

# ESTRUCTURA POBLACIONAL DE DOS ESPECIES DE *Dichotomius* HOPE, 1838 (COLEOPTERA: SCARABAEINAE) EN UN PAISAJE CAFETERO DE LOS ANDES OCCIDENTALES DE COLOMBIA, RISARALDA

Sebastián Villada-Bedoya<sup>1</sup>, Carlos A. Cultid-Medina<sup>2</sup>

## Resumen

Los escarabajos coprófagos son un grupo de insectos ampliamente reconocido como indicador ecológico de perturbación antrópica, por lo cual cuentan con una gran cantidad de información a nivel de los ensamblajes. En contraste, aún son escasos los estudios a nivel poblacional y apenas se ha empezado a entender cómo la fragmentación y transformación de sus hábitats afecta la estructura y dinámica de las poblaciones de Scarabaeinae. En este trabajo se examinaron algunos aspectos sobre la estructura poblacional de dos especies de Scarabaeinae típicas del paisaje cafetero en los Andes occidentales de Colombia (*Dichotomius* cf. *satanas* y *D.* cf. *alyattes*). Entre agosto de 2010 y febrero de 2011, en dos localidades cafeteras de Risaralda, se instalaron seis transectos de ecotono cada uno compuesto por 15 trampas de caída no letales cebadas con una mezcla de excremento humano y cerdo. Cada mes las trampas estuvieron activas durante 48 horas, con revisión cada 24 horas. En cada revisión los especímenes de ambas especies se marcaron con el método de perforaciones en los élitros. Se marcaron 1723 individuos, de los cuales 73 fueron recapturados (43 de *D.* cf. *alyattes* y 30 de *D.* cf. *satanas*). El tamaño poblacional estimado fue diferente entre especies y localidades, así como la densidad promedio osciló entre 26,4 y 172,2 ind/km<sup>2</sup>. Ambas especies presentaron una proporción de los sexos similar (-1:1) y mostraron diferencias en sus preferencias de hábitat: *D.* cf. *satanas* tendió a mantenerse en el interior del bosque; mientras que *D.* cf. *alyattes* usa de forma extensiva el ecotono bosque — café de sol.

**Palabras clave:** captura-recaptura, cultivos de café de sol, bosque nublado, tamaño poblacional, método de Schumacher & Eschmeyer.

<sup>\*</sup> FR: 14-X-16. FA: 6-IV-2017.

<sup>1</sup> M.Sc. Grupo de Investigación en Biodiversidad y Recursos Naturales —BIONAT—, Universidad de Caldas, Manizales, Colombia. \*Autor para correspondencia: [escarasebas@gmail.com](mailto:escarasebas@gmail.com).

<sup>2</sup> Ph.D. Grupo de Investigación en Biodiversidad y Recursos Naturales —BIONAT—, Universidad de Caldas, Manizales, Colombia. Wildlife Conservation Society, Cali, Colombia. E-mail: [carlos.cultid@gmail.com](mailto:carlos.cultid@gmail.com).

## CÓMO CITAR:

VILLADA-BEDOYA, S. & CULTID-MEDINA, C.A., 2017.- Estructura poblacional de dos especies de *Dichotomius* Hope, 1838 (Coleoptera: Scarabaeinae) en un paisaje cafetero de los Andes occidentales de Colombia, Risaralda. *Bol. Cient. Mus. Hist. Nat. Univ. Caldas*, 21 (1): xx-xx. DOI: 10.17151/bccm.2017.21.1.16

## POPULATION STRUCTURE OF TWO SPECIES OF *Dichotomius* HOPE, 1838 (COLEOPTERA: SCARABAEINAE) IN A COFFEE LANDSCAPE OF THE WESTERN ANDES OF COLOMBIA, RISARALDA

### Abstract

Dung beetles are a group of insects widely recognized as ecological indicators of anthropic disturbance, reason why they count with a lot of information at the level of the assemblies. In contrast, population-based studies are still scarce and little has been understood on how fragmentation and transformation of their habitats affect the structure and dynamics of Scarabaeinae populations. Some aspects of the population structure of two typical Scarabaeinae species (*Dichotomius* cf. *satanas* and *D. cf. alyattes*) of the coffee landscape in the Western Andes of Colombia are examined in this paper. Between August 2010 and February 2011, six ecotone transects, each one consisting of 15 non-lethal pitfall traps, primed with a mixture of human and pig excrement, were installed in two coffee growing locations of Risaralda. Each month the traps were active for 48 hours and were inspected every 24 hours. Specimens of both species were labeled with the elytron drilling method in each inspection. A total of 1723 individuals were marked of which 73 were recaptured (43 *D. cf. alyattes* and 30 *D. cf. satanas*). The estimated population size differed between species and locations, and the average density ranged between 26.4 and 172.2 ind/km<sup>2</sup>. Both species had similar gender ratio (-1:1) and showed differences in their habitat preferences: *D. cf. satanas* tended to stay inside the forest, while *D. cf. alyattes* used extensively ecotone forest – sun coffee.

