

CONTRIBUCIÓN AL CONOCIMIENTO DE *Nicrophorus didymus* Brullé (COLEOPTERA: SILPHIDAE: NICROPHORINAE) EN UN SECTOR DE SELVA NUBLADA ANDINA EN MÉRIDA, VENEZUELA.

CONTRIBUTION TO KNOWLEDGE OF *Nicrophorus didymus* Brullé (COLEOPTERA: SILPHIDAE: NICROPHORINAE) IN AN SECTOR OF CLOUD JUNGLE ANDEAN IN MÉRIDA, VENEZUELA.

Jorge Gámez & Raffaele Acconcia

Fundación Entomológica Andina, Quinta Mi Ranchito, Calle Urdaneta, Sector Manzano Bajo. Ejido, estado Mérida. Venezuela. Apartado Postal 075, Código Postal 5101. *E-mail*: funeave2008@gmail.com

Resumen: Este trabajo reporta los resultados de campo sobre la biología de *Nicrophorus didymus* Brullé realizados en un sector de selva nublada andina en Mérida, Venezuela. Para ello se instalaron necrotrampas para evaluar, principalmente, la actividad anual, la actividad diaria, el uso del hábitat de selva nublada primaria y ecosistemas derivados, así como la presencia de la especie en los pisos del estrato vertical de la selva. La especie presentó actividad diaria bimodal crepuscular con una inversión de tiempo de aproximadamente 30 minutos en 24 horas y con reinicio de la función exploratoria cada 12 horas. Manifiesta actividad preferencial, en la selva primaria, por intensidades de luz baja (ocaso: 0-3 Lux; alba: 0-1 Lux), humedad atmosférica alta (entre 95 y 100% para el ocaso y entre 95 y 96% para el alba) y temperaturas entre 15 y 16 °C para el ocaso y entre 13 y 14 °C para el alba. Se destaca que el 61% de las capturas y avistamientos se concentraron en el ocaso. *Nicrophorus didymus* fue recolectada en diferentes alturas de la selva, pudiendo utilizar complementariamente esta dimensión espacial en la obtención del recurso trófico. Es una especie que presenta estricta filiación por la selva nublada primaria en donde evolucionaría de ancestros que pudieron establecerse hacia el Cretácico o comienzos del Terciario y estando sincronizadamente adaptada a este hábitat de montaña, podría constituirse como especie bioindicadora de dicho ecosistema.

Palabras clave: *Nicrophorus*, Necrófago, Silphidae, actividad anual, diaria, uso del hábitat, Venezuela.

Abstract: This paper report the results of fields studies on the biology of *Nicrophorus didymus* Brullé conducted in an sector of cloud jungle andean in Mérida, Venezuela. Carrion baited pitfall traps were used to monitoring, essentially, the annual and daily activity cycles, the use of habitat and for to determine the presence of the species in the vertical structure of the jungle. The species has no defined seasonality. Daily activity was crepuscular and bimodal with approximately 30 minutes in 24 hours and with beginning of the function of search each 12 hours. In the primary jungle, daily rhythm was marked by a preference for low light intensities (0 – 3 Lux sunset, 0 – 1 Lux sunrise), higher humidities (95% - 100% sunset; 95% - 96% sunrise) and temperatures between 15°C and 16°C sunset and 13°C and 14°C sunrise. Most (61%) of the specimens were captured to sunset. *Nicrophorus didymus* were collected in different heights evaluate of the jungle and showed strict relationship with the primary cloud jungle.

Key words: *Nicrophorus*, necrophagous, Silphidae, annual and daily cycles, habitat utilization, Venezuela.

INTRODUCCIÓN

Para Latinoamérica se ha registrado, dentro de la familia Silphidae, a los géneros *Necrodes* Leach, *Heterosilpha* Portevim, *Oiceptoma* Leach, *Tanatophilus* Leach, *Oxelytrum* Gistel y *Nicrophorus* Fabricius. De estos, sólo los dos últimos están presentes en Suramérica (Peck y Anderson, 1985). Para el género *Nicrophorus* en particular, se posee información principalmente de Norteamérica en donde las especies utilizan preponderantemente cadáveres de pequeños vertebrados que emplean como alimento o lo preparan y tapan como recurso trófico para sus crías, pueden encontrarse gremios constituidos por hasta siete especies y su coexistencia implica diferencias en la estacionalidad, uso del hábitat, distribución altitudinal, actividad diaria e incluso hay pares de especies simpátricas que logran convivir en función de la temperatura ambiental a la cual se han adaptado para reducir las interacciones competitivas o utilizando diferencialmente los pisos del bosque para asegurarse el recurso alimento, de igual forma, pueden afectarse en función de la fragmentación del hábitat debido a la acción antrópica (Wilson *et al.*, 1984; Peck & Anderson, 1985; Trumbo, 1990; Scott, 1998; Navarrete-Heredia y Quiroz-Rocha, 2000; Trumbo & Bloch, 2000; Merrick & Smith, 2004; Navarrete-Heredia y Cortés-Aguilar, 2006; Ulyshen *et al.*, 2007, Curtis *et al.*; 2009).

