

Avances de investigación

Abundancia y diversidad de escarabajos coprófagos y mariposas diurnas en un paisaje ganadero en el departamento de Rivas, Nicaragua

Blas Hernández¹; Jean-Michel Maes²; Celia A. Harvey³; Sergio Vilchez¹; Arnulfo Medina¹; Dalia Sánchez¹

Palabras claves: bosques riparios; bosques secundarios; cercas vivas; charrales; cobertura arbórea; potreros.

RESUMEN

Generalmente, los paisajes ganaderos son mosaicos complejos de potreros, campos agrícolas, fragmentos de bosque, y otros tipos de cobertura arbórea. Para conocer el valor de estos paisajes para la conservación de la biodiversidad, se caracterizó la diversidad de escarabajos coprófagos y mariposas diurnas en un paisaje ganadero de Rivas, Nicaragua. Además, se comparó la abundancia, riqueza y diversidad de escarabajos y mariposas en diferentes tipos de hábitat (bosques secundarios, bosques riparios, charrales, cercas vivas, y potreros con alta y baja cobertura arbórea) en este paisaje para evaluar la importancia de diferentes hábitats para la conservación. Se muestrearon un total de 48 parcelas, con ocho parcelas por tipo de hábitat, utilizando trampas *pitfall* para muestrear escarabajos y redes entomológicas para muestrear mariposas. Se recolectaron 15679 individuos de 33 especies de escarabajos coprófagos, de las cuales las más abundantes fueron *Copris lugubris*, *Onthophagus batesi* y *Ateuchus rodriguezi*. Además, se recolectaron 559 individuos de mariposas diurnas de 50 especies, de las cuales las más abundantes fueron *Phoebis sennae*, *Heliconius charitonius*, *Euptoieta hegesia* y *Eurema daira*. No hubo diferencias entre los hábitats en la abundancia y riqueza de escarabajos, ni en la riqueza de especies, diversidad o equitatividad de mariposas. En cambio, hubo algunas diferencias en la diversidad y uniformidad de escarabajos, y en la abundancia de mariposas entre hábitats. También existieron diferencias importantes en la composición de especies entre hábitats, con más especies típicas de bosque presentes en los hábitats más boscosos (bosques secundarios, bosques riparios y charrales).

Abundance and diversity of coprophagous beetles and diurnal butterflies in a cattle landscape in the department of Rivas, Nicaragua

Key words: Charrals, live fences, pastures, riparian forests, secondary forests, tree cover.

ABSTRACT

Pastoral landscapes are complex mosaics of pastures, crop fields, forest fragments and other types of tree cover. In order to assess the value of these landscapes for biodiversity conservation, the diversity of dung beetles and butterflies was characterized in a pastoral landscape in Rivas, Nicaragua. In addition, the abundance, species richness, and diversity of dung beetles and butterflies were compared across different habitat types (secondary forest, riparian forest, forest fallows, live fences, pastures with high tree cover and pastures with low tree cover) to determine the relative importance for conservation of different habitats. A total of 48 parcels were surveyed (eight per habitat type), using pitfall traps to capture dung beetles and entomological nets to capture butterflies. A total of 15679 dung beetles of 33 species were collected, of which the most abundant were *Copris lugubris*, *Onthophagus batesi* and *Ateuchus rodriguezi*. In addition, a total of 559 butterflies of 50 species were collected, of which the most abundant were *Phoebis sennae*, *Heliconius charitonius*, *Euptoieta hegesia* and *Eurema daira*. There were no differences in abundance or species richness of dung beetles across habitats or in species richness, diversity and equitativity of butterflies. However, there were some differences among habitats in the diversity and equitativity of dung beetles, and in the abundance of butterflies. There were also important differences in the composition of species present in each habitat, with more species typical of forest habitats occurring primarily in the habitats with higher tree cover (secondary forests, riparian forest and forest fallows).

INTRODUCCIÓN

La transformación gradual de bosques a pasturas y tierras agrícolas ha tenido profundos impactos ecológicos en la región centroamericana, al reducir la disponibili-

dad de hábitats y alimento para animales y plantas, interrumpir la conectividad del paisaje y perturbar las funciones de los ecosistemas. Como la alteración de los

¹ Fundación Nicaragüense para la Conservación (Fundación Cocibolca), Managua, Nicaragua. Correos electrónicos: reise3us@yahoo.com; tipitapa13@hotmail.com; arfitoria@hotmail.com; dsanchez@hotmail.com

² Museo Entomológico, León, Nicaragua. Correo electrónico: jmmaes@ibw.com.ni

³ Departamento de Agricultura y Agroforestería, CATIE, Sede Central. Correo electrónico: charvey@catie.ac.cr (autor para correspondencia).

ecosistemas naturales no siempre es total, con frecuencia el resultado es un mosaico compuesto por remanentes del hábitat original en medio de una matriz de ambientes antropogénicos, donde aún persisten algunas especies propias de áreas conservadas. Muchos de estos paisajes agropecuarios todavía mantienen alguna cobertura arbórea (fragmentos de bosque, árboles dispersos, cercas vivas, etc.), la cual puede servir como refugio para una buena porción de la flora y fauna, albergando una muestra de la biodiversidad original.

Aunque generalmente se ha asumido que estos paisajes agrícolas tienen poco valor de conservación, estudios recientes indican que una proporción considerable de la biodiversidad original puede persistir dentro de dichos paisajes, si estos retienen una cantidad suficiente de cobertura arbórea y el paisaje mantiene un cierto grado de conectividad (Daily *et al.* 2001, Harvey *et al.* 2004). Sin embargo, hay relativamente poca información sobre cuáles organismos permanecen en los paisajes agrícolas y de qué manera contribuyen los distintos tipos de cobertura arbórea a la conservación de la biodiversidad.

Los escarabajos coprófagos, conocidos también como escarabajos estercoleros, pertenecientes a la familia Scarabaeidae, son considerados como un grupo importante para la evaluación de los cambios producidos por la actividad antropogénica en ecosistemas naturales, debido a su sensibilidad a los cambios en el ecosistema y a la facilidad para estandarizar los métodos de su recolección (Klein 1989, Halfpeter y Matthew 1996). Además, cumplen un papel importante en el funcionamiento de los ecosistemas, por su estrecha relación con los mamíferos (silvestres y domésticos), pues dependen de sus excrementos para su alimentación y nidificación.

