

TESIS DE DOCTORADO:

DIVERSIDAD, DISTRIBUCIÓN TEMPORAL Y TRÓFICA, Y PATRONES DE NIDIFICACIÓN DE UN AGREGADO DE ESPECIES DE ESCARABEIDOS COPRÓFAGOS (COLEOPTERA) EN UN CAMPO NATURAL PASTOREADO (CERRO COLORADO, DPTO. DE FLORIDA, Uruguay)

---

Tesista: Enrique Morelli

Área: Biología

Subárea: Zoología

Orientador: Dr. Fernando Pérez-Miles. Sección Entomología, Facultad de Ciencias.

Coorientador: Dr. Arturo Baz-Ramos. Dpto. de Biología Animal, Facultad de Alcalá de Henares, España.

Laboratorio de Ejecución: Sección Entomología, Facultad de Ciencias.

**DIVERSIDAD, DISTRIBUCIÓN TEMPORAL Y TRÓFICA,  
Y PATRONES DE NIDIFICACIÓN DE UN AGREGADO  
DE ESPECIES DE ESCARABEIDOS COPRÓFAGOS  
(COLEOPTERA) EN UN CAMPO NATURAL  
PASTOREADO (CERRO COLORADO, DPTO. DE  
FLORIDA, URUGUAY).**

---

## Sección I:

Capítulo 1- Introducción, objetivos y estructura de la Tesis

Capítulo 2- Superfamilia *Scarabaeoidea* Latreille, 1802

Capítulo 3- **Ecología de los *Scarabaeoidea* coprófagos**

Capítulo 4- Preferencias tróficas de los *Scarabaeoidea* coprófagos

Capítulo 5- El estiércol como recurso

Capítulo 6- Los *Scarabaeoidea* coprófagos y los ecosistemas de  
pastoreo

Capítulo 7- Antecedentes



*Johannes Macarius, Abraxas y Apistopistus,  
Amberes, 1657*

*Es el escarabajo unigénito autor de sí mismo, compuesto de mortal especie hecha de sórdida masa, sin ayuntamiento venéreo, y formador de la figura del mundo. Este que se engendra y vive entre la inmundicia hedionda, muere con el olor suave de la rosa; y así pintado por sí solo, es símbolo y jeroglífico del hombre valeroso y valiente que huye de los deleites y regaladas blanduras, ocupado en continuo trabajo y por esto los traían los soldados esculpidos en los anillos y por divisa los capitanes romanos.....*

Jerónimo de Huerta, Hist. Nat. X, XXVIII- anotación

Resumen.....	1
<b>SECCIÓN I:</b>	
<b>CAPÍTULO 1</b>	
Introducción.....	3
<b>CAPÍTULO 2</b>	
Superfamilia Scarabaeoidea Latreille, 1802.....	9
<b>CAPÍTULO 3</b>	
Ecología de los Scarabaeoidea coprófagos.....	21
<b>CAPÍTULO 4</b>	
Preferencias tróficas de los Scarabaeoidea coprófagos.....	65
<b>CAPÍTULO 5</b>	
El estiércol como recurso.....	71
<b>CAPÍTULO 6</b>	
Los Scarabaeoidea coprófagos y los ecosistemas de pastoreo.....	88
<b>CAPÍTULO 7</b>	
Antecedentes.....	99
<b>SECCIÓN II:</b>	
<b>CAPÍTULO 8</b>	
Material y métodos.....	104
<b>CAPÍTULO 9</b>	
Taxocenosis.....	125
<b>CAPÍTULO 10</b>	
Fenología .....	148
<b>CAPÍTULO 11</b>	
Selección del recurso.....	166
<b>CAPÍTULO 12</b>	
Ciclos de vida	
Patrones de nidificación.....	213
<b>CAPÍTULO 13</b>	
Conclusiones finales.....	238
<b>CAPÍTULO 14</b>	
Bibliografía.....	266
Apéndice: TABLAS.....	24

TESIS DE DOCTORADO:

**DIVERSIDAD, DISTRIBUCIÓN TEMPORAL Y TRÓFICA, Y PATRONES DE NIDIFICACIÓN DE UN AGREGADO DE ESPECIES DE ESCARABEIDOS COPRÓFAGOS (COLEOPTERA) EN UN CAMPO NATURAL PASTOREADO (CERRO COLORADO, DPTO. DE FLORIDA)**

---

Tesista: Enrique Morelli

Área: Biología

Subárea: Zoología

Orientador: Dr. Fernando Pérez-Miles. Sección Entomología, Facultad de Ciencias.

Coorientador: Dr. Arturo Baz-Ramos. Dpto. de Biología Animal, Facultad de Alcalá de Henares, España.

Laboratorio de Ejecución: Sección Entomología, Facultad de Ciencias.

Fecha de aprobación: 27/IV/2000

**RESUMEN**

---

Un fenómeno importante dentro del ecosistema edáfico es la coprofagia. Muchos organismos detritívoros son coprófagos, ingiriendo regularmente estiércol después de que éste ha sido enriquecido y modificado por la actividad microbiana del medio. Los estudios sobre comunidades coprófagas tienen gran interés tanto desde el punto de vista teórico como aplicado. Cada excremento de bóvido constituye un microhábitat efímero, delimitado y heterogéneo con respecto al medio en el que se produce un relevo faunístico característico, a medida que éste se homogeneiza consumiendo el sustrato. En esta microsucesión, los Coleoptera Scarabaeoidea coprófagos, representan el mayor número de taxa de insectos.

Los escarabajos coprófagos participan activamente en el proceso de descomposición sobre las heces de los herbívoros, contribuyendo a mantener el flujo de nutrientes en el sistema suelo-planta-animal, disminuyendo la pérdida de superficie para pastoreo, favoreciendo la fertilidad, textura, aereación y permeabilidad al agua de los suelos, así como la reducción de poblaciones de parásitos que se desarrollan en el estiércol.

La composición y estructura de las comunidades de Scarabaeoidea coprófagos estarían determinadas por el reparto de recursos, permitiendo la coexistencia de especies potencialmente competidoras y los patrones de colonización y distribución entre parches de recurso.

En el presente estudio se plantean los siguientes objetivos:

- Determinar la riqueza y abundancia de coleópteros Scarabaeoidea coprófagos asociados a excrementos bovino y ovino en un predio de campo natural sometido a pastoreo.
- Establecer las fenologías y preferencias tróficas de las distintas especies.
- Describir para el mayor número de especies posible, los ciclos de vida y los patrones de nidificación.

## INTRODUCCIÓN

---

Los excrementos al igual que otros tipos de recursos como los cadáveres, frutos y madera muerta, presentan una serie de características especiales que afectan a la dinámica y estructura del conjunto de especies que los utilizan. Por un lado, constituyen unidades o parches de alta calidad a lo que se ha atribuido el hecho que alberguen una elevada diversidad de especies (Atkinson & Shorrocks, 1981). Pero por otro lado, su duración en el tiempo es muy reducida, de forma que las especies solo pueden completar una generación dentro de ellos (Hanski, 1991b).

Los mamíferos, y en menor grado, las aves, los reptiles y algunos moluscos terrestres, eliminan al final de su ciclo digestivo, masas más o menos importantes de excrementos, en general de consistencia pastosa. El volumen de excremento producido por un individuo a lo largo de su vida, representa una masa infinitamente superior al peso corporal del animal.

Estas deyecciones contienen, conjuntamente con aquellos elementos orgánicos que han escapado a la digestión, una parte de los elementos intermediarios de esta digestión que no han sido absorbidos durante el tránsito intestinal, y una rica flora bacteriana y fúngica que se ha desarrollado en el curso de las diversas fases de la digestión y de su tránsito intestinal.

Las deyecciones ofrecen así, una reserva potencial de moléculas orgánicas más o menos complejas, y una reserva energética, que hacen pensar en el excremento como un micro-ecosistema particular. El excremento como recurso, presenta algunas características que le son propias, y otras que comparte con otros micro-sistemas como cadáveres y frutos (Paulian, 1993). Su característica más sobresaliente es la tendencia a una distribución espacial y temporal fuertemente discontinua.

La distribución espacial no es totalmente aleatoria. Los excrementos son depuestos, aunque se trate de especies que estén en continuo movimiento, en lugares con cierta preferencia próximo a los abrevaderos, bajo árboles, refugios, etc. Otras especies, de hábitos sedentarios, defecan en un lugar establecidos dentro de sus madrigueras. Inclusive, cuando se constituyan depósitos relativamente importantes, éstos quedan alejados unos de otros, y responden a una distribución siempre ampliamente discontinua.

Por otra parte, aunque las concentraciones de excremento sean importantes, y haciendo la salvedad de aquéllos que son depuestos bajo tierra, el sol deseca rápidamente estas masas o son dispersadas por la lluvia. De esta forma, este recurso presenta un periodo limitado en el tiempo para ser utilizado. En la región mediterránea, por ejemplo, una placa de excremento vacuno expuesto al sol en una pradera, pierde todo poder atractivo en 36 horas. En regiones intertropicales, el periodo es aún más breve. Se ha observado que los agregados de especies que utilizan recursos parcheados muestran una elevada variación en el número de individuos que alberga cada parche (excrementos: Hanski, 1987a; Holter, 1982; cadáveres: Kneidel, 1985; Hanski, 1987a; frutos: Atkinson & Shorrocks, 1984). Esta distribución agregada ha sido interpretada

como un mecanismo que permite la coexistencia de especies potencialmente competidoras (Atkinson & Shorrocks, 1981; Hanski, 1981, 1987a; Ives, 1988).

Las heces son consumidas primordialmente por toda una comunidad de insectos coprófagos, entre los que se destacan los Scarabaeoidea coprófagos. Su actividad acelera la desaparición de las heces, favorece la productividad vegetal y controla las poblaciones de diversas plagas del ganado doméstico (Lobo et al., 1990), hasta el punto de haberse promovido la introducción de especies exóticas, en regiones donde la importancia de herbívoros no estuvo acompañada de su correspondiente fauna de coleópteros coprófagos (Bornemissza et al., 1970; Bornemissza, 1976, 1979; Fincher, 1981; Rougon et al., 1988). Los escarabajos coprófagos se han especializado en utilizar los excrementos producidos por mamíferos como fuente de alimento. En las zonas templadas existe una elevada preferencia por los excrementos de grandes herbívoros y omnívoros, mientras que los excrementos de carnívoros se utilizan con poca frecuencia (Hanski & Cambefort, 1991a; Martín-Piera & Lobo, 1996).

Básicamente, los coprófagos consumen excrementos de vertebrados, con preferencia de ungulados (Halffter, 1959), reptiles (Halffter et al., 1966; Howden & Yougn, 1981) y anfibios (Young, 1981). En cualquier caso, su régimen no siempre está restringido al consumo de excrementos, existiendo evidencias de pautas saprófagas, necrófagas o fitófagas entre otras (Halffter & Matthews, 1966; Hanski, 1989; Veiga, 1985). El aprovechamiento del excremento por los coleópteros coprófagos, está limitado al propio recurso y al espacio que lo rodea y que alojará a los adultos, consumidores directos, así como base física para el desarrollo de los estados inmaduros, consumidores secundarios.

Los agregados de escarabajos coprófagos han sido poco estudiados y los trabajos que analizan la estabilidad de los mismos, muestran resultados contradictorios (Rahel, 1990). Doube (1987) observa poca variación en el rango de las especies entre años, mientras que Cambefort (1991) y Hanski (1986) encuentran una elevada estabilidad en los agregados de especies. Hanski (1986) considera que estas diferencias se deben a la importancia que la competencia tiene en la estructuración de los agregados. Aquellos agregados donde la competencia es fuerte serían más estables.

En las zonas templadas donde los cambios estacionales en las condiciones climáticas son muy marcados, la dimensión estacional del nicho parece ser fundamental en el reparto de recursos en los escarabajos coprófagos (Hanski & Cambefort, 1991a). La actividad de las especies se centraría en una época determinada del año, de tal manera que existiría un ajuste entre los requerimientos fisiológicos de las especies y las condiciones ambientales (Taylor, 1981; Wolda, 1988). En este sentido, los factores climáticos, principalmente la temperatura, podrían ser los determinantes de la estructuración de los agregados de especies.

La composición y estructura de las comunidades de escarabajos coprófagos a nivel local parece estar determinada por dos tipos de procesos principales (Doube, 1987):

- 1- El reparto de recursos, es decir, la especialización de las especies a lo largo de ejes de nicho (espacial, temporal y trófico), permitiría la coexistencia de especies potencialmente competidoras. Los patrones de reparto de recursos podrían venir determinados tanto por los factores físicos del medio como por las interacciones entre

las especies. Aunque la idea clásica es que el reparto de recursos impide la competencia entre especies, sin embargo, esta relación no es tan directa y existen trabajos que demuestran que dos especies espacial o temporalmente segregadas en el uso del recurso pueden competir por el mismo (Denno et al., 1995).

2- Los patrones de colonización y distribución entre los parches de recurso. Los excrementos constituyen un recurso parcheado y esta característica puede afectar el número de especies que coexisten en una localidad. Una distribución agregada entre parches de un competidor superior permitiría la coexistencia de especies con una capacidad competitiva inferior en otras condiciones (Atkinson & Shorrocks, 1981; Hanski, 1987a; Ives, 1988,).

De forma general, el estudio de las comunidades se ha centrado en dos aspectos fundamentales:

- 1- analizar si los agregados de especies que ocupan un área determinada presentan una estructura característica y si los factores físicos del medio y las interacciones entre especies son los responsables de dicha estructura (Shorrocks et al., 1984; Diamond & Case, 1986; Brown, 1987; Southwood, 1987); y
- 2- determinar las causas de la distribución y abundancia de los organismos en varias escalas espaciales y temporales (Gaston, 1994).

En el primer caso, los trabajos han tenido como objetivo establecer los mecanismos que generan la coexistencia de especies que constituyen un gremio (Pianka, 1975; Rathcke, 1976; Brown & Davidson, 1977; Hairston, 1981; Pyke, 1982; Terborgh & Robinson, 1986; Brown, 1987) o conjunto de especies que utilizan el mismo tipo de recurso de una forma similar (Root, 1967 en Simberloff & Dayan, 1991). Así, en los escarabajos coprófagos, que forman un grupo de especies taxonómicamente emparentadas, podrían definirse tres gremios en función de la forma en que utilizan el recurso: endocópridos, paracópridos y telecópridos.

En los endocópridos, tanto los adultos como las larvas desarrollan su actividad dentro del excremento, a este grupo pertenecen los Aphodiidae que se estudian en este trabajo. Los para y telecópridos realizan nidos bajo tierra donde acumulan el excremento para la alimentación de los adultos y de las larvas. En el primer caso, el nido se construye bajo el excremento mientras que en el segundo caso se realiza lejos del excremento. La mayoría de las especies encontradas en el área de estudio fueron paracópridos y solamente se recogieron dos especies telecópridas.

La utilización del concepto de gremio en el estudio de las comunidades tiene gran relevancia porque permite indagar sobre el papel que juega o ha jugado la competencia en la coexistencia de especies en un área determinada (Arthur, 1987). Para que exista competencia es necesario que se cumplan dos requisitos: 1- que el recurso sea limitado y 2- que exista un elevado solapamiento entre especies en el uso del mismo. Esta última condición se cumpliría entre miembros de un gremio, por lo que la competencia podría jugar un papel importante dentro de los mismos. Sin embargo, hay que tener en cuenta que la existencia de gremios no implica necesariamente que ocurra competencia. Este aspecto es crucial si se pretende estudiar si la competencia juega un papel importante en la estructura de los gremios ya que se caería en un razonamiento

circular (Arthur, 1987). El principio de exclusión competitiva predice que dos especies que usan los recursos de la misma forma no pueden coexistir (Begon et al., 1995). Sin embargo, las observaciones empíricas ponen de manifiesto que el número de especies que forman un gremio en un área determinada puede ser muy elevado y por tanto, deben existir mecanismos tales como el reparto de recursos, la depredación, la agregación espacial entre otros que relajen la competencia. (Arthur, 1987; Kuris & Lafferty, 1994).

Los cambios estacionales se ven reflejados en las comunidades de coleópteros sapro-coprofagos (Janzen, 1983; Morón & Terron, 1984; Morón et al., 1985; Walter, 1978). Se ha cuantificado la abundancia estacional de los coleópteros coprófagos, sobre todo en los ecosistemas tropicales, Panamá (Young, 1978; Wolda & Estribi, 1985); Amazonia Colombiana (Howden & Nealis, 1975); Brasil (Waage & Best, 1985); Costa de Marfil (Cambefort, 1982); México (Estrada et al., 1993). Para la región Neotropical, (bosques de Ecuador), han sido valiosos los aportes de Peck & Forsyth (1982).

En una taxocenosis, la utilización de un mismo recurso alimenticio implica una elevada competencia interespecífica. A lo largo de la evolución, las especies han ido diferenciándose atendiendo a diversos factores (Mena et al., 1991). En primer lugar, la diversificación en el tipo de excremento implica la aparición de unas preferencias tróficas que dan como resultado la existencia de especies estenófagas. En segundo lugar, las especies tienden a separarse en el tiempo, dando como resultado segregaciones temporales (anuales y diarias) características de cada especie (Galante et al., 1991; Mena et al., 1989). Por último, queda mencionar la separación de las especies en el espacio (horizontal y vertical) de acuerdo con los hábitos de nidificación y cría, dando lugar a los diferentes tipos funcionales: endocópridos, paracópridos y telecópridos (Bornemissza, 1976). Finalmente, la taxocenosis tiende a alcanzar un equilibrio denominado metaestable (Lumaret, 1978-79), que ante variaciones de determinados parámetros, induce a la aparición de una nueva taxocenosis (Halfpter, 1991). Dada la dependencia que tienen los Scarabaeidae en regiones tropicales con la cobertura vegetal, que les proporciona las condiciones microclimáticas adecuadas (Halfpter, 1991), laceración de un ambiente heterogéneo debido a la incursión de actividades productivas reduce la diversidad alfa de Scarabaeidae copro-necrófagos asociados a la vegetación primaria (Howden & Nealis, 1975; Klein, 1989; Halfpter et al., 1992). Estrada et al. (1998), encontraron que el número de especies de escarabajos copro-necrófagos varía en relación a la complejidad estructural de la vegetación de diferentes hábitats generados por las actividades agropecuarias. A menor complejidad del hábitat, menor diversidad de escarabajos.

## OBJETIVOS Y ESTRUCTURA DE LA TESIS

---

### HIPÓTESIS:

**El alimento (naturaleza y textura) es el principal determinante de la riqueza específica y de la forma como se estructura la comunidad de los escarabajos del estiércol (Scarabaeidae y Aphodiidae).**

### Objetivos:

- Determinar la riqueza y abundancia de especies de Scarabaeoidea coprófagos que forman parte de la biocenosis coprófaga en el área de estudio.
- Estudiar la actividad anual (durante dos años de muestreos) de las distintas especies de Scarabaeoidea coprófagos para el área de estudio.
- Determinar los patrones de actividad estacional para cada especie.
- Relacionar las variantes mesoclimáticas (temperatura y precipitaciones) con las variaciones estacionales de la abundancia de las distintas especies.
- Determinar las abundancias de coleópteros coprófagos para cada tipo de excremento (bovino y ovino).
- Establecer las preferencias tróficas para cada especie.
- Determinar la duración de los ciclos biológicos, para el mayor número de especies.
- Describir los patrones de nidificación para las especies más representativas de la comunidad y establecer la categorización en grupos funcionales para cada una de ellas.

Este trabajo está estructurado en dos Secciones o apartados. Una primera Sección comprende una recopilación bibliográfica de los principales caracteres sistemáticos y biológicos de los Scarabaeoidea coprófagos, así como una serie de capítulos introductorios para complementar los resultados obtenidos. La segunda Sección se ocupa de presentar los materiales y métodos, los resultados y la bibliografía consultada.. Se detalla a continuación el contenido de cada uno de ellos.

Capítulo 1, introducción, objetivos y estructura de la Tesis.

Capítulo 2, características diagnósticas y sistemática general de los Coleoptera Scarabaeoidea, haciendo especial referencia a las familias

Scarabeidae y Aphodiidae.

Capítulo 3, factores que condicionan las comunidades de los Scarabaeoidea coprófagos: hábitos alimenticios, ritmos de actividad, reproducción y nidificación.

Capítulo 4, recopilación sobre las preferencias tróficas de los Scarabaeoidea.

Capítulo 5, el origen de la coprofagia, el excremento como recurso, su composición química, su relación con el medio y la biocenosis coprófaga.

Capítulo 6, actividad de los Coleoptera Scarabaeoidea dentro de los ecosistemas de pastoreo, su contribución a la dinámica de este tipo de ecosistema, los factores que regulan estas actividades, breve descripción de los ecosistemas de pradera y campo natural.

Capítulo 7, antecedentes de los estudios en comunidades de coleópteros Scarabaeoideos coprófagos.

Capítulo 8, metodología utilizada, área de estudio, tipo de suelo y vegetación de la región y datos mesoclimáticos (temperatura y precipitaciones promedio), para los dos años de muestreo.

Capítulo 9, taxocenosis y estructura de los grupos funcionales. Se completa el con breves comentarios sobre la ubicación sistemática, la distribución geográfica y los datos más relevantes de la biología de cada especie.

Capítulo 10, fenología general de la comunidad y de cada especie.

Capítulo 11, selección del recurso.

Capítulo 12, descripción de los ciclos de vida y los patrones de nidificación de las distintas especies.

Capítulo 13, conclusiones generales.

Capítulo 14, bibliografía consultada.

### Superfamilia *Scarabaeoidea* Latreille, 1802

---

El Orden Coleoptera Linneo, 1758, está representado en Uruguay por aproximadamente 70 familias (Monné, 1970). La superfamilia *Scarabaeoidea* comprende aproximadamente 30.000 especies distribuidas en todo el planeta y es una de las mejor estudiadas de todo el orden Coleoptera. Los *Scarabaeoidea* coprófagos están representados en América por 71 géneros y 1.267 especies (Cambefort, 1991) distribuidos desde Argentina hasta Canadá. Son bien conocidos en algunos países tropicales como Panamá (Howden & Young, 1981), Costa Rica (Howden & Gill, 1987; Solís, 1994) y México (Morón, 1984; Halffter et al., 1992; Favila & Díaz, 1997). Algunos trabajos aislados incluyen los escarabajos coprófagos de Guatemala (Howden & Gill, 1993; Cano, 1998), Venezuela (Gill, 1990; Martínez & Clavijo, 1990) y Colombia (Escobar & Medina, 1996; Medina et al., 2000).

Estos coleópteros poseen una enorme plasticidad ecológica y colonizan una gran variedad de hábitats, desde las zonas áridas a las selvas tropicales, desde el nivel del mar hasta zonas de muy elevada altitud, explotando asimismo un amplio espectro de recursos alimentarios de origen animal y vegetal: excrementos, cadáveres, humus, madera, tallos, hojas entre otros muchos.


También son muy complejas y elaboradas las estrategias reproductivas, los comportamientos de cooperación para la nidificación, los cuidados parentales, el cleptoparasitismo, así como los peculiares y variados ciclos biológicos, con especies uni y multivoltinas, singulares asociaciones con otros organismos (mirmecofilia, termitofilia, colonización de madrigueras de vertebrados, principalmente lagomorfos y roedores), y ocasionalmente, algunas especies (Halffter & Matthews, 1966; Halffter & Edmonds, 1982; Halffter, 1991 a, 1997) y en Passalidae (Reyes del Castillo & Halffter, 1984; Balachowsky, 1962).

La mayoría de los *Scarabaeoidea* participan en los procesos de descomposición y mineralización de materia orgánica, en el drenaje y aireación de los suelos, en la calidad y productividad de los pastos (especies coprófagas) y en la polinización de numerosas especies vegetales, principalmente herbáceas y leñosas. También contribuyen al mantenimiento del flujo energético hacia niveles tróficos superiores.

Las larvas de algunas especies son depredadas por otros insectos como histéridos y estafilínidos y los adultos pueden formar parte de las dietas de aves y mamíferos.

A pesar de la diversidad estructural y adaptativa, es posible realizar un diagnóstico de los *Scarabaeoidea* considerando los siguientes caracteres:

#### **Imago:**

-  antena con una “maza” distal formada de tres o más artejos lamelares formando un abanico; en ciertos casos, más o menos cupuliformes o embutidos unos dentro de los otros.

- ✎ protórax generalmente modificado, con relieves pronunciados y procesos corniformes prominentes que en las especies edafícolas, cumplen una función excavadora.
- ✎ coxas anchas, casi siempre con trocantes ocultos y cavidades coxales anchas, carecen de placas coxales posteriores. Tibias dentadas y generalmente con una o dos espinas terminales.
- ✎ segundo par de alas con venación reducida y un fuerte mecanismo de pliegue.
- ✎ segundo esternito abdominal reducido a la porción lateral. Octavo terguito formando un pigidio libre.
- ✎ presencia de cuatro tubos de Malpighi (Lawrence & Britton, 1991).

### **Larva:**

- ✎ melolontoide, caracterizada por su forma en “C”. Cápsula cefálica de color castaño-amarillento más o menos claro. Tórax y abdomen, blanquecinos. Patas y antenas bien desarrolladas, sin la presencia de *urogonphi* y en general, con espiráculos cribiformes (Ritcher, 1969 a, b).

Las principales tendencias evolutivas en los adultos consisten en la reducción del octavo par de espiráculos abdominales, el desplazamiento dorsal o ventral de los espiráculos terminales, la desaparición del lóbulo medio del edeago y la reducción del segmento genital en los machos. En las larvas hay una pérdida del aparato obturador espiracular, un incremento del número de artejos antenales de tres a cuatro y la fusión de la lacinia y galea para formar una mala (Lawrence & Newton, 1982; Nel & Scholtz, 1990; Scholtz, 1990; Lawrence & Britton, 1991; Browne & Scholtz, 1999).

Browne & Scholtz (1995) constatan que todas las especies de esta superfamilia comparten una sola autapomofía relativa a la articulación del segundo par de alas: el segundo par de escleritos axilares presenta un surco mediano que se extiende, al menos, entre la porción media y posterior de las quillas que delimitan dicho surco.

### **Origen, evolución y filogenia**

Existe aún una cierta disparidad de opiniones sobre el origen y las relaciones filogenéticas internas de los principales linajes, así como del posible grupo hermano de la superfamilia Scarabaeoidea. Esto se ha visto reflejado en los variados modelos de clasificación adoptados.

A la primera perspectiva histórica donde predominan los estudios en sistemática, anatomía comparada, reconstrucciones filogenéticas intuitivas (Areekull, 1957; Virkki, 1957; Crowson, 1960; 1967; Ritcher, 1966, 1969a, 1969b; Miedviediev, 1976; Iablokov-Khnzorian, 1977; Yadav & Pillai, 1979; Lawrence & Newton, 1982; Caveney, 1986), le sucede una etapa de interpretaciones filogenéticas en las que se van imponiendo los conceptos y métodos del análisis cladista (Howden, 1982; Zunino,

1984a; Scholtz, 1986; 1990; Scholtz et al., 1988, 1994; d'Hotman & Scholtz, 1990a; 1990b; Nikolijev, 1996; Browne & Scholtz, 1998, 1999).

La primera síntesis de conjunto claramente filogenética es la de Iablokoff-Khnzorian (1977) quien a partir de un conjunto muy amplio de caracteres de adultos y larvas (anatomía externa, sistema genital del macho, metaendosternito, venación alar, sistema nervioso central, cariología, entre otras), propone una intrincada red de relaciones evolutivas, en la que se destaca el reconocimiento de seis linajes independientes, (Passalidae, Lucanidae, Pleocomidae, Ceratocanthidae, Trogidae y Scarabaeidae) y la división de esta última en dos grupos sin aparente significado evolutivo: Laparosticti y Orthosticti.

De acuerdo con las conclusiones comunes de los primeros análisis (Caveney, 1986; Crowson, 1967; Lawrence y Newton, 1982), Trogidae y Glaresidae se consideran linajes muy primitivos, tempranamente separados del tronco ancestral; Lucanidae y Passalidae constituyen familias igualmente independientes y primitivas; Pleocomidae, Geotrupidae, Ceratocanthidae e Hybosoridae configuran otros cuatro linajes ancestrales de relaciones inciertas pero claramente diferentes de los restantes Scarabaeoidea; la familia Glaphyridae representa un grupo de posición muy dudosa y, finalmente, el gran linaje de los Scarabaeidae (los Scarabaeoidea “superiores”) es el más reciente, con una amplia diversificación en una gran cantidad de líneas evolutivas independientes. Por último, existen datos contradictorios acerca de si los Dascilloidea son realmente el grupo hermano de los Scarabaeoidea (Browne & Scholtz, 1999).

A lo largo de la última década se ha trabajado intensamente en la filogenia de los principales grupos de los Scarabaeoidea, reinterpretando todos los datos disponibles y analizando nuevos caracteres. Scholtz y colaboradores (1999) han estudiado 143 caracteres, 22 en larvas y 105 en adultos, pertenecientes a homologías de la anatomía externa (antena, *canthus* ocular, piezas bucales y patas), estructura del omatidio, segundo par de alas funcionales (escleritos articulares y venación: 76 caracteres), espiráculos mesotorácicos y abdominales, *tentorium*, sistema genital del macho, ovariolas, cariotipo y sistema nervioso central, más 7 caracteres relativos a la biología de larvas y adultos (Scholtz, 1986; 1990; Scholtz et al., 1988; 1994; d'Hotman & Scholtz, 1990b; Nel & Scholtz, 1990; Browne & Scholtz, 1995, 1998, 1999).

Podemos resumir las distintas ideas de estos autores en los siguientes puntos:

- 1- Existe acuerdo en el carácter monofilético de los Scarabaeoidea, caracterizados por una sola autapomorfía relativa a la articulación de las alas posteriores (presencia de un extenso surco en el segundo esclerito axilar, que se extiende entre la región anterior y posterior de la quilla) y tres relativas a la venación alar (sustitución de la primitiva charnela radial por un borde radial continuo y densamente ondulado; la primitiva r4 termina en la vena RP1+2; desaparición progresiva de la r4, que es reemplazada por una membrana rígida). Todavía sigue siendo controvertido considerar los Dascilloidea e Hydrophilloidea como grupo hermano de los Scarabaeoidea (Browne & Scholtz, 1999).
- 2- La familia Glaresidae, sustentada por tres sinapomorfías, es el linaje monofilético más ancestral de todos los escarabeoideos y representa el grupo hermano de los restantes grupos.

- 3- El linaje hermano de los Glaresidae es el linaje pasárido–escarabeido. En él, Browne & Scholtz (1995) reconocen un total de 24 sinapomorfías relativas todas ellas a la articulación y base del ala que, posteriormente, reducen a 21 (Browne & Scholtz, 1999). El linaje pasárido comprende un total de 11 familias, el segundo (escarabeido) con al menos 14 subfamilias y algún género de posición incierta (Casey, 1890).
- 4- El linaje pasárido está sustentado por cuatro sinapomorfías y habría experimentado una cladogénesis basal que originó dos líneas: la pasárida y la geotrúpida (Brown & Scholtz, 1955).
- 5- La línea geotrúpida comparte 14 sinapomorfías.
- 6- El grupo hermano del linaje pasárido está representado por el gran linaje escarabeido, sustentado en 27 sinapomorfías y que Browne & Scholtz (1998), dividen a su vez en dos líneas: “*afodina*” (comprendiendo Aphodiinae, Aegialiinae y el género *Aulonocnemis* Klug, 1838 y el grupo escarabeino, con Scarabaeinae) y “*orfnina*” (Orphninae y el grupo melolontino con la subfamilia Melolonthinae, los géneros *Acoma*, *Chnaunanthus* Burmeister, 1844 y *Oncerus* LeConte, 1856 y Hopliini, que a su vez comprende el subgrupo melolontino y el subgrupo rutelino comprendiendo al infragrupo rutelino-dinastino con las subfamilias Rutelinae y Dinastinae y el infragrupo trichino, donde se incluye el género *Osmoderma* Serville, 1825 y las subfamilias Cetoniinae, Valginae y Trichiinae).

Scholtz & Chown (1995) han propuesto un marco temporal que intenta explicar la evolución de la dieta y uso del hábitat en los Scarabaeoidea en el contexto filogenético propuesto por Browne & Scholtz (1955, 1999). A pesar de existir algunas discordancias entre el registro fósil conocido y la cronología relativa ilustrada por los cladogramas, especialmente en los clados pasárido-bolbocerátido y geotrúpido, Scholtz & Chown (1955) argumentan que los Scarabaeoidea se diversificaron inmediatamente después de la extinción en masa del Triásico (como mínimo hace 200 millones de años), utilizando la amplísima gama de recursos tróficos disponibles en aquella época (Cambefort, 1991a).

La segunda radiación adaptativa de los Scarabaeoidea habría tenido lugar inmediatamente después de la frontera Cretácico-Terciario junto con extinciones importantes en el clado mesozoico (hace 65 millones de años). Según Scholtz & Chown (1995), todos los taxones que evolucionaron antes del límite Cretácico-Terciario (Glaresidae-Ochodaeidae) deben ser considerados con rango de familia y todos los que se diversificaron durante el Cenozoico (Aegialinae-Valginae) han de ser considerados subfamilias o tribus.

### **Sistemática y clasificación de los Scarabaeoidea**

Desde Linnaeus (1758), los Lamellicornia (Scarabaeoidea *sensu lato*: Passalidae, Lucanidae y Scarabaeidae) han formado parte de todas las clasificaciones del orden Coleoptera, como grupo independiente bien caracterizado y fácilmente distinguible de las restantes familias de coleópteros (Kohlmann & Morón, 2003).

Hasta bien entrado este siglo, los Scarabaeoidea no sustituyen a los antiguos Lamellicornia en las clasificaciones del orden Coleoptera (Forbes, 1926). No obstante, el término Scarabaeoidea aparece en algunos trabajos precedentes de anatomía comparada (Sharp & Muir, 1912). En la clasificación de Forbes (1926), basada en la venación alar, la superfamilia Scarabaeoidea incluye Lucanidae, Passalidae, Scarabaeidae y un género de posición incierta: *Trox*.

En adelante, las más importantes clasificaciones de alto rango propuestas como ordenación natural de los Coleoptera mantendrán los Scarabaeoidea dentro del orden Polyphaga. Böving & Craighead (1931) basándose en el estudio de las fases larvianas, agrupa en los Scarabaeoidea a los Lucanidae, Passalidae, Geotrupidae, Trogidae, Ceratocanthidae y Scarabaeidae.

En 1944, Jeannel & Paulian proponen otra importante clasificación del orden, fundamentada en la estructura del edeago y en caracteres abdominales. Postulan aquí la división Scarabaeoidea del suborden Haplogatra en la que Jeannel y Paulian incluyen las familias Passalidae, Lucanidae, Trogidae, Ceratocanthidae, Geotrupidae, Hybosoridae y Scarabaeidae. Janssens (1949) todavía se refiere a la superfamilia Lamellicornia, reconociendo tres familias: Lucanidae, Passalidae y Scarabaeidae.

La denominada por Lawrence et al. (1995) “Segunda Síntesis” sobre la filogenia y clasificación de los Coleoptera, se debe a Peyerimhoff (1933) y Crowson (1967) y constituye los fundamentos de la clasificación del orden actualmente vigente (Crowson, 1981; Paulian, 1988 y Lawrence & Newton, 1995). En la clasificación de Peyerimhoff reaparecen los lamellicornia, incluyendo Lucanidae, Trogidae y Scarabaeidae dentro del suborden Polyphaga: Haplogatra.

Finalmente, en las clasificaciones de Crowson, basadas en minuciosos estudios morfológicos de adultos y larvas de la mayor muestra de coleópteros jamás analizada, la superfamilia Scarabaeoidea, da nombre a la serie Scarabaeiformia. La diferencia entre ambas clasificaciones estriba en el número de familias independientes que se incluyen en una y otra.

En función de lo expuesto, existe consenso acerca de la definición de los grandes linajes de Scarabaeoidea, pero no hay acuerdo sobre el rango taxonómico de cada uno de ellos. Mientras algunos autores europeos proponen tratar a todos los grandes grupos como familias independientes (Balthasar, 1963; Zunino, 1984; Paulian, 1988; Baraud, 1992), autores americanos (Ritcher, 1966; Howden, 1982; Ratcliffe, 1991), tan sólo reconocen tres familias: Lucanidae, Passalidae y Scarabaeidae.

La síntesis biogeográfica de Cambefort (1991) y las interpretaciones filogenéticas de Scholtz (1990), Scholtz et al. (1994) y Browne & Scholtz (1995; 1998; 1999) fundamentan la posición intermedia de otros autores (Scholtz & Chown, 1995) según la cual la evolución de los Scarabaeoidea se habría caracterizado por dos grandes radiaciones adaptativas: el clado mesozoico, integrado por un conjunto de linajes que dichos autores tratan como familias independientes (Glaresidae, Lucanidae, Glyphyridae, Trogidae, Geotrupidae, Hybosoridae, entre otras y el clado cenozoico, que incluiría un conjunto de subfamilias agrupadas en la gran familia Scarabaeidae

(Scarabaeinae, Aphodiidae, Aegialiidae, Orphninae, Melolonthinae, Dynastinae, Rutelinae, Osmodermatinae, Cetoniinae, Valginae).

Con las salvedades que se han detallado, se tratarán aquí como familias independientes a todas las subfamilias incluidas por los autores anglosajones en la superfamilia Scarabaeoidea, de acuerdo con la sistemática propuesta por Paulian (1988).

### ***Infraorden Scarabaeiformia Crowson, 1960***

- Superfamilia Scarabaeoidea Latreille, 1802
- ◆ Familia Claresidae Semenov-Tian-Shanskii y Miedvediev, 1932
- ◆ Familia Lucanidae Latreille, 1804
- ◆ Familia Trogidae MacLeay, 1819
- ◆ Familia Geotrupidae Latreille, 1802
- ◆ Familia Ochodaedidae Mulsant y Rey, 1871
- ◆ Familia Hybosoridae Erichson, 1847
- ◆ Familia Glaphyridae MacLeay, 1819
- ◆ Familia Aegialiidae Laporte de Castelnau, 1840
- ◆ Familia Aphodiidae Leach, 1815
- ◆ Familia Scarabaeidae Latreille, 1802
- ◆ Familia Orphnidae Erichson, 1847
- ◆ Familia Melolonthidae Samouelle, 1819
- ◆ Familia Rutelidae MacLeay, 1819
- ◆ Familia Dynastidae MacLeay, 1819
- ◆ Familia Cetoniinae Lecah, 1815

Se presentan a continuación las consideraciones generales sobre la sistemática de las familias Scarabaeidae y Aphodiidae, por ser las representadas en el presente estudio.

### ***Familia Scarabaeidae Crowson, 1960***

---

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 (Morón, 1984).

Como características particulares tienen el labro y las mandíbulas ocultas bajo un clipeo amplio, cada tibia posterior con un sólo espolón en su ápice, y placa pigdial normalmente no cubierta por los élitros (Morón, 1984).

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). Las especies más pequeñas del grupo, de 3 a 4 mm, pertenecen a los géneros neotropicales *Scatimus*,

*Uroxys*, *Cryptocanthon* y al género cosmopolita *Onthophagus*; las mayores, de 50 a 65 mm, se incluyen en los géneros tropicales *Heliocopris*, *Coprophanæus* y *Pachylomera* (Bornemissza, 1960).

Las hembras de esta familia presentan, como característica particular, el sistema reproductor reducido a un solo ovario, el izquierdo, formado por una única ovariola (Edmonds y Halffter, 1978).

Los Scarabaeidae constituyen una familia cosmopolita y de una enorme diversidad, que reúne alrededor de 5.000 especies, la gran mayoría coprófagas, sólo una mínima parte depende ocasional o permanentemente de otras materias orgánicas en descomposición como cadáveres. Esta familia está representada en América por 71 géneros y aproximadamente por 1.267 especies (Cambefort, 1991) distribuidas desde Argentina hasta Canadá (Astrid et. al., 2003). Para el Uruguay, la familia Scarabaeidae es una de las más representativas del Orden, con 64 especies citadas (Blackwelder, 1944; Monné, 1977).

Se han hecho progresos puntuales sobre la filogenia interna de algunos grupos de Scarabaeidae coprófagos, que han permitido establecer la evolución de las adaptaciones tróficas y de hábitat y los escenarios biogeográficos históricos en los que hipotéticamente tuvieron lugar la evolución de tales linajes. Entre los primeros cabe señalar las reconstrucciones filogenéticas de Cambefort (1977) sobre los géneros *Euoniticellus* y *Milichus* y entre los segundos, la aproximación filogenética sobre las tribus Coprini y Dichotomini (Montreuil, 1998). El único estudio de conjunto sigue siendo el ensayo de Zunino (1984) sobre la evolución de las armaduras genitales, relacionándola con la evolución del comportamiento nidificador (Halffter & Matthews, 1966; Halffter, 1977). Los grupos propuestos por Halffter (1977) señalan que las estrategias adaptativas adquiridas durante la evolución del comportamiento nidificador se han repetido en diferentes grupos taxonómicos. Halffter & Matthews (1966) y Halffter & Edmonds (1982) insisten que las categorías taxonómicas propuestas en la clasificación de los Scarabaeidae reflejan, a grandes rasgos, la evolución del comportamiento nidificador de estos coleópteros.

Browne & Scholtz (1998) han establecido las relaciones filogenéticas de los Scarabaeidae con los restantes linajes de escarabeidos más recientes. Así los Scarabaeidae constituyen un grupo perfectamente definido, el más primitivo de la línea “afodina”, grupo hermano de Aphodiinae, Aegialiini y Aulonocnemis. La monofilia del grupo se fundamenta en 12 sinapomorfías relativas a la articulación del segundo par de alas funcionales. Scholtz y Chown (1995) establecen también una estrecha relación entre Scarabaeidae, Aulonocnemidae, Aphodiidae y Aegilidae.

La adaptación de larvas y adultos de Scarabaeidae y Aphodiidae a la dieta coprófaga, principalmente el vastísimo género *Aphodius*, sería uno de los principales argumentos que soportarían esta relación. No obstante, en el cladograma de estos autores y en el de Browne & Scholtz (1998), los Scarabaeidae aparecen mucho más tempranamente desgajados del tronco común.

A pesar de constituir un grupo homogéneo, estructural y ecológicamente bien diferenciado de los restantes Scarabaeoidea, de carácter monofilético, aún no hay una

idea precisa sobre la evolución y relaciones filogenéticas de los linajes que conforman los Scarabaeidae coprófagos.

Coprini y Onthophagini son las tribus más vágiles y diversificadas, la primera con aproximadamente 1.130 especies. Más de la mitad de esta enorme diversidad taxonómica se concentra en la región neotropical. Los Onthophagini con más de 2.200 especies, constituyen el máximo exponente del éxito evolutivo de los Scarabaeidae. La mayor parte son coprófagos y todas las especies son paracópidas.

Al comienzo, muchas especies pertenecientes a la subfamilia Scarabaeinae (Coprinae para muchos autores), fueron colocados por Linneo con otros Scarabaeidae, en el género *Scarabaeus*. Las primeras dificultades en la ubicación taxonómica de los distintos géneros dentro de esta subfamilia fueron puesto en evidencia por Arrow (1931).

Lacordaire divide los *Scarabaeinae* en dos grupos principales: Ateuchides y Coprides, tomando en cuenta especialmente la forma de las tibias medias y posteriores. Esta división se ha mantenido aunque con algunas variaciones en el valor y amplitud de los grupos (Halffter & Martínez, 1966).

Durante las primeras décadas del siglo XIX, el primer grupo (Scarabaeini) se llamó Ateuchites, Ateuchides, Ateuchinae o Ateuchini, ya que el nombre *Ateuchus* fue de uso general para el género *Scarabaeus*, hasta que Gemminger & Harold (1869) revalidaron de un modo definitivo el nombre *Scarabaeus*.

Péringuey (1900) establece y denomina los grupos de Scarabaeinae en su sentido actual. Este esquema taxonómico es consagrado por el Junk Coleopterorum Catalogus, en el que Gillet (1911) da forma definitiva a la estructura taxonómica de la subfamilia Scarabaeinae. Arrow (1931) considera la tribu Scarabaeini, pero excluyendo varios géneros que agrupa en lo que denomina tribus Sisyphini y Panelini. Janssens (1946; 1949) establece las bases sólidas de la taxonomía de Scarabaeinae. Siguiendo el sistema de Gillet, este autor fija en sus claves los caracteres distintivos de tribus y subtribus. Halffter & Matthews (1966), en su trabajo sobre la Historia Natural de la subfamilia Scarabaeinae, incluyen una lista mundial de tribus, subtribus y géneros de la subfamilia (considerada en el sentido de Gillet-Janssens). Es ésta la primera lista de toda la subfamilia en conjunto desde la publicación del Junk Coleopterorum Catalogus.

Varios autores han elevado de rango la subtribu Scarabaeina, considerando este conjunto de géneros como tribu Scarabaeini. Si este criterio se sigue de una manera coherente, la tribu Scarabaeini pasa a ser la subfamilia Scarabaeinae, la subfamilia Scarabaeinae pasa a familia y la familia Scarabaeidae pasa a ser la superfamilia Scarabaeoidea (aunque esta última categoría no suele ser considerada). Este criterio ha sido seguido en una forma coherente y global por Martínez (1959) y Baltasar (1963). Otros autores han empleado como tribu alguna de las subtribus de Scarabaeini, pero no explican como modifica esto las categorías superiores.

Paulian (1938), utiliza el término Scarabaeini para designar el conjunto taxonómico que Halffter & Martínez (1966), denominan Scarabaeinae. En éste y otros trabajos, Paulian(1938), trabajan con el conjunto de subtribus sensu Halffter & Martínez (1966), sin tener en cuenta la agrupación filogenética fundamental que consiste en

reunir esos conjuntos en cinco ramas básicas : Onthophagini, Oniticellini, Onitini, Coprini y Scarabaeini.

La familia Scarabeidae, en el sentido de Janssens, se caracteriza por presentar:

- ✂ Tibias anteriores provistas de un solo espolón terminal (excepto en el género *Melanocanthon*)
- ✂ Pigidio no cubierto por los élitros
- ✂ Antenas de ocho o nueve artículos
- ✂ Coxas medias, generalmente muy separadas
- ✂ Escudete no visible o pequeño
- ✂ Comportamientos de nidificación muy evolucionados, presentándose dentro de la subfamilia una secuencia que se inicia con los Onthophagini y llega a sus grados máximos de complicación en Scarabaeini y Coprini, muchas de cuyas especies se encuentran entre los insectos con nidificación más evolucionada.

Los Scarabaeidae están representados en América por 71 géneros y aproximadamente 1.267 especies (Ratcliffe, 1980; Cambefort, 1991a), distribuidos desde Argentina hasta Canadá. Son bien conocidos en algunos países tropicales de América como Panamá (Howden & Young, 1981), Costa Rica (Howden & Gill, 1987, Solís, 1994) y México (Morón, 1984; Halfpeter et al., 1992; Fávila & Díaz, 1997). Algunos trabajos aislados incluyen los escarabajos coprófagos de Guatemala (Howden & Gill, 1993; Cano, 1998), Venezuela (Gill, 1990; Martínez & Clavijo, 1990) y Colombia (Escobar & Medina, 1996; Medina & Lopera-Toro, 2000; Escobar, 2000).

### **Familia Aphodiidae (Baltasar, 1963)**

---

Los coleópteros de la familia Aphodiidae poseen forma ovalada, alargada, convexa, en ocasiones un poco aplanada, patas cortas y delgadas, con escaso dimorfismo sexual. Como características particulares tienen el labro y las mandíbulas ocultas bajo el clípeo, y la placa pigidial generalmente está cubierta por los élitros.

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. Entre las especies pequeñas del grupo, 3 a 4 mm, se encuentran los géneros *Ataenius* y *Pleurophorus*, y las mayores, 13 a 15 mm, se incluyen en el género holártico *Aphodius* (Morón, 1984).

En Aphodiidae (*sensu* Baltasar, 1963) se agrupan más de 3.400 especies a nivel mundial repartidas en nueve subfamilias (Dellacasa, 1987; Bordat & Howden, 1995). Es la familia que presenta mayor abundancia de escarabajos coprófagos en las zonas templadas (Cambefort & Hanski, 1991) y domina los grupos de coleópteros coprófagos en los sistemas montañosos de la región Paleártica (Lumaret & Stienet, 1991; Olechowicz, 1974; Stebnicka, 1989; Galante & Stebnicka, 1994). Para la familia Aphodiidae, Monné (op. cit) ha citado 18 especies para Uruguay.

Dentro de esta familia, Aphodiinae es la subfamilia con mayor riqueza específica, contando con 116 géneros y 2.913 especies, de las cuales más del 90% pertenecen al género *Aphodius* Illiger, 1798, en su gran mayoría coprófagas (Dellacasa, 1987; Cambefort & Hanski, 1991). Le sigue Eupariinae con aproximadamente 593 especies, de las cuales 320 pertenecen al género *Ataenius*. De este género, se han registrado 228 especies en América (Dellacasa, 1987; Deloya, 1999).

La vida adulta y el desarrollo larval transcurren, en la mayoría de las especies dentro de las placas de excremento (Cambefort & Hanski, 1991; Verdú et al, 1997). Varias especies de Aphodiinae también aprovechan material vegetal en descomposición y las larvas son herbívoras o saprófagas (White, 1960; Christensen & Dobson, 1976). Para el género *Ataenius* se sabe que las especies son principalmente saprófagas (Cambefort, 1991). La mayoría de las especies, son sin embargo coprófagas.

Sobre el comportamiento de oviposición sólo se conocen algunos datos aislados en 27 especies de *Aphodius* repartidas en 15 subgéneros (Martínez, 2001; Martínez et al, 2001;). En la mayoría de las especies de *Aphodius* las hembras ovipositan cada huevo por separado y una especie de *Ataenius*, oviposita en grupos de 4 a 16 huevos por cámara.

En *Aphodius opisthius* Bates, 1887, especie coprófaga de los pastizales montaña de Veracruz, México, las hembras elaboran las cámaras de oviposición bajo la placa de estiércol, frecuentemente a 1.5cm de profundidad, con puestas de 18 huevos aglutinados entre sí (Martínez & Alvarado, 2001). Sólo en otras nueve especies de *Aphodius*, de las 27 estudiadas, las hembras elaboran las cámaras de oviposición en el suelo justo bajo la masa de estiércol (Maelzer, 1961; Yoshida & Katakura, 1992; Gittings & Giller, 1997), como en *Aphodius opisthius*.

Todas las hembras de *Aphodius* elaboran una pequeña cámara de puesta en la que oviponen. De acuerdo al sitio donde elaboran la cámara de puesta y la presencia o ausencia de alimento para la larva, se han descrito 4 variantes del comportamiento de oviposición. El sitio de oviposición puede ser en la masa de estiércol o en el suelo y varía según la especie (Madle, 1934; Hafez, 1939; White, 1960; Maelzer, 1961; Lumaret, 1975, 1983; Holter, 1979; Hosogi et al., 1979; Rojewski, 1983; Zunino & Barbero, 1990; Yoshida & Katakura, 1992; Yoshida, 1994; Zunino et al., 1994; Hirschberger & Navina, 1996; Barbero & Palestrini, 1995; Verdú & Galante, 1995; Gittings & Giller, 1997; Vitner, 1998).

La mayoría de las especies elaboran una cámara de puesta directamente en el interior de la masa de estiércol. Otras elaboran la cámara de puesta también en el suelo, bajo la masa de estiércol, pero entre el estiércol que la hembra enterró previamente (Hosogi et al., 1979; Lumarte, 1983; Zunino & Barbero, 1990; Yoshida & Katakura, 1992; Barbero & Palestrini, 1995; Vitner, 1998). Una minoría de las especies elabora la cámara de puesta en el suelo, lejos de la masa de estiércol y al lado de una salchicha de estiércol previamente enterrada por la hembra (Rojewski, 1983; Yoshida & Katakura, 1992; Yoshida, 1994; Zunino et al., 1994; Gittings & Giller, 1997; Vitner, 1998). Las hembras de *Aatenius spretulus* (Haldeman) hacen la cámara de puesta entre las raíces

del pasto, de las cuales se alimentan las larvas, además de humus (Wegner & Niemczyk, 1981).

La evolución del comportamiento de oviposición en Aphodiidae ha sido estudiada por Yoshida & Katakura (1992) y por Vitner (1998). Yoshida & Katakura (1992) concluyen que los comportamientos más primitivos serían aquellos en los que la cámara de puesta es elaborada dentro de la masa de estiércol o en el suelo sin estiércol y los comportamientos más evolucionados serían en los que las cámaras de puesta son acompañadas de estiércol colocado por la hembra. Establecen que a partir de los comportamientos primitivos de oviposición hay dos tendencias evolutivas, una en la que las hembras hacen una cámara de puesta con estiércol y luego oviponen y otra en la que las hembras oviponen en la cámara de puesta y al lado de ésta entierran una masa cilíndrica de estiércol.

Vitner (1998) propone un esquema evolutivo modificado partiendo de un comportamiento primitivo en el cual las cámaras de puesta son elaboradas en el estiércol o en el suelo y no se forman masas de estiércol. Una tendencia evolutiva sería cuando el comportamiento varía desde la elaboración de cámaras de puesta sin estiércol, hasta la elaboración de las cámaras de puesta con masa de estiércol que alimentará a las larvas durante el primer estadio y parte del segundo estadio. Una segunda tendencia, se caracteriza porque las hembras elaboran masas de estiércol que proveerán de alimento a las larvas hasta el tercer estadio.

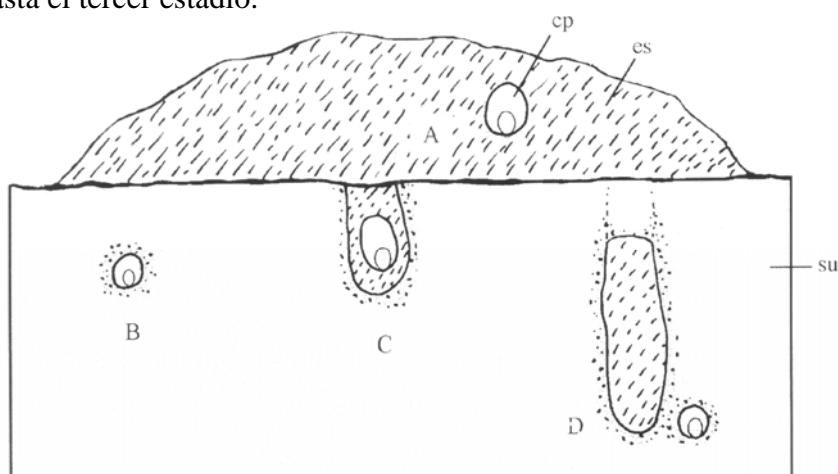


Fig. 1: Tipos de comportamiento de oviposición en Aphodiidae. Cámara de puesta: A, en la masa de estiércol. B. En el suelo, sin estiércol, C. en el suelo, con estiércol en la cámara. D. En el suelo al lado de la masa de estiércol enterrado por la hembra (Modificado de Yoshida & Katakura, 1992). (cp, cámara de puesta con huevo; es, estiércol; su, suelo)

El comportamiento de cópula no se ha descrito en ninguna especie de este grupo de coleópteros. Los únicos datos que existen son los de Landin (1961) quien menciona que la cópula sigue un patrón común, ocurriendo principalmente en la masa de estiércol o inmediatamente abajo y con duración de 30 a 60 segundos, pero no menciona las especies, ni el patrón observado. El mismo autor observó la poligamia de las hembras de *A. quadriguttatus* Herbst y en *A. distinctus* (O.F. Muller), y en los machos de estas dos especies y de *A. sphaelatus* (Panzer).

Sobre los ciclos reproductivos se conocen solamente algunos datos en 35 especies de *Aphodius* (Aphodiinae), en una de *Ataenius* (Eupariinae) y en otra de *Platytomus* (Psammodiinae).

La mayoría de las especies estudiadas son univoltinas, aunque algunas son bivoltinas. También se ha encontrado que una misma especie se puede comportar como univoltina o bivoltina, como sucede en *A. fossor* (Schmidt, 1935; Gittings & Giller, 1997; Vitner, 1998), *A. haemorrhoidalis* (L.) (Yosida & Katakura, 1985; Vitner, 1998), *A. erraticus* (Rojewski, 1983; Gittings & Giller, 1997; Vitner, 1998), *A. prodromus* (W; Gittings & Giller, 1997), *A. distinctus* (Schmidt, 1935; Landin, 1961; Christensen & Dobson, 1976), *A. pusillus* (Landin, 1961; Yoshida & Katakura, 1985; Yoshida, 1994) y *A. fimetarius* (Schmidt, 1935; Christensen & Dobson, 1977; Gittings & Giller, 1997).

La época de oviposición varía según las especies, algunas son activas en primavera, otras en verano o en otoño, aunque la oviposición se puede presentar durante diferentes épocas en una misma especie, como en *A. fimetarius* (Schmidt, 1935; Christensen & Dobson, 1977; Gittings & Giller, 1997), *A. fossor* (Schmidt, 1935; Gittings & Giller, 1997; Vitner, 1998) y *A. haemorrhoidalis* (Yoshida & Katakura, 1985; Yoshida, 1994; Vitner, 1998).

### Ecología de los Scarabaeoidea coprófagos

#### INTRODUCCIÓN

Considerando una comunidad como un sistema compuesto por múltiples elementos bióticos, interdependientes, con una gama muy amplia de relaciones de calidades e intensidades muy variables y dependientes de las condiciones abióticas, podríamos aceptar, conceptualmente, que las comunidades están conformadas por un núcleo central altamente cohesionado y por esferas periféricas concéntricas con nexos cada vez más débiles respecto a centro. El núcleo central estaría estructurado por los elementos más característicos de la comunidad, en cuanto a otorgarle una individualidad definible, siendo los nexos entre sus constituyentes los más fuertes y tipificantes dentro de todo el complejo comunitario (Saiz, 1980). Caracterizar una comunidad es, entonces, detectar y caracterizar fundamentalmente su núcleo, siendo el análisis de su periferia necesario para establecer sus dependencias y su participación en unidades mayores. Los coleópteros coprófagos constituyen uno de los ensambles de animales más ajustados a la noción de comunidad (Hanski, 1991a). Halffter y Edmonds (1982) los consideran un verdadero gremio porque forman un grupo taxonómicamente emparentado y ecológicamente bien delimitado.

El tema dominante en los estudios sobre coleópteros coprófagos ha sido la coprofagia y las principales adquisiciones evolutivas (etológicas y morfológicas) asociadas con el recurso trófico. Sin embargo, resulta difícil desligar el alimento de otros factores del ambiente. Así, un conjunto de factores bióticos, abióticos e históricos se interrelacionan para modelar estas comunidades; pudiendo en determinadas condiciones un factor ser el determinante, pero nunca se presentará aislado (Halffter & Matthews, 1966).

Los Scarabaeoidea coprófagos constituyen un grupo de insectos que, en las regiones templadas, colonizan primordialmente los habitats con una escasa cobertura forestal, en donde es frecuente o cercana la presencia del ganado doméstico (Lobo et al., 1993; Galante et al., 1991; Lumaret et al., 1987; Baz, 1988; Martín-Piera et al., 1992). Las zonas costeras no resultan ser el hábitat más apropiado para la mayoría de estos escarabeidos (Lobo et al., 1993) y son pocos los registros de estas regiones, constituyendo habitats de una gran pobreza faunística, en lo que a fauna coprófaga se refiere.

Las deyecciones y cadáveres de vertebrados, los de algunos invertebrados (caracoles, diplópodos) y otros restos, constituyen microhabitats muy particulares que alojan una fauna de insectos muy característicos, esencialmente coleópteros y dípteros. El carácter discontinuo, efímero e impredecible de estos recursos ha generado multitud de estrategias alimentarias y reproductivas que permiten la coexistencia de comunidades de insectos ricamente diversificadas e implicadas en diferentes cadenas tróficas y energéticas.

La deposición de un excremento o la aparición de un cadáver en la naturaleza desencadena la aparición de una serie de oleadas de insectos colonizadores, implicados en la mineralización de tales detritus. Esta cadena trófica se inicia de manera aleatoria e impredecible, por lo que una de las adaptaciones más singulares de estos insectos es su gran capacidad de dispersión y colonización del recurso, antes de que éste deje de ser tróficamente aprovechable (Hanski, 1980).