Para Suramérica sólo se han registrado a tres especies endémicas con distribución y hábitat específico: *Nicrophorus chilensis* Philippi, *Nicrophorus scrutator* Blanchard y *Nicrophorus didymus* Brullé (Peck & Anderson, 1985). En Venezuela está presente *Nicrophorus didymus* quien ha sido registrada hacia el norte del río Orinoco, más específicamente hacia la Sierra de Perijá, Cordillera de la Costa y Cordillera Andina (Peck & Anderson, 1985). En esta última De Ascenção (1997) destacó la importancia ecológica de *Nicrophorus didymus* y *Oxelytrum discicolle* (Brullé) en función de la abundancia y biomasa obtenida a través de las trampas cebadas con carroña en comparación con la ausencia de necrófagos estrictos de las familias Aphodidae y Scarabaeidae en una selva nublada andina. Entonces, siendo *Nicrophorus didymus* un endemismo y especialista carroñero de marcada presencia en ambientes de selva nublada se pretende, con el presente estudio, complementar el conocimiento de la especie en los siguientes aspectos: (1) Determinar la actividad anual de *Nicrophorus didymus*. (2) Definir la actividad diaria y los valores funcionales de la especie (Valores Indicadores y Tolerancia) en el hábitat de selva nublada primaria relacionando las abundancias mensuales con algunas variables ambientales. (3) Evaluar la presencia de la especie considerándose la selva primaria y los ecosistemas derivados antrópicamente, selva secundaria y herbazal. (4) Con relación al nicho espacial verificar si la especie utiliza, adicionalmente, la estructura vertical de la selva en sus diferentes estratos. (5) Determinar el tamaño que exhiben tanto los machos como las hembras así como caracterizar en la especie la variación que presentan con respecto a las máculas exhibidas en los élitros.

MÉTODOS

Área de Estudio

La selva nublada primaria se ubica en el sector conocido como Monte Zerpa (Parque Nacional Sierra de la Culata) al norte de la ciudad de Mérida en la cuenca hidrográfica del río Albarregas entre las coordenadas 8° 38' 24" N y 71° 10' 5" W, a una altitud de 2200 msnm. Geomorfológicamente se caracteriza el área general por derrumbes, escurrimiento superficial de alta velocidad en función de pendientes cuyo rango oscila entre 25 y 65% (Grimaldo y

Durant, 1990). El suelo es arcilloso-pedregoso, más o menos ácido (pH: 5.5) y existe un sistema de hojarasca en permanente dinamismo como respuesta a las variaciones de pendiente, clima, vegetación natural y propiedades edáficas (Grimaldo y Durant, 1990; Durant, 1993). Como característica climática se destaca la intensa nubosidad diaria que condiciona una baja insolación y alta humedad relativa. La precipitación oscila entre 1000 y 2500 mm presentándose para la región un régimen de precipitación de tipo tetraestacional con dos períodos relativamente secos y dos húmedos. Los secos de diciembre a marzo para el primero y otro de junio a mediados de agosto conocido como “Veranillo de San Juan”. Los húmedos de abril a mayo para el primero y desde septiembre hasta noviembre para el segundo. La temperatura oscila entre 21.4 y 12.2°C con un valor promedio de 17.5°C (La Marca, 1998; García *et al.*, 2005). La comunidad vegetal concentra variedad de formas biológicas caracterizada por hasta tres estratos con una riqueza de más de 150 especies arbóreas (dosel alcanzando los 35 metros) algo más de 140 especies en el sotobosque y una marcada presencia de epífitas (Figuras 1a y 1b) (Durant, 1993; Vareschi, 1992; Ataroff y Sarmiento, 2004). En cuanto a los mamíferos se han reportado 79 especies para la selva nublada andina venezolana, correspondiendo a Chiroptera y Rodentia la mayor riqueza específica con 32 y 21 especies respectivamente. Además, se han registrado 287 especies de aves, 26 de anuros y 14 de reptiles (La Marca, 1998; Soriano *et al.*, 1999; La Marca y Soriano, 2004). Contigua a la selva nublada primaria, en el sector denominado “Cerro La Bandera” se encuentran lotes de selva secundaria (Figura 2), indicando su estructura, que los mismos estuvieron cubiertos por vegetación de la selva nublada continua (Piñango, 1996). Además se destacan áreas sin cobertura arbórea las cuales están compuestas principalmente de la gramínea *Melinis minutiflora* y del helecho macho *Pteridium sp.* (Figura 3).



a



b

Figuras 1a y 1b. Selva nublada primaria



Figura 2. Selva secundaria



Figura 3. Herbazal

Diseño del muestreo.