El grupo de mariposas es de gran importancia en el ecosistema, por sus roles ecológicos (herbívoro y polinización) y porque puede ser sensible a cambios en la vegetación y la cobertura arbórea (Brown y Hutching 1997). Muchas especies de mariposas son afectadas negativamente por la reducción y aislamiento de fragmentos de bosque (y, con ello, la reducción en la diversidad de flora necesaria para el hospedaje, alimentación y reproducción de muchas especies) y por el uso intensivo de pesticidas en las fincas agrícolas circundantes.

El objetivo de este estudio fue caracterizar la biodiversidad (mariposas y escarabajos estercoleros) presentes en un paisaje agrícola de Rivas (Nicaragua), y comparar el valor de la conservación de diferentes tipos de cober-

tura arbórea (que abarca desde pasturas con árboles dispersos hasta cercas vivas, charrales y parches de bosque). Este estudio también brinda información taxonómica sobre la entomofauna de Nicaragua, la cual está poco documentada.



Heliconius charithonius (Jean-Michel Maes).

MATERIALES Y MÉTODOS

El estudio se realizó de mayo del 2003 a enero del 2004, en un paisaje de 11620 ha en el municipio de Belén, departamento de Rivas, en el suroeste de Nicaragua. Esta localidad fue seleccionada por ser representativa de los paisajes ganaderos de la costa pacífica del país, siendo un mosaico dominado por pasturas, con algunos parches pequeños de cultivos agrícolas y bosque. Las fincas ganaderas aún retienen alguna cobertura arbórea en la forma de árboles dispersos (generalmente en densidades bajas, con 16,2 árboles ha⁻¹, en promedio; López *et al.* 2004), cercas vivas aisladas y pequeños parches de bosque (generalmente < 5 ha). La zona de vida es Bosque Seco Tropical (Holdridge 1978), con una temperatura media anual de alrededor de 27 °C y precipitación promedio de 1400 mm año⁻¹ (INETER 2000). La elevación va de 100 a 200 msnm y se presentan suelos vertisoles y molisoles.

Se seleccionaron seis tipos de hábitats principales en el paisaje: bosques secundarios (BS), bosques riparios (BR), charrales (CH), cercas vivas (CV), potreros de alta cobertura arbórea (PAC, 16-25% de cobertura arbórea) y potreros de baja cobertura arbórea (PBC, 0-5% de cobertura arbórea), con base en la interpretación de una foto aérea (año 1996). De cada tipo de hábitat, se

seleccionaron al azar ocho parcelas, para un total de 48 parcelas. En cada parcela seleccionada, se utilizó una parcela de muestreo temporal para estudiar las comunidades de escarabajos y mariposas presentes.

Escarabajos

En cada uno de los hábitats no lineales (BS, CH, PAC y PBC) se estableció una parcela de 1 ha (100 m X 100 m), en la cual se colocaron dos grillas de 16 trampas *pitfall* en cuadrantes opuestos (32 en total) en el centro de la parcela, con una distancia entre trampas de 7 m (Figura 1a). En el caso de los hábitats lineales (BR y CV), las 32 trampas se colocaron en una línea con 7 m entre sí (Figura 1b). Las trampas permanecieron abiertas durante dos días consecutivos y fueron revisadas periódicamente cada 12 horas. El cebo utilizado para la captura de escarabajos fue estiércol fresco de cerdo. Los escarabajos recolectados se conservaron en alcohol al 90%, para su posterior identificación en el Museo Entomológico de León (Howden 1981, Maes 1999).

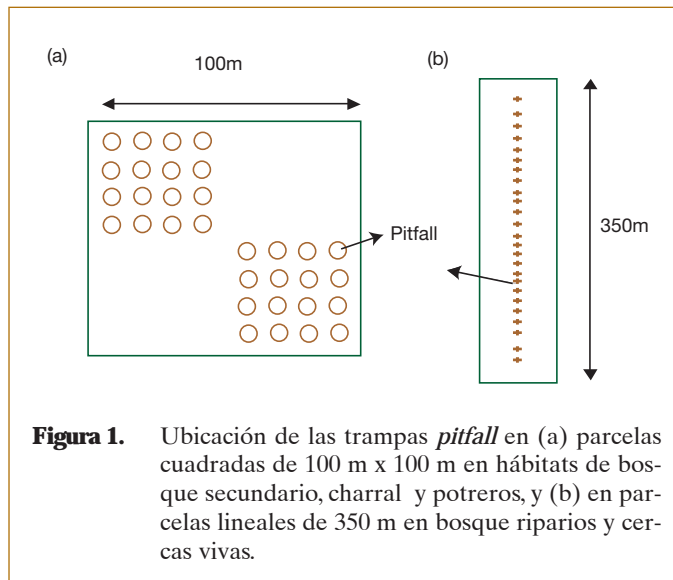


Figura 1. Ubicación de las trampas *pitfall* en (a) parcelas cuadradas de 100 m x 100 m en hábitats de bosque secundario, charral y potreros, y (b) en parcelas lineales de 350 m en bosque riparios y cercas vivas.

Mariposas

En cada uno de las hábitats no lineales —BS, CH, PAC y PBC— se establecieron tres transectos perpendiculares, de 100 m cada uno, a una distancia de 25 m entre ellos dentro de la parcela de 1 ha (para un total de 300 m de transectos por parcela; Figura 2a). En el caso de los hábitats lineales (BR y CV), se establecieron tres transectos de 100 m continuos (i.e. 300 transectos en total), perpendiculares al curso del río o la cerca viva (Figura 2b). Cada transecto se recorrió por las mañanas durante 30 minutos, por dos días efectivos de muestreo (para un total de tres horas de muestreo por parcela). Las mariposas se capturaron utilizando un jamo en los

diferentes transectos, tomando un ancho máximo de 2 m. Las mariposas recolectadas se identificaron en el Museo Entomológico de León y se agruparon según su gremio alimenticio y uso de hábitat de acuerdo con DeVries (1987) y Maes y Brabant (2000).