**Key words:** capture-recapture, sun grown coffee, cloudy forest, population size, Schumacher & Eschmeyer method.

### INTRODUCCIÓN

Los escarabajos coprófagos (Scarabaeinae) son un grupo de insectos tropicales que cuentan con una relativa larga historia de investigación (HALFFTER & MATHEWS, 1966; HANSKI & CAMBEFORT, 1991; CULTID-MEDINA et al., 2014). Esto se debe a que son ampliamente reconocidos como un grupo indicador ecológico de perturbación antrópica (HALFFTER & FAVILA, 1993; SPECTOR, 2006). En el neotrópico, estos insectos son altamente sensibles a la pérdida de la cobertura de bosque (FERR & HINGRAT, 2004; ESCOBAR et al., 2007) y su desaparición puede tener consecuencias negativas en el funcionamiento de los ecosistemas debido a que participan en la remoción y fragmentación mecánica de la materia orgánica (i.e., excremento y carroña). Este papel ecológico acelera el reciclaje de nutrientes, aeración del suelo, dispersión secundaria de semillas y en sistemas ganaderos reducen la incidencia de endo y ectoparásitos (NICHOLS et al., 2008; GIRALDO et al., 2010).

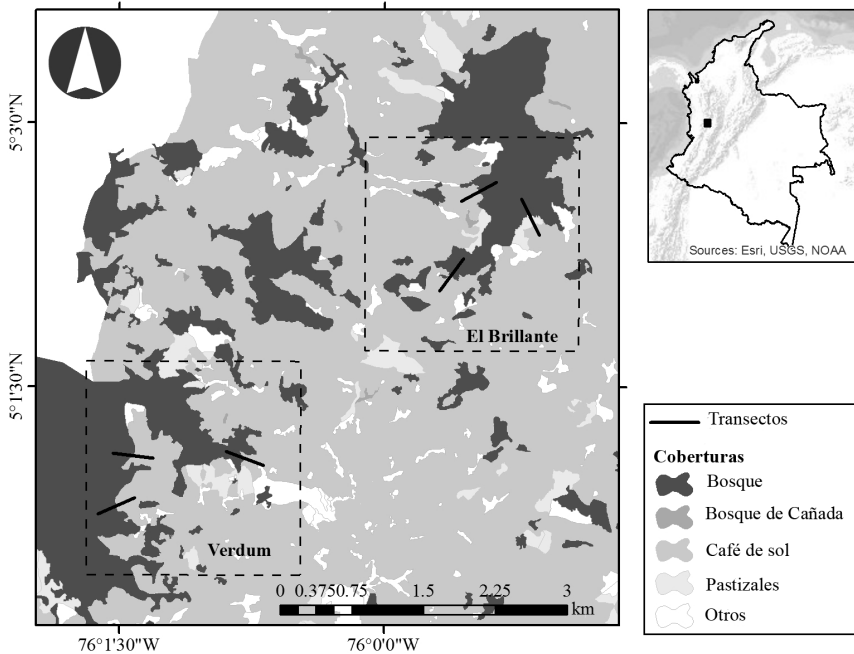
Gran parte de la información disponible sobre los escarabajos coprófagos deriva de estudios ecológicos a nivel de los ensamblajes (comparación de riqueza de especies entre hábitats o usos del suelo) (PECK & FORSYTH, 1982; GILL, 1991; ESCOBAR & CHACÓN, 2000). En contraste, existe poca información sobre la estructura y dinámica poblacional de los Scarabaeinae (HANSKI & GILPIN, 1991; ARRELLANO et al., 2008; NORIEGA & ACOSTA, 2011; CULTID-MEDINA et al., 2015). De hecho, para el neotrópico, tan solo existen dos trabajos que evalúan de forma extensiva la estructura poblacional de las especies y cómo los individuos se mueven a través de diferentes coberturas vegetales a escala del paisaje (ARELLANO et al., 2008; CULTID-MEDINA et al., 2015). Por tal motivo, incrementar nuestro conocimiento sobre aspectos poblacionales de los escarabajos coprófagos permitirá complementar el diagnóstico ecológico en paisajes con alta demanda antrópica.

