

# Patrones de respuesta de Scarabaeinae a las actividades de manejo en bosques naturales tropicales<sup>1</sup>

Los bosques manejados tienen mayor riqueza y diversidad de Scarabaeinae que el control, e incluyen especies poco abundantes que no se encuentran en el bosque control. Este patrón puede estar relacionado con los mayores niveles de heterogeneidad ambiental que presentan los bosques manejados, donde se conservan las especies “propias del interior del bosque” y se introducen nuevas.

Naikoa Aguilar-Amuchastegui  
Bryan Finegan  
Bastiaan Louman  
Diego Delgado



Foto: Proyecto/TRANSFORMA

<sup>1</sup> Basado en: Aguilar Amuchastegui, N. 1999. *Criterios e indicadores de sostenibilidad ecológica en manejo de bosques naturales: Validación del uso de dos grupos de insectos como verificadores.*

**Resumen**

Numerosos autores han propuesto el uso de los escarabajos estiercoleros (Scarabaeinae) como indicadores de los efectos de algunas actividades de manejo forestal, lo que exige establecer los patrones de respuesta del grupo a las actividades que se desea evaluar. En el presente trabajo se pretende describir esos patrones para las actividades de manejo en los bosques de la zona atlántica baja de Costa Rica. Para ello, se realizaron muestreos con trampas de foso en dos bosques bajo manejo certificado y un bosque control ubicado en la Estación Biológica La Selva. Los resultados indican que los bosques manejados son los más ricos y diversos e incluyen especies que no se encuentran en el bosque control y que son poco abundantes. Este patrón puede estar relacionado con los mayores niveles de heterogeneidad ambiental que presentan los bosques manejados, donde se conservan las "propias del interior del bosque" y se introducen especies nuevas. Aunque el estudio sólo abarcó dos bosques bajo manejo, los Scarabaeinae se presentan como una herramienta potencialmente útil para ser usada como indicador en esas condiciones porque tienen un patrón de respuesta consistente.

**Palabras clave:** Scarabaeinae, bosques manejados, diversidad, riqueza, composición, Costa Rica

**Abstract**

Several authors have proposed the use of the (Scarabaeinae) as indicators of forest management activities. Their use requires research into the response of this group, to management activities of interest. The objective of this study is to determine the response of the Scarabaeinae to forest management activities in the Atlantic region of Costa Rica. Insects were collected using pitfall traps in two forests under certified management and from a third intact forest which served as a control. The results indicate that the forests under management possess a larger number of individuals and at the same time more species diversity, including some not present in the control forest. This pattern could be related to greater site heterogeneity within the managed forests where conditions similar to those in intact forests can be found interspersed with small disturbances caused by tree harvesting and extraction. This site heterogeneity could favor the introduction of new species. This study indicates that members of the Scarabaeinae could be potentially useful as indicators of the effects of forest management on biodiversity, because their responses seem to be consistent among different studies.

Varios autores, con base en la biología de los escarabajos estiercoleros Scarabaeinae, han señalado su potencial como indicador para el análisis y la evaluación de los efectos de algunas perturbaciones del bosque (como el aprovechamiento, la aplicación de tratamientos silviculturales y la fragmentación) sobre las comunidades bióticas, porque cuenta con una alta diversidad de especies, con requerimientos de hábitat muy diversos, desde muy especializados hasta muy generalistas (Hill 1995, Anduaga y Halffter 1991, Klein 1989, Kirk 1992, Terrón *et al.* 1991, Halffter *et al.* 1992). Por ejemplo: las especies propias de los bosques tropicales difícilmente entran en zonas abiertas, clareadas, y a estas zonas llegan, resultado de procesos de disturbio, nuevas especies que no están presentes en las zonas de bosque no modificado; esto se debe, básicamente, a requerimientos microambientales específicos (Klein 1989). Por eso la composición de las especies presentes en el bosque y en las zonas clareadas es diferente (Halffter *et al.* 1992, Hill 1995 y Klein 1989).