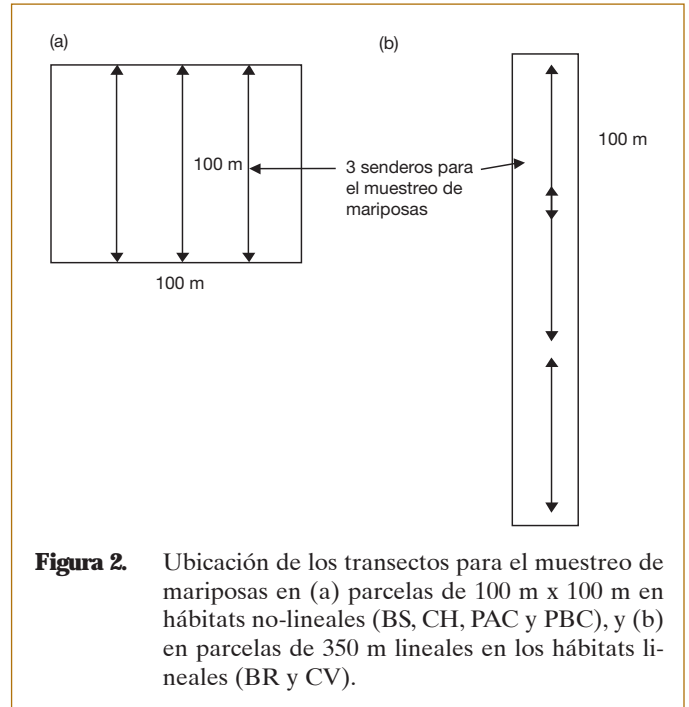


Figura 2. Ubicación de los transectos para el muestreo de mariposas en (a) parcelas de 100 m x 100 m en hábitats no-lineales (BS, CH, PAC y PBC), y (b) en parcelas de 350 m lineales en los hábitats lineales (BR y CV).

Análisis de datos

En cada parcela, se contabilizaron por separado el número de especies (S) e individuos totales (N) capturados de mariposas y escarabajos y se calcularon los índices de diversidad de Shannon (H') y de equitatividad (E), utilizando el programa DIVERS (Franja 1993). Asimismo, se calculó para cada parcela el número de individuos y de especies de mariposas, según su hábitat (especies de áreas cerradas, de áreas abiertas y generalistas) y su gremio alimenticio (frugívoro o nectarívoro).

Se realizó un análisis de varianza y una prueba de comparación de medias de Duncan, con hábitat como tratamientos y número de especies e individuos e índices de diversidad como variables respuesta, para determinar las diferencias entre las variables evaluadas. Antes de realizar los análisis de varianza, se revisó la normalidad de los datos; aquellos sin una distribución normal fueron analizados mediante la prueba no paramétrica de Kruskal-Wallis. Se construyeron también curvas de acumulación de especies por cada hábitat y se comparó la composición de especies encontradas en cada tipo de cobertura mediante el coeficiente de similitud de Jac-

card y el análisis de cluster con base en este índice. Todos los análisis estadísticos fueron realizados con InfoStat versión 1.1.

RESULTADOS

Escarabajos

Se recolectó un total de 15679 individuos de 33 especies de escarabajos coprófagos (Recuadro 1), entre las cuales se encuentra un nuevo registro para la entomofauna de Nicaragua: la especie *Malagoniella astyanax*.

Los géneros más representativos fueron *Canthon* y *Onthophagus*, representados por cinco especies cada uno. Seis especies fueron las más abundantes en el paisaje, constituyendo el 80% de las capturas: *Copris lugubris*, *Onthophagus batesi*, *Ateuchus rodriguezi*, *Onthophagus landolti*, *Dichotomius yucatanus* y *Onthophagus championi* (con el 23, 20, 15, 8, 8 y 7% de los individuos, respectivamente). En cambio, algunas especies de coleópteros estercoleros, como las tres especies del género *Uroxys*, *Coprophanaeus telamon corythus*, *Ataenius* sp., *Canthidium perceptibile*, *Trox suberosus*, *Sulcophanaeus cupricollis* y *Canthon euryscelis* fueron muy poco comunes, representando apenas el 0,3 % del total de capturas. Del total de especies registradas, 11 fueron capturadas en todos los tipos de hábitat (Recuadro 1).

Todas las especies recolectadas suelen ser comunes en hábitats fragmentados; sin embargo, especies como *Phaneus pyrois*, *S. cupricollis*, *Onthophagus acuminatus*, *C. perceptibile* y *Ataenius* sp. parecen preferir hábitats con cobertura vegetal suficiente, que les provean de refugio y alimento, ya que el 98,7% de los individuos de estas especies fueron encontradas únicamente en los hábitats con alguna cobertura vegetal (bosque secundario, charrales y bosque ripario; Recuadro 1). Además, hubo otras especies —como *A. rodriguezi*, *Canthidium*

pseudopuncticolle, *Deltochilum lobipes*, *Dichotomius centralis* y *O. landolti*—que eran mucho más abundantes en los hábitats con mayor cobertura arbórea.

Comparaciones en las comunidades de escarabajos entre hábitats

El número de escarabajos capturados varió de 1790 a 3626 por hábitat, mientras que el número de especies varió de 21 a 29 por hábitat (Cuadro 1). Las curvas de acumulación mostraron que, en todos los hábitats, hay una tendencia a registrar más especies si se aumenta el número de réplicas; por lo tanto, es probable que la riqueza total de escarabajos en los hábitats y en este paisaje sea mayor a la encontrada.

No hubo diferencias en el número de especies y las abundancias de escarabajos entre los seis tipos de hábitat (Cuadro 1). Sin embargo, hubo diferencias en los índices de diversidad de Shannon ($p=0,026$) y equitatividad ($p=0,0096$; Cuadro 1). Los charrales y potreros de baja cobertura arbórea fueron más diversos y presentaron una mayor equitatividad que las cercas vivas.