El desarrollo de este trabajo se realizó en el marco del macroproyecto: “Escarabajos coprófagos del Eje Cafetero (2008-2012)”. En detalle, los resultados hacen parte de la exploración de métodos para el marcaje de Scarabaeinae en los Andes (MARTÍNEZ-QUINTERO et al., 2013) y sobre cómo las especies se mueven a escala del ecotono bosque — café de sol (VILLADA-BEDOYA et al., 2017) y a escala paisaje (CULTID-MEDINA et al., 2015). Por tanto, este trabajo tiene como objetivo contribuir al conocimiento a nivel poblacional de los escarabajos coprófagos de los Andes colombianos; para ello se examinaron algunos aspectos sobre la estructura poblacional de dos especies de Scarabaeinae (*Dichotomius* cf. *satanas* y *D.* cf. *alyattes*) y se exploró cómo los individuos de ambas especies se mueven a través del ecotono bosque — café de sol.

## MATERIALES Y MÉTODOS

### Área de estudio

Este trabajo se realizó en dos localidades ubicadas en los Andes occidentales de Colombia, en jurisdicción de Risaralda, municipios de la Celia y Santuario (5°2'34.8" N; 75°59'27" W y 5°0'47.9" N; 76°1'29.7" W, respectivamente) (Figura 1). Se definió un área de influencia de muestreo de aproximadamente 500 hectáreas por localidad, abarcando un rango altitudinal entre 1724 y 1925 m, el cual comprende la zona de vida del bosque húmedo premontano (bmh-PM), con una temperatura entre 15 y 20 °C y una precipitación entre 2142 y 904 mm anuales (HOLDRIDGE, 1982). En ambas localidades de estudio, las coberturas vegetales dominantes fueron fragmentos de bosque nublado y cultivos de café de sol (Figura 1).



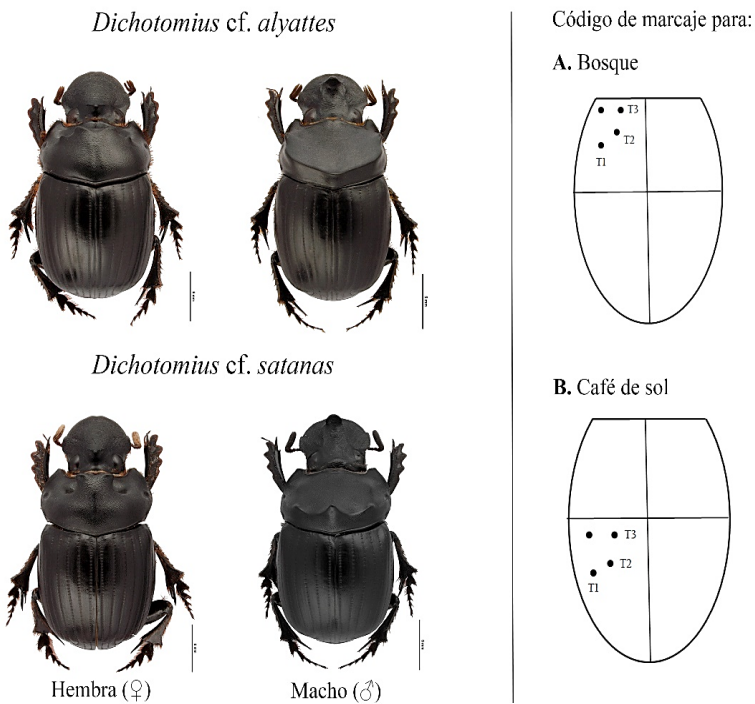
**Figura 1.** Localización del área de estudio en el departamento de Risaralda. Se presentan las localidades de trabajo (Verдум y El Brillante) y los principales usos del suelo en cada localidad.

### Diseño de muestreo y marcaje de escarabajos coprófagos

En cada localidad se instalaron tres transectos lineales perpendiculares al ecotono bosque — café de sol con una extensión de 420 m (Figura 1). Cada transecto estuvo constituido por 15 trampas de caída no letales (CULTID et al., 2012) separadas entre sí por 30 m: siete trampas hacia el interior de bosque; una trampa justo en el borde físico entre el bosque y café de sol y siete trampas hacia el café de sol. El muestreo se realizó durante un período de siete meses (entre agosto de 2010 y febrero de 2011), se usó como cebo una mezcla de excremento humano y de cerdo (proporción 7:3, respectivamente) (ESCOBAR, 1994; LARSEN & FORSYTH, 2005), las trampas permanecieron cebadas por 48 horas con revisiones a las 24 y 48 horas.

