

**Selección de macrohábitat y
variación estacional de coleópteros
coprófagos en Sierra de Minas,
Uruguay**

Tesina de pasaje de curso

Sección Entomología

Tribunal:

**Dr. Enrique Morelli
Mg. María Martínez
Dr. Patricia González**

**Virginia Mourglia Pons
2010**

ÍNDICE

INTRODUCCIÓN.....	1
<i>Generalidades.....</i>	1
<i>Características anatómicas de los imagos.....</i>	1
<i>Coleópteros coprófagos.....</i>	2
<i>Importancia de la actividad coprófaga.....</i>	4
<i>Selección de macrohábitat.....</i>	5
<i>Variación estacional.....</i>	6
<i>Objetivos.....</i>	7
MATERIALES Y MÉTODOS.....	7
<i>Área de estudio.....</i>	7
<i>Diseño de muestreo.....</i>	9
<i>Análisis de las muestras.....</i>	10
RESULTADOS.....	11
<i>Selección del hábitat.....</i>	11
<i>Variación estacional de la actividad y relación con el hábitat.....</i>	15
DISCUSIÓN Y CONCLUSIONES.....	18
BIBLIOGRAFÍA.....	23

RESUMEN

En el presente trabajo se estudia la selección de macrohábitat de las especies de los coleópteros coprófagos y la variación estacional de dicha selección. Los objetivos que se plantean son: determinar la selección de macrohábitat de cinco especies de coleópteros coprófagos entre cuatro ecosistemas diferentes de un paisaje en mosaico, determinar la variación estacional de la abundancia de cada especie y si existe variación estacional en la selección de hábitat. El material con el que se trabajó fue obtenido a partir de un muestreo anual (mayo/2002-mayo/2003) que fue realizado mensualmente en la Sierra de Minas (Dpto. de Lavalleja) ($34^{\circ}35'S$, $61^{\circ}50'W$ a $34^{\circ}40'S$, $61^{\circ}40'W$). Los ecosistemas seleccionados fueron: el pinar, el bosque ribereño, el bosque serrano y la pradera. Los muestreos se realizaron en 2 sitios diferentes para cada uno de ellos, asignándose 4 estaciones de muestreo, separadas entre sí una distancia aproximada de 1 km. En cada sitio de muestreo se colocaron 3 trampas de caída cebadas con estiércol vacuno fresco, separadas 20 m entre sí. Se determinó la abundancia media mensual de cada especie por hábitat y para establecer la selección del hábitat de cada especie se evaluaron las diferencias en las abundancias medias entre hábitats mediante el Test de Mann Whitney. Los resultados del presente trabajo revelaron que la mayoría de las especies presentan preferencia por un hábitat cerrado, y no presentan variación estacional en la selección del macrohábitat, lo que nos indica que son especies estenoicas con respecto al hábitat.

INTRODUCCIÓN

Generalidades

Los insectos del Orden Coleoptera Linneo, 1758, se destacan por su abundancia, diversidad específica, de hábitos alimenticios y de hábitats (excepto el marino), así como, por su importancia ecológica, económica, forestal y pecuaria (Morón, 1984). Aproximadamente 70 familias están representadas en nuestro país (Monné, 1970) y la familia Scarabaeidae es, sin duda, una de las más representativas con aproximadamente 30.000 especies en todo el mundo (Fincher, 1981). Para nuestro país se han citado 91 especies (Monné, 1970).

En las últimas tres décadas se ha producido un incremento notable del interés de los biólogos hacia los coleópteros escarabeidos. Esto se debe a que el grupo en sí reúne una serie de características que hacen que se convierta en un objeto muy favorable y atractivo para el estudio de diferentes temas. Estas características son básicamente las siguientes: alta consistencia numérica en términos de especies, complejidad filogenética, gran diversificación evolutiva, distribución cosmopolita en conjunto, y un rango de diferenciación ecológica y etológica muy amplios, particularmente en lo que se refiere a los comportamientos de alimentación y de reproducción (Lobo, 1992).

Características anatómicas de los imagos

Los coleópteros de las familias Scarabaeidae y Aphodiidae presentan, al igual que todos los Scarabaeoidea, tarsos pentámeros y antenas flabeladas. Las antenas son generalmente cortas, presentando de 7 a 11 segmentos, 3 o más segmentos distales formando una clava transversal, dirigida hacia dentro del eje de la antena (Lima, 1953).

Los insectos de la familia Scarabaeidae presentan forma ovalada, robusta,

normalmente convexos, rara vez alargados y aplanados. Sus patas pueden ser largas o cortas, delgadas o gruesas, pero al menos las anteriores siempre son ensanchadas y adaptadas para excavar. Muchas especies presentan dimorfismo sexual muy acentuado, que se expresa principalmente como cuernos, tubérculos, proyecciones o depresiones en la cabeza y el pronoto de los machos, en la estructura de los espolones de las tibias anteriores y en la ausencia de los tarsos masculinos anteriores. Su coloración es muy variable, desde el negro mate o brillante hasta los colores metálicos muy brillantes, de tonos verdes, azules, rojizos, dorados, y con frecuencia iridiscentes. Muchas especies exhiben patrones de coloración bandeados o manchados altamente contrastantes (rojo – negro, amarillo – negro) (Morón, 1984).

Los coleópteros de la familia Aphodiidae poseen forma ovalada, alargada, convexa, en ocasiones un poco aplanada, patas cortas y delgadas, con escaso dimorfismo sexual. La mayor parte de las especies son de color pardo oscuro o negro, pero existen muchas de color amarillento, anaranjado o rojo, e inclusive exhiben manchas o líneas contrastantes en el dorso, y no es raro que el pronoto sea de color diferente a los élitros (Morón, 1984).

Coleópteros coprófagos

Los coleópteros de las familias Scarabaeidae y Aphodiidae presentan hábitos coprófagos, necrófagos y saprófagos, jugando un papel muy importante dentro de los ecosistemas, interviniendo en el reciclaje de los nutrientes contenidos en los excrementos de vertebrados, principalmente herbívoros, y en los cadáveres. Tanto los coleópteros coprófagos, como los necrófagos son utilizados como herramientas en la gestión de áreas naturales y en estudios de impacto ambiental, por ser especies muy sensibles a los cambios del macro-hábitat en general (Morón, 1984). La denominación de “coleópteros coprófagos” ha sido aplicada a los miembros de las familias Geotrupidae, Aphodiidae y

Scarabaeidae, debido a que la mayoría de estos insectos, tanto en el estado adulto como de larva, utilizan el estiércol de vertebrados como única fuente de alimento (Cambefort, 1991).