El carácter esencial de estas sucesiones heterotróficas consiste en que el tiempo generacional de los organismos implicados, es varias veces superior al tiempo durante el cual el recurso permanece disponible (Lobo, 1992). Las condiciones ambientales de temperatura ejercen una gran influencia sobre la aparición y permanencia de todos los grupos (Lobo, 1992) y las diferencias en los periodos de permanencia y aparición, es decir, la elección de un recurso tróficamente aceptable según un supuesto gradiente de calidad no es evidente, ni parece haber sido una presión selectiva importante (Lobo, 1992).

Los Scarabaeoidea coprófagos constituyen el grupo dominante de las primeras oleadas de consumidores primarios que colonizan las deyecciones de vertebrados, particularmente mamíferos. Esta dominancia se manifiesta en la riqueza de especies, en la abundancia de las poblaciones y en la biomasa por excremento, aunque puede variar con las condiciones térmicas ambientales (Lobo, 1992). Este nicho ecológico es compartido con las larvas de dípteros. Ambos grupos de insectos coprófagos alcanzan su óptimo en los 2 - 3 primeros días después de la deposición de los excrementos.

Miles de individuos y docenas de especies pueden ser atraídas a un solo excremento en latitudes templadas y tropicales (Anderson y Coe, 1974; Lobo, 1992; Martín-Piera et al., 1992). Todos los ecólogos que han estudiado las comunidades coprófagas se sienten tentados a especular que la competencia limita el número de especies que pueden coexistir a escala local, regional e incluso mundial (Hanski, 1991).

No todos los organismos coprófilos son siempre igualmente numerosos ni mantienen fuertes interacciones. Para Hanski (1986) todas aquellas especies con menos de 0.5 individuos por excremento, tienen altas probabilidades de extinción local.

Los Scarabaeoidea coprófagos interactúan con tres tipos de organismos (Hanski, 1991), en primer lugar, compiten de manera importante con los dípteros (Fay & Doube, 1983; Ridsdill-Smith et al., 1986; Edwards & Aschenborn, 1987; Valiela, 1969; Roth, 1983; Doube et al., 1988). Esta interacción es generalmente asimétrica, porque los escarabeidos coprófagos entierran excremento (Ridsdill-Smith, 1990). Donde los escarabajos son particularmente abundantes relegan a otros miembros de la comunidad coprófila a un papel secundario.

En segundo lugar, algunos coleópteros depredan sobre escarabeidos coprófagos, pero se trata de una interacción bastante débil. La mayor parte depredan sobre huevos y larvas de dípteros (Gill, 1991; Martín-Piera y Lobo, 1995).

Dentro de la comunidad coprófila, los escarabeidos coprófagos a menudo integran un gremio en sí mismos y raras veces aparecen solos en los excrementos, definiendo "gremio" como un grupo de especies que explotan el mismo tipo de recurso ambiental de una forma parecida (Root, 1967).

Por lo general los escarabeidos coprófagos, muestran fuertes interacciones inter e intraespecíficas (Mac Artur, 1972; Schener, 1974; Pianka, 1976; Edwards & Aschenborn, 1987; Giller & Doube, 1989; Hanski, 1991; Palestirini et al., 1998). Cualquiera que sea el modelo que explique la coexistencia y la riqueza local y regional, en casi todas las comunidades de escarabeidos coprófagos existe (o ha existido) competencia inter e intraespecífica y en algunas comunidades tropicales y templadas de biomas herbáceos y forestales donde la competencia puede ser constante o estacionalmente severa; el excremento desaparece en cuestión de horas (Fujii, 1969; Pianka, 1976, 1978, Shorrock & Rosewell, 1986; Ives, 1988; Palestirini et al., 1995, 1997; Lumaret & Stiernet, 1991c; Yoshida & Kaatakura, 1985; Giller & Doube, 1994).

La competencia puede darse entre adultos y larvas y los escarabajos pueden competir por el recurso o por el espacio. La competencia por el espacio tiene lugar en el propio excremento o en el suelo subyacente durante la construcción de nidos. Uno u otro tipo de competencia depende del comportamiento nidificador de la especie. La competencia es muy notoria en las especies que únicamente compiten por el recurso (rodadores), mientras que es aparentemente más débil en aquellas otras cuya competencia se establece por el recurso y por el espacio (Bernon, 1981; Cambefort y Hanski, 1991; Hanski y Cambefort, 1991). Estos autores situarían así en un nivel superior a los grandes rodadores (telecópridos) y excavadores (paracópridos) rápidos, y en el nivel inferior a las especies que viven en el interior del excremento (endocópridos). También determinan que existe una relación negativa entre la habilidad competitiva y la “sensibilidad” de las especies hacia el tipo de suelo. Esta hipótesis predice la dominancia de rodadores y enterradores rápidos de gran talla en suelos arenosos y una dominancia de endocópridos y enterradores de pequeño tamaño, más lentos, también paracópridos, en suelos más compactos.

Dos mecanismos favorecen la coexistencia de las especies, a pesar de las interacciones competitivas que cabe esperar en tales comunidades: la agregación espacial y la distribución del recurso, incluyendo las diferentes adaptaciones tróficas, patrones espaciales a escala regional y geográfica, patrones temporales (estacionalidad y ritmos circadianos) y el comportamiento nidificador (Hanski y Cambefort, 1991).

La agregación a pequeña escala espacial, tal como ocurre en las comunidades de escarabeidos coprófagos, tiene generalmente un efecto estabilizador sobre la dinámica de las especies. La agregación interespecífica es más pequeña en pares de especies pertenecientes a diferentes tribus que entre aquellas que pertenecen a la misma tribu y entre pares de especies diurnas-nocturnas que entre especies diurnas o nocturnas. La agregación interespecífica disminuye cuando se incrementan las diferencias de tamaño entre especies (Brown, 1984; Brown & Maurer, 1987; Lobo, 1993). En el continente Americano la competición entre las especies es relativamente pobre y muchas veces rara (Lobo & Montes de Oca, 1994).

## **Factores que moldean las comunidades de coleópteros coprófagos**

### **Factores histórico - evolutivos**

Cada vez más los ecólogos acentúan la importancia de factores de carácter histórico en la actual estructuración de las comunidades. Sin duda, dentro del conjunto de factores que moldean la estructura de las comunidades de coleópteros coprófagos, los factores histórico- evolutivos han jugado un papel importante. Dentro de las familias de verdaderos coleópteros coprófagos, la familia Scarabaeidae, es la que ha recibido una mayor atención en este aspecto. De esta forma se explicaría la coexistencia de especies explotando el mismo recurso, en la misma localidad, con el mismo patrón de nidificación, en la misma época del año (Onthophagini) o las segregaciones estacionales entre Scarabaeidae primaverales y Aphodiidae estivales e invernales (Brooks & McLennan, 1991, 1993; Cornell y Lawton, 1992; Farrel y Mitter, 1993; Ricklefs y Sculler, 1993; Valkenburgh y Janis, 1993; Lobo, 1998 ).

Parece lógico asociar la riqueza de Scarabaeidae con la de los grandes mamíferos, debido a la oferta de recurso alimenticio que estos últimos representan. Ésto resulta claro en los ecosistemas de sabana africanos, donde se encuentra el mayor número de especies e individuos de Scarabaeidae; existiendo registros de 120 a 140 especies por localidad (Cambefort, 1985). Esta extraordinaria riqueza del grupo en las sabanas africanas, puede ser explicada por una combinación de factores histórico- evolutivos y ecológicos. Así, desde el punto de vista histórico, este grupo de coleópteros coprófagos evolucionó en África en relación con el estiércol de grandes mamíferos (una megafauna que no sufrió una gran extinción a finales del Pleistoceno); y desde el punto de vista ecológico este ecosistema es el que sustenta el mayor número de grandes mamíferos y por tanto el que ofrece una mayor cantidad de alimento (Halffter, 1991). Estos argumentos parecen explicar la diversidad de Scarabaeidae alcanzada en Africa, la que supera a la de las comunidades de escarabeidos coprófagos de cualquier otra región.

En Centro y Sudamérica, diversos autores (Janzen, 1983; Morelli et al., 1997; Cambefort, 1991b; Halffter, 1991) coinciden en que la extinción de la megafauna de mamíferos, a finales del Pleistoceno, fue un evento histórico de consecuencias enormes en el escenario ecológico del continente. Janzen (1983) sugiere que, en Sudamérica, es razonable asociar la abundancia de restos fósiles de Scarabaeidae con la gran diversidad y número de mamíferos del Cenozoico; y que a su vez, resulta lógico suponer que la fauna presente de coleópteros estercoleros es probablemente el remanente de la rica megafauna del Pleistoceno.

Brown & Maurer (1987) proponen un modelo, según el cual, las especies localmente abundantes tienen tendencia a estar bien distribuidas. A escala geográfica, influyen además los factores históricos. Se ha documentado ampliamente la existencia de una relación positiva entre la abundancia local de las especies y su distribución regional (número de sitios ocupados por una especie), por lo que esta relación parece ser un patrón general en la naturaleza (Brown, 1984; Menéndez, 1994). Las especies que tienen poblaciones grandes en una localidad son a su vez las que se encuentran en un mayor número de localidades dentro de una región.

## Latitud

A escala regional existe un claro gradiente latitudinal de riqueza en casi todos los escarabeidos coprófagos, que refleja un incremento de especies a medida que nos movemos hacia latitudes más bajas. El número de especies locales en las comunidades de escarabeidos coprófagos que colonizan pastizales y biomas herbáceos se multiplica aproximadamente por seis, desde los pastizales templados de Europa septentrional hasta las sabanas tropicales, entre 10 y 50 especies de diferencia en una muestra aleatoria de 300 individuos (Hanski y Cambefort, 1991).

La composición de especies cambia drásticamente con la latitud, pasando de una completa dominancia de especies endocópidas, principalmente *Aphodius* en las regiones templadas septentrionales de Europa, hasta una comunidad mixta en las regiones tropicales, donde dominan las especies paracópidas y rodadoras.

También la latitud es un parámetro importante que condiciona la composición de las comunidades coprófagas. Este parámetro ha sido estudiado para los coprófagos de Europa (Avila & Pascual, 1988; Lumaret & Stienet, 1989, 1991; Martín-Piera et al., 1992; Jay-Robert et al., 1997), de México (Martín-Piera & Lobo, 1993, 2000; Halffter et al., 1995) y en el sudeste de Asia (Hanski, 1983; Hanski & Niemelä, 1990; Hanski & Krikken, 1991). Basados en estos estudios se ha visto que el número de especies disminuyen con el incremento de la altitud, así como en otros grupos de insectos (Wolda, 1987; McCoy, 1990). El concepto de un modelo de dispersión utilizado por Halffter (1972, 1976) y aplicado a los Scarabaeoidea coprófagos, fue basado en los trabajos de Reig (1962, 1968). La modificación a lo largo de un gradiente altitudinal de diversos atributos de las comunidades, es un fenómeno frecuente y constatado en distintos grupos de insectos (McCoy, 1990). En los biomas templados, algunos trabajos han analizado la variación de la diversidad y la modificación de la composición faunística de las comunidades de Scarabaeoidea coprófagos con la altitud (Dzhambazishvili, 1973; Key, 1981; Avila & Pascual, 1988a, b, 1989; Carpaneto, 1988; Lumarte & Stienet, 1991; Lobo, 1992c, Martín-Piera et al., 1993) aunque en pocas ocasiones los datos proceden de estudios con tamaños de muestra idénticos y comparables para todas las estaciones (Deloya & MC Carty, 1992).

Trabajos realizados en comunidades de escarabajos coprófagos en las cadenas montañosas de México, España y África, refuerzan la hipótesis de que cuando existe una colonización horizontal dominante, la fauna de las montañas, muestran una clara sustitución altitudinal entre taxa con diferentes historias evolutivas, (Scarabaeidae y Aphodiidae), (Kohlmann & Sánchez, 1984; Martín-Piera, F. & J. Lobo, 1993a; Lobo, 1992; Halffter et al., 1995; Lobo et al., 1997; Lobo & Halffter, 2000; Hortal-Muñoz et al., 2000).

La actividad de los escarabajos coprófagos está determinada por variantes como pluviosidad, tipos de suelo y cobertura vegetal del mismo (Peck & Forsyth, 1982; Doube, 1983, 1987; Hanski, 1983b; Barkhouse & Ridsdill-Smith, 1986). En aquellas regiones sobre todo afectadas por “el Monsón”, la duración de la estación cálida, determinaría una mayor abundancia y competición interespecífica que en otras épocas del año (Henrich & Bartholomex, 1979; Cambefort, 1982; Hanski, 1983; Doube, 1987).

El patrón latitudinal común en casi todos los taxa es un incremento en el número de especies con el decrecimiento de la latitud. Sin embargo, si comparamos los

ensambles locales de escarabajos estercoleros en pasturas abiertas, desde el norte templado a las sabanas tropicales, los Aphodiidae están más dispersos al norte, con un gran cambio en el número de especies a medida que disminuye la latitud y no en términos de comunidades locales. Los Scarabaeidae rodadores representan el otro extremo, con un sustancial número de especies solamente en las comunidades tropicales y subtropicales. Los Scarabaeidae cavadores muestran un incremento más sostenido en el número de especies desde el norte templado a las comunidades tropicales (Hanski & Cambefort, 1991c).

Los patrones en cuanto al número de individuos también difieren entre ambas familias: en el hemisferio Norte, al norte templado las comunidades son enteramente dominadas por los afóidos; al sur templado las comunidades presentan una mezcla de especies, con cavadores generalmente como grupo dominante; y las comunidades tropicales son dominadas por los cavadores o por los rodadores, dependiendo de la estación, tipo de suelo o tipo de estiércol (Hanski, 1991b).

Con la latitud también varía la selección del macrohábitat, y con ello la composición de especies de coleópteros coprófagos en ecosistemas de pasturas y de selva (Hanski & Cambefort, 1991c). El patrón general, tiene un cambio desde mucho solapamiento en la composición de especies entre los ensambles locales de pasturas y bosques a latitudes altas, a una ausencia de solapamiento a latitudes bajas. Esto probablemente refleja cambios en la disponibilidad de recurso en los bosques y pasturas con el decrecimiento de la latitud (Hanski & Cambefort, 1991c). Así, en los bosques y pasturas abiertas de los trópicos, la fauna de coleópteros coprófagos es rica y prácticamente no se solapan en la composición de especies. En los bosques templados del sur de Europa, se encuentra un mayor número de especies que en los bosques del norte, pero la mayoría de las especies son ubicuas tanto en hábitat abiertos como en bosques; y típicamente son más abundantes en hábitats abiertos (Hanski, 1991b).

En los bosques templados del hemisferio Norte, existen diferencias continentales en la selección de hábitat. En Europa, la mayoría de las especies de afóidos son coprófagas generalistas y más de 2/3 de las especies habitan en pasturas, muy pocas especies ocurren exclusivamente en los bosques, donde usan estiércol de ciervo (Landín, 1961). En contraste, en Norte América, 40% de las especies están restringidas a estiércol de ciervo en los bosques, 20% son coprófagas generalistas y pueden encontrarse en pasturas o en bosques y las restantes son saprófagas o coprófagas especialistas de microhábitats particulares. Las bajas poblaciones en pasturas en Norte América, son atribuidas a las condiciones más áridas de este tipo de ecosistemas en comparación a Europa (Gordon, 1983).

Halfpter (1991) sostiene que en zonas tropicales, factores denso-dependientes como la competencia por alimento y/o espacio, parecen ser los factores modeladores predominantes de estas comunidades; mientras que en las zonas templadas, los factores modeladores de las comunidades de coleópteros coprófagos, parecen ser factores denso-independientes como las fluctuaciones climáticas, desecamiento del estiércol, etc.

## Competencia

Existen pocos trabajos experimentales que demuestren el grado de competencia en los diferentes tipos de comunidades de coleópteros estercoleros, y de como afecta la dinámica de las poblaciones y la estructura de las comunidades (Hanski & Cambefort, 1991b).

Para que exista competencia es necesario que se cumplan dos requisitos: que exista un elevado solapamiento de nicho entre especies, y que el recurso se presente en forma limitada. El solapamiento ha sido observado en los miles de individuos y docenas de especies que pueden ser atraídos por un único excremento tanto en localidades templadas como tropicales (Hanski & Cambefort, 1991b), en una aparente contradicción con el “principio de exclusión competitiva” (Gause, 1934). El solapamiento, total o parcial, puede ocurrir no sólo dentro del gremio de verdaderos coleópteros coprófagos, sino con especies de otros grupos de coleópteros con dieta coprófaga como Hydrophilidae, Staphylinidae y algunas familias de Diptera.

Los dos principales tipos de recurso alimenticio utilizado por los coleópteros coprófagos, el excremento de grandes herbívoros y de omnívoros, son un recurso escaso en los bosques tropicales que no tienen una comunidad rica de mamíferos (Halffter, 1991). En los ecosistemas templados, aunque la oferta de recurso sea mayor, este no deja de ser ocasionalmente un microhábitat efímero. Así, en los biomas templados el recurso alimenticio puede ser suficientemente abundante o, puede ser intermitente y pasajero. El desecamiento del estiércol, la heterogeneidad cuantitativa y cualitativa del microhábitat, son factores que pueden limitar la disponibilidad del recurso en ecosistemas templados (Lumaret & Kirk, 1987).

Han sido señaladas como evidencias de que la competencia ocurre dentro del gremio de coleópteros coprófagos, los combates entre rodadores por bolas de estiércol, la velocidad con que pueden remover o fragmentar una placa de excremento; así como la rapidez con que un alto número de especies e individuos colonizan trampas (Hanski & Cambefort, 1991b).

La competencia de “explotación” determina que generalmente el número de especies rodadoras que coexisten localmente sea pequeño, típicamente menos de 10 especies. Este tipo de competencia, se ha observado que ocurre frecuentemente entre ejemplares de diferentes especies de rodadores de similar tamaño corporal. Así, se ha visto que los gremios de rodadores están integrados por especies que presentan una inesperada diferencia de tamaño, y donde las especies grandes son competitivamente superiores a las de pequeños rodadores (Hanski & Cambefort, 1991b). Hanski & Cambefort (1991b) sostienen que la competencia de “explotación” probablemente también ocurre en los otros grupos funcionales, pero que esta es difícil de observar.

Dentro del grupo funcional de los cavadores, las especies compiten por alimento y espacio en el suelo bajo el estiércol para nidificar. Las diferentes especies utilizan distintas partes en el suelo bajo el excremento y pueden así disminuir la competencia interespecífica a una relativa competencia intraespecífica por espacio. Esta competencia por espacio en el suelo, puede ser una de las causas de las diferencias entre especies en la localización y diversidad de la arquitectura de los tipos de nidos en Scarabaeidae (Halffter & Edmonds, 1982; Edwards & Aschenborn, 1987).

Los endocópridos, que son típicamente pequeños con relación al parche que colonizan, cuando ocurren en grandes números, las larvas pueden alimentarse del material vegetal del suelo reduciendo la competencia a los requerimientos de comida de los adultos (Hanski & Cambefort, 1991b). Se ha observado que si la densidad instantánea de coleópteros coprófagos en la placa de estiércol se vuelve alta se produce emigración denso-dependiente (Landín, 1961). Holter (1982) demostró, en la naturaleza y en laboratorio, que el rango de oviposición decrece con el aumento de la densidad de coleópteros en el parche, evidenciando que el comportamiento reproductor es afectado por la densidad. Parker (1970), señala que los criterios de decisión para movilizarse de un parche a otro presentan diferencias entre los sexos. A pesar de las observaciones de que la densidad actúa como un factor motor de las migraciones entre parches de estiércol, falta información de otros factores como el contenido de agua y calidad del estiércol (Hanski, 1991b).

Diferencias en el comportamiento e historias de vida de los distintos grupos funcionales, han determinado una competencia asimétrica entre los diferentes grupos de coleópteros coprófagos. Esta competencia asimétrica involucra tanto a los distintos grupos funcionales como el tamaño corporal de los coleópteros coprófagos (Hanski & Cambefort, 1991b). Young (1978), trabajando en especies de Panamá, demostró en el laboratorio la existencia de una competencia jerárquica, donde los rodadores (*Canthon*) son competitivamente superiores a los cavadores (*Phanaeus*). Los mejores competidores son los rodadores y los grandes cavadores; los competidores débiles son los endocópridos que necesitan que el parche permanezca relativamente inalterado por varias semanas para poder nidificar. Así, aquellas especies de rodadores y cavadores que son capaces de remover el recurso enterrándolo rápidamente en sus nidos, son competitivamente superiores a los endocópridos (Hanski & Cambefort, 1991b).

Las especies de rodadores sufren más que las de cavadores las dificultades para excavar en el suelo, dado que aquellas están más adaptadas morfológicamente para rodar que para cavar. De acuerdo con esto, la buena habilidad competitiva de los rápidos cavadores está basada en la velocidad de enterramiento del estiércol. En los suelos arenosos es difícil discernir las ventajas competitivas de grandes cavadores y de rodadores (Hanski & Cambefort, 1991c).

Los rodadores y cavadores, con alta habilidad competitiva intrínseca, es de esperar que dominen donde el suelo es más propicio para el enterramiento, mientras que los endocópridos es predecible que dominen donde el enterramiento es difícil, o nidificar en el suelo es complicado por otras razones (Hanski & Cambefort, 1991b).

Doube (1990), ha demostrado que los rápidos y lentos cavadores son afectados en forma diferente por el tipo de suelo; así la heterogeneidad a pequeña escala en las características del suelo puede proveer refugios espaciales para los competidores inferiores.

Algunos endocópridos y pequeños cavadores han escapado a su bajo estatus en la competencia jerárquica, por convertirse en kleptoparásitos, usando el estiércol reservado en los nidos de las especies competitivamente superiores (Hanski & Cambefort, 1991b).

Heinrich & Bartholomew (1980), en su trabajo sobre los escarabajos estercoleros africanos, determinaron el efecto de la temperatura corporal y su relación con el tamaño y peso del insecto, como un factor que reduce la competencia por el alimento. Especies de escarabajos pequeños de 1 a 5g, despegan inmediatamente al recibir la señal de presencia de excrementos en el medio, sin necesidad de calentamiento, dado que poseen enzimas que trabajan a baja temperatura. En contraposición, escarabajos de especies de mayor tamaño (8 a 20g), que poseen enzimas que trabajan a mayores temperaturas, requieren un proceso de calentamiento previo al vuelo en busca de excremento.

### **Predación**

La predación también puede ser un factor importante que puede facilitar la coexistencia de las presas. Los enemigos naturales tienden a infligir un alto porcentaje de mortalidad en los parches con un alto pool de densidad de presas (Hanski, 1991a). Así, la mayor predación ante un aumento de la agregación espacial de las especies competitivamente superiores, puede facilitar el acceso al parche de las especies competitivamente inferiores. De este modo, la predación puede actuar manteniendo la diversidad de las especies presa (May, 1977). Hanski (1991a), ha señalado que la predación puede ser un factor importante que facilita la coexistencia en endocópidos, donde la agregación espacial puede llegar a ser muy alta.

### **Perturbación**

Otro factor que puede incidir en la estructura de las comunidades de coprófagos es la perturbación ocasionada por el pastoreo. El pastoreo intensivo altera profundamente las condiciones microclimáticas en los ecosistemas de pradera; entre otros aspectos se ha demostrado que produce fluctuaciones diarias en la humedad y temperatura de las pasturas y del suelo, reduce la porosidad del suelo, aumenta los niveles de CO<sub>2</sub> y disminuye los de O<sub>2</sub>, afectando las comunidades de invertebrados que habitan en las pasturas y en el suelo. En Europa, donde la fauna de coleópteros coprófagos es bien conocida, se han registrado extinciones y/o drásticos cambios en la estructura de las comunidades coprófagas (Johnson, 1962; Koskela & Hanski, 1977). Aunque no existen evidencias claras, estos cambios han sido concomitantes en muchos casos con cambios en el manejo del ganado doméstico, por lo que, se presume que estas modificaciones en las comunidades de coleópteros coprófagos están asociadas con los cambios en la forma de explotación ganadera (Hanski, 1991b; Lumaret & Kirk, 1987). Hanski y Cambefort (1991a) señalan que el pastoreo intensivo parece afectar en mayor medida a las especies rodadoras, de acuerdo con lo observado en el centro y sur de Europa.

### **Estrés**

La destrucción del hábitat de estos insectos también es causa de graves alteraciones de sus comunidades. Halfpeter et al. (1992), demostraron profundas modificaciones en la estructura y composición de las comunidades de coleópteros coprófagos ante la destrucción del bosque tropical lluvioso para la agricultura o para crear pasturas en la zona de Palenque, Chiapas, México. Observaciones similares fueron realizadas por Kohlmann (1991), en muestras tomadas en Norte América y alrededor del área de Bonampak en Chiapas, México.

## Reparto de recursos

Aunque la competencia no siempre es fuerte, y muchas veces es baja la importancia de este factor por sí solo en el modelado de la estructura de las comunidades, el solapamiento es evidente y ocurre principalmente en la dimensión del alimento (Halffter, 1991). Numerosas observaciones empíricas, ponen de manifiesto que el número de especies que forman un gremio puede ser muy elevado y por tanto, deben existir mecanismos que relajen la competencia como por ejemplo, el reparto de recursos (Arthur, 1987). En cada sitio los coleópteros estercoleros se organizan en comunidades de especies conexas que poseen un mismo nivel trófico y explotan la misma clase de recursos ambientales, pero usan estrategias complementarias (Lumaret & Kirk, 1987). El reparto de recursos, es decir, la especialización de las especies a lo largo de los ejes del nicho (espacial, temporal y trófico), permitiría la coexistencia de especies potencialmente competidoras (Doubé, 1987; Halffter, 1991). Los patrones de reparto de recursos pueden estar determinados tanto por factores físicos del medio como por las interacciones entre especies (Doubé, 1990).

Un factor selectivo entre los distintos hábitats parece ser la naturaleza del suelo y la diferencia de insolación entre hábitats (Nealis, 1976). Para Fintcher (1973) la desecación es el principal factor limitante. Suelos con alto contenido de arena se secan más pronto que aquellos con altos contenidos de arcilla. Suelos arenosos presentan mayor percolación de agua en ambas direcciones. Los suelos arcillosos son muy densos y tienden a secarse hasta tener una concentración extremadamente dura. La diferencia de textura entre arena y arcilla afecta en la cantidad de energía utilizada en la construcción de las bolas-nido. La arcilla es más dura y requiere mayor tiempo y energía. La dificultad en la construcción de bolas-nido en suelos duros, se ve reflejada en las bajas poblaciones de la nueva generación. La facilidad de construcción de bolas-nido en suelos arenosos, lo demuestra la abundancia y diversidad de especies en este tipo de suelos.

Hanski y Cambefort (1991) distinguen tres tipos de comunidades atendiendo a la diversidad y riqueza de especies:

- ✎ comunidades ricas en *Aphodius* y dípteros que nidifican en excremento y coleópteros depredadores (regiones templadas)
- ✎ comunidades ricas en especies de escarabeidos coprófagos, particularmente endocópridos y rodadores (sabanas africanas).
- ✎ comunidades pobres, con pocas especies de escarabeidos adaptadas al excremento de herbívoros nativos y poblaciones ingentes de díptero (Australia).

La riqueza de escarabeidos coprófagos se relaciona generalmente con la riqueza de mamíferos, pero el excremento de ganado vacuno en las regiones tropicales parece soportar tantas especies como las que se encuentran en las heces de herbívoros salvajes.

En los bosques tropicales americanos es además particularmente importante la especialización de algunas especies hacia la necrofagia, el uso de cuerpos fructíferos de hongos y frutos en descomposición, así como la utilización de excremento de

mamíferos omnívoros e incluso del de aves y reptiles (Halffter & Matthews, 1966; Howden & Young, 1981; Young, 1981; Halffter, 1991; Estrada et al., 1993). La diversificación de estas preferencias surgida probablemente por la limitada disponibilidad de excremento y de su naturaleza efímera y distribución en parches, constituye a su vez una de las formas de reparto del recurso que contribuye a mantener un importante número de especies en estos hábitats (Halffter & Matthews, 1966; Howden & Young, 1981; Peck & Forsyth, 1982; Gill, 1991; Hanski & Cambefort, 1991a). Esta diversidad se ve afectada por la destrucción, fragmentación y aislamiento de los remanentes de bosque que lleva consigo la disminución o eliminación de las especies de vertebrados que suministran el recurso requerido por los escarabajos copro-necrófagos (Montes de Oca, 2001). Los efectos se traducen en cambios en la composición y estructura de la comunidad de escarabajos, con una modificación de la riqueza y abundancia relativa de las especies que lleva incluso a la desaparición y cambio en la dominancia de algunas de ellas (Howden & Nealis, 1975; Klein, 1989; Halffter et al., 1992). Aunque las causas del éxito en el establecimiento de las especies introducidas dentro de una comunidad nativa no han sido estudiadas experimentalmente, algunos estudios parecen sustentar de manera preliminar que la mayor diversidad que presenta una comunidad de escarabajos coprófagos la hace más resistente a ser invadida por especies foráneas (Lobo, 2000). Los cambios en estructura y diversidad de las comunidades de escarabajos del disturbio ocasionado por prácticas agropecuarias y en general de uso del suelo en los bosques tropicales, antes más continuo, podrían facilitar el establecimiento de especies introducidas mediante la creación de microambientes susceptibles de ser mejor aprovechados que las especies nativas debido a mayor adaptación a las nuevas condiciones de paisaje creadas (Lobo & Montes de Oca, 1994; Montes de Oca, 1993; Montes de Oca & Halffter, 1995, 1998).

Se ha demostrado que la riqueza específica de escarabajos copro-necrófagos de los fragmentos de bosque tropical (en particular para la región de bosques caducifolios del estado de Veracruz, México), está relacionada con el grado de aislamiento de estos fragmentos (Estrada et al., 1998). Asimismo, también existe un cambio de la dominancia en la comunidad de escarabajos copro-necrófagos por especies más generalistas conllevando a la desaparición y disminución de ciertas especies propias del bosque (Lobo & Morón, 1993).

En las regiones mediterráneas Martín-Piera y Lobo (1996) han demostrado que la fauna coprófaga en las heces de herbívoros salvajes es la misma que coloniza los excrementos de ungulados domésticos, pero con poblaciones mucho más empobrecidas. No obstante, las relaciones de abundancia pueden variar geográficamente y así, en el norte de Italia (Barbero et al., 1999) han encontrado algunas especies de *Onthophagus* con poblaciones significativamente más abundantes en deyecciones de herbívoros salvajes (ciervo) que en los excrementos de vaca y caballo.

La extrema pobreza de mamíferos y en general de vertebrados en las sabanas americanas en comparación con otros tipos de bosques (August, 1983), es un factor que contribuye a explicar la disminución de la fauna de Scarabaeidae en este tipo de ambiente. La oferta de recursos, en especial la cantidad de alimento y la variedad de tipos de excremento, juega un papel importante en el mantenimiento de las poblaciones de escarabajos del estiércol (Hanski y Cambefort, 1991d; Anzures et al., 1998, Castellanos et al., 1999). Las sabanas incrustadas en la región amazónica se localizan sobre colinas bajas y se caracterizan por la presencia de suelos sin estructura, con una

capa de arena que puede alcanzar más de dos metros de profundidad o sobre rocas (Etter, 1997), esto podría explicar la reducción de los escarabajos de hábitos cavadores de tamaño pequeño en este hábitat. La habilidad competitiva de los cavadores, al parecer es afectada por su sensibilidad al tipo de suelo, disminuyendo la rapidez con que las especies pueden enterrar el alimento (Hanski & Cambefort, 1991d).

De forma adicional, la alta incidencia de luz en zonas abiertas y semi-abierta, representa un factor importante a tener en cuenta como explicación a los cambios en la proporción de cavadores/rodadores en sabana. La predominancia de especies rodadoras en estos ambientes, podría estar relacionado con el comportamiento de relocalización horizontal, permitiéndoles escapar a la fuerte insolación.

Las características del hábitat que rodea al excremento, principalmente el tipo de suelo y la cobertura vegetal, influyen sobre la composición cualitativa y cuantitativa de los agregados de especies de escarabajos coprófagos que viven en ellas (Rainio, 1966; Nealis, 1977; Doube, 1987b; Hanski & Cambeort, 1991a; Davis, 1994b). El tipo de suelo sobre el que se encuentra depositado el excremento es muy importante en los grupos de escarabajos coprófagos que constituyen nidos (Scarabaeidae y Geotrupidae) y determina en gran medida el éxito reproductivo de estas especies (Sowig, 1995). Sin embargo, no ocurre lo mismo con los escarabajos que desarrollan todo su ciclo en el interior del excremento (Aphodiidae).

La estructura de la vegetación determina tanto la abundancia como la riqueza de especies de los escarabajos coprófagos. La asociación de las especies con un tipo de hábitat determinado parece estar en relación con los requerimientos microclimáticos de temperatura, humedad relativa e intensidad de luz de dichas especies (Landin, 1961; Doube, 1983; Lumaret, 1983c). En general se ha observado que las comunidades europeas de escarabajos coprófagos, están asociadas con los medios abiertos y que un aumento en la cobertura vegetal conduce a una reducción tanto en el número de especies como en su abundancia (Hanski, 1980d; Baz, 1988; Lumaret & Kirk, 1991). Sin embargo, si bien la riqueza de especies puede ser mayor en los hábitats abiertos donde la disponibilidad de recurso es mayor, la distribución de individuos entre hábitats podría variar si las condiciones locales cambiaran. Estos cambios locales en las condiciones ambientales pueden ser de dos tipos:

- a) espaciales, como ocurre a lo largo de un gradiente altitudinal. La temperatura media del ambiente varía con la altitud (Randall, 1982).
- b) temporales, como ocurre a lo largo del año debido a la marcada estacionalidad de los climas templados.

La textura y en especial el contenido de humedad del suelo, además de influenciar la distribución espacial de los coleópteros coprófagos, puede afectar el éxito de la reproducción y la supervivencia de las especies (Fincher, 1973; Lumaret & Kirk, 1991; Sowig, 1996c), como efectivamente ocurre en sabana en donde la luz incide de forma directa sobre la superficie del suelo.

## Hábitos alimentarios y distribución del recurso

### Dimensión trófica del nicho

Comparado a otras dimensiones del nicho, la comida parece jugar un papel secundario en la separación de las especies de coleópteros coprófagos (Halfpeter, 1991). Los dos principales tipos de recurso alimenticio utilizado por estos insectos son el estiércol de grandes herbívoros y de omnívoros. En las selvas tropicales, en particular, son atraídos por ambos estiércoles y por carroña, o exclusivamente por carroña. El estiércol de carnívoros atrae relativamente pocos coleópteros coprófagos, los cuales comprenden una mezcla de especies que colonizan estiércol y carroña; sin duda reflejando similitudes en la composición química de estos tipos de recurso. Una amplia generalización, es que los rodadores tienden a usar relativamente más estiércol omnívoro que herbívoro, mientras que muchos grandes cavadores usan exclusivamente estiércol de herbívoros. Se ha sugerido que la cantidad límite del alimento, que los rodadores son capaces de asegurar en una bola transportable, puede influir en su selección de alimento hacia estiércol omnívoro de alta calidad; mientras que el gran tamaño de muchos cavadores hace imposible nidificar excepto bajo las grandes placas de excrementos de los grandes herbívoros. Un pequeño número de especies, mayoritariamente encontradas en las selvas tropicales, se ha especializado en recursos muy particulares, o tienen una forma muy particular de forrajeo (Hanski & Cambefort, 1991c).

Una de las tendencias comunes en las comunidades de animales en las selvas tropicales, es la de contar con un gran número de especies y éstas ser altamente especializadas (MacArthur, 1972; Pianka, 1974; Pielou, 1975). Esto no es así para los coleópteros coprófagos en las selvas tropicales africanas, donde la mayoría de las especies están en los ecosistemas de sabana y no en las selvas. Hanski (1989) atribuye esto, a la relativamente baja disponibilidad de recurso alimenticio que ocurre en las selvas tropicales, donde la densidad y biomasa de grandes mamíferos es baja, así como la disponibilidad de un tipo particular de estiércol.

Sin embargo, la familia Scarabaeidae es inesperadamente rica en los bosques tropicales de América, donde la poca y esparcida información parece indicar que la fauna asociada a formaciones herbáceas es menos diversa que la asociada con los bosques tropicales (Halfpeter, 1991). Halfpeter (1991) sostiene que la extinción de los grandes mamíferos en América a fines del Pleistoceno, tuvo un efecto mayor en las comunidades de Scarabaeidae de prados que en las de los bosques tropicales. Plantea que, la presente riqueza en los bosques tropicales de América, sea más un resultado de supervivencia y expansión que de la emergencia de nuevos taxa. Así, los escarabaeidos de los bosques mesoamericanos tienen un origen predominantemente sudamericano, mientras que los prados templados de América del Sur presentan un alto grado de endemismo y muy pocas variaciones (Martínez, 1959).

Mientras que en los biomas herbáceos el principal factor limitante es la rápida desecación del estiércol, en los bosques tropicales la escasez de excremento de grandes mamíferos adquiere mayor importancia. El nuevo factor limitante, la escasez de estiércol, da lugar a muchas y diversas especializaciones tróficas, casi limitadas o exclusivas de la selva tropical. La colonización de la selva tropical va acompañada de adaptaciones tróficas especiales como son una saprofagia secundaria, necrofagia, o

asociaciones muy especializadas (Halffter & Matthews, 1966).

La necrofagia es un fenómeno prácticamente exclusivo de los Scarabaeidae de la región Neotropical, exceptuando algunos *Onthophagus* de la India y capturas totalmente ocasionales dentro de géneros coprófagos. Un fenómeno exclusivo de los Scarabaeidae Neotropicales, es que no sólo los adultos se alimentan de animales muertos sino que también son empleados para la alimentación de la larva (Halffter & Matthews, 1966). El cambio de hábito coprófago a uno necrófago implica cambios menos drásticos de lo que se podría esperar; esta transición de estiércol a carroña como recurso trófico tiene lugar sin cualquier modificación morfológica o etológica (Halffter & Edmonds, 1982).

Es también en los bosques tropicales de las Américas donde ocurre la mayoría de los casos de saprofagia de fruta (Halffter, 1991). Este autor, asocia el giro trófico hacia la carroña o hacia la saprofagia secundaria, en los bosques tropicales americanos con: 1-la desaparición de las formas propias de mamíferos herbívoros hasta la introducción de vacunos, ovinos y equinos por los europeos; 2- la escasez de estiércol de grandes mamíferos en los biomas tropicales comparado con los biomas herbáceos; 3- al predominio de selva o formaciones boscosas en América; y 4- a la poca importancia de otros insectos necrófagos en Sudamérica.

La necrofagia, al igual que la saprofagia secundaria, no es un factor decisivo en la evolución filogenética de la familia; la importancia de estas adaptaciones reside en su influencia en la evolución de faunas regionales (Halffter, 1991). Sin embargo, la importancia de la necrofagia como factor evolutivo se pone de manifiesto por el hecho de que grupos enteros a nivel subgenérico (*Coprophanaeus*, *Megaphanaeus*) o genérico (*Deltochilum*) son total o parcialmente necrófagos; así como varios géneros tienen especies exclusivamente necrófagas (*Canthon*, *Uroxys*, *Onthophagus*), y muchos otros tienen especies necro-coprófagas (Halffter & Matthews, 1966).

La alta frecuencia de escarabaeidos generalistas tróficos en los bosques tropicales de las Américas y Sudeste de Asia, contradice la idea bastante general de que la fauna de los bosques tropicales comprende principalmente especialistas. Desde que el estiércol es un recurso imprevisible y discontinuo así como efímero, hay una ventaja competitiva, particularmente en el bosque, para los oportunistas tróficos en carroña y fruta descompuesta; mientras que la presencia de especialistas tróficos enriquece el gremio sin aumentar la competencia (Halffter, 1991; Hanski, 1989). Así, parece razonable asumir que la limitada disponibilidad de un tipo particular de estiércol, junto con la intensa competencia, pueda hacer de los generalistas tróficos una estrategia ventajosa en los bosques tropicales americanos.

Las desventajas del generalismo trófico son compensadas por las distintas distribuciones de actividad en el espacio y en el tiempo que muestran los coleópteros coprófagos (Halffter, 1991). Así, el comportamiento característico de los Scarabaeidae de reubicación del alimento, para el adulto o para nidificar, juega un papel más importante en la separación de las especies que la especialización trófica (Halffter, op. cit).

La coprofagia, particularmente la coprofagia en los biomas herbáceos de las regiones templadas con abundantes herbívoros, es el hábito dominante de la biología de los Scarabaeidae. Pero la coprofagia como dieta generalizada, es una adquisición

relativamente tardía en la historia evolutiva de los Scarabaeoidea, ligados a la materia orgánica en descomposición. Cambefort (1991) ha examinado las posibles tendencias evolutivas que ha experimentado la dieta de los escarabeidos:

- 1- El cambio de una dieta a base de humus de grano grueso (madera, hojarasca, hongos, esporas) a una alimentación de humus de grano fino (líquidos orgánicos: jugos vegetales, sustancias albuminoideas disueltas y/o albuminoides de origen bacteriano en el humus; Stebnicka, 1985).
- 2- La evolución del comportamiento nidificador. Para Cambefort (1991) no es del todo evidente si la evolución del comportamiento nidificador tuvo lugar antes, después o paralelamente al cambio de la saprofagia a la coprofagia. Como hipótesis se sustenta que primero tuvo lugar la diversificación de los patrones de comportamiento y, posteriormente, el cambio de dieta.
- 3- El cambio de la saprofagia a la coprofagia. La explosión adaptativa de los mamíferos a comienzos del Terciario puso a disposición de los primitivos escarabeidos coprófagos, consumidores de humus rico en nutrientes, un nuevo y abundante recurso trófico: el excremento (Halffter y Matthews, 1966). La textura pastosa es casi la misma, pero el excremento es aún más rico en proteínas. Cambefort (1991) sugiere que no solamente la calidad, sino sobre todo la gran cantidad de excremento como recurso trófico aceptable, promovió la evolución de la saprofagia a la coprofagia.

El cambio de la saprofagia a la coprofagia implica dos tipos básicos de alimentación: uno más primitivo, de carácter celulosobionte y otro coprobionte, derivado (Goidanich & Malan, 1964). El primero es el que muestran la mayoría de las larvas, gracias a una cámara de fermentación en el intestino que les permite mantener sus propios cultivos entéricos de bacterias que digieren celulosa. Además el suministro de excremento almacenado por los adultos (bola/masa-nido) es contaminado con su propio excremento, lo que inicia un proceso de fermentación anaeróbica. El resultado es la transformación inicial de la celulosa en un “rumen externo” .

La larva come y defeca confinada en el habitáculo que constituye el interior del nido pedotrófico y sus excrementos se mezclan con los que depositó la madre, enriqueciéndolos con microorganismos; la mezcla es ingerida de nuevo, parcialmente digerida y nuevamente defecada, repitiéndose así varias veces este proceso (Halffter, 1991, 1997 (Miller, 1961; Dowding, 1967; Halffter, 1982b; Hata & Edmonds, 1983).

Los adultos basan su dieta en otros microorganismos ingeridos con el alimento y no establecen sus propios cultivos intestinales (Halffter y Matthews, 1966, 1971). La primitiva digestión de las larvas de Scarabaeidae está asociada con estructuras de las piezas bucales y del tubo digestivo, que han desaparecido en el adulto (Cambefort, 1991).

Los adultos seleccionan la microbiota en suspensión en el excremento gracias a las concentraciones de sedas labrales y labiales (Madle, 1934; Landin, 1961; Hata & Edmonds, 1983), mientras que las larvas consumen el estiércol directamente.

En general las larvas de los escarabajos estercoleros poseen una alta tasa de consumo (Myrcha, 1973; Holter, 1974; 1975). Las larvas de para y telecoprófagos poseen flagelados intestinales capaces de digerir la celulosa (Myrcha, 1973).

La evolución de la saprofagia a la coprofagia implica un cambio desde el uso de un recurso de baja calidad nutritiva, generalmente abundante pero disperso, al uso de un recurso de mayor calidad, a menudo escaso pero concentrado. No es sorprendente que el cambio alimentario haya sido más generalizado y completo en los adultos que en las larvas, pues la gran movilidad de los primeros les permite localizar los excrementos y utilizar los componentes de mayor calidad nutritiva. La larva no puede ser tan selectiva porque es relativamente inmóvil y el componente del excremento de mayor calidad nutritiva es también el más efímero.

No todas las especies de Scarabaeidae se alimentan de excremento de herbívoros. Algunas especies explotan excrementos más ricos en nitrógeno, deyecciones de omnívoros y carnívoros, y otras se alimentan total o parcialmente de carroña. Algunas pocas especies habrían derivado desde la necrofagia hacia hábitos depredadores y otras habrían adquirido secundariamente hábitos saprófagos (Halffter & Matthews, 1966).

Las especies tropicales de Scarabaeidae muestran frecuentemente hábitos coprocenófagos (Hanski, 1989); Walter, 1983) y entre ellas predominan especializaciones tróficas: consumo de hongos, mirmecofilia, termitofilia (Halffter, 1959; Halffter & Matthews, 1966; Edmonds & Halffter, 1972), especies asociadas a grandes caracoles (Cambefort, 1991) y algunos consumidores de cadáveres de diplópodos (Villalobos et al., 1998; Krell & Krämer, 1997).

Las especies asociadas a heces de carnívoros en los trópicos son atraídas igualmente a la carroña y a las heces de herbívoros (Hanski, 1987). En los bosques tropicales de Sudamérica y del sureste de Asia los escarabeidos coprófagos se especializan en el consumo de carroña o excrementos, pero aproximadamente la mitad de estas especies son generalistas, consumiendo por igual uno u otro recurso (Hanski, 1983; Halffter, 1991); mientras que en África, donde la carroña es un recurso muy buscado, incluso por vertebrados, los escarabeidos están normalmente restringidos a los excrementos de herbívoros y omnívoros (Cambefort, 1991; Hanski & Cambefort, 1991). Además la competencia por la carroña entre coleópteros y dípteros es más intensa en África que en América. En los bosques tropicales de Asia y Sudamérica sucede lo contrario. El hecho de que la carroña en descomposición se parezca más a las heces de omnívoros que a las de herbívoros (Hanski, 1987), unido a la relativa pobreza de herbívoros y otros coleópteros típicamente necrófagos, ha dado origen según algunos autores a la aparición de hábitos necrófagos en Scarabaeidae (Halffter & Matthews, 1966; Halffter, 1991; Hanski & Cambefort, 1991)

En las comunidades que colonizan los biomas templados de la región paleártica los patrones de alimentación son completamente diferentes (Martín-Piera & Lobo, 1996). Aquí la polifagia es la condición generalizada. Los escarabeidos coprófagos colonizan todo tipo de excrementos de herbívoros y numerosas especies con grandes y pequeñas poblaciones son particularmente abundantes en las heces humanas. No hay una fauna exclusiva de las heces de los herbívoros salvajes. Se trata en realidad de la misma fauna que coloniza las heces humanas y los excrementos de ungulados

domésticos, pero mucho más empobrecida (Martín-Piera & Lobo, 1996). En granjas avícolas se ha encontrado una importante fauna de coprófagos, asegurada por la permanente oferta de excremento (Pfeiffer et al, 1980; Rutz et al., 1980; Fernández et al., 1995).

### **Ritmos de actividad diaria y estacionalidad**

Las especies de escarabeidos tienen un ritmo de actividad diario específico que ayuda a explicar la coexistencia y el reparto de recursos dentro de las comunidades coprófagas (Hanski & Cambefort, 1991), tanto en los biomas templados (Landin, 1961, 1968; Koskela, 1979; Mena et al., 1989; Hanski, 1991), como en los tropicales (Gill, 1991; Cambefort, 1991).

Los estudios de campo mediante la colocación de trampas de caída cebadas que se recogen a distintos intervalos de tiempo, permiten únicamente estimar el momento de vuelo de cada especie: aquel periodo en el que se produce la colonización de los cebos y por tanto la dispersión entre microhábitats. Es evidente, que ese intervalo temporal ha de ser sólo una fracción del periodo de actividad total de cada especie. Además, con estos datos es muy difícil evaluar la incidencia de los principales factores que generalmente determinan los ritmos de actividad diaria: luminosidad y temperatura (Saunders, 1976)

Las especies de Scarabaeoidea coprófagas pueden acomodar su actividad diaria según las condiciones ambientales, sobre todo con la temperatura (Landin, 1961, 1968; Koskela, 1979; Mena et al., 1989; Lumbreras et al., 1990; Doube, 1991) y con la luz (Houston & McIntyre, 1985). Ello es una evidencia indirecta de la plasticidad de este ritmo endógeno. De este modo la actividad diaria se modifica a lo largo del periodo fenológico (Carne, 1956; Fincher et al., 1971; Koskela, 1979) y también espacialmente a escala regional (Koskela, 1979; Doube, 1991). En el norte de Europa la mayoría de las especies son diurnas y se muestran activas en los periodos más cálidos (Landin, 1968; Koskela, 1979). Sin embargo, en las regiones tropicales hay, en promedio, tantas especies diurnas como nocturnas (Hanski & Cambefort, 1991) y en las regiones áridas es mayor el número de especies nocturnas (Hanski, 1991). Kohlmann (1991) constata un caso concreto (*Megatoposoma candezei*) en el que la actividad diaria varía con la localidad. También Doube (1983) menciona que la preferencia de hábitat puede ser el resultado de confinamiento de las especies entre unas intensidades lumínicas determinadas.

Es importante la influencia del recurso trófico en la actividad diaria. Grosfilley & Buisson (1982) sugieren que, en condiciones de laboratorio, la presencia constante de alimento es la causa de la ausencia de vuelo. Martín-Piera et al. (1994) demuestran para *Scarabaeus cicatricous* que la ausencia de alimento producía un acortamiento en su periodo de actividad, tanto en condiciones de laboratorio como de semicautividad, cesando su actividad si no se localizaba el alimento.

Las comunidades de escarabeidos coprófagos incluyen en general grupos (“gremios”) de especies diurnas y nocturnas que explotan el mismo recurso. La actividad diaria de vuelo es un rasgo más bien conservador en los escarabeidos coprófagos; numerosas especies en muchas tribus son o bien diurnas o bien crepusculares/nocturnas. En general los grandes enterradores son nocturnos, mientras

que muchos rodadores tienden a ser diurnos. Un gran número de paracópidos son diurnos o nocturnos (Hanski & Cambefort, 1991).

En las regiones mediterráneas se pueden reconocer especies crepusculares o nocturnas y especies diurnas. Para Mena et al. (1989) las especies crepusculares concentran su actividad en una estrecha franja de iluminación (110 lux), mientras que las nocturnas vuelan desde el crepúsculo hasta media noche. En primavera las especies diurnas vuelan por la tarde, pero en verano cada especie ajusta su patrón de vuelo de acuerdo con el momento del día en el que se dan las condiciones fisiológicas óptimas de temperatura y humedad. El ritmo de actividad diaria de cada especie tiene un fuerte componente endógeno pero algunos factores ambientales como la temperatura o la disponibilidad de alimento pueden modificar este ritmo circadiano.

El desarrollo ontogenético y las variaciones demográficas a lo largo de un ciclo anual están bastante sincronizadas con los dos factores ambientales que marcan la estacionalidad en diferentes regiones: la temperatura y más a menudo, la precipitación (Hanski & Cambefort 1991). En los bosques tropicales de América, las precipitaciones determinan una acusada estacionalidad. Muchos escarabeidos coprófagos muestran un patrón bimodal, con poblaciones abundantes al comienzo y al final de la estación húmeda y una importante reducción en la estación seca (Gill, 1991).

En las regiones mediterráneas la actividad estacional de los escarabeidos coprófagos está sincronizada con la sequía estival. El patrón es claramente bimodal, con un máximo demográfico al final de la primavera, en el que la mayoría de las especies muestran poblaciones abundantes, y un segundo pico de actividad de menor abundancia en otoño.

El primer pico corresponde al periodo de encuentro sexual, nidificación y oviposición de las hembras grávidas, en tanto que el segundo corresponde a la aparición de los adultos inmaduros, que muestran una discreta actividad tras las primeras lluvias otoñales. La mayoría de ellos permanecen enterrados hasta la primavera siguiente (Galante, 1979; Salgado, 1983; Martín-Piera, 1984, 1988; Ávila et al., 1987, 1989; Rodríguez-Romo et al., 1988; Ávila y Pascual, 1988; Galante et al., 1989, 1991; Lumaret, 1990). Esta aparición otoñal distinguible en los hábitats abiertos es muy tenue o apenas se detecta en los hábitats forestales, más cerrados (Lumaret & Kirk, 1991). Temperatura y precipitación son críticas en las regiones mediterráneas, donde los escarabeidos coprófagos concentran su actividad en primavera y otoño para salvar la sequía estival y el frío invierno.

Se puede concluir que no sólo las adaptaciones tróficas son un mecanismo que permite la distribución del recurso en las comunidades de escarabeidos coprófagos. Al menos en las regiones con una acusada estacionalidad y una variación diaria de las horas de luz/oscuridad a lo largo del año, los patrones de variación temporal son un factor que promueve la coexistencia y la diversidad de especies en la comunidad coprófaga. Si la competencia varía estacionalmente, la quiescencia se convierte en una estrategia ventajosa en aquellas especies competitivamente inferiores, durante los periodos de máxima competencia (Hanski y Cambefort, 1991).

En diversos trabajos se evidencia el uso de la endotermia por parte de algunas especies de coleópteros, para desarrollar otras actividades ajenas a la actividad de vuelo

como construcción y transporte de alimento (Bartholomew & Heinrich, 1978; Heinrich & Bartholomew, 1979), para la locomoción terrestre (Bartholomew & Casey, 1977), como respuesta a bajas temperaturas del entorno (Morgan & Bartholomew, 1982) o frente a situaciones de competencia por el alimento (Heinrich & Bartholomew, 1979b; Ybarrondo & Heinrich, 1996; Mena, 2000; Mena, 2003).

La facultad endotérmica de algunas especies de coprófagos, podría explicar algunos aspectos de su ecología. La amplia tolerancia térmica de vuelo, especialmente a bajas temperaturas del entorno, podría ser el reflejo de la relativa independencia de las condiciones ambientales que le confiere la generación de calor interno, aptitud que podría repercutir tanto en sus periodos diarios de vuelo, como en la presencia de imagos activos en los excrementos durante el invierno. La autonomía a la hora de poner a punto su musculatura de vuelo permite a una especie desarrollar su actividad colonizadora durante el crepúsculo (Lumaret & Kirk, 1987; Mena et al., 1989) en ausencia de fuentes de calor, y mantener su periodo de vuelo sin apenas variación, en diferentes épocas del año y a temperaturas ambientales muy variables. Esa misma autonomía podría ser una de las causas que algunas especies en particular, no muestren, a diferencias de otras, una preferencia definida por el tipo de excremento según su grado de exposición al sol (bajo la sombra de los árboles y áreas abiertas) (Mena, 2001).

En el escarabajo estercolero *Bubas bubalus* Olivier, de actividad crepuscular, se ha estudiado la relación entre la endotermia en el vuelo y su presencia durante los meses más desfavorables desde el punto de vista de las temperaturas: otoño e invierno, en la Península Ibérica. Los resultados han indicado que la biología térmica de *B. bubalus* durante los periodos de no-vuelo es temperatura-sustrato dependiente y se ha podido constatar el mantenimiento de la actividad reproductiva y alimenticia de los imagos de esta especie (Lumbreras et al., 1990), sin que hayan detectado indicios que sugieran que dichas actividades en el interior del excremento o bajo éste, se vean limitadas o condicionadas por las bajas temperaturas imperantes durante los meses más fríos del año (Mena, 2003). Sin embargo, y a diferencia de los músculos de las patas, que pueden funcionar a temperaturas ambientales y corporales variables (Mena, 2000), la musculatura de vuelo de *B. Bubalus* sólo es operativa cuando la temperatura corporal torácica supera los 27-28°C. Con estas características fisiológicas, únicamente una especie que cuente con un sistema de endotermia durante el vuelo, podrá mantener su actividad normal durante los meses de invierno sin que la colonización de nuevas fuentes de alimento se vea comprometida por las bajas temperaturas. En *B. bubalus* la endotermia y la fenología estarían presumiblemente muy interrelacionadas (Mena, 2003).

La capacidad para generar calor interno en las especies de insectos endotérmicos puede suponer una clara ventaja, a la hora de explotar el entorno, sobre las especies no endotérmicas (Mena, 2001a ; 2001b). Los cambios que se producen en las tasa de radiación solar y en la cantidad de calor en las latitudes medias y altas, consecuencia de la estacionalidad, determinan profundas diferencias en las cantidades de calor disponibles, tanto en su distribución diaria como a lo largo del año. Estas variaciones limitan la actividad de las especies a periodos concretos del día y del año.

La endotermia en insectos se describió de forma detallada por primera vez en el coprófago *Geotrupes stercorarius* (L.) (Krogh & Zeuthen, 1941), desde entonces el estudio de la capacidad endotérmica de los coleópteros ha ido en aumento, siendo los

Scarabaeoidea los más extensamente estudiados (Bartholomew & Casey, 1977; Bartholomew & Heinrich, 1978); Caveney et al., 1995; Chappel, 1984; Chown & Sholtz, 1993; Heinrich & Bartholomew, 1979; Lestón et al., 1965; Morgan, 1987; Ybarrondo & Heinrich, 1996).

## **Reproducción y nidificación**

Los Scarabaeinae constituyen un grupo excepcional para el estudio de la evolución del comportamiento reproductor. (Huerta & Halfpter, 2000). Aunque en todas las especies de la subfamilia se presenta la preparación de un nido (acúmulo de alimento relocalizado y protegido, destinado a la alimentación de la progenie), en los distintos grupos hay diferentes formas de nidificar y distintos niveles de protección (Halfpter & Edmonds, 1982).

Uno de los aspectos más notables de la evolución del comportamiento reproductor en los Scarabaeinae es que en varios grupos, no taxonómicamente próximos, aparecen cuidados subsociales. Es decir, la madre y en algunos casos el padre, prolongan los cuidados a la progenie después de la oviposición (Huerta et al. 2003).

Halfpter (1982, 1991, 1997) considera que los cuidados subsociales aparecen como resultado de una combinación de factores ecológicos y elementos comportamentales. Los ecológicos los relacionan con el material alimenticio usado para la nidificación: excremento o carroña, material efímero y concentrado. También con la necesidad de contaminar microbiológicamente el alimento usado para la nidificación con las heces de los padres, integrando un verdadero rumen externo. Y con la protección del nido contra hongos y animales depredadores y cleptoparásitos.

Los elementos comportamentales que han favorecido la aparición de cuidados subsociales son la fuerte tendencia a la cooperación macho-hembra durante la nidificación de todos los Scarabaeinae, más marcada a medida que la nidificación va siendo más compleja y la adquisición por parte de la hembra de la capacidad para elaborar bolas-nido.

La bola-nido es una bola más o menos esférica o piriforme, individualizada, en la que la hembra deposita un huevo. Contiene el alimento suficiente para asegurar el desarrollo de la larva y se transforma en fuerte cápsula de pupación.

La adquisición de la capacidad para fabricar bolas-nido es un paso trascendente en la evolución de la nidificación en los Scarabeidae. Aunque no es exclusiva de las especies subsociales, la casi totalidad de éstas fabrican bolas-nido (Halfpter, 1997). Un último factor interno que predispone a la aparición de cuidados subsociales, es la baja fecundidad característica de los Scarabaeidae y que se acentúa en las especies subsociales.

El primer paso en el proceso de nidificación (escarabajos cavadores que forman un nido subterráneo y compuesto, es decir integrado por más de una bola-nido, en el que se presentan cuidados postoviposición a la progenie, Halfpter & Edmonds, 1982), es la

excavación de una galería inmediatamente en el borde o por debajo del montón de estiércol.

La mayoría de estos escarabajos (de tamaño mediano a grande, incluso muy grande), aprovechan los mojones copiosos y de consistencia pastosa de los grandes herbívoros. Algunas especies son capaces de utilizar el excremento de roedores y de tortugas, nidificando a partir de sus galerías y se conoce el caso de aprovechamiento de detritus del nido de hormigas *Atta* para preparar bolas nido.

La galería termina en una cámara de nidificación espaciosa, generalmente situada a poca profundidad. Puede llegar a estar muy profunda, como respuesta a condiciones de extrema aridez o presencia de mamíferos cavadores depredadores (Halffter & Edmonds, 1982). La cámara del nido es llenada con excremento traído de la superficie. La pareja se establece al iniciarse la excavación de la galería y se mantiene a lo largo de la preparación del nido e inicio del período de cuidados. Una hembra fecundada, puede nidificar sin la colaboración del macho.