Las especies exclusivas de bosque – que no se presentan en zonas abiertas – son las más afectadas por la apertura del dosel (Halffter *et al.* 1992). Estu-

dios como los de Klein (1989) y Anduaga y Halffter (1991) demuestran cómo la perturbación del bosque por efecto de la actividad humana puede provocar una reducción en el número de especies presentes.

Klein (1989) utilizó el gremio de los Scarabaeinae con el fin de evaluar efectos de perturbaciones. La extinción local de numerosas especies de pequeños y grandes mamíferos y la reducción de la fauna de aves y reptiles que ocurre en los ambientes perturbados, como los bosques fragmentados, hace que la oferta de alimento para los escarabajos disminuya, lo que provoca una reducción en la riqueza y diversidad de las poblaciones presentes (Klein 1989, Heinrich y Bartholomew 1979, Anduaga y Halffter 1991).

Resulta claro entonces que la composición del gremio de escarabajos estiercoleros en los bosques tropicales está íntimamente relacionada con la presencia de otros organismos, que les proveen de alimento, y con factores microclimáticos determinados por patrones de cobertura vegetal (Halffter *et al.* 1992, Kirk 1992, Klein 1989).

Con base en lo anterior y en otras características del gremio, como su estabilidad taxonómica (no presentan cambios frecuentes de clasificación) y la facilidad para muestrearlos e identificarlos a nivel de especie, el presente

trabajo pretende hacer una caracterización de la respuesta de estos insectos a las actividades de manejo en los bosques de bajura de la vertiente atlántica de Costa Rica y evaluar la posibilidad de utilizar los escarabajos estiercoleros como verificadores en evaluaciones rápidas de biodiversidad.

**Materiales y Métodos**

**Area de estudio.** El estudio se llevó a cabo en el Área de Protección Cordillera Volcánica Central, en el cantón de Sarapiquí, provincia de Heredia, Costa Rica, entre los 37 y los 350 msnm (Hartshorn y Hammel 1994, FUNDECOR 1993, 1994a, 1994b y 1996a). Se trabajó en dos bosques bajo manejo certificado (BM1 y BM2) y en un bosque control no intervenido, ubicado en la Estación Biológica La Selva (BLS). Los tres bosques están conectados con el Parque Nacional Braulio Carrillo.

De acuerdo con el Sistema de Clasificación de Zonas de Vida de Holdridge, los bosques corresponden a bosque muy húmedo tropical (bmh-T) (BM2) y bmh-T transición a basal (BLS y BM1) (FUNDECOR 1993, 1994a, 1994b, 1996a, 1996b). Los tres están ampliamente dominados por la especie *Pentaclethra macroleoba* (gavilán), con un 12%, un 19% y un 14% de los árboles con más de 10 cm dap en el bosque control, el BM1 y el BM2,

respectivamente (Hartshorn y Hammel 1994, Clark y Clark 1999, FUNDECOR 1999).

**Muestreo.** El muestreo se realizó durante seis meses, entre marzo y agosto de 1999. En cada bosque se instalaron dos transectos de 250 m de largo, con 200 m de distancia entre ellos, procurando que cubrieran el mosaico característico de los bosques evaluados. En cada transecto se ubicaron 10 trampas de foso ("pitfall traps") modificadas, cebadas con estiércol de cerdo, con 25 m de distancia entre ellas, por espacio de 48 horas cada mes (5760 horas-trampa/bosque). Los individuos colectados fueron identificados mediante el uso de claves, colecciones de referencia (INBio) y consulta a especialistas.

**Resultados**

En los tres bosques se registró un total de 712 escarabajos. En el BM1 se colectaron 219 individuos, pertenecientes a 21 especies; en el BM2 se colectaron 328, pertenecientes a 19 especies y en el BLS 165, pertenecientes a 13 especies.