Los primeros estudios de relevamiento de la fauna coprófaga en Uruguay han mostrado que tanto el número de especies presentes en las bostas bovinas como la abundancia de las poblaciones son sustancialmente menores a las mencionadas para otras regiones del mundo (Morelli *et al.*, 2002). En las épocas de mayor actividad pueden encontrarse, en nuestro país, centenares de individuos por bosta, en cambio en regiones como África del Sur, donde los herbívoros de gran tamaño y su fauna coprófaga asociada han evolucionado a lo largo de miles de años, se logran encontrar miles de ejemplares por bosta (Heinrich y Bartholomew, 1980). El bajo número de coleópteros por bosta en nuestros ecosistemas puede explicarse por el corto tiempo de adaptación de nuestra fauna coprófaga al nuevo ambiente generado por la introducción del ganado a comienzos del siglo XVII (Alzugaray *et al.*, 1993).

El excremento constituye un medio ecológico muy peculiar. Al quedar expuesto en la superficie del suelo, su desecación y consecuente endurecimiento son muy rápidos, lo que lo convierte en inaprovechable tanto para la alimentación como para la nidificación. Esos procesos son más rápidos en sabanas y praderas, que en aquellos lugares con más humedad y menor intensidad lumínica como los bosques o selvas. Otro factor que limita el uso de este recurso por los coprófagos, es la rápida oviposición y posterior desarrollo de larvas de moscas. La presión de estos dos factores, desecación y competencia de las moscas, unido a que el excremento no está distribuido de una manera uniforme sino concentrado en áreas reducidas, ha sido y sigue siendo decisiva en la evolución del comportamiento alimenticio de este grupo, así como la de un derivado directo de este comportamiento: la nidificación (Halffter y Edmonds, 1982).

Los indicadores de la actividad de éstos coleópteros en el campo son: bostas con tierra movida a su alrededor y si se las toca se desintegran fácilmente; sólo la corteza de estas bostas permanece intacta y por debajo y alrededor de ella se observan trozos sueltos de tamaño variado, restos desintegrados y en el suelo agujeros de distinto tamaño (Alzugaray *et al.*, 1993). Estos insectos localizan los excrementos frescos por el olor, acercándose en contra de la dirección del viento (Heinrich y Bartholomew, 1980). Gran número de estos insectos logran encontrar cebos de excrementos escondidos, aunque se trate de zonas sin animales ungulados (Heinrich y Bartholomew, 1980).

Importancia de la actividad coprófaga

Esta fauna favorece la descomposición del estiércol a través de una serie de procesos: enterrando el mismo en galerías en el suelo, mezclando el suelo subyacente con el estiércol de la superficie, aumentando la aireación de los excrementos y transformando el estiércol en excretas propias (Halffter, 1991). Esta actividad promueve la acción de microorganismos que se encargan de la descomposición final de los excrementos (Stevenson y Dindal, 1987). Se ha comprobado que la actividad de estos insectos reporta grandes beneficios a los sistemas agrícolas-ganaderos (Lobo *et al.*, 1990):

- Evita que el estiércol se acumule en suelo, aumentando el área útil de pastoreo
- Acelera las tasas de reciclaje de minerales y otros nutrientes (nitrógeno, fósforo, potasio, etc.) mejorando la calidad del suelo
- Mejora la textura y aireación del suelo y su permeabilidad al agua
- Aumentan la producción de la materia seca de las pasturas
- Controla las poblaciones de diversos parásitos del ganado (dípteros y helmintos) que desarrollan parte de su ciclo vital en el estiércol, como la “mosca del cuerno”.

Los estudios básicos de biología de las especies coprófagas son necesarios para el uso de las mismas en programas de control del estiércol y para controlar parásitos del ganado (Halffter y Edmonds, 1982).

Selección del macrohábitat

La preferencia de hábitat de una especie es un tema de interés en múltiples disciplinas como biología, ecología y áreas relacionadas con el manejo y conservación de recursos naturales (Montenegro y Acosta, 2008). Esta preferencia, evaluada a nivel poblacional, se entiende como una consecuencia de la selección o uso asimétrico de unos recursos sobre otros, por parte de cada individuo de la población, de forma no aleatoria, entre los hábitat potenciales (Krausman, 1999; Morris, 2003). Por lo tanto, el conocimiento de este tema permite inferir las necesidades ecológicas de una especie de interés, es decir las condiciones y recursos bióticos y abióticos que requiere un organismo para sobrevivir, crecer y reproducirse; al igual que ayuda a explicar su abundancia, distribución espacial (Manly *et al.*, 1993) y estrategias de evolución para su persistencia en el tiempo (Montenegro y Acosta, 2008).

Algunos antecedentes han demostrado que las especies de coleópteros coprófagos tienen preferencia por determinados tipos de hábitat (Baz, 1988; Romero-Alcaraz y Ávila, 2000; Durães *et al.*, 2005).

El tiempo en que el estiércol está disponible y/o accesible para la fauna coprófaga, depende de diferentes factores ambientales que condicionan la velocidad de envejecimiento del mismo, y por lo tanto tendrán influencia en la selección del macrohábitat por parte de las especies. Dichos factores ambientales son: a) factores mesoclimáticos (temperatura, precipitación, etc.); b) cobertura vegetal; c) forma y espesor

del excremento después de su deposición; y d) estructura del suelo subyacente (Lobo *et al.*, 1990). Los dos factores más frecuentemente estudiados son el tipo de suelo y la cobertura vegetal, aunque la competencia pasada o presente puede dar lugar a una selección del macrohábitat por parte de algunas especies (Hanski y Cambefort, 1991). Dentro de una zona de clima favorable, el factor ecológico limitante de mayor importancia en la distribución de los Scarabaeidae y Aphodiidae es la cubierta vegetal; son insectos muy estenotópicos con relación a la estructura de la comunidad vegetal (Halffter, 1991). Sin embargo, no es la formación vegetal en sí misma lo que determina la distribución espacial de estos insectos, sino que ésta representa un conjunto de factores que afectan a las oscilaciones diarias de temperaturas y humedad del aire, del suelo y del alimento de estos coleópteros; así como también a la intensidad lumínica del hábitat (Halffter, 1991; Halffter *et al.*, 1992). Por lo tanto, una placa de excremento depositado en un bosque densamente cubierto será colonizado por un grupo de especies diferente del que lo hará en una pradera despejada (Mohr, 1943).