Por las diferencias en supervivencia de la progenie entre bolas cuidadas y bolas separadas de la madre, parece indiscutible que los cuidados a las bolas-nido son muy importantes. La hembra también ayuda a reparar las fracturas y fisuras que puedan aparecer en las bolas. La larva desde el interior dispone su propio excremento en la fisura, excremento que la larva alisa en el interior (Lumaret, 1978, 1980). Cuando en un experimento se retira la madre del nido, la etapa del desarrollo con mayor mortalidad es la pupa (Halffter et al., 1966). Evitar la invasión por hongos y conservar la integridad de las bolas-nido (y sus condiciones internas microambientales), son los objetivos primarios de los cuidados maternos post-oviposición (Huerta et al., 2000).

En los Scarabaeidae de nidificación avanzada, pero sin cuidados subsociales (*Phanaeus*, por ejemplo), con los mismos fines, la hembra dispone una fuerte capa de tierra cubriendo la bola-nido, inmediatamente antes de la oviposición (Patrón II de Halffter & Edmonds, 1982).

Otros beneficios de los cuidados subsociales, son señalados por Klemperer (1982b y 1986) como método para alejar intrusos atraídos por el nido. Halffter (1997), comenta que el alejamiento de diversos tipos de depredadores y cleptoparásitos puede ser una función muy importante del comportamiento subsocial que pasa desapercibida en las condiciones habituales de trabajo en el laboratorio (sin estos intrusos), y que sólo puede ser plenamente evaluada en condiciones de campo. En condiciones naturales, pueden presentarse dos tipos de “enemigos” potenciales durante la nidificación: las lombrices de tierra y cleptoparásitos del género *Aphodius*.

La presencia de las bolas-nido parece ser un elemento indispensable para que la hembra permanezca en el nido y lo cuide. Si las bolas-nido son retiradas, la hembra abandona el nido e inicia un nuevo proceso de nidificación (Huerta et al., 1981, Halffter et al., 1982; Klemperer, 1982b). Pero para que los cuidados continúen no basta con las bolas-nido, éstas deben contener crías vivas. Tyndale-Biscoe (1984) encontró en *Copris diversus* que la hembra era capaz de percibir cuando un huevo o larva morían y que utilizaba el estiércol de la bola-nido para agregarlo a las otras bolas que aún contenían huevos o larvas vivos.

En *Copris incertus*, López (1997) señala que cuando se extrajeron los propágulos de las bolas-nido y éstas quedaron vacías, en el 80% de los casos las hembras destruyeron todas las bolas-nido que se encontraban en el nido y en el 20% restante la mayoría de las bolas-nido fueron neutralizadas por las hembras y se presentó una nueva puesta.

La percepción de la madre del desarrollo dentro de la bola-nido es explicado por Klemperer (1982a, 1982b, 1986), en función de que la continuidad de los cuidados maternos depende de un estímulo tipo feromona emitido por el huevo (o por los materiales depositados por la hembra en la celda del huevo antes de oviponer) y después por la larva. La feromona saldría a través del canal poroso de aireación que está en la parte superior de la bola. Klemperer (1986) asocia las atenciones de la madre para mantener erguidas las bolas-nido, al no bloqueo de la salida de feromonas. La comunicación química no excluye que la madre perciba también la actividad de la larva por vibraciones o ruidos provenientes de ésta. No se debe olvidar que en *Copris* y en géneros próximos, *Synapsis* y *Heliocopris*, la estridulación en los adultos es claramente audible (Halffter et al., 1966; Halffter et al., 1982).

La estridulación en *Copris* se ha asociado con la disuasión a extraños a entrar al nido (Klemperer, 1982b), lo cual es especialmente importante durante la preparación del “pastel” de excremento y la división en bolas-nido (Klemperer, 1986). Sin embargo, no se ha explorado la posibilidad de que la estridulación pueda tener otro papel además del antagónico durante la etapa de cuidados al nido, aunque es evidente que para que la madre permanezca en el nido debe haber bolas-nido con propágulos vivos y que ella es capaz de detectarlos. Consideramos además que en la relación madre-nido entran en juego otros dos elementos adicionales: el posible consumo por la madre de excremento larvario que salga por fisuras de la bola-nido y muy especialmente, la reabsorción ovárica.

Es muy difícil observar la cópula en estos coleópteros. En *Copris* se lleva a cabo bajo tierra. Klemperer (1982b), pudo verla en *Copris lunaris* durante la elaboración del nido. Es muy probable que en *C. armatus* la cópula también se presente durante la excavación de la cámara-nido y la elaboración del “pastel”, cuando la pareja se encuentra junta, ya que las hembras aisladas del macho justo antes de iniciarse la excavación de la cámara que contendrá su primer nido, son incapaces de continuar la nidificación (Huerta et al., 1981; Anduaga et al., 1983).

En otras especies, la cópula en las fases iniciales de la nidificación no parece ser la primera cópula que realiza la hembra. *C. incertus*, el primer apareamiento se detectó por la presencia de espermátforo en la vagina o de espermatozoides en la espermateca durante el periodo de alimentación-maduración gonádica, entre los 10 y los 30 días de edad. La segunda cópula ocurrió entre los 50 y 60 días de edad, justo cuando estaba por iniciarse o bien se había iniciado el periodo reproductivo (Martínez et al., 1996).

En las especies de *Copris* donde la fisiología de las hembras ha sido estudiada, se ha observado que la cópula es indispensable para que se desencadene la vitelogénesis final de los ovocitos (Huerta et al., 1981; Anduaga et al., 1983; Klemperer, 1982b; 1986; Anduaga et al., 1987; Martínez et al., 1986). En *C. armatus* cuando las hembras son aisladas de los machos desde la emergencia, los ovocitos inician la vitelogénesis pero posteriormente entran en reabsorción y las hembras no nidifican al no presentarse

la cópula (Anduaga et al, 1983). También fue observado el mismo comportamiento para *C. lunaris* (Klemperer, 1982b), *C. laeviceps* y *C. lugubris* (Klemperre, 1986; Anduaga et al., 1987) en *C. incertus* (Martínez et al., 1996).

La segunda cópula (al inicio del proceso de nidificación), es para la hembra parte del proceso que le asegura la cooperación del macho en el aprovisionamiento del nido. Es también una posibilidad de selección sexual. El proceso de nidificación lo inicia la hembra a la que se asocia un macho que cooperará en la nidificación con el que tendrá lugar la segunda cópula.

Este macho es un macho cooperante y capaz de mantener la unión bisexual y la estabilidad del nido contra machos intrusos. Para el macho cooperante, (esta cooperación consume tiempo e impide realizar otras cópulas), la segunda cópula representa una alta posibilidad de que la cría sea suya. Los espermatozoides de la segunda cópula desplazan a los de la primera hacia el fondo de la espermateca y tiene más posibilidades de fecundar los ovocitos en la inmediata nidificación.

La aparición de cuidados subsociales en Scarabaeinae es respuesta a una determinada conjunción de elementos comportamentales, fisiológicos y factores ecológicos: cooperación entre los sexos, muy baja fertilidad, elaboración de bolas-nido y condiciones muy especiales del alimento (efímero, concentrado y muy codiciado).

Sin embargo, los mismo elementos y factores existen en el caso de otros Scarabaeidae cavadores con nidificación avanzada, pero sin cuidados subsociales. En Scarabaeinae, los cuidados subsociales aparecen como una alternativa comportamental, pero no es la única.

Como posibles ventajas de los cuidados subsociales frente otros Scarabaeina cavadores de nidificación avanzada, pero sin cuidados subsociales (*Phanaeus*, *Ontherus*), podemos enumerar para *Copris*, las siguientes:

- ✎ Preparación del “pastel”, sin enriquecimiento con los excrementos de los padres y lo que esto contribuye al enriquecimiento con microorganismos del alimento destinado a las larvas (Halffter, 1997).
- ✎ Protección de las bolas-nido contra el desarrollo de hongos y la reparación de fisuras.
- ✎ Protección activa (la capa de tierra da una protección pasiva), contra cleptoparásitos y depredadores.
- ✎ Para mantener poblaciones constantes en un medio lleno de competidores, son más convenientes los nidos con muchas bolas-nido. Pero para su fabricación, la hembra necesita excremento depuesto en forma abundante, pastosa y que conserve la humedad por varios días (placa de excremento vacuno) (Huerta et al., 2000).

La nidificación no solo depende de la historia evolutiva de las especies (Halffter

& Edmonds, 1982; Cabrera & Gandolfo, 1996), sino del tipo de suelo y de las estrategias asociadas a este comportamiento (Doube et al., 1988). En suelos de tipo arenoso, como el de playas, se presentan un serie de inconvenientes, en especial la alta tasa de desecación (Barkhouse & Ridsdill-Smith, 1986), evidenciado en varias especies del género *Phanaeus* (Fincher, 1973).

Las características del macrohabitat se han considerado siempre muy importantes a la hora de condicionar la temperatura, humedad y luminosidad del lugar y se sabe que inciden significativamente sobre la composición y estructura de las comunidades de coprófagos (Mohor, 1943). Este fenómeno ha sido ampliamente tratado principalmente en la familia Scarabaeidae, por Howden & Nealis (1975); Nealis (1976); Fincher et al. (1970), para el continente americano y Walter (1977); Doube (1983) y Cambefort (1982, 1986) en el continente africano.

Los estudios ecológicos efectuados en diversas especies de Scarabaeidae, principalmente de zonas tropicales, muestran la dependencia que sobre su actividad y ciclos de vida tienen los factores climáticos asociados a la estación de lluvias. El tipo de vegetación es un elemento que determina su distribución, ya que la calidad y cantidad de la cobertura vegetal determinará las condiciones microclimáticas apropiadas para cada especie (Halfpter & Matthews, 1966; Ridsdill-Smith & Kirk, 1981; Lumaret, 1983; Hanski & Cambefort, 1991; Halfpter, 1991).

En términos generales, los factores ambientales son percibidos por los insectos por vía nerviosa y actúan sobre los centros neuroendocrinos y endocrinos quienes regulan los diferentes procesos implicados en la reproducción (Raabe, 1986). En Scarabaeinae es bien conocido que los ciclos de vida de las especies son dependientes de los factores climáticos (Halfpter & Matthews, 1966; Hanski & Cambefort, 1991). Sin embargo, la regulación de la reproducción por los factores ecológicos ha sido poco estudiada en este grupo. En unas cuantas especies se conoce que la temperatura influye sobre la nidificación así como sobre el desarrollo embrionario y postembrionario (Paschalidis, 1974; Davis, 1977; Klemperer, 1983b; Edwards, 1986a, b; Barkhouse & Ridsdill-Smith, 1986; Tyndale-Biscoe, 1988).

*Canthon cyanellus cyanellus* Leconte, es la primera especie de Scarabaeidae, donde se estudiaron la influencia de los factores ambientales sobre la maduración sexual y los centros endocrinos que la regulan (Martínez & Vazquez, 1995). Esta especie es particularmente óptima para este estudio ya que se conocen varios aspectos de su biología como son el comportamiento reproductor, la actividad del aparato reproductor en hembras y machos y su control por los centros neuroendocrinos y endocrinos, la cópula y el espermatóforo. (Halfpter et al., 1983; Martínez & Caussanel, 1984; Martínez & Cruz, 1988, 1990; Martínez & Montes de Oca, 1988; Martínez, 1992b, c; Cruz & Martínez, 1992; Favila, 1993).

En todas las especies de Scarabaeinae, el desarrollo y la mayor parte de la vida del imago, se lleva a cabo bajo tierra. Por las mismas razones, Edwards (1986a) no considera al fotoperiodo como un factor determinante durante el desarrollo del insecto.

La influencia de la temperatura y de la humedad sobre el desarrollo preimaginal ha sido estudiada en unas cuantas especies de Scarabaeidae. En *Sisyphus* Latreille (Paschalidis, 1974), *Onitis caffer* (Edwards, 1986a, b) y *Onitis alexis* Klug (Tyndale-

Biscoe, 1988), el desarrollo toma más tiempo a bajas temperaturas y baja humedad del suelo.

En *Canthon cyanellus cyanellus* el grado de humedad de la tierra es muy importante para la conservación de las bolas nido (Martínez & Vázquez, 1995). Observaciones semejantes se han efectuado en *Sulcophanaeus carnifex* (Linnaeus) y *Dichotomius torulosus* Eschscholtz (Klemperer, 1983). También se ha visto que la humedad de la tierra influye sobre la producción de bolas nido en *Onthophagus binodis* Thunberg y *Euniticellus intermedius* (Reiche) (Barkhouse & Ridsdill-Smith, 1986). Maelzer (1961) menciona que en *Aphodius tasmaniae* Hope, el grado de humedad del suelo es más importante para el desarrollo de las larvas que la temperatura misma.

Observaciones de campo y laboratorio indican que la población de *Canthon cyanellus cyanellus* puede sobrevivir al invierno en un estado de quiescencia o quizás de diapausa como adultos o en algún estadio del desarrollo (Martínez & Vázquez, 1995). Sólo en *Onitis caffer* se ha demostrado que se presenta una diapausa en el tercer estadio larval y que ésta es inducida por la temperatura (Edwards, 1986).

La maduración sexual y la actividad de los *corpora allata* de los imagos de *C. cyanellus cyanellus* son afectados en ambos sexos por la temperatura, ambos procesos toman más tiempo a bajas temperaturas. La actividad de los *corpora allata* se presenta en forma paralela a la actividad de síntesis de vitelo en el ovario y de secreciones de las glándulas anexas que son almacenadas en los reservorios de las glándulas anexas de los machos (Martínez & Vázquez, 1995).

En los dos sexos de *C. cyanellus*, la temperatura y la humedad deben influir sobre los *corpora allata*, pero no de un modo directo. La *pars intercerebralis* podría presentar modificaciones paralelas a las de los *corpora allata*, como se conoce en esta misma especie (Martínez, 1991). La información del medio ambiente se recibirá primero por la *pars intercerebralis* quien induciría las modificaciones de los *corpora allata*. En los adultos de *Onthophagus binodis* y de *Onitis alexis*, Ridsdill-Smith (1986) ha demostrado que la producción de huevos es afectada por la temperatura, las lluvias, las condiciones del suelo, la densidad de los individuos y las características físicas del alimento.

Cuando un escarabajo coprófago adulto encuentra una fuente de alimento, reacciona de un modo característico: aísla un fragmento bastante importante para satisfacer sus necesidades inmediatas. Este transporte de alimento, constituye el acto central de la estrategia ecológica de la familia Scarabaeidae y ha jugado un rol esencial en la evolución del grupo (Edmonds, 1983).

El transporte del alimento es asegurado por dos mecanismos:

- ✎ introduciendo fragmentos de alimento en una excavación realizada debajo de la fuente de alimento.
- ✎ rodando el trozo de alimento a una determinada distancia de la fuente principal, previamente transformada en una bola de alimento.



Independientemente del método utilizado, el insecto siempre intenta aislar en un lugar seguro, un cierto volumen de alimento para ser utilizado con un fin determinado. El transporte del alimento a un lugar seguro ofrece ventajas ecológicas simples pero de gran importancia como es el hecho de proteger el alimento de una rápida desecación, y de posibles competidores. Esta adaptación del comportamiento ha tenido una profunda influencia sobre la especialización de los Scarabaeidae y ha sido el origen de su estrategia reproductiva.

La evolución de la estrategia reproductiva en Scarabaeidae se caracteriza además por la atención individualizada a la progenie y por consiguiente, su diversificación ha sido canalizada por las especializaciones que resultan en general de un incremento progresivo de la atención parental dedicada a cada uno de los descendientes. El comportamiento nidificador, ha sido considerado como la característica de la evolución ecológica de esta familia (Edmonds, 1983).

Todos los Scarabaeidae conocidos nidifican. En todos ellos, salvo algunos casos aislados, el comportamiento nidificador deriva netamente del comportamiento alimentario, donde el alimento es transportado para la descendencia y no para un consumo individual.

De igual forma que hablábamos de dos estrategias para transportar el alimento, también existen dos métodos de nidificación. Para aquellas formas cavadoras, el producto final del transporte de alimento es una masa de excremento dentro de una cavidad de fondo ciego. Colocando un huevo dentro de esta masa de alimento, la hembra la transforma en una masa reproductiva. De la misma forma, una hembra rodadora, al desovar en una bola de alimento la está transformando en una bola reproductiva.

Los nidos más primitivos comparten características comunes como,




-  ser subterráneos
-  cada reserva de alimento preparada, servirá de aprovisionamiento para una larva

El comportamiento nidificador apareció muy tempranamente en la filogenia de los Scarabaeidae y sin dudas ha sido la respuesta a las presiones ecológicas sufridas por los ancestros de los Scarabaeidae, como la competencia por el recurso y lo efímero de éste. La respuesta a estos problemas ha sido el traslado del alimento y sin dudas la evolución del comportamiento de nidificación.

Todos los coprófagos no nidifican de la misma manera. Se puede convencionalmente, repartir las variantes en un cierto número de esquemas, donde cada uno presenta caracteres importantes que pueden ser interpretados como soluciones a los problemas ecológicos relacionados a la reproducción.




Entre los grupos primitivos de enterradores, la hembra construye varios nidos separados para utilizar a pleno su potencial reproductor. La repetición del proceso de nidificación puede necesitar numerosas excursiones al exterior, lo que puede ser en su medida riesgoso. En consecuencia, es razonable de suponer que un proceso de nidificación que reduce al mínimo la necesarias excursiones al exterior, tendría una

importante ventaja ecológica. Uno de estos medios para lograrlo, sería de proveer las necesidades a más de un descendiente dentro de un solo nido, es decir la construcción de un nido compuesto. Este nido compuesto, además de disminuir los riesgos del medio exterior, presenta otras ventajas:

-  permite una utilización más eficaz de la fuente de alimento
-  reduce el tiempo necesario y la energía consumida en las expediciones de aprovisionamiento
-  aumenta el tiempo disponible para la puesta

La cooperación del macho acelera el proceso de aprovisionamiento y por consecuencia de la puesta. De esta forma, no sorprende, que entre los Scarabaeidae que construyen nidos compuestos, la cooperación entre los sexos es la regla.

El nido compuesto conlleva sin embargo, un problema serio a las larvas, la superpoblación. Para evitarlo, es necesario asegurar el aislamiento de las masas de alimento de manera individual. Este aislamiento se logra mediante diversas estrategias:

-  depositando cada masa de alimento dentro de una ramificación particular del terrario común
-  estableciendo una barrera física (un tapón de tierra, por ejemplo) entre las masas de alimento dispuestas en un mismo terrario
-  combinando las dos estrategias anteriores

Entre las formas más primitivas de nidificación, la única barrera está formada por el propio exceso de alimento que separan las larvas unas de otras. La fabricación de un nido compuesto no solamente introdujo el problema de la superpoblación intraespecífica, sino que también aumenta la concurrencia interespecífica por el espacio necesario para la nidificación, particularmente en los casos de explotación de excretas de herbívoros. Con la aparición de una competencia por el espacio, las ventajas de un método de aislamiento y de protección del huevo y larvas, adquieren un valor selectivo.

Los patrones comportamentales de los Scarabaeidae están influenciados principalmente por las particularidades de su alimento. El estiércol y la carroña son recursos ricos en nutrientes, pero efímeros y discontinuos en el espacio y el tiempo, factores que favorecen la agregación de escarabajos y otros insectos, así como la rápida relocalización del alimento a sitios menos competitivos. La mejor descripción del escenario de competencia que se vive en estos ambientes es el “efecto de prioridad” (Hanski & Koskela, 1977).

Otra característica de esta subfamilia es la reducida producción total de huevos por hembra, generalmente menos de 20 (Halffter & Edmonds, 1981; 1982). La baja producción está asociada a que las hembras de todas las especies de los Scarabaeidae tienen solamente un ovario (Halffter & Matthews, 1966).

El carácter efímero y la distribución en parches del alimento favorecen la agregación y competencia intensa por el recurso (Halffter et al., 1966; Halffter et al., 1982). La respuesta adaptativa principal a estas presiones ha sido reducir las interacciones competitivas a través de dos grandes estrategias de relocalización del alimento.

En la primera, el excremento es guardado en una galería previamente excavada debajo o a un lado de la placa de alimento (especies cavadoras); mientras que en la segunda, un fragmento de alimento en forma de bola es rodado a una cierta distancia y enterrado a poca profundidad (especies rodadoras).

El comportamiento nidificador se originó del comportamiento alimentario en ambos grupos y va desde la construcción de nidos simples, sin cuidado a la prole, hasta la formación de nidos complejos, con varias bolas nido y cuidado a las crías por los padres (cuidado parental). Otro grupo de escarabajos, los endocópridos (Bornemissza et al., 1970), se alimenta y nidifica directamente en la masa de excremento.

El factor principal que permitió el desarrollo del elaborado comportamiento nidificador de los Scarabaeidae fue la relocalización del alimento (enterrarlo o rodarlo), proceso que hace a éste un recurso más estable y predecible en el tiempo y en el espacio.

Los dos mecanismos de relocalización del alimento promovieron la incursión en dos nuevas zonas adaptativas para los Scarabaeidae: la profundidad y la superficie del suelo. La selección natural ha actuado en forma diferente sobre las especies que siguieron cada estrategia; las adaptaciones morfológicas y comportamentales difieren considerablemente en los polos opuestos adaptativos (Fávila, 2001).

El rasgo más destacado de los escarabeidos coprófagos es la gran complejidad de las pautas de comportamiento relativas a la utilización del recurso y la reproducción. El comportamiento reproductivo implica a menudo la formación de una pareja estable en la que existe cooperación para la construcción de un nido, el aprovisionamiento de la despensa larvaria durante periodos más o menos largos e, incluso, ejemplos notables de permanencia de la hembra en la cámara hipogea durante toda la vida de la larva.

Se han presentado distintas síntesis sobre la enorme variabilidad de soluciones adaptativas para la colonización del microhábitat "excremento" que se han generado en la evolución de los escarabeidos coprófagos. Todas las clasificaciones que se presentarán a continuación están claramente relacionadas, pero aún no del todo estructuradas en una teoría evolutiva unificadora.

El primer intento de clasificación del comportamiento reproductivo de los escarabeidos coprófagos fue el de Halffter y Mathews (1966), quienes reconocieron cuatro modelos básicos atendiendo a la secuencia etológica que conduce a la construcción definitiva del nido.

En 1976, Bornemissza recoge tres estrategias básicas de comportamiento, de acuerdo con la localización del nido en relación al excremento y distingue así nidos paracópridos, telecópridos y endocópridos.

Halffter y Edmonds (1982), describieron siete patrones diferentes de nidificación, cada uno con sus variantes peculiares, teniendo en cuenta una serie de rasgos generales como el tipo de aprovisionamiento de la larva, la localización y la complejidad del nido, la disposición, la protección y la manipulación de las masas o bolas-nido, la localización de la cámara de incubación, la cooperación entre los padres y la existencia o no de cuidados maternos (Halffter, 1997).

### **Nidificación endocóprida**

El desarrollo ontogenético completo de estas especies tiene lugar en el excremento. En otros ejemplos, la larva es estrictamente edáfica, ingiriendo directamente partículas de tierra.

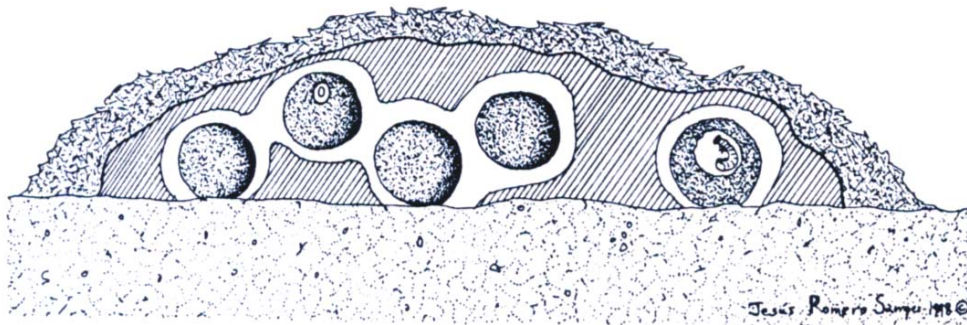


Fig. 2- Esquema de una nidificación endocóprida, tomado de Halffter & Edmonds, 1982.

La hembra deposita los huevos en el suelo sin ningún tipo de nidificación previa y no hay cuidados maternos. La larva es de vida libre. En general, son especies con altas tasas de reproducción. Es la estrategia más generalizada en el género *Aphodius*.

## Nidificación paracóprida

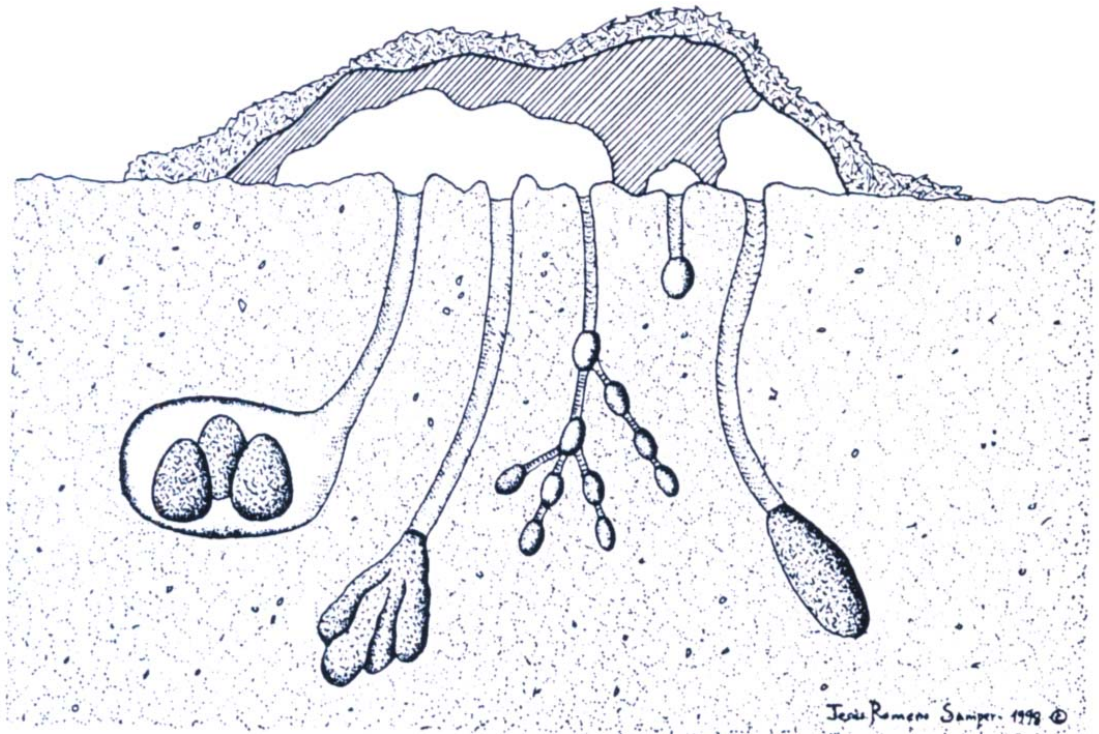


Fig. 3- Esquema de nidificaciones paracópridas, tomado de Halffter & Edmonds, 1982.

Esta estrategia encierra la más variada gama de patrones de alimentación y nidificación, estrategias demográficas que van desde los “R-estrategas” (*Onthophagus*) a los estrictos “K-estrategas” (*Copris*), con bajas tasas reproductivas y comportamientos subsociales muy elaborados.

### **Patrón I** (Halffter & Edmonds, 1982).

Se caracteriza por la construcción de nidos subterráneos y paracópridos simples o en general complejos, muy ramificados, con varias galerías por nido y el abastecimiento de la despensa larvaria con un número variable de masas-nido empaquetadas a lo largo de las galerías.

Cada masa aloja una o varias cámaras de incubación y en el interior de cada una de ellas la hembra oviposita un huevo, con un gasto importante en tiempo y energía (Sowig, 1996).

No existen cuidados maternos a la progenie. Aunque tradicionalmente se ha insistido que en las especies paracópridas la cooperación entre los sexos es escasa o inexistente, se ha sugerido la existencia de una modalidad de cooperación consistente en que el macho y la hembra trabajan independientemente realizando labores diferentes pero complementarias.

Las hembras excavan un nido más o menos ramificado con al menos una masa-nido al final de cada galería. Los machos en cambio, son activos en la superficie, transportando porciones de excremento a la entrada del pozo principal del nido, que son

recogidos por la hembra (*Copris*), (Rommel, 1961, 1967; Klemperer, 1982; (*Onthophagus*), Romero-Samper & Martín -Piera, 1995; Sowing, 1966).

Es un tipo de cooperación más laxa que la de las especies telecópidas y otros patrones de nidificación paracóprida más elaborados. En algunas especies de *Onthophagus*, se han encontrado evidencias experimentales que indican claramente que la participación del macho en la nidificación incrementa el número de descendientes y, de esta forma el éxito reproductivo (Sowing, 1996).

Este patrón es el más común y el que muestra mayor grado de variación. Cambefort (1991) ha distinguido hasta siete tipos de nidos diferentes para las especies paracópidas. En general son especies con altas tasas de fecundidad y las hembras son capaces de construir varios nidos. El aprovisionamiento de masas-nido y la construcción de una cámara de pupación por la propia larva a medida que ella misma va consumiendo su provisión de alimento, son los dos rasgos distintivos de este tipo de nidificación (género *Onthophagus*), (Klemperer, 1982a; Rougon & Rougon, 1982 (a,b); Edwards & Aschenborn, 1987).

### **Patrón III (Halffter & Edmonds, 1982)**

Se caracteriza por nidos compuestos (rara vez contienen una sola bola-nido). Macho y hembra cooperan en la construcción de la cámara subterránea y en el abastecimiento de la despensa larvaria con un “pastel nupcial”. Éste es posteriormente distribuido en tantas bolas-nido como huevos pone la hembra, de manera que cada bola-nido contendrá un solo huevo.

La hembra permanece en el nido hasta la aparición del primer imago, reparando las bolas con sus propios excrementos si es necesario. Las especies aquí incluidas presentan tasas de fecundidad muy bajas y pertenecen a géneros filogenéticamente tan alejados como *Copris*, *Dichotomius* y *Cephalodesmius*.

### **Nidificación telecóprida / Patrón IV (Halffter & Edmonds, 1982)**

Se caracteriza por la relocalización mediante el rodaje de una porción de excremento a una cierta distancia de la fuente original. El nido es simple, telecóprido y subterráneo.

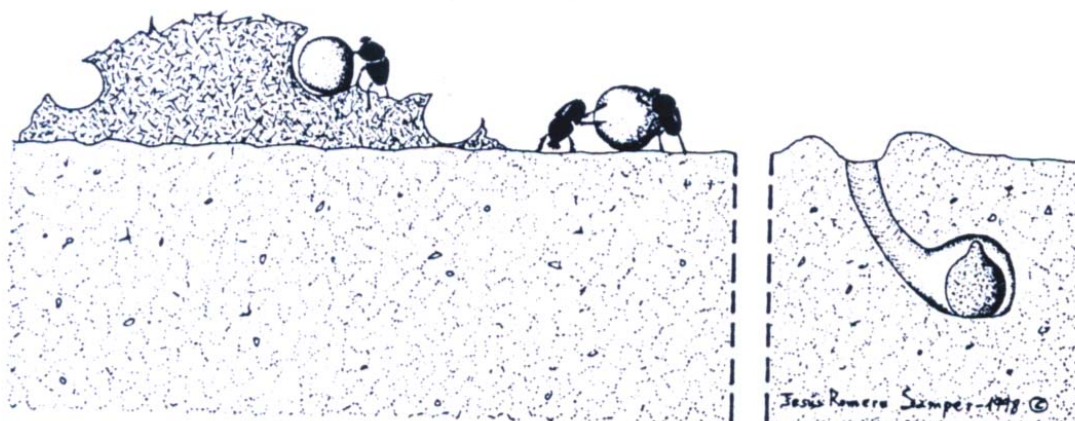


Fig. 4- Esquema de una nidificación telecóprida, tomado de Halffter & Edmonds, 1982.

En general existe cooperación bisexual en el modelado, rodaje y la inhumación de la bola. Si el macho modela y rueda la bola, mientras lo hace, atrae a la hembra y los dos juntos completan el rodaje y enterramiento de la bola. Halffter & Edmonds (1982), indicaron la ausencia de cuidados maternos en las especies rodadoras. Estudios recientes han mostrado que algunas especies africanas de *Scarabeus*, despliegan un comportamiento menos rígido.

Los tipos de nido resultantes de este comportamiento nidificador son estructuralmente los más simples: una única bola es enterrada en el suelo a poca profundidad y no hay nido propiamente dicho. Incluso en algunas ocasiones ni siquiera se llega a elaborar una bola, sino que rueda y entierra una porción más o menos irregular de excremento de la misma forma que si se tratase de una bola.

En las especies que muestran cooperación bisexual durante el rodaje, el macho asume el papel más activo, entierra la incipiente bola-nido a pocos centímetros debajo de la superficie del suelo y copula con la hembra. Tras la cópula los sexos se separan, la hembra remodela la bola dándole una forma de pera y deposita un huevo en el polo más estrecho. El comportamiento telecóprido se conoce solamente en Scarabaeini.

Existe una estrategia alimentaria frecuente en regiones tropicales y subtropicales, donde la competencia por el recurso es más intensa (Cambefort & Hanski, 1991) así como en las regiones áridas, donde la escasez de recurso es extrema (Rougon & Rougon, 1980; Lumaret, 1989). En estos casos es común la práctica del cleptoparasitismo (Paulian, 1943), que atiende no solo a su etimología de origen (aquellas especies de escarabeidos que utilizan las reservas de estiércol almacenadas por otros escarabeidos para su alimentación y reproducción), sino otros comportamientos similares (robo de alimento), pero de orígenes diferentes: hallazgo fortuito del recurso, estrategia facultativa de búsqueda activa y cleptoparasitismo obligado (Martín-Piera & Lobo, 1993).

A medida que se conoce la biología reproductiva de nuevas especies, se van determinando excepciones a los patrones descriptos arriba. La dificultad para encajar los nuevos comportamientos en los modelos teóricos se debe a la plasticidad ecológica y etológica de estos insectos ante condiciones ambientales extremas, especialmente en géneros de enorme diversidad.

Se interpreta la evolución y diversificación del comportamiento alimentario y reproductor de los escarabeidos coprófagos como el resultado de la intensa competencia por el recurso y el espacio que se genera en la explotación del excremento en cuanto a un recurso efímero, impredecible y aleatoriamente distribuido. No obstante, al menos en latitudes templadas, éste no es el único factor estructurador de las comunidades coprófagas (Lobo, 1992). Características ambientales como la estacionalidad y causas históricas (filogenéticas y biogeográficas) son otros tantos factores que nos ayudan a comprender la estructura dinámica y riqueza de estas comunidades (Lobo, 1998).

La consideración de estos y otros factores ecológicos ha promovido otras clasificaciones funcionales de escarabeidos coprófagos. Doube (1990) ha propuesto una clasificación que proporciona un marco conceptual para analizar la estructura de las comunidades coprófagas y el papel de la competencia en dicha estructuración, tanto entre los propios coleópteros coprófagos como entre éstos y otros insectos que también

nidifican en el excremento, especialmente los dípteros. El tamaño también desempeña un papel importante en la clasificación de Doube (1990).

Doube (1990), estableció un sistema de clasificación análoga a la de gremios. Separó a las especies coprófaga en 4 grupos funcionales (GF) de acuerdo a la manera en que utilizan el estiércol. Cada grupo contiene un conjunto de especies funcionalmente análogas entre sí:

**GF I: rodadores.** Invaden el estiércol en las primeras horas. Remueven una cantidad de estiércol equivalente entre 5 a 20 veces su peso. Construyen nidos simples y compuestos; la mayoría de las especies son diurnas y pertenecen a la subfamilia Scarabaeinae.

**GF II: cavadores de gran tamaño (>13 mm).** Construyen galerías de alimentación o de reproducción, de hasta 1m de profundidad, dentro de las primeras 24hs y hasta 6 semanas. Se alimentan exclusivamente del estiércol enterrado. Remueven estiércol de 500 a 1000 veces su peso. Construyen nidos simples o compuestos. Son especies diurnas y nocturnas de la familias Geotrupidae y Scarabeidae.

**GF III: cavadores de pequeño tamaño (< 13 mm).** Construyen nidos simples o compuestos, superficiales o poco profundos. Permanecen dentro de un mismo excremento por varias semanas. Se alimentan en la superficie y del estiércol enterrado. Son especies diurnas o nocturnas, de las familias Scarabaeidae y Trogidae.

**GF IV: endocópridos.** Se alimentan del estiércol en superficie y oviponen libremente (Aphodiidae, Staphylinidae e Hydrophilidae) o dentro de bolas nido (Scarabaeidae). Permanecen dentro de los excrementos por muchas semanas.

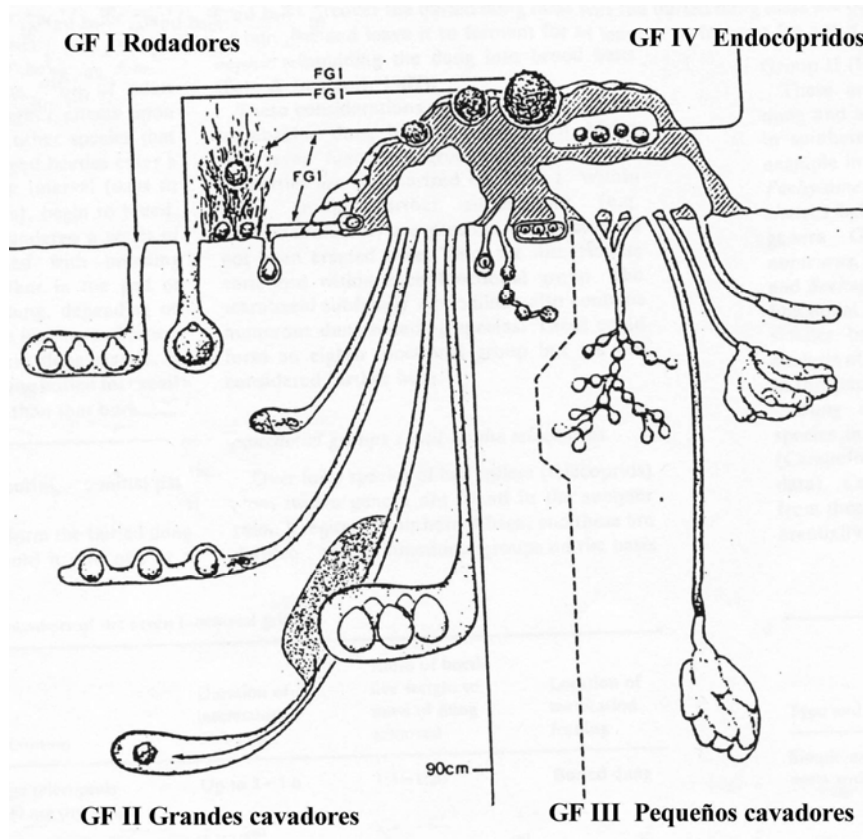


Fig. 5- Esquema mostrando las nidificaciones, según los grupos funcionales, tomado de Doube, 1990.

La clasificación de Doube (1990) constituye una base conceptual para analizar la estructura de las taxocenosis de coleópteros coprófagos. Esta forma de análisis, al ser independiente de la composición de especies, permite comparar comunidades de diferentes hábitats, climas y continentes.

Existe una clara jerarquía de los grupos funcionales en su capacidad de competir por el estiércol. Los grupos competitivamente más efectivos son los rodadores (GF I) y los grandes cavadores (GF II). Cuando estos grupos son abundantes, excluyen a los pequeños cavadores y a los endocópridos (Doube, 1991). Así los grandes rodadores (GF-I) y grandes excavadores (GF-III: paracópridos) son los que más rápidamente eliminan excremento. Los pequeños rodadores (GF-II) son también competidores efectivos. Los que Doube (1990) considera Grupos Subordinados (GF-IV y V) y los que nidifican dentro del excremento (GF-VII: endocópridos) son los que entierran excremento más lentamente durante varios días. Los cleptocópridos (GF-VI) que nidifican en excremento enterrado por otros escarabajos no forman parte de esta jerarquía.

Para comprender el estilo de vida de los escarabajos rodadores, hay que considerar varios aspectos fundamentales de su biología y morfología que los separan de los cavadores.

### **Relocalización del alimento**

Los Scarabaeini transportan y así relocalizan el alimento, rodándolo a diferentes distancias, como respuesta a la desecación rápida y a la fuerte competencia en la fuente de alimentación. Cuando los escarabajos son inmaduros, se presenta la formación y el rodaje de bolas de alimento en forma individual; las bolas de alimento para la nidificación son rodadas por parejas sexualmente maduras (Fávila, 2001).

La posición de rodaje en los rodadores varía, pero el escarabajo generalmente va cabeza abajo con la bola detrás, las patas delanteras sobre el suelo y las otras sobre la bola, con las patas medias tocando ocasionalmente el suelo (posición de empuje). Esta es la posición usual en la subtribu Canthonina.



Durante el rodaje de una bola de alimento para nidificar, el macho generalmente asume la posición de empuje y la hembra se balancea sobre la bola. En otras especies la hembra puede tener un papel más activo en el rodaje, jalando la bola en la posición “tira” (Halffter et al., 1966). El rodaje en los escarabajos es un comportamiento derivado, respuesta a la competencia por alimento inter e intra específica (Cambefort & Hanski, 1991; Bernon, 1981), y estos insectos han sabido explotar la luz polarizada como medio de orientación en su afán de transportar y enterrar la bola de alimento, e incluso responder a situaciones imprevista como la recuperación de su bola frente a un extravío forzado (Byrne et. al., 2003; Birukow, 1953; Geisler, 1961; Fraenkel & Jun, 1961).

### **Cantidad de alimento transportado**

La fuerte presión competitiva en la fuente de alimentación provoca que los escarabajos rodadores corten sólo un fragmento pequeño de excremento o de carroña en forma de bola. Esta es una limitante energética para los adultos, pero lo es principalmente para sus crías, y tiene consecuencias en la evolución de los comportamientos alimentarios y reproductores en algunos grupos como Canthonina (Halffter et al., 1982). Por otra parte la bola de alimento se transforma en el medio donde la gran mayoría de los escarabajos rodadores interaccionan a nivel intrasexual e intersexual. De esta forma, el comportamiento de los escarabajos rodadores gravita en buena parte alrededor de la bola de alimento.

### **Morfología asociada con el rodaje**

Los Scarabaeini han sufrido una pérdida parcial o total de la habilidad para cavar. Aunque la morfología externa de los rodadores es muy variable, algunos rasgos generales se pueden mencionar:

-  El cuerpo es generalmente ovalado como consecuencia, probablemente, de la disminución de las presiones selectivas sobre la actividad de cavar, que son muy fuertes en el caso de los escarabajos cavadores.
-  Las patas, particularmente las tibias posteriores, son estrechas y alargadas lo que facilita la construcción y rodaje de las bolas de alimento (Halffter et al., 1982).

### **Cambios morfológicos a nivel tegumentario**

Hay otras adaptaciones morfológicas asociadas al rodaje de difícil observación, como por ejemplo las glándulas tegumentarias. Pluot-Sigwalt (1982; 1983; 1986; 1988 a,b; 1991; 1995), ha encontrado una gran variabilidad de glándulas esternales con un claro dimorfismo sexual intraespecífico. Las glándulas abdominales están estrechamente relacionadas al comportamiento de los rodadores (Pluot-Sigwalt, 1991; Favila, 2001).

Aunque se desconocen las causas de que no haya dimorfismo sexual aparente en los escarabajos rodadores, este hecho sugiere que el mantenimiento de las relaciones de la pareja y la discriminación del sexo pueden depender más de señales químicas que de visuales (Halffter & Edmonds, 1982). Esto no sería tan claro en los grupos de endo y paracópridos, donde el dimorfismo sexual, condicionaría determinados comportamientos, como la elección de parejas, la construcción de la galería de acceso al nido y el cuidado de la entrada a la misma (Child, 2003; Emlen, 2000; Emlen & Nijhout, 1999; Hunt & Simmons, 1998).

En los Scarabaeinae hay especies en las que los adultos cuidan a sus pupas o larvas por algún periodo de tiempo (Halffter et al., 1966; Halffter, 1977; Halffter et al., 1982; Halffter, 1997). El cuidado parental es una de las posibles respuestas que minimiza las condiciones adversas para la descendencia (Tallamy et al., 1986). Wilson (1975) identifica cuatro condiciones que han promovido el cuidado parental:

- 1- hábitats estables
- 2- ambientes físicos extremadamente duros
- 3- depredación
- 4- recursos alimentarios nutricionales ricos y efímeros

Esta última condición es propia del excremento y la carroña, y entre los escarabajos del estiércol hay especies que cuidan a sus crías. Sin embargo, las presiones selectivas responsables del origen y mantenimiento del cuidado parental en los Scarabaeidae y otros insectos han sido escasamente analizadas (Halffter et al., 1982; Klemperer, 1983; Tallamy, 1984; Tallamy et al., 1986; Crespi, 1990; Crespi et al., 1997; Halffter, 1997). Esto tiene una explicación, la evolución del cuidado parental es un proceso complejo y ninguna hipótesis simple ni una sola ruta evolutiva parecen adecuadas para explicar la diversidad de estrategias de inversión parental en los artrópodos terrestres (Zeh et al., 1985).

La localización del excremento se realiza habitualmente gracias al olor. Esta atracción puede percibirse a varios centenares de metros, y desde el aire, a pleno vuelo. Algunas especies, llegan volando directamente a la masa de excremento, otras se aproximan por tierra, y otras hacen un alto sobre el follaje, a fin de precisar la orientación exacta de la fuente de alimento. El olor juega un papel esencial en la orientación de los coprófagos en la búsqueda de alimento. Sorprende el desarrollo de las sensilas olfativas, sobre la masa antenal, de función selectiva. Próximos a la fuente de alimento, son las sensilas de los palpos maxilares que comienzan a intervenir para intervenir finalmente las sensilas de los palpos labiales principalmente, cuando el insecto queda en contacto con el excremento.

En algunos casos, el coleóptero no es atraído por una masa de excrementos libres, sino por una bola de excremento preparada por otro coprófago, (un individuo de sexo opuesto o de otra especie). Durante la fabricación de la bola, el coprófago impregna una feromona secretada por las glándulas ventrales. Estas feromonas, repelen las moscas, y atraen ya sea al compañero de cópula, para continuar con el proceso de nidificación, o a un individuo del mismo sexo que intentará robarle la bola de excremento (cleptoparasitismo) o para ser transportados dentro de la cámara del nido y allí depositar sus huevos.

Se ha establecido que las glándulas esternales del abdomen de los Scarabaeidae, son tanto más diferenciadas cuanto más complejos son los comportamientos de nidificación. En lugares donde el recurso es escaso las estrategias de abordaje pueden llegar a ser por demás sofisticadas. En Gabón, diversos *Onthophagus* y un *Sisyphus* que habitualmente viven sobre el suelo, pueden llegar a detectar y lanzarse en pleno vuelo para atrapar las deyecciones de los monos arborícolas. Otros inclusive logran asirse del pelaje de del animal y caer junto con el excremento. Estas técnicas, se han desarrollado independientemente en los diversos grupos de Scarabaeidae. En algunos casos se trata de maniobras ocasionales, que no llegan a ser obligatorias, ni permanente. Es el caso de *Onthogini* sudamericanos que viven sujetos al pelaje de simios o tapires. En algunos ejemplos australianos, la relación con el huésped, sin ser obligatoria y permanente, parece sin embargo mucho más frecuente. Un *Onthophagini*, ha desarrollado una estructura tarsal especial que le permite fijarse al pelaje del canguro, del que se apropia su feca en el momento mismo en que es depuesta, antes de caer al suelo, para hacerlo simultáneamente con ella. Sin embargo en determinadas épocas del año, también se lo puede encontrar en las madrigueras de estos marsupiales. Para algunos *Uroxis* y *Trichillum* de Sudamérica, la relación “coprófago-vertebrado” se ha convertido en algo constante y aparentemente obligatoria para el insecto. Estos insectos han sabido regular su periodos de puestas, con los ritmos de cambio de árboles de los edentados arborícolas, único momento en el que estos animales bajan a tierra. El insecto no fabrica en este caso un nido pedotrófico, sino que es la propia feca del edentado que sirve para este fin. *Canthon angustatus* Harold, ha sincronizado sus periodos de actividad con las dos momentos de defecación diaria que tienen los simios, al comienzo y final del día.

### **Consumo directo**

Muchos Scarabaeidae y Aphodiidae utilizan el excremento directamente en su lugar de deposición, para alimentarse o alimentar las larvas, sin que haya lugar ningún tipo de transporte del mismo. Otros al contrario, si consumen excremento en la propia placa, transportan una parte del mismo para ser utilizado en la construcción de sus nidos pedotróficos, otros, también, aseguran el transporte de sus propias reservas de alimento así como la de sus larvas.

El comportamiento de las especies que aseguran la reubicación de las provisiones, no es fijo. La mayoría de las especies pueden, bajo ciertas condiciones de temperatura, humedad y luminosidad, renunciar al transporte y consumir directamente el excremento en su lugar. La insolación juega un papel importante, directa o indirectamente en aquellas especies rodadoras. Aquí, el proceso de desestructuración y modelado de la bola, no tiene lugar hasta que haya una temperatura adecuada y buena luminosidad ambiente.

Cuando no existe un transporte a distancia, la puesta puede realizarse directamente en la masa de excremento, sin otra preparación que la elección de una zona húmeda conveniente y la elaboración de una capa, alrededor del huevo, de excremento “masticado” por la madre. Sin embargo, incluso en los Aphodiidae, donde este modo de puesta es frecuente, ciertas especies, en lugar de desovar directamente en la masa de excremento, cavan pequeñas galerías bajo ella, depositando allí, una bola de excremento conteniendo un huevo. Esta bola primaria asegura el desarrollo del primero e incluso el segundo estadio larval, el tercero debe migrar a la placa de excremento para continuar alimentándose, puede incluso tomar trozos de esta placa y hacerlos deslizar en la galería larval y alimentarse en ella (*Aphodius fossor*).

En otros *Oniticellus* y *Onites*, la madre desova en el interior de la placa de excremento, pero ella elabora verdaderos nidos pedotóxicos. Esto lo consigue, preparando trozos de excrementos, dilacerándolos, comprimiéndolos, impregnándolos de su propia saliva y sembrándolos con micro-organismos. Ella fabrica de esta forma una masa ovalar que será encargada de recibir uno o varios huevos. Las larvas cumplirán todo su desarrollo en el interior de estos nidos.

### **La reubicación del excremento**

La reubicación o transporte, a cierta distancia de la fuente principal, de un trozo de excremento destinado a la alimentación de los adultos o de las larvas, y el enterramiento de este trozo en una cavidad especial, así como su transformación en un nido-pedotrófico, es el resultado de la combinación de tres elementos: la fragmentación, el transporte y la construcción de la galería y la preparación del (de los) nidos.

La secuencia de los actos para asegurar el aprovisionamiento del alimento del adulto o de las larvas no siempre es rígido y no conviene utilizarlo como carácter taxonómico.

### **La fragmentación**

Las técnicas para fragmentar la placa de excremento varían según la forma, dimensiones y consistencia de la misma. Cuando el excremento utilizado está formado de pequeñas masas secas, ovoides, (pelex de ovejas, cabras, antílopes, ciertos roedores y marsupiales), las mismas pueden ser transportadas sin ningún tipo de proceso previo, ya sea aisladamente, o reunidas en un grupo de dos o tres bolitas, como aparecen en su estado natural. El transporte se realiza entre las mandíbulas (*Thorectes*), o entre las tibias y los tarsos posteriores. Cierta número de especies de pequeña talla, incapaces de transportar una píldora entera, pueden fraccionarla y lograr así bolitas más pequeñas (*Gymnopleurus*, *Sisyphus*).

Cuando la placa de excremento es grande, el fraccionamiento puede hacerse de tres formas diferentes:

- 🔪 pueden hacerse cortes sucesivos, pequeños fragmentos, que son trasladados al refugio definitivo, uno tras otro, (*Onthophagus*, *Copris*, *Geotrupes*). Estos grupos contruyen su terrario bajo la placa de excremento (hipocópidos).

👉 pueden obtener un trozo grosero de excremento de la placa, y sin sufrir ningún proceso de modelado, es transportado directamente hasta el nido.

👉 pueden fabricar una bola que es transportada por rodamiento.

Esta bola puede fabricarse de dos maneras diferentes. Cuando la placa y la textura del excremento lo permiten, el insecto aísla una masa de excremento, valiéndose de los dientes clipeales y de las tibias anteriores para cortarla. Una bola, según las especies, debe proveer una ración de alimento a los adultos o permitir la fabricación de uno o varios nidos pedotróficos. Una vez aislada la masa de excremento, es tomada entre los dos patas posteriores para comenzar el movimiento de rodado. Las patas medias, ayudan a dar forma y alisar la superficie de la bola.

Durante el proceso de modelado, la bola está en contacto estrecho con la zona esternal del abdomen del insecto. De esta forma es impregnada de feromonas emitidas por las glándulas tegumentarias.

### **El transporte**

El mecanismo de transporte varía según se trate de un trozo de excremento no preparado o de una bola. El primer tipo es conocido en los Melolonthidae (larvas), Aphodiidae (adultos y larvas), Geotrupidae y Scarabaeidae (adultos). En general, no siempre, está precedido por la preparación de un terrario simple o complejo; en este caso el transporte está dirigido hacia el terrario. Otras veces, el transporte precede al cavado de la galería, y serán los accidentes del terreno o la elección de un lugar determinado lo que determine el enterramiento.

El transporte puede limitarse al enterramiento bajo la masa de excremento o a una implantación en el borde de ésta, o ser a distancia. Cuando ocurre bajo la placa de excremento, en su forma más simple, (Aphodiidae), se realizan pequeños pozos simples bajo la bosta y allí se deposita un huevo en cantidad insuficiente para completar el desarrollo larval, que durante el último estadio deberá alimentarse directamente de la masa de excremento. *Geotrupes*, *Copris* y *Onthophagus*, que entierran también bajo la placa de excrementos, aseguran un aprovisionamiento suficiente para sus larvas, construyendo un verdadero nido pedotrófico. *Eurysternus* cava un cubeta en el borde inmediato de la placa de excremento, que luego va rellenando con bolas. *Pachylomera* construye una larga galería horizontal a partir de los bordes de la placa de excremento.

Lo más habitual es que el transporte implique el alejamiento de la placa de excremento. Entre los geotrupidos, que transportan a distancia los pelex de conejo para aprovisionarlos en un nido, esto se logra con la combinación de movimientos de las mandíbulas, cabeza, parte anterior del tórax y sobre todo de las patas anteriores. Los telecópridos (rodadores), muestran una gran plasticidad en el uso de distintos mecanismos de rodaje, inclusive dentro de una misma especie. Durante los distintos tipos de transporte, la progresión en el rodaje, está asegurada por la combinación de los movimientos combinados de dos pares de patas: anteriores y medianas o medianas y posteriores.

El transporte de bolas ya preparadas, aparentemente más fácil, puede realizarse ya sea empujándola o por tracción. En el primer caso, el insecto se coloca con la cabeza

hacia abajo, detrás de la bola. Toma apoyo en el suelo con sus patas anteriores y sujeta la bola con sus patas anteriores. Las patas medias están en contacto con la bola o el suelo, indistintamente. *Sisyphus* ofrece una variante de esta posición, solamente la cabeza es la que toma apoyo con el suelo, y los tres pares de patas, son los que conducen la bola.

En la tracción, característica de los gimnopleuros, los insectos se colocan con la cabeza en alto, delante de la bola. Las patas primeras y medias sujetan la bola, mientras que las posteriores, reposan en el suelo, asegurando así la tracción, el insecto se desplaza reculando.

Cualquiera sea el método utilizado, el transporte puede realizarse hasta unos 15 metros, no está dirigido hacia un terrario preparado de antemano, sino orientado sensiblemente en línea recta (cuando se ha podido seguir con cuidado el mismo), en sentido ascendente del terreno y en dirección al sol, dependiendo del horario. La bola puede ser rodada por el macho, la hembra o por la pareja, dependiendo de las especies.

### **La preparación de los materiales**

En principio, los nidos pedotróficos comprenden una masa de excremento (o material de origen vegetal, o carroña), preparada por la madre o por los dos padres en común, que recibirá uno o dos huevos, y que luego será enterrado.

Una primera excepción la presentan ciertos *Sisyphus* que fijan su nido a una espiga de hierba al aire libre; los *Eurysternus* cavan una cubeta, también sobre la superficie, en el borde de la placa de excremento y allí depositan las bolas para consumir después del apareamiento y otras ya preparadas para las larvas.

Ciertos *Onitis* construyen un nido pedotrófico que recibe varios huevos, sin ninguna separación que limite las cámaras larvales, sin embargo estas larvas logran su desarrollo sin tocarse unas con otras. En especies de un mismo género, el “pastel” de excremento, puede alojar varios huevos, colocados de forma espaciada; en *Bubas*, el pastel de excremento recibe un huevo en cada uno de sus extremos. Sin embargo de forma general, cada nido pedotrófico recibe un único huevo.

Los materiales utilizados en la construcción del nido, cualquiera sea su origen, son tratados sensiblemente de la misma manera. Son masticados por los padres, dilacerados y homogeneizados; estos proceso, más o menos largos, son acompañados por una impregnación de saliva que aporta las diastasas digestivas y diversos microorganismos (hongos, levaduras, bacterias) lo que asegura un enriquecimiento de la dieta larval.

Una vez preparados los materiales son separados en masas unitarias con dimensiones precisas que recibirá cada una un huevo, próximo a la placa de excremento y por debajo de ella, o en una cavidad especial, revestida interiormente por una capa, mezcla de saliva y de excremento, cuidadosamente alisada por la madre. La cámara que aloja el huevo puede comunicarse al exterior por un orificio con un tapón de material más suelto, o estar cerrado completamente.

El nido pedotrófico presenta dos aspectos bien diferentes. En el primer caso, se rellena una cavidad en “saco ciego”, cavada a partir de una galería subterránea

principal. El nido, salvo en algunos geotrópidos que nidifican en terrenos arenosos, que protegen las provisiones por un grano especial, no disponen ninguna protección. La arquitectura de la cavidad que recibe estos nidos varían según la naturaleza del suelo y las condiciones climáticas. El “saco ciego”, receptor del nido, puede ser único, al final de un túnel más o menos vertical, puede estar dispuesto como perlas de un collar, a lo largo de un túnel, puede incluso ramificarse, formas todas que pueden además combinarse. Muy a menudo una antecámara lateral, con salida independiente, precede la entrada a la galería. En esta antecámara los padres acumulan los materiales extraídos de la placa de excremento, y allí son preparados para luego descenderlos al túnel para formar los nidos.

En el segundo tipo de nidificación, los padres construyen, bajo tierra, una cavidad en la que aportan parcelas de material preparado, con ellas, construyen uno o varios (no más de una docena) nidos siempre provistos de una capa protectora de tierra mezclada con excremento de grosor medio. En necrófagos y en algunos coprófagos, esta capa puede llegar a ser muy espesa, en otros casos puede ser muy fina, casi nula.

Cada nido recibe un huevo, depositado en la parte superior. La forma de los nidos se clasifican en algunos tipos simples:

- ✎ una esfera, característica de los *Hiocopris*, donde la cavidad que aloja el huevo se encuentra en el polo superior.
- ✎ un ovoide, con la cavidad del huevo también en el polo superior (*Copris*).
- ✎ una pera, donde la cámara del huevo ocupa la región más estrecha (*Scarabaeus*). Una variante, formando un “8”, como en ciertos *Canthonina* sudamericanos.

La complicación progresiva de la arquitectura de los nidos va acompañada de una reducción del número de huevos, hasta llegar a algunos *Scarabaeus*, donde cada galería recibe un solo nido. También la aparición de una vida subsocial se desarrolla en dos niveles diferentes, por un lado una cooperación entre los dos sexos para la construcción del nido y la preparación de las reservas; y por otro lado, la aparición de una supervisión de la madre sobre las larvas, cuidado que puede prolongarse hasta la emergencia de los imagos y en la que el macho puede o no participar.