**Curvas de acumulación de especies.** En la Figura 1 se aprecian las curvas aleatorizadas de acumulación de especies respecto del esfuerzo muestral (Estimate S v 5,0, Colwell 1997) que se elaboraron como aproximación a la estimación de la riqueza de especies presentes en cada bosque evaluado.

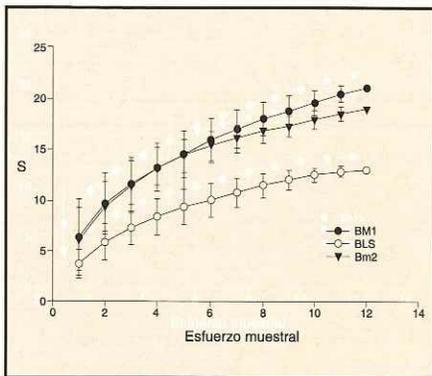


Figura 1. Curvas aleatorizadas de acumulación de especies.

Las curvas muestran claramente que los bosques manejados son más ricos que el BLS; el BM1, que es el bosque más intervenido, es también el más rico.

**Distribuciones rango-abundancia.**

Las distribuciones rango-abundancia (Magurran 1988) obtenidas con base en el logaritmo del porcentaje de individuos de cada especie respecto del total registrado por bosque (Figura 2) muestran que las comunidades de mariposas y de escarabajos presentes en los bosques estudiados son bastante diversas, complejas y con un número elevado de especies raras (con un solo registro).

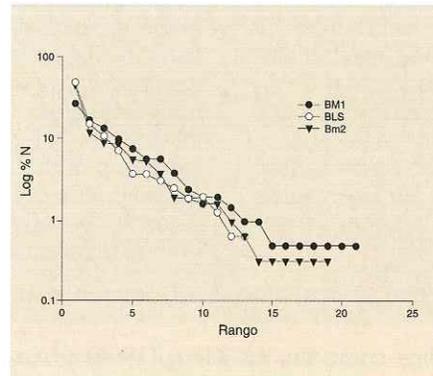


Figura 2. Distribuciones rango-abundancia

Las tres comunidades estudiadas muestran estructuras bastante semejantes (Figura 2). Las pendientes son similares, lo que hace pensar en niveles de diversidad cercanos. Sin embargo, en ambos bosques manejados se observa una larga cola de especies raras, que no se aprecia en la distribución obtenida para el bosque control. Nuevamente, las comunidades de los bosques manejados se diferencian del bosque control.

**Composición.** Los resultados obtenidos en los análisis generales de composición (Figura 3) muestran cómo las especies compartidas por los tres bosques son las más importantes para cada una de las comunidades evaluadas.

La mayoría de ellas son especies propias del interior del bosque. Por lo general, la mayor parte de las especies que no fueron registradas/colectadas en el BLS fueron "poco abundantes" (con menos de cinco registros) y algunas de ellas, "raras" (con un solo registro) dentro de la comunidad (Figura 3 y Cuadro 1).

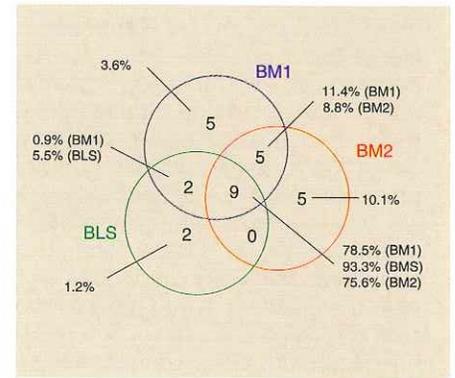


Figura 3. Análisis general de composición de especies de Scarabaeinae (el porcentaje se refiere al total de individuos registrados por bosque).

De las 28 especies colectadas, nueve fueron comunes a los tres bosques. Estas especies tienen marcada importancia en la composición de los tres bosques, sobre todo en el BLS, en el que sólo se registraron otras cuatro especies, dos de ellas únicamente en este bosque, lo que representa apenas el 1,2% del total de individuos colectados. Estas especies representan el 79, el 93 y el 76% de las especies registradas en el BM1, en el BLS y en el BM2, respectivamente (Figura 3).