Se marcaron dos de las especies más grandes y comunes en paisajes cafeteros de los Andes centro-occidentales de Colombia (CULTID et al., 2012; CULTID-MEDINA & ESCOBAR, 2016): *D. cf. satanas* (0,43 g) y *D. cf. alyattes* (0,31 g) (Figura 2). Hasta el momento no existe consenso sobre la identidad de especies colombianas de *Dichotomius*, por lo tanto su separación se realizó con la ayuda de taxónomos colombianos. Ambas

especies son coprófagas, pero presentan diferencias en sus preferencias de hábitat: *D. cf. satanas* tiende a ser más abundante al interior de parches de bosque grandes (> 10 ha); mientras que *D. cf. alyattes* se ha capturado en parches de bosque de diferentes tamaños y cultivos de café de sol (CULTID et al., 2012; CULTID-MEDINA et al., 2015, CULTID-MEDINA & ESCOBAR, 2016). Los individuos se marcaron con un código de perforaciones en los élitros (ROSLIN, 2000) que solo permitió determinar el transecto y hábitat de marcaje, más no distinguir un individuo de otro (Figura 2). Los especímenes se marcaron en cada momento de revisión de las trampas de caída por transecto y localidad de muestreo. En el momento del marcaje se registró el sexo de los especímenes y una vez marcados fueron liberados a 120 m del borde al interior de la cobertura donde fueron capturados.



**Figura 2.** Especies marcadas de escarabajos coprófagos. Se presentan los códigos de marcaje según la cobertura y el transecto: **A.** Bosque: código de puntos ubicados en el cuadrante superior izquierdo del élitro izquierdo y **B.** Café de sol: código de puntos ubicados en el cuadrante inferior izquierdo del élitro izquierdo. El código es formado por parejas de agujeros donde: T1= transecto 1; T2= transecto 2 y T3= transecto 3. Fotos: Juan Carlos Ortiz ©.

## **Análisis de datos**

Se aplicó una prueba chi-cuadrado para determinar si el número de individuos de cada especie dependió de la cobertura vegetal (bosque y/o café de sol), este análisis se hizo con el programa StatGraphics V16.2.04. De forma complementaria se examinó gráficamente la distribución de los sexos por especies, teniendo en cuenta el total de especímenes capturados y recapturados.

Debido a que el protocolo de marcaje no estuvo dirigido a discriminar la historia de recaptura por individuo, y a que el presente estudio tiene carácter exploratorio, el tamaño poblacional ( $N$ ) de ambas especies se estimó con el modelo de SCHUMACHER & ESCHMEYER (1943); el cual es un método robusto y muy útil para modelos ecológicos (SEBER, 1982). Este modelo asume poblaciones cerradas y se usa bajo los siguientes supuestos: las marcas no se pierden durante el estudio; la captura de un animal no afecta su posterior probabilidad de recaptura; no se presentan nacimientos, muertes, inmigraciones o emigraciones durante el tiempo de muestreo y en un muestreo, todos los animales en la población tienen la misma probabilidad de ser capturados (SEBER, 1982). En este sentido, el modelo asume que se presenta una relación lineal entre la proporción de individuos marcados en cada muestreo y el número total de individuos previamente marcados:

$$N = \sum \frac{M_i^2 n_i}{M_i m_i}$$

Donde  $n_i$  es el número total de individuos capturados en el tiempo  $i$ ,  $m_i$  es el número de individuos recapturados en el tiempo  $i$  y  $M_i$  es el valor acumulado de  $n_i$  menos lo que se recapturó ( $m_i$ ) en el día  $i$ . Los intervalos de confianza se obtuvieron por medio de la distribución de Poisson, ya que el número de recapturas fue menor a 50 individuos por especie en cada localidad (BADII et al., 2012).

## **RESULTADOS Y DISCUSIÓN**

Al final de los seis meses de muestreo se marcaron 1723 individuos (1137 individuos de *D. cf. alyattes* y 586 de *D. cf. satanas*) (Tabla 1).