Estos cuidados maternos, pueden consistir en la simple presencia de la madre en el terrario, hasta una actividad intensa, la madre limpia el nido constantemente, repara las bolas que rompen las larvas o las fisuras por desecación. Las señales sonoras y odoríficas pueden ser intercambiadas por la madre y sus larvas durante este periodo. Estos intercambios explicarían el desarrollo de los aparatos estridulatorios de los adultos y de las larvas. Sin embargo, los geotrópidos, poseen tanto las larvas como los adultos, aparatos estridulatorios, pero no se han descrito cuidados maternos.

Cuando uno de los padres o los dos se quedan cerca del nido y aseguran su mantenimiento, en general no se alimentan durante todo el periodo de reclusión. De

igual forma, la ovogénesis y la espermatogénesis se detienen. Esto no ocurre, cuando los padres regresan a la superficie, una vez terminada la construcción del nido.





### **La digestión de los excrementos**

Los coprófagos se alimentan de sustancias que han sufrido una primera digestión en intestino de un vertebrado. No disponen así más que de materiales empobrecidos, pero en parte ya descompuestos. Dos grandes mecanismos son puestos en marcha para optimizar la utilización del recurso. Por un lado, el insecto asocia a la acción de sus diastasas digestivas la de una flora criptogámica y bacteriana intestinal, específica y de microorganismos que actúan directamente sobre la masa-nido. Son estos microorganismos y /o sus productos de digestión los que consume el insecto.

Por otro lado, la larva del coprófago puede practicar una doble digestión. Luego de un primer tránsito intestinal, la larva retoma sus propios excrementos, los ingiere de nuevo y sufre nuevamente los efectos de la acción digestiva de sus diastasas y de diversos micro-organismos. En todos los casos, la larva, desde su eclosión, comienza por roer la pared de la cavidad donde se alojaba el huevo, cuya pared debe encerrar los gérmenes de una microflora particular.

### **Los Scarabaeoidea coprófagos y la estimación de la diversidad biológica**

Implementar una estrategia para el estudio de la biodiversidad se sustenta en cuatro elementos:

-  una definición precisa de la escala geográfica de interés.
-  el uso de uno o varios grupos indicadores (parámetros) de forma apropiada.
-  la implementación de protocolos de muestreo comparables en diferentes condiciones.
-  medidas de diversidad alfa, beta y gama, expresadas de forma conjunta (Halffter, 1998; Escobar & Halffter, 1999).

A pesar de la amplitud del término biodiversidad, el número de especies es la medida más frecuente utilizada, pues representa uno de los elementos más fáciles de medir a diferentes escalas geográficas (Gaston, 1996). En este sentido, un gran número de trabajos muestra que la estructura espacial al nivel del paisaje tiene efectos sobre la riqueza de especies, abundancia y las interacciones de las especies en los ecosistemas y constituye una media para la identificación de áreas prioritarias de conservación (Noss, 1990; Dennis & Ruggiero, 1996). El número de especies no sólo provee una medida de la variedad de formas de vida incluidas en un conteo, provee información de diferentes facetas de esa variedad como son: diversidad funcional (como un descriptor de la cadena alimenticia), diversidad en niveles taxonómicos más altos (géneros y familias) y heterogeneidad espacial de los ambientes (Gaston, 1996).

No todos los organismos sirven como indicador o grupo parámetro y su utilidad depende del contexto en el cual estemos trabajando (Erwin, 1992; Brown, 1991; Pearson & Cassola, 1992; Hafernik, 1992; May, 1992; Prendergast et al., 1993; Olivier et al., 1993; Pearson, 1994, 1995; Margules et al., 1994; Davis, 1994; Weaver, 1995;

Faith & Walker, 1996; Mc Geoch, 1998). Varias características apoyan el uso de los escarabajos del estiércol de la subfamilia Scarabaeinae, como un grupo a ser tenido en cuenta en la realización de estudios de biodiversidad a corto (evaluaciones ecológicas rápidas) y largo plazo (monitoreo):

- ✎ Son fáciles de capturar y de estandarizar protocolos de muestreo (Veiga et al., 1989).
- ✎ Representan un grupo rico en especies jugando un papel destacado en el funcionamiento de los ecosistemas a través del reciclaje de nutrientes y dispersión de semillas. Los Scarabaeidae son muy sensibles a la disponibilidad de recursos y a cambios en la vegetación. Numerosos estudios han demostrado que la mayoría de las especies son estenotópicas con respecto a la cubierta vegetal, existiendo especies características de bosques y otras propias de áreas abiertas (Fávila & Halffter, 1997).
- ✎ Poseen una taxonomía manejable, tienen distribución mundial y se conoce bastante bien varios aspectos de su biología.
- ✎ Responden de forma dramática a la modificación de los ambientes naturales por acción del hombre (Halffter & Favila, 1993; Hammond, 1995; Hammond, 1995; Favila & Halffter, 1997).

Los escarabajos del estiércol vienen siendo utilizados como posibles grupos indicadores de los cambios de la biodiversidad a nivel puntual y a nivel paisaje, debida a cambios antrópicos, (Noss, 1983, 1990, 1996; Franklin, 1993, McNaughton, 1994; Forman & Collinge, 1996; Harris et al., 1996; Miller, 1996; Halffter & Favila 1993; Favila & Halffter, 1997; Halffter, 1998 a,b; Halffter et al., 1995; Forsyth et al., 1998; Halffter & Arellano, 2002; Sasaki, 2003). A pesar de lo mucho que se publica sobre pérdida de especies como resultado de las actividades humanas, son pocos los trabajos que miden los efectos de los cambios antrópicos en distintos grupos, sobre todo en condiciones tropicales (Murphy, 1989; Brown & Brown, 1992; Santos Filho, 1995). La casi totalidad de los estudios están dirigidos a determinar qué ocurre a nivel puntual cuando la vegetación es destruida o es drásticamente reducida en extensión (Klein, 1989; Shure & Phillip, 1991; Holloway et al., 1992; Majer & Beeston, 1996). Generalmente es a nivel paisaje donde ocurren las condiciones que determinan la sobrevivencia o no de una o más especies (Halffter & Arellano, 2002). Se ha estudiado lo que ocurre con los escarabajos del estiércol, tomados como uno de los posibles grupos indicadores de los cambios en la biodiversidad a nivel puntual y a nivel paisaje (Halffter, 1998; Forsyth et al., 1998). Se confrontan los escarabajos del estiércol con distintos escenarios de cambio antrópico, siempre dentro del mismo paisaje: bosque tropical caducifolio (Halffter & Arellano, 2002; Arellano & Halffter, 2003).

Los grupos funcionales establecidos por la manera como usan el recurso alimenticio sirven para establecer diferencias entre las unidades de paisaje. Esto fue aplicado para caracterizar distintos ambientes en el Parque Nacional de Chiribiquete (Colombia). Se pudo relacionar las distintas actividades de los escarabajos con la estructura del suelo y la oferta de recursos, en especial la cantidad de alimento y la

variedad de tipos de excremento, que juega un papel importante en el mantenimiento de las poblaciones de los escarabajos del estiércol. La habilidad competitiva de los cavadores estaría afectada por su sensibilidad al tipo de suelo, influyendo en la rapidez con que las especies pueden enterrar el alimento (Astrid et al., 2003; Escobar, 2000).

Este grupo ha sido de gran importancia en los avances de la medicina forense. Los hábitos necrófagos, han despertado el interés de los entomólogos forenses centrados en conocer la composición de las comunidades de insectos necrófagos en las diferentes etapas de descomposición de los cadáveres, en distintas épocas del año y ambientes (Moura, et al., 1997).

### Preferencias tróficas de los Scarabaeoidea coprófagos

El estudio del comportamiento alimentario de los coleópteros coprófagos ha adquirido una especial relevancia en las últimas décadas, trascendiendo su interés más allá del mero conocimiento científico dadas las reconocidas implicancias de la actividad trófica de estos coleópteros en diversos sectores de la agronomía (Lobo et al., 1990).

Los escarabajos coprófagos se caracterizan por alimentarse de excrementos, principalmente de vertebrados (Díaz, 1997), aunque también pueden consumir carroña, frutas y restos de vegetales en descomposición (Morón, 1984; Hanski & Cambefort, 1991). La ecología de estos insectos está basada principalmente en la explotación competitiva de un recurso alimenticio rico nutricionalmente. Este recurso puede resultar particularmente atractivo para los escarabajos debido a su alto contenido en nitrógeno y fósforo, elementos necesarios dentro de los diferentes procesos metabólicos (Hanski, 1991). El comportamiento coprófago surge en ellos como una especialización de la saprofagia, la cual, se conserva actualmente en algunos grupos de forma exclusiva o combinándose con la ingestión de excremento o carroña (Halffter, 1959).

De acuerdo con Martín & Klein (1984), algunos eventos históricos como la extinción de la megafauna del cuaternario, así como también la distribución uniforme y la corta vida de los diferentes tipos de materia fecal, favorecieron probablemente, la capacidad de los escarabajos coprófagos de explotar recursos alternativos (Gill, 1991; Halffter & Edmonds, 1982; Peck & Howden, 1984; Bustos-Gómez & Lopera, 2003).

Se han registrado diferentes tipos de dietas como los que se alimentan de los “basureros” de hormigas como *Ontherus* (Cambefort, 1991), hongos como *Phanaeus*, *Onthophagus* (Halffter & Matthews, 1966) y *Deltochilum* (Bustos-Gómez & Lopera, 2003), además de algunos casos particulares como los de los escarabajos predadores entre ellos *Deltochilum valgum* (Bates, 1887), que se alimenta estrictamente de diplópodos (Cano, 1998). Recientemente se ha registrado en la selva húmeda del Amazonia, la utilización de huevos abandonados de aves que anidan en el suelo por *Coproghanaeus telamon*. Este escarabajo coprófago parece ser atraído por las sustancias volátiles como el 2-butanone, cresol, indol, eskatol y ácido butírico, componentes químicos de olor semejante a las heces (Pfrommer & Krell, 2004).

La preferencia trófica, junto con los patrones de nidificación, manejo del estiércol y estacionalidad, entre otros, funciona como un mecanismo para reducir la competencia, haciendo que la coexistencia de las diversas especies de la comunidad de escarabajos coprófagos en un área determinada sea posible (Martín-Piera & Lobo, 1996). En el Neotrópico los mecanismos de competencia, junto con los diferentes patrones climáticos y geográficos ha contribuido a la riqueza de especies en esta región (Gill, 1991).

El estudio de las preferencias tróficas de los escarabajos estercoleros, muestra que las características de espacio y tiempo, dimensión corporal y abundancia relativa son factores importantes que determinan la estructura de la comunidad. En especies de bosque, los caracteres de espacio y tiempo son más importantes, mientras que para las

especies de pastizal lo son en peso y dimensiones corporales (Kohlmann & Salvador-Sánchez, 1984; Young, 1979). Los caracteres tróficos junto con la estrategia reproductora, tamaño corporal, cooperación entre los sexos, estructura de la cámara del huevo, horario de actividad así como hábitat, son de importancia para la estructuración de la comunidad. Estudios realizados en una comunidad de Scarabaeidae para un ecosistema de montaña en el estado de Guerrero, México demostró la eficiencia del uso de caracteres tróficos para la caracterización de los agregados de especies de escarabajos estercoleros de esa región (Kohlmann & Salvador Sánchez, 1984).

La composición físico-química de las heces de los animales herbívoros varía de acuerdo a las especies (Hanski, 1987), las condiciones estacionales y la calidad y manejo de las pasturas (Greenham, 1972; Matthiessen, 1982; Ridsdill-Smith, 1986). Importantes variaciones existen en las heces de herbívoros, omnívoros y carnívoros. En muchos casos, las distintas especies de coleópteros Scarabaeoidea, son atraídas de acuerdo a una preferencia específica por algún tipo en particular de excremento (Paulian, 1943). Estudios realizados en África Central demuestran que la explotación del excremento de elefantes, responde más a una necesidad cuantitativa que a preferencias estrictamente cualitativas determinadas por la condicionante de la construcción de los nidos pedotróficos (Walter, 1991). De igual forma este autor, señala una cierta relación entre el tamaño de los coleópteros y la dimensión del recurso, pudiendo ser considerado éste, como un criterio más en la selección del alimento.

Son escasos los estudios que se han llevado a cabo sobre las preferencias tróficas y casi con exclusividad acotados a las heces de mamíferos (Landin, 1961; Rainio, 1966; Desière & Thomé, 1977; Lobo, 1985; Carpaneto & Piatella, 1986; Sánchez-Piñeiro & Ávila, 1991) y de mamíferos domésticos (Nibaruta et al., 1980; Nibaruta, 1982).

De forma general, la fauna de Scarabaeidae tropical, muestra hábitos coprocópro-fagos (Hanski, 1989; Walter, 1983; Halfpter, 1959; Halfpter & Matthews, 1966). En bosques tropicales de Sudamérica y Asia, se constata una especialización en el consumo de carroña y heces, aunque más de la mitad de las especies, aceptan de forma indiscriminada tanto carroña como estiércol (Hanski, 1983; Halfpter, 1991b). También encontramos una fauna adaptada a un determinado tipo de excremento, como son las especies de coprófagos que acompañan a las poblaciones de monos frugívoros de los bosques tropicales de Colombia, (Andresen, 1999; Estada & Coates-Estrada, 1991; Vulinec 2000, 2002). En África sin embargo, donde la carroña no es una oferta habitual para la fauna de escarabajos, ésta se ha restringido de una forma general a la explotación del estiércol de herbívoros y omnívoros (Cambefort, 1991b; Hanski & Cambefort, 1991a; Wasmia & Al-Musalam, 1997).

Las especies de escarabajos estercoleros en Norte América son atraídas de la misma forma por el estiércol de carnívoros, herbívoros y omnívoros, representando una ventaja en el aprovechamiento del recurso (Gordon, 1983). Algunas comunidades, sin embargo explotan de forma exclusiva las heces de herbívoros como de roedores (Anduaga & Halfpter, 1991). Más del 40% de las especies del oeste de los Estados Unidos, aprovechan el excremento de roedores y tortugas (Gordon, 1983), en este país, la fauna de estercoleros utilizan por igual las heces de herbívoros y de carnívoros (Stewart, 1967; Fincher et al., 1970).

Las comunidades de coleópteros estercoleros de la región Paleártica templada, explotan principalmente heces de herbívoros y de humanos, en primer lugar, siendo las heces de omnívoros menos atractivas. Se argumenta que la antigüedad de la transformación antrópica en la Región Paleártica, puede explicar la escasa importancia de la dimensión trófica en la estructura de estas comunidades. Sin embargo, la intervención humana no acaba de explicar la ausencia de una verdadera polifagia, es decir, la colonización indiscriminada de todo tipo de excrementos (Martín-Piera & Lobo, 1996). La fauna de escarabajos coprófagos en esta región, parece no estar adaptada a las heces de carnívoros u omnívoros nativos sino sobre todo de herbívoros (Mysterud & Wiger, 1976; Carpaneto & Fabri, 1983; Hancox, 1991; Halffter & Matthews, 1966). Las especies de coleópteros coprófagos europeos sólo esporádicamente, y nunca de forma exclusiva, consumen carroña (Veiga, 1985; Lobo et al., 1992), y cuando ocurre, es sólo el insecto adulto quien lo consume, asegurándose una fuente importante de nitrógeno (Hanski & Cambefort, 1991).

No obstante las interpretaciones del comportamiento de los coprófagos en una de las principales dimensiones de su nicho ecológico no son en absoluto definitivas, ya a nivel específico son evidentes los vacíos e incluso las contradicciones (Hidalgo et al., 1996; Martín-Piera & Lobo).

En Scarabaeidae, Aphodiidae y Geotrupidae, la micetofagia se presenta ocasionalmente en algunas especies, ya que la coprofagia es la alimentación característica de la mayoría de las especies (Halffter & Matthews, 1966; Halffter & Edmonds, 1982; Hanski, 1991). Muchos de los casos de fungivoría son de géneros y especies coprófagos, (*Aphodius*, *Ceratotrupes bolivari*, Halffter & Martínez; *Oniticellus rhinocerulus*, Bates; *Onthophagus fuscus fuscus* Boucomont, *Onthophagus cochisus* Brown; *Copris klugi sierrensis* Matthews); (Anduaga, 2000).

Los adultos de estas especies aprovechan principalmente los cuerpos fructíferos de los macromicetos *Basidiomyces* del grupo de los agaricales y en menor proporción de *Ascomycetes*. Los escarabajos adultos pueden presentarse desde el inicio de la descomposición, con mayor énfasis cuando los esporóforos se encuentran en plena putrefacción. De acuerdo a las dimensiones de los insectos huéspedes, se pudo observar que las especies de mayor talla (18-20 mm de longitud), se encuentran siempre consumiendo la base de los esporóforos, mientras que las especies más pequeñas (7-11 mm de longitud), se localizan indistintamente en la base, el estípite y el himenio (Anduaga, 2000). Este autor concluye que las especies de Scarabaeoidea que se encontraron consumiendo hongos descompuestos corresponden a especies eurífagas, cuyo adultos presentan hábitos alimentarios amplios: estiércol de ganado bovino, carroña y hongos en putrefacción, mientras que sus larvas conservan la alimentación característica de las subfamilias, la coprofagia (Halffter & Mattheus, 1966; Halffter & Edmonds, 1982; Hanski, 1991). Frente a este patrón de comportamiento trófico, Morón & Deloya (1991), sostienen que la estabilidad de las especies coprófagas, es debida a la disponibilidad de estiércol que se presenta en las áreas de concurrencia de estas especies, donde se mantiene ganado bovino proporcionando un aporte constante y a abundante de estiércol vacuno.

Halffter & Matthews (1966), consideran que no hay una diferencia fundamental entre la copro, necro y micetofagia, puesto que el intestino de los adultos es muy largo y está adaptado a utilizar estos alimentos. Los Scarabaeidae adultos presentan sus piezas

bucales membranosas, apropiadas para ingerir los líquidos y microorganismos que intervienen en el proceso de putrefacción, esta alimentación es referida como coprobionte (Halffter & Matthews, 1971). En las larvas se presenta una alimentación celobionte, es decir que consumen el alimento sólido con un elevado contenido de fibras de celulosa que es digerida en una cámara de fermentación, así como numerosos microorganismos que se desarrollan cuando el alimento es acumulado al ser procesado en un “rumen externo” (masa o bola de alimento de la que come la larva) inoculado del excremento de la madre y la larva (Halffter, 1997).

No se sabe exactamente la dependencia que existe en relación con el consumo de los hongos por parte de los adultos, pero posiblemente los microorganismos y los productos de la fermentación que consumen, participan en la digestión sea directamente como complemento a la dinámica de enzimas digestivas, o indirectamente por el aporte de vitaminas o aminoácidos indispensables en la biogénesis de proteínas enzimáticas que constituyen un elemento importante en el metabolismo del adulto (Arduaga, 2000).

De forma general, en lo que respecta a la preferencia por el consumo de alguna especie en particular de hongo, existe una predilección significativa por las especies del género *Boletus* (Arduaga, 2000; Rodríguez & Guzmán-Dávalos, 1984). De acuerdo con la bibliografía, se han citado 82 especies que han sido colectadas en hongos, incluidas en tres familias, Geotrupidae con 10 especies, Aphodiidae con 3 especies y Scarabaeidae con 69 especies.

De acuerdo con la clasificación que propone Navarrete-Heredia & Galindo Miranda (1997) para la fauna de insectos asociada a esporóforos, se considera que del total de especies referidas, 37 corresponden a la categoría micetófilas saprófagas es decir, insectos facultativos que además de consumir hongos descompuestos se les localiza en otros sustratos en descomposición, como carroña y excrementos. Estas especies han sido registradas en estado adulto en hongos descompuestos, se desconoce la alimentación de la larva y es posible que como en *Onitecellus rhinocerulus*, los adultos pueden ser copro-necrófagos y micetófagos y sus larvas exclusivamente coprófagos. La mayoría de estas especies se encuentran incluidas en el género *Onthophagus*.

En la familia Scarabaeidae, las únicas especies que se tiene la certeza de ser micetobiontes por tener una asociación obligada con hongos son *Onthophagus agaricophilus* de la India (Matthews, 1972); *O. dunningi* de Australia (Bornemissza, 1971b) y *Phanaeus halffterorum* de México (Edmonds 1980), cuyas larvas y adultos se alimentan con hongos. Las 42 especies restantes pueden ser consideradas como micetóxenas, ya que ocasionalmente consumen hongos: (Geotrupidae, con 4 especies, Aphodiidae con 3 especies y Scarabaeidae con 35 especies).

Se admite que una determinada especie está capacitada para consumir excrementos de origen muy diverso (Landin, 1961), pero es obvio que ciertos coprófagos aparecen con más frecuencia o en mayor cuantía asociados a determinados excrementos, siendo interesante precisar si se trata de preferencias ocasionales o si éstas son realmente significativas. En este sentido, los criterios han sido unánimes, es frecuente encontrar especies incluidas simultáneamente en listas de afinidad referidas a excrementos de distinta procedencia o catalogadas indistintamente como eurífagas o estenófagas. Según estas consideraciones, y apoyados en trabajos como los de Rainio

(1966), Fincher et al. (1970), Therond et al. (1971), Desière et al. (1977), Lobo (1985), Carpaneto et al. (1986), Kabir et al. (1990) y Heijerman (1990), cabe pensar que la intensidad con la que el recurso trófico es más favorable en una zona puede resultar desfavorable fuera de ella.

El hecho de que los requerimientos tróficos y ambientales, se hallen estrechamente relacionados y condicionen de forma integrada la fauna presente en un lugar y en un excremento (Halffter et al., 1966), determina que al interpretar las pautas selectivas de los coprófagos se analicen habitualmente junto a las propias características del alimento, factores climáticos (Lumaret, 1988) y edáficos (Lumaret et al., 1987), así como la estructura de la vegetación (Rainio, 1966; Carpaneto, 1986; Lumaret et al., 1987). Menos considerados resultan, sin embargo, ciertos factores de naturaleza biótica (competencia, disponibilidad de recursos, etc.), que pueden ser igualmente decisivos en las respuestas tróficas de los coprófagos pero cuya incidencia es difícil evaluar en condiciones naturales.

No existe una relación estricta entre las especies coprófagas y el modo de alimentarse (Goljan, 1953). En definitiva, en ambientes diferentes pueden desencadenarse respuestas tróficas diferentes. Las condiciones del hábitat se consideran decisivas, pero no sólo ellas son la causa de la variabilidad del comportamiento trófico de los coprófagos.

Diversos *Onthophagus* en ausencia de competencia interespecífica y en situaciones de equilibrada disponibilidad de varios tipos de recurso, muestran pautas selectivas no habituales, confirmando que la actitud que manifiestan los coprófagos en los hábitats particulares, suele ser una muestra simplificada de su aptitud potencial (Hidalgo et al., 1996).

El elevado potencial trófico y en general, gran valencia ecológica son valores adaptativos inherentes a los *Onthophagini* que no sólo les han permitido explotar un amplio espectro de recursos y colonizar una heterogénea gama de ambientes, sino que pueden haber influido decisivamente en la propia diversificación y dispersión geográfica de la tribu.

Bajo cualquier respuesta de los coprófagos ante un recurso trófico, subyace un complejo sistema de interacción entre presiones competitivas (Hanski et al., 1991), adaptaciones fisiológicas y estrategias demográficas (Lumaret, 1978), modelos comportamentales (Halffter et al., 1966; Cambefort et al., 1991) y otras reminiscencias del pasado biogeográfico que hace difícil la comprensión de la situación actual, resultado de un proceso de evolución.

Al margen de la potencialidad trófica de cada especie, factores como la disponibilidad de un recurso concreto, la coincidencia temporal y espacial con otros coprófagos y en mayor grado, las condiciones ambientales, determinan la respuesta alimentaria de las especies, cuyo nicho trófico “real” puede ser una muestra muy simplificada de su nicho trófico “potencial”. Estudios de preferencia trófica realizados en una comunidad de escarabajos coprófagos en un ecosistema de bosque seco tropical de Colombia (Bustos-Gómez & Lopera, 2003) demuestran que frente a una oferta variada de recursos, la mayor parte de los Scarabaeidae aceptaron el excremento omnívoro como recurso predilecto por encima de otras fuentes (carroña, hongos,

estiércol de vaca, estiércol humano y frutas en descomposición). Es posible que estos insectos detecten ciertos compuestos que hacen que las heces humanas sean más atractivas para ellos como el nitrógeno, del cual requieren los adultos inmaduros reproductivamente para el periodo de alimentación y maduración, etapa en la que finalizan el desarrollo de su sistema muscular y las hembras culminan la maduración de sus huevos (Hanski, 1991). Por otro lado, parte importante de la dieta de los escarabajos coprófagos la constituyen las bacterias que se encuentran en los diferentes recursos. El excremento de omnívoro posee una gran cantidad de éstas, las que pueden ser fundamentales dentro del metabolismo de estos insectos. Parte de la elección por el excremento pudo estar determinada por la historia evolutiva de los escarabajos ya que la coprofagia surgió como un hábito alimenticio que estos individuos adquirieron durante al radiación de los grandes mamíferos accediendo a un nuevo recurso en grandes proporciones. El excremento se constituyó en la principal fuente de alimento como recurso alternativo al consumo de material vegetal (Cambefort & Hanski, 1991). Actualmente, algunas familias algo más primitivas que los Scarabaeidae, como Geotrupinae y Aphodiinae, presentan aún una dieta basada en el consumo de materia orgánica vegetal en descomposición.

### El estiércol como recurso

#### El origen de la coprofagia

Entre los coleópteros, la coprofagia caracteriza un conjunto de familias pertenecientes a la superfamilia Scarabaeoidea. La coprofagia aparece de forma esporádica en los Melolonthidae y los Cetoniidae, donde las larvas son normalmente fitófagas para melolontidos o saprófagas, para cetónidos; es más frecuente en Hybosoridae (que también son saprófagos y a veces necrófagos); resulta muy frecuente en Aphodiidae y es prácticamente la regla en Scarabaeidae. En los Geotrupidae, la situación es más compleja, donde una tribu, los Bolbocerini, es mayoritariamente micetofágica, otra, Geotrupini, es a menudo coprófaga, o simplemente saprófaga. Incluso dentro de los Scarabaeidae existen excepciones: necrófagos, frugívoros, micófagos y saprófagos. Algunos Aphodiidae y Scarabaeidae son mirmecófilos o termitófilos.

Entre los saprófagos, los *Oryctes* y géneros vecinos, protegen su huevo de una capa más o menos espesa de desechos vegetales o de humus, cuidadosamente preparada por las piezas bucales, antes de depositarlo en el nicho de vegetales en descomposición. En el género *Strategus* y géneros vecinos, los cuidados maternos van aún más lejos. En *Oryctes*, la madre prepara los huevos en una cámara subterránea que ella aprovisiona con fragmentos de hojas muertas. El comportamiento de *Cephalodesmius* perfecciona la técnica de *Strategus*, ya que el alimento preparado para las larvas es el producto de una fermentación artificial acelerada por una masticación previa y existe además un aprovisionamiento progresivo durante el desarrollo larval. La necrofagia parece ser la regla para los grandes *Phanaeus*, para los *Canthon*, *Deltochilum* y *Pinotus*. La necrofagia de *Canthon* puede acompañarse de una predación previa, para *Deltochilum* este fenómeno se asocia a un verdadero canibalismo. Se conocen especies estrictamente micetófagas, (*Helictopleurus*, *Coptorrhina*, y algunas especies de *Onthophagus*). Entre las especies que se han especializado en el aprovechamiento de frutos, se destaca *Canthidium granivoum*, (México), que construye un nido pedotrófico en forma de copa, con los fragmentos de cotiledones de *Pithecellobium dulce*, mezclados con sus propios excrementos. Estas excepciones afectan un género o una especie aislada, entre otras que son normalmente coprófagas “regulares”. Otras excepciones pueden tener un carácter accidental, y se observan tanto en la naturaleza o en el laboratorio.

Los datos paleontológicos, biogeográficos y sistemáticos, nos muestran que las familias que actualmente se comportan como coprófagas, de manera más o menos absoluta, aparecieron sobre la tierra antes que los mamíferos. Todo parece indicar que estos insectos han sido en el comienzo, consumidores de desechos vegetales en descomposición o de hongos. El pasaje a la coprofagia ha debido ser progresivo.

El estudio de los regímenes coprófagos actuales, puede permitirnos comprender mejor cómo se ha podido llegar a esta extraordinaria especialización de ciertos géneros como *Onthophagus* o *Aphodius*, en relación con la explosión geológica tardía de los ungulados, proveedores dominantes de estos coprófagos. Sabemos que ciertos Scarabaeidae viven a expensas de excrementos de moluscos (*Plesiocanthon*, en Brasil),

otros de tortugas (*Onthophagus falzonii* en Asia Menor; *Copris* aprovecha las heces de *Gopherus* en La Florida), pero son realmente excepciones. Los excrementos de las aves son en general desaprovechados por los verdaderos coprófagos, son aceptados, sin embargo, por tróglidos, catópidos y derméstidos. Los excrementos de lagomorfos y roedores, son consumidos por ptínidos, y no son atractivos para los Scarabaeoidea coprófagos, salvo que la oferta sea muy abundante. Los Aphodiidae, suelen utilizar este tipo de recurso en zonas áridas y sub-áridas.

Los excrementos de carnívoros son poco colonizados. Los de osos, a pesar de su volumen, no atraen a ningún Scarabaeidae específico sino que albergan una fauna generalista. Los excrementos de zorro y perros son más aprovechados por Trogidae y Dermestidae que por Scarabaeidae y Aphodiidae. De forma general podemos afirmar que los excrementos más utilizados por los Scarabaeoidea, son los de diversos ungulados y los de primates: lemúridos, simios y el hombre.

Aparecen así diversos factores que determinan la elección de los excrementos explotados por los coprófagos: el olor, la consistencia y el grado de deshidratación, la naturaleza del sustrato, la cobertura vegetal. En esta elección, los excrementos de los ungulados poseen un lugar esencial de tal forma que se considera la evolución de los Scarabaeidae siguiendo a la de los ungulados en su progresiva conquista de las regiones de sabana.

La coprofagia se presenta como una especialización a partir de la saprofagia y ha sido sustentada por algunos grupos cuyos excrementos fueron los mejor aprovechados, los roedores coloniales en América del Sur, los marsupiales en Australia, los ungulados en el conjunto indo-africano, los primates en Madagascar y posiblemente en América tropical. Quedan aún por establecer los factores de la especialización en los Scarabaeidae de Nueva Zelanda y de Nueva Caledonia.

### **Estructura e interacción del estiércol con el sustrato**

La presencia masiva del ganado doméstico en algunos biomas herbáceos, así como la introducción de estos animales en determinadas regiones geográfica donde no era usual la explotación ganadera por parte del hombre, son causa de la acumulación progresiva de heces en los pastizales. Ello es debido al desequilibrio en una intrincada red de factores, en la que participan en gran medida toda una serie de organismos coprófagos, que regulan la desaparición en el campo de los excrementos de los grandes herbívoros. Esta acumulación de excrementos provoca, asimismo, el auge de diversos parásitos del ganado, los cuales al desarrollar buena parte de su ciclo vital en el excremento, incrementan en número debido a la ausencia de competidores y/o depredadores (Lobo et al., 1990).

Aproximadamente una cuarta parte del alimento ingerido por el ganado retorna al suelo en una pradera pastoreada bajo forma de heces (Olechwicz, 1974; Loiseau et al., 1984). Dichas heces constituyen el principal aporte de materia orgánica en los pastizales y es importante tener en cuenta que de acuerdo a los datos de Sainz Moreno et al. (1985), es posible estimar que dos cabezas de ganado vacuno u ovino producen, respectivamente, 13 y 9 ton/ha de excremento en 200 días de pastoreo.

La aceleración de los ciclos de nutrientes y la multiplicación de la actividad bacteriana, como consecuencia de la presencia de excrementos, ha sido suficientemente demostrada (Davidson, 1981; Marrs et al., 1989; Kayak, 1974 o Andrzejewska, 1974).

La gran cantidad de excrementos depositados en una pradera por la acción del ganado establecido en ella, hacen que desempeñen un papel energético capital en los biomas herbáceos pastoreados y por otra parte, sus características ecotópicas son excepcionalmente favorables a la instalación de una biocenosis muy diversificada. Es importante tener en cuenta que la cantidad de fecas excretadas diariamente varía según el peso y el estado fisiológico del animal. Mac Lusky (1960), estima en 66dm<sup>2</sup> la superficie de suelo en una pradera recubierta diariamente por el excremento de una vaca lechera, lo que correspondería a un depósito anual de aproximadamente 130m<sup>2</sup> de superficie. De acuerdo con Petersen et al., (1956), entre el 6 y el 7% de la superficie del suelo en una pradera, queda libres de placas de excremento a lo largo de 10 años de pastoreo. Al mismo tiempo, el 15% de la superficie es cubierto en cuatro etapas sucesivas. Esto en relación directa con los hábitos gregarios de los bóvidos que defecan generalmente en grupo, luego de cada periodo de rumiación.

La circulación de energía en los procesos catabólicos de las cadenas de detritívoros y descomponedores es muy importante en los suelos de pradera pastoreada, ya que más de la mitad de la energía fijada por los vegetales fotosintéticos, esperará a ser utilizada por saprófagos y descomponedores. En la fase anabólica de la circulación de la energía propia de estos ecosistemas, (las heces acumuladas), tiene un papel primordial el ganado. Los herbívoros domésticos absorben unas 2.000 kcal/m<sup>2</sup> por día, pero devuelven 1.250 kcal/m<sup>2</sup> en forma de materias orgánicas no asimiladas, es decir, más de la mitad de lo que es ingerido por el ganado retorna a la superficie del suelo en forma de deyecciones (bosta, boñiga, placa de estiércol). De forma general se puede concluir que en una pradera sin manejo, la gran mayoría de la materia orgánica muerta proviene casi exclusivamente del excremento del ganado. Este constituye un tapiz similar al que forman las hojas muertas en los bosques, sin embargo con características particulares. En efecto, antes de ser integrada al suelo, la materia orgánica ingerida por el ganado es parcialmente degradada a través de su pasaje por el tubo digestivo del bóvido, los materiales no asimilados y expulsados en forma de excremento son enriquecidos con diversas sustancias, que le confieren precisamente sus cualidades originales. De esta forma este tapiz, alcanza los procesos de mineralización, ya desencadenados dentro del tubo digestivo del bóvido (Desière, 1983).

Además, y debido al gran volumen que representan, así como a su riqueza en materia orgánica y sus condiciones microclimáticas, permiten tanto la acción de los organismos biorreductores del suelo (fundamentalmente bacterias y hongos), como la instalación de una biocenosis específica, variada y enormemente dinámica. Esta fauna coprófila que depende para su subsistencia de los excrementos, ya sea directamente (en el caso de los verdaderos coprófagos) o indirectamente (depredadores coprófilos), puede ser consumida, a su vez, por diversos insectívoros, desviando e introduciendo los elementos químicos de los excrementos en diferentes niveles de las cadenas tróficas de consumidores sucesivos.

Cuando el excremento cae y se deposita sobre el sustrato, produce una modificación en los estratos en que se subdivide el suelo de pradera: hypergaion,

epigaion e hypogaion (Ricou, 1967). El edafotopo pratense queda entonces modificado en varios niveles, para los que Desière (1974) adoptó la siguiente terminología:

- ✎ Primer nivel: formado por la propia placa de excremento y constituye el Eucopros.
- ✎ Segundo nivel o nivel de interfase suelo-excremento, Epicopros.
- ✎ Tercer nivel, comprende el sustrato debajo del excremento o Hypogaion, que sufrirá notables modificaciones tanto físicas o químicas durante el transcurso de la evolución del excremento, y es denominado Hipocopros.

Una vez en el suelo, y debido a su consistencia relativamente compacta, el excremento no puede fluir e infiltrarse entre las plantas acomodándose al relieve del suelo. Por ello, la vegetación queda aplastada debajo del excremento, constituyendo una especie de almohadilla que lo sostiene. Se crea así un epicopros notablemente aireado, que tendrá un papel primordial en la sucesión de los fenómenos biocenóticos.

Por otra parte la homogeneidad que tiene el excremento de los bóvidos inmediatamente después de su deposición, dura breves instantes, diferenciándose posteriormente tres estratos principales en su estructura:

- ✎ La corteza superficial, que se seca rápidamente y se vuelve quebradiza al cabo de algunos días.
- ✎ Debajo de esta corteza se forman microcavidades que contribuyen, junto con el espesamiento progresivo de la corteza, a mantener un medio interno más constante.
- ✎ La zona intermedia, separada físicamente de la corteza por aquellas microcavidades, y que constituye la mayor parte del excremento.
- ✎ Por último una zona profunda, muy compacta y rica en agua (Lumaret, 1975).

Estos tres estratos del excremento muestran notables gradientes de coloración, debidas a diferencias en la oxigenación. La corteza y la zona intermedia están bien aireadas, gracias a la acción de coleópteros coprófilos que excavan una compleja red de galerías en la masa. La zona profunda es, sin embargo, un medio muy reductor. La oxigenación del excremento aumenta progresivamente con la edad de éste, consiguiéndose una buena oxigenación a todos los niveles en las últimas fases de su evolución.

Las características del hábitat que rodea a las boñigas, principalmente el tipo de suelo y la cobertura vegetal, influyen sobre la composición cualitativa y cuantitativa de los agregados de especies de escarabajos coprófagos que viven en ellas (Rainio, 1966; Nealis, 1977; Doube, 1987; Hanski & Cambefort, 1991a; Davis, 1994a,c). El tipo de suelo sobre el que se encuentra depositado el excremento es muy importante en los grupos de escarabajos coprófagos que construyen nidos (Scarabaeidae y Geotrupidae) y

determina en gran medida el éxito reproductivo de estas especies (Sowig, 1995). Sin embargo, no ocurre lo mismo con los escarabajos que desarrollan todo su ciclo en el interior del excremento (Aphodiidae).

La estructura de la vegetación determina tanto la abundancia como la riqueza de especies de los escarabajos coprófagos. La asociación de las especies con un tipo de hábitat determinado parece estar en relación con los requerimientos microclimáticos de temperatura, humedad relativa e intensidad de luz de dichas especies (Landin, 1961; Doube, 1983; Lumaret, 1983). En general se ha observado que las comunidades europeas de escarabajos coprófagos están asociados con los medios abiertos y que un aumento en la cobertura vegetal conduce a una reducción tanto en el número de especies como en su abundancia (Hanski, 1980b; Baz, 1988; Lumaret & Kirk, 1991). Sin embargo, si bien la riqueza de especies puede ser mayor en los hábitats abiertos donde la disponibilidad de recurso es mayor, la distribución de individuos entre hábitats podría variar si las condiciones locales cambiaran. Estos cambios locales en las condiciones ambientales pueden ser de dos tipos:

- a) Espaciales, como ocurre a lo largo de un gradiente altitudinal. La temperatura media del ambiente varía con la altitud (Randall, 1982).
- b) Temporales, como ocurre a lo largo del año debido a la marcada estacionalidad de los climas templados.

Si los requerimientos microclimáticos de las especies determinan su selección de hábitat, estos cambios locales en las condiciones ambientales, deberían influir sobre dicha selección.

Es también importante la afinidad que existe entre determinados tipos de suelo y los diferentes organismos (Nealis, 1977; Lumarte, 1980a; Doube, 1983; Doube & McLennan, 1988; Osberg et al., 1992, 1993). Aún es escaso el conocimiento que se dispone sobre la relación que existe entre la textura del suelo y los patrones de nidificación, el desarrollo de los huevos y de las larvas de los coleópteros Scarabaeidae (Sweetman, 1931; Davidson & Roberts, 1968; Davidson et al., 1972; Fincher, 1973; Gaylor & Franckie, 1979; Brussaard & Slager, 1986; Edwards, 1986a, 1986b. Se ha constatado la disminución de las puestas en suelos muy áridos (Swwetman, 1931; Davidson et al., 1972; Gaylor & Frankie, 1979; Potter, 1983) y Fincher (1973), documenta la elevada mortalidad de huevos para *Phanaeus vindex* Mc Leay, 1819 en suelo muy arcillosos.

Sin embargo, mientras que la desecación puede ser un factor limitante importante en la sobrevivencia de muchas especies, Nealis (1977) señaló que en la naturaleza suelo con altos contenidos de arena necesariamente no se secan más rápido que los suelos con un alto contenido de arcilla y que los suelos arenosos pueden tener poblaciones más grandes de coleópteros que los suelos arcillosos. Los suelos arcillosos pueden secarse y adquirir una consistencia extremadamente dura y permanecer relativamente impermeables al agua por extensos periodos de tiempo mientras que los suelos arenosos son muy permeables al agua y pueden mantener la humedad de las capas subyacentes por capilaridad. En la naturaleza es más probable que la larva se deseque en suelos arcillosos que en suelos arenosos.

Doube (1983), ha sugerido que la capacidad de los suelos de retener agua es un factor más importante que su potencial de desecación, en relación con la mortalidad durante el desarrollo de los estados inmaduros. La baja diversidad de especies y biomasa de los Scarabaeidae en los suelos arcillosos, está relacionada con la tendencia de los suelos arcillosos a quedar anegados en los periodos de fuertes lluvias (Tribe, 1976; Doube, 1983, 1991 ) frente a los suelos arenosos donde el nivel de escurrimiento es mayor.

### **Composición química del excremento bovino**

La calidad del excremento de los bóvidos se comporta como una determinante de la abundancia no sólo de los Scarabaeidae, sino de la mayoría de los otros insectos presentes en el ciclo del estiércol (Merritt & Anderson, 1977).

Las características fisicoquímicas del excremento de los bóvidos, tales como su gran masa, riqueza en agua (86%) y materias orgánicas, son debidas tanto al régimen alimenticio de estos animales como a sus especializados procesos digestivos. Los ruminantes son capaces de digerir grandes cantidades de celulosa, contrariamente al resto de los mamíferos, y ello es debido tanto a la adquisición de una flora bacteriana celulolítica, como al perfeccionamiento en este sentido de su aparato digestivo. Sin embargo a pesar de este sistema complejo de digestión, el excremento contiene todavía más de la mitad de las sustancias ingeridas nada o apenas degradadas.

De acuerdo con Desière (1974), los excrementos de herbívoros son ricos en nutrientes. Estarían formados esencialmente por importantes cantidades de carbohidratos, materia vegetal no digerida (celulosa, hemicelulosa, lignina), residuos (restos celulares del tubo digestivo, materias biliares), productos del metabolismo (secreciones digestivas, productos finales o intermediarios de la digestión no asimilados: CO<sub>2</sub>, CH<sub>3</sub>, H<sub>2</sub>S, variable contenido en nitrógeno, indol, ácidos grasos, aminos, vitaminas y minerales), así como una gran cantidad de microorganismos muertos (Lambourne & Reardon, 1962; Anderson & Coe, 1974; Hughes & Walker, 1970; Greenham, 1972; McBee, 1971; Olechowicz, 1974).

El elevado porcentaje de agua que posee una placa de excremento implica que la materia seca no constituye más que un 14-20% del peso total. Para excrementos de caballo, vaca y oveja, se ha calculado entre un 60 y 90% el porcentaje de agua (Morrison, 1959; Landin, 1961; Greenham, 1972; Olechowicz, 1974). El pH ocuparía un rango entre 6.5 y 8.0 (Fries, 1959; Valiela, 1969).

El contenido de agua así como de fibras, están influidos por las estaciones del año en cuanto a que los diferentes climas afectan la variedad y composición química de los vegetales ofrecidos como alimento (Hughes & Walker, 1970; Greenham, 1972).

La actividad microbiana es la causa mayor de los cambios en la calidad del excremento: bacterias, actinomicetes, mixobacterias, fungi y protozoarios (Harper & Webster, 1964; Lansen, 1971; Lodha, 1974).

### **El microclima de la placa de excremento**

Nealis (1977) plantea que la selección del hábitat está en relación con los requerimientos microclimáticos de la especie para desarrollar su actividad y completar

su ciclo de vida. La temperatura en el excremento de los bóvidos depende tanto de su edad, como del nivel en que se tome ésta. Es máxima en la corteza, decrece progresivamente en la zona intermedia y se hace prácticamente constante en la zona profunda, a nivel de epicopros (Lumaret, 1975). En el momento de su deposición, la temperatura del excremento es del orden de 38°C, bajando rápidamente durante las primeras horas hasta alcanzar alrededor de 25°C en que se estabiliza (Desière, 1974). La temperatura de una placa de excremento expuesta al sol puede aumentar considerablemente bajo la corteza, pero sin que se modifique en la zona profunda. La corteza permite amortiguar las bruscas oscilaciones térmicas del medio exterior, debido a que entre ésta y la zona intermedia existe una cámara de aire.

La débil intensidad de los fenómenos de fermentación es incapaz de elevar la temperatura, por lo que la evolución de ésta en el excremento dependerá de las oscilaciones diarias y estacionales de las variaciones mesoclimáticas de su entorno inmediato: temperatura del suelo, insolación, precipitación, humedad relativa del aire, fuerza del viento, y otros. Por tanto, la amplitud térmica entre la máxima y la mínima en el excremento disminuye en el transcurso de su envejecimiento.

La evolución de las pérdidas hídricas y de peso en excremento de ganado vacuno a lo largo del tiempo, ha sido estudiada por algunos autores como Hammer, 1941; Landin (1961); Treece, 1966; Bay et al., 1969; Greenham, 1972; Desière (1974); Underlhay et al. (1978); De Bast (1980); Karrer, 1991). Dichas pérdidas pueden ser debidas a tres causas fundamentales: la filtración a través del sustrato, la volatilización y la ingestión por parte de la fauna coprófaga.

La cantidad de agua que contienen los excrementos frescos del ganado vacuno es muy elevada, alcanzando un 86% del peso fresco total (Veiga, 1985). Como ocurre con la temperatura, la cantidad de agua depende fundamentalmente de la zona del excremento en que se la tome y de su edad. Es mínima en la corteza y máxima en la zona profunda. Al formarse la corteza, el medio interno queda aislado del exterior y hace que la desecación sea mucho más lenta en esta zona. Esto permite que excrementos de cierta antigüedad alojen todavía una cantidad de agua considerable (Madle, 1934; Underlhay & Dickenson, 1978; Dickinson et al., 1981; Sudhaus, 1981; Lumaret, 1985).

Lobo & Veiga, 1990, midiendo los grados de humedad a diferentes edades de placas de excrementos, han definido cinco estados:

- 👉 **Estado 1:** excremento fresco, todavía sin corteza dura. Este estado incluye excremento desde su deposición hasta que se forma una corteza dura. Porcentaje de agua: 84,7 – 86,0%.
- 👉 **Estado 2:** excremento fresco pero con corteza dura aunque poco espesa. Ya se han formado microcavidades bajo esta corteza, que la aíslan de la zona intermedia. Porcentaje de agua: 79,7 – 83,4%.
- 👉 **Estado 3:** la corteza más espesa y casi completamente separada del estrato intermedio, la diferencia claramente del estado anterior. Porcentaje de agua: 73,6 – 79,3%.

✎ **Estado 4:** la corteza se agrieta por primera vez y se hunde encima de la zona intermedia. Las zonas intermedia y profunda del excremento se confunden y aparecen compactas y unidas al sustrato. Porcentaje de agua: 70,2 – 72,0%.

✎ **Estado 5:** la corteza aparece completamente agrietada y hundida encima del resto del excremento que se confunde íntimamente con el sustrato. Porcentaje de agua: 52,4 – 62,1%.

En estados más deshidratados desaparece prácticamente la fauna coprófaga.

Numerosos autores se han ocupado también de estudiar las diferencias o estados por los que atraviesa el excremento en el curso de su maduración. Mohr (1943) describe seis estados en la evolución de los caracteres físicos del excremento, ya que los estudia desde el momento de su deposición hasta su completa degradación. También Lumaret (1985), midiendo los grados de humedad a diferentes profundidades, definió tres fases en la maduración del excremento, pero admitiendo la existencia de una cuarta que se intercala entre la segunda y la tercera, justo en el momento de espesar la corteza.

Los cambios morfológicos que experimenta el excremento varían considerablemente con respecto a las particularidades del medio ambiente inmediato, así como con las condiciones climáticas reinantes. También Hammer (1941), estudiando dípteros coprófilos en Dinamarca, determina la influencia del clima local sobre las condiciones microclimáticas de una serie de placas de excremento en diferentes condiciones (expuestas, semiexpuestas y cubiertas). Este estudio le conduce a relacionar las variaciones cualitativas de la fauna de dípteros coprófilos con el modo de exposición, y lo explica por las exigencias térmicas e hídricas propias de cada especie.

Desière (1974) afirma que la velocidad de desecación del excremento, y por tanto, de su envejecimiento, depende esencialmente de cuatro factores:

- ✎ factores mesoclimáticos (temperatura, precipitación, fuerza del viento)
- ✎ cobertura vegetal
- ✎ forma y espesor del excremento después de su deposición
- ✎ estructura del suelo subyacente

Numerosos autores coinciden en que los factores climáticos son los más importantes y en particular la temperatura (Weeda, 1967; Marsh & Camplig, 1970; Desière, 1974 Bastiman & Dijk, 1975; Anderson et al., 1984; Barth et al., 1994). La desecación del excremento es tanto más rápida cuanto mayor sea la temperatura media a la que está expuesta. La velocidad de desecación del excremento vacuno es mucho más rápida en medios expuestos, sin cobertura vegetal (Landin, 1961).

La forma y espesor del excremento en el momento de su deposición depende de la actividad del animal en el momento de la defecación. Cuanto más compacto sea, más lentamente se desecará. Por el contrario, si es muy superficial, como consecuencia de haber sido defecada en marcha, se desecará más rápidamente debido al aumento de superficie.

El suelo subyacente juega un notable papel en su desecación, al menos durante los primeros días, ya que el excremento puede perder agua a través del suelo, cuando la evaporación en su superficie se retarda debido a la formación de la corteza (Landin, 1961; Osberg et al., 1994). A una temperatura media similar, la humedad del sustrato subyacente al excremento es la que condiciona en mayor medida la velocidad de envejecimiento de éste (Veiga, 1982).

El tiempo de desaparición del excremento varía notablemente dependiendo de las condiciones climáticas reinantes y el grado de humedad del sustrato. De acuerdo con Lumaret (1985), el envejecimiento del excremento se completa progresivamente entre dos a tres meses y a veces aún más tiempo (para placas de excremento de 20 – 25cm de diámetro y 10 – 15cm de espesor). Las placas de excremento más pequeñas presentan el mismo proceso general, evolucionando más deprisa en el tiempo y en el espacio de tres a cuatro semanas adquiriendo el mismo estado de maduración que las grandes placas en seis o más.

Rougon & Rougon (1979), estudiando la fauna de los excrementos de cebú, en la República de Níger, confirman en once días, la “vida” de estos excrementos, durante la estación seca. Walter (1980), en un trabajo sobre el comportamiento de algunos coprófagos afrotropicales, afirma que un excremento de vaca recién puesto pierde su poder de atracción a los cuarenta y cinco minutos. Al cabo de veinticuatro horas ya no queda prácticamente nada del excremento sobre la superficie del suelo.

Lobo (1991), demuestra que la pérdida de peso en los excrementos tras 12 días de exposición no se relaciona con la temperatura ambiental registrada. Landin (1961), estima que a los 10 días existe un 37% de humedad, lo que supone que un excremento de 1kg terminaría pesando unos 570g aproximadamente. En excrementos vacunos de 1 kg, la pérdida total de peso tras 12 días, no guarda relación directa evidente con modificaciones en la temperatura ambiental media del orden de 3°C. Sin embargo, sí existe relación entre dichas oscilaciones térmicas y la pérdida de peso tras cuatro días, debido a que las condiciones ambientales modifican la evolución temporal de estas pérdidas. Si la temperatura ambiental es mayor, se aceleran las pérdidas de peso en las heces durante los primeros días, posiblemente como consecuencia de una disminución de la capacidad protectora de la “costra” o superficie exterior. La aparición de una moderada fauna coprófila acelera también las pérdidas de peso en los primeros días, de manera similar a como lo hacía la temperatura ambiental. Se estima que entre un 9% y un 25 % de las pérdidas de peso de los tres primeros días se deben a la acción de la fauna coprófaga (Lobo, 1991).

Las pérdidas de peso son menos pronunciadas si las condiciones ambientales son frías. En estos casos las pérdidas de peso se retardan mucho más tempranamente. Underhay et al. (1978), establecen que solo durante el verano, la tasa de pérdida hídrica en las fases tardías es menor que las iniciales. También Landin (1961), comparando la evolución de dichas pérdidas hídricas en habitats forestales y pastizales, observa que éstas se aceleran en un comienzo si las heces sufren mayor exposición. Este fenómeno posiblemente esté influido por algunas de las características físicas peculiares de este tipo de excremento. Como ya se dijo, Landin (1961) ha demostrado que en las heces de ganado vacuno se forma costra en su superficie, que absorbe el calor del sol y retarda las pérdidas hídricas. En un día soleado, dicha costra puede formarse en media hora y

como consecuencia de ello, el microclima de estos excrementos manifiesta una serie de peculiaridades:

- ✎ la temperatura mínima aparece en la costra antes del amanecer para situarse después en el interior del excremento.
- ✎ la temperatura mínima en el interior del excremento es siempre menor que en la superficie.
- ✎ la temperatura máxima en el fondo se alcanza más tarde que en la superficie.
- ✎ a medida que transcurre el tiempo, el retraso en el calentamiento del interior del excremento es menor, así como la diferencia entre la temperatura del aire y la del excremento.

En otros tipos de heces estos fenómenos no ocurren debido a sus mayores superficies de evaporación y sus menores contenidos hídricos (Lobo, 1991).

La existencia de costra disminuye la rápida evaporación que tiene lugar tras la deposición de un excremento de este tipo y, aunque al segundo día, pueden darse entre un 40 % y un 50% de las pérdidas totales, la evaporación de las zonas más internas continúa lentamente después.

El excremento va desecándose en la superficie, la costra superficial se engrosa, protegiendo la parte interna más húmeda, y la deshidratación avanza de afuera hacia adentro. Además el excremento queda fijado al suelo firmemente, a medida que la desecación se produce en la parte externa. Estas cualidades físicas impiden una rápida pérdida de peso en los primeros momentos de insolación. Sin embargo, incrementos de la temperatura ambiental pueden neutralizar el papel protector de la superficie exterior, acelerando el ritmo de desecación cuando el excremento está más hidratado, es decir durante los primeros días.

De esta forma, las pérdidas de peso resultan más continuas durante los primeros días si la temperatura ambiental es mayor. Después, a partir del tercer o cuarto día el grosor de la costra y el menor contenido hídrico del excremento, frenan las pérdidas de peso, que sin embargo, no se detienen (Lobo, 1991). Los excrementos muestran así, dos fases de deshidratación: una primera más temprana y rápida y una segunda tardía y lenta.

La presencia de fauna coprófila, principalmente Scarabaeoidea, acelera las pérdidas de peso durante los primeros días, al igual que lo hacía la temperatura ambiental. Esta fauna circunscribe su actividad a los momentos de mayor hidratación del excremento y por ello, la actuación de una comunidad rica y abundante, podría disminuir notablemente el tiempo de permanencia de los excrementos en el campo.

Otros estudios han evidenciado la influencia faunística en las pérdidas de humedad y peso (Bryan, 1973; Ferrar, 1975; Stevenson et al., 1987b). La acción faunística en los pastizales del norte de Europa, provoca una pérdida promedio de 10% en pastizales del norte de Europa (Brey Meyer 1974), lo que puede suponer la

desaparición de entre un 20–25% de la materia orgánica de las heces en las dos primeras semanas (Holter, 1979). En Estados Unidos, la fauna de escarabeidos es responsable aproximadamente, del 4% de las pérdidas de peso al mes (Fincher, 1981).

En otras ocasiones, el efecto biológico es mucho más elevado. Una sola pareja de *Copris hispanus* (Lin.), puede enterrar 200gr. de excrementos en la Península Ibérica. En Kenya, la acción de los escarabeidos sobre los excrementos de elefante puede hacer desaparecer 1.500 gr. de excrementos en dos horas (Anderson et al., 1974).

En excrementos vacunos de 1kg, la pérdida total de peso tras 12 días, no guarda relación directa evidente con modificaciones en la temperatura ambiental media del orden de 3°C, sin embargo, sí existe relación entre dichas oscilaciones térmicas y las pérdidas de peso tras cuatro días, debido a que las condiciones ambientales modifican la evolución temporal de estas pérdidas. Si la temperatura ambiental es mayor, se aceleran las pérdidas de peso en las heces durante los primeros días, posiblemente como consecuencia de una disminución de la capacidad protectora de la “costra” o superficie exterior.

La aparición de una moderada fauna coprófila (817mg de peso seco), acelera también las pérdidas de peso en los primeros días, de manera similar a como lo hacía la temperatura ambiental. Se estima que entre un 9% y un 25% de las pérdidas de peso del excremento durante los tres primeros días se deben a la acción faunística (Lobo, 1991).

La textura es una variable inherente a la edad del excremento, definiéndose como estados sucesivos de degradación del estiércol, lo que trae consigo un proceso de deshidratación y transformación en función del tiempo de exposición en el medio. La mayor o menor rapidez de este proceso se va a ver influida por variables externas que lo acelerarán o retrasarán. Muchas de estas variables (temperatura, humedad ambiental, horas de insolación, etc.) van a ir ligadas a la época del año (Avila & Fernández-Singler, 1988). Estos autores consideran cuatro estados de textura de excremento, aunque el proceso de degradación de este recurso es continuo:

- ✚ **Textura fresca** (1): corresponde a excrementos recién puestos, cuya consistencia es líquida, no presentando ninguna corteza exterior.
- ✚ **Textura semifresca** (2): se puede apreciar dos zonas, una corteza de consistencia más sólida y el interior, que permanece en estado semilíquido.
- ✚ **Textura semiseca** (3): el excremento ha perdido gran parte de su humedad, por lo que la corteza es más gruesa y seca, y el interior más consistente.
- ✚ **Textura seca** (4): se trata de excrementos altamente deshidratados, en los que tanto la corteza como el interior presentan síntomas de gran sequedad y consistencia.

Desde el punto de vista funcional, en los sistemas de pastoreo se encuentran dos tipos principales de excremento, uno representado por los “pelex” de oveja y las placas de excremento bovino. Estas últimas, utilizables en la superficie del suelo durante un

periodo bastante largo, son empleadas en general durante todas las estaciones del año y preferidas por las especies de tamaño mediano a grande, grandes cavadores (*Geotrupes*, *Copris*, *Bubas*, *Onthophagus*) y por varias especies de Aphodiidae que oviponen en el interior del excremento, en la parte donde la humedad es óptima. Las larvas de los *Aphodius* emigran progresivamente hacia la base del excremento y la ninfosis se completa en el suelo.

Los “pelex” de oveja constituyen por el contrario una fuente de alimento extremadamente transitoria que se seca muy rápido, entre algunas hora y pocos días según las circunstancias. En estas condiciones los escarabeidos han desarrollado diversas estrategias para utilizar este tipo de excremento. Así los *Aphodius* oviponen directamente bajo el excremento en el contacto con el suelo y las larvas a su emergencia cavan ellas mismas una galería que aprovisionan con los excrementos. En ciertos casos la hembra puede cavar pequeñas galerías ramificadas en las que ovipone y que antes habrá aprovisionado con alimento.

La mayor parte de los coleópteros Scarabaeoidea ovipone en la primavera o en el otoño es decir durante los periodos templados y húmedos del año. La actividad en verano es por el contrario muy reducida, de esta forma, la tasa de utilización de los excrementos es variable a lo largo del año, ocasionando la acumulación del estiércol en la superficie del suelo durante varios meses (Lumaret & Kirk, 1987).

### **La biocenosis coprófila**

El excremento representa un polo de atracción para distintos organismos y los escarabajos coprófagos son especialmente atraídos. Para excrementos de elefantes en África del este, se han llegado a contar 4.000 escarabajos en una masa fresca de excremento, a los 15 minutos de depuesto. (Heinrich & Bartholomew, 1979).

Dentro del estudio de los escarabajos coprófagos, uno de los aspectos más tratados es la biocenosis coprófaga y coprófila para distintos tipos de excrementos. En este tipo de trabajos la mayor parte trata sobre las faunas de los excrementos de equino o/y ovino (Galante, 1980;1981; 1982; 1983), Salgado & Delgado (1979); Lobo (1982); Veiga (1982), Fernández-Singler (1986).