Con base en la información autoecológica disponible, se puede decir que se trata de las especies propias del interior de estos bosques (Cuadro 1). Las otras especies registradas en los bosques manejados se caracterizan por ser, también, las especies "raras" hasta ahora mencionadas, poco comunes en las comunidades evaluadas; ellas constituyen las largas colas observadas en las distribuciones rango-abundancia cuya presencia diferencia a los bosques manejados del BLS (Figura 2).

**Conclusiones y discusión**

Los patrones de riqueza observados indican que los bosques aprovechados son los más ricos. Si bien la estructura general de las comunidades de cada bosque es similar, las largas colas de especies "raras" que se observan en los bosques manejados, que en el análisis de composición reflejan la incidencia de las actividades

de aprovechamiento sobre las comunidades evaluadas, indican que la comunidad de los Scarabaeinae permite diferenciar claramente los bosques manejados del bosque control.

En cuanto a la composición, se observó que las especies comunes a los tres bosques representan el mayor porcentaje de los individuos registrados en cada uno de ellos y que las especies "no compartidas" generalmente son las especies "raras", con características ecológicas que las vinculan con los disturbios causados por las actividades de aprovechamiento.

Aparentemente, la composición de la comunidad de Scarabaeinae en los bosques manejados mantiene las especies "propias del bosque" (Figura 3) e incorpora nuevas, no presentes en el bosque no intervenido, sin

alterar en gran medida la dominancia que las especies comunes a los tres bosques presentan dentro de las tres comunidades (Figura 3) ni la estructura general de la comunidad (Figura 2).

Klein (1989) encontró que, en la medida en que los ambientes boscosos son sometidos a regímenes de disturbio mayores (por ejemplo: mayores niveles de fragmentación, reducción del área boscosa), las comunidades de Scarabaeinae presentes tienden a tener un número mayor de especies "raras", no propias de los ambientes boscosos, con un número bajo de individuos. Si asociamos esto con los patrones de riqueza encontrados, tenemos un indicio de que una comunidad de Scarabaeinae registrada al interior de un bosque bajo manejo, con un elevado número de especies "raras" no pertenecien-

tes a la comunidad original, estaría reflejando elevados niveles de disturbio (Klein 1989). En nuestro caso, el BM1, que fue el que se sometió a un aprovechamiento más intensivo, con mayores niveles de disturbio, también fue el que presentó mayor riqueza de especies, con un número mayor de especies raras, seguido del BM2 y luego del BLS.

Llama la atención el hecho de que el nivel de importancia de las especies comunes a los tres bosques, consideradas en este estudio como las especies propias del bosque, disminuye comparativamente en los bosques manejados, en proporción similar respecto al nivel que representan en el BLS. En bosques fragmentados en Manaos (Brasil) y en México, Klein (1989) y Halfter *et al.* (1992) encontraron que el número de especies registradas al interior de los claros dentro del bosque es menor que el registrado en las áreas de bosque y que, en muchos casos, en estos bosques se presentan especies que se podría considerar "invasoras" (Halfter *et al.* 1992), con bajo número de individuos (especies "raras"). Con base en ello, se podría relacionar un elevado número de estas especies con la existencia de numerosas áreas abiertas dentro del bosque bajo estudio, siendo estas uno de los disturbios característicos del aprovechamiento forestal.