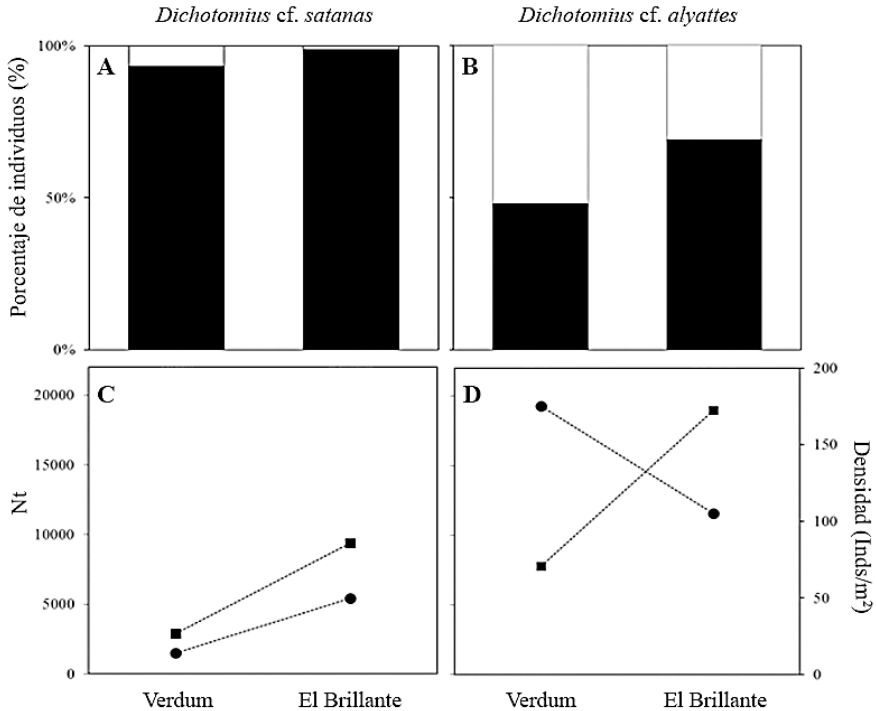
**Tabla 1.** Se presenta el número de individuos marcados y recapturados de cada especie en cada muestreo, localidad y cobertura.

Muestreo	Especie	Verdum		El Brillante	
		Marcados (Recapturados)		Marcados (Recapturados)	
		Bosque	Café de sol	Bosque	Café de sol
ago-10	<i>Dichotomius cf. satanas</i>	18 (0)	2 (0)	93 (0)	0 (0)
	<i>Dichotomius cf. alyattes</i>	31 (0)	26 (0)	156 (0)	55 (0)
sep-10	<i>Dichotomius cf. satanas</i>	24 (3)	0 (0)	89 (7)	0 (2)
	<i>Dichotomius cf. alyattes</i>	43 (1)	40 (1)	93 (7)	33 (0)
nov-10	<i>Dichotomius cf. satanas</i>	17 (0)	5 (0)	64 (2)	1 (1)
	<i>Dichotomius cf. alyattes</i>	24 (1)	31 (0)	60 (5)	28 (1)
dic-10	<i>Dichotomius cf. satanas</i>	26 (3)	2 (0)	36 (6)	1 (0)
	<i>Dichotomius cf. alyattes</i>	17 (0)	15 (0)	63 (8)	37 (0)
ene-11	<i>Dichotomius cf. satanas</i>	17 (2)	1 (0)	92 (3)	0 (1)
	<i>Dichotomius cf. alyattes</i>	28 (0)	24 (0)	74 (8)	44 (4)
feb-11	<i>Dichotomius cf. satanas</i>	24 (1)	0 (0)	81 (4)	2 (0)
	<i>Dichotomius cf. alyattes</i>	25 (0)	43 (1)	90 (1)	48 (0)
Total		294 (11)	189 (2)	991 (51)	249 (9)
Total <i>Dichotomius cf. satanas</i>		126 (9)	10 (0)	455 (22)	4 (4)
Total <i>Dichotomius cf. alyattes</i>		168 (2)	179 (2)	536 (29)	245 (5)

El análisis de chi-cuadrado indicó que la abundancia de ambas especies dependió de la cobertura vegetal (*D. cf. satanas*:  $X^2 = 15,42$ , g.l. = 1,  $p = 0,0001$ ; *D. cf. alyattes*:  $X^2 = 50,49$ , g.l. = 1,  $p = 0,0000$ ). *D. cf. satanas* fue más abundante en el bosque en ambas localidades, mientras que *D. cf. alyattes* presentó abundancias similares entre bosque y café de sol en Verdum y mayor abundancia en el bosque de El Brillante (~ 50 % de la captura total en esa localidad) (Figura 3A y B). Aunque es clara la preferencia de ambas especies por el bosque, *D. cf. alyattes* fue dominante en ambas coberturas. Esto se debe a que esta especie puede usar de forma extensiva paisajes agrícolas dominados por cultivos de café de sol (CULTID-MEDINA et al., 2015; CULTID-MEDINA & ESCOBAR, 2016).

