

DIVERSIDAD DE GEADEPHAGA (COLEOPTERA) EN BOSQUES PRIMARIOS Y ÁREAS TRANSFORMADAS EN LA AMAZONIA ORIENTAL COLOMBIANA

Laura Camila Londoño Alejo

Universidad del Valle

Biología, sección entomología. Cali, Colombia

Correo electrónico: laura.alejo@correounivalle.edu.co

Jimmy Jair Cabra García

Universidad del Valle

Biología, sección entomología. Cali, Colombia

Correo electrónico: jimmy.cabra@correounivalle.edu.co

RESUMEN

Los patrones de uso del suelo en la amazonia colombiana están cambiando drásticamente debido a la deforestación extensiva, con consecuencias aún desconocidas para la biodiversidad local. En este trabajo se estimó la diversidad alfa y beta del grupo de escarabajos bioindicadores Geadephaga (Carabidae y Cicindelidae) en tres usos de suelo (bosque primario, chagra y urbano) en el municipio de Mitú (Vaupés) y se identificaron variables ambientales que potencialmente influyen en la distribución de la riqueza de especies. Se recolectó un total de 1019 individuos clasificados en 20 tribus, 35 géneros y 84 especies. La riqueza observada fue mayor en la chagra (43 especies), seguida del bosque primario (41) y la zona urbana (30). Sin embargo, al aplicar rarefacción para obtener la misma cobertura de muestreo en los usos de suelo, la diversidad del bosque primario fue significativamente mayor. La variación en la riqueza de especies se explicó principalmente por el porcentaje de cobertura de dosel. Por otro lado, el componente de recambio de especies fue el que más aportó a la diversidad beta entre usos de suelo, siendo 30 especies exclusivas de bosque primario, 19 de chagra y 10 de la zona urbana. Lo anterior resalta el valor único de los bosques para el mantenimiento de la biodiversidad regional al albergar la mayor proporción de especies exclusivas. Este trabajo es el primero en proveer información cuantitativa sobre la diversidad de Geadephaga en esta zona de la amazonia nororiental colombiana.

Palabras clave: diversidad alfa, diversidad beta, escarabajos bioindicadores, usos del suelo, variables ambientales.

ABSTRACT

Land use patterns in the Colombian Amazon are changing drastically due to extensive deforestation, with as yet unknown consequences for local biodiversity. In this work we estimated the alpha and beta diversity of the bioindicator beetle group Geadephaga (Carabidae and Cicindelidae) in three land uses (primary forest, chagra and urban) in the municipality of Mitú (Vaupés) and identified environmental variables that potentially influence the distribution of species richness. A total of 1019 individuals classified in 20 tribes, 35 genera and 84 species were collected. The observed richness was highest in the chagra (43 species), followed by the primary forest (41) and the urban area (30). However, when rarefaction was applied to obtain the same sampling coverage in the land uses, the diversity of the primary forest was significantly higher. The variation in species richness was mainly explained by the percentage of canopy cover. On the other hand, the species turnover component contributed the most to beta diversity between land uses, with 30 species exclusive to primary forest, 19 to chagra and 10 to the urban zone. This highlights the unique value of forests for the maintenance of regional biodiversity by harboring the highest proportion of exclusive species. This work is the first to provide quantitative information on the diversity of Geadephaga in this area of the northeastern Colombian Amazon.

Key words: alpha diversity, beta diversity, bioindicator beetles, land use, environmental variables.

INTRODUCCIÓN

La región amazónica se encuentra distribuida en ocho países de América del Sur y representa el 40% de Suramérica. Esta región posee la mayor cantidad de reservas de bosque tropical del mundo y contiene aproximadamente el 20% del agua dulce global (CEPAL, 2013), convirtiéndola en refugio de una gran biodiversidad (Muñoz y Políticos, 2016) y un área vital para el almacenamiento del carbono y la regulación del clima y los ciclos hidrológicos a nivel global (Berenguer *et al.*, 2015).

Si bien amplias áreas del territorio amazónico aún permanecen intactas, la tasa de pérdida de la cobertura vegetal es alarmante. Por ejemplo, en el año 2020 el Programa de Monitoreo de la Deforestación de la Amazonía Brasileña estimó un aumento en la deforestación del 9,5%, el mayor valor alcanzado en la década (Silva *et al.*, 2021), el cual es atribuido al aumento de la actividad humana a nivel regional relacionada con la expansión agrícola/ganadera y el desarrollo de infraestructuras de transporte, lo que a su vez influye en el aumento de incendios forestales (Cardil *et al.*, 2020).

La Amazonía no solo resalta por su extensión, sino también por su diversidad, pues es hogar de más de 2.000 especies de aves, aproximadamente 300 especies de mamíferos y más de 2.000 especies de peces (Harris *et al.*, 2011). Sin embargo, estas cifras no se comparan con la riqueza de invertebrados, de los cuales se han descrito más de 128.000 especies, siendo los insectos el grupo más diverso, con registros de hasta 50.000 especies por 2,5 km² de bosque (Thompson, 2010).

Los insectos comprenden gran parte de la biomasa animal y son componentes clave de la estructura y funcionamiento ecosistémico (Bicknell *et al.*, 2014; Campos y Hernández, 2015).

Además, han sido reconocidos como organismos bioindicadores de calidad ambiental, pues se ha demostrado que factores como el cambio climático, la pérdida y degradación de hábitat y los cambios en el uso del suelo provocan la disminución de su diversidad (Wagner *et al.*, 2021). Entre los insectos, los escarabajos (Orden: Coleoptera) son uno de los grupos más utilizados para el monitoreo de calidad ambiental y establecimiento de áreas protegidas (Yerson y Ashe, 2000; Otavo *et al.*, 2013). Particularmente, los Geadephaga, coleópteros terrestres del suborden Adephaga, constituye un excelente grupo bioindicador dada su biología sensible a las perturbaciones antropogénicas (Pearson y Cassola, 1992; Rainio y Niemela, 2003; Pearce y Venier, 2006; Cajaiba *et al.*, 2018a). Este grupo de escarabajos está conformado por las familias Carabidae (escarabajos del suelo), Cicindelidae (escarabajos tigre) y Trachypachidae (falsos escarabajos del suelo), y representan en conjunto casi el 10% del total de las especies descritas globalmente del orden Coleoptera. Carabidae y Cicindelidae presentan una distribución cosmopolita, mientras que Trachypachidae no se encuentra en el Neotrópico (Arenas *et al.*, 2021).

En Colombia, diversos estudios han utilizado a los carábidos para indicar el grado de fragmentación ecosistémico, las presiones de la urbanización y las respuestas de los ensamblajes a características ambientales (Uribe y Vallejo, 2013; Arenas-Clavijo y Armbrrecht, 2019; García-Suabita *et al.*, 2019). Por su parte, el estudio de los cicindélidos en el país se ha centrado en la elaboración de síntesis bibliográficas de las especies conocidas y claves para la determinación de géneros (Fernández y Pearson, 1993; Pearson y Cassola, 2001; Pearson y Vítolo, 2003). Sin embargo, aún no se han producido suficientes recolectas sistemáticas o monitoreos continuos de fauna local para la búsqueda de Cicindelidae, por lo cual es muy probable que recolectas en áreas inexploradas incrementen el número de registros para el país

(Arenas *et al.*, 2021).

A pesar de la importancia de estos grupos como bioindicadores y de la creciente preocupación por la conservación de sus especies amenazadas (Pearson y Cassola, 1992; Rodríguez *et al.*, 1998; Cassola y Pearson, 2000; Paarmann *et al.*, 2001; Lucky *et al.*, 2006; Pearce y Venier, 2006; Cajaiba *et al.*, 2018a; McGregor y Wahl, 2020; Cividanes, 2021), no existe información publicada sobre cómo la transformación del hábitat puede influir en su diversidad en la Amazonía oriental colombiana (Arenas *et al.*, 2021), limitando su uso para el establecimiento de planes locales de conservación.

De acuerdo con Arenas *et al.* (2021), el departamento del Vaupés posee únicamente registros de una especie de Cicindelidae: *Odontocheila trilbyana* (Thomson, 1857) y cuatro de Carabidae: *Pelmatellus variipes* (Bates, 1891), *Glyptolenus chalybeus* (Dejean, 1831), *Dyscolus feronioides* (Reiche, 1843) y *Dyscolus steinheili* (Perrault, 1993). Estas dos últimas corresponden a especies endémicas de Colombia. Lo anterior demuestra un gran vacío de información con respecto al conocimiento de estas familias en comparación con otras localidades amazónicas. Por ejemplo, en Ecuador y Perú, se registran más de 89 y 78 especies de cicindélidos, respectivamente (Pearson, 1993; Pearson *et al.*, 1999). En la Amazonía occidental ecuatoriana se han descrito más de 200 especies de carábidos (Moret, 2003), con un énfasis en el estudio de su diversidad y distribución temporal y espacial (Lucky *et al.*, 2006). Así mismo, en la Amazonía brasilera, se ha estudiado ampliamente la distribución espaciotemporal, especificidad de hábitat y ciclos de vida de larvas y adultos de carábidos y cicindélidos (Zerm y Adis, 2001; Zerm *et al.*, 2001; Cajaiba *et al.*, 2018b), así como su aplicabilidad como indicadores de gradientes de perturbación antropogénica (Cajaiba *et al.*, 2018a).

Dicho desconocimiento en esta región biogeográfica de Colombia es en parte resultado de un sesgo geográfico de la comprensión de la biodiversidad en el país, pues según Arbeláez-Cortés (2013), estos estudios han centrado sus investigaciones mayoritariamente en la región Andina y Caribe, con un total de 505 y 136 estudios respectivamente, en contraste con la región Amazónica, que cuenta con 110 estudios realizados en los departamentos del Amazonas y Caquetá, dejando al departamento del Vaupés como una de las regiones más inexploradas (Martínez y Galeano, 2001).

El presente estudio tuvo como objetivo evaluar la diversidad alfa y beta de Cicindelidae y Carabidae en bosques primarios y áreas transformadas por actividades humanas en la Amazonía oriental colombiana. Para ello, se realizaron recolectas estandarizadas y se estudiaron variables ambientales que, potencialmente, pueden explicar la variación de la riqueza local. Además, se estimó la correlación de estas variables sobre la composición de especies. Específicamente, se plantearon tres hipótesis: (I) la transformación de la vegetación nativa genera una disminución en la diversidad alfa de escarabajos tigre y carábidos; (II) hábitats transformados presentan ensamblajes de Cicindelidae y Carabidae menos complejos y más generalistas en términos de composición y estructura en comparación con bosques primarios; y (III) el componente que más contribuye a la diversidad beta entre usos del suelo es el recambio de especies y no la diferencia en riqueza.