La mayoría de las especies registradas tanto en el BLS como en los bosques manejados han sido asociadas al estiércol y carroña de numerosas especies de mamíferos propias de los ambientes boscosos de la zona de estudio (Cuadro 1). Esto lleva a pensar que esas especies de mamíferos siguen ocurriendo de manera regular en los bosques manejados y si bien es difícil establecer en qué condiciones de conservación se encuentran sus comunidades, por lo menos es un buen indicador al respecto. Nummelin y Hanski (1989) reportan que en bosques manejados de Kibale, en Uganda, las especies de Scarabaeinae más abundantes registradas en los bosques evaluados son, como en el caso de este trabajo, comunes tanto en bosques manejados como sin intervención. También señalan que,



Foto: Bryan Finegan

La apertura del dosel a causa del aprovechamiento del bosque crea microhábitats nuevos que permiten la entrada al bosque de especies de insectos adaptadas a condiciones abiertas, contribuyendo al aumento de la riqueza de especies.

Especie	BM1	BLS	BM2	Características ecológicas
<i>Canthidium angusticeps</i>	21	81	39	Especie propia del interior del bosque, de amplia distribución (Costa Rica- Sudamérica) en zonas bajas. En Costa Rica entre los 0 y 400 msnm.
<i>Canthidium centrale</i>	2		5	Especie propia del interior del bosque, de amplia distribución. En Costa Rica 0 - 1500 msnm. Cacaotal, bosque secundario. Carroña de rata y heces de tapir.
<i>Canthidium haroldi</i>		1		Especie diurna, propia de zonas de bajura. Guatemala- Ecuador. En Costa Rica 100 - 1600 msnm. Bosque primario y bosque secundario. Carroña de rata, coati, <i>Alouatta</i> , <i>Opossum</i> y tapir.
<i>Canthidium vespertinum</i>	1			Especie de amplia distribución. En Costa Rica 100 - 2000 msnm. En La Selva: bosque secundario y cacaotal (Solís 1993).
<i>Canthon aequinoctialis</i>	58	12	151	Especie nocturna propia del interior del bosque, de amplia distribución (México - Colombia). En Costa Rica, entre los 0 y los 1750 msnm. Principalmente en zonas de bajura. Bosque primario, bosque secundario. Consume heces de coati, <i>Jaguarundi</i> y tapir. Hallada en carroña de <i>agouti</i> , pecarí y ratas.
<i>Copris incertus</i>	1	6		Especie nocturna, coprófaga, propia de zonas de bajura. México - Colombia. En Costa Rica 100 - 700 msnm. Bosque primario, cacaotal, bosque secundario, pastizal. Heces de vaca, caballo y tapir.
<i>Coprophanæus morenoi</i>	1	4	6	Especie de amplia distribución, principalmente en zonas medias (600-1000 msnm.). En Costa Rica de 0 - 1100 msnm.
<i>Deltochilum gibbosum</i>	1			Especie saprófaga, principalmente nocturna, propia del interior de todo tipo de bosques, escasa en ambientes intervenidos, rodadora, estrategia "r". Es atraída por estiércol de <i>Nassua narica</i> (mamífero menor). Tiene amplia distribución, sobre todo en zonas bajas. En Costa Rica 0 - 3400 msnm.
<i>Deltochilum pseudoparile</i>	4			Especie saprófaga, principalmente nocturna, propia del interior de todo tipo de bosques, sobre todo de zonas bajas. Estrategia "r". Es atraída por el estiércol de <i>Alouatta palliata</i> , <i>agouti</i> , pecarí y rata. Se le ha hallado en carroña de tamandúa. En Costa Rica, sobre todo en zonas de bajura (0-1450 msnm).
