



**UNIVERSIDAD PEDAGÓGICA Y TECNOLÓGICA DE COLOMBIA
FACULTAD DE CIENCIAS
ESCUELA DE CIENCIAS BIOLÓGICAS-POSGRADO
MAESTRÍA EN CIENCIAS BIOLÓGICAS**

**EFFECTOS DE LOS ESCARABAJOS COPRÓFAGOS (COLEOPTERA:
SCARABAEINAE), SOBRE LOS PROCESOS DE DISPERSIÓN DE SEMILLAS EN
UN BOSQUE RIPARIO DEL PARQUE NACIONAL NATURAL SERRANÍA DE
LOS YARIGUÍES, COLOMBIA**

Requisito para optar el título de Magíster en Ciencias Biológicas

ANDRÉS FELIPE MORALES ALBA

Tunja
Diciembre, 2020



**UNIVERSIDAD PEDAGÓGICA Y TECNOLÓGICA DE COLOMBIA
FACULTAD DE CIENCIAS
ESCUELA DE CIENCIAS BIOLÓGICAS-POSGRADO
MAESTRÍA EN CIENCIAS BIOLÓGICAS**

**EFFECTOS DE LOS ESCARABAJOS COPRÓFAGOS (COLEOPTERA:
SCARABAEINAE), SOBRE LOS PROCESOS DE DISPERSIÓN DE SEMILLAS EN
UN BOSQUE RIPARIO DEL PARQUE NACIONAL NATURAL SERRANÍA DE
LOS YARIGUÍES, COLOMBIA.**

Requisito para optar el título de Magíster en Ciencias Biológicas

ANDRÉS FELIPE MORALES ALBA

**DIRECTORA:
Prof. Dra. IRINA TATIANA MORALES CASTAÑO
UNIVERSIDAD PEDAGÓGICA Y TECNOLÓGICA DE COLOMBIA
SISTEMÁTICA BIOLÓGICA**

Tunja
Diciembre, 2020



CERTIFICADO DE ORIGINALIDAD

Irina Tatiana Morales Castaño **PhD. en entomología, docente asociada a la facultad de Ciencias, Universidad Pedagógica y Tecnológica de Colombia.**

CERTIFICA:

Que el trabajo de grado realizado bajo mi dirección por **Andrés Felipe Morales Alba** titulado “EFECTOS DE LOS ESCARABAJOS COPRÓFAGOS (COLEOPTERA: SCARABAEINAE), SOBRE LOS PROCESOS DE DISPERSIÓN DE SEMILLAS EN UN BOSQUE RIPARIO DEL PARQUE NACIONAL NATURAL SERRANÍA DE LOS YARIGÜÍES, COLOMBIA”, reúne las condiciones de originalidad requeridas para optar al título de **MAGÍSTER EN CIENCIAS BIOLÓGICAS** otorgado por la **UNIVERSIDAD PEDAGÓGICA Y TECNOLÓGICA DE COLOMBIA**.

Y para que así conste, firmo la siguiente certificación en Tunja, 18 de enero de 2021.



Irina Morales Castaño. PhD

Directora

Universidad Pedagógica y Tecnológica de Colombia

Sistemática Biológica. SisBio



IRINA MORALES

Irina Morales Castaño. PhD.

Directora

Juan E. Carvajal C.

Juan Emiro Carvajal Cogollo. PhD.
Jurado 1

Alejandro Lopera Toro

Alejandro Lopera Toro. PhD.
Jurado 2



A mis padres por haberme forjado como la persona que soy ahora. Por ser siempre mi mayor soporte y mi más grande motivación. Mis logros se los debo a ellos por sus esfuerzos, enseñanzas, su apoyo y su constante compañía.

*A mis hermanas por sus consejos, cariño, apoyo incondicional y por ser siempre mi ejemplo de perseverancia y superación.
Llegaremos lejos.*

¡Gracias!



AGRADECIMIENTOS

A la Dra. Irina Morales Castaño por su paciencia, apoyo y permanente guianza durante este trabajo. Por la motivación para aprender cosas nuevas. Por su disposición y generosidad al compartir su amplia experiencia y conocimiento.

A la Dra. María Eugenia Morales por abrirme las puertas del grupo de investigación y por su apoyo y acompañamiento en el desarrollo de este proyecto.

Al Dr. Fredy Alvarado Roberto por su apoyo y colaboración en el análisis de datos y recomendaciones de escritura, además de estar siempre dispuesto a resolver dudas a pesar de la distancia.

A la Dr. Juan Emiro Carvajal por su asesoría en los análisis de datos y recomendaciones de diseño en campo. Por sus enseñanzas y consejos en el transcurso de este proceso.

Al Dr. Alejandro Lopera Toro por su asesoría en el diseño de campo y sus recomendaciones en el desarrollo del proyecto.

Al Dr. Camilo Roa Fuentes por su invaluable asesoría en el análisis de datos.

Al Dr. Renato Portela Salomão por su aporte en los comentarios de escritura del documento final.

A Clara Marcela Gómez por ser un apoyo y acompañamiento en el laboratorio de entomología.

A los biólogos Oscar Felipe Moreno y John Edison Reyes por su invaluable compañía y asistencia en campo.

Al grupo de investigación Sistemática Biológica por su apoyo financiero y logístico mediante el Proyecto de Restauración Ecológica de 16 y 18 ha en el Parque Nacional Natural Serranía de Los Yariguíes CONVENIO 5211740. ECOPELROL-UPTC. A la Universidad Pedagógica y Tecnológica de Colombia y al posgrado en Ciencias Biológicas, por darme la oportunidad de llevar a cabo este proceso de aprendizaje y crecimiento profesional y personal.

A mis compañeros de maestría por las reuniones de estudio, las charlas, las risas y el apoyo en este proceso. A los profesores del posgrado por todos los aportes de conocimiento para mi crecimiento profesional, y a todos aquellos que participaron de una u otra manera en el desarrollo de este trabajo.



TABLA DE CONTENIDO

ÍNDICE DE FIGURAS	9
ÍNDICE DE TABLAS	10
ÍNDICE DE ANEXOS	10
CAPÍTULO I.....	11
INTRODUCCIÓN.....	11
MARCO CONCEPTUAL	12
Ensamble.....	12
Ecología funcional.....	12
Escarabajos coprófagos	12
Dispersión de semillas.....	13
Diplocoria.....	13
Funciones ecológicas y servicios ecosistémicos.....	14
ESTADO DEL ARTE	14
Dispersión de semillas.....	14
Dispersión de semillas por escarabajos coprófagos.....	15
Dispersión secundaria de semillas en el Neotrópico	15
Dispersión secundaria de semillas en Colombia	16
PLANTEAMIENTO DEL PROBLEMA.....	16
PREGUNTA DE INVESTIGACIÓN	18
HIPÓTESIS.....	18
OBJETIVOS.....	19
Objetivo general	19
Objetivos Específicos.....	19
METODOLOGÍA GENERAL.....	19
Análisis de datos.....	20
BIBLIOGRAFÍA.....	21
CAPÍTULO II	25
RESUMEN.....	25
INTRODUCCIÓN.....	25
MATERIALES Y MÉTODOS.....	27
Área de estudio	27
Muestreo de escarabajos coprófagos	27
Análisis de datos.....	29
RESULTADOS	30
Estructura del ensamble de escarabajos coprófagos	30
Diversidad taxonómica y funcional.....	32



DISCUSIÓN.....	33
Estructura del ensamble de escarabajos.....	33
Diversidad Taxonómica y Funcional en periodos de lluvia y sequía	34
CONCLUSIÓN.....	36
BIBLIOGRAFÍA.....	36
CAPÍTULO III.....	41
RESUMEN.....	41
INTRODUCCIÓN.....	42
MATERIALES Y MÉTODOS.....	44
Área de estudio.....	44
Dispersión secundaria de semillas (DSS).....	45
Análisis de datos.....	45
RESULTADOS.....	46
Ensamble de escarabajos coprófagos	46
Tamaño de semillas y profundidad de entierro.....	47
Atributos taxonómicos de los escarabajos coprófagos	48
Atributos funcionales de los escarabajos coprófagos	49
DISCUSIÓN.....	50
CONCLUSIÓN.....	53
BIBLIOGRAFÍA.....	53
CAPÍTULO IV.....	59
RESUMEN.....	59
INTRODUCCIÓN.....	59
MATERIALES Y MÉTODOS.....	61
Recolección de semillas	61
Viabilidad y Germinación	61
RESULTADOS Y DISCUSIÓN.....	63
CONCLUSIONES Y RECOMENDACIONES	64
BIBLIOGRAFÍA.....	65
CONCLUSIONES GENERALES.....	68
RECOMENDACIONES	69
ANEXOS.....	70



ÍNDICE DE FIGURAS

FIGURA 1. Disposición final de trampas pitfall con atrayente, para la captura de escarabajos coprófagos en un fragmento de bosque ripario del PNNSY (modificado de: Moreno-Mancilla et al. 2018).....	28
FIGURA 2. Curva de rango-abundancia de escarabajos coprófagos en el bosque ripario del PNNSY.	31
FIGURA 3. Variación de la abundancia de escarabajos coprófagos y de la precipitación en el PNNSY.	32
FIGURA 4. A) Curvas de muestreo de rarefacción y extrapolación basadas en el tamaño de la muestra para el ensamble de escarabajos coprófagos del bosque ripario. A) Diversidad de orden q de escarabajos coprófagos del bosque ripario del PNNSY, en diferentes épocas climáticas	32
FIGURA 5. Dendrograma del análisis de conglomerados generado con el método de ward y distancias euclidianas para tres rasgos funcionales de escarabajos coprófagos en un fragmento de bosque ripario de los Andes Colombianos. Se forman siete tipos funcionales Paracópridos-Pequeños-Patacorta (PaPeCo), Paracópridos-Grandes-Patalarga (PaGrLa), Endocóprido-Grandes-Patalarga (EnGrLa), Telecópridos-Grandes-Patalarga (TeGrLa), Endocóprido-Medianos-Patamediana (EnMeMe), Telecópridos-Medianos-Patamediana (TeMeMe), Paracópridos-Medianos-Patamediana (PaMeMe).....	33
FIGURA 6. Puntos de muestreo en el bosque ripario en el flanco oriental del Parque Nacional Natural Serranía de Los Yariguíes, Colombia.....	44
FIGURA 7. Número de semillas artificiales enterradas a diferentes de profundidad, después de la actividad de escarabajos coprófagos en el bosque ripario del PNNSY.	48
FIGURA 8. Análisis de correspondencias. se muestra la distribución de especies (negro) en las diferentes profundidades (gris) y los rasgos funcionales de las especies (rojo) en las arenas de remoción del bosque ripario del PNNSY.	50
FIGURA 9. Prueba de viabilidad de semillas. A) y B) Semillas divididas en 2 partes, con el embrión de cara al tetrazolio en papel absorbente. C) Semillas tapadas con papel aluminio para evitar interferencia de luz. D) y E) Semillas al cabo de 3 horas a 30 grados.....	62
FIGURA 10. Procedimiento para determinar tasas de germinación de acuerdo a las profundidades observadas para cada tamaño de semilla en un bosque ripario del flanco oriental del PNNSY.	63



ÍNDICE DE TABLAS

TABLA 1. Atributos Funcionales escogidos para evaluar la diversidad funcional en función de la DSS.....	29
TABLA 2. Especies de escarabajos recolectados durante la temporada de lluvia y sequía en el bosque ripario del PNN Serranía de Los Yariguíes, Santander – Colombia. ER: Estrategia de reubicación T: Telecóprido, P: Paracóprido, E: Endocóprido. Tipos funcionales de los escarabajos de acuerdo a los rasgos funcionales escogidos.	30
TABLA 3. Escarabajos coprófagos colectados en los mesocosmos experimentales. ER: Estrategia de reubicación T: Telecóprido, P: Paracóprido, E: Endocóprido.	46
TABLA 4. Resultados de los modelos lineales generalizados (GLM) para evaluar la influencia de los atributos taxonómicos de los escarabajos coprófagos en la profundidad de entierro de semillas.	49

ÍNDICE DE ANEXOS

ANEXO 1. Medidas de tamaño corporal y pata posterior de los escarabajos coprófagos utilizadas como rasgos funcionales (<i>Canthidium</i> sp 1).....	70
ANEXO 2. Mesocosmos experimentales utilizados en campo, para evaluar la Dispersión Secundaria de Semillas por escarabajos coprófagos en un fragmento de bosque ripario del PNNSY	70
ANEXO 3. Semillas utilizadas en los experimentos. A) Frutos de <i>Myrsine</i> sp. B) Semillas reales de <i>Myrsine</i> sp, recolectadas en campo. C) Semillas artificiales como imitadores de semillas de <i>Myrsine</i> sp. D) Frutos de <i>Psychotria</i> sp. E) Semillas reales de <i>Psychotria</i> sp.	71
ANEXO 4. Riqueza y abundancia de escarabajos coprófagos registrados en diferentes profundidades de los mesocosmos experimentales ubicados en el bosque ripario del PNNSY.	71
ANEXO 5. Valor de significancia (valor P) y coordenadas de los rasgos funcionales de los escarabajos coprófagos en el Análisis de Correspondencia (CA).	72



CAPÍTULO I.

EFFECTOS DE LOS ESCARABAJOS COPRÓFAGOS (COLEOPTERA: SCARABAEINAE), SOBRE LOS PROCESOS DE DISPERSIÓN DE SEMILLAS EN UN BOSQUE RIPARIO DEL PARQUE NACIONAL NATURAL SERRANÍA DE LOS YARIGÜES, COLOMBIA.

INTRODUCCIÓN

Uno de los mecanismos más importantes que presentan los bosques para su recuperación o resiliencia, es la dispersión de semillas. Aquí, la semilla atraviesa por una serie de procesos con el fin de germinar y establecerse como plántula (Vargas 2011). Dentro de estos procesos, las semillas pueden sufrir diferentes percances como muerte por depredación, por desecación o por hongos (Thompson 2000), lo que evita una buena recuperación de las coberturas vegetales.

En los trópicos, más del 80% de las plantas presentan frutos cuya función es atraer animales que actúen como dispersores de semillas (Howe y Smallwood 1982). Esto genera varios beneficios a las plantas como llevarlas a nuevos lugares, para evitar la competencia intraespecífica (Braga et al. 2013). En este proceso, es común encontrar agentes dispersores secundarios que intervienen luego de la dispersión primaria mediada por animales frugívoros como primates, aves, murciélagos e incluso reptiles. Dentro de los dispersores secundarios de semillas, uno de los grupos que mayor impacto genera son los escarabajos coprófagos (Coleoptera: Scarabaeinae). Estos relocalizan las semillas no solo en forma horizontal, sino también verticalmente, enterrándolas algunos centímetros en el suelo, lo que les permite mejorar sus condiciones microclimáticas (Andresen y Levey 2004; Braga et al. 2013; Enari y Sakamaki-Enari 2014; Griffiths et al. 2016 y Urrea-Galeano et al. 2019).

En la dispersión de semillas mediada por escarabajos coprófagos, los atributos funcionales como el tamaño corporal y la estrategia de anidación determinan la profundidad de entierro de las semillas (Santos-Heredia y Andresen 2014; Braga et al. 2017; Urrea-Galeano et al. 2019). Sin embargo, la relación entre tamaño corporal y estrategia de anidación, respecto a la profundidad del entierro de semillas, no ha recibido suficiente información en paisajes dominados por humanos como los fragmentos de bosque ripario (Vulinec 2002; Chapman et al. 2003; Santos-Heredia et al. 2011; Braga et al. 2013).

Por lo anteriormente expuesto el objetivo del presente estudio fue evaluar el efecto de la dispersión secundaria de semillas por escarabajos coprófagos sobre las tasas de germinación de estas en un bosque ripario del PNN Serranía de Los Yarigués de Colombia. Adicionalmente se evaluaron los efectos del tamaño de la semilla, los rasgos



funcionales de los escarabajos y los atributos taxonómicos, sobre la profundidad de entierro; además de evaluar la viabilidad de semillas germinadas *ex situ*.

MARCO CONCEPTUAL

Ensamble

El ensamble ecológico, se define como la parte de una comunidad que se relaciona filogenéticamente y que, además, utiliza un único recurso dentro de un mismo espacio geográfico. Aquí se dan varios tipos de interacciones ecológicas como competencia, exclusión y facilitación, entre otras (Fauth et al. 1996; Ramírez y Gutiérrez 2016).

Ecología funcional

La ecología funcional es una rama de la ecología tradicional, que nos permite comprender los procesos que se dan en los sistemas ecológicos. Ha sido utilizada para responder a preguntas acerca de los roles de los organismos y la función que desarrollan dentro de los ecosistemas. Así mismo, busca analizar la función de las interacciones entre los organismos y su ambiente, para conocer la aplicabilidad en procesos de conservación y de restauración en los ecosistemas (Salgado-Negret 2016).

Escarabajos coprófagos

Los escarabajos coprófagos (Scarabaeinae) son un grupo de insectos altamente sensibles a la fragmentación y transformación de hábitat, debido a su dependencia a recursos temporales como la carroña y el excremento mamíferos (Cultid et al. 2012). Además por su gran abundancia y facilidad de colecta son frecuentemente usados para evaluar procesos de restauración, indicación de calidad ambiental y una alta variedad de estudios ecológicos (González y Medina 2015). En la zona neotropical se conocen 119 géneros, pero sin registros exactos del número de especies (Vaz-De-Mello et al. 2011). En Colombia se han registrado cerca de 35 géneros y aproximadamente 283 de las especies, lo que significa el 50 % y 25 % respectivamente, de los escarabajos coprófagos tropicales identificados (Pulido et al. 2007; Medina y González 2014).

Los escarabajos coprófagos cumplen roles ecológicos de gran importancia, como la dispersión secundaria de semillas, la aireación del suelo, el reciclaje de nutrientes, control de parásitos y polinización, entre otros (Nichols et al. 2008). Presentan una variedad de conductas reproductivas y de nidificación, clasificándose en tres grupos diferentes: Telecópridos (rodadores), que son aquellos que forman una bola de excremento y lo trasladan a cierta distancia para luego enterrarlo en el suelo; paracópridos (cavadores), que entierran el excremento en el suelo, directamente debajo de la fuente y a diferentes profundidades, pero sin mover la bola de un lado a otro, y los endocópridos (residentes) que construyen sus nidos dentro del excremento, sin hacer ningún tipo de galería (Halffter y Edmonds 1982).



Dispersión de semillas

La dispersión de semillas, es uno de los mecanismos más importantes que utilizan las plantas para propagarse y evitar la competencia ya sea por espacio, disponibilidad de luz y otros recursos (Vander-Wall y Longland 2004). Este mecanismo favorece a las plantas, ya que la dispersión de semillas les permite escapar del árbol parental, al evitar competencia intraespecífica, les ayuda a viajar y colonizar lugares lejanos y además, encontrar hábitats óptimos para su buen desarrollo (Andresen 2005; Vander-Wall y Longland 2004; Braga et al. 2013). El efecto de este proceso, ha garantizado una buena dinámica entre las poblaciones de plantas, al tener gran valor en la resiliencia de los ecosistemas que han sido afectados ya sea natural o antrópicamente (Scott y Morgan 2012). Las plantas presentan gran variedad de mecanismos de dispersión de semillas, ya sea a través del viento (anemocoria), que se da principalmente en pastizales; por agua (hidrocoria) en zonas inundables; por dispersión propia (autocoria), cuando los frutos de las plantas son dehiscentes y expulsan sus semillas con fuerza lejos de la madre progenitora; por animales cuando la semilla se adhiere al pelaje (zoocoria) o cuando son tragadas (endozoocoria) (Braga et al. 2013); o cuando las semillas son dispersadas por dos animales (diplozoocoria) (Vander-Wall y Longland 2004).

En la región tropical, cerca del 90% de la vegetación presenta frutos carnosos, lo que implica que las plantas necesiten de agentes dispersores como animales, que, a su vez obtienen un beneficio energético al consumir los nutrientes de los frutos, dándose una relación mutualista (Braga et al. 2013). A este proceso se le conoce como endoozoocoria, llevada a cabo por animales vertebrados como primates, reptiles, aves y/o murciélagos (Herrera 2002, Vander-Wall y Longland 2004; Jaroszewicz 2013), que se alimentan del fruto de las plantas, haciendo que las semillas pasen por su tracto intestinal y en ocasiones, se torna necesario para que esta germine (Revilla y Encinas-Viso 2015). Es por esto que la dispersión de semillas en los bosques tropicales es una interacción de gran importancia, debido a que es la manera en que naturalmente se mantienen y se regeneran los bosques, lo que evita la pérdida de la capa vegetal y manteniendo el equilibrio ecosistémico (Braga et al. 2013; Revilla y Encinas-Viso 2015).

Diplocoria

La diplocoria, es un proceso de dispersión de semillas en el cual se ven implicados dos agentes transportadores o dispersores. En la primera fase cumple la función de alejar a las semillas del árbol parental con el fin de evitar competencia, y colonizar nuevos parches de bosque mientras que, en la segunda fase, las semillas son reubicadas en micrositios que mejoran las condiciones de germinación. Existen diferentes agentes que actúan en la interacción de las fases de dispersión como, dispersión del viento y animales, dispersión balística y hormigas, endoozoocoria y escarabajos coprófagos, endoozoocoria y roedores (Vander-Wall y Longland 2004).



En la endozoocoria, la mayoría de las semillas son viables luego de ser defecadas, pero muchas de ellas pueden ser destruidas por factores tanto físicos como biológicos, incluyendo la desecación, la depredación y la infestación por hongos. Es ahí cuando la presencia de dispersores secundarios como los escarabajos coprófagos, entran a jugar un papel importante al intervenir directamente sobre el éxito de la semilla, pues transportan y entierran rápidamente muchas de estas en el suelo y aumentan su probabilidad de germinación, debido a que las protegen de depredadores y mejoran su microambiente (Nichols et al. 2008). Asimismo, al hacer galerías en el suelo, permite que este tenga una mayor aireación y las plántulas puedan aumentar la capacidad de retener humedad (Vander-Wall y Longland 2004; Culot et al. 2009; Koike et al. 2012).

Funciones ecológicas y servicios ecosistémicos

Los sistemas ecológicos proporcionan una cantidad de bienes y servicios para el ser humano, como agua, energía, medicinas, maderas y recursos genéticos. Así como también, generan una serie de servicios ecológicos tales como regulación hídrica, regulación climática, sumidero de carbono y depuración de los ríos, entre otros (De Groot et al. 2002).

Los servicios ecosistémicos están ligados a una concepción netamente antropocéntrica, en donde las funciones ecológicas son todos los procesos que generan ciertos servicios para satisfacer necesidades humanas de manera directa o indirecta (Gómez-Baggethun y De Groot 2007). Las funciones ecológicas se pueden dar de manera natural en los bosques, pero al no ser aprovechados o explotados por el hombre, no se consideran servicios ecosistémicos.

Un alto número de funciones ecológicas son llevadas a cabo por escarabajos coprófagos como se ha mencionado antes, uno de los procesos más importantes en la estructuración de coberturas vegetales es la dispersión de semillas llevada a cabo secundariamente por este grupo de insectos. Así, los escarabajos coprófagos tienen un papel fundamental en los procesos de restauración natural de los bosques, como también en otros procesos que satisfacen directamente las necesidades humanas en las industrias ganaderas y agrícolas (Nichols et al. 2008).

ESTADO DEL ARTE

Dispersión de semillas

La dispersión de semillas ha sido un tema de alta relevancia, y ha logrado la atención de largas y numerosas investigaciones. Uno de los estudios pioneros enfocado a la dispersión de semillas fue realizado por Howe y Smallwood (1982), quienes reconocieron la importancia de este mecanismo, enfocando su investigación en la evolución y las ventajas que la dispersión le ofrece a las plantas.



Sin embargo, en cuanto a la dispersión secundaria de semillas, unas de las primeras evidencias reportadas la realizaron Forget y Milleron (1991) quienes al estudiar los mecanismos de dispersión de *Virola nobilis* (Myristicaceae) en los bosques de Panamá, observaron que esta planta no solo dispersaba sus semillas por medio de aves y mamíferos, sino que además, se presentaba una interacción con algunos roedores que relocalizaban y enterraban las semillas en el suelo.

En el mismo año, Estrada y Coates-Estrada (1991) observaron en los bosques de México que, aunque los roedores actuaban como dispersores secundarios de semillas, la mayoría de estas (> 90%) eran depredadas, y afectaban de manera negativa las poblaciones de plantas.

Dispersión de semillas por escarabajos coprófagos

Luego de relacionar la tasa de dispersión con la tasa de depredación por parte de los roedores, comenzaron a observar las ventajas que traían otros grupos que dispersaban semillas secundariamente como los escarabajos coprófagos. Estos insectos, al utilizar como recurso principalmente el excremento de los primates, enterraban indirectamente una gran cantidad de semillas, protegiéndolas de los roedores y evitaban así su depredación. Desde entonces, autores como Shepherd y Chapman (1998), Andresen (1998), Ponce-Santizo et al. (1998) comenzaron a estudiar las funciones ecológicas de los escarabajos coprófagos, como la dispersión secundaria de semillas, donde resaltaban el papel fundamental que cumplen estos insectos en este tipo de procesos.