Variación estacional

La abundancia y la densidad de los coleópteros coprófagos en las praderas uruguayas muestran marcados patrones estacionales, estando la actividad de estos insectos restringida a un corto período de tiempo (Morelli *et al.*, 2002). En Uruguay, los estudios precedentes sobre fenología de coleópteros coprófagos indican que los factores determinantes en la actividad estacional de estos insectos son la temperatura y las precipitaciones (González-Vainer y Canziani, 1996; González-Vainer y Morelli, 1998; González-Vainer y Morelli, 1999; Canziani y González-Vainer, 2000). Estos resultados coinciden con lo observado en climas mediterráneos (Doubé, 1987; Lumaret y Kirk, 1987; Hanski y Cambefort, 1991). Por otra parte, otros estudios han observado que las

fluctuaciones de la abundancia en el tiempo están más correlacionadas con la temperatura del suelo y del aire que con las precipitaciones (Morelli *et al.*, 2002).

El presente estudio estuvo motivado por los escasos trabajos, tanto en Uruguay como en la región, sobre la selección de macrohábitat y la variación estacional de las especies de los coleópteros coprófagos.

Objetivos

- Determinar la selección de macrohábitat de cinco especies de coleópteros coprófagos entre cuatro ecosistemas diferentes de un paisaje en mosaico
- Determinar la variación estacional de la abundancia de cada especie y si existe variación estacional en la selección del hábitat

MATERIALES Y MÉTODOS

Área de estudio

Este estudio se realizó con material disponible obtenido a partir de un muestreo anual que fue realizado mensualmente en la Sierra de Minas (Dpto. de Lavalleja) ubicada en el extremo sur del Complejo de Serranías del Este (Departamento de Lavalleja). El área de estudio comprende una extensión aproximada de 50 ha, a la altura de los Km. 108 al 111 de la Ruta 81 (34°35'S, 61°50'W a 34°40'S, 61°40'W). Se seleccionaron cuatro ecosistemas característicos del paisaje de serranía: el pinar, el bosque ribereño, el bosque serrano y la pradera (Fig. 1). Los muestreos se realizaron en 2 sitios diferentes para cada

uno de ellos, asignándose 4 estaciones de muestreo, separadas entre sí una distancia aproximada de 1 km.



Fig. 1. Ecosistemas seleccionados para realizar el muestreo (a) pinar, (b) bosque ribereño, (c) bosque serrano y (d) pradera.

Las estaciones 1 y 2 correspondieron al bosque serrano y se ubicaron en las laderas orientales de los cerros de la Virgen y Mirador. Ambos bosques son extensos, cubriendo gran parte de la superficie de esos cerros, con vegetación densa, con arbustos y árboles de hasta 3 m de altura de diversas especies, como helechos y epifitas asociados. El suelo es de tipo franco limoso. Para esta zona, se han registrado en el bosque serrano varias especies de mamíferos autóctonos: venado de la sierra (*Mazama gouazoubira*), coendú (*Coendu spinosus*), mano pelada (*Procyon cancrivorus*) (Bocage, 1992).

Las estaciones 3 y 4 se ubicaron en dos elevaciones menores, no identificadas, cuyas laderas orientales descienden suavemente hacia el arroyo Mataojo. En ambas estaciones se disponen en forma consecutiva, las plantaciones de pinos, la matriz de pradera y el bosque ribereño.

El bosque ribereño constituye una franja en general de 3 a 10 m de ancho, aunque en algunos puntos es aún más reducida, con una vegetación más o menos densa, conformada por arbustos y árboles de hasta 6 m de altura. Se caracteriza por tener suelos de tipo franco limoso, que se inundan cuando las precipitaciones son abundantes, principalmente en otoño e invierno.

Los dos fragmentos de pradera estudiados, son corredores angostos ubicados entre el bosque ribereño y los pinares y tienen cada una, una extensión aproximada de 1.5 ha.

Las dos plantaciones de *Pinus elliottii*, de 12 años, tienen una extensión de 1.5 ha y fueron plantados en la matriz de pradera; son utilizados como refugio para el ganado bovino, presentando sobre la superficie del suelo una gran acumulación de estiércol. Se caracterizan por suelos de tipo arcillo limoso.

Diseño de muestreo

En cada sitio de muestreo se colocaron al azar 3 coprotrampas, con estiércol vacuno fresco. Las coprotrampas estaban constituidas por un recipiente plástico de 12 cm de diámetro y 10 cm de altura, el cual se enterraba a ras del suelo, colocando encima una malla metálica de 5 cm de luz que sostenía 250 g de estiércol vacuno envuelto en gaza (Fig. 2).



Fig. 2. Trampa de caída con cebo de estiércol.

El muestreo se realizó mensualmente durante un año (mayo/2002-mayo/2003). Las trampas se colocaron durante una semana, separadas 20 m entre sí. Se utilizó como conservante formol al 10% con unas gotas de detergente.

Los ejemplares recolectados en las trampas se conservaron en capas (Fig. 3).



Fig. 3. Ejemplares conservados en capas.

Análisis de las muestras

Se identificaron y cuantificaron cinco especies, tres de la familia Scarabaeidae: *Onthophagus hirculus* Mannerheim, 1829, *Uroxys terminalis* Waterhouse, 1891, y *Ateuchus robustus* Harold, 1868, y dos de la familia Aphodiidae: *Ataenius perforatus*, Harold, 1867 y *Ataenius sp.* (Fig. 4). Se determinó la abundancia media mensual de cada especie por hábitat. Para establecer la selección del hábitat de cada especie se evaluaron las diferencias en las abundancias medias entre hábitats mediante el Test de Mann Whitney. También se determinó la variación estacional de la abundancia para cada especie y se evaluó la variación estacional en la selección del hábitat.