<i>Dichotomius favi</i>	3		5	Especie descrita en Costa Rica, propia de zonas muy bajas (0-250 msnm).
<i>Dichotomius satanas</i>	2	2	29	Especie saprófaga, nocturna, propia del interior del bosque, de muy amplia distribución (México- Perú y Ecuador) . En Costa Rica: 100 - 1500 msnm. Bosque primario, cacaotal, bosque secundario, pastizal. Es atraída por el estiércol de <i>Alouatta palliata</i> y <i>Nassua narica</i> , coati, <i>Ateles</i> y tapir.
<i>Eurysternus foedus</i>			1	Especie netamente coprófaga. De amplia distribución en zonas bajas 0-1800 msnm (Colombia). En Costa Rica: 0 - 800 msnm.
<i>Eurysternus mexicanus</i>			1	Especie generalista, más en bosque, principalmente coprófaga, muy atraída por el estiércol de <i>Alouatta palliata</i> y en menor medida, de <i>Nassua narica</i> . Amplia distribución (México - Colombia), sobre todo en zonas bajas. En Costa Rica 0-1250 msnm.
<i>Eurysternus plebejus</i>	16	6	1	Especie principalmente diurna, de amplia distribución en zonas bajas (México - Colombia, Venezuela). En Costa Rica 100-700 msnm. Bosque primario y cacaotal. Copronecrófaga. Carroña de <i>Agouti</i> , ratas, perezosos y <i>Tamandua</i> . Estiércol de caballo, <i>Alouatta</i> , <i>Ateles</i> y tapir.
<i>Ontherus sextuberculatus</i>			29	Especie principalmente de zonas bajas, 15-1100 msnm.
<i>Onthophagus acuminatus</i>	37	5	12	Especies muy común en zonas bajas. Costa Rica- Ecuador. En Costa Rica 10 - 700 msnm. Bosque primario, cacaotal y bosque secundario. Carroña de <i>Opossum</i> , pecarí y rata. Heces de coati, <i>Alouatta</i> , <i>margay</i> , <i>Ateles</i> y tapir.
<i>Onthophagus cryptodicranus</i>		1		Especie nueva (en descripción: A. Solís, INBio)
<i>Onthophagus limonensis</i>	5	24	6	Especie nueva (en descripción: A. Solís, INBio)
<i>Onthophagus nemorivagus</i>	1	3		Especie nueva (en descripción: A. Solís, INBio)
<i>Onthophagus nyctopus</i>	4	3	3	Especie propia de zonas medias bajas, principalmente alrededor de los 600 msnm. En Costa Rica: 100-1300 msnm. Bosque primario, cacaotal, bosque secundario.
<i>Onthophagus sp1</i>	1			-
<i>Onthophagus sp2</i>			1	-
<i>Onthophagus sp3</i>			1	-
<i>Pedardium pilossum</i>	12		2	Propia de zonas bajas. Costa Rica - Ecuador. Principalmente en la vertiente pacífica de Costa Rica: 0 - 1200 msnm. Bosque secundario y cacaotal. Heces de caballo, pecarí, perezoso y tapir.
<i>Phanaeus beltianus</i>	1			Especie diurna, propia de las zonas bajas del norte de Costa Rica al sur de Belice. 20-800 msnm. Principalmente alrededor de los 600 msnm. Heces de <i>Alouatta</i> , <i>Ateles</i> y tapir.
<i>Scatimus erinnyos</i>	8		17	-
<i>Uroxis sp.</i>	12		18	-
<i>Scatimus ovatus</i>	2	17	1	Especie nocturna, propia de zonas bajas. México - Colombia. En Costa Rica, principalmente en el norte, entre 15-1200 msnm. Bosque primario, cacaotal, bosque secundario y pastizal. Heces de caballo, vaca, <i>Alouatta</i> , <i>Ateles</i> y tapir.
TOTAL	219	165	328	