Generalmente para la recolección de coleópteros necrófagos en Venezuela, se utilizan unidades de muestreo como la descrita en Gámez *et al.* (2006). En ensayos de captura, previos al desarrollo del trabajo, se observó la poca efectividad de este tipo de necrotampa en la recolección de *Nicrophorus didymus*. Aunque son atraídos los individuos, eluden caer e incluso pueden caminar por el contorno de la trampa o estructuras superiores de la misma. En este sentido se confeccionó una variación de la trampa propuesta por Pukowski (1933, citado por Otronen, 1988). Se trata de una necrotampa para recolectar insectos vivos (denominándose Pukowski II) consistiendo de un envase cilíndrico de plástico con tapa de 18.5 cm de altura y 9.5 cm de diámetro. A la tapa se le perforó hacia el centro, un agujero de 4.5 cm de diámetro. En dicho agujero, en la cara inferior de la tapa, se le adaptó un cilindro plástico abierto en ambos extremos de 4.5 cm de diámetro por 4.5 cm de altura (Figuras 4a y 4b). Como cebo se utilizaron sardinas en descomposición (80g). Para el estudio de la actividad anual y el análisis de la actividad diaria se enterraron en el suelo de la selva primaria cinco necrotampas como la descrita, con 15 metros de separación entre sí. Con relación a la actividad anual, se efectuaron muestreos, una vez por mes, entre enero y diciembre del 2009. Al instalarse las trampas permanecieron activas por 24 horas desde las 09:00 Hrs hasta las 09:00 Hrs del día siguiente. En éste intervalo de tiempo se hicieron registros de la actividad diaria con revisiones permanentes. Al respecto, se emplearon a dos observadores y a un registrador de datos. Los primeros transmitían a éste último y por radio información sobre la presencia de los coleópteros en las trampas, en vuelo y/o caminando a través de observaciones continuas en las trampas y cercanías. El registrador asentaba la información y, a su vez, registraba los valores de temperatura ambiental (°C), humedad atmosférica (%) e intensidad de la luz (Lux).

Con estos registros ambientales, ponderándolos por las abundancias mensuales se calcularon los Valores Indicadores (VI_i) y las Tolerancias (ti) -intervalos- obteniéndose respuestas estimadas de la especie a las variables consideradas en el hábitat (Fariñas, 1996).

A tal efecto se utilizaron las siguientes ecuaciones:

$$\hat{V}I_i = \frac{\sum_{j=1}^m A_{ij} \cdot V_{aj}}{\sum_{j=1}^m A_{ij}}$$

Donde,

$\hat{V}I_i$ = Valor indicador de la especie

A_{ij} = Abundancia de la especie i en los hábitats evaluados j

V_{aj} = Valor de variable ambiental en los hábitats evaluados j

m = Número de hábitats observados

$$t_i = \left(\frac{\sum_{i=1}^m A_{ij} (V_{aj} - V_i)^2}{\sum_{j=1}^m A_{ij}} \right)^{1/2}$$