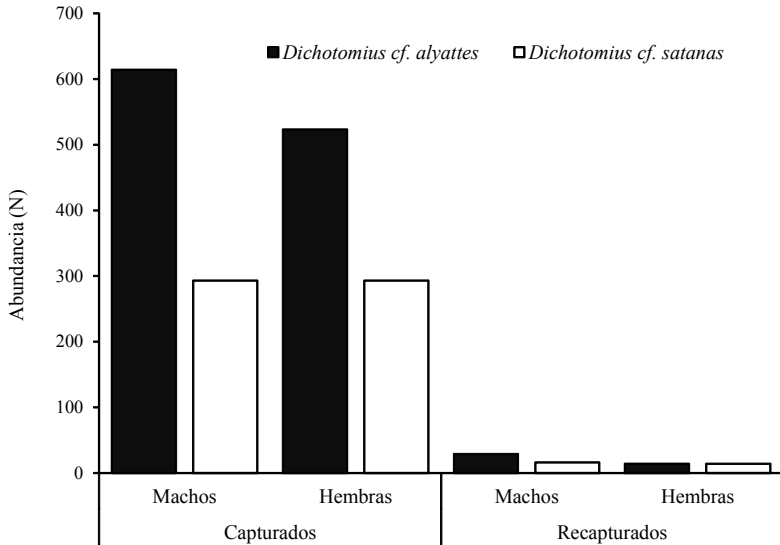
Se recapturaron 73 individuos, de los cuales 43 corresponden a *D. cf. alyattes* y 30 de *D. cf. satanas* (Tabla 1). Tanto para los individuos marcados como recapturados, la proporción de sexos se mantuvo similar en ambas especies (Figura 4), lo cual coincide con lo reportado por otros estudios que evaluaron aspectos poblacionales de escarabajos coprófagos (ARELLANO et al., 2008; NORIEGA & ACOSTA, 2011). Según el método de SCHUMACHER & ESCHMEYER (1943), en ambas localidades, la abundancia estimada ( $N_t$ ) de *D. cf. alyattes* (Verdum:  $19290 \pm 18$  Inds; El Brillante:  $11556 \pm 14$  Inds) fue considerablemente mayor a la de *D. cf. satanas* (Verdum:  $1498 \pm 7$  Inds; El Brillante:  $5435 \pm 7$  Inds) (Figura 3C y D). A pesar de las limitaciones del protocolo de marcaje implementado en este estudio, y del método de estimación

del tamaño poblacional, la abundancia estimada para *D. cf. alyattes* está dentro del rango reportado por CULTID-MEDINA et al. (2015: 247 — 25600 Inds); quienes aplicaron un protocolo de marcaje-recaptura sistemático y extensivo en la misma zona de estudio e implementaron un método de estimación que asume poblaciones abiertas (i.e., modelo Jolly-Seber), donde la tasa de supervivencia se calcula suponiendo que la migración y la mortalidad de los individuos son iguales (JOLLY, 1965; SEBER, 1982).



**Figura 3.** A. y B. Porcentaje del número de individuos marcados de cada especie en bosque (barras negras) y café de sol (barras blancas) en cada localidad. C. y D. Abundancia estimada (Nt, círculos negros) y densidad de individuos (cuadros negros) de ambas especies por localidad.





**Figura 4.** Abundancias de *D. cf. alyattes* y *D. cf. satanas* (machos y hembras) capturados y recapturados (se presentan los datos agrupados de ambas localidades).

Se reportaron individuos de *D. cf. alyattes* marcados en bosque y capturados en café de sol, y viceversa, lo cual indica que la movilidad de los escarabajos en cada localidad estuvo restringida al transecto original donde fueron capturados y nunca se registró un individuo en un transecto diferente (distancia entre transectos > 500 m) y mucho menos individuos capturados en una localidad diferente (distancia entre localidades > 2 km). En el caso de *D. cf. satanas* tan solo un individuo marcado en bosque fue recapturado en café de sol, esto corrobora su preferencia por el interior de bosque. Por otra parte, y a diferencia de *D. cf. satanas*, la abundancia estimada de *D. cf. alyattes* se reduce con respecto a la densidad de individuos al pasar de Verdum a El Brillante (Figura 3C y D). Ello probablemente se relaciona con la alta capacidad de dispersión de *D. cf. alyattes*, lo cual podría reducir la competencia con *D. cf. satanas* al interior del parche de bosque.

A pesar de que el método de marcaje no permite estimar otros parámetros poblacionales (e.g., tasa de mortalidad o tasa de movimiento), los resultados de este trabajo sugieren que el paisaje agrícola muestreado presenta características ambientales importantes para las poblaciones de ambas especies. Particularmente *D. cf. satanas* parece ser una especie más sensible, que requiere parches de bosque grandes (> 100 ha) para persistir en el paisaje. En este sentido, es necesario implementar un protocolo de marcaje que permita determinar en detalle la dinámica poblacional de *D. cf. satanas*; que para la zona de estudio podría ser una especie indicadora positiva de la 'salud' de los parches de bosque.