El análisis de *cluster* (utilizando el índice de similitud de Jaccard) mostró dos grupos principales (Figura 3). El primero está conformado por el charral y el bosque secundario (que comparten el 70% de las especies), y el segundo por los potreros —de alta y baja cobertura—, las cercas vivas y los bosques riparios. En este segundo grupo, los dos tipos de potreros son muy semejantes, ya que comparten el 78% de las especies.

Mariposas

Se registraron 559 individuos de mariposas diurnas, pertenecientes a tres familias (Papilionidae, Pieridae y Nymphalidae), representadas por 50 especies (Recuadro 2), y se recolectó un nuevo registro para la

Cuadro 1. Comparación de la abundancia, riqueza, diversidad y equitatividad de escarabajos coprófagos por hábitat en Rivas, Nicaragua ($n=8$ réplicas/hábitat).

| Variable | BS | BR | CH | CV | PAC | PBC | Total |
|----------------------------------|---------|---------|---------|--------|---------|---------|-------|
| Número total de individuos | 3626 | 2567 | 2878 | 2524 | 2294 | 1790 | 15679 |
| Número total de especies | 29 | 24 | 29 | 25 | 25 | 21 | 33 |
| Número de especies promedio | 12,62 a | 8,75 a | 10,5 a | 9,25 a | 9,25 a | 5,25 a | — |
| Número de individuos promedio | 453,3 a | 319,4 a | 359,8 a | 315,5 | 287,9 a | 223,8 a | — |
| Índice de Shannon promedio | 1,33 ab | 1,34 ab | 1,64 a | 0,94 b | 1,44 ab | 1,68 a | — |
| Índice de equitatividad promedio | 0,55 ab | 0,60 ab | 0,73 a | 0,48 b | 0,60 ab | 0,73 a | — |

Letras distintas en la misma fila indican diferencias significativas ($p < 0,05$). BS= bosque secundario; BR= bosque ripario; CH= charral; CV= cercas vivas; PAC= potrero de alta cobertura arbórea, y PBC= potrero de baja cobertura arbórea.

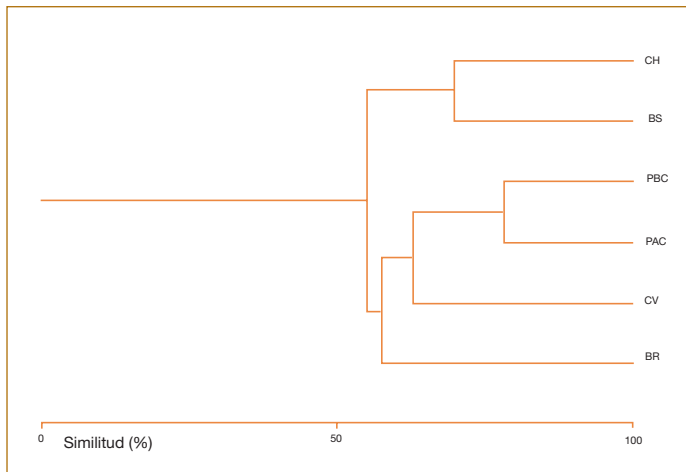


Figura 3. Análisis de *cluster* de las comunidades de escarabajos en Rivas, Nicaragua, con base en los índices de similaridad de Jaccard. BS= bosque secundario; BR= bosque ripario; CH= charral, CV= cercas vivas; PAC= potrero de alta cobertura arbórea, y PBC= potrero de baja cobertura arbórea.

entomofauna de Nicaragua: *Eunica malvina*. Las especies de mariposas más abundantes en todo el paisaje fueron: *Phoebis sennae*, *Heliconius charitonius*, *Euptoieta hegesia*, *Eurema daira*, *Dryas iulia*, *Heliconius hecale zuleika*, *Myscelia pattenia* y *Vareuptychia similis* (con el 22, 6, 5, 5, 4, 4, 4 y 4% de los individuos, respectivamente). La familia más representada fue Nymphalidae, con 44% del total de especies de mariposas.

Ocho especies fueron capturadas en todos los tipos de hábitats: *Dryadula phaetusa*, *E. daira*, *Eurema proterpia*, *H. charitonius*, *H. hecales zuleika*, *P. sennae*, *Siproeta stelene* y *V. similis*. Por otro lado, diez especies fueron representadas por un solo ejemplar: *Anaea aidea*, *Anteos clorinde*, *Biblis hyperia aganisa*, *D. juno*, *E. malvina*, *Eurema boisduvaliana*, *Magneuptychia libye*, *Memphis sp.* y *Mestra amymone*.

Todas las especies recolectadas suelen ser comunes en hábitats fragmentados; sin embargo, especies como *A. aidea*, *B. hyperia spp. aganisa*, *Callicore pitheas*, *D. juno*, *E. boisduvaliana*, *E. malvina*, *Hamadryas guatemalena*, *M. libye*, *Memphis sp.* y *Morpho peleides* parecen preferir hábitats con cobertura vegetal suficiente, que les provean de sitios de reproducción y alimento, ya que casi todos los individuos capturados fueron encontradas en los hábitats con mayor cobertura vegetal (bosques secundarios, charrales y bosques riparios; Recuadro 2).

Caracterización de los ensambles taxonómicos de mariposas por hábitat

El número de individuos capturados varió entre 68 y 97 por hábitat, mientras que el número de especies capturadas varió de 18 a 27 por hábitat (Cuadro 2). Las curvas de acumulación mostraron que, en todos los hábitats, se podrían registrar más especies si se aumenta el número de replicas; por lo tanto, la riqueza total del paisaje es probablemente mayor de la reportada aquí.

No hubo diferencias estadísticas en la riqueza, diversidad y equitatividad de mariposas entre los hábitats (Cuadro 2; $p > 0,05$), pero sí en la abundancia de mariposas, con más individuos presentes en PBC que en cercas vivas. Hubo diferencias entre los hábitats en los tipos de mariposas presentes (Cuadro 3). Los charrales y bosques secundarios tuvieron un mayor número de individuos y especies frugívoras que los potreros alta y baja cobertura ($p = 0,0036$ y $p = 0,0034$, respectivamente). La riqueza de mariposas nectarívoras no mostró diferencias entre hábitats, aunque hubo mayor abundancia de nectarívoras en los potreros de baja cobertura arbórea que en el bosque ripario.