Fuentes: Howden y Young 1991, Köhlmann y Sánchez Colón 1984, Halfter *et al.* 1992, Estrada *et al.* 1993, A. Solís 1993, Martín-Piera y Lobo 1993, Montes de Oca y G. Halffter 1995, Medina y Kattan 1996, Escobar y Medina 1996, www.INBio.ac.cr/bims 1999.

tal como se observó en el estudio, la mayoría de los mamíferos propios de la zona usan ambos tipos de bosque. Por lo tanto, concluyen que las fuentes de alimento (estiércol) están disponibles en todos los bosques estudiados, que es la misma conclusión a la que se puede llegar con este estudio.

Con base en lo observado, puede afirmarse que la composición y estructura de la comunidad de Scarabaeinae presenta variaciones como respuesta a las actividades de aprovechamiento en los bosques estudiados. Por esta razón, podría pensarse en este gremio como una herramienta potencial para evaluar la respuesta de las comunidades bióticas (por ej. mamíferos) asociadas a este tipo de disturbios. Sin embargo, la falta de información más detallada sobre los requerimientos de hábitat y autoecología de las especies encontradas dificulta la interpretación de los resultados y pone de manifiesto la necesidad de profundizar en ese campo si se desea usar los Scarabaeinae para evaluaciones rápidas.

Dado que las especies nuevas, no registradas en el BLS y presentes en los bosques manejados, son a su vez especies "raras" en esas comunidades, debe hacerse un muestreo más intensivo en cuanto a número de transectos y de trampas para lograr su captura. Esto es algo que debe tenerse en cuenta a la hora de incluir a los Scarabaeinae como herramienta para evaluaciones rápidas de diversidad.

Por último, cabe aclarar que el presente estudio sólo evaluó dos bosques manejados y un área de control, por lo que resulta difícil generalizar los resultados obtenidos hacia la totalidad de los bosques de la zona. Es un estudio de caso que involucró bosques con una edad de aprovechamiento relativamente corta (4-5 años); lo ideal sería darles seguimiento a través del tiempo y complementar este trabajo con otros estudios en otros bosques para tener resultados más elocuentes y cercanos al proceso real que viven las comunidades de invertebrados dentro de ellos. 

**Literatura citada**

Anduaga, S; Halffter, G. 1991. Escarabajos asociados a madrigueras de roedores (Coleoptera: Scarabaeidae, Scarabaeinae). *Folia Entomológica Mexicana* 81: 185-197.

Clark D; Clark, D. 1999. Datos de parcelas Proyecto de Fijación de Carbono, Estación La Selva, Puerto Viejo, Sarapiquí, Costa Rica.

Colwell, RK. 1997. Estimates: Statistical estimation of species richness and shared species from samples. Version 5. Users guide and application published at <http://viceroy.ecb.uconn.edu/estimates>.

Escobar, F; Medina, CA. 1996. Coleópteros coprófagos (Scarabaeidae) de Colombia: estado actual de su conocimiento In Andrade, G.; Amat, G.; Fernández, F. *Insectos de Colombia*. Santafé de Bogotá. Academia Colombiana de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales. (Colección Jorge Álvarez Lleras. N° 10).

Estrada, A; Halffter, G; Coates-Estrada, R; Merit Jr DA. 1993. Dung beetles attracted to mammalian herbivore (*Alouatta palliata*) and omnivore (*Nassua narica*) dung in the tropical rain forest of Los Tuxtlas. *Journal of Tropical Ecology* 9(1): 47-54.

FUNDECOR. 1993. Plan de manejo de la finca propiedad de Antonio Tosi Bonilla. Puerto Viejo, Sarapiquí, Costa Rica, FUNDECOR.

FUNDECOR. 1994a. Plan de tratamientos silviculturales, Finca El Manú S.A. Puerto Viejo, Sarapiquí, Costa Rica, FUNDECOR.

FUNDECOR. 1994b. Informes de regencia, Finca El Manú S.A. Puerto Viejo, Sarapiquí, Costa Rica, FUNDECOR.

FUNDECOR. 1996a. Informe de regencia, Finca Antonio Tosi Bonilla. Puerto Viejo, Sarapiquí, Costa Rica, FUNDECOR.

FUNDECOR. 1996b. Mapa de ubicación de fincas asociadas. Puerto Viejo, Sarapiquí, Costa Rica, FUNDECOR.

FUNDECOR. 1999. Resultados de medición de parcelas permanentes. Información institucional. Puerto Viejo, Sarapiquí, Costa Rica. FUNDECOR.