Donde,

t_i = Tolerancia de la especie

A_{ij} = Abundancia de la especie

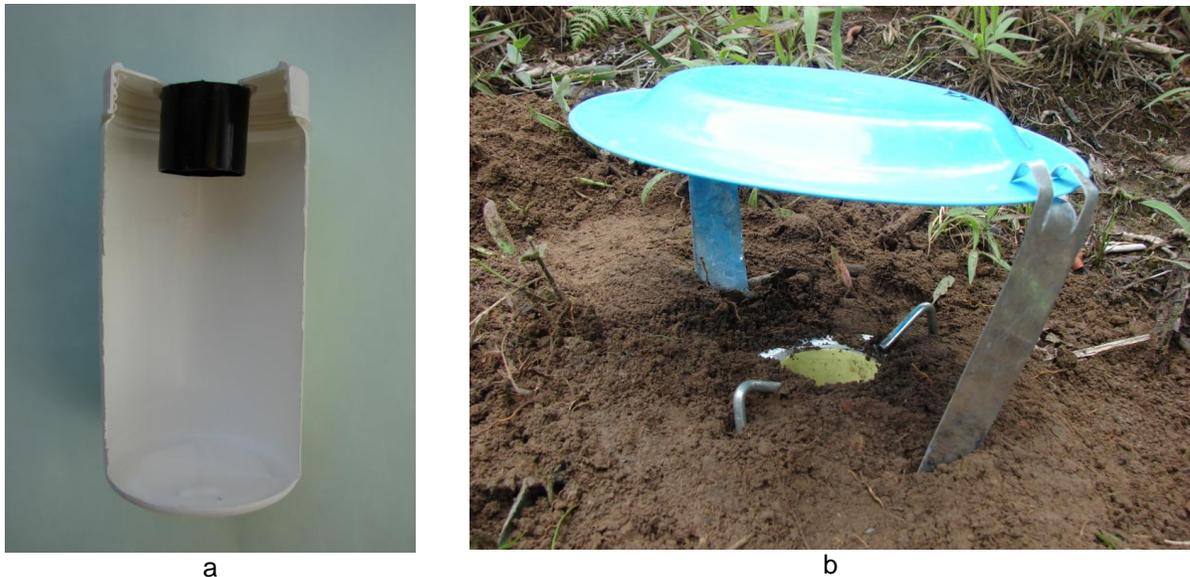
V_{aj} = Valor de la variable ambiental

$\hat{V}I_i$ = Valor indicador estimado

m = Número de hábitats observados

Con los registros de la actividad diaria, también se determinó el tiempo invertido por la especie en la actividad exploratoria y la abundancia por periodo de actividad. El material biológico recolectado, en cada muestreo mensual, fue lavado con agua corriente en el laboratorio, separándose las diferentes especies necrófilas y posteriormente preservadas en

alcohol isopropílico al 70% en frascos debidamente etiquetados. *Nicrophorus didymus* fue procesada para determinar las abundancias mensuales, relación porcentual entre machos y hembras, longitud de los mismos y caracterización elítral en función de la disposición de las máculas. Con relación a la determinación del sexo se utilizaron dos de los cuatro criterios propuestos por Sikes (1996), esto es, pubescencias más largas y densas a nivel de los protarsos en los machos que en las hembras y protarsos más ensanchados en los machos. La medida de la longitud de los escarabajos se realizó de acuerdo con la utilizada por Peck & Anderson (1985), es decir, desde el borde anterior del pronoto al borde posterior de los élitros utilizándose un vernier como instrumento para las mediciones.



Figuras 4a y 4b. Trampa PUKOWSKI II

Los registros mensuales de abundancia, se correlacionaron con las precipitaciones utilizándose el Índice de Correlación de Spearman. Los datos de precipitación se obtuvieron de la Estación Meteorológica Santa Rosa perteneciente a la Universidad de Los Andes. Para determinar la presencia de *Nicrophorus didymus*, considerándose la selva primaria, selva secundaria y herbazal, se instalaron necrotrampas (Triadas) en cada uno de estos hábitats. Al respecto se realizaron tres muestreos: uno finalizándose el periodo seco (3-4/IV/2010) y dos más dentro del periodo lluvioso (17-18/IV/2010 y 15-16/V/2010). Para verificar si la especie utiliza la estratificación de la selva primaria se levantaron tres necrotrampas Pukowski II pero de mayores dimensiones (tapa superior de 10.5 cm de diámetro, fondo de 13.5 cm de diámetro y altura de 24 cm). Una se ubicó a siete metros de altura (15-16/VIII/2009), otra a 14.5 metros (29-30/V/2010) y la última a 21 metros (5-6/VI/2010). Estos ensayos y revisiones se realizaron de manera independiente de los efectuados en los estudios de la actividad anual y diaria de la especie. El material de insectos necrófilos y de *Nicrophorus didymus*, en particular, fue preparado y resguardado en la colección de la Fundación Entomológica Andina, colección del Museo del Instituto de Zoología Agrícola “Francisco Fernández Yépez” (MIZA) de la Universidad Central de Venezuela y las colecciones personales de los autores (CJG y CRAM).

RESULTADOS

Actividad anual y uso del hábitat de selva nublada primaria y ecosistemas derivados.

En la selva nublada, la especie fue recolectada durante todo el año aunque con una abundancia irregular en el transcurso del mismo (Figura 5) obteniéndose una correlación positiva ($r= 0.55$, $p < 0.01$) entre las precipitaciones y las abundancias mensuales. Del total de las capturas, el 58.95% correspondió a los machos los cuales resultaron ligeramente más grandes (13.4 - 17.2 mm., $n=71$) que las hembras (14.3 - 16.9 mm., $n=71$). En ninguno de los muestreos realizados tanto en la selva secundaria como en el herbazal se recolectó a *Nicrophorus didymus* en donde sí se destaca la presencia del otro carroñero de la familia Silphidae presente representado por *Oxelytrum discicolle* cuya recolección sobrepasó los 26 individuos obtenidos producto de la captura sistemática que se realizó en la selva nublada primaria durante el año 2009 (Tabla 1). Para éste último hábitat se obtuvo una proporción cercana a la condición 7:1 al relacionarse la abundancia de *Nicrophorus didymus* con la de *Oxelytrum discicolle*. Esta proporción se acerca a la derivada de los datos obtenidos por De Ascençao (1997) la cual reflejó una condición de 6:1 en muestreos que implicaron dos por mes.