Sobre excrementos de otras procedencias como carprino, camello, ovino, roedores, heces humanas, son escasos los trabajos (Howard, 1900; Salgado, 1983; Wasmi & Al-Musalam, 1997), aunque en numerosas obras se hace referencia directa o indirecta a estos hábitats (Veiga, 1986 a,b; Avila & Pascual, 1981; Lumaret, 1978; Paulian & Baraud, 1982). Ávila (1988), ha trabajado en la taxocenosis de excrementos de conejo. Las peculiaridades de este excremento (su pequeño tamaño, su textura fibrosa y el estar agrupados formando letrinas) constituyen a la vez un incentivo y un inconveniente para afrontar el estudio de estas heces.

En las diferentes partes constituyentes de un excremento de herbívoro, o en las zonas próximas, pueden encontrarse concentrados en mayor número que en las zonas no afectadas por el excremento, toda una serie de organismos edáficos de variadas exigencias tróficas, que aprovechan las especiales condiciones de este microhábitat para buscar sus presas, refugiarse o alimentarse sapro-coprofágicamente (oligoquetos, isópodos, colémbolos, ácaros, nemátodos, miriápodos, formícidos, etc. (Laurence, 1954; Thome & Desière, 1975; Nakamura, 1976; Davidson, 1979; Sudhaus, 1981).

Existe, además una fauna rica y variada también de macroartrópodos coprófagos, que en todos o alguno de sus estadios vitales utilizan el excremento como recurso, en muchos casos de forma obligada. Junto a ellos aparecen también depredadores y parásitos más o menos especializados (Kingston, 1977). De esta forma, en conjunto, el microhábitat excremento como recurso, posee una compleja red trófica que varía con las diferentes condiciones microclimáticas del excremento, dependientes de factores como cobertura vegetal, macroclima o edad del excremento (Palmer, 1995).

Los hábitats efímeros, tales como los excrementos de los grandes herbívoros, manifiestan un relevo faunístico a medida que éstos se homogeneizan con el medio circundante, en el que participan principalmente diferentes taxones de insectos. Dicho relevo ha sido denominado microsucesión (Margalef, 1977:750) o sucesión heterotrófica (Hanski, 1987). El término de sucesión heterotrófica se ha establecido porque los organismos implicados en dicho proceso son heterótrofos y por su semejanza con la sucesión autotrófica primaria, es decir, aquella que tiene lugar cuando un área de nueva formación es colonizada por las plantas. Ya son numerosos los trabajos sobre este tema, donde se estudian la aparición de algunos taxones concretos, o de varios de ellos (Mohr, 1943; Rainio, 1966; Freude et al., 1965, 1976; Finné & Desière, 1971, Desière, 1974, 1987; Nakamura, 1975a y b; Kessler & Balsbaugh, 1972; Valiela, 1974; Hanski & Koskela, 1977; Koskela & Hanski, 1977; Hanski, 1980; Mommert, 1989).

Según la clasificación de Connell & Slatyer (1977), los cambios que tienen lugar en la degradación de los excrementos corresponderían a un modelo de facilitación, en el cual existen unas especies capaces de colonizar un medio determinado y su presencia modifica el recurso de tal manera que facilita la aparición de otras especies. En este modelo se incluirían también algunas sucesiones autotróficas primarias.

A pesar de esta similitud aparente entre las sucesiones autotróficas y heterotróficas se pueden establecer una serie de diferencias entre ellas:

1- Según el modelo de facilitación, la competencia entre especies determinaría el curso de la sucesión. Si bien en las plantas existen evidencias que apoyan esta hipótesis (Grime, 1973; 1987; Connell & Slatyer, 1977), en el caso de las sucesiones heterotróficas este hecho raras veces ha sido demostrado (Swift, 1987), y el curso de la sucesión vendría determinado por los patrones de colonización, desarrollo y emigración de las especies implicadas (Doube, 1987b). Entonces la sucesión que tiene lugar en los excrementos se ajustaría mejor a un modelo de tolerancia.

2- La escala de tiempo en la que tiene lugar el proceso sucesional es muy reducida en el caso de las sucesiones heterotróficas y siempre menor que el tiempo generacional de las especies. Por esta razón es difícil que las especies muestren características adaptativas (del tipo estrategias r y k) como ocurre en las sucesiones autotróficas (Lobo 1992d).

3- En la sucesión heterotrófica no se produce un incremento en la complejidad del medio y el proceso sucesional no finaliza con el establecimiento de una comunidad clímax, sino con la desaparición completa del recurso (Connell & Slatyer, 1977; Doube, 1987b; Swift, 1987).

Desde el momento en que una placa de excremento es depositada en el suelo, tiene lugar un proceso constituido por una serie de “oleadas de invasión” que se caracterizan por su composición taxonómica (Mohr, 1943; Wingo et al., 1974; Franch et al., 1990; Desière, 1974, 1987), que se modifican espacio-temporalmente, pero mantienen su constancia respecto a los grupos taxonómicos que las componen.

En primer lugar llegan al excremento diversas especies de dípteros que realizan la puesta antes de que la superficie del mismo se endurezca, a continuación son los grupos de coleópteros que difieren en su aparición en función de sus requerimientos alimenticios, una tercera fase está dominada por ácaros y nematodos y por último, una fase final donde aparecen colémbolos y lumbrícidos. De esta forma la fauna del excremento se va asemejando progresivamente a la fauna edáfica. La segunda oleada de invasión ha recibido mayor atención por parte de los investigadores y el común de los trabajos sobre comunidades coprófagas hacen referencia a ella (Rainio, 1966; Kessler & Balsbaug, 1972; Finné & Desière, 1977; Koskela, 1979; Koskela & Hanski, 1977, Lobo, 1992b). Esta mayor atención se ha debido por una parte, al hecho de que los coleópteros constituyen el grupo dominante en las comunidades coprófagas tanto en abundancia como en habilidad competitiva (Hanski, 1991b), y por otra, a que son los principales agentes desintegradores de excrementos, ya que se alimentan de ellos tanto en estado larvario como en estado adulto (Nakamura, 1975b; Holter, 1975; Lobo & Veiga, 1990). Sin embargo, otros grupos como lumbrícidos y hongos pueden jugar un papel importante en ambientes húmedos (Holter, 1979a;).

La maduración de un excremento de herbívoro tiene lugar de forma diferente según acceda o no a él esta fauna coprófila asociada. La presencia y abundancia de ésta no sólo provoca la desaparición acelerada del excremento en superficie en las épocas más favorables, sino que facilita el sentido aeróbico de los procesos fermentativos que tienen lugar dentro del excremento (Lobo et al., 1990).

Las diferentes condiciones características de las etapas degradativas del excremento son a la vez causa y efecto de la aparición de una serie sucesiva de “oleadas de invasión” por parte de los diferentes grupos de coprófagos.

La etapa sucesional en cada especie o grupo animal viene condicionada por un número variable de factores, cuya actuación conjunta no es aún bien comprendida. Este proceso microsucesional manifiesta una serie de regularidades (Mohr, 1943), que se relacionan con las diferentes curvas de colonización de los grupos coprófagos y predadores. De esta forma la microsucesión transcurre rápidamente en un comienzo y las primeras especies en aparecer poseen ciclos biológicos cortos, menores tiempos de permanencia y adaptaciones obligadas y altamente especializadas, al contrario de las especies tardías más generalistas.

De esta forma cada excremento de bóvido constituye un microhábitat efímero, delimitado y heterogéneo con respecto al medio circundante, en el que se produce un relevo faunístico característico, debido a la participación de algunos taxones altamente especializados hacia la coprofagia. Este carácter peculiar y discreto del recurso excremento, permite investigar su colonización secuencial, sin conceder excesiva importancia a las relaciones tróficas, con los elementos faunísticos de otros hábitats limítrofes (Lobo, 1992).

El contenido en agua de las heces es uno de los elementos que van a determinar la sucesión de coleópteros que explotan el recurso. Cada especie o grupo de especies, sólo puede colonizar la hez dentro de un determinado intervalo de contenidos en agua. Así por ejemplo el límite máximo de tolerancia de este intervalo está asociado a las condiciones fuertemente anóxicas de las heces frescas (Lumaret, 1975).

A partir de un máximo inicial, el contenido en agua va descendiendo más o menos rápidamente en función de la temperatura (pérdida por evaporación) y de las precipitaciones (ganancia) (Koskela, 1972).

El número de individuos en un momento dado vendrá determinado a grandes rasgos, por la temperatura pero sin duda éste es un fenómeno complejo que viene modulado por otros factores. La humedad relativa, la velocidad del viento y las precipitaciones afectan a la cantidad de recurso disponible, provocando desviaciones entre los valores observados y los esperados. Las eclosiones explosivas de especies como *Aphodius foetidus* Herbst, están relacionadas con lluvias intensas después de un periodo seco (Rathcke, 1984; Lobo, 1991).

Si partimos de una situación de equilibrio, tanto entre la biomasa total y el recurso disponible, como entre las abundancias de cada una de las especies que conviven en un momento dado, cualquier variación en la temperatura o la precipitación producirá un cambio en la abundancia relativa de cada una de las especies, pero también cambiará la cantidad de recurso disponible y por lo tanto el número total de individuos. Si la abundancia es función del recurso, este podría ser un factor limitante. Es ésta una de las premisas para la existencia de competencia interespecífica (Mc. Naughton et al, 1984). La preferencia por unas condiciones alimenticias, microclimáticas o reproductivas dadas, así como la acumulación de posibles sustancias repelentes en el excremento o la emisión de otras que actuarían como atrayentes, son algunas de las causas esgrimidas para comprender la secuenciación de las diferentes especies durante el transcurso de la microsucesión (Hanski, 1980b).

Mohr (1943) señala dos características fundamentales de la microsucesión en excrementos:

- 👉 las primeras especies en aparecer suelen presentar ciclos biológicos cortos, presencia reducida y especializaciones notables.
- 👉 la sucesión transcurre rápida al comienzo y lentamente al final.

En general, son diversas especies de dípteros las primeras en acudir tras la deposición del un excremento (Muscidae, Stratiomyidae, Scatophagidae, Sarcophagidae, Calliphoridae, Borboridae y Sepsidae). Durante este primer periodo aún no se ha formado una costra superficial en el excremento, por lo que tanto la emisión de sustancias como la penetración no presentan todavía ninguna dificultad.

Las especies de dípteros acuden al excremento tanto para el acoplamiento y puesta, como para alimentarse (Palmer & Bay, 1983; Sigurjónsdóttir, 1984). La mayoría de estas larvas de dípteros son presa de los coleópteros coprófilos predadores y habitan en la propia masa fecal. Luego de la eclosión, las poblaciones larvales no colonizan de forma inmediata toda la placa. Las larvas jóvenes se quedan en la superficie donde las condiciones de oxigenación son mejores. La formación de una rápida costra en la placa,

determina la creación de un microhabitat superficial recorrido por numerosos corredores de excremento fresco, por donde desembocan las galerías creadas por los coleópteros adultos para su desplazamiento. A medida que la desecación progresa sobre todo a nivel superficial, la masa de larvas migran a las zonas profundas de la bosta. La ninfosis se completa en la región de interfase suelo-placa de excremento, inclusive algunas llegan a pupar dentro del suelo. Es frecuente encontrar en ellas diversas adaptaciones comportamentales y fisiológicas, tendientes a disminuir el tiempo de desarrollo dentro del excremento, como es el caso de diversos grados de ovoviviparismo. Las poblaciones larvianas de dípteros pueden igualar en biomasa el peso del excremento que las sustenta (Laurence, 1954) y, por lo general, pupan luego de tres o siete días, aproximadamente. Su alimentación es coprófaga, excepto en el caso de algunos Muscidae.

Los coleópteros Sphaeridiinae (Hydrophilidae) son también frecuentes y abundantes en las primeras fases tras la deposición del excremento. Suelen aparecer en gran número a las primeras horas, con el excremento fresco y sólo las especies de pequeño tamaño (menos de 4mm) permanecerán en el excremento varios días. Se conocen hábitos depredadores (Mohor, 1943) en los estadios larvianos de algunas especies, sobre larvas y huevos de dípteros, aunque los adultos son considerados como coprófagos.

Otra familia con importante representación en la biocenosis coprófila es la de los Staphylinidae. Dentro de ella existen especies con un régimen alimenticio coprófago, que generalmente alcanzan su máxima abundancia en el excremento alrededor del segundo o cuarto día y especies depredadoras que la alcanzan sobre los seis días (Koskela, 1972; Cabrera & Chani, 2003).

Se puede decir, que en general, el máximo de abundancia y riqueza de aquellas especies coprófagas es anterior al de las depredadoras; es decir, la dinámica de los recursos condiciona la de los consumidores (Hanski, 1980b). Este patrón se cumple en todos los taxones implicados en esta microsucesión y es fácilmente reconocible tanto en los Staphylinidae como en los Histeridae, esta última familia, si bien menos abundante, también aparece en el excremento pasadas las primeras etapas.

En la estación templada, el solapamiento de la aparición de las especies coprófagas y depredadoras alrededor del cuarto día tras la deposición del excremento, hace que se alcance en este periodo el mayor grado de riqueza faunística (Nakamura, 1975). Dípteros y coleópteros dominan en ese momento, tanto en número como en especies.

La actividad depredadora de los coleópteros está bien localizada, pudiendo precisar tres niveles de acción. Primero comienzan su actividad dentro de la costra y sus microcavidades, en la propia masa de excremento y el sustrato subyacente. Mas del 61 % de la actividad efectiva de los Staphylinidae depredadores se localiza en la fase inferior de la costra y en la microcavidades subyacentes a ella (Desière, 1983).

Aquellas especies depredadoras, dependen principalmente del número de huevos y larvas de dípteros y otros coleópteros coprófagos. Luego de una o dos semanas, período tras el cual ya han pupado los dípteros, el excremento se encuentra notablemente seco y disminuido en peso, lo que hace cambiar su composición faunística adquiriendo un

carácter más homogéneo respecto al resto del sustrato, si bien más enriquecida (Nakamura, 1975; Thome & Desière, 1975).

También se ha observado, que la mayoría de los coleópteros coprófilos adultos, durante las primeras horas de la mañana, se localizan de forma preponderante a nivel de la interfase suelo-placa de excremento. Las temperaturas son aún bajas como para permitir una actividad más dinámica en la superficie o dentro de la masa de excremento.

En nuestras latitudes, los Scarabaeoidea coprófagos es el grupo animal con mayor impacto e importancia en la biocenosis coprófila. Por sus notables adaptaciones (Halffter & Edmonds, 1982), así por los beneficios derivados de su actividad enterradora, son considerados la fauna coprófaga por excelencia.

Dentro de esta superfamilia existen tres familias con especies básicamente coprófagas en los estadios imaginales, y en la mayoría de los casos, en los preimaginales: Scarabaeidae, Aphodiidae y Geotrupidae.

Los Geotrupidae entierran el excremento en galerías construidas bajo el mismo (paracópridos). Tienen un tamaño bastante grande (unos 2 cm). Su régimen alimenticio alterna en muchas ocasiones, la coprofagia y la saprofagia.

Los Aphodiidae, de tamaño considerablemente menor, viven en el seno del excremento, consumiéndolo y efectuando la puesta dentro del mismo (endocópridos). En muchos casos, el elevado número de especies y lo abundante de sus poblaciones, los convierte en los principales agentes desintegradores del mismo (Veiga, 1985).

Los Scarabaeidae, constituyen la familia donde los fenómenos adaptativos, originados por la gran competencia existente en torno a una fuente de alimento tan efímero y pequeño, se han manifestado con mayor intensidad. Los cuidados que dispensan los adultos a la puesta, lo reducido en el número de ésta y el hecho de que exista, incluso, reducción ovárica, son algunas adaptaciones que dan idea de su alto grado de especialización.

Las condiciones ecológicas del excremento son la causa principal de la evolución seguida por estas tres familias de Scarabaeoidea, que les ha conducido a una explotación más eficaz de este recurso, tan vital, por otra parte, para el ecosistema praterense. Son, por tanto, agentes primordiales en la regulación de los ciclos de materia y energía en los biomas herbáceos pastoreados.

### Los Scarabaeoidea coprófagos y los ecosistemas de pastoreo

Anderson (1975) señala que el sistema suelo contiene algunas de las comunidades más ricas en especies que se conocen. En algunos ecosistemas, el suelo puede contener más de mil especies en poblaciones que llegan a alcanzar uno o dos millones de individuos por m<sup>2</sup>. Podemos encontrar tres grandes grupos: bacterias, hongos y animales. Con respecto a estos últimos, se ha propuesto una subdivisión en tres categorías (Bachelier, 1971 citado por Lavelle, 1983; Swift et al., 1979), de acuerdo con el tamaño diámetro del animal adulto y su tipo de respiración:

- 1- **microfauna**, constituida por animales acuáticos que viven en el agua que está entre las partículas del suelo; miden menos de 0.1mm (protozoarios, rotíferos y nematodos).
- 2- **mesofauna**, formada por animales de respiración aérea cuyo tamaño oscila entre 0.1 a 2mm (microartrópodos y enquitreidos).
- 3- **macrofauna**, animales de respiración aérea de más de 2mm que viven total o parcialmente dentro del suelo o inmediatamente sobre él. Estos invertebrados pueden incluir más de un millar de especies en un solo ecosistema y alcanzar densidades y biomásas de más de un millón de individuos y más de una tonelada por hectárea, respectivamente (Brown et al. 2001) que se mueven activamente a través del suelo y que pueden elaborar galerías y cámaras en las que viven (lombrices, termites, hormigas, grillos, etc.).

La macrofauna del suelo o edáfica está constituida por organismos que pasan toda o una parte de su vida sobre la superficie inmediata del suelo, en los troncos caídos y la hojarasca superficial y bajo la superficie de la tierra, incluyendo a los invertebrados visibles a simple vista. Estos organismos pueden incluir más de un millar de especie en un solo ecosistema y alcanzar densidades y biomásas de más de un millón de individuos y más de una tonelada por hectárea, respectivamente. Para vivir en el suelo, estos organismos, han tenido que adaptarse a un ambiente compacto, con baja concentración en oxígeno y luminosidad, pocos espacios abiertos, baja disponibilidad y calidad de alimento y fluctuaciones microclimáticas que pueden llegar a ser muy fuertes (Lavelle et al., 1992).

La macrofauna puede subdividirse en organismos epigeos, endogeos y anécicos presentando cada categoría un papel diferente en el funcionamiento del ecosistema edáfico, aunque miembros de una misma categoría (endogeos), pueden también tener efectos distintos sobre el suelo ( compactantes y descompactantes (Lavelle, 1997)).

Los epigeos viven y comen en la superficie del suelo; la mayor parte se alimentan de la hojarasca (macroartrópodos detritívoros), otros comen plantas vivas y otros son predadores. La función primordial de los epigeos es fragmentar la hojarasca y promover su descomposición.

Los endogeos, viven en el suelo y se alimentan de materia orgánica o de raíces. Debido a la baja cantidad y calidad de los recursos nutritivos del suelo, suelen seleccionar partículas más ricas en C y tienen que ingerir grandes cantidades de suelo para alimentarse, produciendo consecuentemente amplias galerías y abundantes excretas de diferentes tamaños y composiciones físico-químicas y biológicas. Las galerías pueden llegar a ser muy profundas y representar una parte importante de la macroporosidad del suelo. Las excretas pueden estar depositadas dentro del suelo o en la superficie y a veces son concentradas en forma de nidos.

Los anécidos se alimentan de hojarasca de la superficie, de estiércol de ganado y de excretas de otros invertebrados. Viven en el suelo formando redes semi-permanentes de galerías y a veces nidos como vivienda y lugar para acumular recursos. Para construirlos, ingieren o transportan grandes cantidades de suelo que alteran la agregación del mismo y producen galerías abiertas hacia la superficie del suelo que promueven la oxigenación e infiltración del agua.

Algunos individuos o grupos de la macrofauna pueden actuar como ingenieros del ecosistema (*sensu* Jones et al., 1994), al realizar cambios físicos en el suelo que controlan la disponibilidad de los recursos para otros organismos edáficos, incluyendo las plantas y sus raíces. Con su actividad los ingenieros crean estructuras físicas biogénicas que ejercen un efecto regulador sobre los organismos menores a través de:

- ✎ la competencia por los recursos, principalmente materia orgánica
- ✎ la activación de la microflora edáfica
- ✎ su influencia en el ciclo del carbono y la disponibilidad de nutrientes
- ✎ cambios en la actividad rizosférica, como el crecimiento de raíces y de poblaciones de organismos rizosféricos (Lavelle et al., 1997; Brown et al., 2000).

Estos organismos ejecutan múltiples funciones en el ecosistema y pueden ser divididos en varias clases, usando diversas clasificaciones funcionales (Brown et al., 2001). La comunidad de los agroecosistemas de labor (cultivos anuales) es muy pobre y contiene biomasa total mucho menor que otros ecosistemas como el de sabanas, por ejemplo (Fragoso & Brown 2000).

El suelo es el sistema clave en el funcionamiento de los ecosistemas terrestres. En él se llevan a cabo dos procesos vitales: la descomposición y el flujo de nutrientes. Estos procesos son controlados principalmente por la actividad biológica, la cual depende en última instancia de la temperatura y la humedad.

La descomposición constituye uno de los procesos más importantes en los ecosistemas por su aporte de nutrientes al suelo (Putman, 1883; Hanski, 1987b; Aber & Melillo, 1991), por su repercusión en el presupuesto global de carbono debido a la cantidad de este elemento que regresa a la atmósfera como consecuencia de la respiración de los desintegradores, (Aerts, 1997), y porque a través de la propia cadena de desintegradores fluye una cantidad importante de energía que, dependiendo del estado sucesional del sistema, puede acumularse en mayor o menor medida en el suelo como mantillo y humus (Álvarez-Sánchez, 2001).

El modelo general de la descomposición (Singh & Grupta, 1977; Swift et al., 1979), propone que los recursos que entran al suelo pasan por cuatro etapas: trituración: o fraccionamiento de los tejidos; lixiviación que implica la pérdida de los compuestos más solubles por medio de la corriente de agua; catabolismo (incluyendo la mineralización y la humificación), referido a la transformación que realiza la microflora de los compuestos orgánicos a su forma orgánica, de tal manera que los nutrientes puedan ser utilizados nuevamente por las plantas y completándose así el ciclo de nutrientes y finalmente la humificación, es decir, la neoformación de materia orgánica por los microorganismos. Estas fases se presentan simultáneamente, y al final del proceso los microorganismos usan compuestos de carbono tanto para biosíntesis como para abastecimiento de energía (Paul & Clark, 1996). Los dos primeros son modulados por la actividad biológica, mientras que el tercero depende enteramente de la precipitación. En este modelo, el recurso entra al sistema y es fragmentado, transformado enzimáticamente y lavado en repetidas ocasiones.

El clima, (particularmente los regímenes de temperatura y precipitación), es el principal factor que regula el proceso de descomposición, el cual actúa conjuntamente con la propia fauna desintegradora y finalmente, con las propiedades físicas del suelo (que favorecen la actividad de los desintegradores, tales como la porosidad, aireación y contenido de materia orgánica (Couteaux et al., 1995), y la regulación biológica a través de las interacciones entre macro y microorganismos del suelo (Lavelle et al., 1993).

Los artrópodos juegan un rol integral en la descomposición y el reciclaje de nutrientes (Bornemissza, 1956; Moore et al., 1988). No solo en los agroecosistemas sino en los ecosistemas en general se da por hecho que la biodiversidad asegura la multiplicidad de funciones de los organismos, pero no hay datos que apunten a saber que relación existe entre la tasa y eficiencia de estas funciones y la biodiversidad de los organismos del suelo (Giller et al., 1997). En este tipo de ecosistemas, la biodiversidad del suelo podría contribuir a la capacidad productiva del sistema asegurando la mineralización de nutrientes y manteniendo las funciones del suelo y su resistencia a los riesgos ambientales.

Los excrementos de vertebrados depositados de modo natural en el campo, particularmente los de herbívoros domésticos, constituyen un polo energético capital en los biomas herbáceos pastoreados. Sus características físicas y biológicas son excepcionalmente favorables para la instalación de biocenosis ricamente diversificadas y tróficamente interconectadas. Esta conjunción de factores bióticos y abiótico, permite considerar al excremento como un auténtico “microsistema” (Desière, 1983, Lobo et al., 1988, 1989).

Los invertebrados terrestres juegan un papel importante en la productividad de los agroecosistemas, no sólo como plagas o vectores patógenos, sino también como benefactores por su capacidad de alterar el ambiente superficial y edáfico en el cual se desarrollan las plantas ( Crossley, 1977; Lavelle et al., 1994).

La acumulación de la bosta es un inevitable efecto secundario de las prácticas ganaderas intensivas o semiextensivas, lo que trae aparejado importantes problemas tales como la pérdida temporal de parte de las pasturas (Bornemissza, 1960; McKinney & Morley, 1975) y la pérdida de determinados nutrientes presentes en los panes de bosta como el nitrógeno (Gillard, 1967). Se transforman también en un medio

idóneo para el desarrollo de los estadios infectivos de parásitos intestinales del vacuno (Fincher, 1973, 1981) y medio alimenticio y/o cría de dípteros plaga, incluyendo la “Mosca de los cuernos” (Pont, 1973; Drumond et al., 1988; Borneissza & Williams, 1970; Bryan, 1973; Wallace & Tindale-Biscoe, 1983). Su papel en el ciclo del excremento fue cuestionado inicialmente por Wingo et al. (1974), quienes en una experiencia realizada en Missouri (U.S.A.), observaron que bostas colonizadas por *Aphodius*, *Ataenius* y *Onthophagus* no producían una destrucción significativa de las bostas bovinas, por lo que no aumentó la mortalidad de las larvas de moscas que las habitaban. Numerosas observaciones posteriores dan cuenta de su marcada abundancia estacional, hallándose durante la época estival en gran número, en ocasiones más de 500 por bosta. En estos casos, las bostas resultan cribadas de tal forma, que provocan un acelerado desecamiento de las mismas y la muerte consecuente de las larvas de dípteros presentes en ellas (Cabrera & Cordo, 1997).

Tanto los Scarabaeidae como los Aphodiidae se comportan entonces como “competidores por el sustrato”, como la “Mosca de los cuernos”, y este rol constituye para estos dípteros un factor de mortalidad larval al menos de importancia equivalente a la predación ejercida sobre todo por coleópteros Staphylinidae e Histeridae. Esta última familia sería la responsable de la mayor parte de la mortalidad estival en Texas (U.S.A) de las larvas de la “Mosca de los cuernos” (Roth, 1983).

En las regiones tropicales, el gremio de coleópteros coprófagos Scarabaeidae, tiene una gran importancia en los ecosistemas, al utilizar excrementos de mamíferos omnívoros y herbívoros, como fuente principal de alimento (Anderson & Coe, 1974; Kingston, 1977; Kingston & Coe, 1977; Heinrich & Bartholomew, 1979b; Howden & Young, 1981; Janzen, 1983; Halffter & Halffter, 1989; Gill, 1991; Barbero, 2001). Las larvas y los adultos de estos escarabajos toman los nutrientes necesarios de las heces, siendo importante para las hembras adultas, ya que realizan la oviposición en el interior de las masas de estiércol (Halffter & Edmonds, 1982, Cambefort & Hanski, 1991).

De forma generalizada se ha puesto en evidencia la contribución de los escarabajos coprófagos al reciclaje de nutrientes, el control de parásitos y enfermedades, la capacidad de dispersión de semillas, y su utilización como bioindicadores (Miller, 1954; Halffter & Matthews, 1966; Gillard, 1967; Fincher, 1979; Chew, 1974; Waterhouse, 1974; Mac Queen & Bierne, 1975; Petersen & Luxton, 1982; Parkinson, 1983; Anderson et al., 1983; Ricou & Loiseau, 1984; Bruce & Dindal, 1987; Hanski, 1989; Estrada & Coates-Estrada, 1991; Favila & Halffter, 1997; Halffter & Arellano, 2002 ).

El valor de los coleópteros coprófagos en biomas herbáceos fue puesto de manifiesto por Bornemizza (1976), al observar que los escarabeidos coprófagos australianos apenas utilizaban el excremento del ganado vacuno introducido en Australia, lo que le condujo a la idea e importar coleópteros coprófagos de otras regiones. Si no fuera por la actividad de los coleópteros escarabeidos coprófagos, en las tierras bajo pastoreo el estiércol podría convertirse en el cuello de botella en el proceso de reciclaje de la materia orgánica (Lumaret & Kirk, 1987). Estos insectos están organizados en comunidades de especies emparentadas, del mismo nivel trófico, que juegan unas en relación a las otras, papeles complementarios en la utilización de las deyecciones animales.

Este problema de la contaminación por heces de los pastos no es exclusivo del continente australiano. En efecto, en las tres últimas décadas el incremento en el uso de fertilizantes y variedades forrajeras de alta productividad ha permitido un mayor rendimiento de los pastizales con el consiguiente incremento de cabezas de ganado por unidad de área y de excrementos. El problema se agrava con la disminución de las poblaciones de estos coleópteros por el uso actual de insecticidas, herbicidas, funguicidas, productos antiparasitarios, etc. (Fincher, 1975; Fincher, 1981; Fincher & Woodruff, 1979; Ridsdill-Smith, 1988; Houlding et al., 1991; Lumaret et al., 1993; Scholtz & Krüger, 1995; Krüger & Scholtz, 1995; 1997).

Bornemissza (1976) sostiene que la estabilidad de los ecosistemas pretenses está basada en el perfecto funcionamiento de su ciclo de nutrientes, proceso muy complejo y con gran número y variedad de componentes, cada uno de los cuales garantiza el mantenimiento del sistema de productividad. La alteración del equilibrio de cualquiera de estos componentes puede tener repercusiones desastrosas en dicho ecosistema.

Los coleópteros coprófagos actúan directamente en los procesos de descomposición a través del consumo y del enterramiento del excremento. En general, las larvas de endocópidos (Aphodiidae), presentan altas tasas de ingestión de estiércol. Esto se debe que tienen una baja eficiencia de asimilación ya que carecen de carbohidrasas y tampoco pueden descomponer otros carbohidratos estructurales. Las larvas de para y telecóprios, que poseen flagelados intestinales capaces de digerir celulosa, consumen sus propias excretas varias veces durante su desarrollo. Como los adultos se alimentan de la sustancia coloidal en suspensión, es difícil establecer o estimar su tasa de consumo. (Myrcha, 1974; Holter, 1974).

El enterramiento del estiércol es el principal proceso que desarrollan los Scarabaeoidea estercoleros, principalmente por los para y telecóprios. La cantidad de estiércol enterrado está en función directa con la densidad de la población de los coleópteros adultos, reflejándose luego en el número de bolas-nido enterradas.

Muchos adultos de endocópidos mezclan grandes cantidades de excremento con el suelo subyacente, aunque no forman ni entierran bolas-nido. Las larvas de afodinos también entierran estiércol antes de pupar. Son responsables de la incorporación del 14 al 20% del estiércol del suelo (Mason & Odum, 1969; Dindal et al., 1979).

Los coleópteros coprófagos contribuyen además en el proceso de descomposición en varias formas indirectas. La fragmentación del estiércol incrementa el área de superficie disponible para el metabolismo microbiano, lo que incrementa las tasas de descomposición. Los adultos y las larvas endocóprias, pueden desmenuzar y fragmentar la placa de excremento. Sin la presencia de esta biota especializada, una placa puede permanecer meses, prácticamente intacta sobre el sustrato (Petersen & Luxton, 1982; Kurcheva, 1960; Van Der Drift & Witkamp, 1960; Witkamp & Crossley, 1966; Edwards et al, 1970; Cummins et al., 1973; Benfield et al., 1977; Short & Maslin, 1977; Anderson & Sedell, 1979; Mulholland et al., 1985, Stevenson & Dindal, 1987; Lussenhop et al., 1980).

El estiércol es un medio anóxico totalmente. Los enterradores aerean el sustrato, acelerando la descomposición aeróbica. Mezclando el estiércol con tierra seca, aceleran

la desecación del estiércol, incrementado su aireación, su potencial redox y la disponibilidad de oxígeno. Este proceso estimula el crecimiento de la microflora aeróbica y acelera la descomposición, (Brown & Mitchell, 1981; Edwards, 1958; Hargrave, 1976; Anderson & Sedell, 1979; Bryan, 1973; Anderson & Coe, 1974; Ferrar, 1975; Mac Queen & Beirne, 1975b; Lussenhop et al., 1980).

Otro papel activo que tienen los coleópteros coprófagos es la conversión de la materia orgánica en heces propias, siendo ésta, otra forma de modificar el sustrato. Ya que estos insectos tienen bajas eficiencias de asimilación, eliminan una gran parte de la materia orgánica que consumen, llamándolos así “fábricas de heces”. Las larvas de *Aphodius* convierten una gran parte del estiércol en heces propias, excretando un 90% de la energía que consumen. Este nuevo producto, difiere del estiércol “alimento” por tener un pH más alto, menor tenor de humedad y una relación superficie-volumen incrementada. Este excremento es más susceptible de ser atacado por bacterias que por hongos (Petersen & Luxton, 1982; Crossley, 1977; Webb, 1977; Merritt, 1974).

La interacción de los coleópteros coprófagos con la microflora es probablemente la función indirecta más importante en los procesos de descomposición de la materia orgánica. Los adultos consumen grandes cantidades de bacterias y hongos. Esto estimula el crecimiento microbiano y el metabolismo. El paso de la materia orgánica a través del tubo digestivo incrementa las poblaciones de bacterias y actinomicetes y su actividad metabólica ya que se le brinda un medio más favorable para el crecimiento microbiano que el ambiente externo. El estiércol en el interior del intestino de una larva de Scarabaeidae posee una población bacteriana dos a tres veces más densa que el estiércol no consumido. Los coleópteros coprófagos tienen distintos efectos sobre las poblaciones microbianas, la mezcla y el desmenuzamiento del estiércol expone constantemente nuevos sustratos a las bacterias mientras que las hifas de los hongos son destruidas por los movimientos de deestructuración (Crossley, 1977; Parkinson, 1983; Seastedt, 1984; Hanlon & Anderson, 1980).

Los escarabajos estercoleros juegan un papel ecológico importante en las regiones tropicales y subtropicales. Particularmente los Scarabaeinae eliminan grandes volúmenes de estiércol al emplearlo para la alimentación y la reproducción (Halfpter & Matthews, 1966; Levins, 1968; Halfpter & Edmonds, 1982). Además al enterrar el estiércol incrementan la fertilidad y la productividad del suelo (Fincher et al., 1981; Cambefort, 1986; Rougon et al., 1988; Yokoyama et al. 1991). Sin la acción de estos escarabajos, el estiércol puede permanecer sobre el suelo de 8 meses a 4 años, según el clima y la estación en la que sea depositado (Lumaret & Kadir, 1995). El papel ecológico que pudieran presentar los Aphodiinae tropicales o subtropicales no se ha estudiado (Kohlmann, 1991).

A manera de resumen, la biocenosis coprófaga en los ecosistemas de praderas produce beneficios como:

- 🪲 El rápido enterramiento de los excrementos, con el consiguiente reciclaje de nutrientes y retención de nitrógeno
- 🪲 Disminución de la polución en las praderas y mayor aprovechamiento de la cantidad disponible de pastura

- ✎ Aumento de la permeabilidad, de la capacidad de retención de agua por el suelo y de aereación del suelo, derivado también de la actividad enterradora de estos coleópteros
- ✎ Control sobre los estadios infectivos de los parásitos gastrointestinales del ganado doméstico
- ✎ Control sobre determinadas especies de dípteros, que por su carácter hematófago, son frecuentes vectores de enfermedades del ganado
- ✎ Recientemente, se ha puesto de manifiesto el papel que pueden jugar los escarabajos asociados a los ambientes ganaderos como dispersores secundarios de semillas (Estrada & Coates-Estrada, 1991; Shepherd & Chapman, 1998; Feer, 1999). Es posible que la acción de los escarabajos coprófagos contribuya de algún modo en los procesos de regeneración de la cobertura vegetal dentro de los potreros. La incorporación de los escarabajos del estiércol a las prácticas de manejo debe ser considerada y su contribución a la sustentabilidad del sistema productivo generador de este tipo de paisajes, estará en función de la configuración del paisaje mismo (Montes de Oca, 2001).

La importancia del reciclaje de los nutrientes contenido en los excrementos del ganado doméstico, fue puesto en evidencia por Bornemissza (1976). Gillard (1976), comprueba que el 80% del nitrógeno contenido en los excrementos se volatiliza en ausencia de los coleópteros coprófagos. Bornemissza (1976) demuestra en condiciones experimentales, la labor beneficiosa de *Onthophagus australis* Guér. sobre el rendimiento de cosechas artificiales de mijo japonés. Fincher et al. (1981), estudiando los efectos del enterramiento rápido de excrementos por 11 especies de escarabeidos coprófagos sobre el rendimiento y calidad de dos especies de gramíneas (*Cynodon dactylon* L. y *Triticum aestivum* L.), concluyen que la presencia de estas especies de coprófagos es equivalente, de algún modo, a la adición de 224 kg. de nitrógeno (en forma de nitrato amónico) por hectárea.

Además de estos beneficios directos al suelo por la incorporación de nutrientes, existen otros beneficios indirectos derivados también de su actividad enterradora, y que tienen como consecuencia un incremento en la aireación y capacidad de retención de agua del suelo, así como una remoción de los horizontes del mismo (Lobo et al., 1990).

La contaminación debida a la acumulación de los excremento en los pastos, tiene fundamentalmente dos factores perjudiciales en la producción ganadera: por una parte, produce el ahogamiento de la hierba bajo cada depósito de excremento, lo que inutiliza el área cubierta para pasto del ganado.

La extensión de este área inutilizada varía según los autores y según el tipo de alimentación del ganado vacuno, pero valores que oscilan entre 0,68 y 1,10 m<sup>2</sup> por animal y día son los más aceptados (Petersen et al., 1956; Maclusky, 1960). Fincher (1981), considerando diferentes valores según la edad del ganado vacuno de EEUU, estima que 335.678 ha de praderas y pastizales son cubiertas cada año por excrementos.

Por otra parte, cada placa de excremento depositada en el pasto produce un “efecto de rechazo” en el ganado hacia la hierba de sus inmediaciones, la cual queda también como improductiva. Este rechazo del ganado a consumir el pasto próximo a los excrementos sería una respuesta a las propiedades perjudiciales del propio excremento y no al gusto desagradable de este pasto ( Fincher, 1981). Según diferentes autores, esta área de rechazo varía de una a 12 veces la ocupada por el excremento, siendo un valor medio el mas general. Fincher (1981), establece esta área en la cual no pastará el ganado, en cinco veces la ocupada por el excremento, obteniendo que las ya mencionadas 335.678 ha cubiertas por el excremento se convierten, en realidad, en 1.678.390 ha, que quedan sin pastar cada año en EEUU, por efecto contaminante del excremento en los pastos.

Halfpter & Arellano (2002), estudiando la respuesta a la oferta de alimento para un gremio de Scarabaeinae coprófago de la región de Veracruz, México, afirman que la cubierta forestal y no la oferta de alimento, es el principal elemento conformador de la estructura y diversidad del gremio.

La comunidad de Scarabaeoidea coprófagos es afectada de manera importante con el uso de vermícidias para el ganado (Lumaret, 1986; Wall & Strong, 1987; Wardaugh & Rodríguez-Menéndes, 1988; Wardaugh & Mahon, 1991; Doherty et al., 1994; Strong & Wall, 1994; Herd, 1995; Lumaret & Kadiri, 1998; Martínez, I. et al., 2000).

En estudios realizados en Scarabaeinae coprófagos, se ha demostrado que los excrementos de animales tratados con ivermectina ejercen sobre los escarabajos un efecto de atracción más grande que los excrementos no tratados (Wardaugh & Mahon, 1991; Lumaret et al., 1993; Bernal et al., 1994). Además es conocido que los residuos de ivermectina y avermectina pueden estar presentes en el estiércol de 5 a 8 semanas después de su aplicación en el ganado (Ridsdill-Smith, 1988; Doherty et al., 1994).

También se ha demostrado que la ivermectina y otras sustancias afines reducen la supervivencia de los estados inmaduros, la emergencia de la población y la fecundidad en varias especies de escarabajos coprófagos (Ridsdill-Smjith et al.,1994; Lumaret & Kadiri, 1998; Martínez et al.; 2000).

La acción de los herbicidas ha sido poco evaluada. De acuerdo con Martínez et al.(2000, 2001), estudios realizados en pastizales costeros de Veracruz, México, los herbicidas aplicados al pastizal, cuando se presenta el pico de mayor abundancia de una especie, pueden inducir su ausencia después de la aplicación. El efecto de los herbicidas sobre los escarabajos estercoleros no se ha estudiado experimentalmente. La reducción de las poblaciones de insectos coprófagos y el enlentecimiento de los procesos de degradación de las placas de excremento, serían los resultados más evidente debida al uso de esta práctica.

Un elevado porcentaje de la materia vegetal que ingiere el ganado vuelve al suelo a través de los excrementos cuya descomposición supone además del reciclado de toda una serie de nutrientes minerales, un enriquecimiento en materia orgánica (Palmer, 1991). En el proceso de descomposición de los excrementos del ganado tienen un papel muy importante los Scarabaeoidea coprófagos, entre los que se destacan los

pertenecientes al género *Aphodius* Illiger (Guillard, 1967; Waterhouse, 1974; Lumaret, 1986).

### **Ecosistema de pradera y campo natural**

La región biogeográfica uruguaya se define por la dominancia de ambientes de praderas subtropicales, topografía ondulada, clima subtropical húmedo, con precipitaciones superiores a los mil milímetros anuales, vegetación de pastizales diversificada, con otras comunidades asociadas como bosques, matorrales y bañados; un conjunto que en alguna medida se asemeja a una sabana. Esta región se extiende por el sur y centro del estado de Río Grande do Sul (Brasil) y en el sur de la provincia de Entre Ríos (Argentina) (Evia & Gudinas, 2000).

Se define la pradera como una comunidad de hierbas de bajo porte con predominio de gramíneas. Las praderas del Río de la Plata constituyen una de las áreas más extendidas de praderas naturales en el mundo, abarcan un área de 70 millones de ha, entre el este Argentino, Uruguay y Río Grande del Sur (Brasil), (Soriano, 1991). En el Uruguay, las praderas naturales representan el bioma más importante del país ya que ocupan el 76% de la superficie nacional (MGAP - DIEA, 2001). La composición de nuestras praderas naturales ha sufrido grandes cambios desde la llegada de los colonizadores. Estos realizaron un proceso de exclusión de herbívoros autóctonos que se alimentaban de hierbas nativas, y fueron reemplazados por ganado, que era de mayor porte y abundancia; paralelamente se excluyeron depredadores naturales, y se diseminaron especies de hierbas y arbustos también exóticos. Por esta razón es difícil hablar hoy de praderas naturales en sentido estricto. Este término corrientemente se lo usa en un sentido agronómico, para referirse a sitios donde no existen pradera mejoradas o artificiales.

Los “campos naturales” se caracterizan por la presencia de gramíneas, describiéndose alrededor de 400 especies para el Uruguay. El paisaje consiste a gran escala, en una matriz de pradera, sobre la que se diferencian corredores constituidos por bosques ribereños, bañados y pajonales asociados a ríos y arroyos. Son tierras con distintos grados de aptitud agrícola pastoril, predominado la producción ganadera con algunas áreas agrícolas. Las principales limitantes para el uso de estos suelos son el riesgo de erosión y la degradación de su estructura. Desde el punto de vista ganadero la explotación es mixta, de lanares y vacunos bajo forma de ciclo completo, o ciclo completo de invernada.

Rosengurtt (1944), utiliza el término “campos” para identificar las praderas naturales. Éstas no sólo son diversas en cuanto a composición de especies, sino también en cuanto al hábito de crecimiento de las mismas. Coexisten, aún en áreas muy pequeñas, plantas postradas, que exploran el espacio horizontalmente a través de largos rizomas o estolones, otras de crecimiento erecto y otras que forman rosetas pegadas al suelo. De acuerdo a su ciclo de vida, existen especies anuales, bienales y perennes. Estas últimas son las especies más abundantes mientras que las anuales son escasas y crecen en los intersticios de la matriz de especies perennes. Sin embargo, las anuales se vuelven abundantes en condiciones de alta degradación o también en lugares donde el suelo es muy superficial o casi inexistente (Rosengurtt, 1944).

Descripciones de crónicas de viajeros de 1800 y 1830, señalan para nuestro país, campos con pastos altos y cerrados, pajonales. A partir de 1600, comienza la

introducción del ganado vacuno desde Buenos Aires. Actualmente, luego de 400 años de pastoreo se ha modificado la estructura de la pradera generando dos estratos: una matriz herbácea cuya altura no supera los 5cm y un segundo nivel de especies intersticiales, menos abundantes, formado por maciegas de pastos más duros y pequeños arbustos o subarbustos leñosos. La matriz herbácea está formada fundamentalmente por pastos perennes cuya homogeneidad es sólo aparente ya que su composición florística es muy variada. La riqueza de especies se ha estimado en alrededor de 2.000 y para el grupo de gramíneas aproximadamente 400 (Del Puerto, 1967). Bajo condiciones de pastoreo por ganado, las praderas de nuestro país muestran un marcado predominio de gramíneas con metabolismo C4, con periodo de mayor crecimiento vegetativo en verano (Altesor, 2002).

Un 76% (12.346.791 ha) del territorio uruguayo es ocupado por praderas naturales en las cuales la ganadería es la actividad principal, agrupándose en la región noreste una superficie de 2.2170.000 ha en un total de 3.550.000, sobre una gran diversidad de suelos, tanto desde el punto de vista del material madre como de su textura y nivel de fertilidad (Olmos & Gordón, 1989; Olmos, 1990). Las pasturas implantadas abarcan el 7.3% ( 1.195.979ha). Este bioma, constituye la base fundamental de nuestra producción ganadera, dependiendo de la producción de biomasa vegetal natural, numerosos bienes con valor de mercado (carne, leche, lana, cuero). A esto, debemos agregar los servicios ecosistémicos, que representan para la población humana. Las praderas naturales contribuyen a mantener la composición atmosférica secuestrando carbono, absorbiendo metano y reduciendo la emisiones de óxido nitroso. Las praderas acumulan grandes cantidades de carbono en forma de materia orgánica. En un suelo de pradera pueden acumularse en los primeros 20 cm del perfil más de 50 toneladas de carbono orgánico por hectárea (Sala & Paruelo, 1997). También regulan el intercambio de energía entre la superficie y la atmósfera y mantienen la diversidad específica y genética. Son un importante controlador de las pérdidas de suelo por erosión, contribuyen al reciclado de nutrientes y proveen habitats a numerosas especies de animales (Altesor, 2002).

La regulación del clima es otro importante servicio ecosistémico de las praderas. Los efectos provocados por distintas intensidades de pastoreo, particularmente el sobre pastoreo o transformaciones más radicales como la agricultura provocan cambios en la estructura, composición y cobertura de las comunidades. Estos cambios en la cobertura del suelo, modifican la dinámica estacional de la energía reflejada por la superficie o de las pérdidas de agua provocando cambios en los balances de energía a nivel regional y global. La conservación de los suelos es otro importante servicio de este ecosistema. El cambio en la cobertura vegetal y el incremento del suelo desnudo tiene dramáticos efectos sobre el suelo, provocando su erosión.

Los efectos de la ganadería son variados en cuanto a intensidad y dependen de un conjunto de factores tanto ambientales como de la historia del uso del sitio. La herbivoría por ganado doméstico promueve cambios en la composición, abundancia, cobertura y estructura vertical de la vegetación (Altesor et al., 1998; Rodríguez et al., 2002, Altesor et al., 2002). En praderas que fueron clausuradas al ganado, las comunidades vegetales mostraron una disminución en la riqueza. El mismo patrón fue descrito para distintas praderas de la región (Facelli, 1988; Facelli et al., 1988; Altesor et al., 1998; Rodríguez et al., 2002; Altesor et al., 2002). El pastoreo puede incrementar la diversidad reduciendo la dominancia de las especies competidoras superiores. Las

especies de crecimiento erecto que pueden excluir por sombreado a aquéllas de hábito postrado disminuyen su abundancia bajo pastoreo, favoreciendo en última instancia la coexistencia de un mayor número de especies (Milchunas et al., 1988). En la Pampa Argentina, Sala et al. (1986) encontraron que las especies nativas planófilas y la mayor parte de las especies exóticas desaparecían después de cuatro años de exclusión. Para la misma región, Facelli (1988) encontró que los pastos nativos con crecimiento postrado desaparecían rápidamente cuando se excluía el pastoreo. En un estudio realizado en una pradera de Cerro Largo (Uruguay), los cambios más importantes en la comunidades ocurrieron en las primeras etapas de la sucesión inducida por la exclusión del pastoreo (2-3 años después de realizada la clausura) (Rodríguez et al., 2001; 2002).

El pastoreo aumenta la importancia del hábito de crecimiento postrado, reduce la altura promedio de la canopia y el tamaño de las hojas en la comunidad, así como concentra la biomasa cerca del suelo ( Noy-Meir et al., 1989; Díaz et al., 1992; Lavorel et al., 1999; Landsberg et al., 1999, Altesor 2002). En la Pampa Argentina, el pastoreo promovió la invasión de las praderas por especies exóticas con crecimiento invernal (Facelli, 1988; Facelli et al., 1988; Chaneton & Facelli, 1991). Para nuestro país, no se registraron los mismos resultados. Fueron comparados los relevamientos hechos en 1936 con los que realizó la Dirección de Suelos del MGAP durante el periodo 1989-1990, detectándose un descenso en la calidad forrajera de las especies, luego de 55 años de pastoreo tradicional, con una escasa presencia de especies exóticas invasoras. También se registró un aumento significativo de las especies de hierbas nativas con hábitos de crecimiento postrados, y una disminución de la frecuencia de gramíneas de hábito de crecimiento erecto y particularmente con metabolismo C3 (Gallinal et al., 1938; Altesor et al., 1998).

### ANTECEDENTES

---

Los estudios en torno a la fauna que habita o utiliza como recurso el excremento, han sido de muy variado índole y se cuenta en la actualidad con una abundante bibliografía y el número de publicaciones sigue creciendo, sobre todo en las dos últimas décadas. Los primeros trabajos conocidos cuya temática se relaciona con la coprofauna, datan de finales del siglo XIX y comienzos del XX. En la mayoría de los casos no pasaban de ser meros inventarios de la fauna que habitaba excrementos de diferente procedencia. Se destacan durante esta época los estudios de Fabre (1897) y los catálogos, más o menos extensos, sobre la entomofauna coprófila de algunas regiones concretas. Asimismo, se destacan también algunos trabajos de diferentes autores rusos, los que abordaron temas tan novedosos para la época como la competencia larvaria, comportamiento y sucesión (Portchinsky, 1885).

En la década del treinta se estudian con frecuencia los ciclos vitales de numerosas especies de dípteros coprófilos, muchos de ellos de interés veterinario (Hafez 1939; Hammer 1941). Durante las siguientes dos décadas se publican trabajos sobre la microsucesión en el excremento o la variación en la estructura de la comunidad coprófila según diferentes condiciones micro y macroclimáticas, estudios que requieren un profundo conocimiento faunístico previo (Mohr, 1943; Laurence, 1954; Landin, 1961. Por su parte, Halffter (1959), recopila exhaustivamente información sobre hábitos comportamentales, importancia médica y veterinaria de las especies de Scarabaeidae, la familia de insectos más ligada al excremento.

A partir de los años sesenta, y con el trabajo de Halffter & Matthews (1966) orientado hacia la investigación de los patrones comportamentales de Scarabaeidae, es que se inicia una línea de investigación tendiente a establecer relaciones filogenética entre los diversos grupos de estos coleópteros coprófagos.

Junto a esta línea de trabajo surgen también a partir de los años sesenta otras dos novedosas corrientes de estudio. La primera es de origen más o menos difuso y se refiere al estudio ecológico de los coleópteros coprófagos. Las investigaciones se ven favorecidas por un conocimiento sistemático ya bastante extenso de la comunidad coprófaga, por la facilidad de estudio ofrecida por un microhábitat concreto, accesible y manejable en sus variables y por el notable auge de las técnicas actuales sobre Ecología de Comunidades (Landin, 1961; Rainio, 1966; Hanski & Koskela, 1977), para el norte de Europa), (Eberhard, 1979; 1980; 1982; Hanski, 1980c; Geis, 1981; Holter, 1982; De Graef & Desière, 1984; Wassmer & Sowig, 1994) para Europa Central, (Lumaret & Kirk, 1987; Avila & Pascual, 1988a,b) para las regiones del sur de Europa y para Europa Oriental (Breymer, 1974; Olechowicz, 1974; Adam, 1986; Wassmer, 1994), para Asia y Oceanía (Yasuda, 1984; Doube & Wardhaugh, 1991; Wasmia Al-Houty & Al-Musalam, 1998) y para el norte del continente americano (Mohr, 1943 y Valiela, 1969), en sus comienzos. Desière (1974) y Hanski (1980 a), estudian la microsucesión en excrementos, la estructura de la comunidad coprófila, su variación según diferentes condiciones ambientales y las estrategias reproductivas de algunas especies.

Es un hecho conocido que la introducción del ganado en áreas cuya fauna indígena no incluye previamente grandes mamíferos herbívoros, involucra una serie de

problemas, entre los cuales destacan los que provoca la acumulación del estiércol en los pastizales: pérdida de un potencial abono (Bornemissza, 1960, 1970<sup>a</sup>, 1976; Gillard, 1967), degradación de la composición florística (Bryan, 1973, 1976; Fincher, 1986), incremento de la población de diferentes dípteros (Bornemissza, 1970b; Doube et al., 1991). Ante esta situación varios proyectos de control biológico del estiércol en los pastizales se han elaborado en diferentes países, fundamentados básicamente en la consideración que en áreas con alta densidad de herbívoros silvestres y sobre todo, en África, las taxocenosis indígenas de coleópteros coprófagos (casi exclusivamente Scarabaeidae), juegan un papel de importancia trascendente tanto en los equilibrios entre los herbívoros y el pasto, como en el control del desarrollo de las poblaciones de moscas (Zunino & Barbero, 1993).

Varias especies de escarabajos coprófagos han sido introducidas exitosamente en las Islas Hawai (Harris et. al., 1982), Australia (Bornemissza, 1976; Ferrar, 1973), Estados Unidos (Blume & Aga, 1978, Anderson & Loomis, 1978; Fincher et al., 1983), Nueva Caledonia y Vanuatu (Gutiérrez et al., 1988; Paulian, 1991), Chile (Ripa & Rodríguez, 1990): Isla de Pascua, La Cruz (V Región), Chillán (VII Región). Con anterioridad, las primeras tentativas para utilizar los coleópteros coprófagos con un objetivo económico fueron realizados en Hawai en 1906 con una especie introducida sin éxito desde México. En 1908 se realizó otra tentativa con una especie introducida de Alemania, que tampoco pudo establecerse. En 1923, tres especies de México fueron introducidas en Hawai para controlar las “Mosca del cuerno” (*Haematobia irritans*), con resultados satisfactorios. *Digitonthophagus gazella* (F.) y *Sisyphus spinipes* (Thunberg), son introducidos en Hawai y Puerto Rico en la década del 70 así como en Nueva California (USA) (Fincher, 1986; Rougon, 1987; Anderson & Loomis, 1978).

En las Islas Hawai la fauna autóctona de Scarabaeida coprófagos es prácticamente inexistente (Cartwright & Gordon, 1971). La de Nueva Caledonia comprende cierto número de especies, sin embargo, se trata de una fauna claramente desequilibrada, en cuyas comunidades las especies exóticas cuidadosamente escogidas pueden integrarse sin que sean predecibles efectos negativos. La de Australia, al contrario, es medianamente rica (Matthews, 1972, 1974, 1976); sin embargo, se trata de especies que aprovechan un recurso trófico (heces de marsupiales), cuyas características físicas hacen sumamente improbable la explotación del excremento de los ungulados (Zunino, 1993). Lo anterior hace que la introducción en tales áreas de especies de origen africano o mediterráneo (adaptadas a un alimento con características muy diferentes), no tuviera consecuencias negativas sobre las formas autóctonas, problema que fue tomado en seria consideración en la fase preliminar de la elaboración del “Dung Beetle Project” del CSIRO (Bornemissza, 1976). Sin embargo, según Doube et al., (1991) no se conoce en detalle cuál ha sido realmente el impacto de la difusión de los coprófagos exóticos sobre la fauna nativa, sobre todo en los ambientes de bosques de Australia.

Muy distinta es la situación en el sur de los Estados Unidos, tanto en lo que se refiere a la fauna autóctona de Scarabaeidae (Arnett, 1960, 1962; Woodruff, 1973), como en sus relaciones ecológicas y biogeográficas. *Digitonthophagus gazella* (Fab.), un Onthophagini introducido en los años setenta en Texas, Georgia, Arkansas y Mississippi, ya se ha desplazado por todo México, su gran competitividad y su tasa de reproducción relativamente alta (Cambefort, 1984, 1986; Lee & Peng, 1981; Hanski & Cambefort, 1991), dejan vislumbrar un serio peligro de desplazamiento y hasta la extinción de más de una especie nativa (Howden & Scholtz, 1986). En la actualidad

*Digitonthophagus gazella* (F.) y *Euoniticellus intermedius* (Reiche), esta última especie también introducida en el continente americano, constituyen las especies dominantes dentro del gremio en la zona de Mapimí (Durango, México) (Lobo & Montes de Oca, 1997).

En lo que se refiere a la introducción de *Onitis vanderkelleni* van Lansberge y de *D. gazella* en Chile continental, sin duda reviste una situación de alarma. Si en la Isla de Pascua es razonable suponer que tales especies hayan integrado a la coleopterofauna local, sin que sea predecible ninguna interferencia competitiva con elementos autóctonos, entre los cuales no hay coleópteros coprófagos (Peña, 1987), la situación de Chile continental es radicalmente distinta. En el área de La Cruz se encuentran *Megathopa villosa* Eschscholtz y *Dichotomius torulosus* Eschscholtz; en el área de Chillán se registran *M. villosa*, *D. torulosus*, *Frickius variolosus* Germain y *Frickius costulatus* Germain (Germain, 1987; Guitiérrez, 1940; Zunino, 1984). Todas estas especies explotan el excremento de los grandes herbívoros y estarían bien adaptadas a las heces del ganado doméstico. Además, forman unas comunidades aparentemente bien equilibradas también desde el punto de vista del comportamiento, estando presentes tanto elementos paracópridos como telecópridos (Bornemissza, 1969; Cambefort & Hanski, 1991; Halffter & Matthews, 1966; Halffter & Edmonds, 1982; Zunino & Palestrini, 1986).

La siguiente corriente de estudio tendría su inicio con el trabajo de Bornemissza (1960) (según Bornemissza, 1976), manteniendo su importancia desde los años setenta hasta el presente. Se trata de estudios encaminados a resolver los inconvenientes provocados por la introducción del ganado doméstico en determinadas regiones (Bornemissza, 1976; Fincher, 1981).

Apoyándose en los trabajos de Bornemissza (1976, 1979) y Waterhouse (1974), Australia organiza uno de los mayores proyectos de Entomología Aplicada conocidos: "The Australian dung beetle Project" a través del Commonwealth Scientific and Industrial Research Organization (CSIRO), procurando introducir, multiplicar y liberar especies de coleópteros coprófagos que logren eliminar las placas de estiércol bovino de las praderas australianas. En 1970, se instala en África del Sur una estación experimental de investigación especializada en coleópteros coprófagos. En 8 años, 160 especies habían sido estudiadas y de esas, 44 fueron exportadas para Australia como promisorias (Bornemissza, 1979).

La introducción de especies seleccionadas fue realizada también con éxito en varios países de América y los Estados Unidos, en especial *Digitonthophagus gazella* (F.) y *Euoniticellus intermedius* (Reiche), (Anderson, 1978; Fincher, 1981 a,b; Alves, 1976a,b; 1977; 1978; Blume, 1984; Blume, 1985; Howden & Scholtz, 1986; Doube, 1987; Doube & Moola, 1988; Ridsdill-Smith & Hayles, 1990; Lobo, 1996; Montes de Oca & Halffter, 1998).