MÉTODOS

Área de estudio

El estudio se realizó entre febrero e inicios de abril de 2022 en el municipio de Mitú (Vaupés), ubicado en la Amazonia oriental colombiana, entre los 00° 14' y los 10° 48' de latitud norte y

los 69° 50' y 70° 30' de longitud oeste, a una altura de 183 msnm (Fig. 1). Mitú es una zona de transición entre las llanuras de la Orinoquía y la selva húmeda amazónica (GOV.CO, 2021a). El promedio de precipitación anual es de 3256 mm, la temporada menos lluviosa se extiende desde diciembre hasta febrero, mientras que la temporada de mayores lluvias va de abril a octubre; marzo y noviembre son considerados períodos de transición. La temperatura media anual es de 27°C y oscila entre 25 y 30°C (GOV.CO, 2021a).

Los muestreos se realizaron en tres usos de suelo diferentes, descritos a continuación:

- Urbano (Ur): corresponde a la cabecera municipal de Mitú, ubicada mayormente en la margen oriental del río Vaupés. Su área de extensión es de 5 km², en donde se desarrollan diversas actividades agropecuarias, administrativas y de comercio (GOV.CO, 2021a). Para el año 2018, el área urbana contaba con una población estimada de 9746 habitantes (DANE, 2019).
- Chagra (Ch): se refiere a una práctica agrícola que se encuentra definida por un sistema de policultivos itinerantes. Las chagras corresponden a áreas de bosque primario, secundario o de rastrojo que los indígenas rozan y queman, dejando algunos árboles nativos de interés, con el fin de establecer cultivos asociados entre sí e intercalados espacial y temporalmente. Los principales cultivos son yuca brava (*Manihot sculendum*), diversas variedades de piña (*Ananas* spp.), lulo (*Solanum* spp.), batata (*Ipomea batata*), ají (*Capsicum* spp.), coca (*Erythrocillum coca*), plátano (*Musa* spp.), maíz (*Zea mays*) y especies perennes como pupuña (*Bactris gasipaes*), uva caimarona (*Pourouma cecropiaceae*), guamos (*Inga* spp.), umarí (*Paraqueiba sericea*), entre otras (Giraldo y Romero, 2012). Después de dos o tres años el área de la chagra es abandonada, dejándola sembrada con frutales y palmas para ser utilizada como sitio futuro de recolección de alimento y madera. Las chagras se encuentran

establecidas principalmente en la periferia de la cabecera municipal y en áreas aledañas a los asentamientos indígenas (GOV.CO, 2021b).

- Bosque primario (Bp): corresponde a áreas de Bosque Húmedo Tropical siempre verde con numerosas llanuras aluviales que comúnmente se inundan en la temporada lluviosa. Tiene en promedio 120 especies vegetales por hectárea (GOV.CO, 2021c), donde se destacan familias como Arecaceae, Bombacaceae, Burseraceae, Cecropiaceae, entre otras. El sotobosque se compone de gramíneas y forbias de porte bajo que cubren densamente el suelo, aunque es común encontrar sectores desnudos o cubiertos únicamente por hojarasca (Martínez y Galeano, 2001).

Métodos de recolecta

Para cada uso de suelo se establecieron tres réplicas separadas entre sí por al menos 500 m. En cada réplica se ubicaron tres transectos lineales de 50 m. Los transectos se ubicaron, en la mayoría de los casos, a por lo menos 250 m entre sí. En una réplica de la zona urbana y dos del bosque primario algunos transectos quedaron más cerca de los otros (entre 170-195 m) debido a razones logísticas (Fig. 1). A lo largo de cada transecto se emplearon trampas de caída, trampas de luz y captura manual. A continuación, se describe cómo fueron dispuestas las unidades de muestreo (UM) en los transectos y en qué consiste una UM:

Método	Descripción	Unidad de Muestreo
Trampa de caída	Se ubicó un vaso plástico de 500 mL enterrado a ras del suelo (que contenía $\frac{2}{3}$ de agua + ácido acético 5% + 1 cucharada de jabón líquido) cada 10 metros a lo largo de cada transecto, para un total de cinco trampas de caída por transecto.	Una trampa de caída activa durante 15 días. Se realizaron 15 UM separadas temporalmente en cada transecto: 5 UM del día 1-15, 5 UM del día 16-30 y 5 UM del día 31-45

Trampa de luz	En cada réplica se seleccionó aleatoriamente uno de los transectos para ubicar la trampa de luz, que consistió en una sábana blanca de 5m x 1m, iluminada por cinco bombillas de luz blanca (40-60 W). La ubicación de la trampa en el transecto varió según la facilidad logística.	Revisión continua por una única noche entre las 19:00 y las 22:00 h.
Captura manual nocturna	Búsqueda activa nocturna de individuos a lo largo de cada transecto, incluyendo una distancia adicional de 2m a ambos lados de este.	Una hora de recolecta activa ininterrumpida entre las 19:00 y las 22:00 h. Se realizaron 3 UM por transecto separadas entre sí temporalmente (entre 10-15 días).

En total, se revisaron 165 UM por uso de suelo (135 UM para trampas de caída, 27 UM para captura manual y 3 UM para trampas de luz) y 495 UM para la zona de estudio. El objetivo de emplear tres métodos de captura diferentes fue maximizar la representatividad de la muestra de cada uso del suelo (Ramírez-Hernández *et al.*, 2018).

El material recolectado fue determinado hasta la categoría taxonómica más específica posible, siguiendo el arreglo taxonómico propuesto por Moret (2003), Martínez (2005) y Erwin *et al.* (2012) para Carabidae, y Vítolo (2004) para Cicindelidae, con las actualizaciones taxonómicas propuestas por Moravec (2018; 2020). Una vez culminado el proceso de determinación, los especímenes fueron etiquetados y almacenados en viales con etanol al 70% en el del Museo de Entomología de la Universidad del Valle, Cali (Colombia).

Variables ambientales

Como potenciales variables predictoras de la diversidad alfa de carábidos y cicindélidos se cuantificaron las siguientes variables ambientales:

- Cobertura vegetal de dosel: se midió empleando un densiómetro modelo GRS vertical. La

herramienta se diseñó en campo con tubos PVC, espejos y gotas de nivel.

- Profundidad de hojarasca: se introdujo una regla a través de la capa de hojarasca hasta llegar al horizonte 0 del suelo y se registró la altura en cm desde ese punto hasta la superficie superior de hojarasca (Tourinho *et al.*, 2020).
- Número de troncos caídos: se contó el número de troncos sobre el suelo con un diámetro $\geq$ 7cm que interceptasen la línea del transecto. El diámetro de cada tronco fue medido en el punto de intersección con el transecto (Tourinho *et al.*, 2020).
- Temperatura y humedad relativa del suelo: se midió empleando un termohigrómetro digital, el cual fue puesto sobre la capa superior del suelo.
- Coordenadas (latitud y longitud) y altura: esta variable fue tomada en el punto medio de cada transecto.
- Distancia espacial (metros) desde el centro urbano del municipio hasta el punto medio de cada transecto.

La cobertura vegetal de dosel, la profundidad de hojarasca y la temperatura y humedad relativa del suelo fueron registradas en el punto inicial, medio (aproximadamente 15 cm al lado de una de las trampas de caída) y final de cada transecto. Posteriormente se calculó el promedio de dicho resultado, obteniendo un único valor por transecto.

Por otro lado, la cobertura vegetal de dosel, profundidad de hojarasca, número de troncos caídos, temperatura y humedad relativa del suelo fueron registradas dos veces: al inicio (febrero) y final (marzo) de la recolecta de muestras. Para el análisis de datos se calculó el promedio de estas dos medidas como valor representativo para cada transecto.

Análisis de datos

Diversidad alfa

Para la estimación de la diversidad alfa en cada uso del suelo se usaron los estimadores no paramétricos de riqueza Chao1 y Chao2, que contemplan la rareza basada en abundancia e incidencia, respectivamente (Chao y Colwell, 2017).

Desde un enfoque ecológico, la diversidad de especies es una propiedad relacionada con la estructura de las comunidades, por lo cual debe considerarse no solo la riqueza observada, sino también el número efectivo de especies, que puede definirse como el número máximo posible de especies que podrían coexistir en una comunidad, si la abundancia se distribuyera homogéneamente entre todas ellas (Cultid-Medina y Escobar, 2019). Por lo cual, para la comparación de la diversidad alfa entre usos de suelo se estimó el número efectivo de especies (qD) en tres órdenes de diversidad: $q0$ (riqueza), $q1$ (exponente del índice de Shannon: número efectivo de especies igualmente frecuentes) y $q2$ (inverso del índice de Simpson: número efectivo de especies muy abundantes) (Jost, 2006), empleando el paquete *iNEXT* (2.0.20) (Hsieh y Chao, 2016).

Además, se siguieron las recomendaciones analíticas propuestas por Cultid-Medina y Escobar (2019), quienes sugieren que para estimar y comparar la diversidad con sentido ecológico deben considerarse diferentes escenarios de cobertura de muestreo (Chao y Jost, 2012).

Debido a que este parámetro varió entre los usos de suelo, los valores qD se interpolaron y extrapolaron para realizar la comparación de la diversidad alfa en cuatro escenarios de cobertura: I) valores observados, II) 0,85, III) 0,90 y IV) 0,95, siendo el segundo el empleado en la discusión de los resultados al implicar la posición más conservadora (i.e. mínimo valor de cobertura compartido entre usos de suelo) (Cultid-Medina y Escobar, 2019).

Asimismo, se implementó la comparación directa de la diversidad (qD) a través del cálculo de la magnitud de la diferencia (MD) (Ecuación 1) para determinar cuántas veces una comunidad

es más o menos diversa que la otra, para lo cual, se emplearon los valores de diversidad obtenidos bajo la misma cobertura de muestreo en el escenario 2 (Cultid-Medina y Escobar, 2019).

$$\%MD = 100 - \left[(qD \text{ muestra } 2 \times 100) / qD \text{ muestra } 1 \right]$$

Ecuación 1. Cálculo de la Magnitud de la Diferencia (MD)

Finalmente, se calculó la completitud de muestreo para cada uso de suelo (Ecuación 2) (Pineda-López, 2019), en la que se empleó como riqueza estimada el promedio de Chao1 y Chao2. Debido a que no existe consenso sobre cuál es el estimador no paramétrico de riqueza más adecuado (Brito *et al.*, 2021), se decidió emplear el promedio de los estimadores como medida representativa de la riqueza estimada.

$$\text{Compleitud de muestreo} = \text{Riqueza observada} / \text{Riqueza estimada} \times 100$$

Ecuación 2. Cálculo de completitud de muestreo

Composición de especies

Para examinar las diferencias en la composición de los ensamblajes entre los usos de suelo, se empleó un análisis multivariado permutado de la varianza (PERMANOVA) empleando distancias de Bray-Curtis y 999 permutaciones con la función *adonis2* del paquete *Vegan* (Anderson 2001, 2017). El análisis PERMANOVA pone a prueba si existe una diferencia significativa en la composición de especies entre dos o más grupos (Anderson y Walsh, 2013). Inicialmente se realizó un análisis considerando todos los usos de suelo y posteriormente se

realizaron comparaciones pareadas entre usos.