Independientemente del protocolo de marcaje implementado, para avanzar en el conocimiento sobre la dinámica poblacional de las especies colombianas de Scarabaeinae, es necesario superar el alto porcentaje de incertidumbre taxonómica que existe para el grupo (CULTID-MEDINA et al., 2014; MEDINA & GONZÁLEZ, 2014). Por esta razón, los resultados de este trabajo no pueden ser extrapolados a otras localidades del país hasta que no se resuelva la identidad taxonómica de las especies marcadas. No obstante, este estudio ratifica que las especies grandes de escarabajos coprófagos (> 30 g) (Figura 2) pueden ser modelos ecológicos adecuados para evaluar aspectos importantes en la conservación y manejo de la biodiversidad en mosaicos agrícolas tal como el empobrecimiento de procesos ecosistémicos a nivel del suelo y conectividad funcional a escala de paisaje.

## AGRADECIMIENTOS

Al apoyo financiero y académico otorgado por Wildlife Conservation Society (WCS) programa Colombia y a la Fundación John D. and Catherine T. MacArthur. A la Universidad de Caldas, y en especial al Departamento de Ciencias Biológicas, por permitirnos trabajar en las instalaciones del Laboratorio de Colecciones Biológicas. A la Dra. Claudia Medina y a Arturo González por su colaboración en la identificación de las especies, y a todas las personas que de una u otra forma se involucraron en el desarrollo de este trabajo.

## REFERENCIAS

- ARELLANO, L., LEÓN-CORTÉS, J.L. & OVASKAINEN, O., 2008.- Patterns of abundance and movement in relation to landscape structure: A study of a common scarab (*Canthon cyanellus cyanellus*) in Southern Mexico. *Landscape Ecol.*, 23: 69-78.
- BADII, M.H., GUILLEN, J., LANDEROS, E., CERNA, Y. & VALENZUELA, J., 2012.- Muestreo por métodos de captura-recaptura. *Daena*, 7 (1): 97-125.
- CULTID, C.A., MEDINA, C.A., MARTÍNEZ, B., ESCOBAR, A.F., CONSTANTINO, L.M. & BETANCUR, N., 2012.- *Escarabajos coprófagos (Scarabaeinae) del Eje Cafetero: guía para el estudio ecológico*. WCS Colombia, CENICAFÉ, Federación Nacional de Cafeteros.
- CULTID-MEDINA, C.A., LOBO, J.M., MEDINA, C., GONZÁLEZ, A., ESCOBAR, F. & CHACÓN, P., 2014.- Completitud del inventario de escarabajos coprófagos (Coleoptera: Scarabaeinae) en la Ecorregión del Eje Cafetero, Colombia. *Rev. Colomb. Entomol.*, 40 (1): 111-119.
- CULTID-MEDINA, C.A., MARTÍNEZ-QUINTERO, B.G., ESCOBAR, F. & CHACÓN, P., 2015.- Movement and population size of two dung beetle species in an Andean agricultural landscape dominated by sun-grown coffee. *J. Insect Conserv.*, 19 (4): 617-626.
- CULTID-MEDINA, C.A. & ESCOBAR, F., 2016.- Assessing the ecological response of dung beetles in an agricultural landscape using number of individuals and biomass in diversity measures. *Environ. Entomol.*, 45 (2): 310-319.
- ESCOBAR, F., 1994.- Excremento, coprófagos y deforestación en bosques de montaña al suroccidente de Colombia: Tesis, Universidad del Valle, Cali, Colombia.
- ESCOBAR, F. & CHACÓN, P., 2000.- Distribución espacial y temporal en un gradiente de sucesión de la fauna de escarabajos coprófagos (Scarabaeinae, Aphodiinae) en un bosque tropical montano, Nariño-Colombia. *Rev. Biol. Trop.*, 48: 961-975.
- ESCOBAR, F., HALFFTER, G. & ARELLANO, L., 2007.- From forest to pasture: An evaluation of the influence of environment and biogeography on the structure of dung beetle (Scarabaeinae) assemblages along three altitudinal gradients in the Neotropical region. *Ecography*, 30: 193-208.
- HALFFTER, G. & FAVILA, M.E., 1993.- The Scarabaeinae (Insecta: Coleoptera) an animal group for analyzing, inventorying and monitoring biodiversity in tropical rainforest and modified landscapes. *Biology International*, 27: 15-21.
- FERR, F. & HINGRAT, Y., 2004.- Effects of forest fragmentation on a dung beetle community in French Guiana. *Conserv. Biol.*, 19: 1103-1112.
- GILL, B.D., 1991.- Dung beetles in tropical American forest: 211-239 (en) HANSKI, I. & CAMBEFORT, Y., (ed.) *Dung beetle ecology*. Princeton University Press, New Jersey.