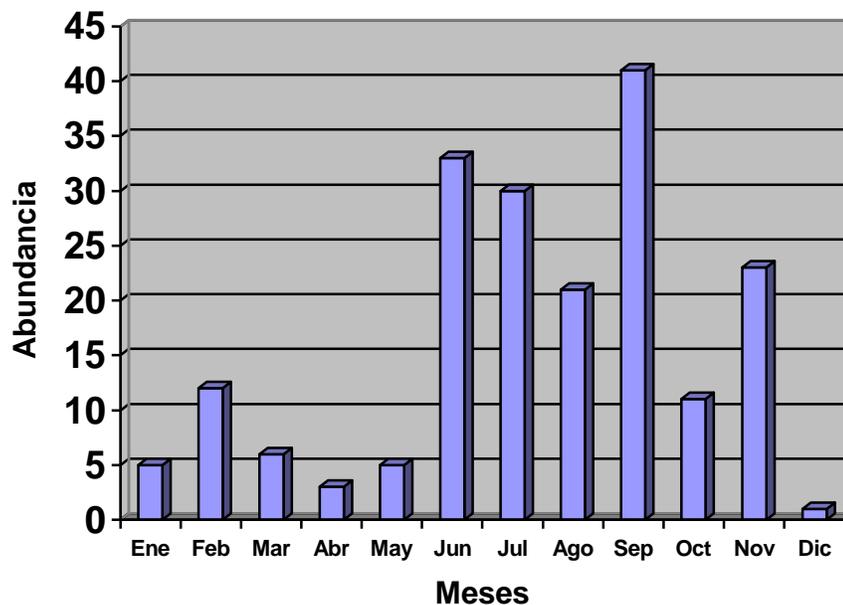


Figura 5. Abundancia de *Nicrophorus didymus* en selva nublada primaria

Actividad diaria y presencia en la estratificación vertical de la selva primaria.

Con base en nuestros registros y recolectas, *Nicrophorus didymus* presentó actividad diaria bimodal circunscrita en el crepúsculo. En promedio presenta 12 minutos en el alba (D.E ± 9) y 22 minutos en el ocaso (D.E ± 17), lo que representa una inversión de tiempo, en vuelo exploratorio, de aproximadamente 30 minutos en 24 horas y con reinicio de la función exploratoria cada 12 horas. Es hacia el ocaso, en donde se obtuvo el mayor número de

avistamientos y capturas con un 61%. Los valores indicadores reflejados por la especie se concentran en la Tabla 2. Con relación a los intervalos de tolerancia dentro de los lapsos de tiempo de actividad de la especie y en función de los factores ambientales considerados, se determinó que *Nicrophorus didymus* presenta actividad diaria preferentemente con intensidades de luz baja (ocaso: 0-3 lux., alba: 0-1 lux), humedad atmosférica alta (ocaso: 95-100 %., alba: 95-96 %) y temperaturas entre 15 y 16 °C para el ocaso y 13 y 14 °C para el alba.

Nicrophorus didymus, en particular, fue recolectado en cada una de las trampas ubicadas a diferentes alturas de la selva nublada primaria verificándose la posibilidad que posee la especie de utilizar los recursos tróficos potenciales ofrecidos en la estructura horizontal y vertical de la selva.

Tabla 1. Relación numérica y distribución de las dos especies de Silphidae presentes en la selva nublada primaria y hábitats derivados.

	3 – 4 / IV / 2010			17 – 18 / IV / 2010			15 – 16 / V / 2010			Total
	SP	SS	H	SP	SS	H	SP	SS	H	
<i>Nicrophorus didymus</i>	09	-	-	18	-	-	19	-	-	46
<i>Oxelytrum discicolle</i>	-	-	-	-	13	03	05	13	05	39

SP: Selva Primaria; SS: Selva Secundaria; H: Herbazal.

Tabla 2. Valores Indicadores de las preferencias de *Nicrophorus didymus* Brullé para algunos parámetros ambientales en una selva nublada andina.

	Intensidad de la Luz (Lux)	Temperatura Ambiental (°C)	Humedad Atmosférica (%)
Alba	0	14	96
Ocaso	1	16	100

Caracterización elitral en función de la disposición de las máculas presentes.