Para visualizar las diferencias en composición de especies, se empleó un escalamiento multidimensional no métrico (NMDS por sus siglas en inglés) empleando la distancia Bray-Curtis con la función metaMDS del paquete Vegan. Para facilitar la visualización de grupos, se ajustaron intervalos de confianza del 75% alrededor del centroide de cada uso de suelo. Además, se reportó el valor de estrés del NMDS, que representa la diferencia entre las distancias en la dimensión reducida en comparación con el espacio multidimensional completo, y por lo tanto se puede interpretar como una medida de error (un valor mayor estrés corresponde a mayor error en la interpretación del gráfico de ordenación).

Diversidad beta

Según Anderson *et al.* (2010) existen dos clases de medidas de diversidad beta usadas comúnmente: (I) las métricas clásicas, calculadas directamente a partir de la diversidad γ (regional) y α (local) y (II) las medidas multivariadas, basadas en semejanzas por pares (similitud, disimilitud o distancia) entre unidades de muestra. En este estudio se emplearon medidas del tipo II, más específicamente, la partición aditiva de la diversidad beta utilizando el índice de Bray-Curtis, disponible en el paquete *BAT* de R (Carvalho *et al.*, 2012; Cardoso *et al.*, 2015).

De acuerdo con Carvalho *et al.* (2012) existen dos procesos que dan forma a las comunidades y sus diferencias: el recambio de especies y la pérdida/ganancia de especies. El recambio de especies en un sitio por especies diferentes en otro sitio da como resultado diferencias en la composición, mientras que la pérdida/ganancia de especies da como resultado diferencias de riqueza entre sitios. Así, la diversidad beta total incorpora aditivamente el recambio de especies y la diferencia de riqueza.

Finalmente, para verificar si hubo autocorrelación espacial de la diversidad beta entre los transectos muestreados, se realizó una prueba de Mantel usando una matriz de disimilitud de Bray-Curtis entre transectos y una matriz de distancias geográficas (Legendre y Vaudor, 1991)

Especies indicadoras

Para determinar posibles especies indicadoras en cada uso de suelo se calculó un valor de indicación (IndVal) (Dufrêne y Legendre, 1997) con 999 permutaciones usando la abundancia de cada especie por transecto. Solo los taxones con IndVal superior a 60% y un valor-p inferior a 0,05 se consideraron como indicadores. Lo anterior se realizó usando el paquete *IndicSpecies* 1.7.5 de R, empleando como valor de IndVal la raíz cuadrada del producto de los componentes especificidad (exclusividad a un hábitat particular) y fidelidad (frecuencia de ocurrencia dentro del mismo hábitat). Este análisis permite identificar especies indicadoras para grupos individuales y para combinaciones de dichos grupos (Caceres y Legendre, 2009).

Efecto de las variables ambientales

Para determinar la relación entre la riqueza de especies de Geadephaga de los distintos usos del suelo y las variables ambientales, se empleó un modelo lineal generalizado mixto (GLMM) con una distribución de Poisson y una función de enlace logarítmica. Para ello, se utilizó la función *glmer* del paquete *lme4* v. 1.1-31 de R. Los transectos fueron tomados como efecto aleatorio para considerar potenciales problemas de pseudoreplicación. Previo a la elección del modelo, se realizó el protocolo de exploración de datos sugerido por Zuur et al. (2009) que incluye la detección de valores extremos, el exceso de ceros en la variable respuesta, la multicolinealidad entre variables independientes y la interacción entre variables. La elección del GLMM se realizó con base en la eliminación sistemática de variables no significativas y el menor valor de AICc. Finalmente, el modelo escogido se validó evaluando la homogeneidad de la varianza

y la ausencia de observaciones influyentes (Zuur *et al.*, 2009; Smith *et al.*, 2019).

Por otro lado, se evaluó el ajuste de las variables ambientales continuas a los ejes del escalamiento multidimensional no métrico (NMDS) empleando la función *envfit* del paquete *Vegan* de R. Este análisis permite evaluar si las variables ambientales contribuyen a la diferenciación de composición de especies entre usos de suelo.

Los scripts y archivos utilizados para los análisis de datos se encuentran disponibles en el Anexo 1.

RESULTADOS

Diversidad alfa

Se recolectó un total de 1019 individuos, 674 carábidos y 345 cicindélidos, distribuidos en 78 y 6 morfoespecies (en adelante especies), respectivamente (Anexo 2). En el bosque primario (Bp) se recolectaron 160 individuos agrupados en 22 géneros y 41 especies, en la chagra (Ch) 650 individuos agrupados 17 géneros y 43 especies y en la zona urbana (Ur) 209 individuos agrupados en 18 géneros y 30 especies. Las especies más abundantes fueron *Aniara sepulcralis* (Cicindelidae) (250 individuos), *Amblygnathus* sp.1 (Carabidae) (90 individuos), *Tetracha affinis* (Cicindelidae) (77 individuos), *Amblygnathus* sp.2 (Carabidae) y *Apenes* sp.1 (Carabidae) (ambas con 56 individuos), representando en conjunto el 51,9% de la abundancia total.

La completitud de muestreo calculada sugiere que se recolectó el 40,4% de las especies de Carabidae y Cicindelidae esperadas para el bosque primario, el 85,3% para chagra y el 72,8% para urbano (Tabla 1). Por otro lado, los valores de cobertura de muestreo obtenidos, mayores a 85% en todos los casos (Tabla 1), indican baja concentración de la abundancia total en

singletons y *doubletons* (especies representadas únicamente por uno o dos individuos en toda la recolecta de muestras), a pesar que estos representan casi la mitad (46,5%) del total de especies observadas (84).

Al comparar la diversidad (4D) bajo la misma cobertura de muestreo (escenario 2), el bosque primario es significativamente más rico y diverso que los otros usos del suelo (Tabla 2, Fig.2). Respecto a la chagra y la zona urbana, no hay evidencia suficiente para concluir que difieren en sus expresiones de la diversidad, excepto en el número efectivo de especies abundantes (2D), en cuyo caso urbano tiene mayor diversidad que chagra (Fig. 2). Este resultado también se obtuvo con los escenarios 3 y 4 (Anexo 3).

El análisis de la Magnitud de la Diferencia (MD) (Fig. 3) sugiere que el bosque primario presenta una riqueza 53% mayor a la registrada en la chagra y casi 60% superior a la registrada en la zona urbana. Para el resto de las expresiones de diversidad, el bosque tuvo mayor diversidad que las otras coberturas. Por otro lado, la MD en la riqueza observada indica que la chagra es casi 15% más diversa que urbano. Sin embargo, para 1D y 2D , urbano tiene mayor diversidad (15,1% y 55,8%, respectivamente).

Composición de especies

El análisis PERMANOVA sugiere que existen diferencias significativas en la composición de especies entre los usos de suelo ($p = 0,001$). Además, las comparaciones par a par sugieren diferencias significativas entre bosque-chagra y bosque-urbano, pero no entre chagra-urbano (Tabla 3).

Asimismo, el análisis NMDS (estrés: 0,12) mostró una clara distinción en la composición de especies de Geadephaga entre bosque y chagra-urbano, sin superposición entre sus respectivos intervalos de confianza. Por otro lado, chagra y urbano se superponen casi en su totalidad

(Figura 4).

Diversidad beta

Únicamente cinco especies (*Amblygnathus* sp.4, *Apenes* sp.1, *Odontocheila* sp.1, *Oxycrepis* sp.1 y *Selenophorus* sp. 9) fueron recolectadas en todos los usos de suelo. La chagra y la zona urbana compartieron 19 especies, bosque-chagra diez y bosque-ruabno solo seis especies. Por otro lado, el 35,7% del número total de especies recolectadas (30 especies) se encontraron exclusivamente en el bosque, 22,6% (19 especies) en la chagra y 11,9% (10 especies) en la zona urbana (Fig. 5-A).

La mayor disimilitud según el índice de Bray-Curtis se encontró entre bosque-urbano (83%), seguida de bosque-chagra (76%) y chagra-urbano (48%) (Tabla 4). La partición aditiva de esta sugiere que el componente recambio de especies es el que más contribuyó a la disimilitud entre Bp-Ch y Bp-Ur (Figura 5-B). En el caso de la disimilitud chagra-urbano, la contribución de este componente disminuyó, cediendo influencia a la diferencia en la riqueza.

La prueba de Mantel ($r = -0,05$, $p = 0,77$) sugiere que no existe correlación entre la distancia geográfica de los transectos y la disimilitud.

Especies indicadoras

Trece especies mostraron asociaciones significativas ($p \leq 0,05$) con los usos de suelo estudiados (Anexo 4). *Apenes* sp.2, *Galerita amazónica* y *Pachyteles* sp.1 (todas de la familia Carabidae) tuvieron un alto valor indicador ($>65\%$) para el bosque primario. Asimismo, las especies indicadoras para la chagra fueron *Aniara sepulcralis*, *Amblygnathus* sp.2 y *Tetracha affinis*, todas con un valor indicador superior al 75%. Por su parte, *Selenophorus* sp.3 se asoció con el uso de suelo urbano (62,9%). Además, se formó un grupo entre Ch-Ur compuesto por *Selenophorus* sp.2 y *Selenophorus* sp.10, ambas con un IndVal del 70%.

Efecto de las variables ambientales

Luego del protocolo de elección para GLMM, el modelo seleccionado incluye únicamente la cobertura de dosel como la variable con mayor influencia sobre la riqueza, aumentando esta última en un factor multiplicativo de 1,71 especies con relación a la cobertura de dosel. Es decir, un incremento del 1% en la cobertura de dosel significaría un aumento en la riqueza a una tasa de 1,71 especies (Tabla 5).

Por otra parte, al ajustar las variables ambientales continuas al gráfico NMDS (Fig. 4), se obtuvo que el bosque primario se correlaciona positivamente con la profundidad de hojarasca, cobertura de dosel (ambas con un $R^2 = 0,67$ y $p = 0,001$) y distancia desde el centro urbano ($R^2 = 0,52$ y $p = 0,01$). Por otro lado, temperatura y humedad relativa fueron las únicas variables que no mostraron un ajuste significativo a los ejes del NMDS (Tabla 6).

DISCUSIÓN

Diversidad alfa

La revisión más actualizada sobre los Geadephaga de Colombia (Arenas *et al.*, 2021) reporta 77 especies para la región amazónica (Amazonas, Caquetá, Guainía, Guaviare y Vaupés). El presente estudio, enfocado únicamente en una localidad de uno de los cinco departamentos amazónicos, reporta 84 especies (Anexo 2), siete más de lo conocido para toda la región amazónica colombiana. Este resultado resalta el enorme déficit de conocimiento de la diversidad de escarabajos en la Amazonia nororiental colombiana.