Las investigaciones en esta área han tomado fuerza a nivel mundial, debido a su importancia para la conservación y restauración de ecosistemas, como lo demuestran D'hondt et al. (2008), al realizar estas investigaciones en pastizales templados de Bélgica; por su parte, Enari y Sakamaki-Enari (2014) trabajaron en regiones nevadas de Japón; y Griffiths et al. (2015) en la Amazonía Brasileña, donde evaluaron los roles funcionales de los escarabajos coprófagos en función a la dispersión de semillas y la eliminación de estiércol.

Dispersión secundaria de semillas en el Neotrópico

La mayoría de investigaciones enfocadas a la dispersión secundaria por escarabajos coprófagos ha sido realizada en la zona tropical, con grandes aportes como los realizados por Vander-Wall y Longland (2004), Andresen (2005) y Ponce-Santizo et al. (2006), que han demostrado que este grupo de insectos tiene una alta importancia en la resiliencia de bosques tropicales, y que una disminución en sus abundancias puede ocasionar un efecto de cascada, afectando otras especies de plantas y mamíferos, lo que disminuiría la diversidad en estos bosques.

Uno de los estudios más recientes sobre dispersión secundaria de semillas por escarabajos coprófagos en el Neotrópico fue el realizado por Braga et al. (2017), donde demuestran



que el tamaño de la semilla tiene un efecto importante en la disposición final de estas, luego de la actividad realizada por los escarabajos, estableciendo que las semillas de menor tamaño (< 3.5 mm) eran enterradas en mayor medida, mientras que las semillas grandes permanecían con mayor frecuencia en la superficie del suelo.

Sin embargo, son pocos los estudios que han buscado determinar los efectos de los escarabajos coprófagos sobre las tasas de germinación de semillas. Koike et al. (2012), midieron el efecto de tres especies de escarabajos (*Onthophagus atripennis*, *Onthophagus lenzii* y *Phelotrupes auratus*) sobre seis especies de plantas en los bosques de Japón, y concluyeron que el entierro de las semillas facilita la germinación. Además, demostraron que la mayor proporción de semillas germinadas, se dio entre 1 y 4 cm de profundidad, mientras que semillas enterradas a más de 6 cm fueron menos propensas a germinar.

Dispersión secundaria de semillas en Colombia

Laverde et al. (2002) realizaron el primer estudio de dispersión de semillas por escarabajos coprófagos para Colombia y determinaron la cantidad de semillas enterradas y la distancia de relocalización tanto horizontal y vertical. Observaron que en promedio los escarabajos telecópridos ruedan aproximadamente 60 cm la bola, los paracópridos 10 cm y los endocópridos no presentan relocalización de semillas, al no mover el excremento. Santos-Heredia (2007) estudió la interacción entre una especie de planta (*Rollinia edulis*), dos especies de primates (*Ateles hybridus* y *Alouatta seniculus*), y un ensamble de escarabajos coprófagos y destacaron el rol que cumplen estos últimos, ya que aumentan la probabilidad de establecimiento de plántulas en un bosque seco tropical. Santos et al. (2012) evaluaron la influencia del tipo de estiércol y el efecto de borde sobre la dispersión secundaria de semillas por escarabajos coprófagos en el departamento del Guaviare y concluyeron que la interacción planta-animal se ve afectada negativamente por los efectos de borde. Además, que el estiércol atraía diferentes ensambles de escarabajos probablemente debido a cambios mensuales en la dieta de los monos.

PLANTEAMIENTO DEL PROBLEMA

Los escarabajos (Coleoptera), son el grupo de insectos más diverso que han colonizado la tierra, llegando prácticamente todos los ambientes terrestres y dulceacuícolas existentes (Crowson 1981; Capinera 2001). Dentro de los escarabajos, existe un pequeño grupo conocido como escarabajos coprófagos (Scarabaeidae: Scarabaeinae), que son fundamentales en los ecosistemas. A nivel mundial se conocen cerca de 7000 especies, distribuidas en 250 géneros y en Colombia se tiene registro de 305 especies en 40 géneros (Noriega et al. 2015).

La dispersión de semillas es un mecanismo que presentan los bosques para su regeneración natural (Vargas 2011). Este proceso les confiere a las plantas ciertos beneficios como la colonización de nuevas zonas, evitar competencia por nutrientes o



acceder a lugares con mayor cantidad de luz; permitiendo mantener tanto las funciones, como los servicios ecosistémicos de los bosques tropicales (Griffiths et al. 2016; Jaroszewicz 2013; Vander-Wall y Longland 2004). Es por esto que la interacción que se presenta entre semillas y escarabajos coprófagos afecta de manera importante el destino final de las semillas, pues varios estudios han demostrado que estas pueden quedar sobre la superficie del suelo, sufriendo depredación, desecación o ataques de hongos y/o plagas (Andresen 2001; Vander-Wall y Longland 2004; Koike et al. 2012; Enari y Sakamaki-Enari 2014; Griffiths et al. 2015; Griffiths et al. 2016; Braga et al. 2017).

En los últimos años se ha observado que no es suficiente estudiar cuáles animales dispersan determinado tipo plantas y en qué cantidad, sino que es importante conocer el destino final de las semillas. Por esto es imperativo determinar cómo los escarabajos están influyendo sobre las tasas de germinación de las semillas, ya que de acuerdo con Griffiths et al. (2016) y Andresen (2001), cuando las semillas están enterradas muy profundamente, las plántulas no emergen, pero si se mantienen viables en un estado de latencia, aportando a los bancos de semillas.

Un aspecto a tener en cuenta es que la dispersión de semillas por escarabajos coprófagos tiene un mayor impacto sobre la germinación en el desplazamiento vertical, debido a que al enterrar las semillas unos centímetros en el suelo, pueden mejorar las condiciones microclimáticas de ellas, lo que trae consigo un aumento en el éxito de su germinación; mientras que el movimiento horizontal aunque es corto (algunos centímetros), puede evitar que las plántulas sufran muerte por alta densidad (Braga et al. 2017; Enari y Sakamaki-Enari 2014).

La dispersión de semillas, como función ecológica llevada a cabo por los escarabajos coprófagos, así como otros procesos bióticos; se afectan directamente por la pérdida de estructura en los ecosistemas. Esto se ha incrementado en los últimos años por el aumento en la tasa de transformación antropogénica de los bosques tropicales, principalmente por la expansión de la frontera agrícola, la minera y la ganadería extensiva, lo que conlleva a la degradación de suelos y la fragmentación de las coberturas boscosas (Concha-Lozada et al. 2010; Armenteras et al. 2011; Etter et al. 2016; Rudel 2017).

De acuerdo con Etter et al. (2015), para el 2060 la región Andina perderá más de 25.000 km² de capa vegetal afectando una gran variedad de coberturas vegetales como bosques primarios, bosques secundarios, pastizales y bosques riparios, siendo estos últimos de gran importancia para la regulación hídrica y térmica (Fajardo et al. 1999). Los bosques riparios o de galería cumplen un papel importante en el ecosistema porque contribuyen a la conservación de animales, debido a actúan como refugio de muchas especies durante los periodos de sequía (Viegas et al. 2014). Estos fragmentos de bosque protegen la riberas de los ríos contra procesos de erosión y reducen la fuerza de las corrientes en tiempos de inundación, así como la disminución de la cantidad de nutrientes y sedimentos que



transporta el cuerpo de agua (Keller et al. 1993, Owens et al. 1996). Además de esto, regulan la disponibilidad hídrica y fructificación de las plantas, al aumentar la disponibilidad de recursos para vertebrados e insectos (Rangel-Acosta et al. 2016). A pesar de los servicios ecosistémicos que brindan, los bosques riparios se ven afectados por el establecimiento de áreas de cultivos y pastoreo de ganado, porque disminuyen su área de cobertura vegetal (Fajardo et al. 1999). Para contrarrestar este problema, los bosques presentan mecanismos de restauración natural, que depende directamente de procesos naturales como la dispersión de semillas y la polinización (Vargas 2011). Sin embargo, estos servicios ecológicos podrían llegar a perderse si no se enfatiza en estudios que se encarguen de evaluar dichos procesos, que permiten a los bosques responder de manera natural ante eventos de deforestación.

Un ejemplo de la acelerada deforestación en Colombia, se observa en el Parque Nacional Natural Serranía de Los Yariquíes (PNNSY) ubicado en el departamento de Santander, donde el grado de deforestación es bastante alto, pues de acuerdo con Donegan et al. (2010), tan solo el 39% de las más de 500.000 ha permanecen conservadas, mientras que el otro 69% se ha intervenido con fines agropecuarios, principalmente en la vertiente oriental de la serranía caracterizada por tener una alta presión antrópica. El PNNSY se caracteriza por su alta heterogeneidad ecosistémica debido al gradiente altitudinal que presenta, donde se pueden encontrar seis zonas de vida desde la zona tropical hasta la zona de páramo, de acuerdo con Holdridge (1967). Además, se presenta variedad de coberturas vegetales como bosques primarios, bosques secundarios, pastizales y bosques de galería o riparios (Fajardo et al. 1999).

Los estudios enfocados a la dispersión secundaria de semillas por escarabajos coprófagos son escasos, ya que gran parte de las investigaciones de este grupo se han enfocado a estudiar su diversidad taxonómica. En particular, los estudios de las funciones ecológicas de los escarabajos coprófagos para el país, se han llevado a cabo en bosques de tierras bajas, como los mencionados anteriormente (ver: Estado del arte).

PREGUNTA DE INVESTIGACIÓN

¿Cuál es el efecto de los escarabajos coprófagos (Coleoptera: Scarabaeinae), sobre los procesos de dispersión de semillas en un bosque ripario del Parque Nacional Natural Serranía de Los Yariquíes, Colombia?

HIPÓTESIS

Los bosques riparios se caracterizan por tener una reserva hídrica durante todo el año, permitiendo que en el periodo de sequía muchos animales se concentren allí, pues les otorga refugio y alimento para llevar a cabo sus procesos vitales (Gray et al. 2014; Rangel-Acosta et al. 2016). Debido a esto, los bosques riparios o de galería contribuyen



de manera importante con la conservación de especies. Son varios los fragmentos de bosque ripario del PNNSY, que se encuentran amenazados por las actividades antrópicas como la tala de árboles, la ganadería y presencia de cultivos principalmente de café. La presencia de escarabajos coprófagos, puede promover la probabilidad de germinación de semillas de un fragmento de bosque ripario ubicado en el flanco oriental del Parque Nacional Natural Serranía de Los Yariguíes, debido a que estos insectos entierran las semillas unos centímetros bajo la superficie del suelo, mejorando sus condiciones microclimáticas y disminuyendo la depredación principalmente por roedores, promoviendo la resiliencia y resistencia de estos bosques.

OBJETIVOS

Objetivo general

Evaluar el efecto de los escarabajos coprófagos (Coleoptera: Scarabaeinae), sobre los procesos de dispersión de semillas en un bosque ripario del Parque Nacional Natural Serranía de Los Yariguíes, Colombia

Objetivos Específicos

- Determinar el ensamble de escarabajos coprófagos presente en un fragmento de bosque ripario del flanco oriental del PNNSY, Colombia.
- Estimar la profundidad de entierro de semillas *in situ*, y la establecer cuáles especies de escarabajos realizan este proceso en un fragmento de bosque ripario del flanco oriental del PNNSY, Colombia.
- Establecer la influencia del tamaño de la semilla y de los escarabajos sobre la profundidad de entierro en un fragmento de bosque ripario del flanco oriental del PNNSY, Colombia.
- Determinar la viabilidad y germinación de dos tipos semillas (grande y pequeña), luego de conocer la profundidad de entierro por parte de los escarabajos coprófagos en un fragmento de bosque ripario del flanco oriental del PNNSY, Colombia.

METODOLOGÍA GENERAL

Este estudio se realizó al interior en un fragmento de bosque ripario ubicado en la cordillera oriental colombiana entre los 2.000 y 2.200 m de elevación (6°35'37.7484" N - 73°21'18.5472" W) e inmerso en el Parque Nacional Natural Serranía de Los Yariguíes, Colombia (PNNSY). El PNNSY presenta una temperatura media anual que oscila entre los 12 y 18 °C, una precipitación aproximada de 1.765 mm/año (Cendales 2008). (Ver metodología capítulos II y III).



Para identificar el ensamble de escarabajos coprófagos del bosque ripario, se realizaron dos muestreos durante los periodos de lluvia y sequía del año 2018 mediante el uso de 10 trampas de caída que consistían en un vaso con alcohol al 70% enterrado a ras del suelo y 20 g de estiércol humano colgado en un alambre en forma de U invertida, usado como atrayente. Al cabo de 48 h, se recogieron los escarabajos y se llevaron al laboratorio de entomología de la Universidad Pedagógica y Tecnológica de Colombia – UPTC, donde se identificaron mediante las claves taxonómicas de Medina y Lopera-Toro (1998) y Vaz de Mello et al. (2011) (ver metodología capítulo II).

Para estimar la profundidad de entierro de semillas *in situ*, y cuáles especies de escarabajos realizan este proceso, se utilizaron ocho mesocosmos que consistían en un balde de 40 cm de alto por 30 cm de diámetro y 15 cm de tierra. En la parte superior de cada mesocosmos se dispusieron 100 g de excremento humano fresco siguiendo las recomendaciones de Santos-Heredia et al. (2011) y Braga et al. (2013), mezclado con 30 semillas según cada nivel de factor (grandes o pequeñas). Se usaron semillas artificiales, las cuales han demostrado no influenciar en la evaluación de dispersión secundaria de semillas (Koike et al. 2012; Enari y Sakamaki-Enari 2014; Griffiths et al. 2015). Los mesocosmos se dejaron activos por 48 horas siguiendo lo propuesto por Slade et al. (2008). Después de 48 horas (cuando ya no quedaba estiércol en la superficie) se evaluó lo siguiente: 1) Número de semillas enterradas, 2) profundidad a la que fueron enterradas por escarabajos coprófagos y 3) identidad, abundancia y rasgos funcionales (Ver metodología capítulo III).

Para determinar el éxito de germinación de las semillas, se recolectaron semillas naturales en el bosque ripario del PNNSY, mediante un transecto lineal de 300 m. Colectamos dos tipos de semillas de diferente tamaño, que se extrajeron lavando los frutos en un tamiz y mediante presión separamos las semillas del mucílago. Posteriormente, las semillas se secaron y se preservaron para hacer las pruebas de germinación *ex situ* en el invernadero de la Universidad Pedagógica y Tecnológica de Colombia - UPTC. Se realizaron pruebas de viabilidad mediante las pruebas de tetrazolio de acuerdo a la metodología de Suárez y Melgarejo (2010), y se realizó un proceso de escarificación química siguiendo las recomendaciones de Manrique (2020). Posteriormente, se sembraron las semillas colectadas en el invernadero de la UPTC manteniendo las condiciones de luz y humedad controladas. Se realizaron revisiones periódicas a intervalos de cuatro días durante cuatro meses para observar el porcentaje de semillas germinadas (ver capítulo IV).

Análisis de datos

Para evaluar la diversidad taxonómica de escarabajos coprófagos, se obtuvieron los índices de diversidad en términos de números equivalentes o números de Hill (Moreno et al. 2011), en tres órdenes de diversidad: la diversidad **q0**, **q1** y **q2** (Chao y Jost 2012; Hsieh et al. 2016; Chao et al. 2014). Se construyeron perfiles de diversidad mediante el



trazado de los diferentes órdenes de diversidad y se realizó la curva de acumulación de especies. Se evaluó la diversidad funcional mediante un análisis de conglomerados en el que se agruparon las especies en tipos. Se estimaron los índices de riqueza funcional (FRic) (Villéger et al. 2008), equidad funcional (FEve) (Mouillot et al. 2005), dispersión funcional (FDis) (Laliberté y Legendre 2010) y divergencia funcional (FDiv) (Mason et al. 2005) (Ver metodología capítulo II).

Usamos modelos lineales generalizados GLM con un error de distribución poisson para probar los efectos del tamaño de la semilla y los atributos taxonómicos de los escarabajos, sobre la cantidad y profundidad de entierro de semillas. Finalmente, para determinar el efecto de los rasgos funcionales sobre la profundidad de entierro, se realizó un análisis de correspondencia (CA) empleando la función “*envfit*” del paquete VEGAN (Oksanen 2019) (Ver metodología capítulo III).

BIBLIOGRAFÍA

- Andresen E (2002) Dung beetles in a Central Amazonian rainforest and their ecological role as secondary seed dispersers. *Ecological Entomology*, 27(3), pp.257–270.
- Andresen E (2001) Effects of dung presence, dung amount and secondary dispersal by dung beetles on the fate of *Micropholis guyanensis* (Sapotaceae) seeds in Central Amazonia. *Journal of Tropical Ecology*, 17(1), pp.61–78.
- Andresen E (2005) Interacción entre primates, semillas y escarabajos coprófagos en bosques húmedos tropicales: un caso de diplocoria. *Universidad y Ciencia*, Núm.Esp.(II), pp.73–84.
- Andresen E (1998) Primary seed dispersal by red howler monkeys and the effect of defecation patterns on the fate of dispersed seeds. *Biotropica*, 34(2), pp.261–272.
- Andresen E, Levey DJ (2004) Effects of dung and seed size on secondary dispersal, seed predation, and seedling establishment of rain forest trees. *Oecologia*, 139(1), 45–54.
- Armenteras D, Rodríguez N, Retana J, Morales M (2011) Understanding deforestation in montane and lowland forests of the Colombian Andes. *Regional Environmental Change*, 11(3), 693–705.
- Braga RF, Korasaki V, Andresen E, Louzada J (2013) Dung beetle community and functions along a habitat-disturbance gradient in the Amazon: a rapid assessment of ecological functions associated to biodiversity. *PLoS One*, 8(2), e57786.
- Braga RF, Carvalho R, Andresen E, Anjos DV, Alves-Silva E, Louzada J (2017) Quantification of four different post-dispersal seed deposition patterns after dung beetle activity. *Journal of Tropical Ecology*, 33(6), 407–410.
- Capinera JL (2001) Class Insecta—Insects Order Coleoptera—Beetles, Weevils, White Grubs and Wireworms. *Handbook of Vegetable Pests*, pp.49–192.
- Chao A, Jost L (2012) Coverage-based rarefaction and extrapolation: Standardizing samples by completeness rather than size. *Ecology*, 93(12), pp.2533–2547.
- Chao A, Gotelli NJ, Hsieh TC, Sander EL, Ma KH, Colwell RK, Ellison AM (2014) Rarefaction and extrapolation with Hill numbers: a framework for sampling and estimation in species diversity studies. *Ecological Monographs*, 84, 45–67.



- Concha-Lozada C, Gallego M, Pardo-Locarno L (2010) Fragmentación de ecosistemas montanos e impactos estructurales y poblacionales sobre la comunidad de Escarabajos Coprófagos (Coleoptera: Scarabaeinae) en el alto Río Cauca, Popayán, Colombia. *Boletín Científico. Centro de Museos. Museo de Historia Natural*, 14(1), pp.43–55. Available at: <http://www.scielo.org.co/pdf/bccm/v14n1/v14n1a02>.
- Crowson RA (1981) Geographical Distribution and Conservation: Beetles as Ecological Indicators. In *The Biology of the Coleoptera*. pp. 619–657. Available at: <http://linkinghub.elsevier.com/retrieve/pii/B9780121960506500245>.
- Culot L, Huynen MC, Gérard P, Heymann EW (2009) Short-term post-dispersal fate of seeds defecated by two small primate species (*Saguinus mystax* and *Saguinus fuscicollis*) in the Amazonian forest of Peru. *Journal of Tropical Ecology*, 229–238.
- Cultid C, Medina C, Martínez B, Escobar A, Constantino L, Betancur N (2012) Escarabajos coprófagos (Scarabaeinae) del eje cafetero. *Guía para el estudio ecológico*.
- D'hondt B et al (2008) Dung beetles as secondary seed dispersers in a temperate grassland. *Basic and Applied Ecology*, 9(5), pp.542–549.
- Donegan TM et al (2010) Aves de la Serranía de Los Yariguíes y tierras bajas circundantes, Santander, Colombia. *Cotinga*, 32(1), pp.23–40.
- Enari H, Sakamaki-Enari H (2014) Synergistic effects of primates and dung beetles on soil seed accumulation in snow regions. *Ecological Research*, 29(4), pp.653–660. Available at: <http://10.0.3.239/s11284-014-1152-3>.
- Estrada A, Coates-Estrada R, (1991) Howler monkeys (*Alouatta palliata*), dung beetles (Scarabaeidae) and seed dispersal: ecological interactions in the tropical rain forest of Los Tuxtlas, Mexico. *Journal of Tropical Ecology*, 7(04), pp.459–474.
- Etter A, Andrade A, Amaya P, Arévalo P (2015) Estado de los ecosistemas colombianos 2014: una aplicación de la metodología de lista roja de ecosistemas. UICN: Bogotá, Colombia.
- Etter A et al (2016) Lista Roja de Ecosistemas de Colombia. *Biodiversidad 2015. Estado y tendencias de la biodiversidad continental de Colombia*, 8(September), p.na.
- Fajardo A, Veneklaas E, Obregón S, Beaulieu N (1999) Los bosques de galería: Guía para su apreciación y su conservación. Centro internacional de agricultura tropical. pág. 32.
- Fauth JE, Bernardo J, Camara M, Resetarits Jr WJ, Van Buskirk J, McCollum SA (1996) Simplifying the jargon of community ecology: a conceptual approach. *The American Naturalist*, 147(2), 282–286.
- Forget PM, Milleron T (1991) Evidence for secondary seed dispersal by rodents in Panama. *Oecologia*, 87(4), pp.596–599.
- Gómez-Baggethun E, De Groot R (2007) Capital natural y funciones de los ecosistemas: explorando las bases ecológicas de la economía. *Revista Ecosistemas*, 16(3), pp.4–14.
- González A, Medina CA (2015) Listado de especies de escarabajos coprófagos (Coleoptera: Scarabaeidae: Scarabaeinae) de bosque seco de Colombia. *Biota Colombiana*, 16(1), pp.36–44.
- Gray CL, Slade EM, Mann DJ, Lewis OT (2014) Do riparian reserves support dung beetle biodiversity and ecosystem services in oil palm-dominated tropical landscapes?. *Ecology and evolution*, 4(7), 1049–1060.



- Griffiths HM, Bardgett RD, Louzada J, Barlow J (2016) The value of trophic interactions for ecosystem function: dung beetle communities influence seed burial and seedling recruitment in tropical forests. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 283:20161634.
- Griffiths HM, Louzada J, Bardgett RD, Beiroz W, França F, Tregidgo D, Barlow J (2015) Biodiversity and environmental context predict dung beetle-mediated seed dispersal in a tropical forest field experiment. *Ecology* 96:1607-1619.
- De Groot RS, Wilson MA, Boumans RMJ (2002) A typology for the classification, description and valuation of ecosystem functions, goods and services. *Ecological Economics*, 41(3), pp.393–408.
- Halfpeter G, Edmonds WD (1982) The nesting behavior of dung beetles an ecological and evolutive approach. Instituto de Ecología, México.
- Herrera CM, (2002) Seed dispersal by vertebrates. In *Plant–animal interactions: an evolutionary approach*. pp. 185–208.
- Holdridge LR (1967) *Life zone ecology*. Tropical Science Center. San Jose, Costa Rica.
- Howe HF, Smallwood J (1982) Ecology of seed dispersal. *Ann Rev. Ecol. Syst*, 13, pp.201–227.
- Hsieh TC, Ma KH, Chao A (2016) iNEXT: An R package for interpolation and extrapolation of species diversity (Hill numbers). To appear in *Methods in Ecology and Evolution*.
- Jaroszewicz B, (2013) Endozoochory by European bison influences the build-up of the soil seed bank in subcontinental coniferous forest. *European Journal of Forest Research*, 132(3), pp.445–452.
- Keller CME, Robbins CS, Hatfield JS (1993) Avian communities in riparian forests of different widths in Maryland and Delaware. *Wetlands* 13: 137-144.
- Koike S, Morimoto H, Kozakai C, Arimoto I, Yamazaki K, et al (2012) Seed removal and survival in Asiatic black bear *Ursus thibetanus* faeces: effect of rodents as secondary seed dispersers. *Wildlife Biology*, 18(1), 24-34.
- Laverde L, Castellanos M, Stevenson P (2002) Dispersión secundaria de semillas por Escarabajos coprófagos (Scarabaeidae) a partir de heces de churucos (*Lagothrix lagothricha*) en el parque Nacional Tinigua, Colombia posdispersión. *Universitas Scientiarum*, 7(1), pp.17–29.
- Medina CA, Lopera-Toro A, (1998) Clave ilustrada para la identificación de géneros de escarabajos coprófagos (Coleoptera: Scarabaeinae) de Colombia. *Caldasia*, 22(2), pp.299–315.
- Medina CA, González FA (2014) Escarabajos Coprófagos de la Subfamilia Scarabaeinae. In *El Bosque Seco Tropical en Colombia*. pp. 195–213.
- Nichols E, Spector S, Louzada J, Larsen T, Amezquita S, Favila ME, Network TSR (2008) Ecological functions and ecosystem services provided by Scarabaeinae dung beetles. *Biological conservation*, 141(6), 1461-1474.
- Oksanen J, Kindt R, Legendre P, O’Hara B, Stevens MHH, Oksanen MJ, Suggests MASS (2007) The vegan package. *Community ecology package*, 10(631-637), 719.
- Owens LB, Edwards WM, Van Keuren RW (1996) Sediment losses from a pastured watershed before and after stream fencing. *Journal of Soil and Water Conservation* 51:90-94.
- Ponce-Santizo G et al (2006) Dispersión Primaria de Semillas por Primates y Dispersión Secundaria por Escarabajos Coprófagos en Tikal, Guatemala. *Biotropica*, 38(3), pp.390–397. Available at: <http://10.0.4.87/j.1744-7429.2006.00144.x>.