Se encontraron diferencias en cuanto a la abundancia ($p = 0,03$) y riqueza ($p = 0,03$) de especies típicas de áreas cerradas entre hábitats. La riqueza de especies de áreas

Cuadro 2. Comparación de la abundancia, riqueza, diversidad y equitatividad de mariposas por hábitat en Rivas, Nicaragua ($n = 8$ replicas/hábitat).

| Variable | BS | BR CH | CV PAC | PBC | Total | Número total de individuos | |
|----------------------------------|--------|----------|---------|--------|--------|----------------------------|-----|
| Número total de especies | 79 | 97 | 96 | 68 | 79 | 145 | 559 |
| Número de especies promedio | 23 | 27 | 26 | 25 | 22 | 18 | 50 |
| Número de individuos promedio | 4,87 a | 7,0 a | 7,25 a | 5,5 a | 5,87 a | 6,57 a | — |
| Número de especies promedio | 9,25 b | 12,12 ab | 12,0 ab | 8,5 b | 9,87 b | 20,71 a | — |
| Índice de Shannon promedio | 1,44 a | 1,85 a | 1,39 a | 1,61 a | 1,66 a | 1,65 a | — |
| Índice de equitatividad promedio | 0,93 a | 0,92 a | 0,781a | 0,95 a | 0,91 a | 0,90 a | — |

Letras distintas en la misma fila indican diferencias significativas ($p < 0,05$). BS= bosque secundario; BR= bosque ripario; CH= charral; CV= cercas vivas; PAC= potrero de alta cobertura arbórea, y PBC= potrero de baja cobertura arbórea.

cerradas fue mayor en los bosques secundarios que en los potreros de baja cobertura, mientras que la abundancia de especies de áreas cerradas fue mayor en bosques secundarios y bosques riparios que en los potreros de baja cobertura.

El análisis de *cluster* (con base en los índices de Jaccard) mostró tres grupos de hábitats. El primer grupo se compone de bosques secundarios, con una composición distinta a los demás hábitats. Los potreros de baja y alta cobertura forman otro grupo y los bosques riparios y charrales forman el tercer grupo (Figura 4). Los hábitats con comunidades de mariposas más similares fueron los bosques riparios y charrales, con una similitud del 65%. Los menos similares fueron el bosque ripario y el potrero de alta cobertura, que compartieron solamente el 27% de las especies.

DISCUSIÓN

Patrones generales de diversidad en el paisaje de Rivas

Las comunidades de escarabajos estercoleros y mariposas en el paisaje de Rivas parecen ser de baja diversidad, dominadas por especies adaptadas a hábitats abiertos y alterados. En los dos grupos estudiados, la abundancia de las especies generales fue menor que la que ocurre en los bosques secos; sin embargo, como no hay disponibilidad de datos de base para este sitio previos a la deforestación y conversión a la producción ganadera, no está claro cuánta biodiversidad se ha perdido. Por ejemplo, se piensa que puede haber entre 50 y 60 especies de escarabajos estercoleros en la vertiente del Pacífico (Maes 1999), comparadas con las 33 especies reportadas aquí. De igual manera, el número de especies de mariposas reportado aquí (50) es mucho menor al reportado en bosques secos similares en Costa Rica y otros zonas de Centroamérica (De Vries 1987). La poca

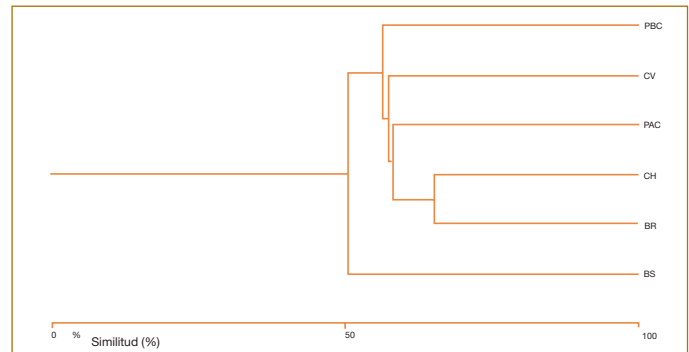


Figura 4. Análisis de cluster de las comunidades de mariposas entre los hábitats en el paisaje de Rivas, Nicaragua, con base en los índices de similaridad de Jaccard. BS= bosque secundario; BR= bosque ripario; CH= charral; CV= cercas vivas; PAC= potrero de alta cobertura arbórea, y PBC= potrero de baja cobertura arbórea.

riqueza de escarabajos coprófagos en este paisaje fragmentado podría deberse a la desecación del excremento causada por la alta insolación, lo que inhabilita este recurso como alimento para los Scarabaeidae, y aumenta la mortalidad de las larvas de los escarabajos estercoleros en el suelo (Fincher 1973, Halffter y Halffter 1989). Además, el pisoteo y la compactación del suelo por el ganado también pueden afectar las poblaciones de escarabajos. En cambio, la reducida diversidad de la comunidad de mariposas puede reflejar los cambios en la vegetación, especialmente en plantas hospedantes para mariposas típicas de bosque.

Ambas comunidades —escarabajos estercoleros y mariposas— fueron dominadas por unas cuantas especies adaptadas a las alteraciones típicas de paisajes fragmen-

Cuadro 3. Promedios de números de especies e individuos de mariposas por gremios alimenticios y por afiliación de hábitat.

| Gremios | | BS | BR | CH | CV | PAC | PBC |
|------------------------------|----------------------|---------|---------|----------|----------|---------|---------|
| Alimenticios | | | | | | | |
| Frugívoros | Número de especies | 2,25 ab | 2,88 a | 3,5 a | 2,13 ab | 0,50 bc | 0,75 c |
| | Número individuos | 2,75 ab | 5,13 a | 4,38 a | 2,50 ab | 0,63 b | 1,25 b |
| Nectarívoros | Número de especies | 4,63 a | 1,88 a | 3,63 a | 3,38 a | 5,38 a | 4,63 a |
| | Número de individuos | 9,25 ab | 3,38 b | 7,50 ab | 6,0 ab | 9,25 ab | 15,88 a |
| Afiliación de hábitat | | | | | | | |
| Áreas abiertas | Número de especies | 4,0 a | 5,88 a | 6,38 a | 4,88 a | 6,43 a | 6,57 a |
| | Número de individuos | 7,38 a | 10,63 a | 10,75 a | 7,88 a | 11,0 a | 20,71 a |
| Áreas cerradas | Número de especies | 1,13 a | 0,88 ab | 0,88 abc | 0,63 abc | 0,29 ab | 0,0 c |
| | Número de individuos | 1,5 a | 1,88 a | 1,25 ab | 0,63 ab | 0,29 ab | 0,0 b |