Halffter, G; Favila, ME; Halffter, V. 1992. A comparative study of the structure of the scarab guild in mexican tropical rain forest and derived ecosystems. *Folia Entomológica Mexicana* 84: 131-156.

Hartshorn, GS; Hammel, BE. 1994. Vegetation and floristic patterns. In McDade, L.A.; Bawa, K.S.; Hespenheide, H.A.; Hartshorn, G.S. *La Selva: ecology and natural history of a neotropical rain forest*. London. The University of Chicago Press. 486 p.

Heinrich, B; Bartholomew, GA. 1979. The ecology of African dung beetle. *Scientific American* 241(5): 146-149, 151-154.

Hill, CJ. 1995. Linear strips of rain forest vegetation as potential dispersal corridors for rain forest insects. *Conservation Biology* 9(6): 1559-1566.

Howden, HF; Young, OP. 1991. Panamanian Scarabaeinae: taxonomy, distribution and habits (Coleoptera: Scarabaeinae). *Contributions of the American Entomological Institute*. 18 (1): 1-204.

Kirk, AA. 1992. Dung beetles (Coleoptera: Scarabaeidae) active in patchy forest and pasture habitats in Santa Cruz province, Bolivia, during spring. *Folia Entomológica Mexicana* 84:45-54.

Klein, BC. 1989. Effects of forest fragmentation on dung and carrion beetles communities in central

Amazonia. *Ecology* 70(6): 1715-1725.

Kohlmann, B; Sánchez Colón, S. 1984. Structure of a Scarabaeinae community: a numerical-behavioral study (Coleoptera: Scarabaeinae). *Acta Zoológica Mexicana* (ns) 2: 1-27.

Magurran, AE. 1988. *Ecological diversity and its measurement*. Princeton. Princeton University Press. 179 p.

Martin-Piera F; Lobo, JM. 1993. Altitudinal distribution patterns of copro-necrophage scarabaeoidea (Coleoptera) in Veracruz, Mexico. *The Coleopterist Bulletin* 47(4): 321-334.

Medina, CA; Kattan, GH. 1996. Diversidad de coleópteros coprófagos (Scarabaeinae) de la Reserva Forestal de Escalerete. *Cespedesía* 21(68): 89-102.

Montes de Oca, TE; Halffter, G. 1995. Daily seasonal activities of a guild of the coprophagous, burrowing beetle (Coleoptera Scarabaeidae Scarabaeinae) in tropical grassland. *Tropical Zoology* 8: 159-180.

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

Solís A. 1993. Los Scarabaeinae de la Estación Biológica La Selva. (Información no publicada)

Terrón, RA; Anduaga, S; Morón, MA. 1991. Análisis de la Coleóptero-fauna necrófila de la Reserva de la Biosfera "la Michila" Durango, México. *Folia Entomológica Mexicana* 81: 315-324.

*Naikoa Aguilar-Amuchastegui*  
Colombia  
Calle98a#56<sup>a</sup>-54  
Santafé de Bogotá, Colombia.  
Tel (0571) 253 7846

*Bryan Finegan*  
Cátedra Latinoamericana de Ecología en el Manejo de Bosques Tropicales  
CATIE 7170  
Turrialba, Costa Rica  
Tel. (506) 556-0401  
Fax: (506) 556-2430  
E-mail: [bfinegan@catie.ac.cr](mailto:bfinegan@catie.ac.cr)

*Bastiaan Louman*  
Proyecto TRANSFORMA  
CATIE 7170, Turrialba, Costa Rica  
Tel. (506) 556-2703  
Fax: (506) 556-7730  
E-mail: [blouman@catie.ac.cr](mailto:blouman@catie.ac.cr)

*Diego Delgado*  
Cátedra Latinoamericana de Ecología en el Manejo de Bosques Tropicales  
CATIE 7170  
Turrialba, Costa Rica  
Tel. (506) 556-0401  
Fax: (506) 556-2430  
E-mail: [ddelgado@catie.ac.cr](mailto:ddelgado@catie.ac.cr)