En relación a la República Argentina, no existe información que se hayan introducido *ex profeso* especies en los distintos ecosistemas productivos, pero sí se han llevado a cabo estudios referidos a su comportamiento (Cabrera & Gandolfo, 1996; Cabrera & Cordo, 1997; Speycis & Mariategyi, 1998) y cría en condiciones de laboratorio (Cabrera et al., 1997). Estos estudios están dirigidos a su uso como potencial controlador natural de los muscoideos de importancia veterinaria que crían en los panes

de bosta (Cichino, 1999). Monteresino (1998), estudia los escarabajos coprófagos sobre todo de las Provincia de Córdoba y Salta y ha contribuido con la descripción del patrón de nidificación de los Eupariini y su distribución en la República Argentina (Monteresino & Zunino, 1995, 2003; Monteresino et al., 1994; Monteresino & Brizuela, 2001), por otra parte Lizarralde de Grosso et. al. (1998), comienzan la evaluación de los comunidades coprófagas en relación al control de *Haematobia irritans*. Aphodiidae constituyen un grupo bien representado en la Argentina, pero bastante poco estudiado (Cabrera & Cordo, 1977). Esta situación es extensiva a la región. Halffter (1991), señala que los estudios sobre la fauna de coleópteros coprófagos en los prados y formaciones abiertas de América del Sur son escasos y dispersos, pero indudablemente estos no cuentan con una fauna equivalente a la de las sabanas africanas. Es sin duda en estas últimas donde se encuentra el mayor número de especies e individuos de éstos coleópteros; lo que apoya la hipótesis histórico – evolutiva que sostiene que esta fauna evolucionó en relación al estiércol de grandes mamíferos, una megafauna que no sufrió una gran extinción en el Pleistoceno en Africa (Halffter, 1991).

A fines de la década del 70 se registra en territorio brasileño la presencia de la “Mosca de los cuernos”. A partir de ese momento su avance y las predicciones de los niveles de daño que alcanzaría, favorecida por el clima, despertaron alarma en investigadores y productores. Desde el comienzo del problema se enfrentó en forma integral y al mismo tiempo se afinaban las técnicas de manejo y control de la mosca, EMBRAPA encaró un programa de introducción de escarabajos estercoleros. Se introduce así *Onthophagus gazella* que está siendo multiplicada y distribuida en casi todo Brasil (Alzugaray et al., 1993).

## **Antecedentes en el Uruguay**

Uruguay no cuenta con estudios básicos completos sobre esta fauna de coleópteros coprófagos. En 1953 Barattini y Saenz publican un trabajo sobre *Phanaeus milon* Blanchard. En los últimos años se han realizado estudios sobre la biología y fenología de diversas especies de Scarabaeidae y Aphodiidae (González-Vainer y Morelli, 1992; Alzugaray et al, 1993; Morelli et. al., 1995; González-Vainer y Morelli, 1995; Morelli y González-Vainer, 1996; González-Vainer y Canziani, 1996; González-Vainer y Morelli, 1998; González-Vainer y Morelli, 1999; Canziani y González-Vainer, 2000). También se han descrito los estados preimaginales, las bolas nido y otros aspectos relacionados con los patrones de comportamiento alimenticio y de nidificación de algunas especies del grupo (Morelli y González-Vainer, 1990; González-Vainer y Morelli, 1993; Morelli et al., 1996; González-Vainer, 1998).

En nuestro país, es fácil constatar como el estiércol bovino y ovino permanece durante varios meses, incluso más de un año, sobre el suelo, sustrayendo un área muy significativa de pradera y campo natural, enlenteciéndose el proceso de incorporación del nitrógeno al suelo y favoreciendo la proliferación de diversos parásitos del ganado (Sheath et al., 1990). Esto determina que exista un área significativa de las pasturas que es cubierta por bostas y un área considerablemente mayor que es rechazada por los animales de pastoreo.

Cada bovino adulto produce en promedio 12 placas de excremento por día, cubriendo aproximadamente el 5% de una hectárea por año. Considerando la vegetación periférica a la masa de estiércol que es rechazada por los animales en pastoreo, el área de pasturas es inutilizada por un bovino en un año asciende al 10% de una hectárea (Waterhouse, 1974). En nuestro país, más del 90% del territorio, aproximadamente 16 millones de hectáreas, son campos de pasturas naturales que constituyen la base de la producción ganadera, principal fuente de riqueza del país (Morey et al., 1982). De acuerdo al Informe presentado por consultores neocelandeses en 1988 sobre la estabilidad de las pasturas en nuestro país (Sheath et al., 1990), las pasturas presentan aproximadamente una cobertura de 10 a 15% de estiércol el que permanece sobre la superficie del suelo por periodos de hasta 8 y 9 meses o incluso mayores de un año, lo que implica una pérdida aproximada de un millón de hectáreas, sin considerar el área que es rechazada por el ganado.

Para el Uruguay se desconoce la totalidad de especies de Scarabaeoidea coprófagos, así como sus ciclos biológicos y su eficiencia en la degradación e incorporación al suelo de las heces del ganado. Se han realizado colectas en distintas zonas del país, constatándose que existe una variedad importante de especies dentro de las familias Scarabaeidae y Aphodiidae y se ha podido establecer una primera división de las especies teniendo en cuenta los grupos funcionales (González-Vainer et al., 1992).

Existe un primer estudio sobre la diversidad, abundancia y dinámica estacional de la fauna de Scarabaeoidea coprófagos de Cerro Colorado, Florida, (Morelli et al. 2002) y se conocen las fenologías y las descripciones de los estados preimaginales de las especies más representativas para esa zona de estudio (González-Vainer, 1995; 1998; 1999; Morelli et al., 1996; 1997). Canziani (2003) realizó un estudio que consistió en la descripción de tres comunidades de coleópteros coprófagos de las familias Scarabaeidae y Aphodiidae, en tres ecosistemas diferentes (bosque nativo, pradera de suelo seco, pradera de suelo húmedo), y en el análisis de una serie de hipótesis sobre las dimensiones espacial, trófica y temporal del nicho.

Durante 1991 el Instituto de Investigaciones Agropecuarias (INIA) realizó contactos con los encargados del programa de Escarabajos estercoleros del CSIRO en Australia. Como resultado de estos contactos, en febrero de 1992 se llevó a cabo la introducción de ejemplares de dos especies estercoleras. Durante un año se mantuvo la cría bajo condiciones de cuarentena para evitar la introducción involuntaria de organismos perjudiciales. Una de las especies no prosperó, mientras que la segunda, *Onthophagus taurus* originaria de África del Sur, comenzó a ser liberada en el campo durante el mes de febrero de 1993. Una de las características de esta especie que la hace deseable para nuestras condiciones es que desarrolla su mayor actividad en los meses de verano, que es cuando las especies nativas no son activas y cuando las poblaciones de la Mosca de los cuernos, aumentan (González-Vainer & Morelli, 1990; Alzugaray et al., 1993).

DIVERSIDAD, DISTRIBUCIÓN TEMPORAL Y TRÓFICA, Y PATRONES DE NIDIFICACIÓN DE UN AGREGADO DE ESPECIES DE ESCARABEIDOS COPRÓFAGOS (COLEOPTERA) EN UN CAMPO NATURAL PASTOREADO (CERRO COLORADO, DPTO. DE FLORIDA, URUGUAY).

---

## Sección II:

Capítulo 8- Material y métodos

Capítulo 9- Taxocenosis

Capítulo 10- Fenología

Capítulo 11- Selección del recurso

Capítulo 12- Ciclos de vida - Patrones de nidificación

Capítulo 13- Conclusiones finales

Capítulo 14- Bibliografía

### MATERIAL Y MÉTODOS

#### ÁREA DE ESTUDIO



Fig. 6- Vista de las instalaciones de la Estación Experimental de SUL, Florida.

El área de estudio comprende 15 hács de campo, ubicadas en la Estación Experimental del Secretariado Uruguayo de la Lana (EESUL), Cerro Colorado, Florida. Km 137, ruta 7 (33° 50' S, 55° 32' W).



Fig. 7- Vista general de la Estación Experimental del SUL, Florida

La unidad de paisaje del área corresponde a Praderas del Centro Sur (Evia & Gudynas, 2000). Es un paisaje heterogéneo; en matriz de campos naturales hay grandes

manchas de zonas modificadas que, en algunos sitios, llegan a constituir un mosaico. A escala de campo, estas manchas corresponden a montes artificiales de abrigo, y áreas de cultivos industriales o forrajeros dispersos en la matriz de campos naturales. Otras manchas identificadas a nivel de campo son agrupamientos de arbustos y árboles asociados a afloramientos rocosos.

Desde el punto de vista geomorfológico, la región presenta lomadas y colinas con escaso recubrimiento e interfluvios con recubrimientos de la Formación Libertad. En cuanto a geología, la mayor parte de esta sub-región, se encuentra sobre el Basamento Cristalino, con granitos y gneiss. El interfluvio presenta coberturas importantes de materiales cuaternarios limo arcilloso de la Formación Libertad, que da lugar a suelos profundos de muy alta fertilidad (Brunosoles y Vertisoles), donde dominan los relieves de lomadas amplias convexas ubicadas en las altitudes mayores (Evia & Gudinas, 2000).

En cuanto a la diversidad vegetal, están citadas para esta región 40 especies perennes estivales, 24 perennes invernales, 13 anuales invernales y 4 anuales estivales (Milot et al., 1987). Entre las perennes invernales se destacan las tribus Stipeae y Festuceae y entre las perennes estivales el mayor porcentaje corresponde a especies de las tribus Paniceae y Andropogoneae. En términos relativos el porcentaje de andropogóneas es alto, indicando que son mayores las frecuencias de las especies con adaptación a periodos secos eventuales.

Entre las perennes estivales las especies más frecuentes y abundantes son *Paspalum notatum* y *Axonopus* spp., frecuentes y abundantes *Andropogon ternatus* y *Coelorhachis selloana* y frecuentes *Paspalum dilatatum* y *P. plicatulum*.

La especie perenne invernal más frecuente y abundante es *Stipa charruana*, frecuente y abundante es *Piptochaetium stipoides* y frecuentes *Briza triloba*, *Aristida murina* y *Danthonia* spp.

Entre las gramíneas anuales invernales, *Vulpia australis* es la más frecuente y abundante. Ocupa junto a otras especies de bajos requerimientos nutritivos como *Koeleria phleoides*, *Briza minor* y *Hordeum pusillum*, suelos superficiales con limitada capacidad de almacenamiento de agua.

Entre las malezas de los suelos superficiales es abundante la presencia de “mio-mio”, junto con malezas enanas como *Eryngium nudicaule*, *Richardia*, *Hypochaeris*, *Dichondra*, *Plantago*, *Picris*, *Chaptalia*. En esta región es abundante el espartillo (*Stipa charruana*), que ocupa especialmente lugares en suelos pesados y profundos con malos drenajes (unión de laderas o superficies planas).

*Paspalum notatum* y *Axonopus* spp. constituyen las principales especies de gramíneas estivales tolerantes y adaptadas a condiciones de pastoreo continuo. Con frecuencia se encuentran asociadas a especies menos productivas como *Andropogon ternatus* y *Paspalum plicatulum*. Dentro de las invernales perennes, la tribu Stipeae reúne las especies más frecuentes y abundantes: *Stipa charruana*, *Piptochaetium*

*stipoides* y *Aristida murina*, acompañadas con frecuencia por *Danthonia* spp. y *Briza triloba*.

### **Uso de la tierra**

La mayor parte de la región está destinada al uso ganadero, predominando la explotación ovina y de vacunos de carne con avances significativos de la lechería sobre el resto. Asociado a la lechería se destacan los cultivos forrajeros de invierno (avena, Rye Grass), praderas convencionales y coberturas y cultivos forrajeros de verano (maíz y sorgo para pastoreo o silo). En esta zona los cultivos más importantes son trigo, cebada, maíz, sorgo y girasol.

### **Carga de ganado**

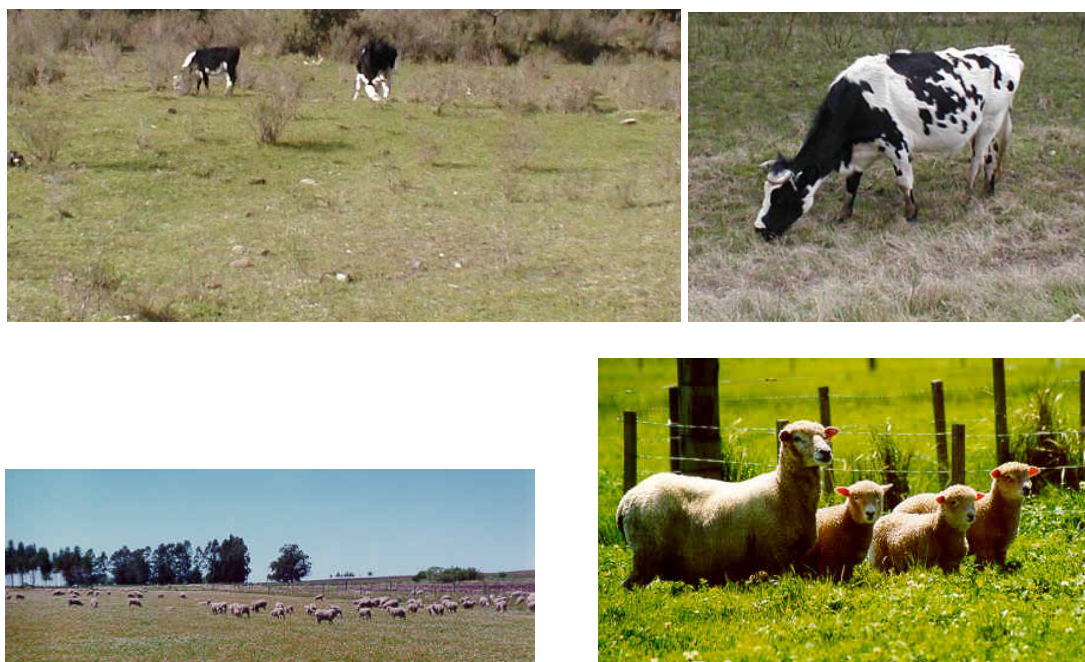


Fig.8- vistas generales del ganado ovino y bovino presente en el área de estudio

Durante el periodo de muestreo, la carga de ganado fue de 90 vacunos y 470 ovinos, rotando el pastoreo de potreros implantados con leguminosas con campo natural.

### Datos mesoclimáticos

En la zona donde se realizó el trabajo de campo, el promedio anual de precipitaciones es de 1.054 mm y la temperatura media anual es de aproximadamente 16°C (M.D.N., Uruguay, 1996). Coincidiendo con una característica general del país, aquí también se registraron variaciones bruscas de temperatura en pocas horas. También, fueron frecuentes los períodos de sequías en todas las estaciones del año, que ocurrieron con variada intensidad. El relieve relativamente plano de la zona, favorece la acción desecante del viento, lo que seguramente determina un balance hídrico real inferior al de otras regiones con similares precipitaciones (MGAP, Uruguay, 1994).

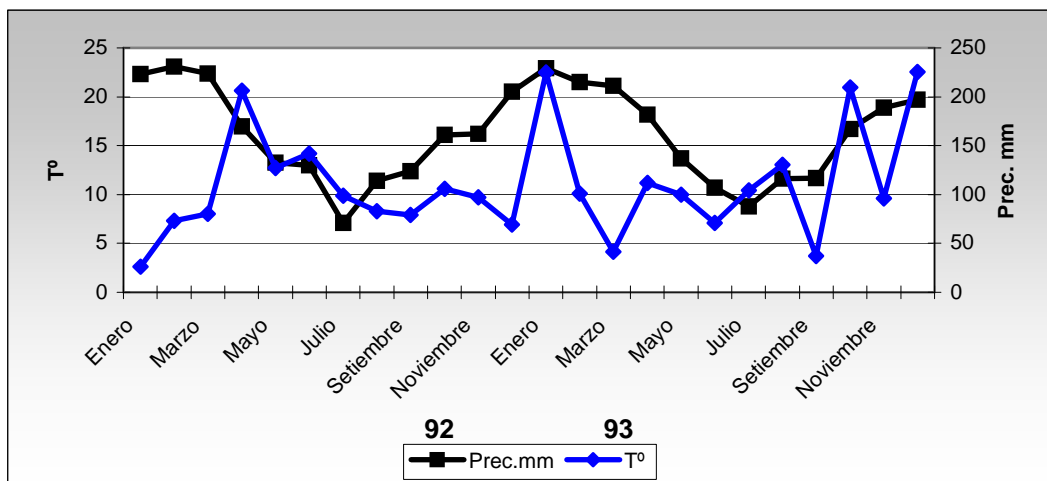


Fig. 9- Temperatura (T°) y precipitaciones (Prec.mm) durante el periodo de muestreo.

## ESTRUCTURA DE LA COMUNIDAD FENOLOGÍA SELECCIÓN DEL RECURSO

### DISEÑO DE MUESTREO

Existe una amplia variedad de métodos de captura y recolección de escarabajos coprófagos, todos basados en la fuerte atracción que sufre este tipo de insectos por los excrementos frescos de los mamíferos. Lobo et al. (1988) y Veiga et al. (1989) han

comparado la efectividad y el grado de similitud de la fauna capturada con diferentes trampas de cebo con respecto a la de los excrementos naturales. Aunque estos autores consideran que algunos métodos son más eficientes que otros, la adecuación de un determinado sistema de captura es dependiente de las especies a las que va dirigido y sobre todo de los aspectos concretos que se pretenden estudiar.

Se tomaron muestras de excremento referidas a una transecta 200m de largo y 1m de ancho, recogiendo muestras cada 10m aproximadamente.

Se definió como una muestra: una placa de excremento bovino o un conjunto de pelex de ovino y la porción de terreno subyacente hasta una profundidad de 20cm aproximadamente (Galante, 1979; Salgado, 1983).



Fig. 10- placa de excremento bovino



Fig. 11- placa de excremento bovino removida

Al tener las muestras un contorno irregular, el área de las mismas se tomó por exceso, ajustándolas a un rectángulo cuyos lados se corresponden a las medidas máximas de longitud y ancho de la muestra.

Los muestreos se realizaron mensualmente durante dos años (enero/1992 a diciembre/ 1993).

La recolección de muestras siguió el patrón ideado por Ávila & Fernández-Singler (1988), que tiene en cuenta las distintas texturas del excremento así como el número óptimo de muestras a recoger:

- 5 placas de excremento **bovino fresco (bf)**
- 5 placas de excremento **bovino semifresco (bsf)**
- 5 placas de excremento **bovino semisecco (bss)**
- 5 placas de excremento **bovino seco (bs)**
- 5 placas de excremento **ovino fresco (of)**
- 5 placas de excremento **ovino semifresco/semisecco (osf/ss)**
- 5 placas de excremento **ovino seco (os)**



Fig. 12- Vista superficial de una placa de excremento bovino fresco



Fig. 13- Vista subsuperficial de una placa de excremento bovino fresco.



Fig. 14- Placa de excremento bovino semifreca, mostrando signos de actividad



Fig. 15- Placa de excremento bovino semiseco, con signos de actividad



Fig. 16- Placa de excremento bovino seco

Para las muestras de excremento ovino, se unificó la textura intermedia “**semi-fresco/semi-seco**” (osf/ss), por la imposibilidad de identificarlas de forma independiente.



Fig. 17- Pélex de ovino fresco con un ejemplar de *Sulcophanaeus menelas* alimentándose

Las muestras se recogieron en bolsas de polietileno negras, cada una identificada con los datos de colecta y el tipo de excremento. Estas muestras se trasladaron al laboratorio de la Sección Entomología de la Facultad de Ciencias para su procesamiento.

#### **Procesamiento de las muestras**

Para revisar las muestras se procedió al método de flotación (Koskela, 1972; Koskela & Hanski, 1977; Salgado, 1983; Ávila & Fernández-Singler, 1988). Éste consiste en sumergir las muestras (excremento y sustrato subyacente) en grandes

recipientes llenos de agua. Para obtener una mayor eficacia, se sumergieron por separado, la masa de excremento y el sustrato subyacente. Cuando la muestra es sumergida, los distintos insectos comienzan a flotar y son recogidos directamente de la superficie del agua. Los insectos fueron separados por especies y se cuantificaron.

### **Determinación sistemática**

La identificación de las especies se realizó en base a los ejemplares depositados en la Colección de Entomología de la Facultad de Ciencias y siguiendo las claves sistemática de Baraud (1977, 1992); Dellacasa (1983) y Zunino (1975).

### **Tratamiento de los datos**

Se aplicó el análisis de curvas de acumulación para evaluar la eficiencia de los muestreos para el área en su conjunto. Para esto se utilizaron dos de los modelos asintóticos propuestos por Soberon & Llorente (1993) y estimadores de riqueza no paramétricos basados en la presencia-ausencia (Jack 1 y MMMeans) y la abundancia de las especies (ACE y Chao 1) (Colwell y Coddington 1994).

El cálculo de los índices y estimadores se realizó con el programa Estimates versión 5.0.1 (Colwell, 1997).

**Chao 1:** es un estimador del número de especies de una comunidad basado en el número de especies raras en la muestra.

$$\text{Chao 1} = S + a^2/2b$$

**S** = número de especies en una muestra

**A** = número de especies que están representadas solamente por un único individuo en esa muestra (singletons)

**b** = número de especies representadas por exactamente dos individuos en la muestra (doubletons).

**Chao 2:**

$$\text{Chao}_2 = S + L^2/2M$$

**L** = número de especies que ocurren solamente en una muestra (“únicos o unives”)

**M** = número de especies que ocurren en exactamente dos muestras (“duplicados o doublets”)

**Jacknife de primer orden:**

$$\text{Jack 1} = S + L \cdot m-1/m$$

**m** = número de muestras

Se basa en el número de especies que ocurren solamente en una muestra (**L**).

**Jacknife de segundo orden:**

$$\text{Jack 2} = S + L(2m-3)/m - M(m-2)^2/m(m-1)$$

Se basa al igual que el Chao 2, en el número de especies que ocurren en una muestra (**L**), así como el número de especies que ocurren en exactamente dos muestras (**M**), pero relacionándolas con el número total de muestras (**m**).

Para describir la estructura de la comunidad, se determinaron los siguientes parámetros:

- a) Riqueza específica: número de especies por zona de estudio (**S**).
- b) Diversidad específica y equidad: Como medida de diversidad se utilizó el Índice de Shannon (**H**), (Krebs, 1985). El mismo se calculó a partir de la ecuación:

$$H' = - \sum p_i \ln p_i$$

donde “pi” es la proporción de individuos hallados en la especie i-ésima. El valor de “pi” es desconocido en la muestra pero se estima mediante las frecuencias relativas observadas ( $n_i/N$ ) (el máximo valor probable, Pielou, 1969). El valor del Índice de Shannon suele recaer entre 1.5 y 3.5 y sólo raramente sobrepasa 4.5 (Margalef, 1972).

El Índice de Shannon, como medida de heterogeneidad, considera la uniformidad de la abundancia de especies (Peet, 1974), por lo que se calculó la equidad, como medida adicional de la uniformidad del número de individuos de las especies, (Pielou, 1969).

La equidad (E) se determinó de acuerdo con la siguiente fórmula:

$$E = H'/H_{\max} = H'/\ln S$$

donde la diversidad máxima ( $H_{\max}$ ) es la diversidad que podríamos encontrar en una situación en la que todas las especies fueran igualmente abundantes, de modo tal que  $H' = H_{\max} = \ln S$ . La relación entre la diversidad observada  $H'$  y la diversidad teórica máxima  $H_{\max}$ , puede considerarse como una medida de uniformidad (E) (Pielou, 1969).

El valor de E se sitúa entre 0 y 1; donde los mayores valores de E se obtienen cuando las diferencias entre el número de individuos de las especies son menores y recíprocamente, los valores más bajos de E surgen cuando las diferencias entre el número de individuos de las especies son altas.

Se aplicó el índice de Rarefacción con el fin establecer diferencias significativas entre los valores de las abundancias obtenidas para cada tipo de excremento y para las

distintas texturas de los mismos. Este índice permite hacer comparaciones de números de especies entre comunidades cuando el tamaño de las muestras no es igual. Calcula el número esperado de especies de cada muestra si todas las muestras fueran reducidas a un tamaño estándar, es decir, si la muestra fuera considerada de  $n$  individuos ( $n < N$ ).

$$E(S) = \sum 1 - \frac{(N - Ni)/n}{N/n}$$

Donde  $E(S)$  = número esperado de especies,  $N$  = número total de individuos en la muestra,  $Ni$  = número de individuos de la  $i$ ésima especie,  $n$  = tamaño de la muestra estandarizado.

Se establecieron los distintos gremios y grupos funcionales de acuerdo con las clasificaciones de Bornemissza (1976) y Halffter & Edmonds (1981).

Se calculó la similaridad para las muestras recogidas en cada tipo de excremento y para las distintas texturas, aplicando los Índices de Jaccard e Índice de Sorenson. Se completó el estudio realizando el análisis de similaridad de Bray-Curtis (Cluster).

Para determinar la preferencia de las especies por determinado excremento y textura del mismo se utilizó como método de ordenación al análisis de correspondencias. Es un análisis muy utilizado en ecología y que también se ha extendido a otras disciplinas. Es un procedimiento de ordenación que descompone una tabla de contingencias de doble entrada que incluye cantidades de objetos y sus atributos. Se adapta a las variables no continuas como cantidades, datos de presencia- ausencia, o porcentajes (Hill, 1973,1974, citado por James y McCulloch,1990). El análisis intenta encontrar nuevos ejes que resuman la variación

entre una nube “multidimensional” de puntos representando distancias entre “sitios” o especies, reduciendo la dimensionalidad en el proceso. Este método tiene la ventaja de poder analizar simultáneamente especies y “sitios” (en este trabajo, “sitios” equivalen a textura de los excrementos) y de visualizar la relación entre el gráfico de ordenación de ambos. La posición de las especies en el gráfico de ordenación de especies será el “centro de gravedad o la posición “promedio” que tendrán estas mismas especies en la gráfica de ordenación de los sitios (Kent y Coker, 1994). Para el cálculo del análisis de correspondencias se utilizó el programa estadístico STATISTICA 6.0 versión 1998.

## **PATRONES DE NIDIFICACIÓN**

Se colectaron insectos adultos, durante los dos años de muestreo (1992 y 1993), mediante colecta manual, directamente de los parches de excremento. Estos insectos eran trasladados y acondicionados en el laboratorio de Entomología de la Facultad de Ciencias.





Fig. 19- Colecta manual.

Para las observación de los comportamientos de nidificación se construyeron terrarios de vidrio, con una pared movable, con medidas de espesor adaptadas al tamaño de la especie (figs. 20-23):

- ➡ especies pequeñas como *Onthophagus hirculus*, *Canthidium breve*: 25cm x 20cm x 1cm
- ➡ especies medianas a grandes como *Sulcophanaeus menelas* o *Gromphas lacordairei*: 25cm x 20cm x 3cm

Cada terrario se llenó de arena húmeda hasta unos 15 cm de altura aproximadamente y fue cubierto con un plástico negro para impedir el pasaje de luz. La arena fue esterilizada en autoclave a 1 atm. de presión durante 1 hora.



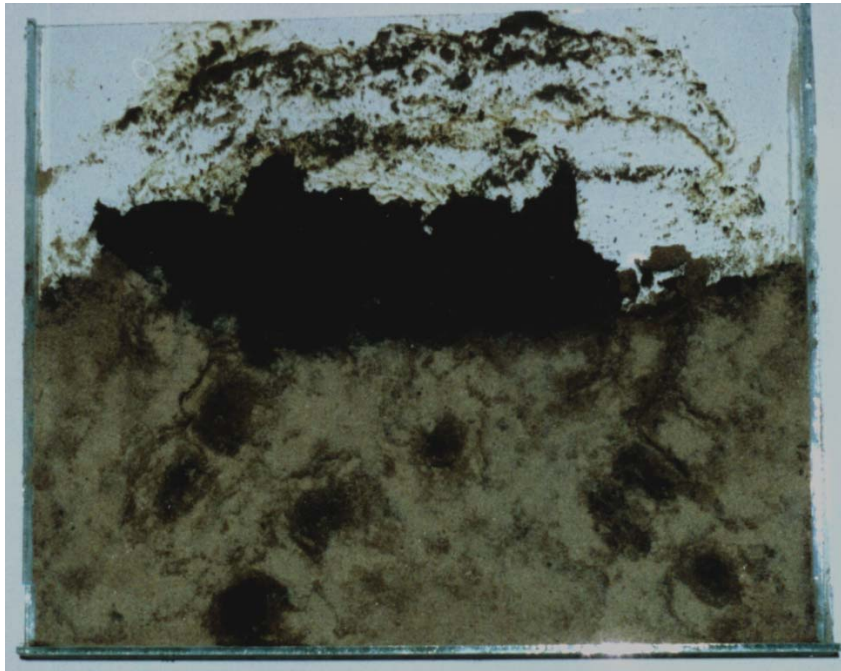
Fig. 20- Terrario de observación con arena húmeda y estiércol fresco como alimento.



Fig. 21- Terrario de observación.



Fig. 22- Terrario de observación cubierto.



a



b

Fig. 23- a) Terrario de observación mostrando bolas-nido de *Onthophagus hirculus*. b) Detalle de un sector del terrario con tres bolas-nido de *Sulcophanaeus menelas*.

Para cada especie estudiada, se acondicionaron cinco terrarios con parejas y cinco terrarios con hembras solas, a fin de confirmar la existencia de cooperación bisexual en la nidificación. Los terrarios se colocaron en una cámara de cría con condiciones de temperatura y humedad controladas (22 °C / 60% ) y un fotoperiodo de 8 horas (Fig. 24 a y b).

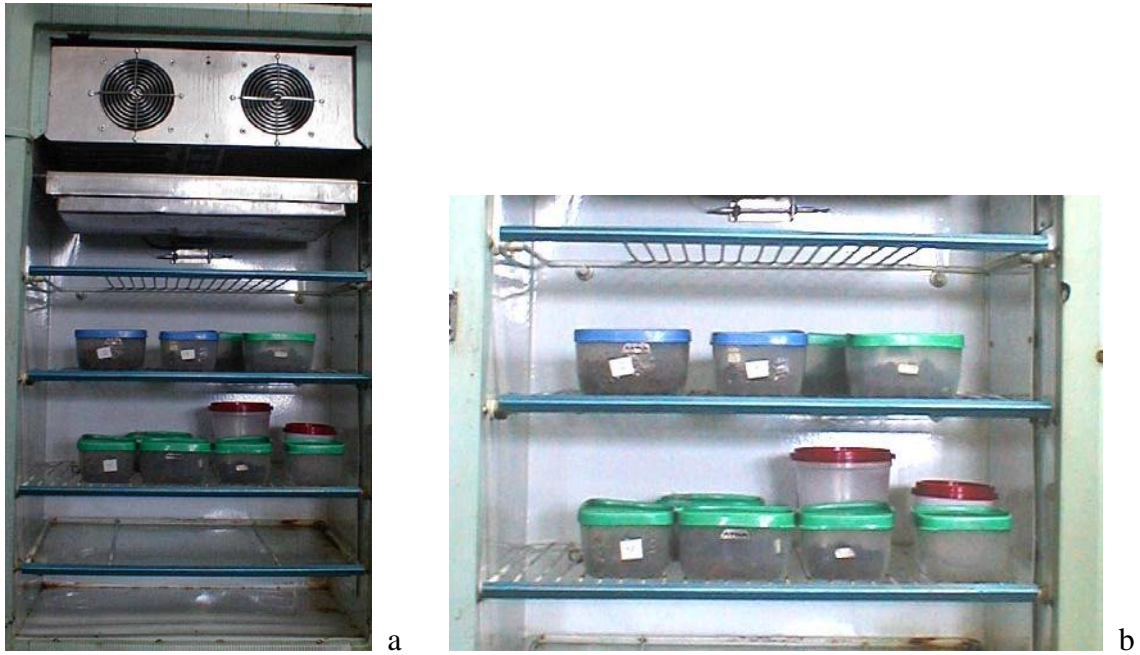


Fig. 24- a) vista general de la cámara de cría; b) detalle de la cámara de cría con recipientes.

Los coleópteros fueron alimentados con estiércol vacuno fresco y los terrarios se revisaron semanalmente. Para ello se retiraba la cubierta de plástico y la pared móvil. Se registraban en una hoja de protocolo:

- ➡ presencia de galerías, su categoría (galerías de alimentación, de oviposición, galería principal, galería secundaria)
- ➡ dimensiones de las galerías, y su ángulo de inclinación con respecto a la superficie del terrario
- ➡ el número de bolas nido construidas, su ubicación y su relación con la galería principal o galerías secundarias
- ➡ posición de la hembra o las parejas, dentro del complejo de galerías



Fig. 25- Terrarios: a) terrario de observación; b) detalle de galerías; c) detalle de la nidificación.

Las bolas-nido se extraían de los terrarios de observación y se trasladaban a recipientes donde eran acondicionadas individualmente, también en la cámara de cría. Para cada bola-nido se tomaban las dimensiones de ancho y largo máximo, textura y se llevaba un registro de la evolución del estado imaginal, hasta completar la emergencia del imago. El control de las bolas-nidos se hizo cada dos días.

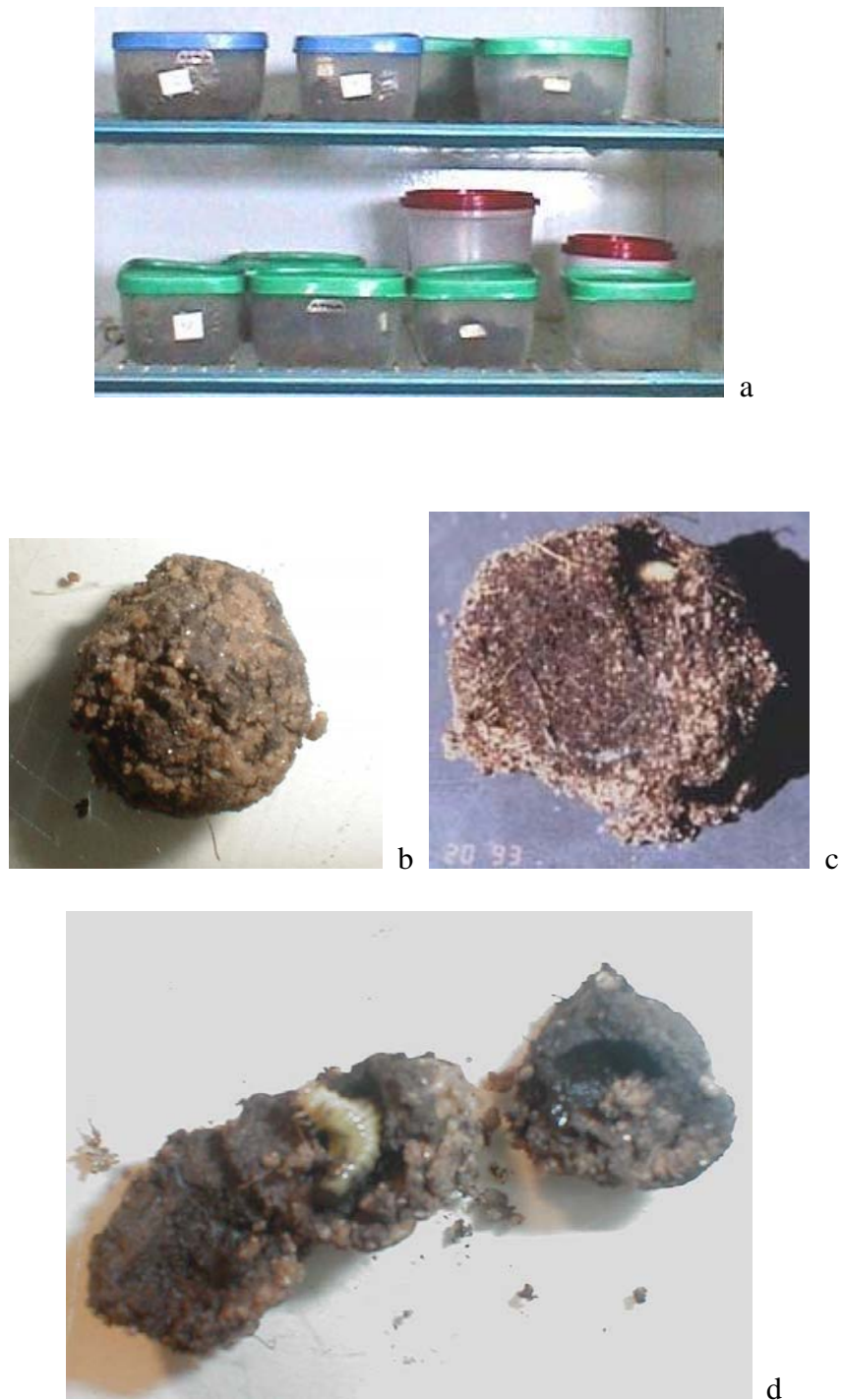


Fig. 26- Seguimiento de la nidificación. a) recipientes de seguimiento de las bolas-nido; b) bola-nido de *Sulcophanaeus menelas*; c) bola-nido, mostrando un huevo; d) bola- nido mostrando una larva en desarrollo.

La descripción de los distintos patrones de nidificación se realizó en base a las clasificaciones de Bornemissza (1976) para establecer los grupos funcionales y la de

Halffter y Edmons (1982) para la separación en los tres gremios: endo, para y telecópridos (ver capítulo 3: Ecología de los Coleoptera Scarabaeoidea coprófagos).

### RESULTADOS:

#### TAXOCENOSIS

Fueron estudiadas un total de 840 muestras de excremento distribuidas en 480 placas de excremento bovino y 360 muestras de excremento ovino. Del total de muestras, 331 (39,40%) fueron colonizadas con al menos un ejemplar, estas muestras corresponden a 196 (23,33%) placas de excremento bovino y 135 (16,07%) muestras de excremento ovino.

Se colectaron 1.684 coleópteros, agrupados en 12 especies y 9 géneros, pertenecientes a dos familias de Scarabaeoidea: Scarabaeidae y Aphodiidae, con un porcentaje de 85.57% y 14.42% respectivamente. El estimado de especies (Fig. 18) demuestra que se ha podido recoger el total de especies del área. Los valores para los estimadores de diversidad fueron los siguientes:

Chao1 = 12

Chao2 = 12

Jack1 = 12

Jack2 = 12

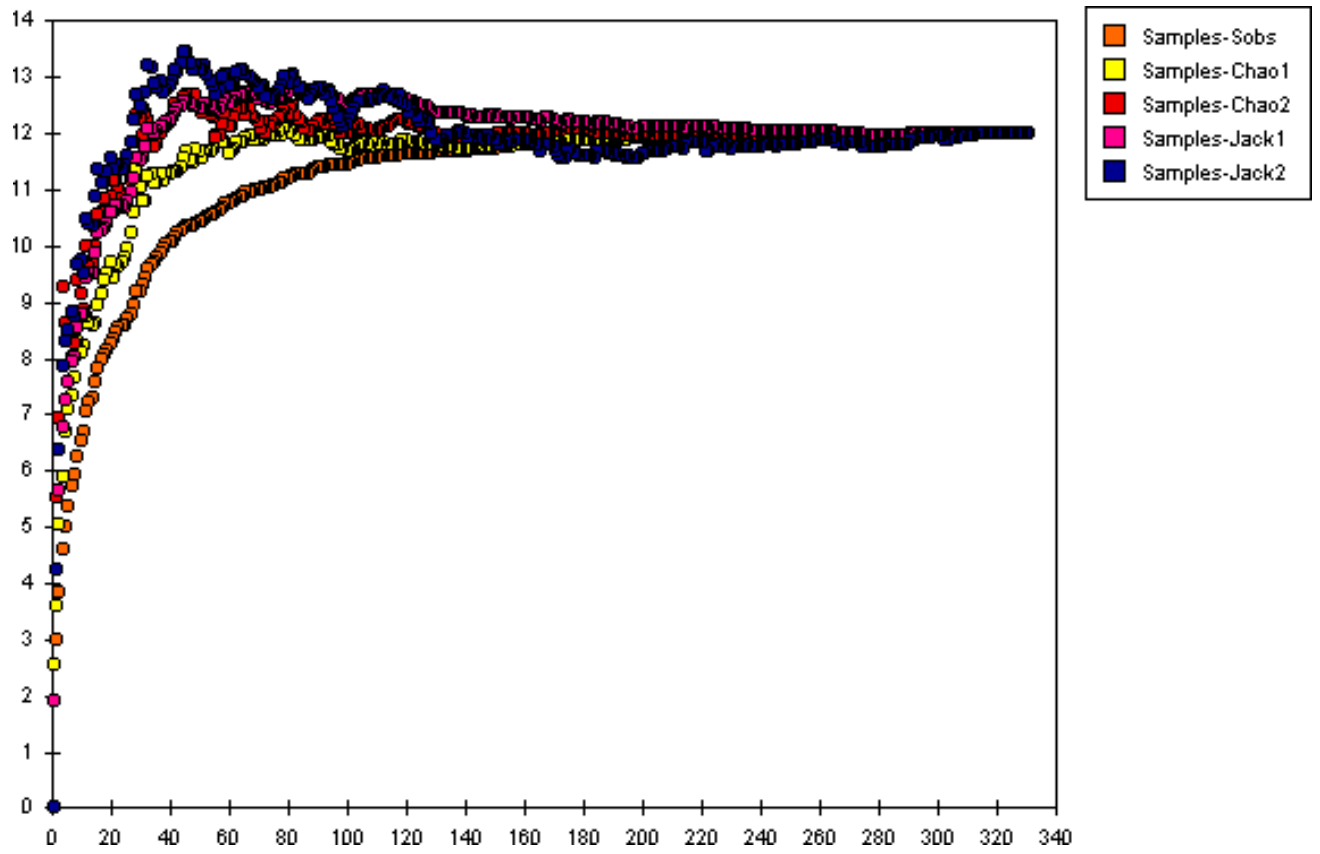


Fig. 27- Curva de acumulación de especies.

Se presenta a continuación la lista de especies colectadas.

Tabla 2 - Lista sistemática de especies.

<b>Familia Aphodiidae</b>	
Subfamilia Aphodiinae	
Tribu Aphodiini	
	<i>Aphodius lividus</i> (Olivier, 1789)
Subfamilia Eupariinae	
Tribu Eupariini	
	<i>Ataenius platensis</i> (Blanchard, 1843)
	<i>Ataenius picinus</i> Harold, 1867
<b>Familia Scarabaeidae</b>	
Subfamilia Coprinae	
Tribu Dichotomini	
	<i>Ateuchus pamperatum</i> Germar
	<i>Canthidium breve</i> Germar, 1824
	<i>Dichotomius semiaeneus</i> (Germar, 1824)
Tribu Phanaeini	
	<i>Sulcophanaeus menelas</i> (Laporte, 1840)
	<i>Bolbites onitoides</i> Harold, 1868
	<i>Gromphas lacordairei</i> Brullé, 1834
Tribu Onthophagini	
	<i>Onthophagus hirculus</i> Mannerheim, 1829
Subfamilia Scarabaeinae	
Tribu Canthonini	
	<i>Canthon bispinus</i> Germar, 1824
	<i>Canthon muticum</i> Harold, 1867

Tomando en cuenta los valores obtenidos al aplicar el Índice de Shannon, la diversidad específica fue mayor para la familia Scarabaeidae con un valor de 1.38 comparada con el de la familia Aphodiidae con 0.81. Ambas familias muestran valores bajos de equidad, debido a la desigualdad en la distribución de abundancia de las especies.

Tabla 3: Índices descriptores del agregado de especies de Scarabaeidae y Aphodiidae.

	<b>estiércol bovino</b>	<b>estiércol ovino</b>
<b>Riqueza</b>	12	11
<b>Índice de Shannon</b>	1.91	1.10
<b>Uniformidad</b>	0.77	0.40

La familia Scarabaeidae es la que presenta mayor abundancia con 1.442 individuos con 8 géneros que agrupan 10 especies, sumando el 83,3% del total de especies descritas para la comunidad de coprófagos. Está representada por 2 subfamilias, Coprinae y Scarabaeinae, con 4 tribus, Phanaeini, Onthopaghini, Coprini y Canthonini, contando con 9 géneros, *Sulcophanaeus*, *Bolbites*, *Gromphas*, *Onthophagus*, *Ateuchus*, *Canthidium*, *Dichotomius* y *Canthon*. *Onthophagus* es de distribución cosmopolita, el resto de los géneros son de distribución Neotropical (Blackwelder, 1944; Cambefort, 1991b). Coprinae es la subfamilia mejor representada con el 77.7 % de las especies recolectadas y una abundancia de 809 ejemplares (48.04%). *Dichotomius* y Phanaeini, tuvieron igual número de especies, contabilizando el 75% de las especies de Scarabaeidae colectados y una abundancia de 1.046

ejemplares (62.11% del total de ejemplares). La tribu Onthophagini, muestra una abundancia relativa media (330) y una baja riqueza específica.

La tribu Canthonini sólo está representada por un género y dos especies *Canthon bispinus* y *C. muticum* (16.66% del total de especies presentes) y una abundancia de 65 ejemplares (3.85%).

*Canthidium breve* y *Onthophagus hirculus* fueron los Scarabaeidae con mayor abundancia, 735 (43.64%) y 330 (19.59%) respectivamente. *Sulcophanaeus menelas* y *Onthophagus hirculus* están representados con abundancias de 209 y 330 respectivamente, seguidos por el resto de los Scarabaeidae, con abundancias menores a 100 individuos: *Ateuchus pamperatum* (68), *Canthon muticum* (37), *Canthon bispinus* (28), *Gromphas lacordairei* (24), representando este grupo el 10.81% de la abundancia de los Scarabaeidae recolectados. *Bolbites onitoides* tuvo una abundancia de 4 (0.27%), la menor de todos los Scarabaeidae, siguiéndole *Dichotomius semiaeneus* con una abundancia de 6 (0.41%).

Aphodiidae, contabilizó un total de 243 ejemplares (14.42% del total), con 2 géneros y 3 especies (25% del total de especies). La subfamilia Eupariinae fue la mejor representada con 2 especies para el género *Ataenius*: *A. platensis* y *A. picinus* y una abundancia de 142 ejemplares (58.43% del total de Aphodiidae colectados y el 8.61% para el total de los ejemplares colectados). La subfamilia Aphodiinae estuvo representada por un solo género y una sola especie *Aphoidus lividus*, con una abundancia de 101 ejemplares (41.56% de los Aphodiidae colectados y el 5.99% de la

abundancia total de coprófagos ). Se presenta a continuación la matriz y la representación gráfica de las Abundancias totales para cada especie:

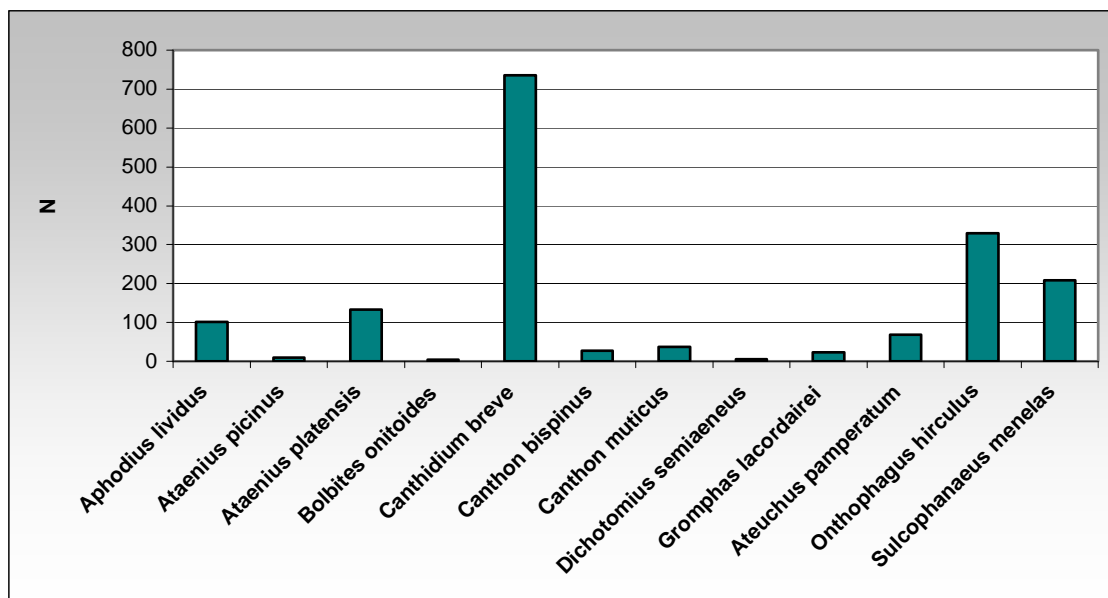


Fig. 28- Abundancias totales para cada especie.

En las Tablas 4-6 se presentan las abundancias mensuales (N) para cada especie durante el primer y segundo año de muestreo respectivamente.

## COMPOSICIÓN DE GREMIOS

De acuerdo con la separación de las especies en el espacio (vertical u horizontal) que supone la relocalización del alimento de su sitio original a uno protegido, se establecieron los porcentajes de riqueza y abundancia de acuerdo a los gremios (endo, para y telecóprido) tomando la clasificación de Bornemissza (1976) (Tablas 7,8 ; Fig. 29).

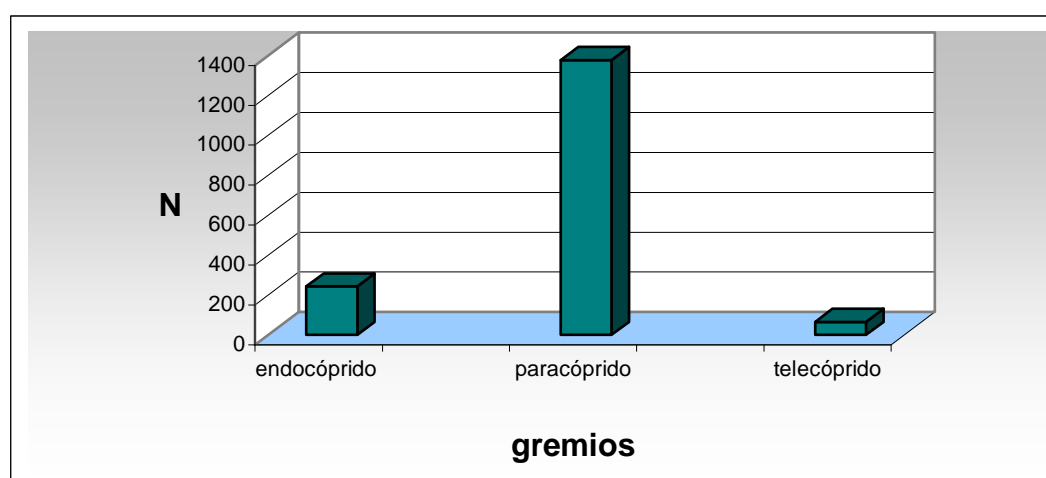


Fig. 29- Proporción de gremios que forman el agregado de especies

Dentro de la comunidad de Scarabaeoidea estudiada se encontraron los tres gremios descritos por Bornemissza (1976) para agrupar a los escarabajos estercoleros. Los endocópridos, presentes en proporción mayor que los telecópridos, representaron un 14.4% del total de los coprófagos recogidos. Dentro de los Aphodiidae, las subfamilias Aphodiinae y Eupariinae están representadas en proporciones muy similares 5.9% y 8.43% respectivamente. El gremio de los paracópridos representó el 81.7% del total de la comunidad. Las especies que lo integraron pertenecen a la familia Scarabaeidae y la mayor proporción correspondieron a cavadores de pequeño tamaño (79,69% del total de especies colectadas). Dentro de este grupo funcional también se

encontraron las especies con mayor abundancia dentro de la comunidad: *Canthidium breve* N= 735 y *Onthophagus hirculus* N= 330.

## DISCUSIÓN

La curva de acumulación de especies obtenida en función a los estimadores de diversidad calculados, permite valorar en forma satisfactoria el diseño de muestreo utilizado. La riqueza de especies ha sido de 12, representando dos familias, Scarabaeidae y Aphodiidae.

De manera general, los valores de riqueza, diversidad y equidad fueron bajos si los comparamos con poblaciones de escarabajos coprófagos en ambientes similares en las regiones tropicales (Bornemissza & Williams, 1970; Heinrich & Bartholomew, 1974). Existen diversas hipótesis acerca de los niveles poblacionales y composición de la fauna coprófaga de la región. Cabrera Walsh & Cardo (1977) han señalado que la reducción de las poblaciones de insectos coprófagos nativos a través de los años puede ser una consecuencia de mal manejo del suelo o porque no han respondido al incremento del recurso (Halffter, 1981). La forma como el excremento bovino y ovino es utilizado por la fauna coprófaga contemporánea, podría ser una respuesta ecológica durante los pasados 500 años (desde que se introdujo la ganadería en nuestro país) de especies suficientemente flexibles como para sobrevivir desde el Pleistoceno (Janzen, 1983).

La familia Aphodiidae fue la menos diversa ( $H' = 0.81$ ), de esta forma los Scarabaeidae representan la familia dominante en el área de estudio ( $H' = 1.38$ ). Este hecho coincide con lo observado por otros autores para las comunidades de coprófagos

en ecosistemas abiertos (Haffter & Matthews, 1966; Nealis, 1977; Walter, 1978; Lumaret, 1983; Hanski, 1983; Peck & Howden, 1984; Lumaret & Kirk, 1987) y recientemente con los datos obtenidos por Canziani (2003), para distintos tipos de praderas en nuestro país.

Los Aphodiidae representan un importante componente numérico de las comunidades coprófagas asociadas al estiércol de ganado doméstico. En nuestro estudio, la subfamilia Eupariini fue la mejor representada dentro de los Aphodiidae con la especie *Ataenius platensis* con una abundancia (N) de 133 individuos. Los altos porcentajes de captura para distintas especies del género *Ataenius* en ambientes similares en otros países del continente, estaría dando fuerza a la hipótesis que sostiene que este género se encontraría bien representado en el continente americano (Howden & Nealis, 1975; Peck & Forsyth, 1982). Canziani (2003), en su estudio de comunidades de escarabajos estercoleros para tres ecosistemas distintos de nuestro país, encontró proporciones de abundancia similares para ambientes de pradera húmeda. Continuando con los Aphodiidae, *Aphodius lividus*, fue la única especie colectada de la subfamilia Aphodiidae. Esta especie ha sido introducida desde Europa y al igual que en el Viejo Continente, esta especie muestra una marcada preferencia por los ambientes abiertos (Lantin, 1961).

La familia Scarabaeidae fue la que presentó mayor abundancia con 1.441 individuos coincidiendo con lo observado para ecosistemas templados por otros autores (Haffter & Matthews, 1966; Nealis, 1977; Walter, 1978; Lumaret, 1983; Hanski, 1983; Peck & Howden, 1984; Lumarte & Kirk, 1987). De forma general podemos afirmar que la mayor abundancia estuvo representada por especies de pequeño tamaño (*Aphodius*

*lividus*, *Ataenius platensis*, *Onthophagus hirculus*, *Canthidium breve*). Esta característica, coincide con lo observado por Halfter & al., 1992 y Canziani, 2003, para comunidades de hábitats abiertos.

La mayoría de los géneros de Scarabaeidae, mostraron niveles de riqueza muy bajos, coincidiendo con estudios para ecosistemas del continente americano y Europa. Este hecho apoyaría la hipótesis de que en América la fauna de coleópteros coprófagos es el remanente de la fauna que colonizaba los excrementos de la megafauna de mamíferos extintos hacia finales del Pleistoceno (Janzen, 1983). Dichotomiini es la tribu con mayor abundancia relativa (735), reflejando, según Cambefort (1991 b) el éxito de este grupo en el Nuevo Mundo.

El agregado de especies coprófagas está dominado por aquellas de pequeño tamaño como *Canthidium breve*, *Onthophagus hirculus*, apoyando la hipótesis de que estos pequeños coleópteros coprófagos son mucho más dispersos que las especies de mayor tamaño. Los altos valores de abundancia de *Onthophagus* en particular encontrados en hábitats de praderas, estaría demostrando su éxito adaptativo, ya que es una especie que viene desplazando las comunidades nativas, desde el norte de Sudamérica. Este hecho ya fue comprobado en poblaciones del continente Africano. Los Phanaeini agrupan los coleópteros de mayor talla colectados y responden a géneros ya citados para hábitats de pasturas (Hanski & Cambefort, 1991 c; Cambefort, (1991 b).

La disponibilidad continua de recurso sería un factor determinante en los niveles de riqueza que resultan sensiblemente mayores en ambientes pastoreados, si los comparamos por ejemplo con otros hábitats como bosques artificiales (Canziani, 2003).

Las abundancias y riqueza de especies, en relación a los grupos funcionales o gremios, concuerdan con lo observado por Canziani (2003), en su estudio de selección de hábitat, encontrando una mayor proporción de especies paracópidas en ambiente de pradera. Este patrón de selección apoyaría la idea de que los Scarabidae de las zonas templadas son especies termófilas que requieren temperaturas elevadas para su actividad (Halffter & Matthews, 1966). Este hecho es crítico en las especies de mayor tamaño, como es el caso de *Sulcophanaeus menelas* que desarrolla su mayor actividad (vuelo y alimentación) durante las horas de mayor insolación. Esta preferencia por los hábitats expuestos parece ser debida a su comportamiento nidificador en el suelo que les confiere independencia con respecto a las condiciones de estrés a que estaría sujeto su microhábitat en un ambiente sin cobertura vegetal. (Halffter & Matthews, 1966; Nealis, 1977; Walter, 1978; Lumaret, 1983; Hanski, 1983; Peck & Howden, 1984; Lumaret & Kirk, 1987). Los paracópidos de pequeño tamaño resultaron ser los más abundantes, coincidiendo con lo encontrado en otros ecosistemas templados (Salgado, 1983; Lumaret & Kirk, 1987; Menéndez, 1997). De acuerdo con Hanski & Cambefort (1991c), la dominancia en las comunidades de escarabajos coprófagos está en relación directa con el tamaño de las especies. De esta forma la relación interespecífica de las especies de pequeño tamaño dentro de una placa de estiércol puede promover la coexistencia, especialmente entre especies endocópidas y de pequeños cavadores, debido a que el tamaño puede determinar diferencias en las partes utilizadas del excremento o del espacio subyacente.

La baja abundancia de grandes cavadores y rodadores respecto a endocópridos y paracópridos, puede deberse, entre otras razones, a las dimensiones de las especies y hábitos reproductivos de los coprófagos, que afectarían significativamente la coexistencia de los escarabajos (Palestrini et al., 1998). La competencia intra e interespecífica puede ser severa en los Scarabaeidae de gran talla, los cuales pueden remover una porción de los recursos en una deyección para su uso exclusivo (Hanski & Cambefort 1991b). Estos escarabajos se reproducen haciendo túneles y enterrando el estiércol debajo de la deyección (grandes y pequeños cavadores o paracópridos) o introduciendo fragmentos de excremento en un agujero hecho previamente, alejado de la deyección original (rodadores, peloteros o telecópridos) (Halffter & Edmons, 1982; Zunino & Palestrini, 1986 y Zunino, 1991 mencionados por Palestrini et al., 1998). En los endocópridos como los pequeños Aphodiidae, la competencia no sería tan fuerte ya que generalmente se reproducen dentro del estiércol (Hanski & Cambefort, 1991b).

A diferencia de lo señalado por Canziani (2003), la proporción de especies telecópridas fue muy baja (3,65% de la abundancia total). La baja abundancia de los Canthoniini, podría deberse a un defecto del método de colecta para el grupo de telecópridos. Los coleópteros rodadores permanecen poco tiempo en el excremento y ruedan a distancia un fragmento del mismo. La captura de estas especies está condicionada a su presencia en el excremento en el momento del muestreo. También probablemente la altura de la pastura podría afectar el desplazamiento de los integrantes de este gremio, si esta es muy alta, dificulta los hábitos de nidificación (Gonzalez-Vainer & Canziani, 1996).

Como ya se expresara, *A. lividus* es una especie introducida desde el Viejo

Mundo, donde los Aphodiidae muestran preferencia por los hábitats de pastura (Landín, 1961). Esta preferencia por los hábitats de pradera independientemente de las condiciones del sustrato, estaría reflejando la mayor independencia de los endocópridos frente a un tipo particular de suelo.