- Ponce-Santizo G et al (1998) Primary dispersal of seeds by primates and secondary dispersal by dung beetles in Tikal, Guatemala. *Biotropica*, 38(3), pp.390–397.
- Pulido LA, Medina CA, Riveros RA (2007) Nuevos registros de escarabajos coprófagos (Scarabaeidae: Scarabaeinae) para la región Andina de Colombia. Parte I. *Rev. Acad. Colomb. Cienc.*, 31(119), pp.305–310.
- Ramírez A, Gutiérrez-Fonseca PE, (2016) Sobre ensamblajes ecológicos - Respuesta a Monge-Nájera. *Revista de Biología Tropical*, 64(2), pp.817–819.
- Rangel-Acosta JL, Hernández NJM, Gutierrez-Rapalino BP, Gutierrez-Moreno LC, Borja-Acuña RA (2016) Efecto del tamaño de la ronda hidráulica sobre las comunidades de escarabajos coprófagos (Scarabaeidae: Scarabaeinae) en la cuenca media y baja del río Cesar, Colombia. *Entomotropica*, 31, 109-130
- Revilla TA, Encinas-Viso F (2015) Ecología y evolución de la endozoocoria. *Acta Biol. Venez.*, 35(2), pp.187–215. Available at: http://tomrevilla.sdf.org/files/revilla_encinas-abv16.pdf [Accessed September 17, 2017].
- Rudel TK (2017) The dynamics of deforestation in the wet and dry tropics: A comparison with policy implications. *Forests*, 8(4).
- Salgado-Negret BES (2016) La ecología funcional como aproximación al estudio, manejo y conservación de la biodiversidad: protocolos y aplicaciones. Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt.
- Santos Heredia MC (2007) Efectos de la dispersión secundaria por coleópteros coprófagos sobre el destino de la semilla de *Rollinia edulis* (Annonaceae) dispersadas por dos especies de monos en la Serranía las Quinchas, Colombia.
- Santos-Heredia C, Andresen E, Stevenson P (2011) Secondary seed dispersal by dung beetles in an Amazonian forest fragment of Colombia: influence of dung type and edge effect. *Integrative Zoology*, 6(4), 399-408.
- Scott AJ, Morgan JW (2012) Resilience, persistence and relationship to standing vegetation in soil seed banks of semi-arid Australian old fields. *Applied Vegetation Science*, 15(1), pp.48–61.
- Shepherd VE, Chapman C (1998) Dung beetles as secondary seed dispersers: impact on seed predation and germination. *Journal of Tropical Ecology*, 14(September 2000), pp.199–215.
- Thompson K (2000) The functional ecology of soil seed banks. In M. Fenner (Ed.), *Seeds: The ecology of regeneration in plant communities* (pp. 215–235). Wallingford, UK: CABI Publishing. <https://doi.org/10.1079/9780851994321.0000>.
- Urrea-Galeano LA, Andresen E, Coates R, Mora AF, Ibarra-Manríquez G (2019) Dung beetle activity affects rain forest seed bank dynamics and seedling establishment. *Biotropica*, 51(2), 186-195.
- Vargas O (2011) Restauración Ecológica: Biodiversidad y conservación Ecological Restoration: Biodiversity and Conservation. *Acta Biológica Colombiana*, 16, pp.221–246.
- Vaz-de-Mello FZ, Edmonds WD, Ocampo FC, Schoolmeesters P (2011) A multilingual key to the genera and subgenera of the subfamily Scarabaeinae of the New World (Coleoptera: Scarabaeidae). *Zootaxa*, 2854(1), 1-73.
- Vander Wall SB, Longland WS (2004) Diplochory: Are two seed dispersers better than one? *Trends in Ecology and Evolution*, 19(3), pp.155–161.



CAPÍTULO II

ESCARABAJOS COPRÓFAGOS (COLEOPTERA: SCARABAEINAE) DE UN FRAGMENTO DE BOSQUE RIPARIO EN EL PARQUE NACIONAL NATURAL SERRANÍA DE LOS YARIGUÍES, COLOMBIA

RESUMEN

Los escarabajos coprófagos pertenecen a un grupo altamente sensible a procesos de transformación de paisajes, por lo que se han propuesto como indicadores biológicos. Sin embargo, el conocimiento sobre el ensamble y diversidad de este grupo en bosques riparios es escaso. En este sentido, en estudio se evaluó la diversidad taxonómica y funcional del ensamble de escarabajos coprófagos en periodos de lluvia y sequía en un fragmento de bosque ripario del parque Nacional Natural Serranía de Los Yariguíes. Mediante trampas de caída, se determinó la composición, riqueza y abundancia de escarabajos coprófagos. Además, se evaluaron los tipos funcionales y los índices de diversidad funcional como riqueza funcional (FRic), dispersión funcional (FDis), divergencia funcional (FDiv) y equidad funcional (FEve) del ensamble de escarabajos coprófagos. Se recolectaron 2199 individuos representados en 13 especies y nueve géneros. La especie más abundante fue *Canthidium* sp1 (59%), seguida de *Canthon* aff. *politus* (18%). La mayor diversidad se registró en la temporada de sequía con valores de 3.84 (q1) y 2.38 (q2) respecto a 2.19 (q1) y 1.40 (q2) de la temporada de lluvia. Se registraron siete tipos funcionales, donde los escarabajos paracópridos, de tamaño mediano, con patas medianas (PaMeMe) y los escarabajos paracópridos, pequeños, con patas cortas (PaPeCo), fueron los mejores representados con cinco y tres especies respectivamente. Por su parte la riqueza funcional (FRic) fue la misma para ambas temporadas (4.24), mientras que FEve y FDis fueron menores en temporada lluvia (0.29 y 0.59) que en sequía (0.34 y 0.75). Encontramos que los bosques riparios sirven como refugio de los ensambles de escarabajos coprófagos independientemente de la época climática. Además, mantienen altos valores de diversidad funcional, manteniendo constantes los servicios ecosistémicos prestados por estos insectos. Debido a esto, conservar los remanentes de bosques riparios es indispensable porque pueden actuar como reservorios de diversidad a nivel taxonómico y funcional.

Palabras clave: Diversidad funcional, Diversidad taxonómica, Estacionalidad, Región Andina.

INTRODUCCIÓN

La destrucción de la capa vegetal y la pérdida de biodiversidad ha aumentado sustancialmente en las últimas décadas, principalmente por actividades agropecuarias que deterioran la calidad de vida y afectan directamente los procesos ambientales a nivel mundial (Shahabuddin 2011). De acuerdo con Armenteras et al. (2013), en Colombia se



han registrado problemas de deforestación de bosques nativos a raíz de estos mismos factores, y como consecuencia, actualmente se han establecido zonas de conservación locales y globales en áreas protegidas como los Parques Nacionales Naturales, donde se están enfocando los esfuerzos de conservación. Sin embargo, estas zonas protegidas contrastan con las áreas circundantes modificadas por actividades humanas que configuran paisajes altamente transformados (Barragán et al. 2011).

En los paisajes transformados es común encontrar pequeños fragmentos de vegetación nativa que rodea quebradas y ríos, conocidos como bosques riparios o de galería (Barlow 2010). Estos fragmentos de bosque desempeñan un papel importante para la conservación de especies de animales, la regulación de la ronda hídrica y la fructificación de plantas; además de proteger la rivera de los ríos contra procesos erosivos y contra fenómenos de inundación e incorporan nutrientes a las comunidades acuáticas (Keller et al. 1993, Owens et al. 1996; Viegas et al. 2014; Rangel-Acosta et al. 2016).

Varios estudios han resaltado la importancia de los fragmentos de bosque ripario para la diversidad tanto de vertebrados (Marczak et al. 2010; Ribeiro et al. 2012) como de invertebrados (Baiocchi et al. 2012). Sin embargo, para el neotrópico son pocos los estudios de diversidad que usan como grupo focal a los insectos en los bosques riparios (Noriega et al. 2007, 2016; Rangel-Acosta et al. 2016), los cuales pueden aportar información de gran valor sobre la ecología de estos remanentes ribereños (Fajardo et al. 1999; Viegas et al. 2014). En paisajes con alto grado de fragmentación, los insectos podrían usar los remanentes ribereños como refugio y zona de aprovisionamiento, principalmente en periodos de sequía. Por ello es necesario entender cómo los remanentes de vegetación nativa podrían mantener la diversidad no solo taxonómica, sino también funcional en regiones tan perturbadas como la región andina colombiana.

Uno de los grupos más usados como bioindicadores de calidad ambiental son los escarabajos coprófagos (Coleoptera: Scarabaeinae), debido a que son un grupo altamente sensible a la modificación de hábitat, que responden de manera rápida a disturbios naturales y antrópicos (Favila y Halffter 1997; Celi y Dávalos 2001). Además, estos insectos cumplen un importante papel ecológico, al intervenir en procesos como el reciclaje de nutrientes, aireación del suelo, dispersores secundarios de semillas, controladores de parásitos, entre otros (Nichols et al. 2008; Shahabuddin 2011; Cultid et al. 2012; Ibarra-Polesel et al. 2015).

En este estudio se evaluó la diversidad taxonómica y funcional del ensamble de escarabajos coprófagos en los periodos de lluvia y sequía en un fragmento de bosque ripario del Parque Nacional Natural Serranía de Los Yarigués, para determinar si los bosques de galería pueden mantener una diversidad taxonómica y funcional estable durante todo el año. Nuestra hipótesis fue que los atributos taxonómicos y funcionales del ensamble de escarabajos coprófagos se mantienen similares en ambas épocas, sin



embargo, en el periodo de lluvia se pueden presentar mayores valores de riqueza y abundancia.

MATERIALES Y MÉTODOS

Área de estudio

El estudio se llevó a cabo en un fragmento de bosque ripario situado entre los 2000 y los 2200 m del Parque Nacional Natural Serranía de Los Yariguíes (PNNSY) (6°25'37.7484" N y 73°21'18.5472" W). El parque se encuentra en estribaciones occidentales de la cordillera Oriental de Colombia, con una extensión hacia el costado oriental, en el departamento de Santander. Esta región se caracteriza por presentar un sistema de precipitación bimodal, con dos épocas secas y dos de lluvia. La mayor precipitación se da en los meses de marzo, abril y mayo (primera época del año), y septiembre, octubre y noviembre (segunda época del año), mientras que los periodos de sequía los meses de junio, julio y agosto, y diciembre, enero y febrero (Guzmán et al. 2014). La zona presenta una matriz heterogénea, debido al alto grado de intervención antrópica por actividades ganaderas principalmente. El parque presenta una temperatura anual que oscila entre los 12 y 18 °C y se caracteriza por albergar todo tipo de ecosistemas estratégicos como páramos, subpáramos, bosques andinos, subandinos, bosques húmedos tropicales y bosques secos (Cendales 2008).

Muestreo de escarabajos coprófagos

Para conocer el ensamble de escarabajos coprófagos del fragmento del bosque ripario, se realizaron dos muestreos en los meses de marzo y junio 2018, con el fin de abarcar las dos épocas climáticas: sequía (baja precipitación) y lluvias (alta precipitación). Se realizó un transecto lineal y se instalaron 10 trampas pitfall en cada época del año (N = 20), distanciadas entre sí a 50 m para asegurar independencia entre las mismas, de acuerdo con lo propuesto por Larsen y Forsyth (2005). Cada trampa consistió de un vaso de 500 ml enterrado al ras del suelo con alcohol al 70% y techada con una placa plástica para protegerla de la lluvia. Como atrayente se usaron 20 g de estiércol humano colgado en un alambre en forma de U invertida (figura 1). Las trampas se dejaron activas durante 48 horas, posteriormente los escarabajos fueron recolectados y preservados en alcohol al 70% y transportados al laboratorio de entomología de la Universidad Pedagógica y Tecnológica de Colombia (UPTC). Los escarabajos se identificaron mediante las claves taxonómicas de Medina y Lopera-Toro (1998) y Vaz de Mello et al. (2011). Los ejemplares fueron corroborados con la colección de referencia del Instituto de Investigaciones Alexander Von Humboldt (IAvH, Colombia) y la Colección de Insectos del Museo de Historia Natural "Luis Gonzalo Andrade" de la UPTC (Tunja, Colombia) donde serán depositados.

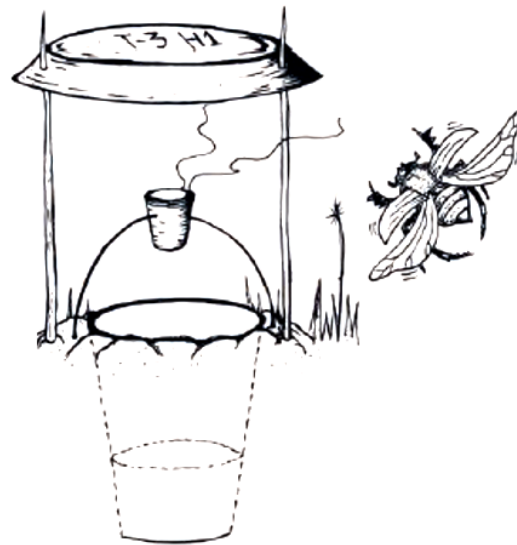


Figura 1. Disposición final de trampas pitfall con atrayente, para la captura de escarabajos coprófagos en un fragmento de bosque ripario del PNNSY (Modificado de: Moreno-Mancilla et al. 2018).

Se utilizaron tres rasgos funcionales: el tamaño corporal, la estrategia de reubicación del estiércol y la longitud de la pata posterior, debido a que son rasgos morfológicos y etológicos que interactúan de manera directa con el proceso de dispersión secundaria de semillas (Halfpeter y Edmonds 1982; Hanski y Cambefort 1991; Andresen 2005; Griffiths 2015 y 2016) (Tabla 1). Se seleccionaron 10 individuos por especie (teniendo en cuenta la poca abundancia de la mayoría de especies) y se tomaron medidas de tamaño corporal (distancia entre el clípeo y pigidio) y longitud de la pata posterior (desde la base de la coxa a la parte apical del tarso) (Anexo 1). Las medidas se tomaron en un estereoscopio Leica S9i y el software de digitalización LAS-EZ-V1-8-0 (Leica Microsystems 2019) y se agruparon los escarabajos por tamaño corporal (grande ≥ 13 mm, mediano entre 6.1 y 12.9 mm, pequeño ≤ 6 mm), longitud de la pata posterior (larga ≥ 10 mm, mediana entre 4.1 y 9.9 mm, corta ≤ 4 mm) y estrategia de reubicación (paracópridos, telecópridos y endocópridos) (Hanski y Cambefort 1991). El tamaño corporal y la longitud de la pata posterior se categorizaron de acuerdo a las características propias del ensamble de escarabajos del bosque ripario, ya que de acuerdo con Pessôa et al. (2017), no existen criterios claros para clasificar los rasgos funcionales, fundamentalmente porque los criterios para la categorización de rasgos propuestos tradicionalmente, están basados en escarabajos africanos (Doubt 1990) y no tienen el apoyo filogenético de especies neotropicales (Vaz-de-Mello, 2007).



Tabla 1. Atributos Funcionales escogidos para evaluar la diversidad funcional en función de la DSS.

Rasgo	Atributo	Tipo	Proceso ecológico
Tamaño corporal	Grande (≥ 13 mm), mediano (entre 6.1 y 12.9 mm), pequeño (≤ 6 mm)	Categórica	El tamaño corporal de los escarabajos coprófagos determina la cantidad de semillas relocalizadas y su profundidad de entierro (Andresen 2005).
Estrategia de reubicación	Paracóprido, telecóprido, endocóprido.	Categórica	La estrategia de reubicación define si los escarabajos mueven las semillas de manera vertical, horizontal o si no las relocalizan (Halffter y Edmonds 1982).
Longitud de pata posterior	Larga (≥ 10 mm), mediana (entre 4.1 y 9.9 mm), corta (≤ 4 mm)	Categórica	La longitud de la pata posterior determina la distancia que los escarabajos coprófagos ruedan sus bolas de estiércol (Hanski y Cambefort 1991).

Análisis de datos

Para determinar la diversidad de escarabajos coprófagos se obtuvieron los índices de diversidad alfa en términos de números equivalentes o números de Hill (Moreno et al. 2011), en tres órdenes de diversidad: la diversidad **q0** o riqueza de especies; la diversidad **q1**, que es el exponencial de la entropía del índice de Shannon (Equitatividad); y la diversidad **q2**, que es el inverso del índice de Simpson (Dominancia) (Chao y Jost 2012; Hsieh et al. 2016). Los órdenes de estas medidas de diversidad tienen diferentes niveles de sensibilidad a la abundancia relativa de cada especie. De esta manera, **q0** considera a todas las especies con igual frecuencia, es decir, su cálculo favorece a las especies raras, **q1** pesa moderadamente la abundancia de las especies y puede ser interpretado como un índice que tiene en cuenta las especies comunes, no favorece ni a las especies raras ni abundantes y la diversidad de orden **q2** incluye sólo aquellas especies dominantes (más abundantes) (Chao et al. 2014).

Para determinar la representatividad del muestreo, se realizó la curva de acumulación de especies a partir de una matriz de abundancia de las especies recolectadas siguiendo a Murillo-Ramos et al. (2016). Para comparar la diversidad entre los periodos de lluvia y sequía, se construyeron perfiles de diversidad mediante el trazado de los diferentes órdenes de diversidad verdadera. Todos los análisis se realizaron usando la librería iNEXT del mismo paquete, del programa Rstudio Versión 1.0.153 – © 2009-2017.

Finalmente, para evaluar la diversidad funcional se realizó un análisis de conglomerados en el que se agruparon las especies en tipos funcionales jerarquizados con el método de Ward y distancias euclidianas, mediante el programa INFOSAT (Di Rienzo et al. 2008). Se estimaron los índices de riqueza funcional (FRic) (Villéger et al. 2008), equidad funcional (FEve) (Mouillot et al. 2005), dispersión funcional (FDis) (Laliberté y Legendre 2010) y Divergencia funcional (FDiv) (Mason et al. 2005) de ambos periodos,



mediante el programa FDiversity que se conecta al programa estadístico R con una interfaz escrita en Delphi® con DCOM-R.

RESULTADOS

Estructura del ensamble de escarabajos coprófagos

Se recolectaron 2199 individuos, 13 especies, nueve géneros y cuatro tribus. La especie más abundante fue *Canthidium* sp1 (59%), seguida de *Canthon* aff. *politus* (Harold, 1868) (18%) y *Dichotomius* aff. *satanas* (Harold, 1867) (6%). Los escarabajos paracópridos fueron el grupo dominante con nueve especies, mientras que los telecópridos y endocópridos presentaron dos especies cada uno. Los escarabajos coprófagos de tamaño mediano fueron los más frecuentes en el bosque ripario con siete especies, mientras que los escarabajos grandes y pequeños, registraron tres especies cada uno (Tabla 2; Figura 2).

Tabla 2. Especies de escarabajos recolectados durante la temporada de lluvia y sequía en el bosque ripario del PNN Serranía de Los Yariguíes, Santander – Colombia. ER: Estrategia de reubicación T: Telecóprido, P: Paracóprido, E: Endocóprido. Tipos funcionales de los escarabajos de acuerdo a los rasgos funcionales escogidos. Tamaño corporal (**grande** >13 mm, **mediano** entre 6.1 y 12.9 mm, **pequeño** < 6 mm). Longitud de la pata posterior (**larga** > 10 mm, **mediana** entre 4.1 y 9.9 mm, **corta** < 4 mm)

Especie	Tamaño corporal (cm) media ± DS (n=10)	Long. Pata posterior (cm) media ± DS (n=10)	ER	Tipo Funcional	Abundancia	
					Lluvia	Sequía
<i>Canthidium</i> sp. 1	4.96 ± 0.36	4.04 ± 0.23	P	PaPeCo	1280	27
<i>Canthidium</i> sp. 2	8.57 ± 0.61	7.30 ± 0.61	P	PaMeMe	81	7
<i>Dichotomius</i> aff. <i>satanas</i> (Harold, 1867)	20.25 ± 1.25	14.99 ± 0.89	P	PaGrLa	90	41
<i>Ateuchus</i> sp.	7.89 ± 0.22	5.98 ± 0.24	P	PaMeMe	3	-
<i>Ontherus</i> sp.	11.65 ± 0.12	9.44 ± 0.16	P	PaMeMe	3	2
<i>Uroxys</i> sp. 1	3.92 ± 0.31	2.44 ± 0.12	P	PaPeCo	-	68
<i>Uroxys</i> sp. 2	4.01 ± 0.19	2.41 ± 0.14	P	PaPeCo	2	37
<i>Uroxys</i> aff. <i>cuprescens</i>	8.16 ± 0.58	5.49 ± 0.35	P	PaMeMe	78	-
<i>Canthon</i> aff. <i>politus</i> (Harold, 1868)	9.27 ± 0.52	9.11 ± 0.44	T	TeMeMe	2	393
<i>Deltochilum</i> sp.	14.15 ± 0.77	12.76 ± 0.76	T	TeGrLa	-	37
<i>Eurysternus contractus</i> (Génier, 2009)	16.13 ± 0.35	10.90 ± 0.37	E	EnGrLa	9	8
<i>Eurysternus marmoreus</i> (Castelnau, 1840)	8.31 ± 0.09	5.19 ± 0.37	E	EnMeMe	16	5
<i>Onthophagus curvicornis</i> (Latreille, 1811)	9.24 ± 0.63	6.60 ± 0.45	P	PaMeMe	10	-
TOTAL					1574	625



La época de lluvia presentó la mayor abundancia de escarabajos coprófagos (Figura 33) donde se registró el 72 % de la abundancia total del ensamble, donde las especies como *Canthidium* sp. 1, *Canthidium* sp. 2, *D. satanas* y *Uroxys* aff *cupresens* fueron mejor representadas, mientras que *Canthon* aff *politus*, y *Uroxys* sp. 1 presentaron mayor abundancia durante la época seca (Tabla 2).

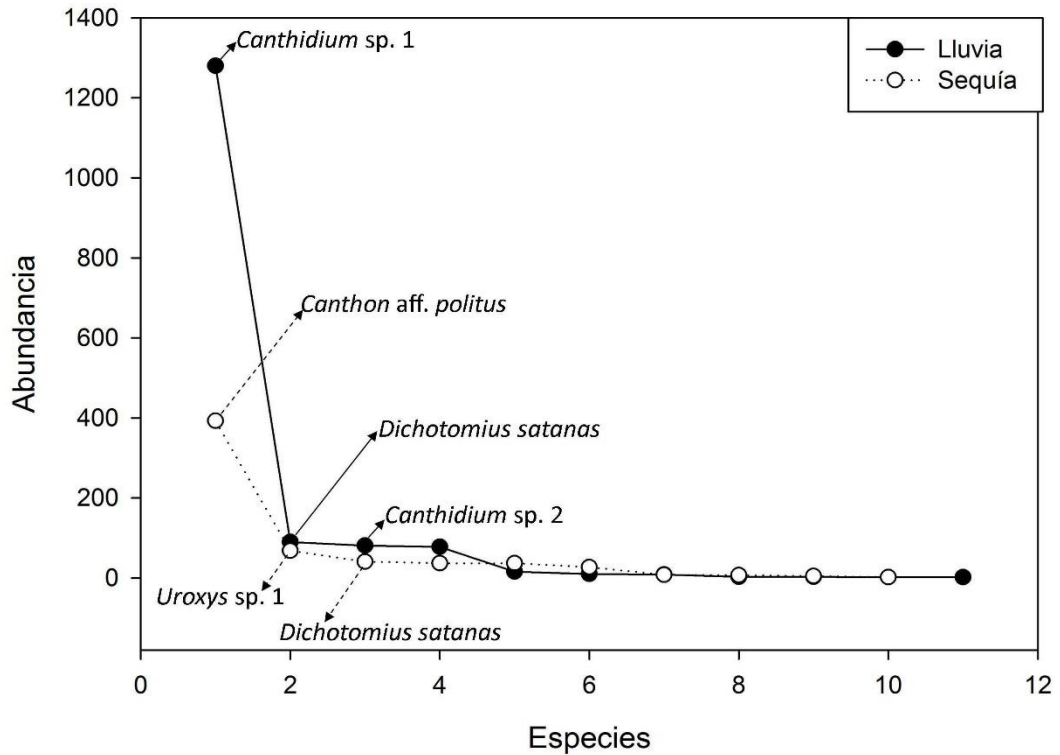


Figura 2. Curva de Rango-Abundancia de escarabajos coprófagos en el bosque ripario del PNNSY.