Los resultados obtenidos demuestran que la diversidad de Geadephaga no fue ajena a los cambios en el uso del suelo de la zona muestreada. Si bien la riqueza observada fue mayor en

la chagra, seguida del bosque primario y la zona urbana, los estimadores no paramétricos indican que, con una mayor eficiencia de muestreo, la diversidad del bosque primario será mayor respecto a los otros usos del suelo (Tabla 1). Además, al realizar la comparación de la diversidad entre los usos del suelo bajo la misma cobertura de muestreo (Fig. 2), se alcanza los mayores valores para todas las expresiones de la diversidad en el ecosistema menos perturbado (bosque primario), corroborando los resultados obtenidos por Fujita *et al.* (2008) y Cajaiba *et al.* (2018a;b), quienes reportaron una disminución de la diversidad de carábidos a medida que aumentó la perturbación ambiental de las zonas muestreadas. Por su parte, Ch y Ur no presentaron diferencias estadísticamente significativas para la riqueza (0D) y el número efectivo de especies igualmente abundantes (1D), sin embargo, para el caso del número efectivo de especies muy abundantes (2D), la zona urbana fue más diversa que la chagra, contrastando con los resultados esperados respecto al gradiente de perturbación.

Cabe resaltar que, el valor de la cobertura de muestreo observado en el bosque primario (86,5%; Tabla 1) resultó ser el menor entre los tres usos de suelo evaluados. Esto pudo ser resultado, no solo de la gran diversidad de microhábitats en bosques primarios que amerita un mayor esfuerzo de muestreo, sino también a la pérdida de algunas trampas de caída que fueron colonizadas por termitas (*Nasutitermes* y *Macrotermes*) u hormigas (*Atta*, *Camponotus* y *Dolichoderus*), secando la solución de las trampas e impidiendo que otros animales cayeran en ellas.

Si bien es evidente la existencia de los gradientes de perturbación entre los usos de suelo muestreados, los límites que lo marcan son difusos, ya que, de la extensión total del municipio de Mitú, el 98% del suelo se considera bosque tropical (GOV.CO, 2021b). Así, la cabecera

municipal, que ocupa solo 5 km² de la extensión total del municipio (16.422 km²) (GOV.CO, 2021a), cuenta con fragmentos cercanos de bosque primario y secundario (IGAC, 2005), que podrían amortiguar el impacto ambiental de la actividad antrópica y permitiría la presencia de especies forestales como las del género *Thoasia* (Erwin y Aldebron, 2018) en el área urbana (Anexo 2).

Lo anterior revela la importancia de los árboles nativos dispersos dentro de las áreas intervenidas. Pues, tanto las características arbóreas, como la heterogeneidad estructural de la vegetación influyen fuertemente en la riqueza de Geadephaga (Magura *et al.*, 2005; Taboada *et al.*, 2008).

Por otro lado, las chagras ubicadas en la periferia de la cabecera municipal y la cercanía con el río Vaupés aportan a la zona urbana recursos alimenticios y zonas abiertas aprovechadas por géneros oportunistas, como *Clivina*, *Athrostictus* y *Barysomus* (Anexo 2); quienes se asociaron en estudios anteriores a áreas perturbadas, secas, de actividad agrícola o en pastizales (Martínez, 2005; Baquero-Carvajal, 2016).

Las chagras son utilizadas por familias indígenas mediante la selección del sitio, tumba selectiva del bosque (dejando árboles y palmas de interés), quema del material derribado, siembra de especies nativas, recolección y abandono. La biodiversidad mantenida y establecida en la chagra es parte de una herencia cultural identitaria de cada familia, donde se resuelve la relación humano-naturaleza como una interacción y no como una lucha (Giraldo y Romero, 2012). La cantidad y distribución no cuadriculada de especies y semillas utilizadas busca imitar

con la mayor fidelidad posible la forma en que las plantas se encuentran en la naturaleza. De esta manera, la tradición agrícola indígena se ha adaptado al medio para garantizar no solo la alimentación de las comunidades, sino también la prevalencia de todas las especies bióticas, protegiendo y propiciando la recuperación del ecosistema (Giraldo y Romero, 2012). Lo anterior se ve reflejado en la elevada riqueza observada en la chagra (Tabla 1).

Sin embargo, según Davis *et al.* (2001) y Liberal *et al.* (2011), los cambios en el uso de suelo parecen disminuir la uniformidad en los ensamblajes de Carabidae, lo que lleva al predominio de algunas especies. Esto pudo ser corroborado con la dominancia por parte de *Aniara sepulcralis*, *Tetracha affinis* y *Amblygnathus* sp.2, quienes en conjunto representaron el 53,4% de la abundancia total encontrada en la chagra (Anexo 2). Una comparación previa de la diversidad de carábidos entre ambientes preservados y alterados realizada por Baquero-Carvajal (2016) clasificó a *Aniara sepulcralis* y *Tetracha affinis* como depredadores generalistas dominantes al encontrarse en altas abundancias en zonas de plantaciones y áreas abiertas. Por su parte, el género *Amblygnathus* ha sido reportado como un granívoro generalista, adaptado a zonas con hojarasca expuesta al sol y cercana a humedales (Martínez, 2005).

A pesar del alto número de individuos y especies recolectadas asociadas a los usos de suelo de mayor intervención (Ch-Ur), el bosque primario presentó la mayor cantidad de especies exclusivas (30) (Tabla 1, Anexo 2). Esto, sumado a la alta completitud de muestreo en Ch-Ur podría indicar que la probabilidad de que las especies forestales ocurran en la chagra o la zona urbana es baja, apoyando los resultados obtenidos por Cajaiba *et al.* (2018a) quienes resaltan el valor de los bosques primarios amazónicos al albergar la mayor diversidad de carábidos.

Comentado [LCAL1]: Mencionar en beta

Según lo anterior, es evidente que depender de las chagras para la conservación de la biodiversidad en vastas áreas de la Amazonía sería ineficaz para los grupos más vulnerables y especializados como los géneros *Galerita*, *Helluobrochus*, *Agra* o *Notiobia*, encontrados en investigaciones anteriores asociados a bosques húmedos tropicales o deciduos poco intervenidos (Martínez, 2005; Baquero-Carvajal, 2016; Cajaiba *et al.*, 2018b), y en esta investigación, a los ambientes más prístinos (Anexo 2).

Por otro lado, es importante considerar que los Geadephaga tienen distribuciones irregulares, particularmente en las selvas tropicales, lo que hace que la abundancia de muchas especies parezca baja y requiera un mayor esfuerzo de recolecta para obtener una muestra representativa de la fauna (Erwin, *et al.*, 2005). Además, dado que el ciclo de inundaciones típicos de las selvas de la Amazonía causa movimientos estacionales y cambios en las comunidades bióticas, se ha demostrado que la época del año afecta la diversidad encontrada de Geadephaga, y otros grupos de invertebrados (Cajaiba *et al.*, 2018b). Por lo cual, en estudios futuros, es necesario implementar muestreos que incluyan todas las temporadas del año para obtener una estimación más confiable de la diversidad. Asimismo, Erwin *et al.* (2005) resalta que, en los trópicos más del 50% de las especies Geadephaga viven en arbustos y árboles, por lo cual, métodos que incluyan únicamente el sotobosque podrían ser ineficientes a la hora de detectar una muestra representativa de la comunidad. Por tanto, es necesario incluir métodos de muestreo enfocados en la fauna arbórea en estudios futuros para complementar los patrones de variación de diversidad observados en este estudio.

Composición de especies

La composición de los ensamblajes de Geadephaga del bosque primario fue diferente al de las áreas intervenidas, como se evidencia en el NMDS (Fig. 4). Sin embargo, para el caso de Ch y Ur la superposición de las elipses de confianza y el análisis PERMANOVA indican que sus ensamblajes no difieren significativamente entre sí. Lo anterior pudo deberse a que los límites que diferencian los usos del suelo en la cabecera municipal de Mitú son difusos, pues la matriz del municipio y las chagras corresponde a un bosque tropical (IGAC, 2005; GOV.CO, 2021b).

Diversidad beta

La partición aditiva de la diversidad beta posiciona el recambio de especies como el componente de mayor contribución a la disimilitud encontrada entre los usos del suelo. Además, la mayor diferencia entre los ensamblajes se encontró entre la zona de menor y mayor intervención (Bp-Ur), mientras que la mayor similitud se presentó entre los dos sitios más intervenidos (Ch-Ur). Esto, sumado al bajo número de especies compartidas entre el bosque primario y los otros usos del suelo (Fig. 5) respalda la importancia de los bosques primarios amazónicos para la conservación de la diversidad al albergar la mayor cantidad de especies exclusivas.

La fuerte influencia ejercida por el recambio de especies en la partición aditiva de la diversidad beta se debe a que los ensamblajes de Carabidae son distintos entre cada ecosistema, uso de tierra y condiciones de suelo (Moraes *et al.*, 2013), principalmente porque el tipo y profundidad de hojarasca son importantes al proporcionar nichos de alimentación, reproducción y protección contra la desecación y depredadores (Pearce *et al.*, 2003).

Especies indicadoras

El incremento de la población humana en las zonas tropicales ha vuelto a las especies más vulnerables a la desaparición debido a los cambios en el ecosistema, lo que revela la necesidad de realizar estrategias de gestión sostenible eficaces para la protección de la diversidad basadas en el entendimiento de la respuesta de grupos bioindicadores a distintas intervenciones (Hulme, 2006). Cambios en la composición de especies de carábidos según el ecosistema es una observación recurrente (Latty *et al.*, 2006; Uehara-Prado *et al.*, 2009), ya que este grupo tiene una alta sensibilidad a los cambios ambientales en general (Scott y Anderson, 2003), lo que los convierte en indicadores ecológicos óptimos (Cajaiba *et al.*, 2018b).

Barbosa *et al.* (2002) sugieren que las especies de escarabajos exhiben especificidad hacia los microhábitats y, por lo tanto, tienen preferencias espaciales que solo podrían inferirse indirectamente de la abundancia local. Los ambientes más perturbados tendrían menos recursos y una estructura de microhábitat menos compleja, lo que sustentaría menos especies, pero quizás más individuos de especies generalistas y/u oportunistas. Razón por la cual, depredadores o granívoros generalistas se asociaron con las áreas de mayor intervención (Anexo 4).

R²

Aunque se desconocen las historias de vida de la gran mayoría de las especies de carábidos amazónicos, se conoce la información general de la historia de vida de muchos de los géneros encontrados. Las especies *Apenes*, *Galerita amazónica* y *Pachyteles* suelen estar asociadas a zonas arbóreas, con alta vegetación y troncos caídos en descomposición (Martínez, 2005), lo

que explica por qué se asociaron al bosque primario (Anexo 4).

Efecto de las variables ambientales

Según Moraes *et al.* (2013), el tipo y profundidad de hojarasca y los desechos leñosos gruesos son determinantes para el desarrollo de muchas especies de Geadephaga al proporcionar nichos de alimentación, protección contra depredadores y desecación y sitios de oviposición y desarrollo larvario (Pearce *et al.*, 2003; Lövei *et al.*, 2006). Lo anterior podría explicar el elevado número de especies exclusivas en el bosque primario, y la relación evidenciada entre la diversidad de Geadephaga y la cobertura de dosel.

