de pasálidos.



A. Galeria Subcorticola, B,C,D. Galerías Albiduramicolas, E.Grupo familiar F.Adulto *P.curtus* G. Pupa Passalidae