Se encontró una baja abundancia de especies como *Ateuchus* sp. y *Ontherus* sp. que registraron apenas tres y cinco individuos respectivamente, aportando entre ambos el 0.36% de la abundancia total (Tabla 2). Así mismo, se registraron algunas especies exclusivas para una cada temporada como *Ateuchus* sp., *U. cuprescens* y *O. curvicornis* para el periodo de lluvia, y *Uroxys* sp. 1 y *Deltochilum* sp. para la época seca.

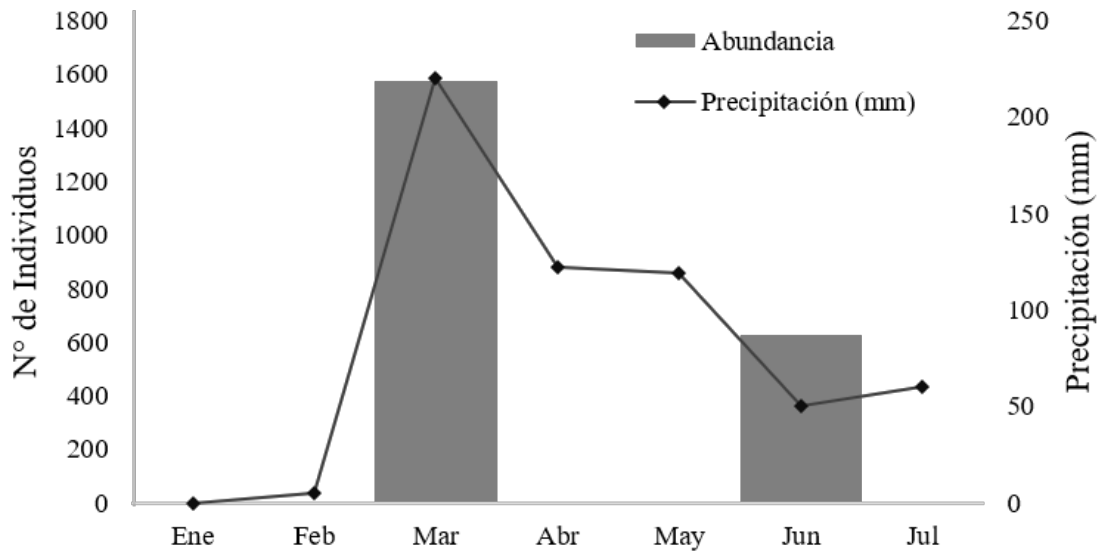


Figura 3. Variación de la abundancia de escarabajos coprófagos y de la precipitación en el PNNSY.

Diversidad taxonómica y funcional

De acuerdo con el análisis de la cobertura de muestreo para el bosque ripario del PNNSY, se capturó cerca del 100 % de las especies esperadas para la época de sequía, mientras que para la época de lluvia se recolectó el 85 % (Figura 4A). La riqueza efectiva de especies (q_0) para el bosque ripario, fue mayor en época de lluvia (11 especies) frente a la época de sequía (10 especies). La diversidad evaluada en términos de equitatividad (q_1) y dominancia (q_2), fue mayor durante la época seca con 3.48 y 2.38 especies efectivas respectivamente, mientras que durante la época de lluvia se registró $q_1 = 2.19$ y $q_2 = 1.49$ (Figura 4B).

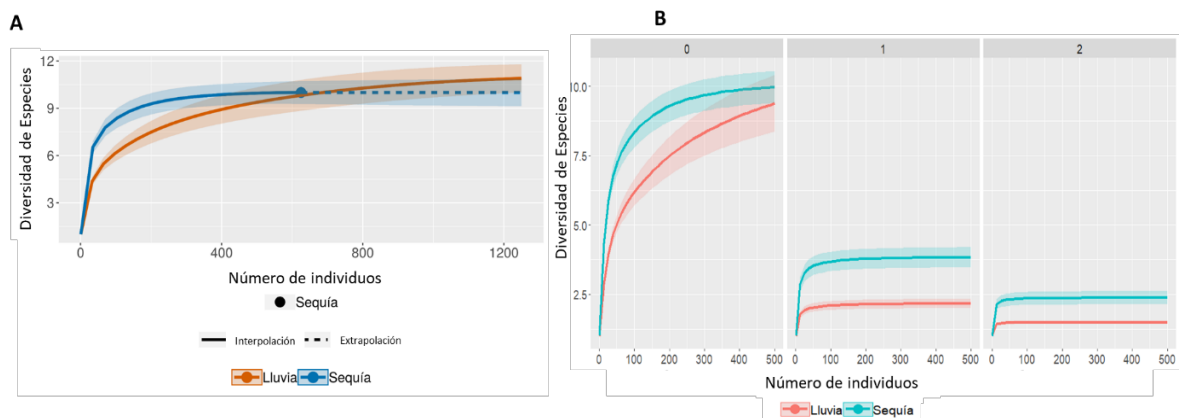


Figura 4. A) Curvas de muestreo de rarefacción y extrapolación basadas en el tamaño de la muestra para el ensamble de escarabajos coprófagos del bosque ripario. B) Diversidad de orden q de escarabajos coprófagos del bosque ripario de PNNSY, en diferentes épocas climáticas



La organización funcional de los rasgos evaluados, mostró que los escarabajos coprófagos se clasificaron en siete tipos funcionales (Figura 5). El grupo de escarabajos paracópridos, de tamaño mediano, con patas medianas (PaMeMe), agrupó al 38.5 % de especies por lo que fue el más representativo, seguido del grupo de escarabajos paracópridos, de tamaño pequeños, con patas cortas (PaPeCo), que agrupó al 23.1 % de especies. Los cinco tipos funcionales restantes fueron representados por una sola especie cada uno (Figura 5). Todos los tipos funcionales se registraron tanto en lluvia como en sequía, a excepción del tipo funcional TeGrLa, que solo se registró en época de sequía. A nivel de riqueza funcional (FRic), la temporada de lluvia y sequía presentaron valores iguales (4.24), mientras que la equidad funcional y la dispersión funcional fueron mayores en temporada de sequía ($FEve = 0.34$; $FDis = 0.75$) que en lluvia ($FEve = 0.29$; $FDis = 0.59$); por su parte la $FDiv$ fue mayor en lluvia (0.98) que en sequía (0.39).

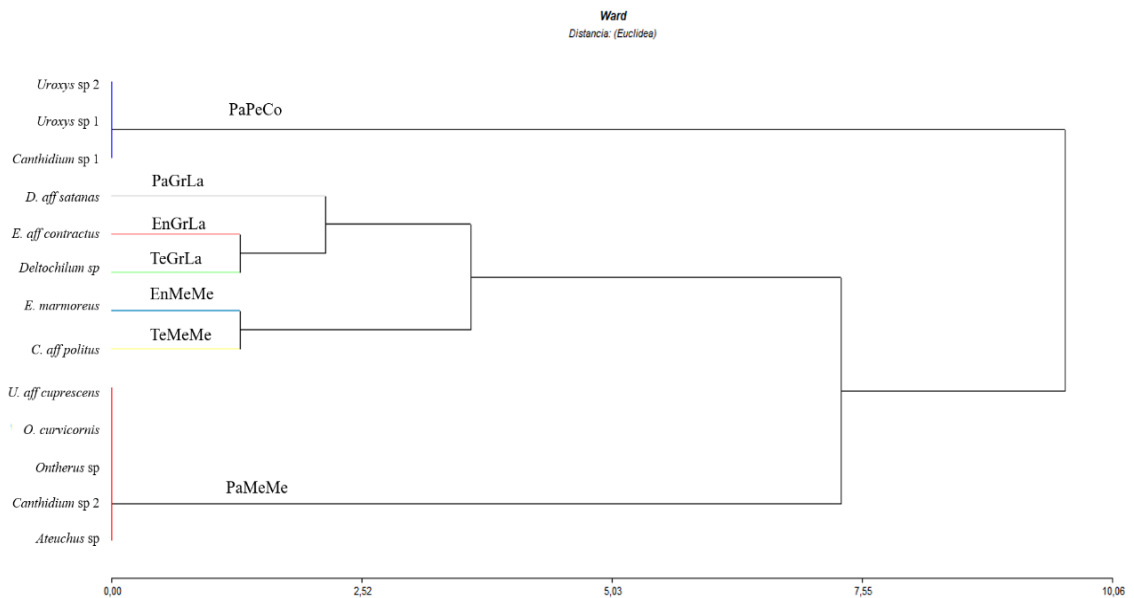


Figura 5. Dendrograma del análisis de conglomerados generado con el método de Ward y distancias euclidianas para tres rasgos funcionales de escarabajos coprófagos en un fragmento de bosque ripario de los Andes colombianos. Se forman siete tipos funcionales Paracópridos-Pequeños-PataCorta (PaPeCo), Paracópridos-Grandes-PataLarga (PaGrLa), Endocóprido-Grandes-PataLarga (EnGrLa), Telecópridos-Grandes-PataLarga (TeGrLa), Endocóprido-Mediano-PataMediana (EnMeMe), Telecópridos- Mediano-PataMediana (TeMeMe), Paracópridos- Mediano-PataMediana (PaMeMe).

DISCUSIÓN

Estructura del ensamble de escarabajos

La riqueza de especies del bosque ripario encontrada en este trabajo representa el 34 % de las especies de Scarabaeinae registradas por Rosado (2007) para la Serranía de Los Yariquíes. Nuestros resultados muestran que el fragmento de bosque ripario mantiene valores altos de diversidad de escarabajos coprófagos y así como lo registran para otros ecosistemas por Cárdenas et al. (2020) quienes registraron más de 30 especies en relictos



de bosques riparios de los Andes Colombianos y Gray et al. (2014), quienes encontraron resultados similares en bosques riparios de los trópicos de Borneo. Este sugiere que los fragmentos de bosque ripario son importantes para mantener la diversidad de escarabajos coprófagos en el paisaje, ya que algunas especies halladas aquí como *O. curvicornis*, podría ser producto de la entrada de individuos de zonas aledañas como pastizales, que aprovechan los remanentes ribereños como un hábitat de refugio. Pese a la presión por procesos de fragmentación y la disminución de áreas boscosas en la región Andina colombiana, estos resultados sugieren que las franjas relictuales de bosque ripario podrían preservar y proteger la diversidad de escarabajos coprófagos.

Diversidad Taxonómica y Funcional en periodos de lluvia y sequía

La mayor abundancia se registró durante la época de lluvia, posiblemente se debe a que según Blanco y Rangel (2010), algunas especies de escarabajos tienen la capacidad de sincronizar su ciclo reproductivo con la precipitación y otros parámetros ambientales estrechamente relacionados con las lluvias como el grado de compactación del suelo. Resultados similares reportan Barraza et al. (2010) en un bosque seco tropical del Magdalena en Colombia; Uribe y Vallejo (2013) en un bosque semi-húmedo de los Andes Colombianos y Rangel-Acosta et al. (2016) en bosques ribereños de la cuenca del río Cesar en Colombia, donde los picos de abundancia se registraron durante las lluvias. Sin embargo, pese a la alta abundancia de escarabajos coprófagos durante este periodo, los valores de diversidad en términos de uniformidad (q_1) y dominancia (q_2), fueron más altos en época seca debido a que la abundancia no se distribuyó de manera similar en el total de especies registradas (baja equitatividad), sino que hay una especie que aporta un alto número de individuos (alta dominancia) (Tabla 2).

Nuestros resultados, en términos q_1 y q_2 corroboran lo registrado por Rangel-Acosta et al. (2016) y Viegas et al. (2014), quienes obtuvieron valores de diversidad más altos durante la sequía en bosques riparios de la cuenca del río Cesar de Colombia, y en bosques riparios con características similares de la cuenca del río Sinos de Brasil, respectivamente. Es posible que durante los periodos de sequía, los bosques riparios o de galería actúan como refugio de muchas especies debido a la disponibilidad hídrica y fructificación de las plantas, aumentando la disponibilidad de recursos para mamíferos y mayor cantidad de estiércol para los escarabajos durante este periodo.

El género *Canthidium* fue el más abundante del bosque ripario, encontrándose en las dos épocas del año. Resultados similares registraron Noriega y González (2007) y Cárdenas et al. (2020), en bosques riparios del Meta. Los escarabajos de este género cuentan con una dieta amplia, no solo de estiércol, sino también frutos y hojas en descomposición, comportándose como especies euritópicas (Halffter y Matthews 1966); sin embargo, para ensambles de escarabajos de la zona Subandina colombiana, es poco lo que se conoce, siendo este uno de los pocos aportes a la diversidad en este gradiente altitudinal. Además,



al ser un género con especies de talla pequeña, compensa su valor ecológico aumentando su densidad por lo que es común encontrarlo con valores muy altos de abundancia (Slade et al. 2007). Aunque registramos al género *Canthidium* durante ambas épocas del año, la mayor abundancia se registró durante el periodo de lluvia (figura 3), época en la que además, aumenta la disponibilidad de recursos para toda la fauna, generando un efecto cascada en el que las plantas producen mayor cantidad de frutos, que posiblemente son aprovechados por mamíferos y que podría determinar una mayor fuente de recursos para los escarabajos coprófagos (Barraza et al. 2010; Rangel-Acosta et al. 2016).

Aunque no se registró una alta abundancia de *D. satanas*, esta especie tiene un alto valor de importancia en el bosque ripario, ya que es la especie de mayor tamaño corporal. De acuerdo con Hanski y Cambefort (1981) las especies grandes son más eficientes al momento de realizar funciones ecológicas como eliminar estiércol o dispersar semillas. Al ser una especie generalista, ocupa el borde de bosque y tiene una alta capacidad de dispersión (Silva et al. 2016). Esto les permite movilizarse por la matriz y aprovechar no solo los recursos de animales silvestres, sino que también puede explotar recursos como excremento bovino o equino (Amat-García et al. 1998; Cultid et al. 2012). La baja abundancia de especies como *O. curvicornis*, se debe a que esta especie ha sido registrada principalmente en zonas abiertas como pastizales, potreros, o zonas con algún grado de intervención antrópica, por lo que no es común encontrarla en coberturas vegetales boscosas (Cultid et al. 2012; Aguilar-Garavito y Ramirez 2015). Dado que el fragmento de bosque ripario estudiado se encuentra en una matriz de potreros con uso ganadero, es posible que la especie *O. curvicornis* haya sido atraída por el cebo, comportándose como “especie turista” según lo mencionan Ulrich y Zallewski (2006), lo cual no significa que ocurra en estas coberturas de manera permanente.

El fragmento de bosque ripario estuvo dominado por escarabajos paracópridos, de tamaño mediano, con patas medianas (PaMeMe) y escarabajos paracópridos, de tamaño pequeños, con patas cortas (PaPeCo). Estos resultados son una clara evidencia de que la transformación de paisajes conlleva una reducción de especies de escarabajos grandes, que resulta en la disminución de funciones ecológicas como se ha reportado anteriormente por Kunz y Krell (2011) y Culot et al. (2013). Esperábamos encontrar una mayor diversidad de escarabajos paracópridos pequeños ya que según Culot et al. (2013), este grupo parece prosperar mejor en áreas perturbadas y defaunadas. Sin embargo, este grupo de especies podría no ser tan eficiente al momento de cumplir funciones ecológicas como dispersar semillas, eliminar estiércol o remover tierra, como los escarabajos paracópridos grandes (Braga et al. 2013). Por lo tanto, es indispensable prestar atención en grupos ecológicos como PaGrLa y TeGrLa, que no solo se están viendo disminuidos, sino que, además, llevan a cabo algunas funciones ecológicas de manera más eficiente (Santos-Heredia 2011).



Los valores similares de FRic en ambas épocas climáticas puede ser el resultado de la redundancia funcional entre especies que conforman los ensambles de lluvia y sequía (Magnago et al. 2014), y no por el reemplazo por especies funcionalmente distintas como se observa en la tabla 2. Esto significa que, aunque encontramos algunas especies taxonómicamente diferentes entre temporadas, funcionalmente mantuvieron sus papeles ecológicos en el bosque ripario, provocando una posible redundancia funcional (Correa et al. 2019). Tanto FEve como FDis fueron mayores en el periodo de sequía debido a que en esta temporada las abundancias de los escarabajos se distribuyen más uniformemente. Esto nos indica que, incluso con la disminución leve de especies durante la sequía (una especie menos que en lluvia), posiblemente no ocurrió pérdida de especies funcionalmente especializadas. Además, aunque los valores de FEve y FDis fueron similares en ambos periodos, durante la sequía los escarabajos pueden presentar características que les permitan tolerar mejor las condiciones ambientes adversas (Correa et al. 2019). Asimismo, los valores similares de FEve y FDis en ambas épocas, podría sugerir que el nicho ecológico está siendo ocupado durante todo el año según lo argumentan Audino et al. (2014). Sin embargo, la interpretación de estos índices va a depender principalmente de los rasgos funcionales escogidos según lo argumentan Beiroz et al. (2018).

CONCLUSIÓN

Este trabajo muestra que los fragmentos de bosques riparios inmersos en paisajes fragmentados, actúan como áreas de importancia para el mantenimiento no solo de la biodiversidad de insectos como los escarabajos coprófagos, sino también para el sustento de funciones ecológicas y servicios ecosistémicos. Cabe resaltar que, durante la época seca los bosques riparios podrían otorgar un refugio importante para los escarabajos, que encuentran recursos gracias a la fructificación constante de la vegetación, aumentando la presencia de mamíferos y, en consecuencia, de estiércol para estos insectos, sin embargo, es indispensable realizar más estudios que soporten esto. Durante esta época las inundaciones son menores, lo que favorece el establecimiento de escarabajos coprófagos en los relictos de bosque ripario. Finalmente, se recomienda incorporar los fragmentos de bosque ripario en estrategias y mecanismos de conservación, debido a que presentan características prometedoras en la conservación de diversidad en paisajes dominados por humanos.

BIBLIOGRAFÍA

Aguilar-Garavito M, Ramírez W (eds.) (2015) Monitoreo a procesos de restauración ecológica, aplicado a ecosistemas terrestres. Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt (IAvH). Bogotá D.C., Colombia. 250 pp.



- Alvarado F, Dáttilo W, Escobar F (2019) Linking dung beetle diversity and its ecological function in a gradient of livestock intensification management in the Neotropical region. *Applied Soil Ecology*, 143, 173-180.
- Amat-García G, Lopera-Toro A, Amézquita-Melo SJ (1997) Patrones de distribución de escarabajos coprófagos (Coleoptera: Scarabaeidae) en relicto del bosque altoandino, cordillera oriental de Colombia. *Caldasia*, 191-204.
- Armenteras D, Cabrera E, Rodríguez N, Retana J (2013) National and regional determinants of tropical deforestation in Colombia. *Regional Environmental Change*, 13(6), 1181-1193.
- Audino LD, Louzada J, Comita L (2014) Dung beetles as indicators of tropical forest restoration success: is it possible to recover species and functional diversity? *Biological Conservation*, 169, 248–257
- Baiocchi S, Fattorini S, Bonavita P, Taglianti AV (2012) Patterns of beta diversity in riparian ground beetle assemblages (Coleoptera Carabidae): A case study in the River Aniene (Central Italy). *Italian Journal of Zoology*, 79(1), 136-150.
- Barlow J, Louzada J, Parry L, Hernandez MI, Hawes J, Peres CA, Gardner TA et al (2010) Improving the design and management of forest strips in human-dominated tropical landscapes: a field test on Amazonian dung beetles. *Journal of Applied Ecology*, 47(4), 779-788.
- Barragán F, Moreno CE, Escobar F, Halffter G, Navarrete D (2011) Negative impacts of human land use on dung beetle functional diversity. *PloS one*, 6(3), e17976.
- Barraza JM, Montes JF, Martínez NH, Deloy AC (2010) Ensamblaje de escarabajos coprófagos (Scarabaeidae: Scarabaeinae) del Bosque Tropical Seco, Bahía Concha, Santa Marta (Colombia). *Revista Colombiana de Entomología*, 36(2), 285.
- Beiroz W, Sayer E, Slade SM, Audino L, Braga RF, Louzada J, Barlow J (2018) Spatial and temporal shifts in functional and taxonomic diversity of dung beetle in a human-modified tropical forest landscape. *Ecological Indicators* 95:418–526.
- Blanco O, Rangel J (2010) Ensamblaje de coleópteros copro-necrófagos (Scarabaeidae: Scarabaeinae) en el agropaisaje de tierra arena, departamento del Atlántico, Colombia. Trabajo de grado. Barranquilla-Colombia. Universidad del Atlántico, Facultad de Ciencias Básicas. 72 p.
- Cárdenas-Bautista JS, Parada-Alfonso JA, Carvajal-Cogollo JE (2020) Dung beetles (Scarabaeidae, Scarabaeinae) of the Foothills–Andean Forest strip of Villavicencio, Colombia. *Check List*, 16, 821.
- Celi J, Dávalos A (2001) Manual de Monitoreo. Los Escarabajos peloteros como indicadores de la calidad ambiental. *EcoCiencia*. Quito 71p.
- Cendales LD (2008) Parques nacionales naturales de Colombia. *Parques Nacionales naturales*, (20), p.1.
- Chao A, Gotelli NJ, Hsieh TC, Sander EL, Ma KH, Colwell RK, Ellison AM (2014) Rarefaction and extrapolation with Hill numbers: a framework for sampling and estimation in species diversity studies. *Ecological Monographs*, 84, 45–67.



- Chao A, Jost L (2012) Coverage-based rarefaction and extrapolation: Standardizing samples by completeness rather than size. *Ecology*, 93(12), pp.2533–2547.
- Correa CM, Braga RF, Puker A, Korasaki V (2019) Patterns of taxonomic and functional diversity of dung beetles in a human-modified variegated landscape in Brazilian Cerrado. *Journal of Insect Conservation*, 23(1), 89-99.
- Culot L, Bovy E, Vaz-de-Mello FZ, Guevara R, Galetti M (2013) Selective defaunation affects dung beetle communities in continuous Atlantic rainforest. *Biological Conservation* 163:79-89.
- Cultid C, Medina C, Martínez B, Escobar A, Constantino L, Betancur N (2012) Escarabajos coprófagos (Scarabaeinae) del eje cafetero. Guía para el estudio ecológico. 196 pp.
- Doubt BM. 1990. A functional classification for analysis of the structure of dung beetle assemblages. *Ecological Entomology* 15(4):371-383
- Fajardo A, Veneklaas E, Obregón S, Beaulieu N (1999) Los bosques de galería: Guía para su apreciación y su conservación. Centro internacional de agricultura tropical. pág. 32
- Favila ME, Halffter G (1997) The use of indicator groups for measuring biodiversity as related to community structural and function. *Acta Zoológica Mexicana* (n.s.) 72: 1-15.
- Gray CL, Slade EM, Mann DJ, Lewis OT (2014) Do riparian reserves support dung beetle biodiversity and ecosystem services in oil palm-dominated tropical landscapes? *Ecology and evolution*, 4(7), 1049-1060.
- Guzmán D, Ruiz JF, Cadena M (2014) Regionalización de Colombia según la estacionalidad de la precipitación media mensual, a través análisis de componentes principales (ACP). Informe Técnico. IDEAM, Bogotá DC, COL.
- Halffter G, Edmonds WD (1982) The nesting behaviour of dung beetles. An ecological and evolutive approach. *Publicaciones del Instituto de Ecología de México* 10:1-176.
- Halffter G, Matthews EG (1966) Natural history of dung beetles of the subfamily Scarabaeinae (Coleoptera: Scarabaeidae). *Folia Entomológica Mexicana* 12-14: 1-312.
- Hsieh TC, Ma KH, Chao A (2016) iNEXT: An R package for interpolation and extrapolation of species diversity (Hill numbers). To appear in *Methods in Ecology and Evolution*.
- Ibarra-Polesel MG, Damborsky MP, Porcel E (2015) Escarabajos copronecrófagos (Scarabaeidae: Scarabaeinae) de la Reserva Natural Educativa Colonia Benítez, Chaco, Argentina. *Revista Mexicana de Biodiversidad*, 86(3), 744-753.
- Keller CME, Robbins CS, Hatfield JS (1993) Avian communities in riparian forests of different widths in Maryland and Delaware. *Wetlands* 13: 137-144.
- Kunz BK, Krell FT (2011) Habitat differences in dung beetle assemblages in an African savanna–forest ecotone: implications for secondary seed dispersal. *Integrative zoology* 6:81-96.