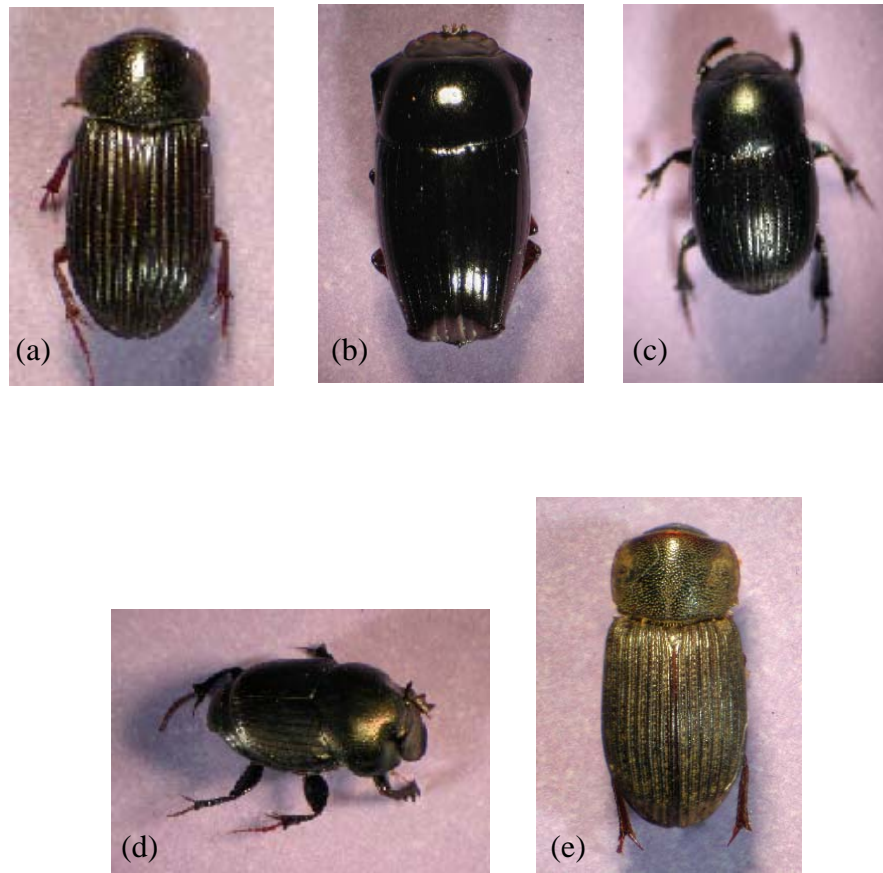


Fig. 4. (a) *Ataenius perforatus* (Escala 1cm= 1.36 mm); (b) *Uroxys terminalis* (Escala 1cm= 1.56 mm); (c) *Ateuchus robustus* (Escala 1cm= 2.88 mm), d) *Onthophagus hirculus* (Escala 1cm= 2.51 mm), e) *Ataenius sp.* (Escala 1cm= 1.43mm).

RESULTADOS

Selección del hábitat

El total de individuos colectados mediante el uso de trampas con cebo fue de 5829 ejemplares, los cuales se distribuyeron en los cuatro hábitats de la siguiente manera: 77% (4479) en el pinar, 17% (1014) en el bosque serrano, 3% en el bosque ribereño (171) y 3% en la pradera (165) (Tabla 1).

El análisis mediante el test Mann Whitney de las abundancias de las especies entre las réplicas de los ecosistemas no revelaron diferencias significativas entre las mismas, siendo el nivel de significación $p < 0.05$ (Tabla 2).

Tabla 1. Abundancias absolutas y medias de las especies de escarabeidos coprófagos en las dos réplicas de los ecosistemas estudiados en Sierra de Minas: pinar (BP1 y BP2), bosque ribereño (BR), bosque serrano (BS) y pradera (PRA).

Especies	BP1		BP2		BR1		BR2		BS1		BS2		PRA1		PRA2	
	AA	\bar{X}	AA	\bar{X}	A A	\bar{X}	A A	\bar{X}	AA	\bar{X}	AA	\bar{X}	A A	\bar{X}	A A	\bar{X}
<i>Ataenius perforatus</i>	277 8	77.1 7	121 9	33.8 6	59	1.6 4	55	1.3 9	24 9	6.92	11 8	3.2 8	6	0.1 7	3	0.0 8
<i>Uroxys terminalis</i>	143	4.25	88	2.44	6	0.1 7	12	0.3 3	43 7	12.1 4	17 0	4.7 3	1	0.0 3	0	0
<i>Ateuchus robustus</i>	121	3.36	27	0.75	2	0.0 6	1	0.0 3	8	0.19	1	0.0 3	39	1.0 8	12	0.4 2
<i>Onthophagus hirculus</i>	27	0.75	31	0.86	18	0.5 0	16	0.4 4	11	0.31	0	0.0	56	1.5 6	36	1.0
<i>Ataenius sp.</i>	22	0.61	23	0.64	1	0.0 3	1	0.0 3	7	0.19	13	0.3 6	12	0.3 3	0	0

Tabla 2. Test de Mann Whitney entre las réplicas de cuatro ecosistemas de Sierra de Minas: pinar (BP), bosque ribereño (BR), bosque serrano (BS) y pradera (PRA), para cada especie.

	U	Z	P
<i>Ataenius perforatus</i>			
BP1-BP2	43.0	1.67	<0.10
BR1-BR2	62.5	0.55	<0.80
BS1-BS2	52.0	1.15	<0.50
PRA1-PRA2	63.0	0.52	<0.80
<i>Uroxys terminalis</i>			
BP1-BP2	38.0	1.96	<0.10
BR1-BR2	58.0	-0.81	<0.50
BS1-BS2	41.0	1.79	<0.10
PRA1-PRA2	66.0	0.35	<0.80
<i>Ateuchus robustus</i>			
BP1-BP2	37.50	1.99	<0.10
BR1-BR2	71.50	0.03	<1.00
BS1-BS2	65.0	0.40	<0.80
PRA1-PRA2	63.0	0.52	<0.80
<i>Onthophagus hirculus</i>			
BP1-BP2	66.0	-0.35	<0.80
BR1-BR2	67.0	-0.29	<0.80
BS1-BS2	60.0	0.69	<0.50
PRA1-PRA2	58.5	0.78	<0.50
<i>Ataenius. sp.</i>			
BP1-BP2	67.5	0.26	<0.80
BR1-BR2	72.5	0.0	1.00
BS1-BS2	69.0	-0.17	<1.00

PRA1-PRA2	66.0	0.35	<0.80
-----------	------	------	-------

A partir de estos resultados se compararon los diferentes ecosistemas entre sí, considerando los distintos sitios de cada ecosistema como una unidad (Tabla 3).

La abundancia de *Ataenius perforatus* fue notoriamente alta en el pinar, más baja en los bosques serrano y ribereño, y mínima en la pradera (Tabla 3). Las diferencias fueron significativas entre todos los pares de ecosistemas comparados (Tabla 4).