Letras distintas en la misma fila indican diferencias estadísticas ($p < 0,05$). BS= bosque secundario; BR= bosque ripario; CH= charral; CV= cercas vivas; PAC= potrero de alta cobertura arbórea, y PBC= potrero de baja cobertura arbórea.

tados. Por ejemplo, las especies más comunes de escarabajos estercoleros —*C. lugubris* (23,2% de los escarabajos capturados) y *O. batesi* (19,6 % de las capturas)— parecen estar adaptadas a zonas alteradas, y otros estudios han sugerido que *C. lugubris* podría ser considerado un indicador de zonas deforestadas (Howden *et al.* 1981). De manera similar, la especie más común de mariposas (*P. sennae*) es considerada típica de áreas abiertas caracterizadas por grandes cantidades de luz (De Vries 1987). Otras mariposas comunes, como *D. iulia*, *E. daira*, *E. hegesia*, *H. charitonius*, *H. hecale zuleika*, *M. pattenia* y *V. similis*, son también típicas de áreas abiertas (De Vries 1987). De hecho, entre las especies de mariposas encontradas en el paisaje, el 76% son consideradas típicas de áreas abiertas.



Phobis sennae (Jean-Michel Maes).

Aunque la mayoría de las especies de escarabajos estercoleros y mariposas del paisaje parecen estar adaptadas a las condiciones abiertas y alteradas, algunas especies de bosque todavía persisten en el paisaje, ocurriendo primariamente en los hábitats boscosos (BS, BR y CH). Por ejemplo, el escarabajo estercolero *P. pyrois*, típico del bosque cerrado, fue recolectado solamente en los bosques secundarios, supuestamente porque esta especie es conocida por alimentarse del estiércol de los mamíferos del bosque, tales como tepezcuintles, ratones, ratas, pizotes, monos aulladores y monos cara blanca (Young 1981), que parecen faltar en los otros hábitats. Otras especies también fueron más comunes en los hábitats boscosos que en las pasturas más abiertas. Curio-

samente, la nueva especie de escarabajo estercolero reportada en este paisaje (*M. astyanax*) también se considera restrictiva a la cobertura boscosa (Escobar 2003), aunque se conoce muy poco de su biología. Entre las mariposas recolectadas, hubo pocas especies típicas del bosque (por ejemplo, *A. aidea*, *B. hyperia* spp. *aganisa*, *C. pitheas*, *D. juno*, *E. boisduvaliana*, *E. malvina*, *H. guatemalena*, *M. libye*, *M. peleides* y *Memphis* sp.) y fueron encontradas principalmente en los bosques secundarios.

Estos patrones sugieren que las comunidades de escarabajos estercoleros y de mariposas pueden haber experimentado cambios importantes en la composición de las especies al cambiar los paisajes de boscosos a altamente modificados.

Comparación de la biodiversidad entre los hábitats

Hubo pocas diferencias claras en la abundancia, diversidad y riqueza de las especies de los dos grupos entre los diferentes tipos de hábitats. Esto parece deberse al hecho de que la mayoría de las especies fueron encontradas en todo el paisaje y en numerosos tipos de hábitats, sugiriendo que las especies que se mantienen en estos paisajes están adaptadas a usar una variedad de hábitats y pueden aprovechar los hábitats naturales remanentes en el paisaje. Las especies muy dependientes de la cobertura boscosa probablemente fueron perdidas hace tiempo y no se encuentran ya en el paisaje. Otro factor que cuenta en la escasez de diferencias entre las poblaciones de escarabajos estercoleros es el hecho de que el estiércol está disponible en todos los hábitats, pues las vacas penetran en todos ellos; por esto, los patrones de abundancia y riqueza de los escarabajos estercoleros pueden ser atribuidos a la gran disponibilidad de estiércol, más que a la cobertura boscosa.

Sin embargo, los seis hábitats difirieron en la composición de las especies, con un subconjunto de mariposas y escarabajos estercoleros que solamente ocurren en los hábitats boscosos. La composición de especies de los escarabajos estercoleros fue distinta en los hábitats boscosos (BS y CH), comparada con los otros hábitats; igualmente, la composición de especies de la comunidad de mariposas en bosques secundarios fue distinta a la de los otros hábitats. La abundancia y diversidad de las mariposas dependientes del bosque también fueron mayores en los hábitats boscosos. Estos datos sugieren, por lo tanto, que los parches de bosque y charrales remanentes sirven como reservorios importantes para las pocas especies de bosque remanentes y deben ser considerados como prioridad de conservación en la región.

CONCLUSIONES

- Los paisajes ganaderos mantienen una biodiversidad que, si bien es dominada por especies adaptadas a condiciones abiertas y alteradas, aún retiene algunas especies típicas del bosque original.
- Una variedad de diferentes hábitats de cobertura arbórea es importante para mantener una biodiversidad relativamente alta.
- Los paisajes agrícolas son importantes para mantener la biodiversidad, ya que dos de las especies encontradas no estaban registradas en Nicaragua (*M. astianax* y *E. malvina*), lo cual señala la importancia de estudiar dichos paisajes más detalladamente.

AGRADECIMIENTOS

Esta investigación fue llevada a cabo como parte del proyecto FRAGMENT “Developing Methods and Models for Assessing the Impact of Trees on Farm Productivity and Regional Biodiversity”, financiado por el Programa del Quinto Esquema de la Comunidad Europea “Confirming the International Role of Community Research”, INCO-DEV (Contract ICa4-CT-2001-10099). El primer autor agradece al Museo Entomológico de la ciudad de León por su ayuda en la identificación de algunos de los especímenes recolectados y a todos quienes residen en la zona de estudio por haberle permitido realizarlo.