El mayor número de individuos en excremento bovino y ovino se registró notoriamente en primavera, aunque se detectaron más especies en los meses del verano. Esto lleva a suponer que las precipitaciones influyeron más en la abundancia de las especies que la temperatura del aire, posiblemente porque la mayoría son pequeños cavadores y la textura del suelo favorecería la nidificación. Este comportamiento se observa notoriamente en las heces ovinas, pues son una fuente de alimento extremadamente transitorio que se seca muy rápido, entre algunas horas y pocos días. Pueden ocurrir variaciones anuales en las preferencias texturales de una determinada especie influenciadas no sólo por la temperatura del aire y precipitaciones, sino también por la temperatura del suelo, la calidad de las pasturas y del excremento, así como la desecación del mismo, lo que hace necesario ampliar el período de observaciones a más de un año.

*Ataenius platensis*, ha sido citada para hábitats de pradera seca (Canziani, 2003). Esta selección podría también deberse, como especie endocóprida, a su mayor independencia de las condiciones del suelo ya que, presumiblemente posea un ciclo de vida corto, lo que le permitiría nidificar en un ambiente donde la deshidratación del estiércol puede ser rápida en los meses más cálidos del año (Canziani, 2003). El patrón de distribución encontrado coincide con el descrito por Lumaret & Kirk (1987) y Hanski (1991b), para las zonas templadas de Europa, donde la mayoría de las especies

son ubicuas tanto en hábitats abiertos como en bosques y típicamente son más abundantes en hábitats abiertos.

Los paracópridos de mayor tamaño, géneros característicos de hábitats abiertos (Cambefort, 1991b), están representados de manera desigual. De *Gromphas lacordairei*, sólo se recogieron 24 ejemplares, frente a 209 de *Sulcophanaeus menelas*. *Gromphas lacordairei* es una especie que se colecta sobre todo en ambientes de pradera húmeda o praderas de inundación, (Caniziani, 2003) y observaciones realizadas en diferentes localidades del Uruguay como Cuchilla Santo Domingo, Dpto. Florida, (Canziani com. pers.), Cerro Colorado (Florida), Rocha, (Morelli, González-Vainer, com. pers.).

A continuación se enumeran las diferentes especies indicando para cada una de ellas unos breves comentarios sobre su ubicación sistemática, distribución geográfica y datos más relevantes de su biología.

## Familia Scarabaeidae

### ***Sulcophanaeus menelas*** (Germar), 1824

*Sulcophanaeus* Olsoufieff, 1924, es un género neotropical, que comprende 5 especies (Edmonds, 2000). Zunino (1983; 1985), agrupa dentro de la subtribu Phanaeina los géneros *Phanaeus* Mac Leay, *Oxisternon* Lap, *Coprophanaeus* Ols., *Sulcophanaeus* Ols., *Diabroctis* Gist., *Dendropaemon* Perty, *Coprophanaeoides* Edmonds, *Tetramereia* Klag., *Megatharsis* Waterh. (y posiblemente, *Paradendropaemon* Edmonds y *Homalotarus* Janss.). Esta subtribu o (agrupación de géneros), tiene una distribución neotropical, de gran éxito no sólo geográfico, sino también ecológico y, dentro de ciertos límites, comportamental. No es exclusivamente sudamericano, sino que presenta importantes componentes en Centro y Norteamérica y núcleos de diferenciación secundarios en Mesoamérica y la Zona de Transición Mexicana (Zunino, 1985).

Los Phanaeina comprenden cerca de 150 géneros, exclusivamente del Nuevo Mundo, conocidos por sus brillantes colores metálicos y su notable dimorfismo sexual. De acuerdo con Phililps et al. (2001), salvo *Sulcophanaeus*, el resto de los géneros que agrupa esta subfamilia son monofiléticos, consistiendo en varias ramas (clados) en forma parafilética en el medio del árbol filogenético.

*Sulcophanaeus menelas* es un Phanaeini coprófago neotropical, presente en las praderas de Bolivia, centro y este argentino, sur de Brasil y en todo el territorio

uruguayo (Edmonds, 1972). Edmonds (1972), define los caracteres del género *Sulcophanaeus* y precisa su distribución geográfica, contando con 14 especies sudamericanas, 3 especies mesoamericanas, una endémica y 4 especies endémicas de las islas del Caribe y Jamaica (Edmonds, 2000).

***Bolbites onitoides*** Harold, 1868

Esta especie está distribuida en Argentina (Buenos Aires, La Pampa, Córdoba, San Luis, Catamarca, La Rioja, Santiago del Estero, Salta, Tucumán, Chaco, Formosa, Santa Fe, Entre Ríos, Corrientes), Bolivia, Paraguay y Uruguay (Martínez, 1959).

***Gromphas lacordairei*** Brullé, 1834

*Gromphas* Brullé, 1834 es un género exclusivamente neotropical que cuenta con 5 especies, todas coprófagas (Martínez, 1959). Su posición taxonómica ha sido de difícil determinación. Originalmente ubicado dentro de la subtribu Phanaeina (Blackwelder, 1944), fue removido de esta subtribu por Edmonds (1972) quien lo relacionó con los dicotomiinos. Posteriormente, Halffter y Edmonds (1982), en base al estudio de los patrones de nidificación lo incluyen dentro de la subtribu Dichotomiina. Recientemente, Philips et al (2001), realizan un estudio filogenético de la tribu Phanaeini y ubican a *Gromphas* dentro de esta tribu, estableciendo su afinidad con el género *Oruscatus*.

*Gromphas lacordairei* Brullé se distribuye en Brasil, Argentina y Uruguay (Blackwelder, 1944, Martínez, 1959). Esta especie ha sido señalada como huésped intermediario de *Macracantorhynchus hirudinaceus* (Pallas), gusano del intestino del cerdo, otros animales domésticos y silvestres y también del hombre, (Martínez, 1959).

## ***Onthophagus hirculus*** Mannherheim, 1829

Las evidencias biogeográficas y filogenéticas señalan al Viejo Mundo como área de origen del género *Onthophagus* Latreille, 1802. Es en los trópicos del Viejo Mundo donde se encuentran más género afines (dentro de la tribu Onthophagini), donde se presenta la mayor cantidad de subgéneros y grupos filéticos de *Onthophagus*, y sobre todo donde se encuentra el mayor número de formas plesiomórficas. Concretamente en África al sur del Sahara, se encuentra la mayor diversidad taxonómica, morfológica, ecológica y etológica (790 especies de un total de 1,768, según Cambefort, 1991).

*Onthophagus* se ha expandido tanto a las regiones actualmente templadas de Eurasia, como a la región Australiana y a América. Es el Scarabaeoidea más cosmopolita, incluyendo numerosas introducciones accidentales o diseñadas debido al hombre (Zunino & Halffter, 1997). En América al igual que en Australia, la riqueza filética es menor. Existe aquí un solo subgénero (excluyendo las introducciones antrópicas recientes): *Onthophagus* s. str., que, por otra parte, incluye abundantes ramas filéticas y especies en el este de la región Oriental y en la Zona de Transición China (sensu Palestirini et al., 1987).

Zunino & Halffter (1988) argumentan a favor de la teoría de que los *Onthophagus* americanos representan varias ramas filéticas derivadas de troncos ancestrales., cuya representación extramericana actual se encuentra en la fauna del este y sureste asiático. Las ramas americanas son varias. Hasta el presente se consideran cinco grupos de especies (Zunino & Halffter, 1988). El grupo *hirculus* es el más importante de Sudamérica. Del total de 26 especies, 23 se encuentran en Sudamérica o Panamá. En la zona de transición mexicana (al norte del Lago de Nicaragua), existen

siete especies, seis de las cuales son de muy amplia distribución en las zonas bajas, tropicales de México y Centro América.

*Onthophagus*, es un género de enorme diversidad taxonómica, agrupando aproximadamente 2.000 especies (Zunino, 1975). En los Onthophagini los caracteres de diferenciación sexual secundaria adquieren cierto grado de variabilidad y complejidad. Se destacan especialmente los procesos cefálicos y pronotales a base de tubérculos, quillas, crestas, fosetas y largas protuberancias corniformes.

En los últimos años, este género ha recibido especial atención, transformándose en modelo de estudio en biología, comportamiento, ecología y patrones de nidificación, que luego son utilizados para descifrar la intrincada sistemática del grupo ( Lee & Peng, 1982; Cook, 1988, 1990; Emlen, 1994, 2000; González-Vainer & Morelli, 1995; Sowig, 1996a, b; Moczek, 1998, 1999; Herzner, 2000; Emlen & Nijhout, 2000; Hunt and Simmons, 1998, 2000; Hunt et al.,1999; Moczek & Nijhout, 2002).

En algunas especies de este grupo se han analizado aspectos de su fenología y su ecología (Tyndale-Biscoe et al., 1981; Edwards, 1986a, 1988; Lumaret & Kirk, 1987; Tyndale-Biscoe et al., 1988; Lumbreras et al., 1990; Martínez & Montes de Oca, 1994). La mayoría de las especies estudiadas presentan una marcada estacionalidad; su mayor actividad ocurre en los meses más cálidos y húmedos del año (Halfpter, 1991; Hanski & Cambefort, 1991c). Sin embargo, algunas de ellas se mantienen activas en la superficie del suelo durante gran parte del año (Avila & Pascual, 1988b; Arellano, 1992).

*Onthophagus hirculus* Mannh. es un coleóptero coprófago neotropical, muy común en las zonas de campo natural y pasturas mejoradas del Uruguay. Esta especie está citada para Argentina (Buenos Aires, Río Negro, Neuquén, La Pampa, Mendoza, San Luis, Córdoba, San Juan, Santa Fe, Entre Ríos, Corrientes, Misiones, Chaco, Formosa, Santiago del Estero, Jujuy, Salta, Tucumán, Catamarca, La Rioja), Bolivia, Brasil, Paraguay y Uruguay (Martínez, 1959).

Este cóprido es uno de los más abundantes debajo de las placas de excremento de animales herbívoros principalmente. La hembra construye nidos paracópridos debajo de la placa de excremento (Ohaus, 1909). Es además una de las especies que actúa como huésped intermediario de *Macracantorhynchus hirudinaceus* (Pallas), (Martínez, 1959).

### ***Ateuchus pamperatum*** Germar

El género *Ateuchus* Weber, 1801, fue creado para una especie norteamericana: *A. histeroides* Weber. Autores posteriores, toman *Ateuchus* como sinónimo de *Scarabaeus* o describen un nuevo género, *Choeridion* (Seville, 1825). Chapin (1946), retoma la denominación *Ateuchus* como válida. Balthasar (1939; 1942; 1945; 1966), reconoce la validez del argumento de Chapin, aunque utiliza durante muchos años, en la descripción de especies de la fauna Paleártica, la denominación *Choeridium*. Autores americanos (sud y norteamericanos), aceptan rápidamente el término *Ateuchus* para la descripción de nuevas especies (Martínez & Martínez, 1987).

*Ateuchus perforatus* está citado para Guatemala, Panamá, Colombia, México (Blackwelder, 1944) y recientemente para Uruguay (González-Vainer & Morelli, 2001).

### ***Canthidium breve*** (Germar), 1824

El género *Canthidium* Erichson, es uno de los más ricos en diversidad de especies y paradójicamente, uno de los menos estudiados de los Dichotomiina (Scarabaeidae) neotropicales (Martínez & Halffter, 1986a). *C. breve* es la especie más común del género, de régimen alimentario coprófago, se encuentra en gran número sobre excrementos de herbívoros, preferentemente durante las primeras horas de la mañana (Martínez, 1959).

*Canthidium breve* Harold, es una especie distribuida en Argentina (Buenos Aires, Córdoba, Santa Fe, Entre Ríos, Corrientes, Misiones), Brasil, Paraguay y Uruguay (Martínez, 1959).

### ***Dichotomius semiaeneus*** (Germar), 1824

El género *Dichotomius* Hope, es un complejo heterogéneo de especies (Martínez, 1973; 1974).

*Dichotomius semiaeneus* es una especie coprófaga distribuida en Argentina (Córdoba, Corrientes, Misiones) Bolivia, Brasil, Perú y Uruguay (Martínez, 1959).

### ***Canthon bispinus*** Germar, 1824

### ***Canthon muticum*** Harold, 1824

El género *Canthon* Hoffmannsegg, 1817, comprende cerca de 150 especies (Palestrini & Barbero, 1993; Hernández-Martínez & Martínez, 2003) y agrupa especies de tamaño muy pequeño a mediano. De cuerpo oval acortado; dorsalmente algo

convexo o casi plano. De coloración y microescultura de la superficie dorsal muy variable.

Los caracteres sexuales secundarios son poco evidentes, excepto en el subgénero *Pseudepilissus* (Halffter & Martínez, 1968). Hoffmannsegg, 1817 describe el género *Canthon* basándolo en *Ateuchus septemmaculatus* Latreille, 1807 y desde el comienzo la heterogeneidad de este género preocupa a numerosos autores (Halffter, 1958; 1961).

El género *Canthon* es el más diversificado de todos los *Canthonina* (Pereira & Martínez, 1956). Su delimitación ha sido el principal problema taxonómico del grupo. De gran número de especies que contiene (174 especies y subespecies), 148 están distribuidas en 9 subgéneros, incluyendo el nominotípico y más grande, el que conjuntamente con el subgénero *Glaphyrocantón* comprende alrededor del 70% de las especies descritas (Halffter & Martínez, 1977).

Los *Canthonini* muestran una distribución gondwaniana típica. *Canthon* y géneros cercanos tienen su origen en el norte de Sudamérica, en el macizo del Arquibrasil. Esta suposición está confirmada por numerosos datos biogeográficos, como la gran riqueza de especies del norte de América del Sur, su ausencia en Chile y en la región Patagónica (lo que hace pensar que *Canthon* y géneros más próximos son posteriores a la separación de la Paleantártida (Chile, Patagonia, Tierra del Fuego, Antártida, Australia y Nueva Zelanda del bloque sudamericano, y el hecho notable de que las especies más evolucionadas y divergentes se encuentren en la periferia, tomando como centro el norte de Sudamérica (Halffter, 1958 ).

*Canthon bispinus* está citado para Argentina (Buenos Aires, Entre Ríos, Santa Fe, Córdoba), Uruguay y Brasil, (Martínez, 1959).

*Canthon muticum* está representado en Brasil, Paraguay, Argentina, y Uruguay (Blackwelder, 1944).

## Familia Aphodiidae

***Aphodius lividus*** (Olivier, 1789)

***Ataenius platensis*** (Blanchard, 1843)

***Ataenius picinus*** Harold, 1867

*Aphodius lividus* Oliv, *Ataenius picinus* Harold y *A. platensis* Blanch. pertenecen al familia Aphodiidae (sensu Baltasar, 1963). Esta familia representa un grupo cosmopolita formado por especies de pequeño tamaño, muy pocas de ellas superan los 10 mm, de color pardo oscuro o negro. A pesar de ser un grupo homogéneo morfológicamente, es muy diversificado en el plano ecológico. La mayoría de las larvas y adultos se alimentan de estiércol fresco pero muchas especies son saprófagas o pueden consumir raíces de gramíneas y semillas germinadas de maíz (Dellacasa, 1987).

La subfamilia con mayor riqueza específica es Aphodiinae con más de 1.800 especies, de las cuales el 90% pertenecen al género *Aphodius* (Dellacasa, 1987), le sigue Eupariinae con casi 600 especies y poco más del 50% de ellas están agrupadas en el género *Ataenius* (Deloya, 1994).

*Aphodius lividus* se distribuye en América y el Viejo Mundo (Blackwelder, 1944).

Este mismo autor cita *Ataenius picinus* y *Ataenius platensis* una distribución para Brasil, Uruguay y Argentina (Blackwelder, 1944).

El género *Ataenius* Harold, 1867 comprende 320 especies, con 228 especies descritas para América (Dellacasa, 1987). Son características de las regiones templadas del hemisferio norte, aunque existe un número importante en las regiones subtropicales y tropicales (Cambefort & Hanski, 1991).

### **RESULTADOS: FENOLOGÍA**

La estructura temporal de los agregados de especies de escarabajos coprófagos tanto dentro de un año (fenología) como entre años (estabilidad demográfica). Fue evaluada mediante los valores de abundancia (N), riqueza específica (S), Uniformidad (E) e Índice de Shannon (H'), de las especies colectadas, en cada trimestre y para cada año de muestreo, diferenciado entre estiércol bovino y ovino. En los meses de verano se tomaron los meses de enero y febrero, ya que los muestreos comenzaron en enero de 1992.

En la Fig. 30 se pueden apreciar los picos máximos de abundancia para el total de los ejemplares recolectados. Los máximos poblacionales se registran en otoño y primavera –verano para los dos años. Para el estiércol bovino, los máximos de abundancia se registraron en el periodo enero-febrero/93 (N= 280) y setiembre-noviembre/93 (N= 310). Para el excremento ovino, los máximos poblacionales se apreciaron en marzo-mayo/93 (N= 143) y setiembre-noviembre/93 (N= 232). Una abundancia mayor durante el año 1993 está en relación al mayor número de precipitaciones acontecidas durante el mismo.

La tabla 9 y la figura 30, muestran las abundancias absolutas en relación a la temperatura y precipitaciones promedios.

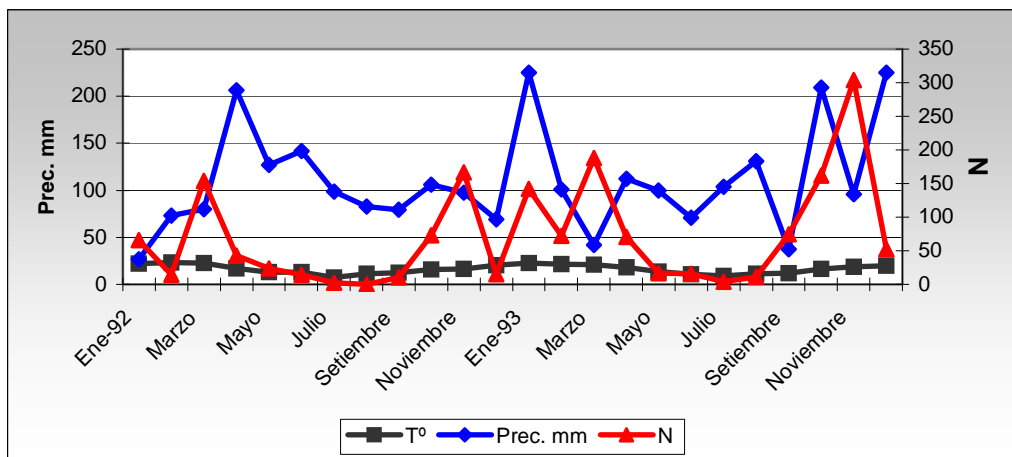


Fig. 30- Abundancias (N) mensuales en relación con las precipitaciones (Prec.mm) y la temperatura (T°).

En la Fig. 30 se pueden visualizar los máximos poblacionales y completar la descripción de la dimensión temporal del nicho mediante el estudio de la actividad anual de las distintas especies coprófagas que integran la comunidad. Es claramente visible un aumento poblacional durante enero/92 (N=60; 3.5%); marzo/92 (N= 154, 9,14%); noviembre/93 (N= 167, 9.9%); enero/93 (N= 142, 8.43%); marzo/93 (N= 188, 11.16%); noviembre /93 (N= 304, 18.05%). Durante los meses de invierno ( junio – agosto), la captura de ejemplares decreció notablemente.

Se ilustran a continuación (tabla 9) los valores de abundancia tomando en cuenta las estaciones del año, para cada año de muestreo y en relación con los parámetros mesoclimáticos.

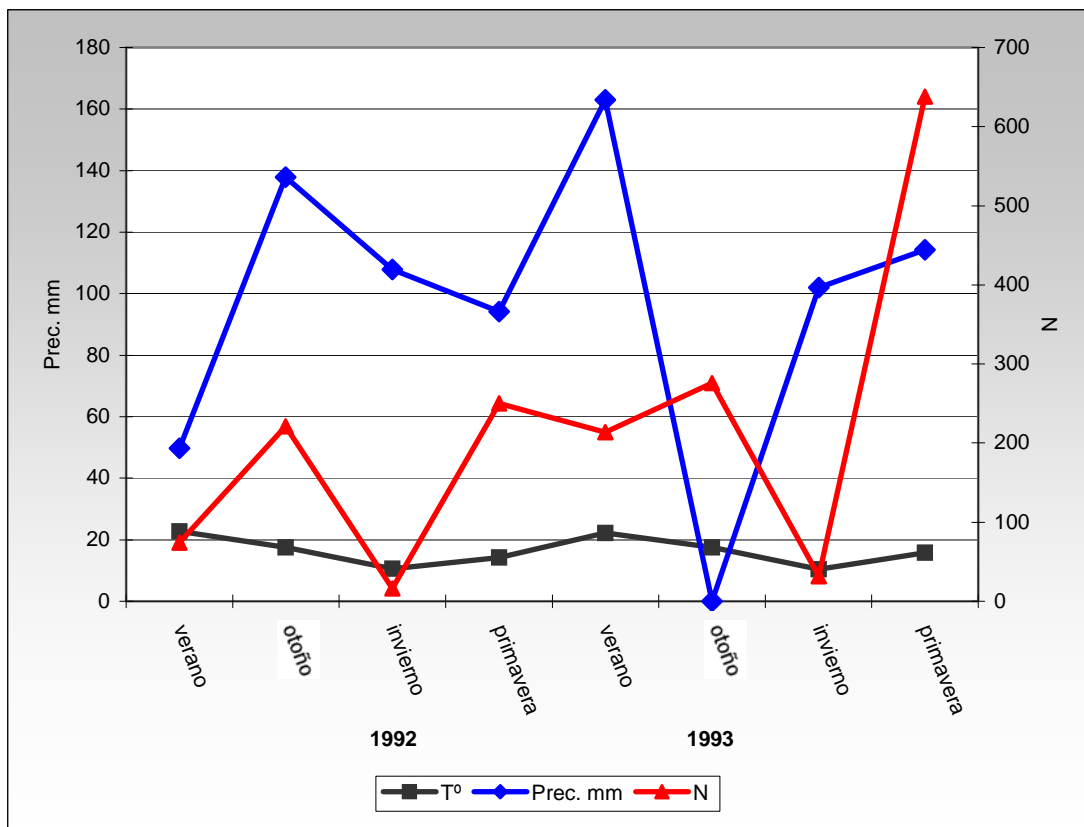


Fig. 31- Abundancias (N) totales de acuerdo a las estaciones del año y con referencia a los promedios de temperatura (T°) y precipitaciones (Prec.mm).

### Estiércol bovino

Si estudiamos las fenologías en las muestras recogidas en estiércol bovino con relación a la temperatura y precipitaciones promedio (Tabla 12 , Fig. 31), se visualiza claramente una mayor abundancia en enero/92 (N= 60); marzo/ 92 (N= 80); noviembre /92 (N=110; enero/93 (N=142); marzo/93 (N= 88); setiembre/93 (N= 66); octubre/93 (N= 73); y noviembre/93 con el mayor valor. Cada uno de estos picos de abundancia, están en relación directa con el aumento de la precipitaciones y con mayor notoriedad puede verse el máximo de abundancia en diciembre/93, enmarcado dentro de dos periodos de precipitaciones muy altos.

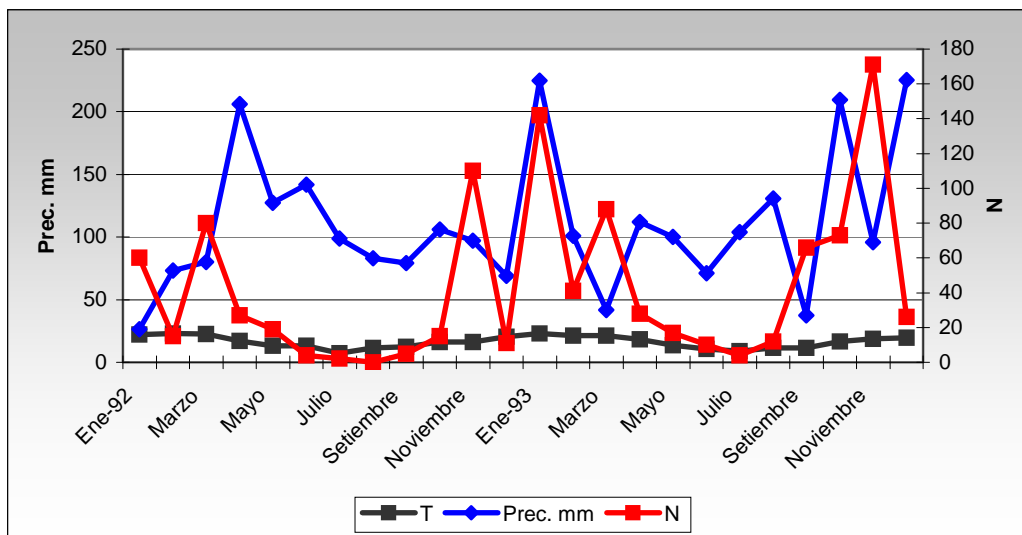


Fig. 32- Abundancias (N) mensuales en muestras de estiércol bovino en relación con las precipitaciones medias (Prec. mm) y la temperatura (T) promedio.

### Estiércol ovino

En las muestras colectadas en estiércol ovino (Tabla 13, Fig. 33), los máximos poblacionales se registraron en marzo/92 (N= 154); noviembre/92 (N= 167); enero/93 (N= 142); marzo/93 (N= 188); octubre/93 (N= 163) y el mayor de todos en noviembre/93 (N= 304). En este caso también se observa una marcada influencia entre los niveles de precipitaciones y las abundancias máximas.

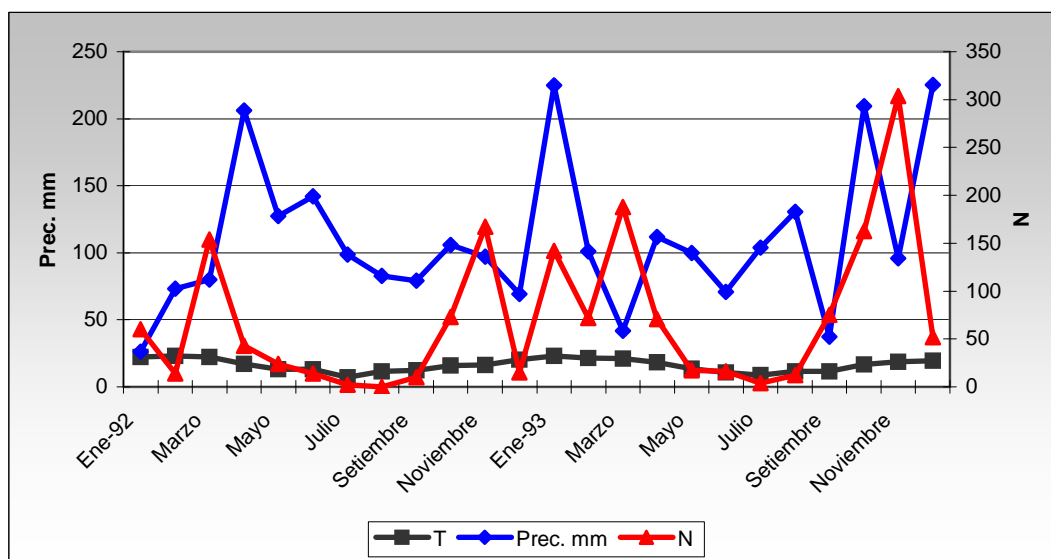


Fig. 33- Abundancias (N) mensuales en muestras de estiércol ovino en relación con las precipitaciones medias (Prec. mm) y la temperatura (T°) promedio.

Se presentan a continuación las variaciones anuales (para los dos años de muestreos) para cada especie:

*Canthidium breve* presentó una marcada actividad durante los meses de otoño y primavera principalmente. La gráfica muestra picos poblacionales en marzo/92 (N= 67); octubre-noviembre/92 (N= 42, N= 44 respectivamente); enero/93 (N=77); marzo/93 (N= 98); octubre-noviembre/93 ( N= 113 y N= 117 respectivamente). La diferencia entre las abundancias de enero/92 y enero/93 (N=0 y N=77) se deben seguramente al elevado porcentaje de precipitaciones durante el segundo (26.4mm y 225 mm respectivamente) (Fig. 34).

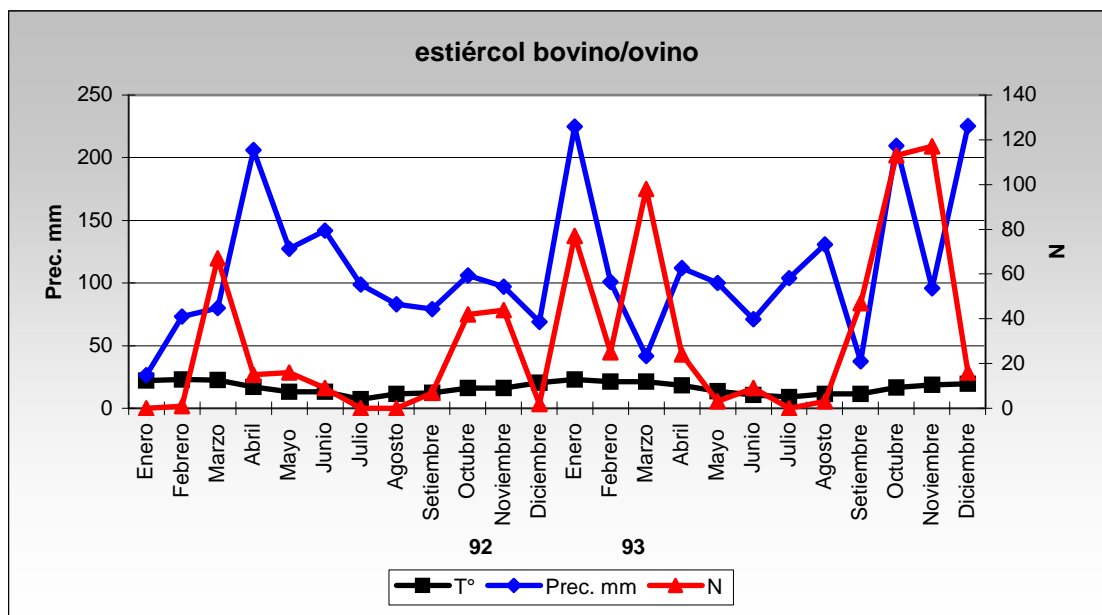


Fig. 34- Abundancias (N) mensuales de *Canthidium breve*, en relación con las precipitaciones medias (Prec. mm) y la temperatura (T°) promedio.

*Ateuchus pamperatum* registró sus máximos poblacionales bien marcados durante los meses de marzo-abril/92 (N= 14, N= 13); noviembre/92 (N= 10); abril/93 (N=19); octubre/93 (N= 7). En los meses de invierno y principio de primavera, esta especie en ninguno de los dos tipos de excremento, por lo que se presume que esta especie está aún en diapausa (Fig. 35).

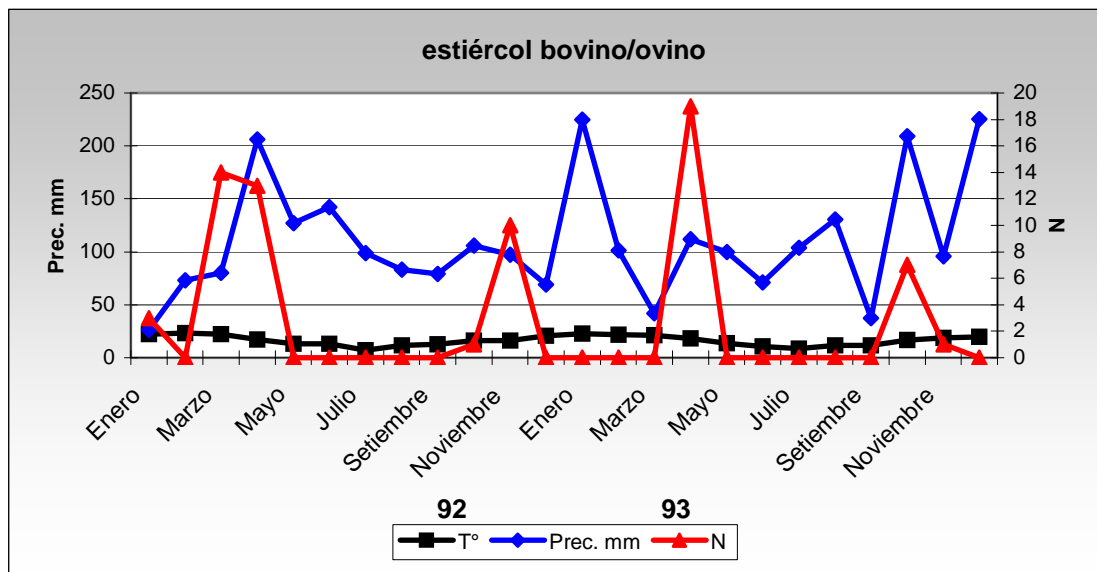


Fig. 35- Abundancias (A) mensuales de *Ateuchus pamperatum*, en relación con las precipitaciones medias (Prec. mm) y la temperatura (T°) promedio.

El periodo de actividad de *Onthophagus hirculus* se registró durante los meses de noviembre/ 92 (N= 64), enero/93 (N= 56); noviembre/93 (N = 105). Durante los meses de marzo/92 y febrero, marzo/93, se registraron colectas aunque en menor abundancia (N= 9, N= 15, N= 16 respectivamente). La mayor abundancia en enero/93 (N= 56), frente a enero/92 (N=7) se debe seguramente al mayor porcentaje de precipitaciones en este último mes (26.4/225 respectivamente). Esta especie registra una dinámica bivoltina, con una primera generación de imagos durante el verano (diciembre-enero), y una segunda generación que emerge en otoño (marzo-abril). Los

adultos pasan el invierno en diapausa, donde las abundancia han sido  $N= 0$ , para entrar en la fase reproductiva durante la primavera (Fig. 36).

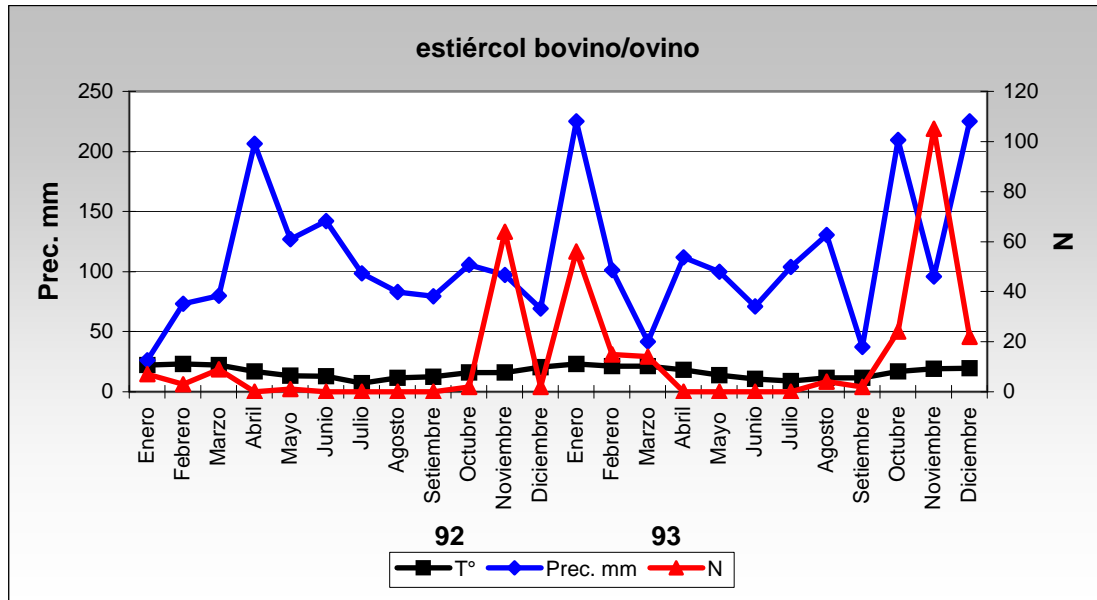


Fig. 36- Abundancias (A) mensuales de *Onthophagus hirculus*, en relación con las precipitaciones medias (Prec. mm) y la Temperatura (T°) promedio.

*Sulcophanaeus menelas* muestra los máximos poblacionales durante los meses de marzo de los dos años de colecta ( $N= 43$  y  $N= 45$  para 1992 y 1993 respectivamente). Otro importante aumento de la abundancia poblacional ocurrió en octubre-noviembre/92 ( $N= 14$  y  $N= 17$ ) y setiembre/93 ( $N= 25$ ). En este caso, también los picos de abundancia estuvieron relacionados con los máximos de porcentajes de precipitaciones durante el propio mes donde se registró el aumento poblacional o el mes anterior, (marzo/ 92: 80.1 mm; octubre/ 92: 105 mm; noviembre/ 92: 97.3 mm; febrero/ 93: 101.1 mm; agosto/93: 130,7 mm) (Fig. 37).

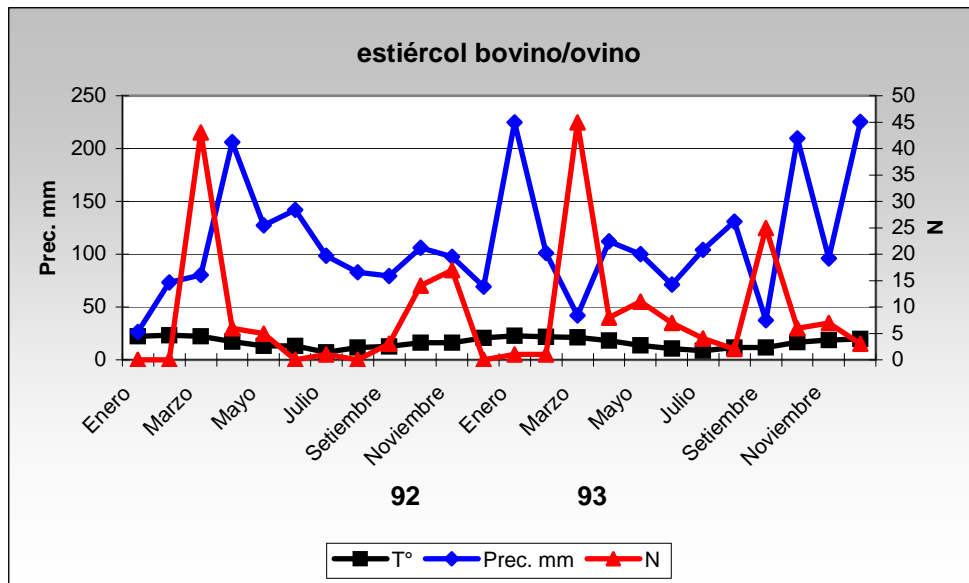


Fig. 37- Abundancias mensuales (N) de *Sulcophanaeus menelas*, en relación con las precipitaciones medias (Prec. mm) y la temperatura (T°) promedio.

Para *Bolbites onitoides* los niveles de captura han sido muy bajos (N= 4). El mayor número de ejemplares se colectaron en junio/92 (N= 5) y febrero/93 (N= 2). Esta especie responde mejor a los ambientes saturados de humedad, por lo que el ambiente de praderas abiertas no resulta del todo óptimo para ella (Fig. 38).

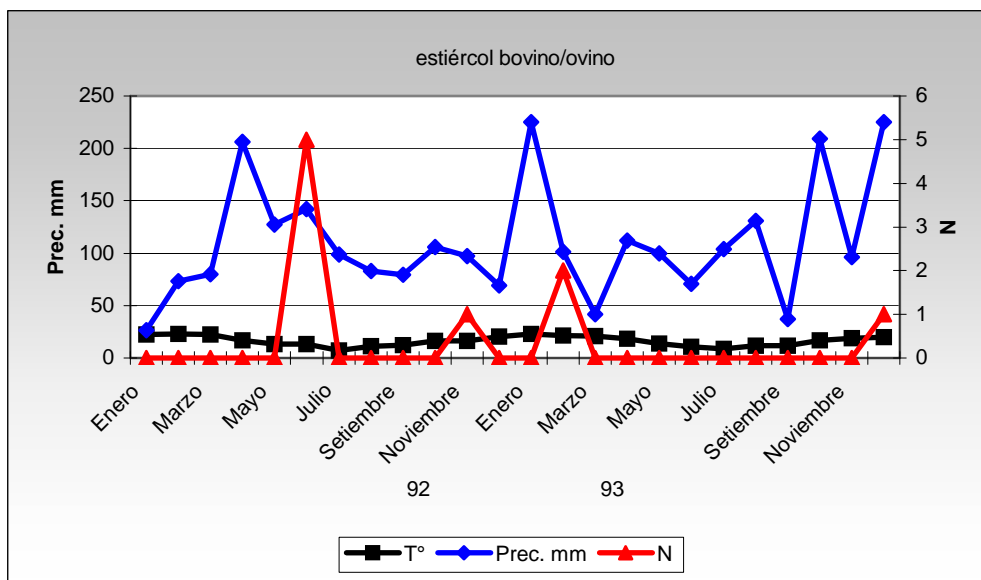


Fig. 38- Abundancias (N) mensuales de *Bolbites onitoides*, en relación con las precipitaciones medias (Prec. mm) y la temperatura (T°) promedio.

*Gromphas lacordairei* mostró su mayor actividad durante los meses de noviembre y diciembre/92 (N= 7, N= 4 respectivamente). Durante los meses de enero/93, marzo/93 y mayo/93 se registraron abundancias casi similares (N= 3, N= 4, N= 3, respectivamente) (Fig. 39).

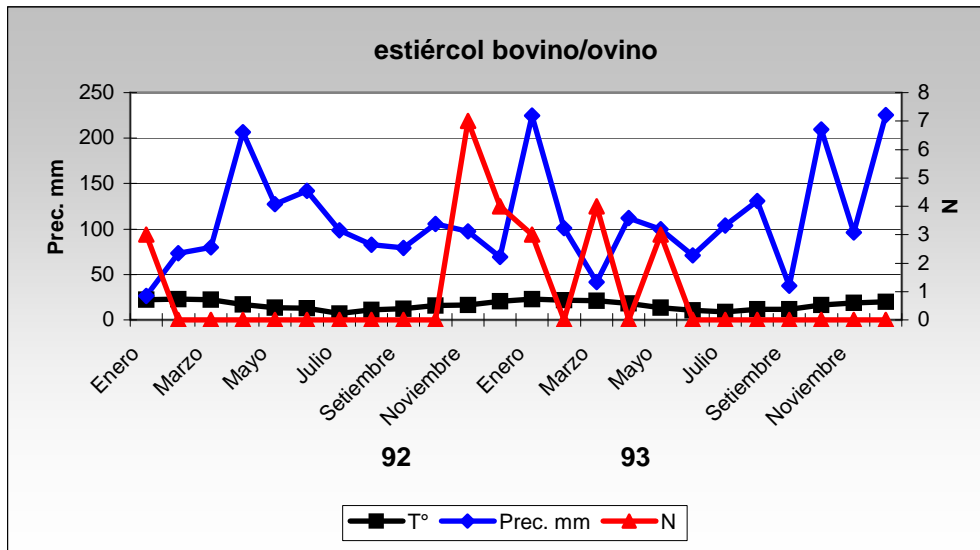


Fig. 39- Abundancias (A) mensuales de *Gromphas lacordairei*, en relación con las precipitaciones medias (Prec. mm) y la temperatura (T°) promedio.

*Dichotomius semiaeneus*, solo presentó actividad en estiércol bovino, durante el mes de enero/92 con una abundancia de N= 6, el resto del año no se colectaron ejemplares (Fig. 40).

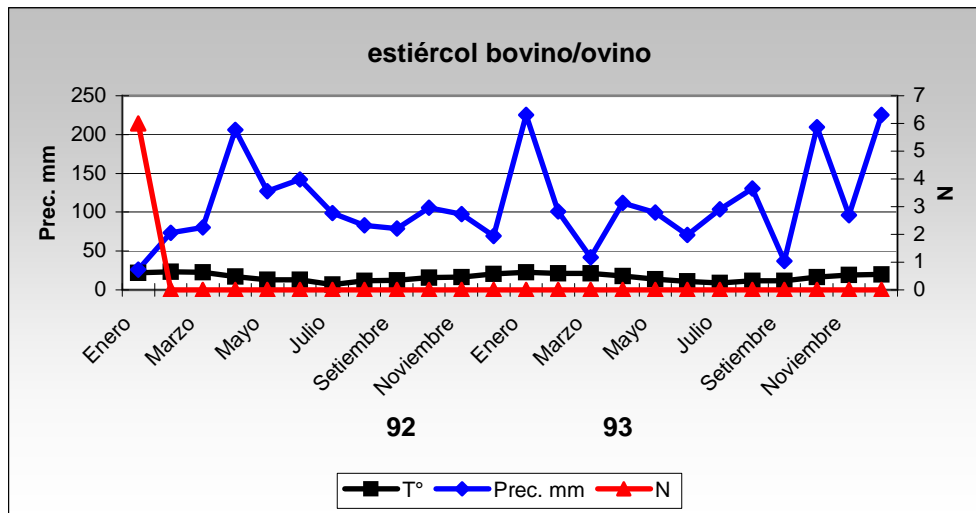


Fig. 40- Gráfica mostrando las Abundancias (N) mensuales de *Dchotomius semiaeneus*, en relación con las precipitaciones medias (Prec. mm) y la temperatura (T°) promedio.

*Canthon bispinus* se muestra como una típica especie univoltina, presentando un máximo de actividad durante los meses centrales del verano (febrero/92 con N= 8 y febrero/93 con N= 16). En el resto de los meses las muestras casi no contienen esta especie (Fig. 41).

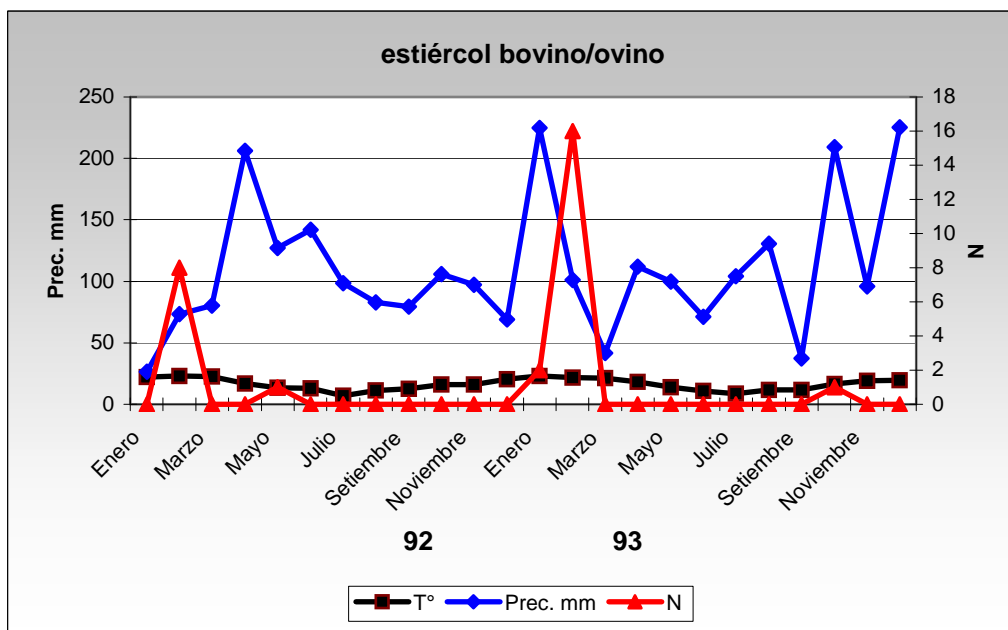


Fig. 41- Abundancias (N) mensuales de *Canthon bispinus*, en relación con las precipitaciones medias (Prec. mm) y la temperatura (T°) promedio.

*Canthon muticum* apareció de forma muy puntual durante los meses cálidos. Esta especie se comporta de manera similar a *Canthon bispinus* registrándose la mayor abundancia en los meses más cálidos, enero/92 con N=21 y noviembre/92 con N= 12. Para el año 93, los mayores registros ocurrieron en el mes de octubre con un registro de N= 2 ejemplares (Fig. 42).

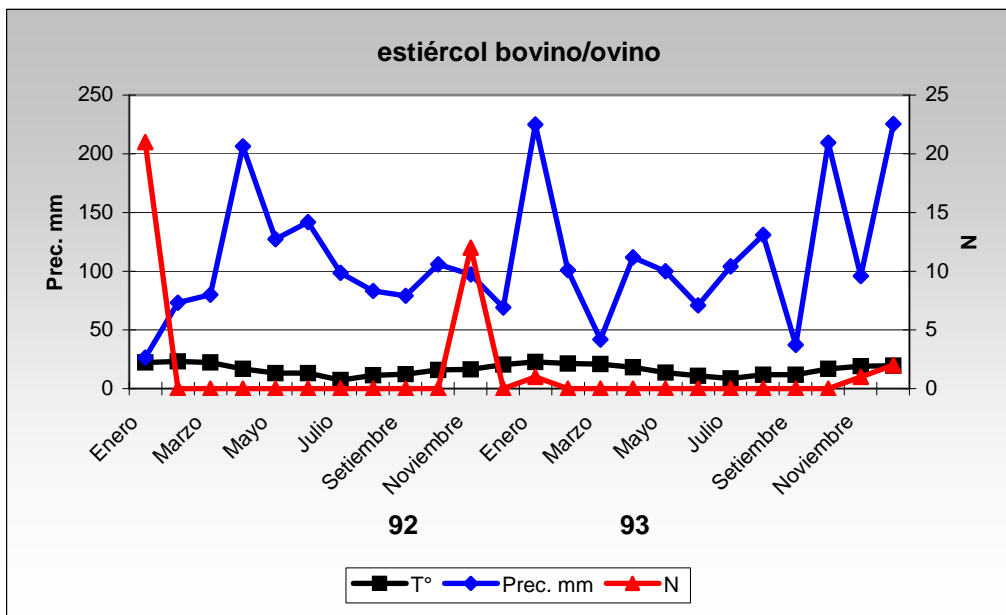


Fig. 42- Abundancias (A) mensuales de *Canthon muticum*, en relación con las precipitaciones medias (Prec. mm) y la temperatura (T°) promedio.

*Aphodius lividus*, especie de Aphodiinae bastante común en las muestras, presenta un periodo claro de actividad marcado desde fines del verano y durante los meses de otoño, marzo/92 con N= 15, marzo/93 con N= 27, abril/93 con N=27 y mayo/93 con N= 13. Sin embargo, también se pudo visualizar actividad a través de colectas fluctuantes durante los meses de verano, enero/92 con N= 18, febrero/92 con N= 2, enero/93 con N= 2, febrero/93 con N= 4. *A lividus* podría ser una especie bivoltina, dado que el tiempo medio de desarrollo de esta especie es de (30 a 33 días )

(Canziani y González Vainer, 2000). Esta especie pasa el invierno como larva de tercer estadio o como pupa (Fig. 43).

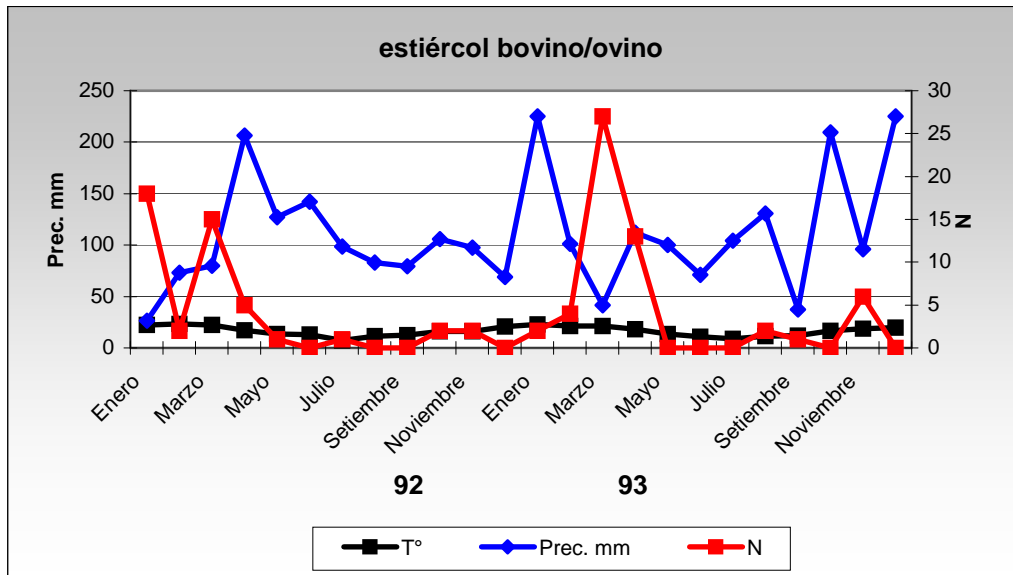


Fig. 43- Abundancias (N) mensuales de *Aphodius lividus*, en relación con las precipitaciones medias (Prec. mm) y la temperatura (T°) promedio.

*Ataenius picinus* es el Euparinae que registró la menor abundancia (N= 9). La mayor actividad se registró durante el mes de octubre/92 donde se colectó el 55.5% del total de ejemplares. Sin embargo, este registro no se repitió para los meses de primavera del siguiente año. Posiblemente el elevado promedio de precipitaciones durante los meses previos y durante el mes de octubre de este año, hayan afectado en la colecta de esta especie. *Ataenius picinus* presentaría entonces un pico de actividades durante los meses de otoño (abril) y a mediados de primavera (octubre) (Fig. 44).

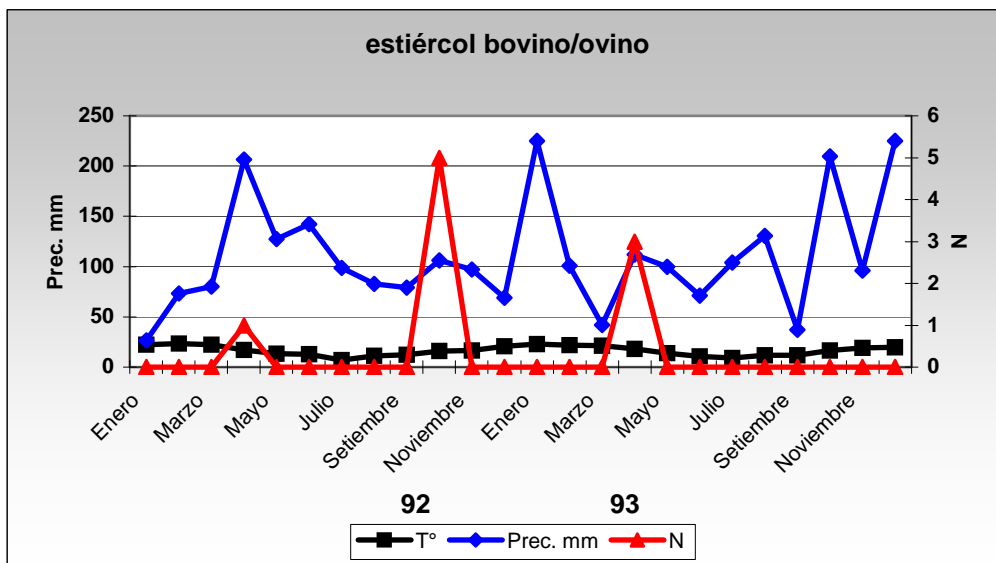


Fig. 44- Abundancias (N) mensuales de *Ataenius picinus*, en relación con las precipitaciones medias (Prec. mm) y la temperatura (T°) promedio.

*Ataenius platensis*, mostró una marcada actividad durante el final de la primavera (noviembre/92 con N= 10 y octubre-noviembre /93 con N= 12 y N= 67 respectivamente). En este caso los altos niveles de precipitaciones que duplican a los acontecidos el año anterior, podrían estar afectados por el mayor número de emergencias, octubre/92= 105.9 mm; octubre/93= 209.4 mm (Fig. 45).

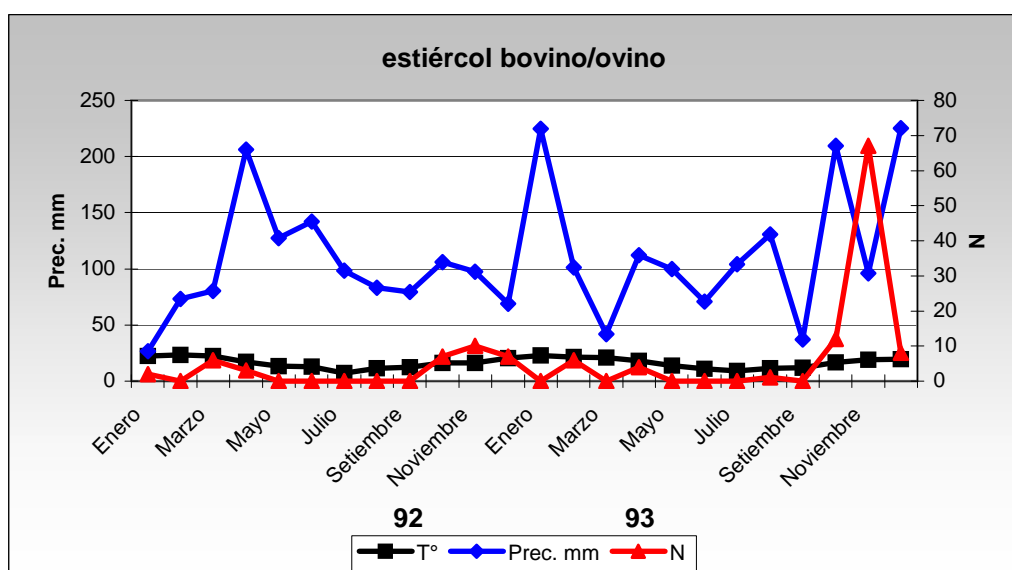


Fig. 45- Abundancias (N) mensuales de *Ataenius platensis*, en relación con las precipitaciones medias (Prec. mm) y la temperatura (T°) promedio.

## DISCUSIÓN

La fenología de una especie puede variar espacialmente como consecuencia de cambios en las variables ambientales que determinan la aparición y duración del periodo de actividad (Wolda, 1988). Los patrones fenológicos de los insectos han sido atribuidos a diversos factores (Wolda, 1988):

1- La disponibilidad de recursos ha sido considerado como un factor importante sobre todo en los insectos fitófagos. En el caso de los coprófagos, el excremento suele ser escaso en el invierno, pero es probable que varíe poco a lo largo de la estación de crecimiento en las zonas donde existe ganado doméstico (Doubt, 1987b). Sin embargo, en algunas ocasiones se ha observado una variación en la calidad del recurso afectando el éxito reproductivo de algunas especies (Hanski, 1991b; Hanski & Cambefort, 1991a; Lumaret, 1995).

En otras ocasiones, los patrones fenológicos han sido asociados con variaciones estacionales en la disponibilidad del recurso (Wolda, 1988). Los excrementos son un recurso bastante constante durante todo el año en las zonas templadas, a excepción del periodo invernal (Hanski, 1980c). Sin embargo, la calidad del recurso puede variar debido al tipo de vegetación que consumen los herbívoros y las temperaturas del ambiente que determinan en gran medida el contenido de humedad de los excrementos (Lumaret, 1995). En las zonas donde existe un periodo de sequía estival, el porcentaje de humedad del excremento se reduce rápidamente y la disponibilidad del recurso es muy limitada en el tiempo (Lumaret, 1995). En estos casos tanto las altas temperaturas como la calidad del recurso parecen ser los factores determinantes de los patrones fenológicos (Ridsdill-Smith, 1990; Lumaret & Kirk, 1991, Lumaret, 1995). Sin embargo, en el área de estudio la disponibilidad del recurso es probable que no varíe, al

menos durante el periodo examinado aquí, ya que el ganado permaneció en el área durante todo el estudio. Por otra parte, aunque durante el verano la pérdida de humedad del excremento puede acelerarse por la temperatura, el hecho de que no exista sequía hace probable que la calidad del excremento no varíe a lo largo de la estación y por tanto afecte poco a los patrones fenológicos de las especies.

2- Cambios estacionales en la depredación: en este aspecto existen pocas evidencias de que los depredadores ejerzan una fuerte presión sobre las poblaciones de escarabajos coprófagos y por tanto afecten a la fenología de los mismos (Hanski, 1991a).

3- En otros casos los factores ambientales como el fotoperiodo, la temperatura y las precipitaciones o incluso una combinación de todos ellos parecen ser los principales determinantes de los patrones fenológicos (Wolda, 1988). La temperatura influye sobre la actividad de los escarabajos coprófagos en las zonas templadas (Hanski, 1991a) y de montaña (Lumaret & Stiernet, 1991a). En las zonas subtropicales y tropicales el principal factor son las precipitaciones (Cambefort, 1991b; Doube, 1991), mientras que en los climas mediterráneos ambos factores son determinantes (Doube et al., 1991; Lumaret & Kirk, 1991).