Tabla 3. Abundancias absolutas y medias (\pm DE) de las especies de escarabeidos coprófagos en cuatro ecosistemas de Sierra de Minas: pinar (BP), bosque ribereño (BR), bosque serrano (BS) y pradera (PRA).

Especies	BP		BR		BS		PRA	
	AA	$\bar{X} \pm DE$	AA	$\bar{X} \pm DE$	AA	$\bar{X} \pm DE$	AA	$\bar{X} \pm DE$
<i>Ataenius perforatus</i>	3997	55.51 \pm 80.81	114	1.51 \pm 1.50	367	5.10 \pm 5.78	9	0.12 \pm 0.26
<i>Uroxys terminalis</i>	231	3.35 \pm 3.18	18	0.25 \pm 0.33	607	8.43 \pm 10.27	1	0.01 \pm 0.07
<i>Ateuchus robustus</i>	148	2.06 \pm 3.66	3	0.04 \pm 0.15	9	0.11 \pm 0.36	51	0.75 \pm 1.16
<i>Onthophagus hirculus</i>	58	0.81 \pm 1.55	34	0.47 \pm 1.22	11	0.15 \pm 0.54	92	1.28 \pm 1.99
<i>Ataenius sp.</i>	45	0.63 \pm 1.40	2	0.03 \pm 0.10	20	0.28 \pm 0.58	12	0.17 \pm 0.82

Tabla 4. Test de Mann Whitney de las abundancias medias de *Ataenius perforatus* entre cuatro ecosistemas de Sierra de Minas: pinar (BP), bosque ribereño (BR), bosque serrano (BS) y pradera (PRA).

Entre ecosistemas	U	Z	p
BP-BR	62.5	4.65	<0.01
BP-BS	135.0	3.15	<0.01
BP-PRA	21.0	5.51	<0.01
BR-BS	165.0	-2.54	<0.05
BR-PRA	140.5	3.04	<0.01
BS-PRA	51.0	4.89	<0.01

Uroxys terminalis fue más abundante en el bosque serrano, disminuyendo el número de individuos en el pinar y el bosque ribereño y encontrándose un sólo ejemplar en la pradera (Tabla 3). Los análisis de la abundancia mediante el Test de Mann Whitney mostraron que existe una diferencia significativa entre todos los pares de ecosistemas comparados excepto entre el pinar y el bosque serrano (Tabla 5).

Tabla 5. Test de Mann Whitney de las abundancias medias de *Uroxys terminalis* entre cuatro ecosistemas de Sierra de Minas: pinar (BP), bosque ribereño (BR), bosque serrano (BS) y pradera (PRA).

Entre ecosistemas	U	Z	p
BP-BR	85.5	4.18	< 0.01
BP-BS	230.5	-1.19	<0.50
BP-PRA	39.5	5.12	< 0.01
BR-BS	76.5	-4.36	< 0.01
BR-PRA	165.5	2.53	< 0.05
BS-PRA	38.5	5.14	< 0.01

Para la especie *Ateuchus robustus* la mayor abundancia se registró en el pinar, disminuyendo en la pradera y en el bosque serrano y en el bosque ribereño se registraron unos pocos individuos (Tabla 3). Los análisis de Mann Whitney para la abundancia de esta especie revelaron que las abundancias de la pradera y el pinar difirieron significativamente de las de los bosques nativos (Tabla 6).

Tabla 6. Test de Mann Whitney de las abundancias medias de *Ateuchus robustus* entre cuatro ecosistemas de Sierra de Minas: pinar (BP), bosque ribereño (BR), bosque serrano (BS) y pradera (PRA).

Entre ecosistemas	U	Z	p
BP-BR	122.5	3.41	< 0.01
BP-BS	135.0	3.15	< 0.01
BP-PRA	245.5	0.88	<0.50
BR-BS	274.5	-0.28	<0.80
BR-PRA	128.0	-3.30	< 0.01
BS-PRA	146.0	-2.93	< 0.01

El ecosistema donde se registró el mayor número de individuos de *Onthophagus hirculus* fue la pradera, mientras que en el pinar, en el bosque ribereño y en el bosque serrano su abundancia fue menor (Tabla 3). Los análisis de las abundancias mostraron que sólo existen diferencias significativas entre la pradera y los dos bosques nativos (Tabla 7).

Tabla 7. Test de Mann Whitney de las abundancias medias de *Onthophagus hirculus* entre cuatro ecosistemas de Sierra de Minas: pinar (BP), bosque ribereño (BR), bosque serrano (BS) y pradera (PRA).

Entre ecosistemas	U	Z	p
BP-BR	240.5	0.98	<0.50
BP-BS	205.0	1.71	<0.10
BP-PRA	223.5	-1.33	<0.50
BR-BS	252.0	0.74	<0.50
BR-PRA	173.0	-2.37	<0.05
BS-PRA	135.0	-3.15	<0.05

La especie *Ataenius sp.* fue más abundante en el pinar, disminuyendo en el bosque serrano y en la pradera y mínima en el bosque ribereño (Tabla 3). Los resultados de los análisis de Mann Whitney para *Ataenius sp.* revelaron que no existen diferencias significativas entre ninguno de los pares de ecosistemas comparados (Tabla 8).

Tabla 8. Test de Mann Whitney entre de las abundancias medias de *Ataenius sp.* cuatro ecosistemas de Sierra de Minas: pinar (BP), bosque ribereño (BR), bosque serrano (BS) y pradera (PRA).

Entre ecosistemas	U	Z	p
BP-BR	248.0	0.82	<0.50
BP-BS	285.5	-0.05	<1.00
BP-PRA	241.5	0.96	<0.50
BR-BS	235.0	-1.09	<0.50
BR-PRA	277.0	0.23	<1.00
BS-PRA	231.0	1.18	<0.50

Variación estacional de la actividad y relación con el hábitat

La población de *Ataenius perforatus* presentó el pico máximo de abundancia en febrero (verano), disminuyendo gradualmente hacia el otoño y manteniéndose en niveles bajos durante casi todo el año. La mayor proporción de individuos de esta especie se encontró en el pinar durante prácticamente todo el año, salvo en el mes de setiembre donde la abundancia fue levemente mayor en el bosque serrano (Fig. 5).