- Laliberté, E; Legendre, P. 2010. A distance-based framework for measuring functional diversity from multiple traits. *Ecology* 91(1): 299-305.
- Lambeets, K., Hendrickx, F., Vanacker, S., Van Looy, K., Maelfait, J. P., & Bonte, D. (2008). Assemblage structure and conservation value of spiders and carabid beetles from restored lowland river banks. *Biodiversity and Conservation*, 17(13), 3133.
- Larsen TH, Forsyth A (2005) Trap spacing and transect design for dung beetle biodiversity studies. *Biotropica*, 37(2), pp.322–325.
- Magnago LFS, Edwards DP, Edwards FA, Magrach A, Martins SV, Laurence WF (2014) Functional attributes change but functional richness is unchanged after fragmentation of Brazilian Atlantic forests. *J Ecol* 102:465–485.
- Mason NWH, Mouillot D, Lee WG, Bastow W, (2005) Functional richness, functional evenness and functional divergence: the primary components of functional diversity. *Oikos* 111: 112-118.
- Marczak LB, Sakamaki T, Turvey SL, Deguise I, Wood SL, Richardson JS (2010) Are forested buffers an effective conservation strategy for riparian fauna? An assessment using meta-analysis. *Ecological Applications*, 20(1), 126-134.
- Medina CA, Lopera-Toro A, (1998) Clave ilustrada para la identificación de géneros de escarabajos coprófagos (Coleoptera: Scarabaeinae) de Colombia. *Caldasia*, 22(2), pp.299–315.
- Moreno, Claudia E, Barragán F, Pineda E, Pavón NP (2011) Reanálisis de la diversidad alfa: alternativas para interpretar y comparar información sobre comunidades ecológicas. *Revista mexicana de biodiversidad*, 82(4), 1249-1261.
- Moreno-Mancilla OF, Morales-Alba AF, Reyes, JE, Villalba X, Cómbita JL (2018) Insectos. Área temática 2: fauna. Capítulo VI. Pp. 277-230. En: Gil-Novoa JE, Gil-Leguizamón PA, Morales-Puentes ME (Coord.). *La vida en un fragmento de bosque en las rocas: una muestra de la diversidad andina en Bolívar, Santander*. Colección de Investigación UPTC No. 129. Editorial UPTC. Tunja. ISBN 978-958-660-331-7.
- Mouillot, D; Mason, WH; Dumay, O; Wilson, JB. 2005. Functional regularity: a neglected aspect of functional diversity. *Oecologia* 142: 353-359.
- Nichols E, Spector S, Louzada J, Larsen T, Amezcua S, Favila ME, Network TSR (2008) Ecological functions and ecosystem services provided by Scarabaeinae dung beetles. *Biological conservation*, 141(6), 1461-1474.
- Noriega JA, Realpe E, González GF (2007) Diversidad de escarabajos coprófagos (Coleoptera: Scarabaeidae) en un bosque de galería con tres estadios de alteración. *Universitas Scientiarum*, 12, 51-63.
- Noriega JA, Barranco W, Hernández J, Hernández E, Castillo S, Monroy D, García H (2016) Estructura estacional del ensamblaje de escarabajos coprófagos (Coleoptera: Scarabaeinae) en una parcela permanente de bosque seco tropical. *Revista de la Academia Colombiana de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales*, 40(154), 75-83.



- Owens LB, Edwards WM, Van Keuren RW (1996) Sediment losses from a pastured watershed before and after stream fencing. *Journal of Soil and Water Conservation* 51:90-94.
- Pessôa MB, Izzo TJ, Vaz-de-Mello FZ (2017) Assemblage and functional categorization of dung beetles (Coleoptera: Scarabaeinae) from the Pantanal. *PeerJ*, 5, e3978
- Rangel-Acosta JL, Hernández NJM, Gutierrez-Rapalino BP, Gutierrez-Moreno LC, Borja-Acuña RA (2016) Efecto del tamaño de la ronda hidráulica sobre las comunidades de escarabajos coprófagos (Scarabaeidae: Scarabaeinae) en la cuenca media y baja del río Cesar, Colombia. *Entomotropica*, 31, 109-130
- Ribeiro JW, Lima AP, Magnusson WE (2012) The effect of riparian zones on species diversity of frogs in Amazonian forests. *Copeia*, 2012(3), 375-381.
- Rosado-Douglas L (2007) Estudio de la comunidad de coleópteros coprófagos (Coleoptera, Scarabaeidae) en la Serranía de Los Yariguíes (Santander-Colombia) (Doctoral dissertation, Universidad Industrial de Santander, Escuela De Biología).
- Shahabuddin (2011) Effect of Land Use Change on Ecosystem Function of Dung Beetles: Experimental Evidence from Wallacea Region in Sulawesi, Indonesia *Biodiversitas* 12(3): 177–81.
- Silva RJ, Storck-Tonon D, Vaz-de-Mello FZ (2016) Dung beetle (Coleoptera: Scarabaeinae) persistence in Amazonian forest fragments and adjacent pastures: biogeographic implications for alpha and beta diversity. *Journal of insect conservation* 20:549-564.
- Slade EM, Mann DJ, Villanueva JF, Lewis OT (2007) Experimental evidence for the effects of dung beetle functional group richness and composition on ecosystem function in a tropical forest. *Journal of Animal Ecology* 76:1094-1104.
- Ulrich W, Zallewski M (2006) Abundance and co-occurrence patterns of core and satellite species of ground beetles on small lake island. *Oikos*, 114:338-348.
- Uribe M, Vallejo LF (2013) Diversidad de escarabajos Carabidae y Scarabaeidae de un bosque tropical en el Magdalena medio Colombiano. *Boletín Científico Centro de Museos Museo de Historia Natural*, 17(2), 174-196.
- Vaz-de-Mello FZ, Edmonds WD, Ocampo FC, Schoolmeesters P (2011) A multilingual key to the genera and subgenera of the subfamily Scarabaeinae of the New World (Coleoptera: Scarabaeidae). *Zootaxa*, 2854(1), 1-73.
- Vaz-de-Mello FZ. (2007) Taxonomic Review and Phylogenetic Analysis of the Tribe Ateuchini (Coleoptera: Scarabaeidae: Scarabaeinae). Doctoral thesis, Instituto de Ecología, México. 238 p
- Viegas G, Stenert C, Schulz UH, Maltchik L (2014) Dung beetle communities as biological indicators of riparian forest widths in southern Brazil. *Ecological Indicators* 36: 703-710.
- Villéger, S; Mason, NWH; Mouillot, D. 2008. New multidimensional functional diversity indices for a multifaceted framework in functional ecology. *Ecology* 89(8): 2290-2301.



CAPÍTULO III

MÁS GRANDES Y MÁS FUERTES ENTIERRAN MÁS PROFUNDAMENTE: EL PAPEL DE LOS ESCARABAJOS COPRÓFAGOS COMO DISPERSORES SECUNDARIOS DE SEMILLAS EN LOS BOSQUES RIBEREÑOS DEL NORTE DE LOS ANDES.

Manuscrito original, presentado en el formato para publicación en la revista *Neotropical Entomology*

Andrés Morales, Irina Morales, Fredy Alvarado

RESUMEN

Los servicios ecosistémicos proporcionados por insectos, como la dispersión de semillas, actualmente se encuentran amenazados por el aumento de la expansión agrícola. En este estudio analizamos como el tamaño de las semillas, la diversidad de los escarabajos y algunos rasgos funcionales (tamaño del cuerpo, longitud de la pata trasera y estrategia de reubicación) afectan la profundidad y cantidad de semillas enterradas en un bosque ripario de los Andes colombianos. Evaluamos la dispersión de semillas utilizando experimentos de mesocosmos de campo. Estos consistían en un balde con tierra y una mezcla de 100 g de excremento humano y 30 semillas (grandes o pequeñas) en la superficie. Después de 48 h, recogimos el suelo y registramos el número de semillas, la abundancia y riqueza de los escarabajos, y la profundidad a la que fueron encontradas. El tamaño de las semillas no influyó en la profundidad del entierro, mientras que la abundancia y riqueza de los escarabajos sí lo hicieron, pero sólo en las semillas grandes. Una mayor riqueza y abundancia de escarabajos representaban semillas enterradas más profundamente, principalmente por la especie *Dichotomius* aff. *satanas*. El tamaño del cuerpo de los escarabajos tuvo un efecto en la profundidad del entierro. Los escarabajos grandes enterraron más semillas y más profundamente. Destacamos la importancia de *D. satanas* debido a su actividad en la dispersión secundaria de semillas, siendo clave en la dispersión de semillas de los bosques ribereños andinos. Recalcamos que los escarabajos participan activamente en la dispersión de semillas, y que esta función ecológica depende de los atributos taxonómicos y funcionales de los escarabajos, lo que demuestra su importancia en los bosques ribereños inmersos en paisajes antropogénicos.

Palabras clave: Diplocoria, Funciones del ecosistema, Interacciones bióticas, Rasgos funcionales, Scarabaeinae.



INTRODUCCIÓN

La expansión agrícola y la intensificación del uso del suelo son las principales amenazas para las funciones ecológicas y la prestación de servicios ecosistémicos (Gray et al. 2014; Etter et al. 2015). En las regiones tropicales, este problema es particularmente importante teniendo en cuenta que muchas funciones ecológicas se llevan a cabo en áreas protegidas inmersas en paisajes dominados por seres humanos (Clerici et al. 2020). Por esta razón, los planes de gestión y conservación requieren no sólo comprender la pérdida de biodiversidad, sino también la dinámica y sinergias mediadas por funciones ecológicas que conducen a la prestación de servicios ecosistémicos tanto en áreas naturales protegidas como en diferentes elementos paisajísticos como cultivos, ganado, parches forestales, remanentes de bosques y franjas ribereñas (Cannon et al. 2019).

Las franjas de bosque ripario mejoran la calidad del agua, estabilizan las márgenes de arroyos y reducen la velocidad del agua, lo que resulta en picos reducidos de inundación aguas abajo (Owens et al. 1996; Marczak et al. 2010; Cole et al. 2020). Además, las zonas ribereñas son de vital importancia para conservar la biodiversidad y la provisión de funciones ecosistémicas, ya que suministran alimentos, cobertura y agua para muchos taxones, incluyendo escarabajos coprófagos; y sirven como rutas migratorias y puntos de parada entre hábitats para la vida silvestre, incluso para especies no forestales (Marczak et al. 2010; Gray et al. 2014; Gray et al. 2015). Sin embargo, en las regiones neotropicales la pertinencia de las franjas ribereñas para el mantenimiento y la prestación de servicios ecosistémicos se encuentra poco documentada (Fajardo et al. 1999; Lobón-Cerviá et al. 2016; Linause et al. 2020). Muchas de las evidencias científicas encontradas en los fragmentos de bosque ripario se concentran en la Amazonía brasileña (Viegas et al. 2014) y en las tierras bajas de Colombia (Noriega et al. 2007; 2016) donde la evidencia de la importancia ecológica de los insectos en estos fragmentos, se centra en el declive de la diversidad debido a alteraciones antrópicas, pero no en los efectos de funciones ecológicas como la dispersión de semillas.

Tanto en entornos naturales como modificados por humanos, los escarabajos coprófagos (Scarabaeidae: Scarabaeinae) están asociados con varios procesos del ecosistema, incluido el control de plagas, la reducción de gases de efecto invernadero, la redistribución de nutrientes en el suelo y la dispersión secundaria de semillas defecadas por vertebrados (Nichols et al. 2008), lo que los convierte en un componente importante de la fauna terrestre (Halffter y Matthews 1966; Hanski y Cambefort 1991; Nichols et al. 2008). Los escarabajos coprófagos se alimentan de materia orgánica en descomposición, como heces de mamíferos, carroña, frutas podridas u hongos (Halffter y Matthews 1966; Nichols et al. 2008). Además, son bioindicadores ideales porque son altamente sensibles a las perturbaciones ambientales (Favila y Halffter 1997; Nichols et al. 2007), lo que los convierte en un grupo clave para evaluar la provisión de servicios ecosistémicos y la respuesta de la biodiversidad desde escalas locales a regionales (Nichols et al. 2008;



Granados et al. 2010). Los escarabajos peloteros se dividen en tres grupos ecológicos de acuerdo con su estrategia de anidación: telecópridos, paracópridos y endocópridos (Halffter y Edmonds 1982). Los telecópridos forman bolas de comida a partir de un fragmento de estiércol que ruedan sobre el suelo, para luego construir un túnel donde lo entierran para su alimentación y cría. Los paracópridos crean cámaras subterráneas debajo del estiércol (sin rodarlo) y construyen sus nidos en forma de galería, mientras que los endocópridos se reproducen en el propio estiércol (Halffter y Edmonds 1982). Esta organización en los escarabajos es de gran importancia en procesos ecológicos como la remoción de estiércol y la dispersión de semillas (Shepherd y Chapman 1998; Andresen 2002; Vander-Wall y Longland 2004).

La interacción entre los escarabajos peloteros y las semillas defecadas puede tener efectos sobre el destino de las semillas y el establecimiento de las plántulas (Andresen 2005; Santos-Heredia et al. 2010; Braga et al. 2013; Santos-Heredia y Andresen 2014) y finalmente en la demografía de las plantas, con implicaciones relevantes sobre la regeneración de bosques naturales (Griffiths et al. 2015; Braga et al. 2017). La dispersión secundaria de semillas por los escarabajos coprófagos puede incluir tanto el entierro de semillas (dispersión vertical) como la dispersión horizontal de semillas (Urrea-Galeano et al. 2019), que son características ecológicas importantes con efecto en el establecimiento de plántulas a través de la reducción de semillas depredadas (Andresen 2001, Andresen y Levey 2004) y una disminución en la agregación espacial de plántulas (Lawson et al.2012; Santos-Heredia y Andresen 2014).

Evidencias recientes han demostrado que en las interacciones escarabajo-semilla, la profundidad a la que se entierran las semillas depende directamente de los atributos de los escarabajos coprófagos, como el tamaño corporal y la estrategia de anidación (Santos-Heredia et al. 2010; Braga et al. 2013; Santos-Heredia y Andresen 2014; Griffiths et al. 2016; Braga et al. 2017; Urrea-Galeano et al. 2019). Sin embargo, la relación entre el tamaño del cuerpo del escarabajo, la estrategia de anidación y la profundidad del entierro con la dispersión secundaria de semillas, solo se ha caracterizado para un número limitado de especies y las interacciones entre escarabajos y semillas en paisajes dominados por humanos como las franjas ribereñas es un tema menos documentado (Vulinec 2002; Chapman et al. 2003; Santos-Heredia et al. 2011; Braga et al. 2013).

En este estudio, evaluamos de manera experimenta el efecto del ensamble de escarabajos peloteros en los procesos de dispersión secundaria de semillas en un remanente de bosque ripario ubicado en los Andes del norte de Colombia. Nuestra hipótesis fue que los escarabajos coprófagos de los ecosistemas riparios de los Andes tropicales promueven la dispersión y germinación de semillas enterrándolas y protegiéndolas de depredadores, desecación y hongos. Nuestras predicciones son que los escarabajos coprófagos más grandes entierran las semillas más profundamente, y que la riqueza, abundancia y los atributos funcionales del ensamble de escarabajos coprófagos están positivamente



relacionados con la profundidad y el número de semillas enterradas en coberturas ribereñas neotropicales. Para probar estas predicciones, llevamos a cabo experimentos de campo con el fin de (i) evaluar si el tamaño de la semilla tuvo un efecto sobre la cantidad de semillas enterradas y profundidad del entierro, (ii) analizar el efecto de dos atributos taxonómicos del ensamble de escarabajos (riqueza y abundancia) sobre la profundidad del entierro, y (iii) determinar cómo algunos atributos funcionales de los escarabajos (tamaño corporal, estrategia de reubicación y longitud de la pata trasera) afectan la profundidad del entierro de las semillas.

MATERIALES Y MÉTODOS

Área de estudio

Este estudio se realizó al interior en un fragmento de bosque ripario de nueve hectáreas, ubicado en la cordillera oriental colombiana entre los 2000 y 2200 m de elevación ($6^{\circ}35' N - 73^{\circ}21' W$, Figura 66) e inmerso en el Parque Nacional Natural Serranía de Los Yariquíes en el departamento Santander, Colombia (PNNSY). El PNNSY presenta una temperatura media anual que oscila entre los 12 y 18 °C, una precipitación aproximada de 1765 mm/año, siendo de marzo a mayo los meses con mayor precipitación (Cendales 2008). De acuerdo con Holdridge (1967), el fragmento de bosque ripario estudiado hace parte de un ecosistema bosque húmedo montano. Esta región ha sido altamente transformada por la actividad humana y se caracteriza por presentar una matriz de pastizales para explotación ganadera, con pequeños fragmentos de bosques relictuales (Quintero-León 2008).

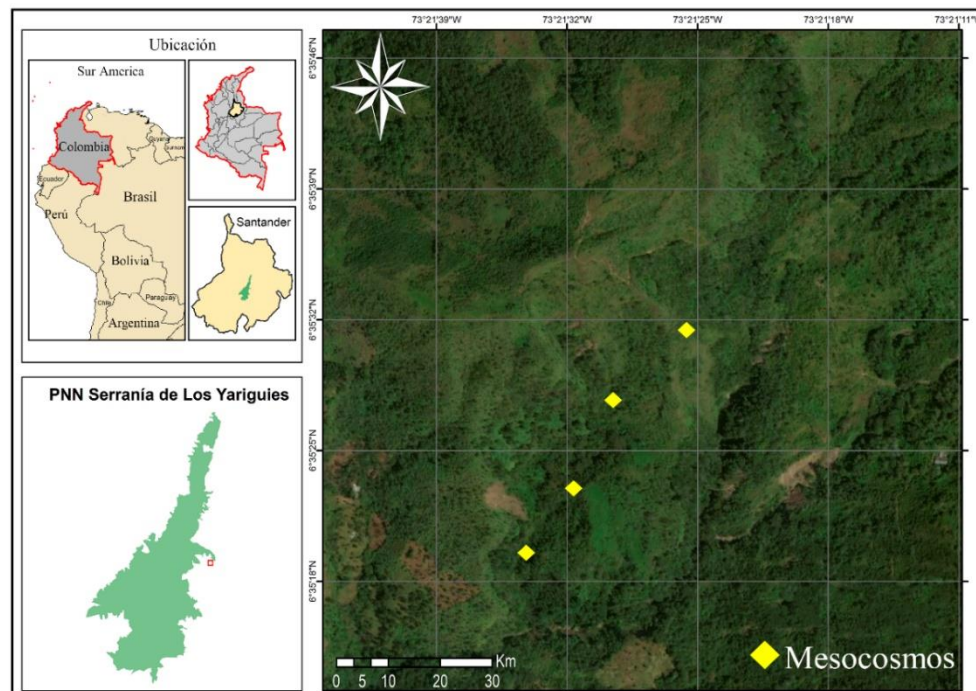


Figura 6. Puntos de muestreo en el Bosque Ripario en el flanco oriental del Parque Nacional Natural Serranía de Los Yariquíes, Colombia.



Dispersión secundaria de semillas (DSS)

Para evaluar la DSS por escarabajos coprófagos en ambientes riparios se utilizaron ocho mesocosmos (recreación de un ecosistema natural a menor escala) experimentales durante el mes de febrero de 2019. Cada mesocosmos consistió en un balde plástico de 40 cm de alto por 30 cm de diámetro, al que le agregamos 15 cm de tierra (Anexo 2). En cuatro mesocosmos se colocaron 100 g de excremento humano fresco con 30 semillas grandes (N = 120 semillas grandes), y luego de 96 h (cuatro días), se colocaron los cuatro mesocosmos restantes con 100 g de excremento humano con 30 semillas pequeñas (N = 120 semillas pequeñas). Los mesocosmos experimentales se dejaron activos por 48 h de acuerdo con Slade et al. (2007). Los tamaños de semillas se escogieron siguiendo a Andresen y Feer (2005) [semillas grandes (5 mm); semillas pequeñas (3 mm)] (Anexo 3). Se seleccionaron semillas de estos tamaños ya que, en los bosques andinos las semillas dispersadas por animales no suelen superar los 10 mm de diámetro (Foster y Janson 1985). Seguimos un diseño unifactorial (tamaño de la semilla), con dos niveles (semillas grandes y semillas pequeñas). Utilizamos semillas artificiales las cuales han demostrado respuestas semejantes a las semillas reales en la evaluación de DSS (Koike et al. 2012; Griffiths et al. 2015).

En cada mesocosmos se evaluó: 1) Número de semillas enterradas, 2) Profundidad a la que fueron enterradas por los escarabajos y 3) Identidad, abundancia y rasgos funcionales de los escarabajos coprófagos [tamaño corporal (distancia entre el clipeo y pigidio), longitud de la pata posterior y estrategia de relocalización] encontrados en cada mesocosmo. Cada rasgo funcional se midió en 10 individuos por especie (teniendo en cuenta la poca abundancia de la mayoría de especies), a excepción de aquellas con menos individuos en las que tomamos el número total de individuos encontrados. Las medidas se realizaron en un estereoscopio Leica S9i y el software de digitalización LAS-EZ-V1-8-0 (Leica Microsystems 2019). Finalmente, los escarabajos se clasificaron por su tamaño (grandes ≥ 13 mm; medianos entre 6.1 y 12.9 mm y pequeños ≤ 6) y por su estrategia de reubicación (paracópridos, telecópridos y endocópridos) de acuerdo con Hanski y Cambefort (1991).

Análisis de datos

Para probar los efectos de los atributos taxonómicos de los escarabajos colectados en los mesocosmos (riqueza y abundancia) y del tamaño de la semilla sobre la cantidad de semillas enterradas y profundidad de entierro, usamos modelos lineales generalizados (GLM) con un error de distribución Poisson. El número de semillas y el tamaño de las semillas fueron empleadas como variable respuesta, y como variables predictoras la riqueza y la abundancia de especies de escarabajos coprófagos. La normalidad de los residuales en los modelos se analizó visualmente a partir de análisis q-q-normalidad, la presencia de valores atípicos se evaluó con la distancia de Cook, y la homogeneidad de



las varianzas se probó mediante el test de Bartlett. Realizamos un Análisis de Correspondencia (CA) para evaluar el efecto de los rasgos funcionales (tamaño corporal, estrategia de reubicación, longitud de la pata posterior) y su interacción, sobre la profundidad de entierro de las semillas (estrategia de relocalización*tamaño corporal*longitud de la pata posterior) mediante la función “*envfi*” del paquete VEGAN (Oksanen 2019). Todos los datos se analizaron en la versión 3.6.2 del programa informático R (R Core Development Team 2018).

RESULTADOS

Ensamble de escarabajos coprófagos

Se colectaron 397 individuos dentro de los mesocosmos experimentales, representados en 13 especies, nueve géneros y cinco tribus, lo cual corresponde al 18% de la abundancia total del ensamble de escarabajos caracterizado con trampas pitfall (Ver capítulo 2). La especie más abundante fue *Canthidium* sp. 1 con 152 individuos (38,2%) seguida de *Dichotomius* aff. *satanas* (Harold 1867) y *Uroxys* sp. 1 con 82 (20%) y 58 (15%) individuos respectivamente (Tabla 3). El 54% de las especies de escarabajos registradas en los mesocosmos presentaron un tamaño mediano (promedio = 9.09 cm, SD=1.25 cm), mientras que los escarabajos pequeños (< 6 mm) y grandes (> 13 mm) representan cada uno el 23% restante. En términos de relocalización del recurso, los paracópridos fueron el grupo dominante del ensamble con nueve especies (70%), mientras que los telecópridos y endocópridos cuentan con apenas dos especies cada uno (15% y 15%) (Tabla 3).

Tabla 3. Escarabajos coprófagos colectados en los mesocosmos experimentales. ER: Estrategia de reubicación T: Telecóprido, P: Paracóprido, E: Endocóprido.