CONCLUSIONES

Los resultados de este trabajo sugieren una disminución de la diversidad de Geadephaga desde ambientes más conservados hacia los de mayor intervención, así como una simplificación en la composición de los ensamblajes. Además, ubica a los bosques primarios como un ambiente de gran importancia para el mantenimiento de la biodiversidad regional, al albergar la mayor proporción de especies exclusivas.

Por otro lado, el modelo lineal generalizado mixto escogido sugiere el porcentaje de cobertura de dosel como la variable predictora más importante para la variación de la riqueza de Geadephaga en la zona de estudio, lo que refuerza el papel de los bosques primarios y su cobertura arbórea para la conservación de su diversidad. En general, los resultados corroboran el carácter bioindicador de Geadephaga en el bioma amazónico reportado anteriormente por otros autores (Davis *et al.*, 2001; Liberal *et al.*, 2011; Bicknell *et al.*, 2014; Cajaiba *et al.*, 2018a; McGregor y Wahl, 2020) y resaltan su utilidad como grupo focal para el diseño de estrategias

de conservación.

Finalmente, si bien entender los patrones de diversidad taxonómica es un primer paso para conocer las relaciones entre los ensamblajes de Geadephaga y su entorno, es necesario desarrollar otros enfoques para obtener una visión más holística de la diversidad, como lo son incluir la evaluación de las diversidades funcional (McGill *et al.*, 2006) y filogenética (Cavender-Bares *et al.*, 2009)

AGRADECIMIENTOS

A mi director Jimmy Cabra, por su confianza, paciencia y motivación. Su manera de ver y hacer ciencia fueron fuente de inspiración durante todo mi proceso académico. A Anderson Arenas-Clavijo por su indispensable ayuda en la identificación taxonómica de los individuos. Su amor por los carábidos me fue contagiado. A mi compañero José Velázquez, por su valiosa ayuda y compañía en el trabajo de campo y el análisis de los resultados. A mi familia, por su infinito amor que me brindó la fuerza y herramientas necesarias para continuar en los momentos más difíciles.

Finalmente, quiero expresar mis mayores agradecimientos a las comunidades de Mitú. No solo por la ayuda prestada en campo, sino por permitirnos compartir con ella sus preciosas formas de vida. A nuestros guías y colegas de jornada: Patricio, Roberto y Rodolfo Valencia por brindarnos seguridad y compañía en su territorio, y a las mujeres, quienes nos dieron alimento y refugio.

LITERATURA CITADA

- Anderson, R. S. y Ashe, J. S. (2000) 'Leaf litter inhabiting beetles as surrogates for establishing priorities for conservation of selected tropical montane cloud forests in Honduras, Central America (Coleoptera, Staphylinidae, Curculionidae)'. *Biodiversity and Conservation*.
- Anderson, M. J. (2001) 'A new method for non-parametric multivariate analysis of variance'. *Austral Ecology* 26:32–46.
- Anderson, M. J. (2017) 'Permutational Multivariate Analysis of Variance (PERMANOVA)'. *Wiley StatsRef: Statistics Reference Online*.
- Anderson, M. J. y Walsh D. C. (2013) 'PERMANOVA, ANOSIM, and the Mantel test in the face of heterogeneous dispersions: What null hypothesis are you testing?' *Ecological Monographs* 83:557–574
- Arbeláez-Cortés, E. (2013) 'Knowledge of Colombian biodiversity: published and indexed', *Biodiversity and Conservation*. 22, pp. 2875–2906. Available at: <https://doi.org/10.1007/s10531-013-0560-y>

- Arenas, A., Montoya-Lerma, J. y Moret, P. (2021) 'Diversity of Geadephaga (Coleoptera: Carabidae and Cicindelidae) in Colombia: an approach from existing literature', *Biota Colombiana*. 23(1), p. e962. Available at: <https://doi.org/10.21068/2539200X.962>.
- Arenas-Clavijo, A. y Armbrrecht, I. (2019) 'Soil ants (Hymenoptera: Formicidae) and ground beetles (Coleoptera: Carabidae) in a coffee agroforestry landscape during a severe-drought period', *Agroforestry Systems*, 93(5), pp. 1781–1792. Available at: <https://doi.org/10.1007/s10457-018-0283-x>.
- Baquero-Carvajal, L.S. (2016) 'Composición de carábidos del suelo (Coleoptera: Carabidae) en plantaciones forestales y ecosistemas de la Orinoquía colombiana'. Universidad Distrital Francisco José de Caldas. Available at: <https://repository.udistrital.edu.co/handle/11349/24537> (Accessed: 15 October 2022).
- Barbosa, M. D., Fonseca, C. R., Hammond, P. M. y Stork, N. E. (2002) 'Diversidade e similaridade entre habitats com base na fauna de Coleoptera de serrapilheira de uma floresta de terra firme da Amazônia Central'. Proyecto de Red Iberoamericana de Biogeografía y Entomología Sistemática–PrIBES, 2, 69-83.
- Berenguer, E., Gardner, T. A., Ferreira, J., Aragao, L. E., Camargo, P. B., Cerri, C., Durigan, M., Oliveira, R., Vieira, I. y Barlow, J. (2015) 'Developing Cost-Effective Field Assessments of Carbon Stocks in Human-Modified Tropical Forests', *PLOS ONE*, 10(8), p. e0133139. Available at: <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0133139>.
- Bicknell, J.E., Phelps, S., Davies, R., Mann, D., Struebig, M. y Davies, Z.. (2014) 'Dung beetles as indicators for rapid impact assessments: Evaluating best practice forestry in the neotropics', *Ecological Indicators*, 43, pp. 154–161. Available at: <https://doi.org/10.1016/j.ecolind.2014.02.030>.
- Brito P.G., Jovem-Azevêdo, D., Araújo. M., Paiva. F.F., Molozzi, J. (2021) 'Performance of richness estimators for invertebrate inventories in reservoirs'. *Environ Monit Assess*. 2021 Oct 2;193(10):686. doi: 10.1007/s10661-021-09487-z. PMID: 34599687.
- Cáceres, M.D. y Legendre, P. (2009) 'Associations between species and groups of sites: indices and statistical inference'. *Ecology*, 90: 3566-3574. <https://doi.org/10.1890/08-1823.1>
- Cajaiba, R. L., Périco, S., Vieira, T., Dalzochio, M., Bastos, R., Cabral, J. y Santos, M. (2018a) 'How informative is the response of Ground Beetles' (Coleoptera: Carabidae) assemblages to anthropogenic land use changes? Insights for ecological status assessments from a case study in the Neotropics', *Science of The Total Environment*, 636, pp. 1219–1227. Available at: <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2018.04.392>.
- Cajaiba, R. L., Perico, E. y Silva, W. (2018b) 'When to sample ground beetles (Coleoptera: Carabidae) in the neotropics for biodiversity assessments? a case study in the Brazilian Amazon', *Applied Ecology and Environmental Research*, 16(6), pp. 7833–7846. Available at: https://doi.org/10.15666/aeer/1606_78337846.

- Campos, R. C. y Hernández, M. I. (2015) 'Changes in the dynamics of functional groups in communities of dung beetles in Atlantic forest fragments adjacent to transgenic maize crops', *Ecological Indicators*, 49, pp. 216–227. Available at: <https://doi.org/10.1016/j.ecolind.2014.09.043>.
- Cardil, A., de-Miguel, S., Silva, C. A., Reich, P. B., Calkin, D., Brancalion, P. H., Vibrans, A. C., Gamarra, J., Zhou, M., Pijanowski, B. C., et al. (2020) 'Recent deforestation drove the spike in Amazonian fires', *Environmental Research Letters*, 15(12), p. 121003. Available at: <https://doi.org/10.1088/1748-9326/abcac7>.
- Cardoso, P., Rigal, F. y Carvalho, J.C. (2015) 'BAT – Biodiversity Assessment Tools, an R package for the measurement and estimation of alpha and beta taxon, phylogenetic and functional diversity', *Methods in Ecology and Evolution*, 6(2), pp. 232–236. Available at: <https://doi.org/10.1111/2041-210X.12310>.
- Carvalho, J.C., Cardoso, P. y Gomes, P. (2012) 'Determining the relative roles of species replacement and species richness differences in generating beta-diversity patterns', *Global Ecology and Biogeography*, 21(7), pp. 760–771. Available at: <https://doi.org/10.1111/j.1466-8238.2011.00694.x>.
- Cassola, F. y Pearson, D. L. (2000) 'Global patterns of tiger beetle species richness (Coleoptera: Cicindelidae)', *Biological Conservation*, 95(2), pp. 197–208. Available at: [https://doi.org/10.1016/S0006-3207\(00\)00034-3](https://doi.org/10.1016/S0006-3207(00)00034-3).
- Cavender-Bares, J., Keen, A., y Miles, B. (2006). 'Phylogenetic structure of Floridian plant communities depends on taxonomic and spatial scale'. *Ecology*, 87, S109–S122.
- CEPAL y Patrimonio Natural (2013) 'Amazonía posible y sostenible'. Disponible en: http://www.cepal.org/sites/default/files/news/files/folleto_amazonia_posibleysostenible.pdf (Accedido: 15/07/2022)
- Chao, A. y Jost, L. (2012) 'Coverage-based rarefaction and extrapolation: standardizing samples by completeness rather than size', *Ecology*, 93(12), pp. 2533–2547. Available at: <https://doi.org/10.1890/11-1952.1>.
- Chao A, y Colwell R. K. (2017) 'Thirty years of progeny from Chao's inequality: estimating and comparing richness with incidence data and incomplete sampling'. *Statistics and Operation Research Transactions* 41:3-54.
- Cividanes, F. J. (2021) 'Carabid beetles (Coleoptera: Carabidae) and biological control of agricultural pests in Latin America', *Annals of the Entomological Society of America*, 114(2), pp. 175–191. Available at: <https://doi.org/10.1093/aesa/saaa051>.
- Cultid-Medina, C. y Escobar, F. (2019) 'Pautas para la estimación y comparación estadística de la diversidad biológica (q D)'. En: Moreno CE (Ed) *La biodiversidad en un mundo cambiante: Fundamentos teóricos y metodológicos para su estudio*, Universidad Autónoma del Estado de Hidalgo/ Libermex. Ciudad de México. pp. 175-202
- DANE -Departamento Administrativo Nacional de Estadística- (2019) 'Información Capital'. Disponible en:

chrome-extension://efaidnbmnnnibpcajpcglclefindmkaj/https://www.dane.gov.co/files/variant/informacion-capital-DANE-2019.pdf (Accessed: 16 October 2022).