El color de las máculas es naranja (Figura 6). Un total de 156 individuos (87 ♂ y 66 ♀) fueron procesados agrupándose en cuatro variaciones (Figura 7). La I fue la más frecuente con un 77.8 % (70 ♂ y 49 ♀), la IV le sigue con un 14.4 % (10 ♂ y 12 ♀), la III con 4.6 % (06 ♂ y 01 ♀) y la II con 3.3 % (01 ♂ y 04 ♀). Las variaciones I y II fueron señaladas por Peck & Anderson (1985), en este trabajo se informa de la existencia de dos adicionales.

DISCUSIÓN

Dentro de la función degradadora ejercida por los invertebrados en el hábitat de selva nublada primaria, *Nicrophorus didymus* se configura, dada la ausencia de especialistas carroñeros de las familias Aphodidae y Scarabaeidae, como la especie de coleóptero más conspicua en la disposición de cadáveres en los ecosistemas selváticos de alta montaña del norte de Suramérica. Su presencia durante todo el año y su marcada abundancia garantizan tal función.



Figura 6. Algunos individuos de *Nicrophorus didymus* Brullé

Se destaca la actividad crepuscular exhibida por la especie, condición ésta, que coincide con la de algunas especies carroñeras del género *Coprophanaeus* dentro de la tribu Phanaeini (Gámez *et al.*, 2006; Gámez y Acconcia, 2009). En este sentido, para la selva nublada, De Ascençao (1997) informa de la presencia de 07 especies copronecrófagas pertenecientes a la subfamilia Scarabaeinae de las cuales *Dichotomius protectus* (Harold) y *Ontherus brevicollis* Kirsch (citada como *O. elongatus* Waterhouse, 1891, la cual es sinonimia de *O. kirschii* Harold, 1867., Genier, 1996) se destacan como las más generalistas en relación con las preferencias tróficas evaluadas y son de hábitos nocturnos. Además, es importante resaltar para éste hábitat, la presencia de algunas especies de dípteros necrófilos de actividad diurna de gran tamaño pertenecientes principalmente, a la familia Calliphoridae. Bajo este contexto, a nivel de artrópodos, parece existir en la selva nublada andina un acoplamiento sorprendentemente engranado y equilibrado dentro del nicho temporal para la función de disposición del estiércol y la carroña que se genere potencialmente.

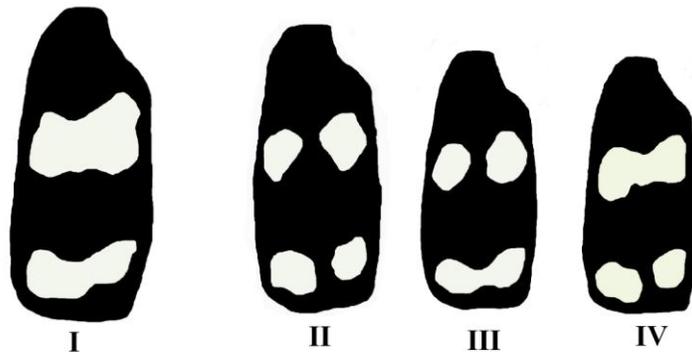


Figura 7. Disposición de máculas elitrales en *Nicrophorus didymus* Brullé

Nicrophorus didymus es no sólo un excelente volador, también trepa con eficiencia. En consecuencia, puede utilizar el recurso carroña disponible en la superficie del suelo y el que pueda conseguir en los diferentes estratos arbóreos característicos de la selva nublada andina. En estos puede ofrecerse múltiples posibilidades para que la especie explore en vuelo, caminando o trepando, dada la heterogeneidad vegetal existente. De hecho, los estratos de la selva nublada andina son el hábitat para al menos 25 especies de mamíferos voladores, arbóreos o trepadores (Linares, 1998; Soriano *et al.*, 1999) que sumado a las aves, reptiles y anfibios que allí puedan estar presentes, representaría para la especie una posibilidad factible dentro del espectro espacial de la selva nublada andina en la obtención del recurso trófico. No sería descartable considerar la posibilidad de que *Nicrophorus didymus* nidifique en las alturas de la selva, conociéndose de la existencia del “suelo suspendido” que es característico de las selvas tropicales y en la selva nublada primaria en particular en donde la configuración de la ramas, densidad del follaje y de epífitas promueven la formación de dicho suelo a través de la retención de hojas y otro tipo de materia orgánica, pudiendo constituirse esta conjetura, en un tema de interés de futura exploración.