Género / Especie	N	Tamaño corporal (cm) media \pm DS (n=10)	Long. Pata posterior (cm) media \pm DS (n=10)	ER
<i>Dichotomius</i>				
<i>Dichotomius</i> aff. <i>satanas</i> (Harold 1867)	82	20.25 \pm 1.25	14.99 \pm 0.89	P
<i>Ontherus</i>				
<i>Ontherus</i> sp.	6	11.65 \pm 0.12	9.44 \pm 0.16	P
<i>Onthophagus</i>				
<i>Onthophagus curvicornis</i> (Latreille 1811)	5	9.24 \pm 0.63	6.60 \pm 0.45	P
<i>Ateuchus</i>				
<i>Ateuchus</i> sp.	2	7.89 \pm 0.22	5.98 \pm 0.24	P
<i>Uroxys</i>				
<i>Uroxys</i> aff. <i>cuprescens</i>	1	8.16 \pm 0.58	5.49 \pm 0.35	P
<i>Uroxys</i> sp. 1	58	3.92 \pm 0.31	2.44 \pm 0.12	P
<i>Uroxys</i> sp. 2	21	4.01 \pm 0.19	2.41 \pm 0.14	P



<i>Canthidium</i>				
<i>Canthidium</i> sp. 1	152	4.96 ± 0.36	4.04 ± 0.23	P
<i>Canthidium</i> sp. 2	14	8.57 ± 0.61	7.30 ± 0.61	P
<i>Deltochilum</i>				
<i>Deltochilum</i> sp.	3	14.15 ± 0.77	12.76 ± 0.76	T
<i>Canthon</i>				
<i>Canthon</i> aff. <i>politus</i> (Harold 1868)	39	9.27 ± 0.52	9.11 ± 0.44	T
<i>Eurysternus</i>				
<i>Eurysternus marmoreus</i> (Castelnau 1840)	4	8.31 ± 0.09	5.19 ± 0.37	E
<i>Eurysternus contractus</i> (Génier 2009)	10	16.13 ± 0.35	10.90 ± 0.37	E
TOTAL	397			

Tamaño de semillas y profundidad de entierro

El 91% del total de semillas empleadas en este estudio fueron enterradas, donde las pequeñas se enterraron en mayor proporción que las grandes. Del total de semillas pequeñas utilizadas en los mesocosmos experimentales, se enterraron el 99%; mientras que, del total de semillas grandes, se enterraron el 83%. Las semillas pequeñas se distribuyeron verticalmente, encontrándose una mayor proporción entre los 8 y 11 cm (43%). Las semillas grandes se distribuyeron principalmente en las capas más superficiales (0 y 1 cm) con un 48% y en las más profundas (11 a 15 cm) con un 37% (Figura 77). Sin embargo, el tamaño de las semillas no tuvo efecto sobre la profundidad a la que fueron enterradas ($F = 0.168$; $df = 1,126$; $P = 0.681$).

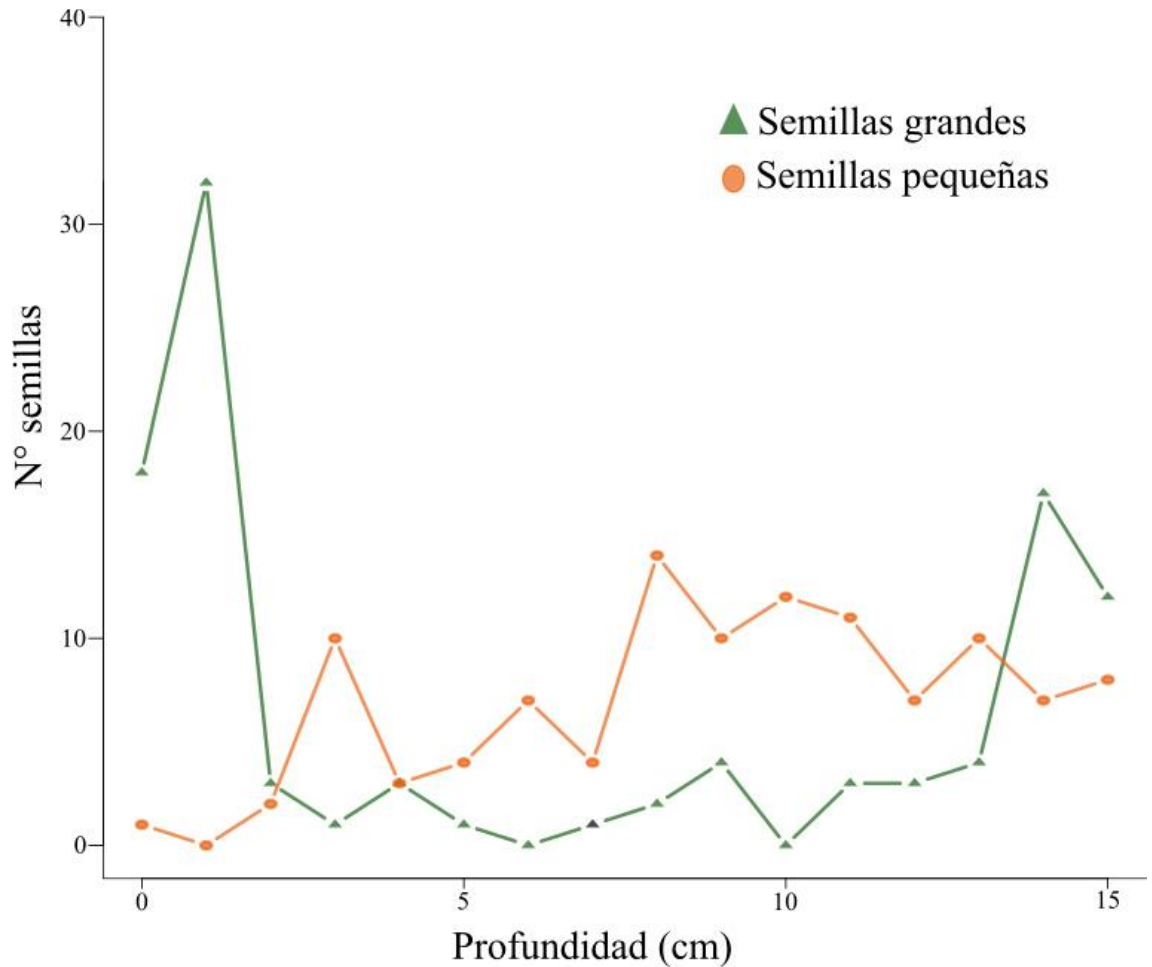


Figura 7. Número de semillas artificiales enterradas a diferentes de profundidad, después de la actividad de escarabajos coprófagos en el bosque ripario del PNNSY.

Atributos taxonómicos de los escarabajos coprófagos

La abundancia ($F=17.1$; $P = 0.0001$) y la riqueza de escarabajos coprófagos ($F=19$; $P = 0.0001$) en los mesocosmos, presentó un efecto sobre la profundidad de entierro de las semillas grandes, pero no de las semillas pequeñas (Tabla 4). La mayor abundancia de escarabajos coprófagos se presentó en los primeros centímetros de profundidad (3 y 4 cm), donde se encontraron hasta 74 y 72 individuos respectivamente representados en 10 y 9 especies (Anexo 4). En las capas más profundas (>12 cm) tanto la riqueza como la abundancia disminuyeron notablemente encontrando solo dos especies.



Tabla 4. Resultados de los modelos lineales generalizados (GLM) para evaluar la influencia de los atributos taxonómicos de los escarabajos coprófagos en la profundidad de entierro de semillas.

Modelo GLM	Desviación residual	d.f	Coefficiente estimado (F)	P-Valor
Semillas pequeñas				
Riqueza EC	44.013	1,14	2.8354	0.09221
Abundancia EC	43.955	1,13	0.0582	0.80937
Riqueza:Abundancia	43.521	1,12	0.4337	0.51018
Semillas grandes				
Riqueza EC	124.78	1,14	19.0356	0.0001***
Abundancia EC	107.71	1,13	17.0664	0.0001***
Riqueza:Abundancia	106.15	1,12	1.5576	0.212

Valor de significancia = 0***, 0.001**, 0.01*

Atributos funcionales de los escarabajos coprófagos

Tanto el tamaño corporal ($r^2 = 0.88$, $P = 0.03$) como la longitud de la pata posterior ($r^2 = 0.81$, $P = 0.01$) mostraron un efecto significativo en la profundidad de entierro de los escarabajos, donde los escarabajos más grandes y con patas más largas enterraron semillas más profundamente. Por su parte, la estrategia de reubicación no mostró efectos sobre la profundidad de entierro ($r^2 = 0.42$, $P = 0.49$), así como tampoco la interacción de la estrategia de reubicación y tamaño corporal ($r^2 = 0.498$, $P = 0.37$) y estrategia de reubicación y longitud de la pata ($r^2 = 0.509$, $P = 0.369$). Especies paracópidas pequeñas como *Canthidium* sp. 1 (mean = 4.96 cm, SD = 0.36 cm) y *Uroxys* sp. 1 (mean = 3.92 cm, SD = 0.31 cm); y paracópidas medianas como *Onthophagus curvicornis* (Latreille 1811) (mean = 9.24 cm, SD = 0.63 cm) y *Canthidium* sp. 2 (mean = 8.57 cm, SD = 0.61 cm), se registraron principalmente entre los 3 y 7 cm de profundidad; mientras que la especie paracóprida de mayor tamaño *D. satanas* (mean = 20.25 cm, SD = 1.25 cm), se registró principalmente en profundidades mayores a los 8 cm. En las capas más superficiales (0 a 2 cm), se registraron las especies de hábito telecóprido como *Delthochilum* sp. y *Canthon* aff. *politus* (Harold 1868) y endocóprido como *Eurysternus contractus* (Génier 2009) y *Eurysternus marmoreus* (Castelnau 1840) (Figura 88, Anexo 5).

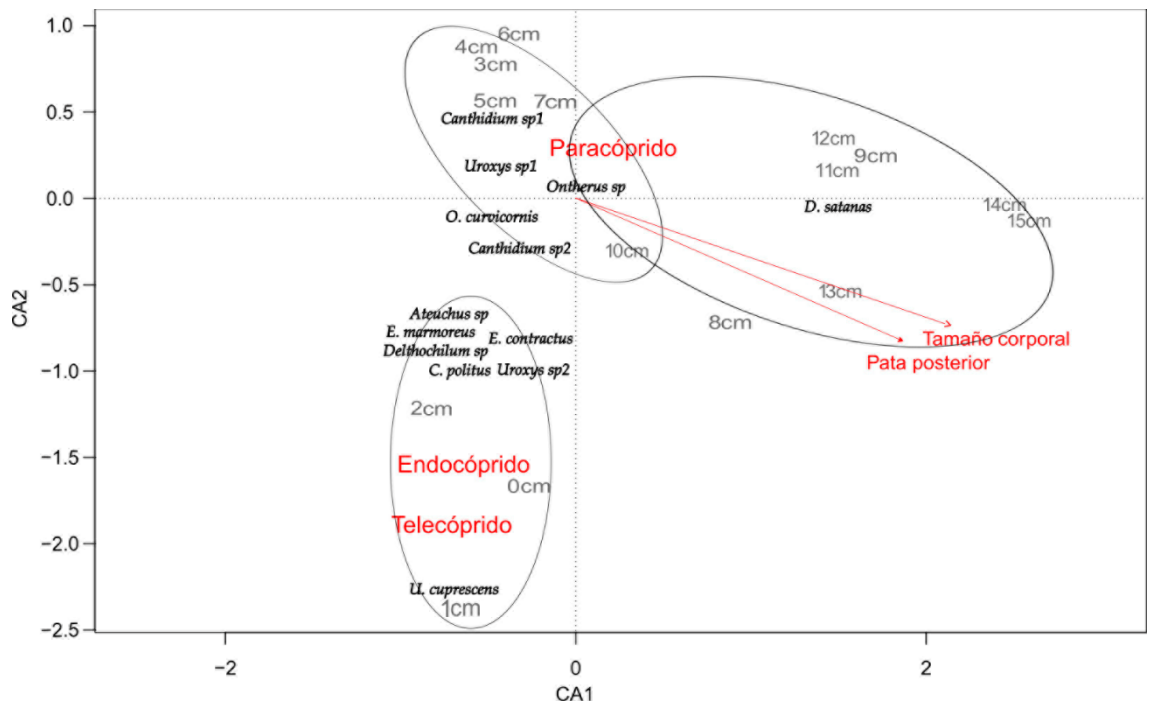


Figura 8. Análisis de correspondencias. Se muestra la distribución de especies (negro) en las diferentes profundidades (gris) y los rasgos funcionales de las especies (rojo) en las arenas de remoción del bosque ripario de PNNSY.

DISCUSIÓN

Nuestra evaluación sobre cómo los escarabajos coprófagos intervienen en procesos de dispersión de semillas proporciona nuevos conocimientos sobre la importancia funcional de los escarabajos coprófagos en fragmentos de bosques riparios del norte de los Andes. Los principales hallazgos de esta investigación fueron: el tamaño de la semilla parece no tener relación con la profundidad de entierro debido a que presentaban tamaños similares (3 y 5 mm); asimismo, una mayor abundancia y riqueza de escarabajos mostraron efectos sobre la profundidad de entierro de semillas grandes, pero no de semillas pequeñas y finalmente, tanto el tamaño corporal como la longitud de la pata de los escarabajos están relacionados con la profundidad de entierro de semillas, mientras que la estrategia de reubicación no, así como tampoco se vieron efectos en la interacción de los atributos morfológicos con los atributos funcionales sobre la profundidad. Estos hallazgos muestran uno de los primeros estudios realizados en remanentes de bosque riparios ubicados en paisajes andinos tropicales, y nos pueden ayudar comprender el valor ecológico de algunas especies de escarabajos (como *D. satanas*) sobre las funciones ecosistémicas en este tipo de ambientes.

Las semillas pequeñas fueron enterradas uniformemente en todo el gradiente de profundidad, mientras que casi la mitad de las semillas grandes fueron enterradas en los primeros dos centímetros de profundidad (48%), o fueron enterradas a la parte más profunda (37%). La mayor cantidad de semillas grandes sin enterrar, posiblemente se



debe a que los escarabajos pueden considerar las semillas como agentes contaminantes, como lo menciona Andresen (2005), por esta razón, suelen “limpiar” el excremento, excluyendo las semillas de mayor tamaño. Resultados similares reportaron Santos-Heredia et al. (2011) en la Amazonía Colombiana y Braga et al. (2017) en la Amazonía Brasileira, donde las semillas más grandes fueron enterradas en menor proporción que las pequeñas. Al no ser enterradas, la mortalidad de semillas puede aumentar por el ataque de depredadores como roedores, hormigas e incluso aves (Vander-Wall y Longland 2004; Lopera com pers). Por otro lado, observamos que las semillas grandes fueron movidas a mayor profundidad por escarabajos grandes que son los únicos capaces de mover las semillas a más de 10 cm de profundidad. Los escarabajos de mayor tamaño entierran mayor cantidad de estiércol que los pequeños (Anduaga 2004), y en consecuencia más semillas. Teniendo en cuenta esto, la disminución de especies grandes en los ensambles de escarabajos coprófagos puede influir en la pérdida de funciones ecológicas como la dispersión de semillas (Braga et al. 2013), principalmente en paisajes dominados por humanos, donde ha estos efectos han sido poco estudiados.

El alto número de semillas enterradas (Figura 7), sugiere que el ensamble de escarabajos de los bosques riparios puede participar activamente en los procesos de dispersión de semillas. Además, es posible que, aunque en ocasiones los escarabajos extraigan las semillas del excremento (Andresen 2005), muchas veces los escarabajos no distinguen si el estiércol contiene o no semillas (Slade et al. 2007; Milotić et al. 2018), sino que se limitan a asegurar su porción de excremento enterrándola rápidamente, lo que explica el alto porcentaje de semillas enterradas. De acuerdo a nuestros resultados, es probable que este entierro de semillas se esté realizando principalmente por *D. satanas* (20 % de la abundancia total) que al ser el escarabajo de mayor tamaño del ensamble (20.25 mm \pm 1.25 cm), puede relocalizar el estiércol a diferentes profundidades. De esta manera, *D. satanas* puede tener gran valor en los procesos de dispersión de semillas en sistemas en regeneración como los fragmentos de bosque ripario. Con base en esto, sugerimos que una línea interesante podría ser cuantificar económicamente la contribución funcional de las especies de escarabajos en procesos de restauración de ecosistemas tropicales.

La riqueza y abundancia de los escarabajos coprófagos presentó efectos significativos sobre la profundidad de las semillas grandes, pero no de las pequeñas. Esto es importante teniendo en cuenta que la relocalización de semillas grandes depende de escarabajos grandes (Vulinec 2002; Andresen y Feer 2005). De acuerdo con Vulinec (2002) y Santos-Heredia et al. (2011), los escarabajos grandes entierran mayor cantidad de estiércol y por tanto relocalizan más semillas, cobrando gran valor en procesos de dispersión secundaria (Hanski y Cambefort 1991; Braga et al. 2013). Cabe resaltar que los escarabajos grandes son más propensos a la extinción que los pequeños (Culot et al. 2013; Alvarado et al. 2019), por lo que la reducción de estas especies en ecosistemas fragmentados podría traer efectos negativos sobre los servicios ecosistémicos como la relocalización de semillas o la remoción de estiércol (Kunz y Krell 2011; Mora et al. 2014). A pesar de esto, son pocos



los estudios que cuantifiquen la eficiencia específica de las especies de escarabajos coprófagos como *D. satanas* en procesos ecológicos como la dispersión de semillas (DeCastro et al. 2020) o la remoción de estiércol (Martínez-Falcón et al. 2016).

Tanto la riqueza como la abundancia de escarabajos coprófagos recolectados en los mesocosmos fueron mayores en las capas más superficiales (< 5 cm). A mayor profundidad, encontramos menos especies, siendo *D. satanas* la única especie capaz de llegar hasta los 15 cm de profundidad. Resultados similares reporta Vulinec (2002), quien encontró que, en la Amazonía Brasileira, *Dichotomius boreus* enterró semillas a mayor profundidad (entre los 9.23 cm para semillas pequeñas y 8.28 cm para semillas grandes). Esto demuestra la importancia ecológica de este género como dispersor de semillas, que parece ser el único capaz de mover semillas de más de 3 mm de diámetro. Además, teniendo en cuenta que *Dichotomius* es considerado un género Neotropical generalista (Filgueiras et al. 2011; Silva et al. 2016), puede ocupar el interior de bosque, zonas de borde e incluso matorrales y potreros, explotando y movilizándolo recursos de diferentes coberturas vegetales. Además, estos escarabajos presentan actividad tanto diurna como nocturna (Sarmiento-Garcés y Amat-García 2009), permitiéndoles desarrollar sus funciones ecológicas en cualquier momento, cobrando mayor importancia en ecosistemas fragmentados cuyas presiones antrópicas son constantes.

Encontramos una mayor abundancia de escarabajos pequeños en los mesocosmos (59%), siendo *Canthidium* sp. 1 la especie dominante (Tabla 3). Esto posiblemente se debe a que de acuerdo con Slade et al. (2007) y Alvarado et al. (2018, 2019) los escarabajos pequeños generalistas compensan la disminución de funciones ecológicas aumentando su densidad poblacional. Así, procesos como la remoción de estiércol se equilibraría con la realizada por escarabajos grandes en ecosistemas tropicales. Sin embargo, es posible que, aunque las especies pequeñas sean más abundantes, su aporte en la dispersión secundaria de semillas sea muy bajo debido a la relación de su tamaño corporal con el tamaño de las semillas. Por lo tanto, la compensación por densidad no se vería reflejada en este proceso ecológico, debido a que, según nuestros resultados, relocalizar semillas parece depender más del tamaño corporal de los escarabajos, que de su abundancia. Sin embargo, aunque la disminución de escarabajos coprófagos grandes tendría efectos directos en la dispersión secundaria de semillas, la compensación de esta función ecológica podría ser mediada por otros dispersores secundarios como hormigas (Magalhães et al. 2018) y roedores (Wrobel y Zwolak 2017).

Atributos funcionales como el tamaño corporal y la longitud de la pata posterior presentaron efecto sobre la profundidad a la que los escarabajos entierran las semillas, mientras la estrategia de reubicación no, ni su interacción con los rasgos morfológicos. Esto corrobora lo expuesto por autores como Andresen (2002); Griffiths et al. (2016) y Urrea-Galeano et al. (2019) quienes han demostrado que el tamaño de los escarabajos es una de las variables que mayor impacto genera sobre la distribución vertical de las



semillas. Sin embargo, en este estudio encontramos que los escarabajos grandes entierran las semillas muy profundamente, pudiendo afectar su tasa de germinación. Nuestros resultados pueden relacionarse con estudios previos en donde se ha demostrado que las semillas tropicales grandes (> 5 mm) pueden germinar en profundidades de hasta 3 cm, pero este umbral se reduce para semillas pequeñas que producen apenas el diez por ciento de plántulas cuando se entierran a más de 3 cm de profundidad (Pearson et al. 2002; Andresen y Levey 2004; Salas et al. 2011; Urrea-Galeano et al. 2019). Así, las semillas enterradas a profundidades entre 10 y 15 centímetros por especies como *D. satanas* podrían afectar su supervivencia agotando las reservas energéticas de las semillas antes de llegar a la superficie, lo que evita que produzcan plántulas capaces de atravesar capas gruesas de tierra y hojarasca (Dalling 2002; Laskowski y Bautista 2002).

Aunque es posible que los escarabajos paracópridos grandes estén disminuyendo la tasa de germinación de semillas pequeñas al enterrarlas muy profundamente, es probable que su aporte ecológico se vea reflejado en el banco de semillas, así como lo menciona Feer et al. (2013). Al enterrar algunas semillas profundamente, muchas de ellas logran permanecer en estado de latencia esperando que haya un “efecto de mezcla” en el suelo, que les permita subir a capas más superficiales y lograr germinar (Thompson 2000; Braga et al. 2017). De acuerdo con Urrea-Galeano et al. (2019), la actividad de los escarabajos coprófagos en el suelo permite una redistribución vertical de semillas haciendo que las que se encuentran a mayor profundidad sea movidas hacia arriba y puedan germinar más adelante.

CONCLUSIÓN

Nuestro estudio muestra la importancia de los escarabajos coprófagos en los ecosistemas andinos de media montaña en procesos de dispersión secundaria de semillas, siendo uno de los primeros aportes para el país. Aquí, demostramos que los escarabajos participan activamente en la dispersión secundaria de semillas en los andes colombianos y que esa dispersión varía en función de los atributos taxonómicos y funcionales del ensamble de escarabajos coprófagos. Destacamos la importancia de *D. satanas* por su eficiencia para relocalizar semillas de diferentes tamaños, actuando como una especie de gran valor ecológico en ecosistemas fragmentados. Especies del género *Dichotomius* son generalistas capaces de soportar hábitats perturbados como bordes o fragmentos relictuales de bosques naturales en matrices agrícolas o ganaderas.

BIBLIOGRAFÍA

Alvarado F, Dáttilo W, Escobar F (2019) Linking dung beetle diversity and its ecological function in a gradient of livestock intensification management in the Neotropical region. *Applied Soil Ecology* 143:173-180.



- Alvarado F, Escobar F, Williams DR, Arroyo-Rodríguez V, Escobar-Hernández F (2018) The role of livestock intensification and landscape structure in maintaining tropical biodiversity. *Journal of Applied Ecology* 55:185-194.
- Andresen E (2001) Effects of dung presence, dung amount and secondary dispersal by dung beetles on the fate of *Micropholis guyanensis* (Sapotaceae) seeds in Central Amazonia. *Journal of Tropical Ecology* 61-78.
- Andresen E (2002) Dung beetles in a Central Amazonian rainforest and their ecological role as secondary seed dispersers. *Ecological Entomology* 27:257-270.
- Andresen E (2005) Interacción entre primates, semillas y escarabajos coprófagos en bosques húmedos tropicales: un caso de diplocoria. *Universidad y Ciencia* 2:73-84.
- Andresen E y Feer F (2005) The role of dung beetles as secondary seed dispersers and their effect on plant regeneration in tropical rainforests. *Seed fate: Predation, dispersal and seedling establishment*. 331-349.
- Andresen E, Levey DJ (2004) Effects of dung and seed size on secondary dispersal, seed predation, and seedling establishment of rain forest trees. *Oecologia* 139:45-54.
- Anduaga S (2004) Impact of the activity of dung beetles (Coleoptera: Scarabaeidae: Scarabaeinae) inhabiting pasture land in Durango, Mexico. *Environmental Entomology* 33:1306-1312.
- Braga RF, Carvalho R, Andresen E, Anjos DV, Alves-Silva E, Louzada J (2017) Quantification of four different post-dispersal seed deposition patterns after dung beetle activity. *Journal of Tropical Ecology* 33:407-410.
- Braga RF, Korasaki V, Andresen E, Louzada J (2013) Dung beetle community and functions along a habitat-disturbance gradient in the Amazon: a rapid assessment of ecological functions associated to biodiversity. *PLoS One* 8:e57786.
- Cannon PG, GilroyJJ, Tobias JA, Anderson A, Hugaasen T, Edwards D P (2019) Land-sparing agriculture sustains higher levels of avian functional diversity than land sharing. *Global change biology* 25:1576-1590.
- Cendales LD (2008) Parques Nacionales Naturales de Colombia. *Parques Nacionales naturales*. 20 p.1.
- Chapman CA, Chapman LJ, Vulinec K, Zanne A, Lawes MJ (2003) Fragmentation and Alteration of Seed Dispersal Processes: An Initial Evaluation of Dung Beetles, Seed Fate, and Seedling Diversity¹. *Biotropica* 35:382-393.
- Clerici N, Armenteras D, Kareiva P, Botero R, Ramírez-Delgado JP, et al (2020) Deforestation in Colombian protected areas increased during post-conflict periods. *Scientific reports* 10:1-10.
- Cole LJ, Stockan J, Helliwell R (2020) Managing riparian buffer strips to optimise ecosystem services: A review. *Agriculture, Ecosystems & Environment* 106891.
- Culot L, Bovy E, Vaz-de-Mello FZ, Guevara R, Galetti M (2013) Selective defaunation affects dung beetle communities in continuous Atlantic rainforest. *Biological Conservation* 163:79-89.
- Dalling JW (2002) *Ecología de semillas. Ecología y conservación de bosques neotropicales*, Editora LUR, Catargo, Costa Rica 345-375.