- GIRALDO, C., ESCOBAR, F. CHARÁ, J.D. & CALLE, Z., 2010.- The adoption of silvopastoral systems promotes the recovery of ecological processes regulated by dung beetles in the Colombian Andes. *Insect. Conserv. Diver.*, 4: 115-122.
- HALFFTER, G. & MATHEWS, E.G., 1966.- The natural history of dung beetles of the subfamily Scarabaeinae (Coleoptera: Scarabaeidae). *Acta Zoológica Mexicana*, 12 (14): 1-312.
- HANSKI, I. & CAMBEFORT, Y., 1991.- Spatial processes: 283-304 (en) HANSKI, I. & CAMBEFORT, Y. (ed.) *Dung beetle ecology*. Princeton University Press, New Jersey.
- HANSKI, I. & GILPIN, M., 1991.- Metapopulation dynamics: Brief History and conceptual domain. *Biol. J. Linn. Soc.*, 42: 3-16.
- HOLDRIDGE, L.R., 1982.- *Ecología basada en zonas de vida*. Instituto Interamericano de Cooperación de la Agricultura.
- JOLLY, G.M., 1965.- Explicit estimates from capture–recapture data with both death and immigration–stochastic model. *Biometrika*, 52: 225-247.
- LARSEN, T. & FORSYTH, A., 2005.- Trap spacing and transect design for dung beetle biodiversity studies. *Biotropica*, 37: 322-325.
- MARTÍNEZ-QUINTERO, B.G., CULTID-MEDINA, C.A. & RUDAS-GRAJALES, J.C., 2013.- Método para marcar escarabajos coprófagos (Coleoptera: Scarabaeidae) y su implementación en los Andes de Colombia. *Acta Zoológica Mexicana*, 29 (2): 448-451.
- MEDINA, C. & GONZÁLEZ, A., 2014.- Escarabajos coprófagos de la subfamilia Scarabaeinae: 194-215 (en) PIZANO, C. & GARCÍA, H. (ed.) *El bosque seco tropical en Colombia*. Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt, Bogotá.
- NICHOLS, E., SPECTOR, S., LOUZADA, J., LARSEN, T., AMÉZQUITA, S., FÁVILA, M.E. & THE SCARABAEINAE RESEARCH NETWORK., 2008.- Ecological functions and ecosystems services provided by Scarabaeinae dung beetles. *Biol. Conserv.*, 141 (6): 1461-1474.
- NORIEGA, J.A. & ACOSTA, A., 2011.- Population size and dispersal of *Sulcophanaeus leander* (Coleoptera: Scarabaeidae) on riverine beaches in the Amazonian region. *J. Trop. Ecol.*, 27: 111-114.
- PECK, S.B. & FORSYTH, A., 1982.- Composition, structure and competitive behaviour in a guild of Ecuatorian rain forest dung beetles (Coleoptera: Scarabaeidae). *Can. J. Zool.*, 60: 1624-1634.
- ROSLIN, T., 2000.- Dung beetle movements at two spatial scales. *Oikos*, 91: 323-335.
- SEBER, G.A.F., 1982.- *The Estimation of Animal Abundance and Related Parameters*. Griffin editions.
- SCHUMACHER, F.X. & ESCHMEYER, R.W., 1943.- The estimation of fish population in lakes or ponds. *J. Tenn. Acad. Sci.*, 18: 228-249.
- SPECTOR, S., 2006.- Scarabaeinae dung beetles (Coleoptera: Scarabaeidae: Scarabaeinae) an invertebrate focal taxon for biodiversity research and conservation. *The Coleopterist Bulletin*, 5: 71-83.
- VAN NOUHUYS, S., 2009.- Metapopulation ecology. Disponible en: <http://www.ecb.cornell.edu/sdv2/www/data/uploads/pdf/metapopulation-els-2009.pdf>.
- VILLADA-BEDOYA, S., CULTID-MEDINA, C.A., ESCOBAR, F., GUEVARA, R. & ZURITA, G., 2017.- Edge effects on dung beetle assemblages in an Andean mosaic of forest and coffee plantations. *Biotropica*, 49 (2): 195-205.