La especie muestra estricta filiación por la selva nublada primaria, ambiente éste, en donde habría evolucionado de ancestros que llegaron a Suramérica en el Cretácico o a comienzos del Terciario (Peck & Anderson, 1985). En los hábitats derivados se presumen cambios en los parámetros ambientales diferenciados de los Valores Indicadores reflejados por *Nicrophorus didymus* dada la transformación de la selva bajo la acción antrópica. En ellos la estratificación, la cobertura y la sociabilidad vegetal cambian así como las condiciones edáficas. Lógicamente, la fauna también es afectada la cual se constituye en el recurso potencial que la especie utiliza para la alimentación o nidificación. En general, como se ha informado, en la selva nublada primaria se ha reportado 79 especies de mamíferos con 21 especies de roedores presentes (Soriano *et al.*, 1999). Para los hábitats modificados sólo se registran, dentro de los pequeños mamíferos epigeos, a cuatro especies que son consideradas sobrevivientes, visitantes o colonizadores (Piñango, 1996). Aunque en la selva nublada primaria está presente otra especie de Silphidae representada por *Oxelytrum discicolle* y ha sido recolectada bajo la misma actividad diaria que la de *Nicrophorus didymus*, ésta última domina proporcionalmente, pero, en los ambientes derivados antrópicamente *Oxelytrum discicolle* la sustituye (Tabla 1) como principal especie degradadora dentro del Orden Coleoptera. Bajo estos aspectos, *Nicrophorus didymus* puede considerarse como especie bioindicadora de ambientes de selva nublada primaria y sus Valores Indicadores (Tabla 2) pueden utilizarse con carácter predictivo, esto es, tener la presunción de la existencia de la especie en hábitats no muestreados que estén reflejando los valores de los parámetros ambientales obtenidos para *Nicrophorus didymus* o alternativamente, conocida de la existencia de la misma en un hábitat, pudiera estimarse el valor que tendrían los parámetros ambientales considerados.

CONCLUSIÓN

Nicrophorus didymus representa a un especialista carroñero de marcada presencia en la selva nublada andina. Es en consecuencia, un especialista de alta montaña a la cual se encuentra perfectamente adaptada y dependiente tanto de las condiciones bioclimáticas, como de la estratificación vertical y horizontal que la selva ofrece. Refleja su presencia, condiciones óptimas de la selva y puede ser considerada como indicador biológico de hábitats de selva nublada primaria o en los que la acción antrópica no se ha hecho presente con intensidad.

AGRADECIMIENTOS

A Lucrecia Arellano G. (Instituto de Ecología, A. C., México), quien revisó y proporcionó sugerencias que permitieron mejorar una versión preliminar. A J. L. Navarrete – Heredia, S. T. Trumbo, D. S. Sikes y L. Arellano quienes facilitaron la mayoría de los artículos relacionados con Silphidae. Jesús Rojas (Estación Meteorológica Santa Rosa, Universidad de Los Andes. Mérida, Venezuela) facilitó los datos climatológicos que se necesitaron.

LITERATURA CITADA

- ATAROFF, M. & L. SARMIENTO. 2004. Las unidades ecológicas de los Andes de Venezuela. Pp. 11-26, *en*: Reptiles de Los Andes de Venezuela (E. La Marca y P. J. Soriano, eds.). Fundación Polar, Conservation International, CODEPRE-ULA, Biogeos. Mérida, Venezuela.
- CURTIS C. J.; R. BASTARACHE; M. V. LOMOLINO & M. C. BELK. 2009. Effect of forest renewal on the abundance of the endangered American burying beetle, *Nicrophorus americanus* (Coleoptera: Silphidae). *Journal of Insect Conservation*, 13:37-43.
- DE ASCENÇÃO, A. 1997. Composición, estructura, caracterización trófica y patrones de actividad temporal en la comunidad de coleópteros coprófagos (Scarabaeoidea) de una selva nublada altoandina. Tesis. Facultad de Ciencias. Universidad de Los Andes. Mérida, Venezuela, 127 pp.
- DURANT, P. 1993. Bosque Nublado “Monte Zerpa”. Pp. 211-219, *en*: Deambular por la ciencia, (J. E. Péfaur y F. Fuenmayor, eds.). Talleres Gráficos, Facultad de Ciencias. ULA.
- FARIÑAS, M. R. 1996. Análisis de la vegetación y sus relaciones con el ambiente mediante métodos de ordenamiento. Trabajo de ascenso. Universidad de Los Andes. Mérida, Venezuela, 285 pp.
- GÁMEZ, J., E. MORA & R. ACCONCIA. 2006. Informaciones ecológicas sobre *Coprophanaeus* (*Coprophanaeus*) *telamon nevinsoni* Arnaud & Gámez, (Coleoptera: Scarabaeinae: Phanaeini) en un sector de selva húmeda submontana en Mérida, Venezuela, *Acta Zoológica Mexicana* (n.s), 22(3):95-105.
- GÁMEZ, J. & R. ACCONCIA. 2009. Informaciones ecológicas sobre *Coprophanaeus* (*Coprophanaeus*) *gamezi* Arnaud (Coleoptera: Scarabaeinae: Phanaeini) en un sistema agropastoril en la depresión de Maracaibo, estado Zulia, Venezuela. *Acta Zoológica Mexicana* (n.s), 25(2):387-396.
- GARCIA, I. J., R. ALBORNOZ & LA MARCA, E. 2005. Perturbaciones climáticas y disminución de *Atelopus oxyrhynchus* (Amphibia: Anura) en Los Andes de Venezuela. *Herpetotropicos*, 2(2):63-71.
- GRIMALDO, J. & P. DURANT. 1990. Refugio de fauna “Monte Zerpa”, Informe Técnico Preliminar. Instituto de Investigaciones Económicas y Sociales. Universidad de Los Andes, Mérida, Venezuela, 24 pp.
- GÉNIER, F. 1996. A revision of the neotropical genus *Ontherus* Erichson (Coleoptera: Scarabaeidae: Scarabaeinae). *Memoirs of the Entomological Society of Canada*, 170: 1- 169.
- LA MARCA, E. 1998. Biogeografía de los anfibios de la Cordillera de Mérida. Tesis Doctoral. Centro de Investigaciones Ecológicas en Los Andes Tropicales. Universidad de Los Andes. Mérida, Venezuela, 146 pp.
- LA MARCA, E. & P. J. SORIANO. 2004. Reptiles de Los Andes de Venezuela. Fundación Polar. Conservation Internacional. CODEPRE-ULA, Fundacite Mérida, BIOGEOS. Mérida, Venezuela, 173 pp.
- LINARES, O. J. 1998. Mamíferos de Venezuela. Sociedad Conservacionista Audubón de Venezuela. Caracas, Venezuela, 691 pp.
- MERRICK, M. J. & R. SMITH. 2004. Temperature regulation in burying beetles (*Nicrophorus spp*: Coleoptera: Silphidae): effects of body size, morphology and environmental temperature. *Journal of Experimental Biology*, 207:723-733.