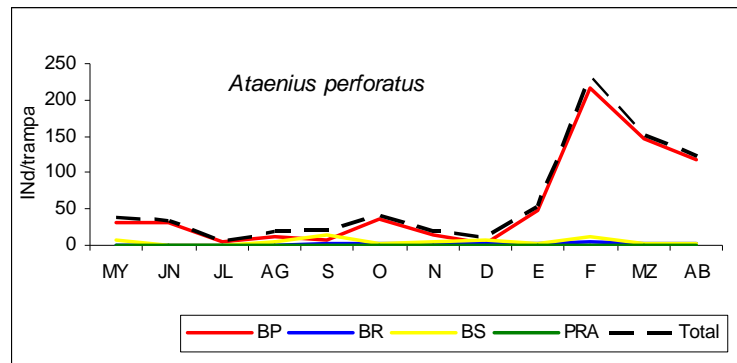


Fig. 5. Variación estacional de la abundancia de *Ataenius perforatus*.

Uroxys terminalis presentó tres períodos de máxima actividad: mayo (otoño), desde agosto hasta noviembre (fines de invierno y primavera) y en enero-febrero (verano). En el resto del año también se recolectaron ejemplares adultos, aunque en menor proporción. La actividad fue nula solamente en diciembre. El bosque serrano fue el ecosistema con mayor abundancia de esta especie durante todo el año, excepto en julio (invierno), marzo y abril (otoño), donde predominó en el pinar, aunque en estos casos el número de individuos fue muy bajo. En los demás ecosistemas casi no se encontraron ejemplares (Fig. 6).

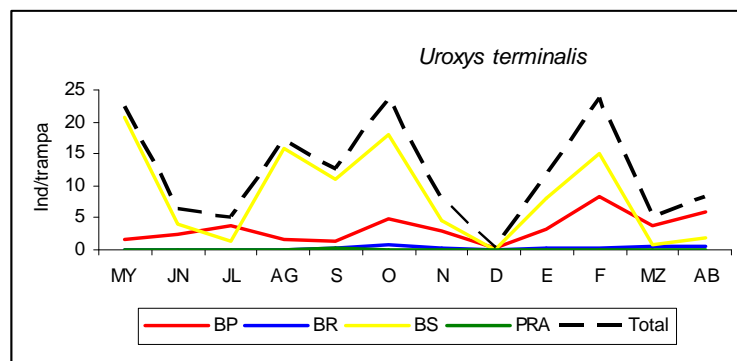


Fig. 6. Variación estacional de la abundancia de *Uroxys terminalis*.

En general la abundancia de *Ateuchus robustus* fue baja. La actividad comenzó en noviembre (primavera) y continuó aumentando hacia el otoño, ocurriendo el pico máximo en abril; en el resto del año la actividad fue casi nula. Esta especie se encontró casi

únicamente en el pinar, excepto en el mes diciembre donde fue más abundante en la pradera, aunque con un número muy bajo de individuos (Fig. 7).

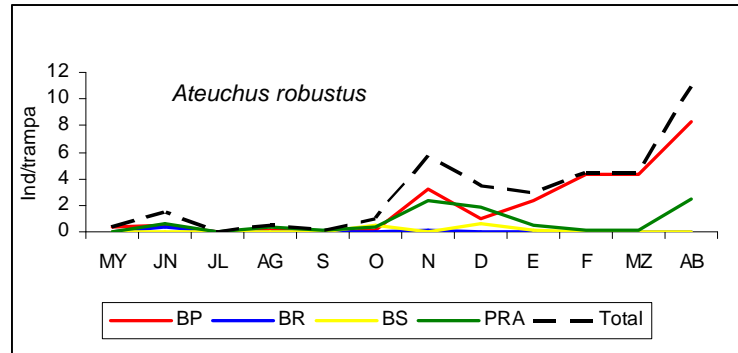


Fig. 7. Variación estacional de la abundancia de *Ateuchus robustus*.

Onthophagus hirculus también presentó un bajo número de individuos a lo largo de todo el año, siendo octubre y febrero los meses donde se registró el mayor número de ejemplares, mientras que en el resto del año los registros fueron cercanos a cero. En octubre (primavera) predominaron en la pradera y en febrero (verano) se encontraron abundancias similares en la pradera y en los dos bosques adyacentes (pinar y bosque ribereño) (Fig. 8).

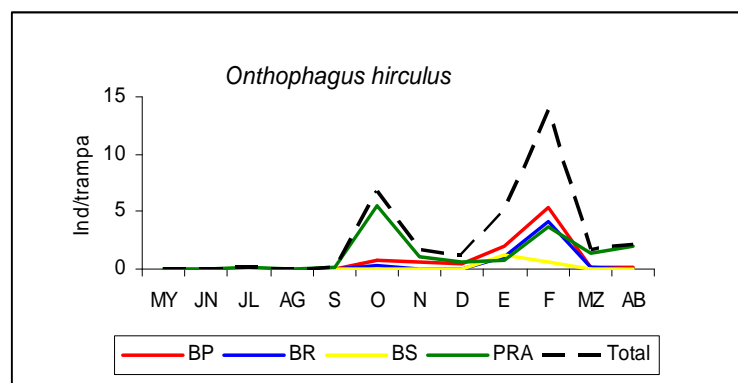


Fig. 8. Variación estacional de la abundancia de *Onthophagus hirculus*.

La especie representada por el menor número de ejemplares fue *Ataenius sp.* Entre enero y febrero (verano) se registró la mayor actividad, siendo más abundante en el pinar. En mayo y noviembre se recolectaron sólo unos pocos individuos, registrándose en la pradera y en el bosque serrano respectivamente. En el resto del año la actividad fue nula o casi nula (Fig. 9).