- DeCastro-Arrazola I, Hortal J, Noriega JA, Sánchez-Piñero F (2020) Assessing the functional relationship between dung beetle traits and dung removal, burial, and seedling emergence. *Ecology* e03138.
- Deminicis BB, Vieira HD, Araújo SA, Jardim JG, Pádua FT, Chambela Neto A (2009) Dispersão natural de sementes: importância, classificação e sua dinâmica nas pastagens tropicais. *Archivos de zootecnia* 58:35-58.
- Etter A, Andrade A, Amaya P, Arévalo P (2015) Estado de los ecosistemas colombianos: Una aplicación de la metodología de lista roja de ecosistemas. UICN: Bogotá, Colombia.
- Fajardo A, Veneklaas E, Obregón S, Beaulieu N (1999) Los bosques de galería: Guía para su apreciación y su conservación. Centro Internacional de Agricultura Tropical. Colombia.
- Feer F, Ponge JF, Jouard S, Gomez D (2013) Monkey and dung beetle activities influence soil seed bank structure. *Ecological research* 28:93-102.
- Filgueiras BK, Iannuzzi L, Leal IR (2011) Habitat fragmentation alters the structure of dung beetle communities in the Atlantic Forest. *Biological Conservation* 144:362-369
- Foster S, Janson CH (1985) The relationship between seed size and establishment conditions in tropical woody plants. *Ecology* 66:773-780.
- Granados JM, Kohlmann B, Russo R (2010) Escarabajos del estiércol como bioindicadores del impacto ambiental causado por cultivos en la Región Atlántica de Costa Rica. *Tierra Tropical* 6:181-189.
- Gray CL, Lewis OT, Chung AYC, Fayle TM (2015) Riparian reserves within oil palm plantations conserve logged forest leaf litter ant communities and maintain associated scavenging rates. *J. Appl. Ecol* 52:31–40.
- Gray CL, Slade EM, Mann DJ, Lewis OT (2014) Do riparian reserves support dung beetle biodiversity and ecosystem services in oil palm-dominated tropical landscapes?. *Ecol Evol* 4:1049-1060.
- Griffiths HM, Bardgett RD, Louzada J, Barlow J (2016) The value of trophic interactions for ecosystem function: dung beetle communities influence seed burial and seedling recruitment in tropical forests. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 283:20161634.
- Griffiths HM, Louzada J, Bardgett RD, Beiroz W, França F, Tregidgo D, Barlow J (2015) Biodiversity and environmental context predict dung beetle-mediated seed dispersal in a tropical forest field experiment. *Ecology* 96:1607-1619.
- Halfpeter G, Edmonds WD (1982) The nesting behaviour of dung beetles. An ecological and evolutive approach. *Publicaciones del Instituto de Ecología de México* 10:1-176.
- Halfpeter G, Matthews EG (1966) Natural history of dung beetles of the subfamily Scarabaeinae (Coleoptera: Scarabaeidae). *Folia Entomológica Mexicana* 12-14:1-312.
- Hanski I, Cambefort Y (1991) *Dung beetle ecology*. Princeton University Press.



- Holdridge LR (1967) Life zone ecology. Tropical Science Center. San Jose, Costa Rica.
- Koike S, Morimoto H, Kozakai C, Arimoto I et al (2012) Seed removal and survival in Asiatic black bear *Ursus thibetanus* faeces: effect of rodents as secondary seed dispersers. *Wildlife biology* 18:24-35.
- Kunz BK, Krell FT (2011) Habitat differences in dung beetle assemblages in an African savanna-forest ecotone: implications for secondary seed dispersal. *Integrative zoology* 6:81-96.
- Laskowski L, Bautista D (2002) Efecto de la escarificación y profundidad de siembra sobre la germinación y emergencia de *malphigia emarginata* DC. *Bioagro* 14:77-83.
- Lawson CR, Mann DJ, Lewis OT (2012) Dung beetles reduce clustering of tropical tree seedlings. *Biotropica* 44:271-275.
- Linause TM, Pereira-Ribeiro JE, Cozer JS, Ferreguetti AC, Bergallo HG, Rocha CFD (2020) Anurans associated with streams and riparian zones in a brazilian atlantic forest remnant: Diversity, endemism and conservation. *Herpetological Conservation and Biology* 15:306-317.
- Lobón-Cerviá J, Mazzoni R, Rezende CF (2016) Effects of riparian forest removal on the trophic dynamics of a Neotropical stream fish assemblage. *Journal of Fish Biology*, 89:50-64.
- Magalhães VB, Espírito Santo NB, Salles LF, Soares JrH, Oliveira PS (2018) Secondary seed dispersal by ants in Neotropical cerrado savanna: species-specific effects on seeds and seedlings of *Siparuna guianensis* (Siparunaceae). *Ecological Entomology* 43:665-674.
- Marczak LB, Sakamaki T, Turvey SL, Deguise I, Wood SL, Richardson JS (2010) Are forested buffers an effective conservation strategy for riparian fauna? An assessment using meta-analysis. *Ecological Applications* 20:126-134.
- Martínez JIS, Torres FB, Delfín CA, González CMS, Saldaña EIC, Martínez AR (2016) ¿Quién hace el trabajo sucio en los potreros ganaderos? El papel de los escarabajos estercoleros en ambientes naturales y antropizados. *Nthe* 2007-9079.
- Medina CA, Lopera-Toro A (1998) Clave ilustrada para la identificación de géneros de escarabajos coprófagos (Coleoptera: Scarabaeinae) de Colombia. *Caldasia* 22:299-315.
- Milotić T, Baltzinger C, Eichberg C, Eycott AE, Heurich M, Müller J, Bargmann T. et al (2018) Functionally richer communities improve ecosystem functioning: Dung removal and secondary seed dispersal by dung beetles in the Western Palaearctic. *Journal of Biogeography* 46:70-82.
- Mora C, Danovaro R, Loreau M (2014) Alternative hypotheses to explain why biodiversity-ecosystem functioning relationships are concave-up in some natural ecosystems but concave-down in manipulative experiments. *Scientific Reports* 4:1-9.
- Nichols E, Larsen T, Spector S, Davis AL, Escobar F, Favila M, Network TSR et al (2007) Global dung beetle response to tropical forest modification and



- fragmentation: a quantitative literature review and meta-analysis. *Biological conservation*, 137:1-19.
- Nichols E, Spector S, Louzada J, Larsen T, Amezcuita S, Favila ME, Network TSR (2008) Ecological functions and ecosystem services provided by Scarabaeinae dung beetles. *Biological conservation*, 141:1461-1474.
- Noriega JA, Realpe E, González GF (2007) Diversidad de escarabajos coprófagos (Coleoptera: Scarabaeidae) en un bosque de galería con tres estadios de alteración. *Universitas Scientiarum* 12:51-63.
- Oksanen J, Kindt R, Legendre P, O'Hara B, Stevens MHH, Oksanen MJ, Suggests MASS (2009) The vegan package. *Community ecology package* 10:719.
- Owens LB, Edwards WM, Van Keuren RW (1996) Sediment losses from a pastured watershed before and after stream fencing. *Journal of Soil and Water Conservation* 51:90-94.
- Pearson TRH, Burslem DFRP, Mullins CE, Dalling JW (2002) Germination ecology of Neotropical pioneers: Interacting effects of environmental conditions and seed size. *Ecology* 83:2798–2807.
- Pouvelle S, Jouard S, Feer F, Tully T, Ponge JF (2009) The latrine effect: impact of howler monkeys on the distribution of small seeds in a tropical rain-forest soil. *Journal of Tropical Ecology* 25:239-248.
- Quintero-León L. (2008). Informe final caracterización y estrategia de monitoreo del recurso hídrico del Parque Nacional Natural Serranía de Los Yariguíes.
- Rangel-Acosta JL, Hernández NJM, Gutierrez-Rapalino BP, Gutierrez-Moreno LC, Borja-Acuña RA (2016) Efecto del tamaño de la ronda hidráulica sobre las comunidades de escarabajos coprófagos (Scarabaeidae: Scarabaeinae) en la cuenca media y baja del río Cesar, Colombia. *Entomotropica* 31:109-130
- Salas JB, Laskowski M, Schaefer B, Young B (2011) Developing a sustainable mix for seed germination using local materials. *Fremontia* 50.
- Santos-Heredia C, Andresen E (2014) Upward movement of buried seeds: another ecological role of dung beetles promoting seedling establishment. *Journal of Tropical Ecology* 409-417.
- Santos-Heredia C, Andresen E, Stevenson P (2011) Secondary seed dispersal by dung beetles in an Amazonian forest fragment of Colombia: influence of dung type and edge effect. *Integrative Zoology* 6:399-408.
- Santos-Heredia C, Andresen E, Zárate DA (2010) Secondary seed dispersal by dung beetles in a Colombian rain forest: effects of dung type and defecation pattern on seed fate. *Journal of Tropical Ecology* 355-364.
- Sarmiento-Garcés R, Amat-García G (2009) Escarabajos del género *Dichotomius* Hope 1838 (Scarabaeidae: Scarabaeinae) en la Amazonía colombiana. *Revista de la Academia Colombiana de Ciencias* 33:285-296.
- Shepherd VE, Chapman CA (1998) Dung beetles as secondary seed dispersers: impact on seed predation and germination. *Journal of Tropical Ecology* 199-215.



- Silva RJ, Storck-Tonon D, Vaz-de-Mello FZ (2016) Dung beetle (Coleoptera: Scarabaeinae) persistence in Amazonian forest fragments and adjacent pastures: biogeographic implications for alpha and beta diversity. *Journal of insect conservation* 20:549-564.
- Slade EM, Mann DJ, Villanueva JF, Lewis OT (2007) Experimental evidence for the effects of dung beetle functional group richness and composition on ecosystem function in a tropical forest. *Journal of Animal Ecology* 76:1094-1104.
- Thompson K (2000) The functional ecology of soil seed banks. *Seeds: the ecology of regeneration in plant communities* 2:215-235.
- Urrea-Galeano LA, Andresen E, Coates R, Mora-Ardila F, Ibarra-Manríquez G (2019) Dung beetle activity affects rain forest seed bank dynamics and seedling establishment. *Biotropica* 51:186-195.
- Vander-Wall SB, Longland WS (2004) Diplochory: are two seed dispersers better than one? *Trends in ecology & evolution* 19:155-161.
- Viegas G, Stenert C, Schulz UH, Maltchik L (2014) Dung beetle communities as biological indicators of riparian forest widths in southern Brazil. *Ecological Indicators* 36: 703-710.
- Vulinec K (2002) Dung Beetle Communities and Seed Dispersal in Primary Forest and Disturbed Land in Amazonia. *Biotropica* 34:297-309.
- Wrobel A, Zwolak R (2017) Deciphering the effects of disperser assemblages and seed mass on patterns of seed dispersal in a rodent community. *Integrative Zoology* 12:457-467.



CAPÍTULO IV

VIABILIDAD Y GERMINACIÓN DE SEMILLAS PROVENIENTES DE UN FRAGMENTO DE BOSQUE RIPARIO DE LOS ANDES COLOMBIANOS

RESUMEN

Los escarabajos coprófagos son reconocidos por su papel como dispersores secundarios de semillas, lo que puede favorecer la supervivencia de las semillas, así como el establecimiento de plántulas, jugando un papel clave en el mantenimiento y resiliencia de bosques naturales. La actividad de estos insectos puede alterar procesos de germinación de semillas debido a que las relocalizan bajo el suelo, modificando sus condiciones microclimáticas. La germinación de semillas es el estadio más importante en la supervivencia de las plantas, sin embargo, son pocos los estudios que determinan la viabilidad y germinación de semillas enterradas por estos insectos. Con el fin de determinar la viabilidad y la germinación de dos tipos de semillas (grande y pequeña), provenientes de un lugar donde se registró la presencia de escarabajos coprófagos; y determinar la profundidad óptima de germinación respecto a la profundidad de entierro, seleccionamos semillas de *Myrsine* sp. y *Psychotria* sp. por su alta representatividad en los bosques riparios de los Andes colombianos. Para evaluar la profundidad óptima de germinación, sembramos las semillas de cada especie a 15 profundidades diferentes bajo condiciones controladas. Aunque las semillas fueron viables, no se evidenciaron indicios de germinación a ninguna profundidad, por lo que atribuimos esto a factores intrínsecos de las semillas como longevidad corta o latencia endógena, que se presenta por la presencia de embriones poco desarrollados. La germinación de semillas depende de diversas variables bióticas (maduración de semillas, paso por el tracto digestivo de mamíferos, profundidad de entierro mediada por escarabajos) y abióticas (temperatura, incidencia de luz, humedad, disponibilidad de oxígeno) que varían en función del contexto en el que se encuentren. A pesar de las dificultades para medir todas las variables, recomendamos realizar estudios futuros que determinen el impacto de los efectos mencionados en este estudio, sobre la germinación de semillas dispersadas por escarabajos coprófagos.

Palabras Clave: Embrión, *Ex situ*, Latencia endógena, Profundidad.

INTRODUCCIÓN

Las semillas son estructuras complejas conformadas de manera general por el embrión y el endospermo que otorga los nutrientes necesarios para el desarrollo y el crecimiento de la plántula (Suárez y Melgarejo 2010). La fase de germinación constituye la etapa más vulnerable del desarrollo de las plantas, debido a que son susceptibles a la depredación,



competencia por densidad y condiciones ambientales cambiantes (Harper et al. 1970). Para que una semilla tenga éxito de germinación, debe atravesar un proceso compuesto por varias fases: absorción de agua, activación de metabolismo, elongación del embrión y ruptura de la testa para la salida de la rádula (Suárez y Melgarejo 2010).

El proceso de germinación de semillas está influenciado por factores tanto internos como externos, siendo la viabilidad del embrión, uno de los factores internos más importantes, mientras que los factores externos más relevantes son la disponibilidad hídrica que regula la tasa de absorción de agua de la semilla, la temperatura que afecta la velocidad de las reacciones enzimáticas y el transporte de las sustancias de reserva (Carasso et al. 2011), el grosor de la testa que permite la permeabilidad de agua y el intercambio gaseoso (Finch-Savage y Leubner-Metzger 2006), y la profundidad de enterramiento que determina la disponibilidad de luz y oxígeno para la semilla (Andresen y Levey 2004; Suárez y Melgarejo 2010; Griffiths et al. 2016).

En ambientes naturales, esta profundidad está determinada por la presencia de animales que desempeñan funciones ecológicas importantes, como la dispersión secundaria de semillas y el establecimiento de un banco de las mismas (Urrea-Galeano et al. 2019). Un claro ejemplo de esto, son los escarabajos coprófagos (Scarabaeidae: Scarabaeinae) que entierran semillas bajo el suelo, interviniendo con la probabilidad de germinación de semillas (Vander-Wall y Longland 2004; Andresen 2005; Deminicis et al. 2009). De igual manera, se ha registrado un aumento de plántulas en sitios donde los escarabajos coprófagos permanecen activos (Ocampo-Castillo y Andresen 2018; Santos-Heredia y Andresen 2014). Estos insectos presentan características morfológicas y etológicas muy variadas que determinan la profundidad de entierro de las semillas y, por lo tanto, pueden afectar su porcentaje de germinación (Santos-Heredia et al. 2011; Braga et al. 2017).

A pesar de esto, son pocos los estudios que evalúan el efecto sobre las semillas ya enterradas en el suelo y el establecimiento de plántulas (Ocampo-Castillo y Andresen 2018; Urrea-Galeano et al. 2019), o que evalúen el porcentaje de germinación de semillas (Griffiths et al. 2016) luego de la intervención de los escarabajos coprófagos, ignorando que ocurre con las semillas enterradas a diferentes profundidades; por lo que es necesario hacer pruebas de viabilidad y germinación de las mismas. Por lo anterior, el objetivo de este trabajo fue determinar la viabilidad y germinación (en condiciones *ex situ*) de dos tipos semillas (grande y pequeña), provenientes de lugares donde se registró la presencia (capítulo II) y actividad (capítulo III) de escarabajos coprófagos en un bosque ripario del flanco oriental del PNNSY, así como establecer cuál era la profundidad óptima de germinación de las semillas respecto a la profundidad de entierro por parte de los escarabajos coprófagos en ambientes naturales.



MATERIALES Y MÉTODOS

Recolección de semillas

Recolectamos semillas de dos especies de árboles focales que abundaban en nuestro sitio de estudio, (ver Capítulos II y III) chacróna (Rubiaceae: *Psychotria*) y cucharo (Myrsinaceae: *Myrsine*) ambas semillas son dispersadas por animales frugívoros (Higuera et al. 2008; Medrano et al. 2014) (Anexo 3). Las semillas eran provenientes de un remanente de bosque ripario ubicado en el Parque Nacional Natural Serranía de Los Yariquíes (6°35' N - 73°21' W), a 2000 - 2200 m de elevación en el departamento Santander, Colombia. Se estableció un transecto lineal de 300 m durante febrero de 2019, y se escogieron semillas siguiendo las recomendaciones de Vulinec (2002) y Santos-Heredia et al. (2011), quienes mencionan que las semillas mayores de 5 mm pueden requerir especies de escarabajos grandes (> 10 mm) como los principales dispersores. Además, se consideraron estas semillas para simular el tamaño de las mismas reportados en trabajos previos (ver capítulo III), por lo cual *Psychotria* sp. se considera una semilla grande (5 mm) y *Myrsine* sp. pequeña (3 mm). Para extraer las semillas, se procedió a lavar los frutos colocándolos en un tamiz y mediante presión separamos las semillas del mucílago (Anexo 3). Las semillas se lavaron con abundante agua y se dejaron secar a la sombra por 24h. Posteriormente fueron separadas, contadas y almacenadas.

Viabilidad y Germinación

Las semillas se sembraron en las instalaciones del vivero de la Universidad Pedagógica y Tecnológica de Colombia ubicado en Tunja, Boyacá (05°33'051''N 73°21'30''O) a 2710 msnm. Se realizaron pruebas de viabilidad, colocando 50 semillas de cada especie, en cajas de Petri con papel absorbente humedecido con tetrazolio (

Figura 9A y B). Las cajas de Petri fueron selladas con papel aluminio (Fig. 8C) y se pusieron durante 3 horas a 35° C, siguiendo la metodología propuesta por Suárez y Melgarejo (2010).

Las semillas restantes se dejaron en agua por 24h para su hidratación, posteriormente se pusieron durante 3 minutos en hipoclorito de sodio al 70 % y fueron lavadas con agua destilada para escarificarlas químicamente siguiendo las recomendaciones de Manrique (2020, com. pers). La escarificación química se realizó con el fin de imitar el proceso natural que atraviesan las semillas en el tracto digestivo de los dispersores primarios como los primates (Baskin y Baskin 1998).

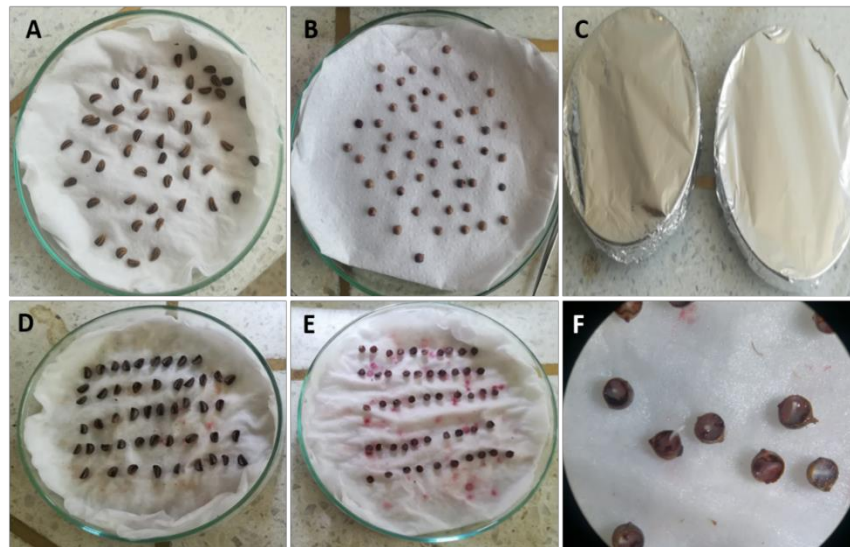


Figura 9. Prueba de viabilidad de semillas. A) y B) semillas divididas en 2 partes, con el embrión de cara al tetrazolio en papel absorbente. C) Semillas tapadas con papel aluminio para evitar interferencia de luz. D) y E) Semillas al cabo de 3 horas a 30 grados.

Las semillas se sembraron en tierra esterilizada, a una temperatura promedio de 30°C y se regaron cada 4 días para mantener la humedad del suelo constante. Con la finalidad de establecer cuál era la profundidad óptima de germinación de las semillas respecto a la profundidad de entierro por parte de los escarabajos coprófagos en ambientes naturales (ver capítulo III), se realizó un diseño experimental en el que utilizamos bolsas plásticas de 17 cm de alto y 8 cm de diámetro como unidades experimentales. A cada una le agregamos 15 cm de tierra y se sembró una semilla de *Myrsine* sp. (pequeña) y *Psychotria* sp. (grande) en cada centímetro de profundidad, incluyendo la superficie (N=16 para cada tipo de semilla). Se realizaron cinco réplicas para cada tratamiento como se observa en la Figura 10. Finalmente, se realizaron revisiones periódicas a intervalos de cuatro días durante cuatro meses para observar el porcentaje de semillas germinadas. A pesar de que las semillas dispersadas por escarabajos coprófagos permanecen en fragmentos de estiércol, las siembras no se realizaron en presencia de este, ya que autores como Griffiths et al. (2016) y Urrea-Galeano et al. (2019) reportan que el estiércol no tiene efectos significativos sobre la germinación; incluso, Milotić y Hoffmann (2016), reportaron que el excremento puede retardar el proceso germinativo de las semillas.

Inicialmente se tenía planteado determinar la capacidad y velocidad de germinación mediante los índices de capacidad de germinación (PG) y el índice de velocidad de germinación (IVG) (Moreno et al. 2006), sin embargo, estos se removieron porque la germinación para ambas semillas fue cero.

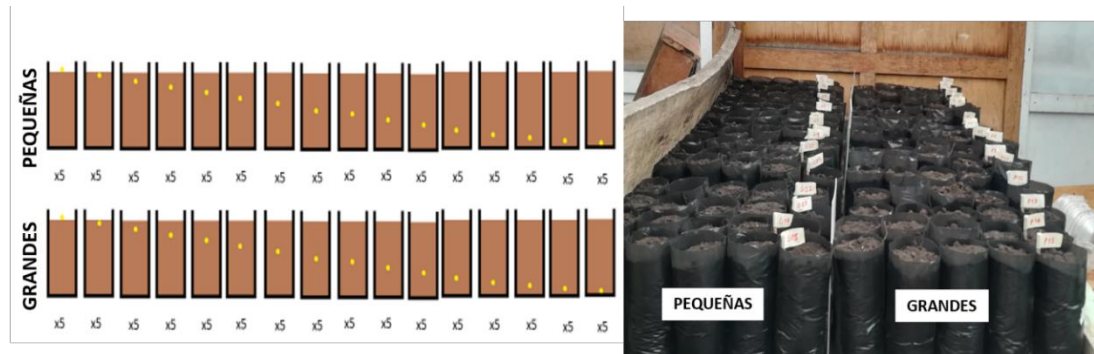


Figura 10. Procedimiento para determinar tasas de germinación de acuerdo a las profundidades observadas para cada tamaño de semilla en un bosque ripario del flanco oriental del Parque Nacional Natural Serranía de Los Yariquíes, Colombia.