- Davis, A. J., Holloway, Jeremy D., Huijbregts, H., Krikken, J., Kirk-Spriggs, A. H. y Sutton, S. L. (2001) 'Dung beetles as indicators of change in the forests of northern Borneo', *Journal of Applied Ecology*, 38(3), pp. 593–616. Available at: <https://doi.org/10.1046/j.1365-2664.2001.00619.x>.
- Dufrêne, M. y Legendre, P. (1997) 'Species assemblages and indicator species: the need for a flexible asymmetrical approach'. *Ecological Monographs*, 67: 345–366. From: [https://doi.org/10.1890/0012-9615\(1997\)067\[0345:SAAIST\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1890/0012-9615(1997)067[0345:SAAIST]2.0.CO;2)
- Erwin, T. L., Pimienta, M. C., Murillo, O. E. y Aschero, V. (2005). 'Mapping patterns of beta Diversity for beetles across the western amazon basin: a preliminary case for improving inventory methods and conservation strategies'. *Proceedings of the California Academy of Sciences* 56: 72–85.
- Erwin, T. L., Micheli, C. J. y Hevel, G. (2012) 'The beetle family Carabidae of Guyane (French Guyana): the tribes, genera, and number of species known, with notes on their ways of life. (Insecta: Coleoptera: Adephaga)'. Paris: Le Coléoptériste, ACOREP
- Erwin, T. L., y Aldebrón, C. (2018) 'Neotropical *Thoasia* Liebke, 1939 and *Straneotia* Mateu, 1961 of the Cryptobatina group, subtribe Agrina: Taxonomic revisions with notes on their ways of life (Insecta, Coleoptera, Carabidae, Lebiini)'. *ZooKeys*, (742), 57–90.
- Fernández, F. G. y Pearson, D. L. (1993). 'Los escarabajos-tigre (Coleoptera: Cicindelidae) de Colombia I. Introducción y clave para géneros'. *Boletín del Museo de Entomología de la Universidad del Valle*. 1(1): 29–40.
- Fujita, A., Maeto, K., Kagawa, Y. y Ito, N. (2008) 'Effects of forest fragmentation on species richness and composition of ground beetles (Coleoptera: Carabidae and Brachinidae) in urban landscapes', *Entomological Science*, 11(1), pp. 39–48. Available at: <https://doi.org/10.1111/j.1479-8298.2007.00243.x>.
- García-Suabita, W., Pinzón, J., Spence, J R. y Pinzón, O. P. (2019) 'Epiedaphic Ground Beetle (Carabidae) Diversity in Ecosystems Transformed by Plantations of *Eucalyptus pellita* in the Orinoco Region of Colombia', *Neotropical Entomology*, 48(6), pp. 1014–1029. Available at: <https://doi.org/10.1007/s13744-019-00700-w>.
- Giraldo, J. H., y Romero, M. C. (2012) 'La chagra indígena y biodiversidad: sistema de producción sostenible de las comunidades indígenas del Vaupés (Colombia)'. *Cuadernos De Desarrollo Rural*, (44). Recuperado a partir de <https://revistas.javeriana.edu.co/index.php/desarrolloRural/article/view/2321>
- GOV.CO. Alcaldía de Mitú (2021a) 'Información del municipio'. Disponible en: <https://www.mitu-vaupes.gov.co/MiMunicipio/Paginas/Informacion-del-Municipio.aspx> (Accessed: 16 October

2022).

GOV.CO. Alcaldía de Mitú (2021b) 'Economía del municipio'. Disponible en: <https://www.mituvaupes.gov.co/MiMunicipio/Paginas/Economia.aspx> (Accessed: 16 October 2022).

GOV.CO. Alcaldía de Mitú (2021c) 'Ecología del municipio'. Disponible en: <https://www.mituvaupes.gov.co/MiMunicipio/Paginas/Ecologia.aspx#:~:text=Se%20identifican%20bosques%20naturales%20densos,porpor%20por%20sabanas%20de%20gram%C3%ADneas> (Accessed: 16 October 2022).

Harris, R., Hutchison, P., y Sainz, M. R. (2011). 'Amazonas'. Ed. Alhena Media.

Hsieh, T.C., Ma, K.H. y Chao, A. (2016) 'iNEXT: an R package for rarefaction and extrapolation of species diversity (Hill numbers)', *Methods in Ecology and Evolution*, 7(12), pp. 1451–1456. Available at: <https://doi.org/10.1111/2041-210X.12613>.

Hulme, P.E. (2006) 'Beyond control: wider implications for the management of biological invasions', *Journal of Applied Ecology*, 43(5), pp. 835–847. Available at: <https://doi.org/10.1111/j.1365-2664.2006.01227.x>.

IGAC -Instituto Geográfico Agustín Codazzi- (2005) 'Resumen EOT, Mitú'. Disponible en: <https://www.colombiaot.gov.co/pot/buscador.html?u=0> (Accessed: 16 October 2022).

Jost, L. (2006) 'Entropy and diversity'. *Oikos* 113: 363–375.

Latty, E.F., Werner, S. M., Mladenoff, D. J., Raffa, K. F. y Sickley, T. A. (2006) 'Response of ground beetle (Carabidae) assemblages to logging history in northern hardwood–hemlock forests', *Forest Ecology and Management*, 222(1–3), pp. 335–347. Available at: <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2005.10.028>.

Legendre, P. y Vaudor, A. (1991) 'The R Package, version 3,2: Multidimensional analysis, spatial analysis'. Departement de Sciences Biologiques. Université de Montréal, Montréal, Québec, Canada

Liberal, C.N., Farias, Â., Meado, M. V., Filgueiras, B. y Iannuzzi, L. (2011) 'How Habitat Change and Rainfall Affect Dung Beetle Diversity in Caatinga, a Brazilian Semi-Arid Ecosystem', *Journal of Insect Science*, 11(114), pp. 1–11. Available at: <https://doi.org/10.1673/031.011.11401>.

Lövei, G.L., Magura, T., Tóthmérész, B. y Ködöböcz, V. (2006) 'The influence of matrix and edges on species richness patterns of ground beetles (Coleoptera: Carabidae) in habitat islands', *Global Ecology and Biogeography*, 15(3), pp. 283–289. Available at: <https://doi.org/10.1111/j.1466-8238.2005.00221.x>.

Lucky A., Erwin T, L. y Witman J. D. (2006) 'Temporal and Spatial Diversity and Distribution of Arboreal Carabidae (Coleoptera) in a Western Amazonian Rain Forest1'. *Biotropica*. 34(3). 376–386

Magura, T., Tóthmérész, B. y Elek, Z. (2005) 'Impacts of Leaf-litter Addition on Carabids in a Conifer

- Plantation', *Biodiversity and Conservation*, 14(2), pp. 475–491. Available at: <https://doi.org/10.1007/s10531-004-7307-8>.
- Martínez, X. A. y Galeano, M. P. (2001) 'Plantas Vasculares del Municipio de Mitú-Vaupés, Colombia', *Biota Colombiana*, 2(2), 151-180. [fecha de Consulta 14 de marzo de 2021]. ISSN: 0124-5376. Disponible en: <https://www.redalyc.org/articulo.oa?id=491/49120204>
- Martínez, C. (2005) 'Introducción a los escarabajos Carabidae (Coleoptera) de Colombia'. Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt.
- McGill, B. J., Enquist, B. J., Weiher, E., y Westoby, M. (2006). 'Rebuilding community ecology from functional traits'. *Trends in Ecology and Evolution*, 21(4), 178-185.
- McGregor, R. y Wahl, V. (2020). 'Beetles in the city: ground beetles (Coleoptera: Carabidae) in Coquitlam, British Columbia as indicators of human disturbance'. *Journal of the Entomological Society of British Columbia*, 117, 20-30.
- Moraes, R. M., Mendonça, M. y Ott, R. (2013) 'Carabid beetle assemblages in three environments in the Araucaria humid forest of southern Brazil', *Revista Brasileira de Entomologia*, 57(1), pp. 67–74. Available at: <https://doi.org/10.1590/S0085-56262013000100011>.
- Moravec, J. (2018). 'Taxonomic revision of the Neotropical tiger beetle genera of the subtribe Odontocheilina Volume 1. *Odontocheila* Laporte de Castelnau, *Cenothyla* Rivalier and *Phyllodroma* Lacordaire. (Coleoptera: Cicindelidae)'. Biosférická rezervace Dolní Morava.
- Moravec, J. (2020). 'Taxonomic Revision of the Neotropical Tiger Beetle Genera of the Subtribe Odontocheilina Volume 2. A complete revision of the other twelve genera of the subtribe (Coleoptera: Cicindelidae)'. Biosférická rezervace Dolní Morava.
- Moret, P. (2003) 'Clave de identificación para los géneros de Carabidae (Coleoptera) presentes en los páramos del Ecuador y del sur de Colombia'. *Revista Colombiana de Entomología*, 29 (2), p. 185-190.
- Muñoz Para, J.A. y Políticos, P. (2016) 'La Amazonía colombiana y su importancia estratégica a nivel internacional'. Universidad Militar Nueva Granada. Available at: <https://repository.unimilitar.edu.co/handle/10654/15482#.Y02Tu7lZTmk.mendeley> (Accessed: 16 October 2022).
- Oksanen, J. (2015) 'Multivariate analysis of ecological communities in R: vegan tutorial'. Pp. 43. Form: <https://www.mooreecology.com/uploads/2/4/2/1/24213970/vegantutor.pdf>
- Otavo, S. E., Parrado-Rosselli, Á., y Noriega, J. (2013). 'Superfamilia Scarabaeoidea (Insecta: Coleoptera) como elemento bioindicador de perturbación antropogénica en un parque nacional amazónico'. *Revista de Biología Tropical*, 61(2), 735-752. Retrieved October 17, 2022, from http://www.scielo.sa.cr/scielo.php?script=sci_arttext&pid=S0034-
- Paarmann, W., Adis, J., Stork, N., Gutzmann, B., Stumpe, P., Starits, B., Bolte, H., Küppers, S., Holzkamp,