- NAVARRETE-HEREDIA, J. L & J. CORTÉS-AGUILAR. 2006. Abundance and Distribution of Two *Nicrophorus* species from Baja California, México (Coleoptera: Silphidae). *Sociobiology*, 47(1):41-50.
- NAVARRETE-HEREDIA, J. L & G. A. QUIROZ-ROCHA. 2000. Macro-coleópteros necrófilos de San José de los Laureles, Morelos, México (Coleoptera: Scarabaeidae y Silphidae). *Folia Entomológica Mexicana*, 110:1-13.
- OTRONEN, M. 1988. The effect of body size on the outcome of fights in burying beetles (*Nicrophorus*). *Annals Zoologica Fennici*, 25:191-201.
- PECK, S. B. & R. S. ANDERSON. 1985. Taxonomy, phylogeny and biogeography of the carrion beetles of Latin America (Coleoptera: Silphidae). *Quaestiones Entomologicae*, 21:247-317.
- PIÑANGO, L. 1996. Diagnóstico de la fauna epigea de un ambiente de selva nublada intervenida de los Andes Venezolanos. Tesis. Facultad de Ciencias, Universidad de los Andes. Mérida, Venezuela, 146pp.
- SIKES, D. S. 1996. The natural history of *Nicrophorus nigrita*, a western nearctic species (Coleoptera: Silphidae). *Pan-Pacific Entomologist*, 72(2):70-81.
- SCOTT, M. P. 1998. The ecology and behavior of burying beetles. *Annual Review of Ecology Evolution and Systematics*, 43:595-618.
- SORIANO, P., A. DIAZ DE PASCUAL, J. OCHOA & M. AGUILERA. 1999. Biogeographic analysis of the mammal communities in the Venezuelan Andes. *Interciencia*, 24(1):17-23.
- TRUMBO, S. T. 1990. Reproductive success, phenology and biogeography of burying beetles (Silphidae, *Nicrophorus*). *The American Midland Naturalist*, 124:1-11.
- TRUMBO, S. T. & P. L. BLOCH. 2000. Habitat fragmentation and burying beetles abundance and success. *Journal of Insect Conservation*, 4:245-252.
- ULYSHEN, M. D., J. L. HANULA & S. HORN. 2007. Burying beetles (Coleoptera: Silphidae) in the forest canopy: the unusual case of *Nicrophorus pustulatus* Herschel. *The Coleopterists Bulletin*, 61(1):121-123.
- VARESCHI, V. 1992. Ecología de la vegetación Tropical. *Sociedad Venezolana de Ciencias Naturales*, 307 pp.
- WILSON, D. L., W. G. KNOLLENBREG & J. FUDGE. 1984. Species packing and temperature dependent competition among burying beetles (Silphidae, *Nicrophorus*). *Ecological Entomology*, 9:205-216.