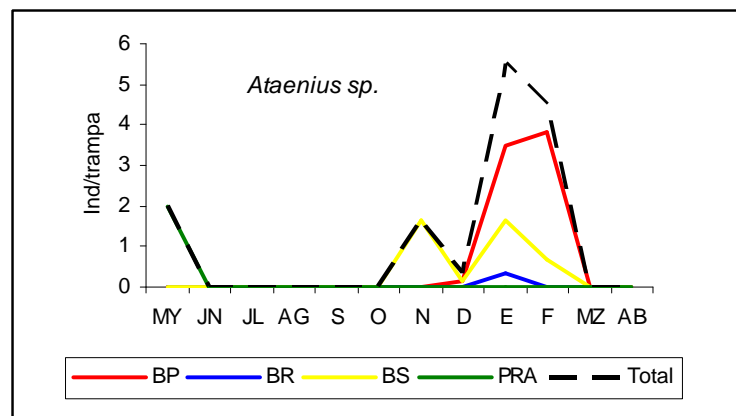


Fig. 9. Variación estacional de la abundancia de *Ataenius sp.*

DISCUSIÓN Y CONCLUSIONES

La especie *Ataenius perforatus* es claramente característica del pinar. Esta preferencia de hábitat de bosque es consistente con estudios anteriores (Canziani, 2003; González-Vainer *et al.*, 2003). No existe variación estacional en la selección del hábitat ya que, durante todo el año su abundancia fue mayor en el pinar. Sólo en el mes de setiembre se encontraron más individuos en el bosque serrano que en el pinar, pero como la diferencia entre dichas abundancias fue mínima (8 individuos), no podemos concluir que exista una variación estacional en la selección del hábitat. *Ataenius perforatus* es una especie con un ciclo de vida largo (55 días de huevo a imago; Canziani y González-Vainer, 2000) por lo que necesita que el microhábitat permanezca inalterado por períodos

relativamente largos de tiempo, y es precisamente en los hábitats con mayor cubierta vegetal donde el estiércol conserva por más tiempo la humedad y su temperatura diaria fluctúa menos (Canziani, 2003). De acuerdo con González-Vainer *et al.* (2003) el ciclo de la especie es anual y los imagos emergen en verano (enero y febrero), lo que en este estudio se refleja en el pico poblacional que se observó en febrero. En otoño (abril) hay una disminución en la abundancia de la población pero el número de individuos aún se mantiene elevado; esto puede deberse a que en esta época hay una intensa actividad de vuelo relacionada con la cópula (González-Vainer *et al.*, 2003). El período de oviposición ocurre en primavera (setiembre a noviembre) (González-Vainer *et al.*, 2003) y luego de la reproducción, los imagos mueren, lo cual se refleja en el descenso de la abundancia de individuos en el mes de diciembre.

Uroxys terminalis es una especie exclusiva de bosque, seleccionando particularmente el bosque serrano y el pinar. No presentó variación estacional en la selección del hábitat ya que, en todas las estaciones del año la abundancia fue mayor en el bosque serrano, seguida de la ocurrida en el pinar. En un estudio previo acerca del grado de maduración del ovario de las hembras de una población de *Uroxys terminalis*, se demostró que el período reproductivo ocurre en primavera (González-Vainer y Morelli, 2004). El máximo pico poblacional observado desde agosto a octubre en este estudio, probablemente se corresponde con dicho período reproductivo. A fines de primavera, luego de la reproducción, los imagos mueren, lo cual se refleja en el descenso de la abundancia de individuos. Las puestas de primavera son las que dan origen a la generación que emerge en verano (González-Vainer y Morelli, 2004), lo cual se refleja en el pico poblacional que se observó en enero y febrero.

La especie *Ateuchus robustus*, al igual que las mencionadas anteriormente, es característica de un hábitat cerrado como es el bosque de pinos, prefiriéndolo durante todo

el año, lo cual nos indica que esta especie tampoco presentó variación estacional en la selección del hábitat. En la pradera se registraron muy pocos ejemplares, pero en el mes de diciembre fue más abundante que en el pinar, aunque, al igual que en los otros casos, la diferencia fue muy pequeña y no puede tomarse en cuenta para considerar un cambio en la selección del hábitat.

Onthophagus hirculus seleccionó la pradera y el pinar. En primavera se registró exclusivamente en la pradera y en verano en tres ecosistemas: la pradera y ambos bosques adyacentes a la misma, presentando mayor abundancia en el pinar. Aunque en determinada estación mostró preferencia por uno de los ecosistemas estudiados, esta especie parece tener rangos más amplios de tolerancia a los distintos factores microclimáticos, pudiendo invadir distintos ambientes. El estiércol, al quedar expuesto sobre la superficie del suelo, se deseca y endurece muy rápidamente, sobre todo en verano. Este proceso es más rápido en las praderas que en aquellos lugares con mayor humedad y menor intensidad lumínica como los bosques; esto podría explicar el hecho de que esta especie se traslade desde la pradera hacia los bosques adyacentes en verano, buscando mayor disponibilidad del alimento. De acuerdo con González-Vainer (1998) el pico poblacional de febrero corresponde a la emergencia de la generación de verano y el pico poblacional de octubre al período reproductivo. Durante el invierno la población se encuentra principalmente en estado adulto, en diapausa reproductiva (González-Vainer, 1998).

La baja abundancia en general de *Ataenius sp.* no permite sacar conclusiones acerca de la selección de hábitat. No existen estudios previos sobre esta especie, pero podemos predecir que su preferencia son los hábitat cerrados, al igual que la especie de su mismo género *Ataenius perforatus*, ya que en verano, cuando se registró la mayor actividad, fue más abundante en el pinar. En el resto del año la actividad fue nula o casi nula.

Tres especies mostraron una clara preferencia por el hábitat cerrado, *Ataenius perforatus*, *Uroxys terminalis* y *Ateuchus robustus*. La pradera, fue seleccionada por *Onthophagus hirculus* solamente en primavera, ya que en verano también utilizó los bosques adyacentes. Salvo esta especie, las demás no presentaron variación estacional en la selección del macrohábitat, sino que los adultos utilizaron preferentemente un ecosistema durante todo su periodo de actividad, lo que nos indica que son especies estenoicas con respecto al hábitat.

BIBLIOGRAFIA

- Alzugaray, R., Z. Stella, R. Cibils, J. Coll & G. Banchemo. 1993. Cascarudos de las bostas. Boletín de Divulgación N° 42. INIA LA ESTANZUELA. 22pp.
- Baz, A. 1988. Selección de macrohábitat por algunas especies y análisis de una comunidad de escarabajos coprófagos (Coleóptera) del macizo de Ayllón (Sistema Central, España). *Ann. Soc. Entomol. France (N.S)* 24:203-210.
- Bocage, A. 1992. *Mamíferos del Uruguay*. Ediciones del Zoo, Montevideo. 112 pp.
- Cambefort, Y. 1991. From Saprohagy to Coprophagy. En: Hanski, I. & Y. Cambefort (Eds.), *Dung beetle ecology*, pp: 23-35. Princeton University Press, Princeton.
- Canziani, C. y P. González-Vainer. 2000. Fenología y selección de hábitat de dos especies de afodinos (Coleoptera: Scarabaeidae, Aphodiinae). Relación con su ciclo de vida. 2° Encuentro de Jóvenes Biólogos "Elio García-Austt". Fac. de Ciencias. Montevideo, Uruguay. Pág. 79.
- Canziani, C. 2003. Estudio Ecológico de Tres Comunidades de Coleópteros de las Familias Aphodiidae y Scarabaeidae (Coleoptera, Scarabaeoidea). Tesis de Maestría Biología. PEDECIBA, Fac. de Ciencias, Universidad de la República. Montevideo, Uruguay. 139 pp.
- Doube, B. M. 1987. Spatial and temporal organisation in communities associated with dung pads and carcasses. *Organisation of Communities: Past and Present*. J.H.R. Gee and P.S. Giller (Eds). Blackwells Scientific Publications, Oxford. pp 255-280.