- K., Niers, C. y Da Fonseca, C. (2001) 'The structure of ground beetle assemblages (Coleoptera: Carabidae) at fig fruit falls (Moraceae) in a terra firme rain forest near Manaus (Brazil)', *Journal of Tropical Ecology*, 17(4), pp. 549–561. Available at: <https://doi.org/10.1017/S0266467401001419>.
- Pearce, J.L., Venier, L.A., McKee, J., Pedlar, J. y McKenney, D. (2003) 'Influence of habitat and microhabitat on carabid (Coleoptera: Carabidae) assemblages in four stand types', *The Canadian Entomologist*, 135(3), pp. 337–357. Available at: <https://doi.org/10.4039/n02-031>.
- Pearce, J.L. y Venier, L.A. (2006) 'The use of ground beetles (Coleoptera: Carabidae) and spiders (Araneae) as bioindicators of sustainable forest management: A review', *Ecological Indicators*, 6(4), pp. 780–793. Available at: <https://doi.org/10.1016/j.ecolind.2005.03.005>.
- Pearson, D. L. y Cassola, F. (1992) 'World-Wide Species Richness Patterns of Tiger Beetles (Coleoptera: Cicindelidae): Indicator Taxon for Biodiversity and Conservation Studies', *Conservation Biology*, 6(3), pp. 376–391. Available at: <https://doi.org/10.1046/j.1523-1739.1992.06030376.x>.
- Pearson, D. L. (1993). 'Escarabajos tigre' del Perú (Coleoptera: Cicindelidae). Lista preliminar de especies y clave para géneros'. *Revista Peruana de Entomología*, 36(1), 55-58.
- Pearson D. L., Buestán J. y Navarrete R. (1999) 'The tiger beetles of Ecuador: their identification, distribution and natural history (Coleoptera: Cicindelidae)'. *Contrib. Entomol. Intl*, 3(2):187-315.
- Pearson, D. L. y Cassola, F. (2001) 'Escarabajos tigre de la región neotropical: (Coleoptera: Cicindelidae) listado taxonómico y biogeografía', *Biota Colombiana*, 2(1). Disponible en: <http://revistas.humboldt.org.co/index.php/biota/article/view/86> (Accedido: 17 octubre 2022).
- Pearson, D. L., y Vítolo, A. (2003). 'Escarabajos tigre (Coleoptera: Cicindelidae) de Colombia'. *Biota Colombiana*, 4(2), 167-174.
- Pineda-López, R. (2019) 'Estimadores de la riqueza de especies'. En: Moreno CE (Ed) *La biodiversidad en un mundo cambiante: Fundamentos teóricos y metodológicos para su estudio*. Universidad Autónoma del Estado de Hidalgo/Libermex. Ciudad de México. pp. 159-174.
- Rainio, J. y Niemela, J. (2003) 'Ground beetles (Coleoptera: Carabidae) as bioindicators', *Biodiversity and Conservation*.
- Ramírez-Hernández, A., Escobar, F., Montes, E. y Arellano, L. (2018) 'Assessing Three Sampling Methods to Survey and Monitor Ground Beetles (Coleoptera: Carabidae) in Riparian Cloud Forests', *Environmental Entomology*, 47(6), pp. 1565–1572. Available at: <https://doi.org/10.1093/ee/nvy132>.
- Rodríguez, J.P., Pearson, D.L. y Barrera, R.R. (1998) 'A test for the adequacy of bioindicator taxa: Are tiger beetles (Coleoptera: Cicindelidae) appropriate indicators for monitoring the degradation of tropical forests in Venezuela?', *Biological Conservation*, 83(1), pp. 69–76. Available at: [https://doi.org/10.1016/S0006-3207\(97\)00017-7](https://doi.org/10.1016/S0006-3207(97)00017-7).
- Scott, W.A. y Anderson, R. (2003) 'Temporal and spatial variation in carabid assemblages from the United

- Kingdom Environmental Change Network', *Biological Conservation*, 110(2), pp. 197–210. Available at: [https://doi.org/10.1016/S0006-3207\(02\)00189-1](https://doi.org/10.1016/S0006-3207(02)00189-1).
- Silva, J., Pessôa, A., Carvalho, N., Reis, J., Anderson, L. y Aragão, L. (2021) 'The Brazilian Amazon deforestation rate in 2020 is the greatest of the decade', *Nature Ecology & Evolution*, 5(2), pp. 144–145. Available at: <https://doi.org/10.1038/s41559-020-01368-x>.
- Taboada, A., Kotze, D. Johan, T., y Salgado, J. (2008) 'Carabids of differently aged reforested pinewoods and a natural pine forest in a historically modified landscape', *Basic and Applied Ecology*, 9(2), pp. 161–171. Available at: <https://doi.org/10.1016/j.baae.2007.01.004>.
- Thompson, C. (2010). 'Amazon Alive: A Decade of Discovery 1999-2009'. WWF Living Amazon Initiative.
- Tourinho, A.L., Benchimol, M., Porto, W., Peres, C. y Storck-Tonon, D. (2020) 'Marked compositional changes in harvestmen assemblages in Amazonian forest islands induced by a mega dam', *Insect Conservation and Diversity*, 13(5), pp. 432–444. Available at: <https://doi.org/10.1111/icad.12398>.
- Uehara-Prado, M., Fernandes, J., Bello, A., Machado, G., Santos, A., Vaz-de-Mello, F. y Freitas, A. (2009) 'Selecting terrestrial arthropods as indicators of small-scale disturbance: A first approach in the Brazilian Atlantic Forest', *Biological Conservation*, 142(6), pp. 1220–1228. Available at: <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2009.01.008>.
- Uribe L, M. y Vallejo E. (2013). 'Diversidad de escarabajos Carabidae y Scarabacidae de un bosque tropical en el Magdalena medio colombiano'. *Boletín Científico. Centro de Museos. Museo de Historia Natural*, 17(2), 174-196. Retrieved October 17, 2022, from http://www.scielo.org.co/scielo.php?script=sci_arttext&pid=S0123-30682013000200016&lng=en&tlng=es.
- Vítolo, L. A. (2004) 'Guía de la identificación de los escarabajos tigre (Coleoptera: Cicindelidae) de Colombia'. Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt. Bogotá, Colombia. 198 p.
- Wagner, D.L., Grames, E., Forister, M., Berenbaum, M. y Stopak, D. (2021) 'Insect decline in the Anthropocene: Death by a thousand cuts', *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 118(2). Available at: <https://doi.org/10.1073/pnas.2023989118>.
- Zem, M., Adis, J., Paarmann, W., Amorim, M. y Fonseca, C. (2001) 'On Habitat Specificity, Life Cycles, and Guild Structure in Tiger Beetles of Central Amazonia (Brazil) (Coleoptera: Cicindelidae)', *Entomologia Generalis*, 25(2), pp. 141–154. Available at: <https://doi.org/10.1127/entom.gen/25/2001/141>.
- Zem, M. y Adis, J. (2001) 'Spatio-Temporal Distribution of Larval and Adult Tiger Beetles (Coleoptera: Cicindelidae) from Open Areas in Central Amazonian Floodplains (Brazil)', *Studies on Neotropical Fauna and Environment*, 36(3), pp. 185–198. Available at: <https://doi.org/10.1076/snfe.36.3.185.2123>.

Zuur, A.F., Ieno, E., Walker, N., Saveliev, A. y Smith, G. (2009) 'Mixed effects models and extensions in ecology with R'. New York, NY: Springer New York (Statistics for Biology and Health). Available at: <https://doi.org/10.1007/978-0-387-87458-6>.

TABLAS

Tabla 1. Abundancia, diversidad alfa y estadísticos descriptivos de muestreo entre usos de suelo.

	Bosque	Chagra	Urbano
Individuos	160	650	209
Riqueza observada	41	43	30
<i>Singletons</i>	23	10	12
<i>Doubletons</i>	4	5	5
<i>Uniques</i>	27	12	14
<i>Duplicates</i>	4	8	7
Chao1	91,6	50,5	41
Chao2	111,2	50,3	41,4
Cobertura de muestreo	86,5%	98,5%	94,3%
Compleitud de muestreo promedio	40,43%	85,32%	72,82%

Tabla 2. Escenarios de comparación de la diversidad (0D) de Carabidae y Cicindelidae en tres usos de suelo. Obs = diversidad observada, Int = diversidad interpolada, Ext = diversidad extrapolada.

Escenario	Uso de suelo	Método	N	Cobertura	0D	1D	2D
1	Bosque	Obs	160	0,865	41	21,85	14,79
	Chagra	Obs	650	0,985	43	13,37	6,43
	Urbano	Obs	209	0,943	30	14,95	10,71
2	Bosque	Obs	160	0,856	41	21,85	14,79
	Chagra	Int	66	0,857	19,22	10,31	5,99
	Urbano	Int	50	0,858	16,44	11,87	9,33
3	Bosque	Ext	326	0,9	60,99	25,31	15,48
	Chagra	Int	104	0,9	23,75	11,26	6,16
	Urbano	Int	90	0,9	21,11	13,66	10,09
4	Bosque	Ext	650	0,95	84,18	28,21	15,83
	Chagra	Int	219	0,95	31,73	12,43	6,33
	Urbano	Ext	247	0,95	32,02	15,21	10,79

Tabla 3. Análisis multivariado permutado de la varianza (PERMANOVA) entre la composición de los ensamblajes de Geadephaga según los usos de suelo.

	Grados de libertad	Suma de cuadrados	R ²	F	Pr(>F)
Total					
Usos de suelo	2	1.9815	0.277	4.22	0.001
Residuales	22	5.1614	0.722		
Bosque-Chagra					
Usos de suelo	1	1.5833	0.240	5.07	0.001
Residuales	16	4.9944	0.759		
Bosque-Urbano					
Usos de suelo	1	1.5786	0.253	4.75	0.001
Residuales	14	4.6485	0.746		
Chagra-Urbano					
Usos de suelo	1	0.3864	0.099	1.55	0.131
Residuales	14	3.4777	0.900		

Tabla 4. Partición aditiva de la diversidad beta (Bray-Curtis)

	Bosque- Chagra	Bosque-Urbano	Chagra -Urbano
Recambio	0,74	0,68	0,30
Dif. en riqueza	0,02	0,15	0,18
Total	0,76	0,83	0,48

Tabla 5. Resultado del modelo lineal generalizado mixto (GLMM) para la riqueza de especies de Geadephaga en la zona de estudio.

	Estimado	Error estándar	z	Valor p
Intercepto	1.8713	0.1180	15.860	< 2e-16
Cobertura de dosel	0.5364	0.1728	3.104	0.00191

Tabla 6. Resultado de la función *envfit* que muestra la relación entre las variables ambientales evaluadas y los ejes del escalamiento multidimensional no métrico de la composición de los ensamblajes de Geadephaga evaluados.

Factor	NMDS1	NMDS2	r ²	Pr (>r)
Profundidad de Hojarasca	0.92769	-0.37335	0.6726	0.001
Altitud	0.40604	0.91385	0.4119	0.003
Distancia al centro urbano	0.99058	-0.13693	0.5188	0.001
Cobertura de dosel	0.98822	0.15302	0.6733	0.001
Temperatura	0.71413	-0.70001	0.1225	0.250
Humedad	-0.15235	0.98833	0.1155	0.267

FIGURAS

Leyenda de figuras

Figura 1. Área de estudio. Los puntos demarcados en la fotografía satelital corresponden a los transectos definidos para la recolecta de muestras.

Figura 2. Comparación de la diversidad en número efectivo de especies (qD) de cada zona según el escenario 2 (Tabla 2). Bo = Bosque, Ch = Chagra, Ur = Urbano. Las barras de error representan intervalos de confianza (IC) del 95%

Figura 3. Magnitud de la Diferencia (MD) de diversidad (qD) bajo la misma cobertura de muestreo (escenario 2)

Figura 4. Ordenación de escalamiento multidimensional no métrica (NMDS) utilizando la disimilitud de Bray-Curtis para ensamblajes de especies de carábidos y cicindélidos en tres usos de suelo. Cada punto representa uno de los transectos de muestreo. Para la zona urbana se eliminaron dos transectos por no presentar ninguna captura.