Recuadro 1. Lista de especies de escarabajos coprófagos registrados en cada hábitat en Belén, Rivas, Nicaragua.

| Especie | BS | BR | CH | CV | PAC | PBC | Total |
|---------------------------------------|-------------|-------------|-------------|-------------|-------------|-------------|--------------|
| <i>Ataenius</i> sp. | | | 1 | | | | 1 |
| <i>Ateuchus rodriguezi</i> | 459 | 922 | 365 | 29 | 254 | 276 | 2305 |
| <i>Canthidium perceptibile</i> | 5 | 4 | 1 | 1 | | | 11 |
| <i>Canthidium pseudopuncticolle</i> | 189 | 18 | 56 | 10 | 4 | 1 | 278 |
| <i>Canthon cyanellus</i> | 46 | 25 | 40 | 50 | 54 | 76 | 291 |
| <i>Canthon deyrollei</i> | 47 | 1 | 436 | 85 | 144 | 241 | 954 |
| <i>Canthon euryscelis</i> | 3 | | 2 | 2 | | | 7 |
| <i>Canthon indigaceus chevrolati</i> | | | 1 | | 3 | 15 | 19 |
| <i>Canthon meridionalis</i> | 37 | 9 | 24 | 1 | 6 | 5 | 82 |
| <i>Copris lugubris</i> | 908 | 509 | 236 | 763 | 805 | 419 | 3640 |
| <i>Coprophanaeus corythus telamon</i> | 1 | 2 | 5 | 6 | | | 14 |
| <i>Deltochilum lobipes</i> | 123 | 15 | 59 | 9 | 9 | 7 | 222 |
| <i>Dichotomius annae</i> | 20 | | 3 | 2 | 4 | 3 | 32 |
| <i>Dichotomius centralis</i> | 109 | 46 | 97 | 17 | 29 | 4 | 302 |
| <i>Dichotomius yucatanus</i> | 468 | 219 | 375 | 86 | 57 | 11 | 1216 |
| <i>Hister</i> sp. (Histeridae) | | 3 | 11 | 2 | 6 | 31 | 53 |
| <i>Malagoniella astyanax</i> | 30 | 1 | 6 | 2 | 1 | 1 | 41 |
| <i>Onthophagus acuminatus</i> | 88 | 132 | 15 | 3 | | | 238 |
| <i>Onthophagus batesi</i> | 100 | 595 | 223 | 1369 | 436 | 351 | 3074 |
| <i>Onthophagus championi</i> | 302 | 43 | 338 | 35 | 169 | 135 | 1022 |
| <i>Onthophagus landolti</i> | 586 | 7 | 529 | 10 | 79 | 48 | 1259 |
| <i>Onthophagus marginicollis</i> | 1 | 6 | 30 | 2 | 214 | 139 | 392 |
| <i>Phaneus demon</i> | 1 | 1 | 1 | 10 | 4 | 3 | 20 |
| <i>Phaneus eximius</i> | 1 | | 7 | | 5 | 18 | 31 |
| <i>Phaneus pyrois</i> | 47 | | | | | | 47 |
| <i>Phaneus wagneri</i> | 10 | 4 | 3 | 1 | 2 | | 20 |
| <i>Pseudocanthion perplexum</i> | 17 | 1 | | 27 | 5 | | 50 |
| <i>Sisyphus mexicanus</i> | 17 | 2 | 6 | 1 | 1 | 4 | 31 |
| <i>Sulcophanaeus cupricollis</i> | 11 | 1 | | | | | 12 |
| <i>Trox suberosus</i> | 4 | 1 | | 1 | 1 | 2 | 9 |
| <i>Uroxys micros</i> | 3 | | 3 | | 1 | | 7 |
| <i>Uroxys</i> sp.1 | 3 | | 4 | | | | 7 |
| <i>Uroxys</i> sp. 2 | | | 1 | | 1 | | 2 |
| Total de individuos | 3626 | 2567 | 2878 | 2524 | 2294 | 1790 | 15679 |
| Total de especies | 29 | 24 | 29 | 25 | 25 | 21 | 33 |

BS= bosque secundario; BR= bosque ripario; CH= charral; CV= cercas vivas; PAC= potrero de alta cobertura arbórea; y PBC= potrero de baja cobertura arbórea.

Recuadro 2. Lista de especies y abundancia de mariposas diurnas registradas en el paisaje de Rivas, Nicaragua ($n = 48$ parcelas).