- Durães, R., W.P. Martins & F.Z. Vaz De Mello. 2005. Dung Beetle (Coleoptera: Scarabaeidae) Assemblages across a Natural Forest-Cerrado Ecotone in Minas Gerais, Brazil. *Neotropical Entomology* 34(5):721-731.
- Fincher, G. T. 1981. The potencial value of dang beetles in pasture ecosystems. *J. Georgia Entomol. Soc.* 16(2):316-333.
- González-Vainer, P. y C. Canziani. 1996. Estudio de la dinámica poblacional de los coleópteros coprófagos de la Estación Experimental del S.U.L. (Florida) (Coleoptera, Scarabaeidae). IV Jornadas de Zool. del Uruguay, Montevideo.
- González-Vainer, P. 1998. Biología y Fenología de *Onthophagus hirclus* Mannh. 1829, (Coleoptera, Scarabaeidae), y Taxonomía de los Estados Inmaduros. Tesis de Maestría Biología. PEDECIBA, Fac. de Ciencias, Universidad de la República. Montevideo, Uruguay. 138 pp.
- González-Vainer, P. y E. Morelli. 1998. Estados preimaginales, nidificación y fenología de *Canthidium (E.) moestum* Harold, 1867 (Coleoptera, Scarabaeidae, Coprini). *Acta Zool. Mex. (n.s.)* 73:155-165.
- 1999. Phenology and Biology of the Dung Beetle *Onthophagus hirculus* Mannerheim (Coleoptera: Scarabaeidae). *The Coleopterists Bulletin.* 53(4):303-309.
- 2004. A Population study of *Uroxys terminalis* Waterhouse (Coleoptera: Scarabaeidae) using age grading technics. XX Congresso Brasileiro de Entomologia, pág. 40.
- González-Vainer, P., E. Morelli & C. Canziani. 2003. Biología y estados inmaduros de *Ataenius perforatus* Harold, 1867 (Coleoptera: Scarabaeidae: Aphodiinae). *Monografías tercer Milenio, SEA, Zaragoza* 3:67-74.
- Halffter, G. 1991. Historical and ecological factors determining the geographical distribution of beetles (Coleoptera: Scarabaeidae). *Folia Entomol. Mex.* 82:195-238.
- Halffter, G, M. Fávila & V. Halffter. 1992. A comparative study of the structure of the scarab guild in Mexican tropical rain forest and derived ecosystems. *Folia Entomol. Mex.* 84:131-156.
- Halffter, G. & W. D. Edmonds. 1982. The nesting behavior of dung beetles (Scarabaeinae). An ecological and evolutive approach. Publicación 10. Instituto de ecología. México, D. F. 177 pp.
- Hanski, I. & Y. Cambefort. 1991. Resource Partitioning. En: Hanski, I. & Y. Cambefort (Eds.), *Dung beetle ecology*, pp: 330-349. Princeton University Press, Princeton.
- Heinrich, B. & A. Bartholomew. 1980. Ecología de los escarabajos estercoleros africanos. *Investigación y ciencia*, pp.: 70-78

- Krausman, R. P. 1999. Some basic principles of habitat use, grazing behavior of livestock and wildlife. Idaho Forest. *Wildlife and Range Experiment Station Bulletin*, 70:85-90.
- Lima, A. da Costa. 1953. Insectos do Brasil. Coleópteros. 2ª parte, 8º tomo. Capítulo XXIX. Escola Nacional de Agronomía. Serie didáctica Nº10. 323 pp.
- Lobo, J. M. 1992. Los escarabeidos coprófagos: un grupo de insectos con posibilidades. *Revista Aragonesa de Entomología* 1: 73-78
- Lobo, J. M., F. Martin-Piera & C.M. Veiga. 1990. Interés ecológico y económico de la fauna coprófaga en pastos de uso ganadero. *Ecología*, 4:313-331.
- Lumaret, J. P. y A. Kirk. 1987. Ecology of Dung Beetles in the French Mediterranean Region (Coleoptera: Scarabaeidae). *Acta Zool. Mex. (ns)*, 24: 1-60
- Manly B., McDonald, L. & Thomas, D. 1993. Resource Selection by Animals, Statistical Design and Analysis for Field Studies. Chapman & Hall, London, p 10.
- Mohr, C.O. 1943. Cattle droppings as ecological unit. *Ecols. Monogr.* 13:275-309.
- Monné, M. 1970. Fauna de los coleópteros del Uruguay. Tesis Facultad de Agronomía. Montevideo, Uruguay. 216 pp.
- Montenegro, J. & A. Acosta. 2008. HaviStat© v 1.0 Aplicación para evaluar uso y preferencia de hábitat. *Pan-American Journal of Aquatic Sciences*, 3(2): II-IV.
- Morelli, E., P. Gonzalez-Vainer & A. Baz. 2002. Coprophagous Beetles (Coleoptera: Scaraboidea) in Uruguayan Prairies: Abundance, Diversity and Seasonal Occurrence. *Studies on Neotropical Fauna and Environment*, 1:53-57.
- Morón, M. A. 1984. Escarabajos. *200 Millones de Años de Evolución*. Publicación 14. Instituto de Ecología. México. 132 pp.
- Morris, D. W. 2003. Toward an ecological synthesis: a case for habitat selection. *Oecologia*, 136 (1): 1-13.
- Romero-Alcaraz, E. & J.M. Ávila. 2000. Effect of Elevation and Type of Habitat on the Abundance and Diversity of Scarabaeoid Dung Beetle (Scarabaeoidea) Assemblages in a Mediterranean Area from Southern Iberian Peninsula. *Zoological Studies* 39(4):351-359.
- Stevenson, B.G. y D. Dindal. 1987. Functional ecology of coprophagous insects: A review. *Pedobiología*, 30:285-298.