Figura 5. A) Especies exclusivas y compartidas entre usos del suelo y su contribución porcentual a la riqueza total. B) Partición aditiva de la diversidad beta en los componentes de recambio y diferencia en la riqueza.

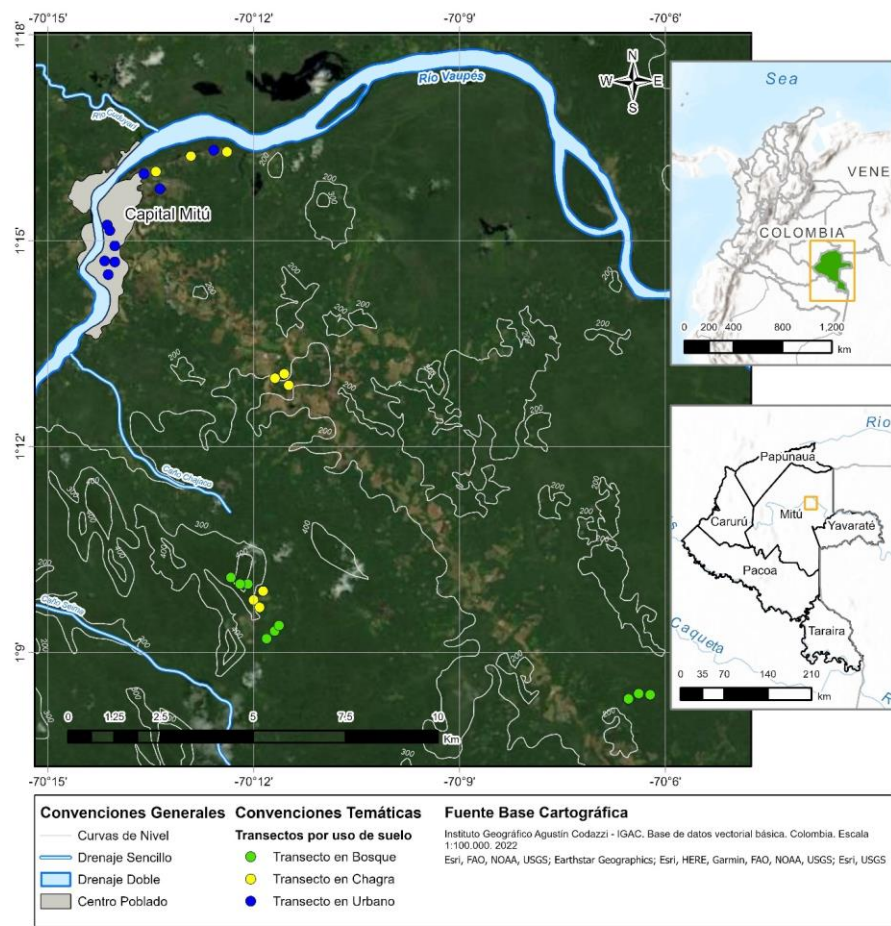


Figura 1

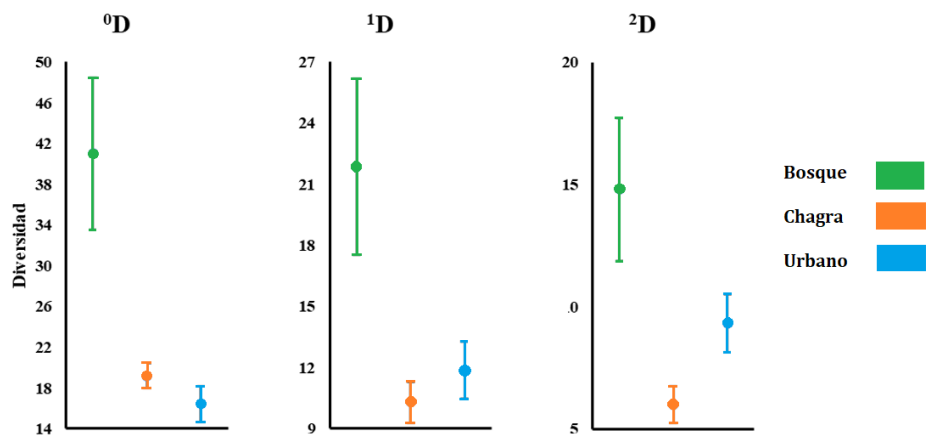


Figura 2

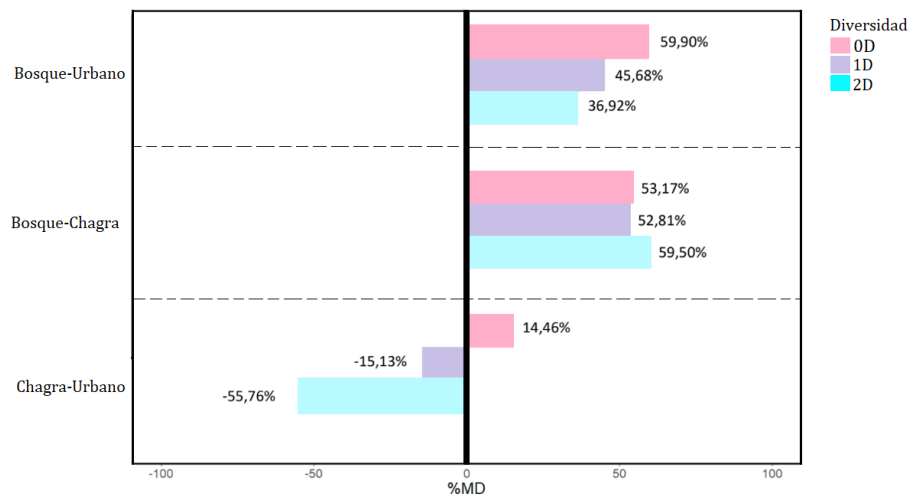


Figura 3

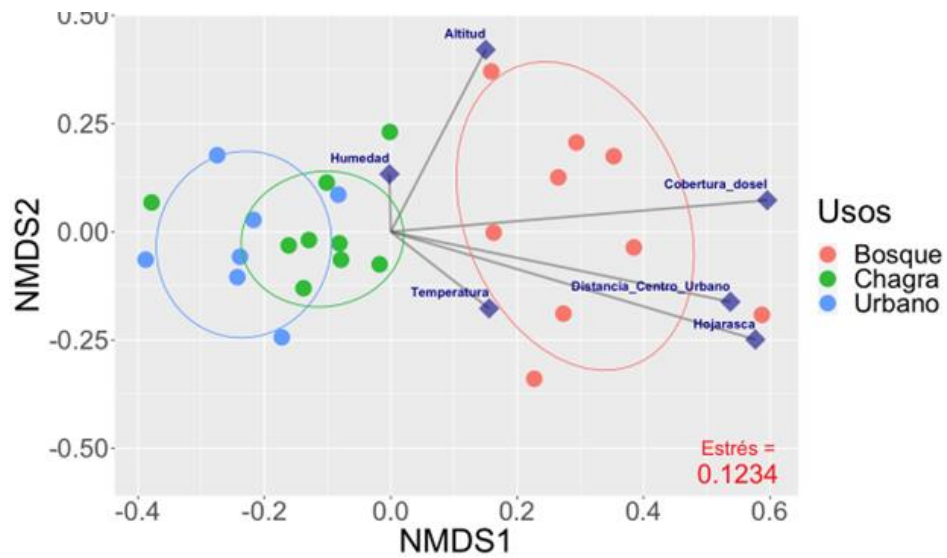


Figura 4

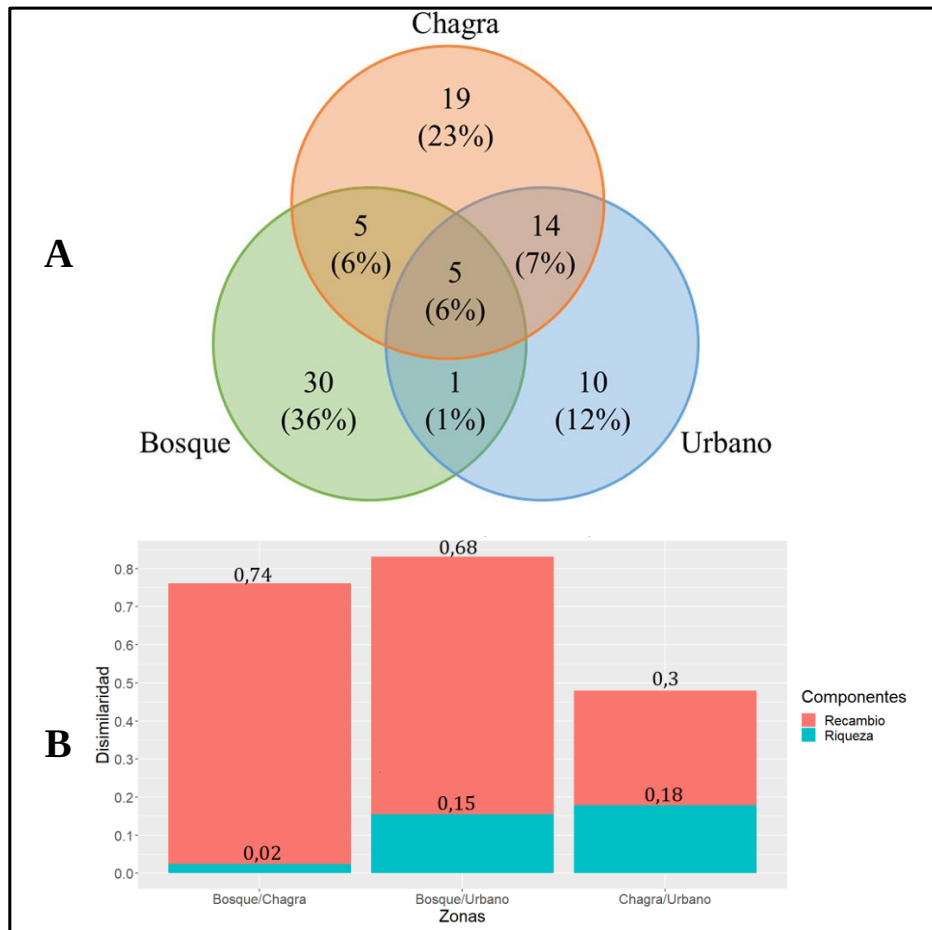


Figura 5.

ANEXOS

Todos los anexos están disponibles en el siguiente enlace:

<https://drive.google.com/drive/folders/1paTDZ1y3gg5WbBoEfyvY5SeLD5yJSvHM?usp=sharing>

Anexo 1. Scripts e inputs utilizados en el análisis de datos

Anexo 2. Base de datos de las capturas de Geadephaga de Mitú

Anexo 3. Gráficos de comparación de la diversidad (qD) por uso de suelo bajo diferentes escenarios según la cobertura de muestreo

Anexo 4. Especies indicadoras por uso de suelo