RESULTADOS Y DISCUSIÓN

Las pruebas de tetrazolio mostraron semillas viables para ambas especies (*Myrsine* sp. = 75% y *Psychotria* sp. = 81%). Esta prueba determina efectivamente la viabilidad de las semillas en un tiempo corto (Das Virgens et al. 2019). Sin embargo, estos mismos autores reportaron un bajo porcentaje de germinación en semillas de la familia Rubiaceae pese a los altos valores de viabilidad. Parece que la prueba de tetrazolio determina si el embrión está vivo o no, pero no tiene en cuenta el potencial fisiológico de las semillas (Bezerra et al. 2015; Das Virgens et al. 2019) o el grado de madurez del embrión (Sosa-Luría et al. 2012), lo que posiblemente describe nuestros resultados de no germinación. Por lo tanto, recomendamos realizar investigaciones del potencial fisiológico de semillas, como complemento a las pruebas de viabilidad, para de esta forma asegurar pruebas de germinación exitosa.

No registramos indicios de germinación en ningún tratamiento al cabo de cuatro meses de seguimiento, según Norden et al. (2009) las especies de plantas tropicales presentan gran variación en los requisitos de germinación de sus semillas, por lo que son varias las razones por las cuales las semillas no germinaron *ex situ*. La primera que consideramos es la temperatura, ya que es una de las variables que mayor impacto genera al momento de germinar una semilla, debido a que puede afectar la velocidad de reacciones enzimáticas (Suárez y Melgarejo 2010), de modo que muchas semillas germinan únicamente bajo determinadas condiciones térmicas, aunque los demás factores, como humedad y luminosidad, sean favorables (Doria 2010). Es posible que, aunque se haya mantenido una temperatura constante bajo condiciones de invernadero (30 °C), las semillas geminen en un rango diferente de temperatura, ya que estas crecen naturalmente bajo condiciones de sombra generada por la cobertura del bosque ripario (Riaño et al. 2015). Además, el porcentaje de germinación depende de una temperatura óptima para cada especie según su distribución geográfica (Valverde-Rodríguez et al. 2019); por ejemplo, las semillas de Bromeliaceae germinan cerca de los 15 °C (Vadillo 2004);



mientras que las de Solanaceae no germinan a temperaturas por debajo de los 8 °C (Maldonado et al. 2002).

De acuerdo con López-Romero et al. (2016), la disponibilidad de agua y luz también actúan como factores limitantes en el proceso de germinación. De esta manera, posiblemente las semillas enterradas muy profundamente no germinaron debido a la ausencia total de luz. Además, de acuerdo con Urrea-Galeano et al. (2019) en los bosques tropicales la viabilidad de las semillas, la germinación y la emergencia de las plántulas disminuyen a medida que aumenta la profundidad del entierro de las semillas. Sin embargo, teniendo en cuenta que en nuestro experimento no se presentó germinación en ningún caso, pese a realizar los procesos pre-germinativos sugeridos por autores como Sánchez et al. (2001) y Varela y Arana (2011), es posible que la no germinación esté asociada a semillas con longevidad corta, donde las semillas deben encontrar rápidamente las condiciones microclimáticas óptimas para su germinación o de lo contrario mueren (Garwood, 1989); o a procesos intrínsecos de la semilla, como la dormancia o latencia endógena, que se puede producir cuando el embrión no se ha desarrollado por completo (Varela y Arana 2011). Probablemente, los frutos recogidos en campo no se encontraban plenamente maduros y, por lo tanto, el embrión de las semillas tampoco. Por esta razón, las pruebas de viabilidad mostraron semillas vivas, pero no aptas para germinar (Copeland y McDonald, 2012). Sin embargo, en condiciones naturales este efecto de no maduración puede ser eliminado por los dispersores primarios, ya que algunos animales frugívoros como los primates, parecen preferir alimentarse de frutos plenamente maduros como lo reportan Kunz y Linsenmair (2007).

El proceso germinativo en ambientes naturales también puede estimularse por otros factores como la fricción con partículas del suelo (Thomas y Allison 1975) promovida por el movimiento de los escarabajos coprófagos (ver capítulo 3). Asimismo, los efectos generados por el tracto digestivo de los dispersores primarios, puede jugar un papel fundamental para la activación de las semillas (Calviño-Cancela 2004). Incluso, algunos autores argumentan que la actividad de los escarabajos coprófagos podría incrementar la tasa de germinación a través de otros mecanismos como los cambios en las características fisicoquímicas del suelo (permeabilidad, aireación, calidad y cantidad de nutrientes, pH entre otros; Nichols et al. (2008); Urrea-Galeano et al. (2019)). Sin embargo, estudios como los de Griffiths et al. (2016), demuestran que las semillas dispuestas en ambientes naturales tienen éxito de germinación bajo, inicialmente en este trabajo los autores habían propuesto trabajar con cinco especies, pero solo pudieron trabajar con una sola especie porque la emergencia de las otras especies fue demasiado baja para permitir el análisis.

CONCLUSIONES Y RECOMENDACIONES

La no germinación de semillas en nuestro estudio pudo presentarse por factores intrínsecos de las semillas como la latencia endógena o la longevidad corta. Es importante



tener en cuenta que los requisitos de germinación de las semillas en los bosques tropicales son variables, por lo que recomendamos realizar investigaciones que determinen cuales especies se podrían beneficiar o no, por la actividad de los escarabajos coprófagos. Asimismo, recomendamos realizar los estudios de germinación de semillas enterradas por escarabajos coprófagos *in situ*, con el fin de mantener las condiciones ambientales iguales. Teniendo en cuenta que varios efectos como el potencial fisiológico de las semillas o la escarificación mecánica por partículas del suelo no se evaluaron en nuestra investigación, sugerimos realizar estudios que tengan en cuenta las variables bióticas y abióticas que determinan la germinación de las semillas dispersadas por escarabajos coprófagos.

BIBLIOGRAFÍA

- Andresen E Levey D (2004) Effects of dung and seed size on secondary dispersal, seed predation, and seedling establishment of rain forest trees. *Oecologia* 139:45–54. doi:10.1007/s00442-003-1480-4
- Andresen E, (2005) Interacción entre primates, semillas y escarabajos coprófagos en bosques húmedos tropicales: un caso de diplocoria. *Universidad y Ciencia*, Núm.Esp.(II), pp.73–84.
- Baskin CC, Baskin JM (1998) *Seeds. Ecology, biogeography, and evolution of dormancy and germination*. Academic Press. San Diego, U.S.A. 666 p.
- Bezerra DK., Silva GZ, Nascimento LC, Bruno RL, Medeiro JG (2015) Extração da mucilagem em sementes de *Genipa americana* L. visando o potencial fisiológico. [Mucilage extraction in seeds of *G. americana* L. with a view to physiological potential]. *Revista Ciência Agronômica*, 46, 786-791.
- Braga RF, Carvalho R, Andresen E, Anjos DV, Alves-Silva E, Louzada J (2017) Quantification of four different post-dispersal seed deposition patterns after dung beetle activity. *Journal of Tropical Ecology* 33:407-410.
- Calviño-Cancela M (2004) Ingestion and dispersal: direct and indirect effects of frugivores on seed viability and germination of *Corema album* (Empetraceae). *Acta Oecologica*, 26(1), 55-64.
- Carasso V, Hay FR, Probert RJ, Mucciarelli M (2011) Temperature control of seed germination in *Fritillaria tubiformis* subsp. *moggridgei* (Liliaceae) a rare endemic of the South-west Alps. *Seed Science Research*, 21(1), 33.
- Copeland LO, McDonald MF (2012) *Principles of seed science and technology*. Springer Science & Business Media.
- Dalling JW (2002) *Ecología de semillas. Ecología y conservación de bosques neotropicales*, Editora LUR, Catargo, Costa Rica 345-375.
- Das Virgens PB, Conceição TA, Barbosa RM (2019) Tetrazolium test to evaluate viability and vigour in *Genipa americana* seeds. *Seed Science and Technology*, 47(3), 307-318.



- Deminicis BB, Vieira HD, Araújo SA, Jardim JG, Pádua FT, Chambela Neto A (2009) Dispersão natural de sementes: importância, classificação e sua dinâmica nas pastagens tropicais. *Archivos de zootecnia* 58:35-58.
- Doria JR (2010) Generalidades sobre las semillas: su producción, conservación y almacenamiento. *Cultivos Tropicales*, 31(1), 74-85
- Faccini D, Vitta J (2007) Efecto de la profundidad de siembra, cobertura de rastrojo y ambiente térmico sobre la germinación y emergencia de *Amaranthus quitensis* K. *Agriscientia*, 24(1).
- Finch-Savage WE, Leubner-Metzger G (2006) Seed dormancy and the control of germination. *New phytologist*, 171(3), 501-523.
- Garwood NC (1989) Tropical soil seed banks: a review. En: Leck M, Parker VT, Simpson R. (eds.). *Ecology of soil seed banks*. Academic Press, EEUU. pp.149-209
- Griffiths HM, Bardgett RD, Louzada J, Barlow J (2016) The value of trophic interactions for ecosystem function: dung beetle communities influence seed burial and seedling recruitment in tropical forests. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 283:20161634.
- Harper JL (1977) *Population biology of plants*. Academic Press. London.
- Higuera EE, Gutiérrez VC, Mondragón DF, Alvarado CL (2008) Caracterización y valoración del potencial de regeneración del banco de semillas germinable de la reserva forestal Cárpatos (Guasca, Cundinamarca). *Colombia forestal*, 11, 45-70.
- Kunz BK, Linsenmair KE (2007) Changes in baboon feeding behavior: maturity-dependent fruit and seed size selection within a food plant species. *International Journal of Primatology*, 28(4), 819-835.
- Laskowski L, Bautista D (2002) Efecto de la escarificación y profundidad de siembra sobre la germinación y emergencia de *malphigia emarginata* DC. *Bioagro* 14:77-83.
- León R, Agüero R (2001) Efecto de la profundidad del suelo en *Rottboellia cochinchinensis* (Lour) Clayton en caña de azúcar (*Saccharum officinarum* L.). *Agronomía mesoamericana*, 65-69.
- López-Romero JM, Riaño K, Briones O (2016) Germinación y frecuencia de esporofitos de dos especies simpátricas de *Blechnum* (Blechnaceae). *Acta botánica mexicana*, (117), 47-58.
- Maldonado C, Pujado E, Squeo F (2002) Effect of water availability during the growth of *Lycopersicon chilense* on the capacity of their seeds to germinate at different temperatures and concentrations of mannitol and Na Cl. *Revista Chilena de Historia Natural*, 75(4), 651-660.
- Medrano-Nájera R, Ramírez-Pinero M, Guevara-Sada S (2014) Una mirada a la dispersión de semillas en las excretas de mamíferos. *Cuadernos de Biodiversidad*. 46: 19-28.
- Milotić T, Hoffmann M (2016) Reduced germination success of temperate grassland seeds sown in dung: consequences for post-dispersal seed fate. *Plant Biology*, 18(6), 1038-1047.



- Moreno F, Plaza GA, Magnitskiy SV (2006) Efecto de la testa sobre la germinación de semillas de caucho (*Hevea brasiliensis* Muell.). *Agronomía Colombiana*, 24(2), 290-295.
- Norden N, Daws MI, Antoine C, Gonzalez MA, Garwood NC, Chave J (2009) The relationship between seed mass and mean time to germination for 1037 tree species across five tropical forests. *Functional Ecology*, 23, 203–210.
- Ocampo-Castillo J, Andresen E (2018) Interacciones entre semillas y escarabajos del estiércol (Scarabaeinae) en un bosque tropical seco. *TIP. Revista especializada en ciencias químico-biológicas*, 21(1), 24-33.
- Riaño K, Briones O, Pérez-García B (2015) Spore germination of three tree fern species in response to light, water potential, and canopy openness. *American Fern Journal* 105: 59-72.
- Sánchez JA, Orta R, Muñoz BC (2001) Tratamientos pregerminativos de hidratación-deshidratación de las semillas y sus efectos en plantas de interés agrícola. *Agronomía Costarricense*, 25(1), 67-91.
- Santos-Heredia C, Andresen E, Zárate DA (2010) Secondary seed dispersal by dung beetles in a Colombian rain forest: effects of dung type and defecation pattern on seed fate. *Journal of Tropical Ecology* 355-364.
- Santos-Heredia C, Andresen E (2014) Upward movement of buried seeds: another ecological role of dung beetles promoting seedling establishment. *Journal of Tropical Ecology* 409-417.
- Sosa-Luría D, Chávez-Servia JL, Mondragón-Chaparro D, Estrada-Gómez JA, Ramírez-Vallejo P (2012) Viabilidad y germinación de semillas de seis especies de *Tillandsia* (bromeliaceae) de Oaxaca, México. *Revista fitotecnia mexicana*, 35(SPE5), 37-42.
- Suárez D, Melgarejo LM (2010) Biología y germinación de semillas. *Experimentos en fisiología vegetal*, 13-25.
- Thomas P, Allison J (1975) Seed dormancy and germination in *R. exaltata*. *Journal of Agricultural Science, Cambridge* 85: 12-134.
- Urrea-Galeano LA, Andresen E, Coates R, Mora-Ardila F, Ibarra-Manríquez G (2019) Dung beetle activity affects rain forest seed bank dynamics and seedling establishment. *Biotropica* 51:186-195.
- Vadillo G, Suni M, Cano A (2004) Viabilidad y germinación de semillas de *Puya Raimondii Harms* (Bromeliaceae). *Revista Peruana de Biología*, 11, 71-78
- Valverde-Rodríguez K, Morales CO, García EG (2019) Germinación de semillas de *Crescentia alata* (Bignoniaceae) en distintas condiciones de temperatura, luminosidad y almacenamiento. *Revista de Biología Tropical*, 67(2 SUPL), S120-S131.
- Vander-Wall SB, Longland WS (2004) Diplochory: are two seed dispersers better than one? *Trends in ecology & evolution* 19:155-161.
- Varela SA, Arana V (2011) Latencia y germinación de semillas. *Tratamientos pregerminativos. Sistemas Forestales Integrados*, 3, 1-10.



CONCLUSIONES GENERALES

Los fragmentos de bosques riparios inmersos en paisajes fragmentados, son coberturas vegetales de gran importancia para el mantenimiento no solo de la biodiversidad de insectos como los escarabajos coprófagos, sino también para la diversidad de rasgos funcionales que sustentan las funciones ecológicas y el aprovisionamiento de servicios ecosistémicos como la dispersión secundaria de semillas. En este estudio demostramos que durante la época seca los bosques riparios otorgan un refugio importante para los escarabajos coprófagos, que encuentran recursos gracias a la fructificación constante de la vegetación, aumentando la presencia de mamíferos y en consecuencia, de estiércol para sus necesidades. En este periodo las inundaciones son menores, favoreciendo el mantenimiento de la diversidad taxonómica y funcional de escarabajos coprófagos en los relictos de bosque ripario.

Los escarabajos coprófagos participan de manera activa en la dispersión secundaria de semillas en los bosques riparios de los andes colombianos y esa dispersión varía en función de los atributos taxonómicos y funcionales del ensamble. Resaltamos la importancia de algunas especies como *D. satanas* por su eficiencia para relocalizar semillas de diferentes tamaños, actuando como una especie de gran valor ecológico en ecosistemas fragmentados. Además, al ser generalista tienen la capacidad de soportar hábitats perturbados como bordes o fragmentos relictuales de bosques naturales en matrices agrícolas o ganaderas, manteniendo el aprovisionamiento de estas funciones en ambientes dominados por humanos.

Las semillas dispersadas por escarabajos coprófagos atraviesan varias etapas que determinan el éxito de su germinación. En este estudio, la no germinación pudo presentarse por factores intrínsecos de las semillas como la latencia endógena o la longevidad corta, que son variables de difícil control. Sin embargo, pese a no encontrar semillas germinadas a ninguna profundidad, se puede asumir que en ecosistemas de alta montaña donde las semillas suelen ser más pequeñas, los escarabajos coprófagos grandes podrían afectar su tasa de germinación, al enterrarlas muy profundamente como se reportó en este estudio, más aun, teniendo en cuenta que las semillas pequeñas (< 5 mm) presentan recursos limitados para atravesar grandes capas de tierra. No obstante, es posible que estos escarabajos estén haciendo un valioso aporte al banco de semilla, generando efectos favorables a largo plazo para los ecosistemas.



RECOMENDACIONES

Teniendo en cuenta que los remanentes de bosque ripario como los que encontramos en los andes colombianos, representan un recurso importante a los ensambles de escarabajos coprófagos y otras comunidades de fauna, recomendamos incorporar estos fragmentos ribereños en estrategias y mecanismos de conservación para que amortigüen la pérdida de biodiversidad y de funciones ecológicas.

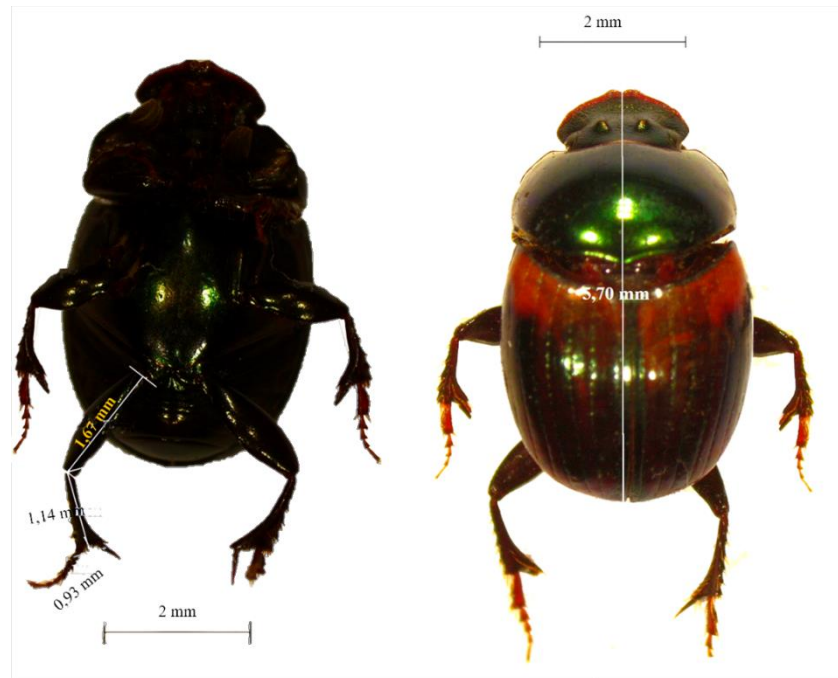
Por otro lado, recomendamos ahondar en investigaciones que evalúen la interacción planta-frugívoro-escarabajo en ecosistemas de media y alta montaña, donde las características de los grupos interactuantes son muy diferentes a los trabajos existentes (diferente composición de mastofauna, escarabajos coprófagos más pequeños, tamaños de semilla más pequeños, entre otras).

Finalmente, en cuanto a los procesos de germinación de semillas dispersadas por escarabajos coprófagos, es importante tener en cuenta que las especies de plantas tropicales presentan gran variación de requisitos germinativos, por lo que recomendamos realizar investigaciones que determinen cuales especies se podrían beneficiar o no, por la actividad de estos insectos.



ANEXOS

Anexo 1. Medidas de tamaño corporal y pata posterior de los escarabajos coprófagos utilizadas como rasgos funcionales (*Canthidium* sp 1).

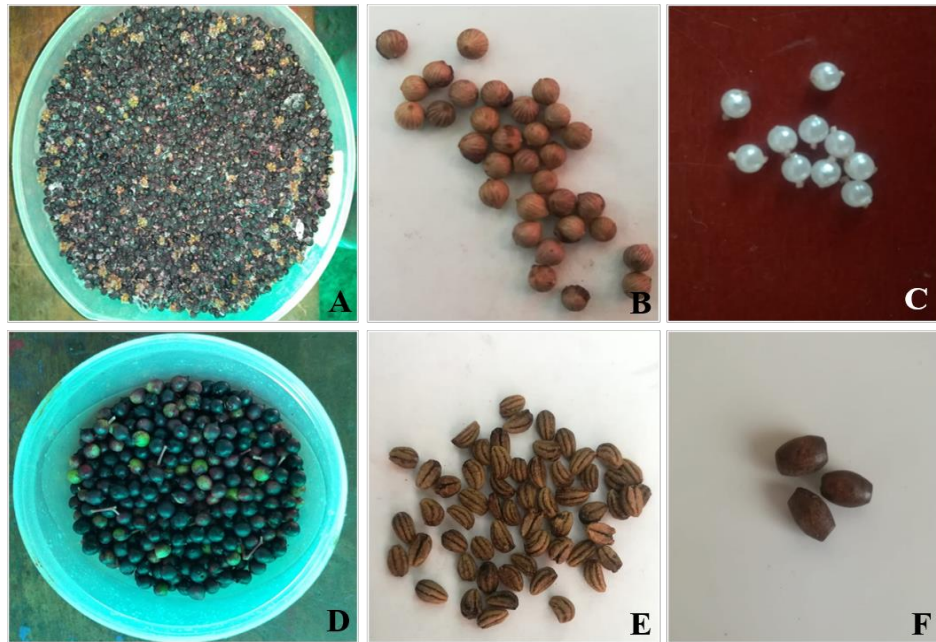


Anexo 2. Mesocosmos experimentales utilizados en campo, para evaluar la Dispersión Secundaria de Semillas por escarabajos coprófagos en un fragmento de bosque ripario del PNNSY

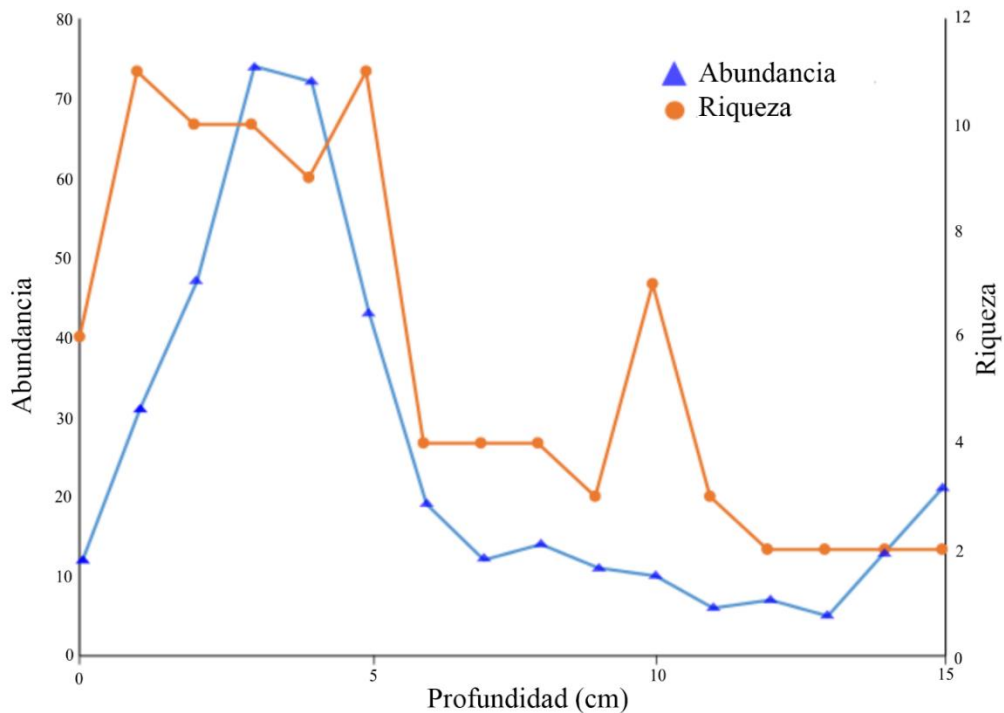




Anexo 3. Semillas utilizadas en los experimentos. A) Frutos de *Myrsine* sp. B) Semillas reales de *Myrsine* sp, recolectadas en campo. C) Semillas artificiales como imitadores de semillas de *Myrsine* sp. D) Frutos de *Psychotria* sp. E) Semillas reales de *Psychotria* sp. F) Semillas reales de *Psychotria* sp.



Anexo 4. Riqueza y abundancia de escarabajos coprófagos registrados en diferentes profundidades de los mesocosmos experimentales ubicados en el bosque ripario del PNNSY.





Anexo 5. Valor de significancia (valor P) y coordenadas de los rasgos funcionales de los escarabajos coprófagos en el Análisis de Correspondencia (CA).

Functional traits	CA1	CA2	r ²	Pr(>r)
Body_Size	0.94833	-0.31728	0.8860	0.038 *
Back_Leg_Length	0.92611	-0.37725	0.8163	0.016*
Paracoprid	0.1213	0.2769	--	--
Telecoprid	-0.8256	-17.407	--	--
Endocoprid	-0.4782	-15.212	--	--
Relocation strategy	--	--	0.4277	0.492
Relocation strategy* Body_Size	0.64194	-0.76675	0.4986	0.37
Relocation strategy* Leg_Length	0.54519	-0.83831	0.5092	0.369

Signif. codes: 0 '****' 0.001 '**' 0.01 '*' 0.05 '.' 0.1 ' ' 1