| Especie | BS | BR | CH | CV | PAC | PBC | TOTAL |
|---|-----------|-----------|-----------|-----------|------------|------------|--------------|
| <i>Adelpha serpa</i> spp. <i>massilia</i> | | | | 1 | | | 1 |
| <i>Agraulis vanillae</i> | | | | | | 3 | 3 |
| <i>Anaea aidea</i> | | | 1 | | | | 1 |
| <i>Anartia fatima</i> | | 3 | | 5 | 4 | 4 | 16 |
| <i>Anartia jatrophae</i> | | 2 | | | 3 | 2 | 7 |
| <i>Anteos clorinde</i> | | | | | 1 | | 1 |
| <i>Ascia monuste</i> | | 2 | | | | | 2 |
| <i>Battus polydamas</i> | 1 | | | | | | 1 |
| <i>Biblis hyperia aganisa</i> | | 1 | | | | | 1 |
| <i>Callicore pitheas</i> | 2 | | 3 | 1 | | | 6 |
| <i>Chlosyne lacinia</i> | | | | | 1 | 1 | 2 |
| <i>Magneptychia libye</i> | | | 1 | | | | 1 |
| <i>Vareptychia similis</i> | 2 | 1 | 9 | 4 | 1 | 4 | 21 |
| <i>Danaus gilippus</i> | | | | | 1 | 1 | 2 |
| <i>Dione juno</i> | | 1 | | | | | 1 |
| <i>Dryadula phaetusa</i> | 1 | 1 | 1 | 1 | 5 | 5 | 14 |
| <i>Dryas iulia</i> | 5 | | 7 | 4 | 2 | 7 | 25 |
| <i>Eueides isabella</i> | | 1 | 1 | 1 | 1 | | 4 |
| <i>Eunica malvina</i> | | | | | 1 | | 1 |
| <i>Euptoieta hegesia</i> | | 3 | 2 | | 8 | 16 | 29 |
| <i>Eurema boisduvaliana</i> | | | | | 1 | | 1 |
| <i>Eurema daira</i> | 6 | 3 | 2 | 5 | 4 | 9 | 29 |
| <i>Eurema proterpia</i> | 1 | 2 | 2 | 1 | 3 | 2 | 11 |
| <i>Hamadryas februa</i> | | 1 | | 2 | | | 3 |
| <i>Hamadryas glauconome</i> | 8 | 3 | 2 | 2 | | | 15 |
| <i>Hamadryas guatemalena</i> | 4 | 4 | 2 | 2 | 3 | | 15 |
| <i>Heliconius charitonia</i> | 3 | 12 | 10 | 4 | 5 | 2 | 36 |
| <i>Heliconius hecale zuleika</i> | 7 | 8 | 3 | 4 | 1 | 2 | 25 |
| <i>Heraclides anchisiades</i> | | | | | 1 | | 1 |
| <i>Heraclides crespontes</i> | | | | 1 | | | 1 |
| <i>Heraclides thoas</i> | | 2 | | 1 | | | 3 |
| Hesperidae* | 2 | 1 | 1 | | | 8 | 12 |
| <i>Itabalia demophila centrales</i> | 2 | 2 | 2 | | | | 6 |
| <i>Junonia evarete</i> | | 2 | 2 | | 6 | 10 | 20 |
| <i>Lycorea cleobaea</i> | | 1 | | | | | 1 |
| <i>Memphis</i> sp. | 1 | | | | | | 1 |
| <i>Mestra amymone</i> | | | 1 | | | | 1 |
| <i>Morpho peleides</i> | 3 | 7 | 1 | 2 | | | 13 |
| <i>Myscelia cyaniris</i> | 9 | 3 | 4 | 1 | | | 17 |
| <i>Myscelia pattenia</i> | 8 | 1 | 6 | 1 | | 6 | 22 |
| <i>Opsiphanes cassina</i> | 2 | 1 | | | | | 3 |
| <i>Opsiphanes tamarindi</i> | | | | 3 | | | 3 |
| <i>Parides montezuma</i> | | | | | 3 | | 3 |
| <i>Phoebis sennae</i> | 4 | 23 | 24 | 13 | 22 | 43 | 129 |
| <i>Protographium epidaus</i> | | | | 2 | | | 2 |
| <i>Siproeta stelenes</i> | 1 | 6 | 4 | 5 | 2 | 4 | 22 |
| <i>Taygetis andromeda</i> | | | 1 | 1 | | | 2 |
| <i>Taygetis kerea</i> | 1 | | 2 | 1 | | | 4 |
| <i>Taygetis mermeria</i> | 1 | | 2 | | | | 3 |
| <i>Zerene cesonia</i> | | | | | | 16 | 16 |
| Total de individuos | 74 | 97 | 96 | 68 | 79 | 145 | 559 |
| Total de especies | 23 | 27 | 26 | 25 | 22 | 18 | 50 |

BS= bosque secundario; BR= bosque ripario; CH= charral; CV= cercas vivas; PAC= potrero de alta cobertura arbórea; y PBC= potrero de baja cobertura arbórea. *Familia de mariposas que no fue identificada hasta especie.

BIBLIOGRAFÍA CITADA

- Brown, KS; Hutchings, RW. 1997. Disturbance, fragmentation, and the dynamic of diversity in Amazonian forest butterflies. *In* Lawrence, WF; Bierregaard, RO. eds. Tropical forest remnants: Ecology, management, and conservation of fragmented communities. Estados Unidos, Chicago Press. p. 91-110
- Daily, G. 2001. Ecological forecasts. *Nature* 411:245.
- De Vries, PJ. 1987. The butterflies of Costa Rica and their natural history. Princeton, US, Princeton University Press. 327 p. Más 50 láminas.
- Halffter, G; Matthew, EG. 1966. The natural history of dung beetles of the subfamily Scarabaeinae (Coleoptera: Scarabaeidae). *Folia Entomologica* 12-14: 1-312.
- Halffter, G.; Halffter, V. 1989. Behavioral evolution of the non-rolling beetle (Coleoptera: Scarabaeidae; Scarabaeinae). *Acta Zoologica Mexicana* 32:1-53.
- Hanski, I. 1989. Dung beetles. *In* Lieth, H; Werger, MJ. eds. Tropical rain forest ecosystems. Amsterdam, NE, Elsevier Science. p. 489-511
- Hanski, I; Cambefort, Y. 1991. Resource partitioning. *In* Dung beetles ecology. New Jersey, US, Princeton University Press. p. 331-349.
- Harvey, CA; Tucker, N; Estrada, A. 2004. Live fences, isolated trees and windbreaks: tools for conserving biodiversity in fragmented tropical landscapes? *In* Schroth, G; Fonseca, GAB; Harvey, CA; Gascon, C; Vasconcelos, HL; Izac, AMN. eds. Agroforestry and biodiversity conservation in tropical landscapes. Washington, DC, US, Island Press. p. 261-289.
- Howden, HF; Young, OP. 1981. Panamanian Scarabaeidae: Taxonomy, distribution and habits (Coleoptera, Scarabaeidae). *Contributions of the American Entomological Institute* 18(1):1-204.
- InfoStat. 2002. Infostat version 1.1. Grupo Infostat, FCA, Córdoba, AR, Universidad Nacional.
- INETER (Instituto Nicaragüense de Estudios Territoriales). 2000. Zonificación de la III y IV Región. Informe de Campo. 18 p.
- Klein, BC. 1989. Effects of forest fragmentation on dung and carrion beetle communities in Central Amazonia. *Ecology* 70:1715-1725.
- Maes, JM. 1999. Catálogo de los insectos y artrópodos terrestres de Nicaragua. 3: 639-657.
- _____; Brabant, R. 2000. Mariposas de Nicaragua. León, NI, Museo Entomológico de León. 1 disco compacto.