Si los factores fenológicos de las especies están determinados por los factores climáticos, entonces estos podrían variar con la latitud y la altitud (Wolda, 1988) e incluso entre hábitats. En los escarabajos coprófagos se han observado variaciones tanto entre localidades distantes (Hanski, 1980d; Lumaret & Kirid, 1991) o próximas (Hanski, 1980c), como a lo largo de un gradiente altitudinal (Lobo, 1992c).

El fotoperiodo determina el final de la diapausa invernal y por tanto el comienzo de la actividad anual en los insectos en las zonas templadas (Wolda, 1988). La temperatura afecta también el comienzo de la actividad después de la hibernación, ya que los insectos deben alcanzar un nivel de grados-día para comenzar la actividad anual. En las zonas templadas el verano constituye el momento más adecuado para el desarrollo y la reproducción de los insectos debido a que es en esa estación cuando se alcanzan las mayores temperaturas del año (Wolda, 1988). El hecho de que este patrón no se haya encontrado en los escarabajos coprófagos puede estar relacionado con que estos insectos desarrollan su actividad en el interior de los excrementos. La temperatura dentro de los excrementos puede superar en más de 10° C la del aire (Landin, 1961), por lo que durante el verano se podrían superar los rangos fisiológicos de temperatura tolerados por las especies. Este podría ser el motivo por el que los escarabajos coprófagos muestren un descenso en la actividad durante el verano en el área de estudio aunque se trate de una zona templada.

En los climas con estaciones marcadas los procesos de crecimiento y reproducción de los organismos que viven en ellos están organizados temporalmente y suelen ser dependientes de los cambios estacionales (Menéndez, 1997). La diapausa es un mecanismo que permite a los insectos ajustar su ciclo a los cambios en los factores bióticos o abióticos que se producen a lo largo del año (Tauber & Tauber, 1981). En las zonas de climas templados, la diapausa tiene lugar en el invierno, mientras que en las zonas con clima mediterráneo y árido puede existir además, una diapausa estival (Masaki, 1980). De esta forma se asegura que la aparición y duración del periodo de actividad ocurra en el momento del año en el que hay recursos y las condiciones son tolerables (Wolda, 1988).

En las zonas de clima templado la actividad suele presentar un máximo en los meses más calurosos, en las zonas tropicales, durante la estación de las lluvias y en las zonas con clima mediterráneo en primavera y otoño. En el caso de los escarabajos coprófagos los patrones observados suelen ser primavero-otoñales incluso en zonas templadas (Rainio, 1966; Hanski, 1980d; Wassmer & Sowig, 1994). Este patrón bimodal se ha observado en comunidades templadas del norte de Europa (Rainio, 1966; Hanski, 1980c; Koskela, 1972; Heijerman, 1990), en el sur de Europa (Lumaret & Kirk, 1991; Wassmer, 1994; Lumaret, 1995), e incluso en zonas montañosas (Ávila & Pascual, 1988b; Lobo, 1992c; Lumaret & Stiernet, 1991b).

4- En otras ocasiones, la competencia entre especies podría ser la causa de los patrones fenológicos observados (Pleasant, 1980; Loreau, 1989), aunque existen pocas evidencias sobre este tema (Wolda, 1988). En los escarabajos coprófagos, la secuencia estacional que se ha observado sobre todo en el grupo de los Aphodiidae, ha sido explicada como resultado de un desplazamiento competitivo (Hanski, 1980b,c,d; Hanski & Kuuskela, 1983). Sin embargo, raras veces se ha comprobado si dicha segregación es o no independiente del azar (Palmer, 1995).

Otros aspectos importantes en el estudio de la variación temporal de los agregados de especies, son aquellos que se relacionan con los cambios en la abundancia en un periodo largo de tiempo, es decir, los relacionados con la estabilidad demográfica local de los agregados. Según Rahel (1990), existen tres niveles de resolución numérica en una secuencia jerárquica para comprobar la estabilidad local de los agregados de especies: presencia-ausencia, que se relaciona con los procesos de colonización y extinción, rangos de abundancia, relacionado con la sincronización en las fluctuaciones

poblacionales de las especies y el nivel de abundancia absoluta, asociado con el grado de las interacciones entre especies. Este autor observó que los agregados de especies sólo fueron estables hasta el nivel de rangos de abundancia.

En muchas ocasiones, la estabilidad de los agregados se ha asociado con los procesos de competencia entre especies (Grossman et al., 1982; Hanski, 1986; Hanski 1991d), aunque también existen evidencias de elevada estabilidad en grupos donde la competencia es un fenómeno poco probable (Lawton & Gaston, 1989; Gilbert & Owen, 1990). En los escarabajos coprófagos este aspecto ha sido poco estudiado y se han encontrado resultados dispares. Así, Doube (1987) observó que el rango de las especies varió mucho entre años, mientras Cambefort (1991c) y Hanski (1986) encontraron una elevada estabilidad en los agregados de especies, al menos para aquellas más abundantes.

La actividad de las distintas especies respondió a un patrón ya descrito por otros autores para las regiones templadas (Bornemissza, 1976; Tyndale-Biscoe et al., 1981; Salgado, 1983; Lumaret & Kirk, 1987) donde los mayores picos poblacionales se registraron durante los meses de primavera / verano y otoño. También coincide con los datos obtenidos por Canziani (2003) para los estudios de actividad estacional en ecosistemas de pradera de nuestro país.

Para la mayoría de las especies los picos poblacionales están directamente relacionados con el aumento de los índices de precipitaciones. Wolda (1988) destaca la importancia de las variables ambientales en los registros de actividad de los escarabajos estercoleros. Durante el segundo año de colecta, los picos poblacionales de los meses de primavera se producen luego de un mes de lluvias abundantes. Los niveles de

precipitaciones fueron notoriamente diferentes en los meses de enero 92 (26.4mm) y enero 93 (225mm). Esto se reflejó en valores de abundancias totales con 66 individuos para enero de 1992 y 142 para enero del segundo año. .

En los meses de invierno, se registraron los menores porcentajes de abundancia. Este hecho responde a que la mayoría de las especies están en fase de larva dentro de “las bolas nido”, registrándose las primeras emergencias durante los meses de primavera-verano.

Las colectas de adultos en las distintas muestras estaría en relación con los distintos patrones comportamentales de los imagos. Así los picos poblacionales coincidirían con la emergencia de imagos, o con la con la actividad reproductora (Lumare & Kirk, 1995; González-Vainer & Canziani, 1996; González-Vainer & Morelli, 1998; 1999; Morelli et al., 1995; Morelli & González-Vainer, 1996)

### **RESULTADOS: SELECCIÓN DEL RECURSO**

Se estimó la diversidad de la fauna de Scarabaeoidea coprófaga en relación a la oferta de recurso (estiércol bovino y ovino).

#### **Número total de muestras colonizadas.**

Se analizaron 840 muestras de excremento, correspondiendo a 480 placas de estiércol bovino y 360 muestras de excremento ovino. De las 480 placas de excrementos bovinos revisadas, el 23.33% (196 muestras) fueron colonizadas y dentro de las 360 muestras de estiércol ovino, el 16.07% (135 muestras) registraron ejemplares.

La  $\bar{X}$  para el estiércol bovino, fue de 5.25 individuos y el SD de 6.48 y para las muestras de estiércol ovino, la  $\bar{X}$  tuvo un valor de 4.94 y el SD 6.00. Esto confirma la distribución contagiosa a la que responden los agregados de especies estudiados.

### Riqueza y Abundancia para excremento bovino y ovino.

Se colectaron un total de 1.684 ejemplares, 1.026 (60,92%) en placas de excremento bovino y 658 (39,07%) en excremento ovino (Tabla 13, Fig. 46)

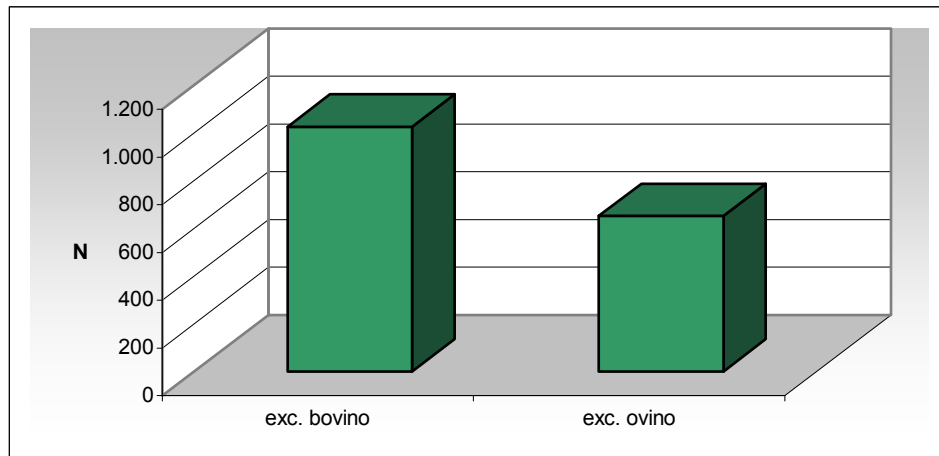


Fig 46 : Abundancia (N) en relación a la naturaleza del recurso.

La abundancias para cada especie según el tipo de recurso varió entre 5 y 756 (Tabla 14, Fig. 47).

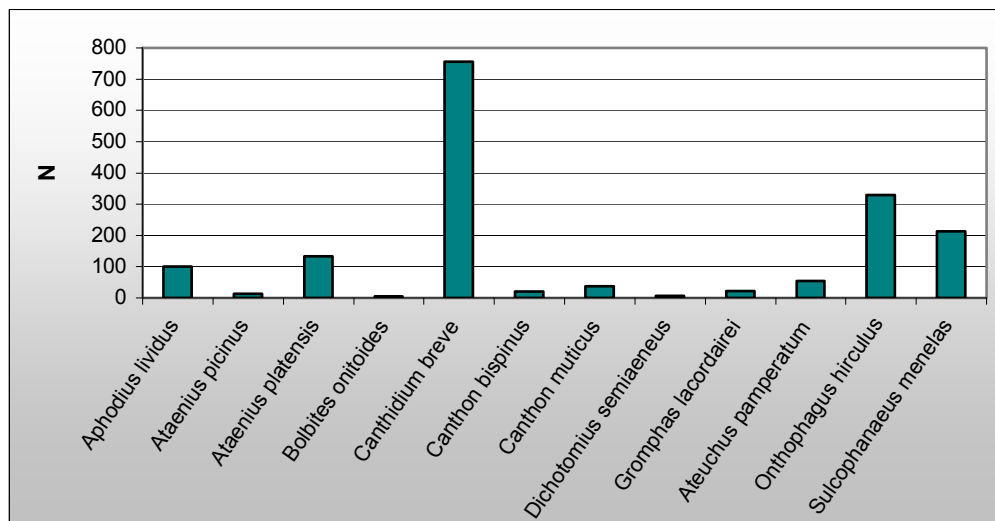


Fig. 47- Distribución de la abundancia (N) de cada especie en el total de muestras para estiércol bovino y ovino.

El estiércol vacuno mostró una riqueza específica de 12, un valor de 1.91% para el Índice de Diversidad de Shannon ( $H'$ ) y un valor de Uniformidad (E) de 0.77.

La especie más abundante fue *Canthidium breve*, con 288 ejemplares, luego, *Onthophagus hirculus*, con 226, *Sulcophanaeus menelas* con 191, *Ataenius platensis* con 102. Le siguen en número, *Ateuchus pamperatum* y *Aphodius lividus* con 67 y 66 ejemplares respectivamente, *Canthon muticus*, con 31, *Canthon bispinus* con 26 y *Gromphas lacordairei* con 17. Finalmente, *Ataenius piscinus* y *Bolbites onitoides*, estuvieron representados con 3 ejemplares cada uno. *Dichotomius semiaeneus* sólo estuvo presente en estiércol vacuno con una abundancia muy baja, de sólo 6 ejemplares (Tabla 15, Fig. 48).

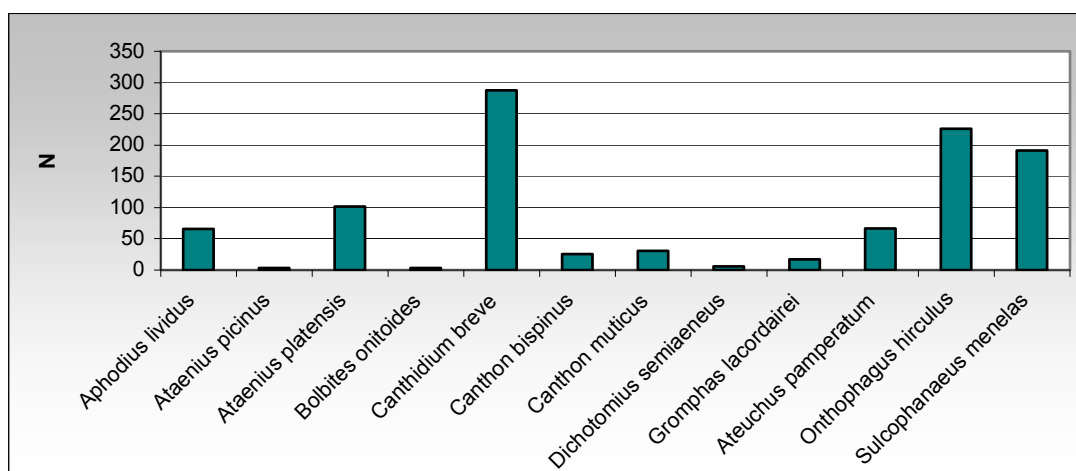


Fig. 48- Distribución de la abundancia (N) de cada especie en estiércol bovino.

Para el estiércol ovino, la riqueza específica fue de 11, el Índice de Shannon ( $H'$ ), tuvo un valor de 1.10% y un valor de Uniformidad (E) de 0.46.

*Canthidium breve* fue la especie más abundante con 447 ejemplares, *Onthophagus hirculus* con 104 ejemplares colectados. Un tercer nivel de abundancia correspondió a *Aphodius lividus* y *Ataenius platensis* con 35 y 31 ejemplares cada uno, *Sulcophanaeus menelas* con 18 y finalmente el resto de las especies con menos de 10 ejemplares colectados, *Gromphas lacordairei* con 7, *Ataenius piscinus* y *Canthon*

*muticus* con 6, *Canthon bispinus* con 2 y *Bolbites onitoides* junto con *Ateuchus pamperatum* con 1 ejemplar colectado, cada uno (Tabla 16, Fig. 49).

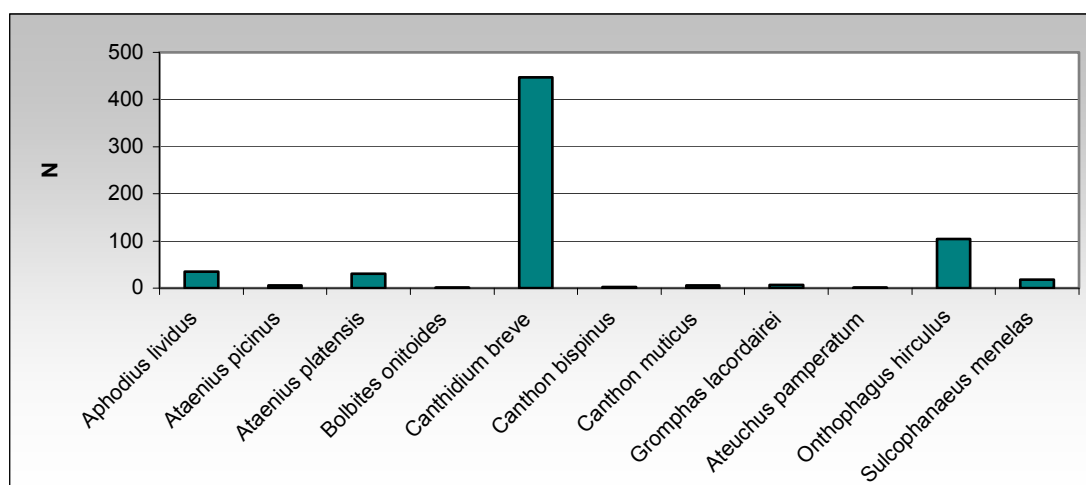


Fig. 49- Distribución de la abundancia (N) para cada especie, en estiércol ovino.

El índice de Rarefacción indicó una diferencia significativa para las taxocenosis recogidas en cada tipo de excremento (Tabla 17, Fig. 50).

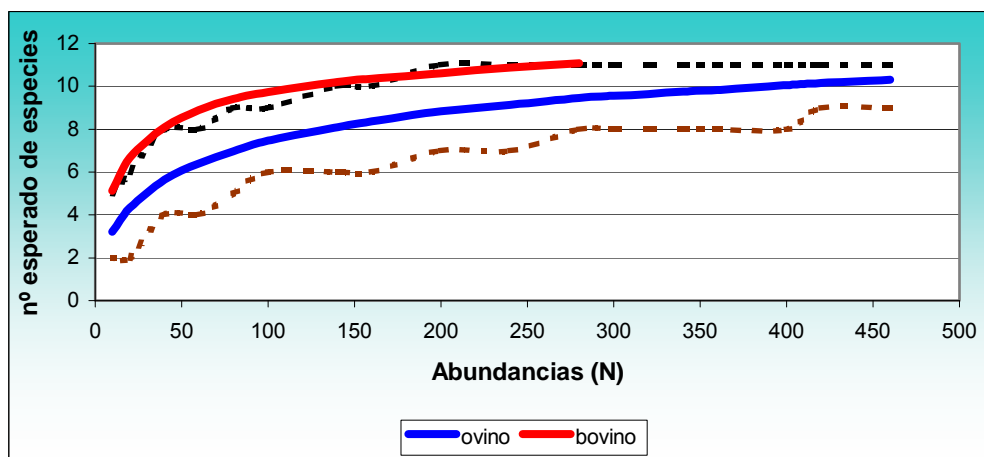


Fig. 50- Índice de Rarefacción calculado en las muestras de estiércol bovino y ovino.

## **Relación entre muestras colonizadas y número de especies en la muestra.**

### **Número máximo de especies presentes en una muestra.**

Si establecemos los porcentajes de muestras colonizadas, en relación al número de especies presentes en cada muestra de excremento, del total de 840 muestras, el 39.40% (331 muestras), fueron colonizadas por al menos una especie de coleóptero. Este subtotal se diferencia en 196 muestras (23.33%) de estiércol vacuno y 135 (16.07%) de muestras de estiércol ovino, colonizadas por al menos una especie de coleóptero.

Si tomamos en cuenta la oferta total de recurso (excremento bovino y ovino), el 59.21% de las muestras fue colonizado por una sola especie, el 25.07 % por dos, y el 11.48 % por tres especies. Luego los porcentajes de especies presentes por muestras ya son muy bajos, 3.02 % con 4 especies y 0.90% con 5 especies y 0.30 % con 7 especies presentes en la muestra. Esta relación de porcentajes se mantienen si analizamos la oferta de recursos por separado, notando una leve superioridad de los porcentajes para las muestras de estiércol ovino colonizadas por 1 y 2 especies (62.22% y 26.66% respectivamente para muestras de ovino y 57.14% y 23.97% para muestras de bovino). El número máximo especies presentes en estiércol bovino fue mayor (7) al de las presentes en estiércol ovino (5). De esta forma, el 81.11% de las muestras de estiércol bovino fueron colonizadas por un máximo de 2 especies y en un porcentaje aún mayor (88.88), lo fue para las muestras de excremento ovino, representado el 84.28% del total de las muestras (Tabla 18, Fig. 51).

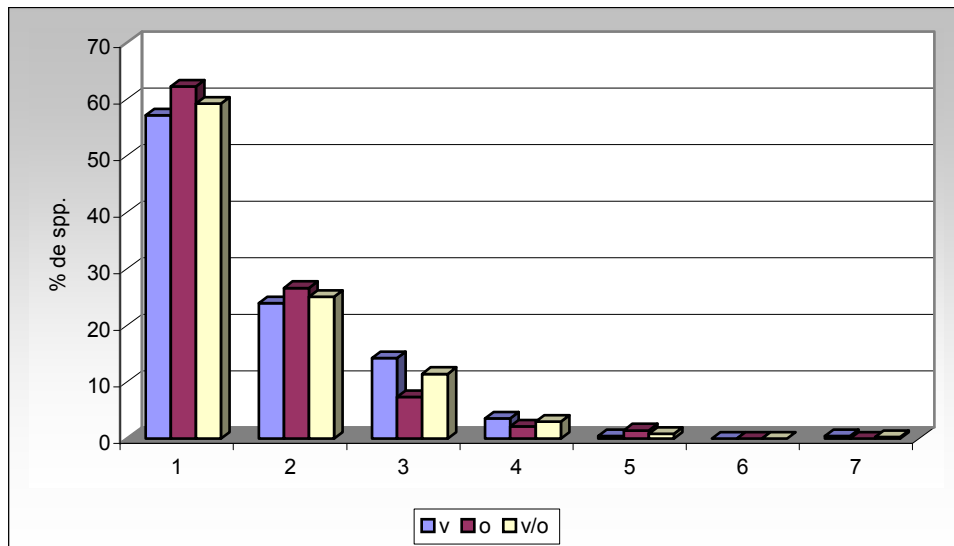


Fig. 51- Porcentajes de especies presentes en excremento vacuno (v); ovino (o) y vacuno y ovino (v/o).

#### Número máximo de ejemplares recolectados en una muestra.

En el excremento bovino, *Onthophagus hirculus* fue la especie que presentó mayor abundancia (27) en una muestra, seguida de *Canthidium breve* (24) y *Ataenius platensis* (22), dos Scarabaeidae y un Aphodiidae. Para estas especies, el mayor porcentaje de muestras fue colonizado por 1 solo ejemplar (34%, 34.22%, 44.5%, respectivamente). Es posible individualizar otro grupo de 4 especies, con abundancias similares en una muestra: *Aphodius lividus* (17), *Canthon muticus* (17), *Sulcophanaeus menelas* (15), *Ateuchus pamperatum* (11). *Aphodius lividus* y *Canthon muticum* presentaron el mayor porcentaje de colonización por muestras con un ejemplar (48% y 66.6%). *Sulcophanaeus menelas* y *Ateuchus pamperatum*, si bien tuvieron los máximos porcentajes de colonización en muestras con un ejemplar (55.69% y 34.1%), también se encontraron porcentajes altos de muestras colonizadas por más de un individuo. El resto de las especies, *Dichotomius semiaeneus*, *Gromphas lacorddaire*, *Canthon bispinus*, *Ataenius picinus* y *Bolbites onitoides*, comparten un rango máximo de colonización de 2

a 5 ejemplares en una muestra. *Dichotomius semiaeneus* y *Gromphas lacordairei*, colonizaron el 80% de muestras con un ejemplar en un 80% y el 20% restante con 2 ejemplares. Para *Ataenius picinus* y *Bolbites onitoides*, el 100% de las placas de excrementos fueron colonizadas por un máximo de 3 ejemplares. *Canthon bispinus*, mostró distintas categorías de colonización, con mayor porcentaje para muestras colonizadas por 2 ejemplares (45.45%).

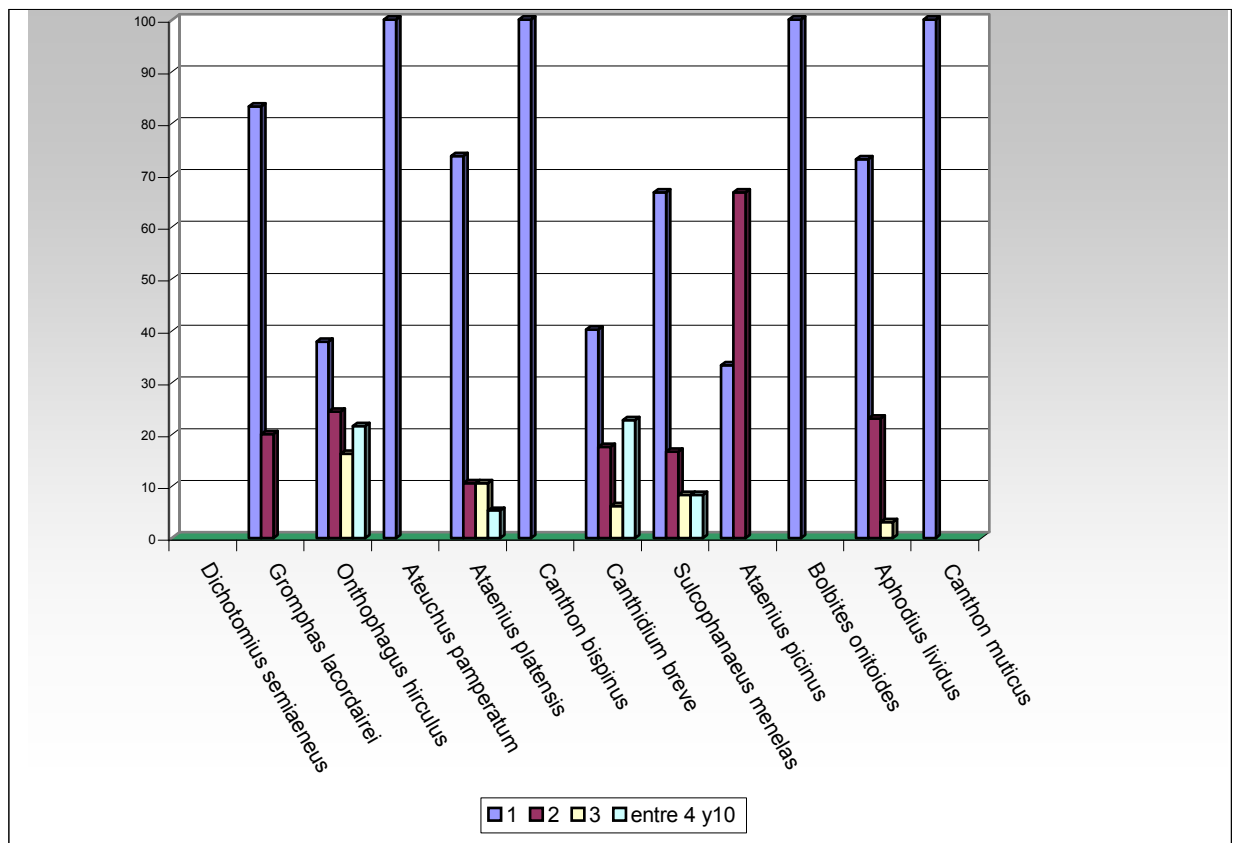


Fig. 52- Porcentaje de muestras de estiércol bovino colonizadas en relación al número de individuos por especies, presentes en una muestra.

De las especies recolectadas en estiércol ovino, *Canthidium breve* fue la especie con mayor éxito en cuanto al número máximo de ejemplares encontrados en una muestra (31). Las demás especies se comportaron como un grupo bastante homogéneo, destacándose solamente *Onthophagus hirculus* con un máximo de 11 ejemplares en una muestra, en el resto de las especies, los máximos de ejemplares por muestra oscilaron

entre 7 y 1. De las 11 especies recolectadas en estiércol ovino, el mayor porcentajes de colonización ocurrió en con un solo ejemplar. En el caso de *Ateuchus pamperatum*, *Canthon bispinus* y *Canthon muticus*, *Bolbites onitoides* esta modalidad se presentó en el 100% de las muestras. Más de 10 ejemplares de *Onthophagus hirculus* y *Cantidium breve* (2.7% y 13.4% respectivamente) fue encontrado en las muestras.

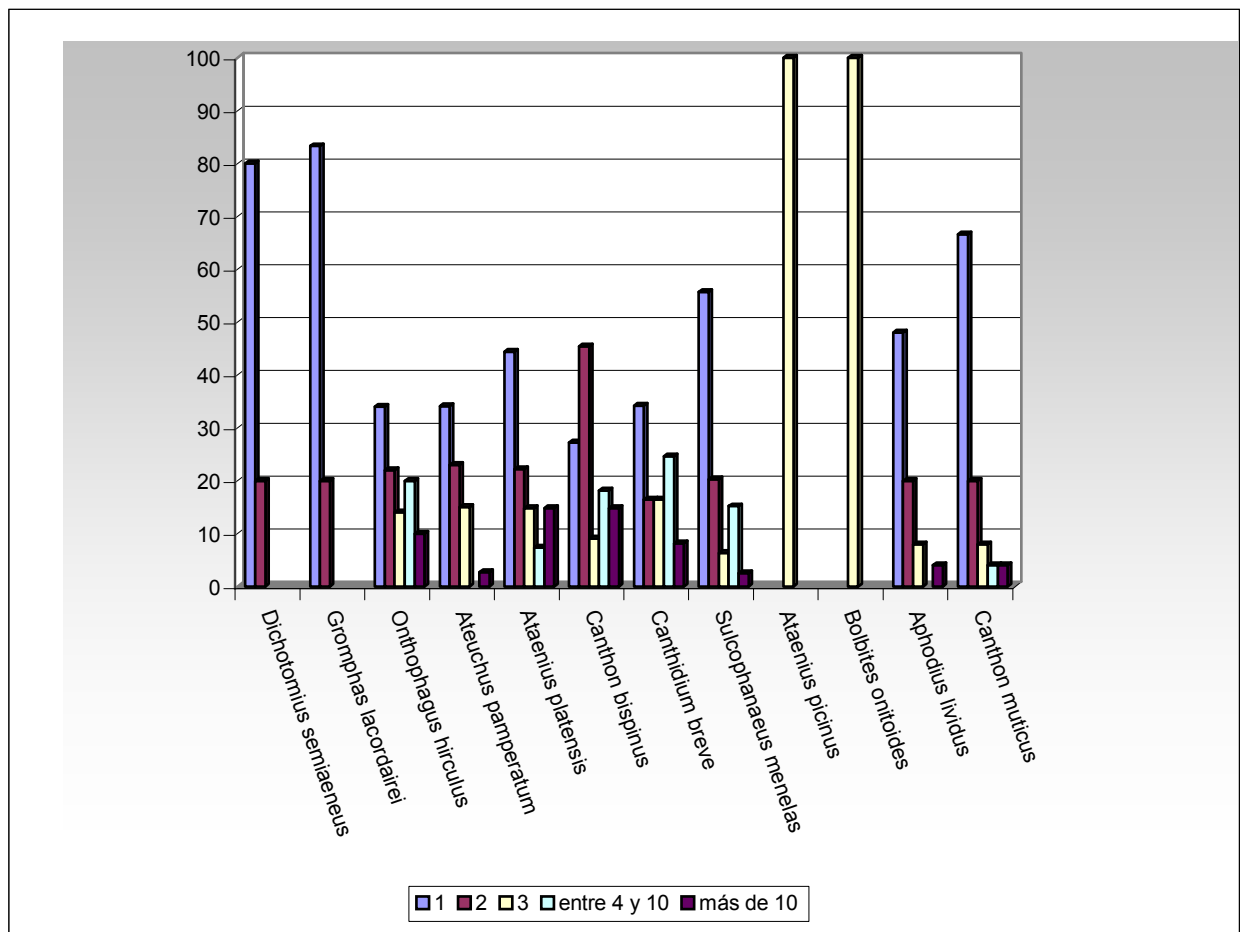


Fig. 53- Porcentaje de muestras de estiércol ovino colonizadas en relación al número de individuos presentes en una muestra.

Se resumen a continuación la abundancia para cada especie, en relación al tipo de recurso, así como el número máximo de ejemplares que colonizan una muestra.

***Sulcophanaeus menelas* (Laporte)**

total de ejemplares: 209  
total en estiércol bovino: 191 (91.38%)  
total en estiércol ovino: 18 (8.61%)

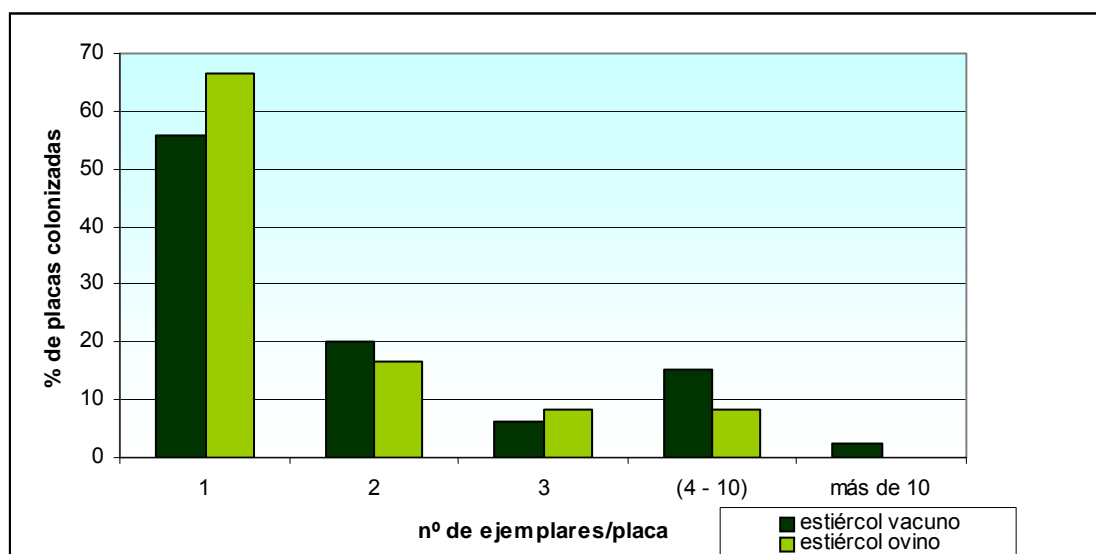


Fig. 54- Porcentajes de placas de excremento vacuno y ovino colonizadas por *Sulcophanaeus menelas*, en relación al número de ejemplares presentes en una muestra.

***Bolbites onitoides*** Harold

Total ejemplares: 4

Total en estiércol bovino: 4 (75%)

Total en estiércol ovino: 1 (25%)

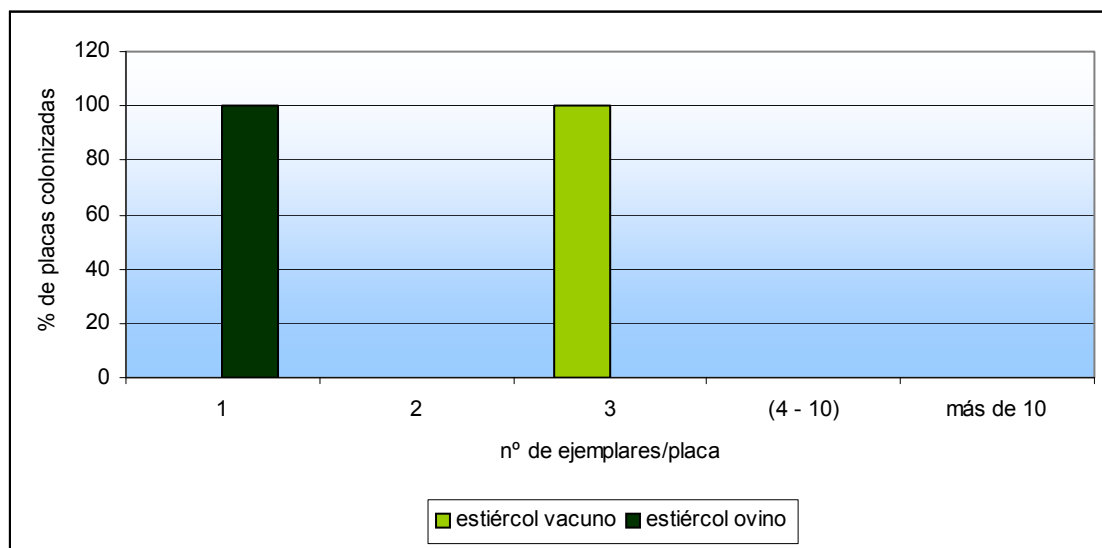


Fig. 55- Porcentajes de placas de excremento bovino y ovino colonizadas por *Bolbites, onitoides*, en relación al número de ejemplares presentes y número máximo de ejemplares encontrados en una muestra.

***Gromphas lacordairei* Brullé**

Total de ejemplares: 24  
Total en estiércol bovino: 17 (70.83%)  
Total en estiércol ovino: 7 (29.16%)

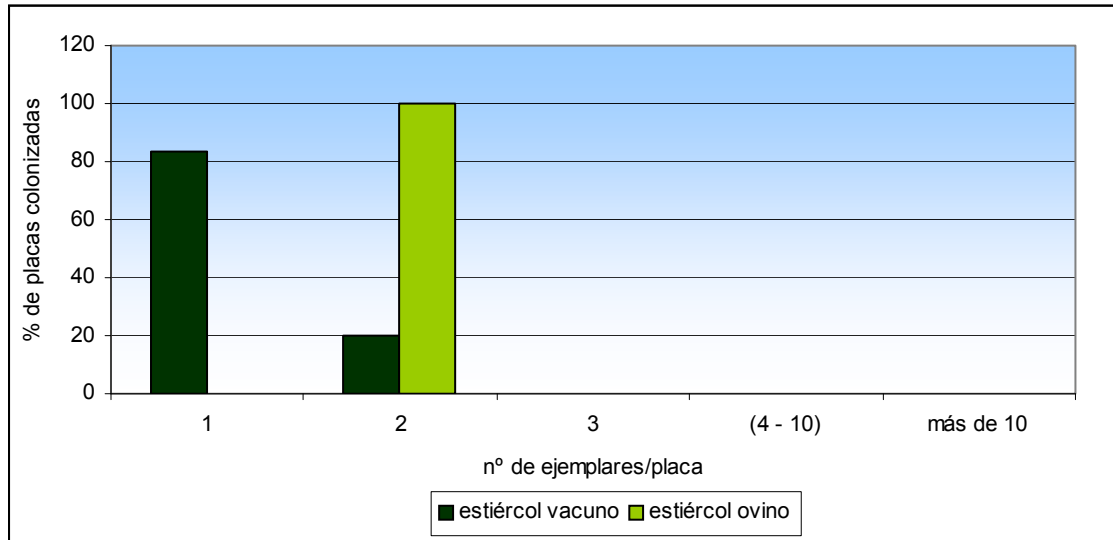


Fig. 56- Porcentajes de placas de excremento bovino y ovino de *Gromphas lacordairei*, en relación al número de ejemplares presentes en una muestra.

***Onthophagus hirculus* Mannh.**

Total de ejemplares: 330  
Total en estiércol bovino: 226 (68.48%)  
Total en estiércol ovino: 104 (31.51%)

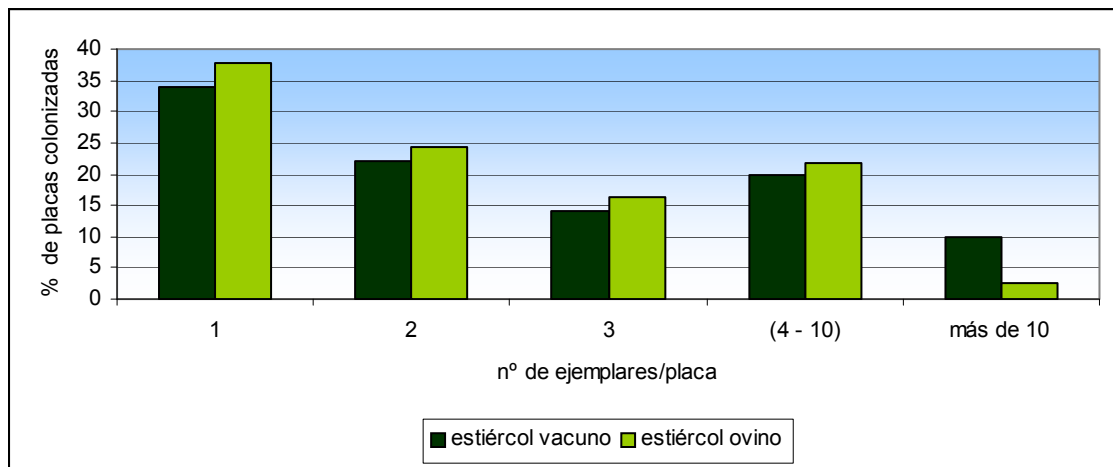


Fig. 57- Porcentajes de placas de excremento bovino y ovino colonizadas por *Onthophagus hirculus*, en relación al número de ejemplares presentes en una muestra.

### *Ateuchus pamperatum* Germar

Total de ejemplares: 68

Total en estiércol bovino: 67 (98.52%)

Total en estiércol ovino: 1 (1.47%)

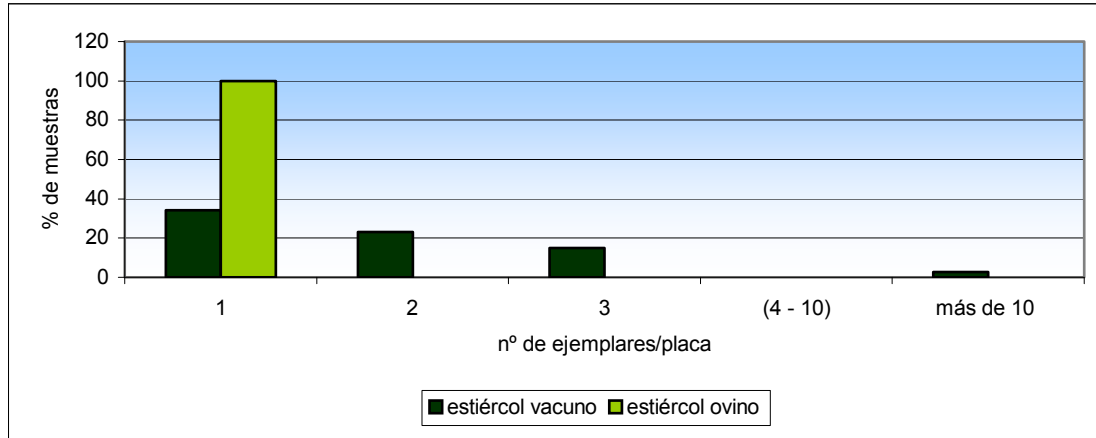


Fig. 58- Porcentajes de placas de excremento bovino y ovino colonizadas por *Ateuchus pamperatum*, en relación al número de ejemplares presentes en una muestra.

### *Canthidium breve* Germar

Total de ejemplares: 735

Total en estiércol vacuno: 288 (39.18%)

Total en estiércol ovino: 447 (60.81%)

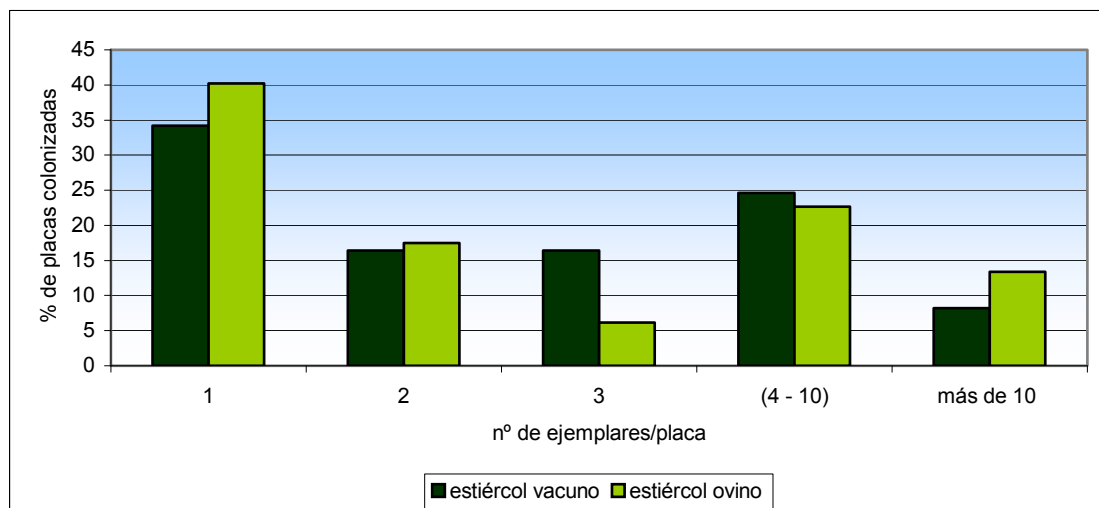


Fig. 59- Porcentajes de placas de excremento bovino y ovino colonizadas por *Canthidium breve*, en relación al número de ejemplares presentes en una muestra.

### *Dichotomius semiaeneus* (Germar)

Total de ejemplares: 6

Total en estiércol bovino: 6 (100%)

Total en estiércol ovino: 0

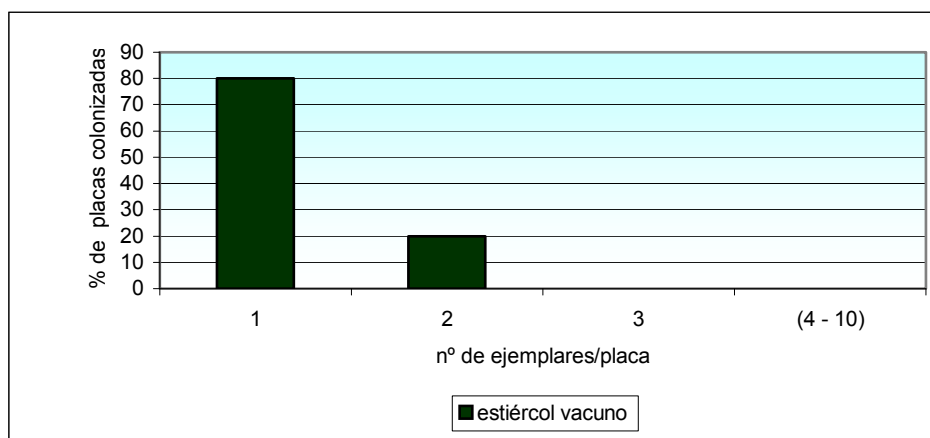


Fig. 60- Porcentajes de placas de excremento bovino y ovino colonizadas por *Dichotomius semiaeneus*, en relación al número de ejemplares presentes en una muestra.

### *Canthon bispinus* Germar

Total de ejemplares: 28

Total en estiércol bovino: 26 (92.85%)

Total en estiércol ovino: 2 (7.14%)

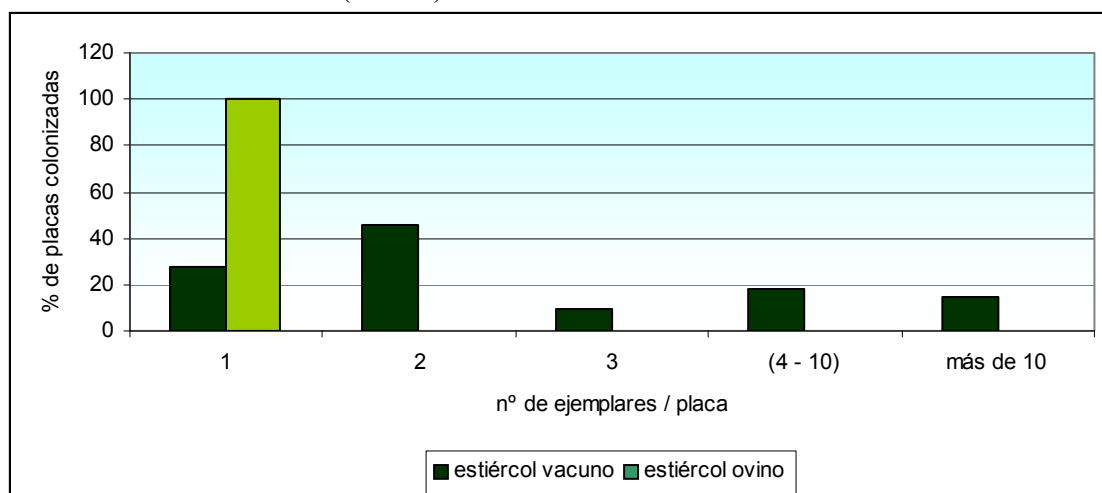


Fig. 61- Porcentajes de placas de excremento bovino y ovino colonizadas por *Canthon bispinus*, en relación al número de ejemplares presentes en una muestra.

***Canthon muticum* Harold**

Total de ejemplares: 37

Total en estiércol bovino: 31 (83,78%)

Total en estiércol ovino: 6 (16.78%)

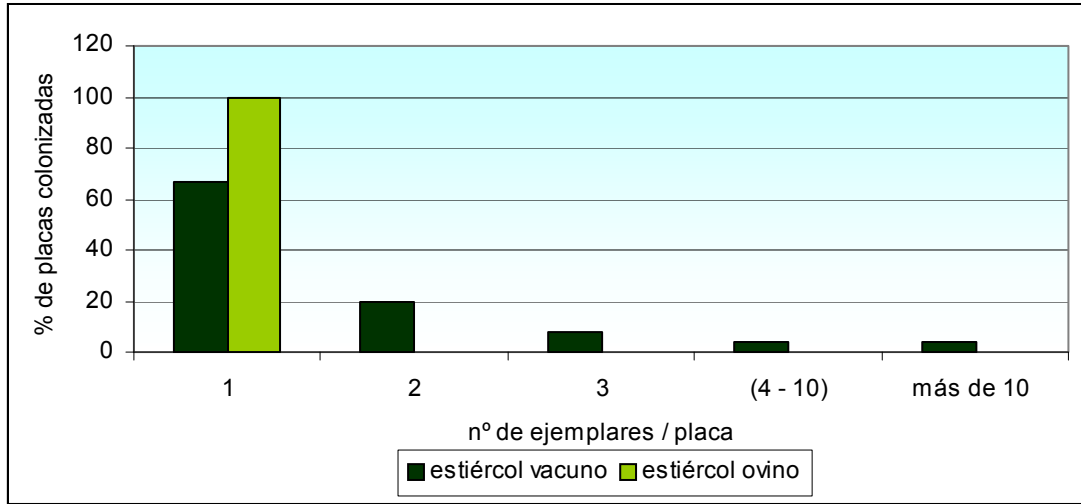


Fig. 62- Porcentajes de placas de excremento bovino y ovino colonizadas por *Canthon muticum*, en relación al número de ejemplares presentes en una muestra.

***Aphodius lividus* (Olivier)**

Total de ejemplares: 101

Total en estiércol bovino: 66 (65.34 %)

Total en estiércol ovino: 35 (34.65%)

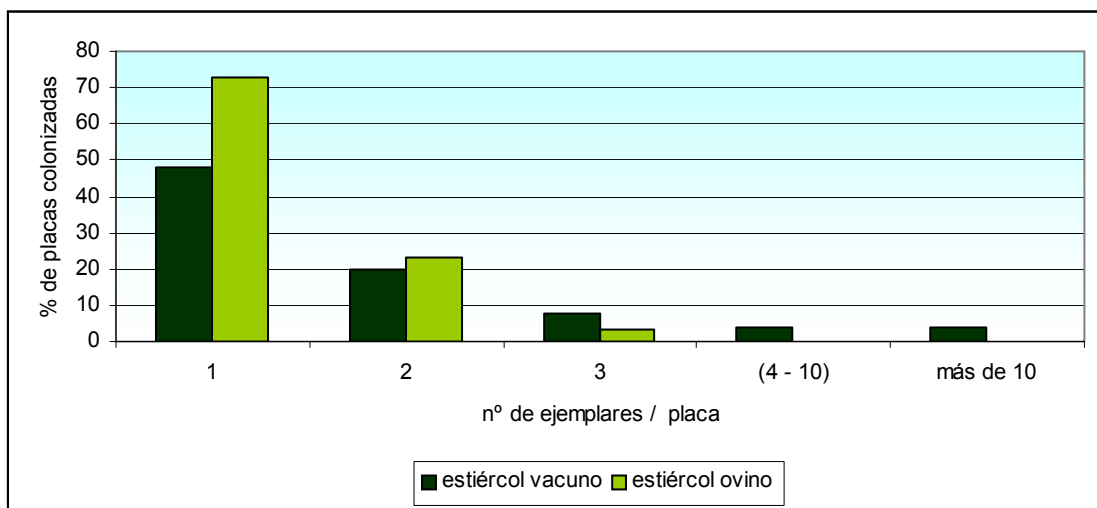


Fig. 63- *Aphodius lividus*, gráfica que ilustra los Porcentajes de placas de excremento bovino y ovino colonizadas por *Aphodius lividus*, en relación al número de ejemplares presentes en una muestra.

### *Ataenius platensis* (Blanchard)

Total ejemplares: 133

Total en estiércol bovino: 102 (76.69%)

Total en estiércol ovino: (23.30%)

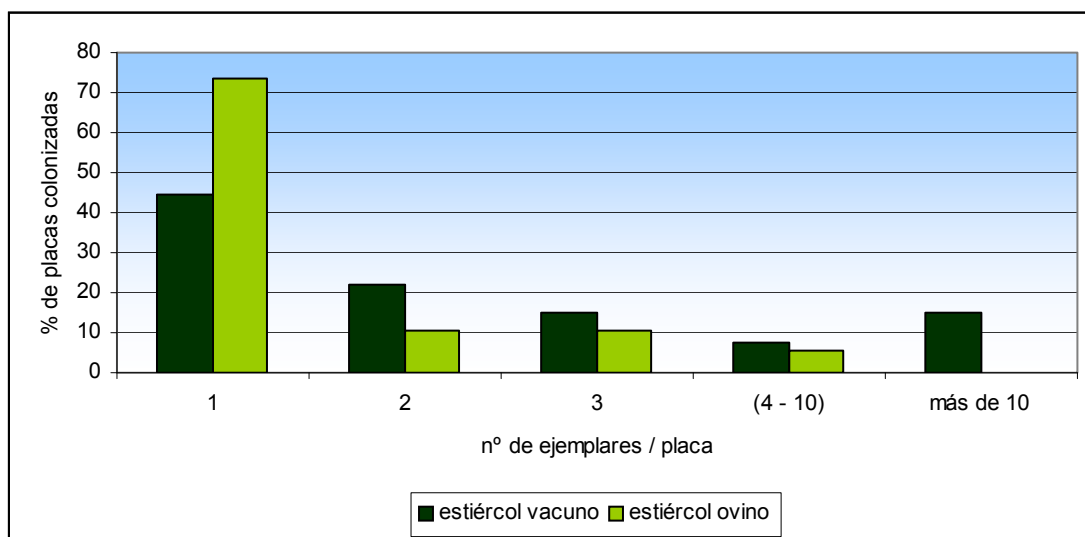


Fig. 64- Porcentajes de placas de excremento bovino y ovino colonizadas por *Ataenius platensis*, en relación al número de ejemplares presentes en una muestra.

### *Ataenius picinus* Harold

Total de ejemplares: 9

Total en estiércol bovino: 3 (33.33%)

Total en estiércol ovino: 6 (66.66%)

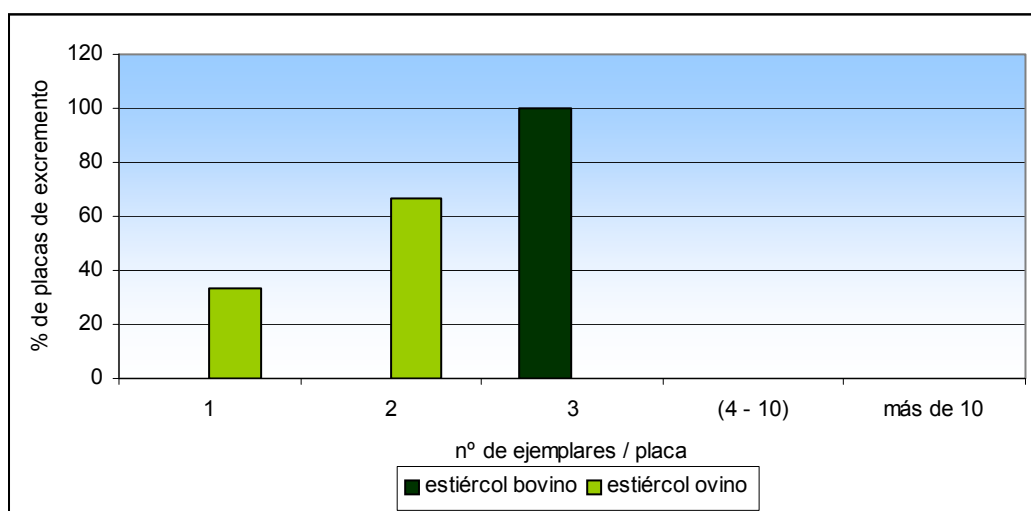


Fig. 65- Porcentajes de placas de excremento bovino y ovino colonizadas por *Ataenius picinus*, en relación al número de ejemplares presentes en una muestra.

### **Riqueza y Abundancia en relación con el tipo de textura del excremento.**

Si se comparan las abundancias teniendo en cuenta además de la naturaleza del recurso, la textura del mismo (Ávila & Fernández-Singler,1988), en ambos tipos de excremento, las texturas semifresca y seca, fueron las que registraron mayor abundancia de ejemplares. En el estiércol bovino el 42.07% de los ejemplares se recogieron en estiércol semifresco y el 31.18% en estiércol seco; en el estiércol ovino, el 40.27% de los coleópteros se recogieron en estiércol de textura intermedia semifresca/semiseca y el 39.20% en excrementos de textura seca. Los valores de abundancia, el Índice de diversidad de Shannon ( $H'$ ) y la Equitatividad para cada tipo de textura se muestran en la tabla 44. Los valores se expresan en la tabla 44 y se ilustran en la gráfica 67.

Tabla 44- Abundancias absolutas (N), Riqueza específica (S), Uniformidad (E) e Índice de Shannon ( $H'$ ), para las diferentes texturas de excremento. bf: excremento bovino fresco; bsf: idem. semifresco; bss: idem. semiseco; bs: idem. seco; of: excremento ovino fresco; osf/oss: idem. semiseco/semifresco; os: idem. seco.

	N	S	(E)	$H'$
bf	132	8	0.77	1.61
bsf	430	11	0.68	1.65
bss	322	10	0.82	1.90
bs	142	8	0.74	1.55
of	135	9	0.57	1.27
osf/oss	265	7	0.55	1.08
os	258	7	0.47	0.92

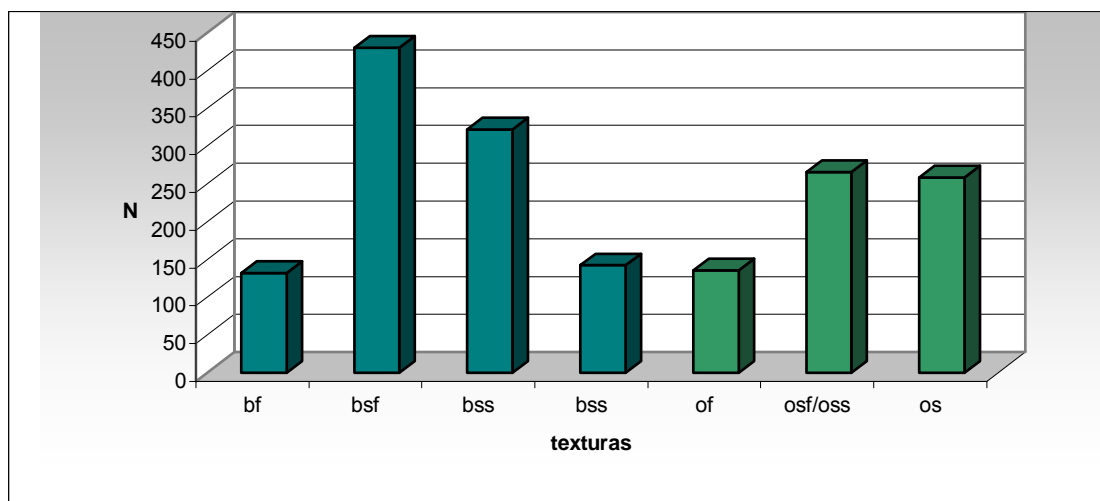


Fig. 66- Abundancias (N) en relación a los distintos tipos de texturas y naturaleza del excremento. Referencias igual que en Tabla 44.

El estiércol bovino y el ovino comparten 10 especies, con un valor de 0.909 para el Índice de Sorenson. Para el estiércol vacuno en particular, la textura fresca comparte 7 especies con la seca y la semiseca (Índice de Sorenson = 0,875 y 0.778 respectivamente) y 8 especies con la semifresca (Índice de Sorenson = 0.842). La textura semifresca, comparte 8 especies con la textura seca y 9 con la semiseca (Índice de Sorenson = 0.857). En cuanto a las texturas semiseca y seca, comparten 7 especies (Índice de Sorenson = 0.778).

La abundancia de cada especie en relación al tipo de excremento y la textura del mismo varió entre 1 y 177 (Tabla 45, Fig. 69).

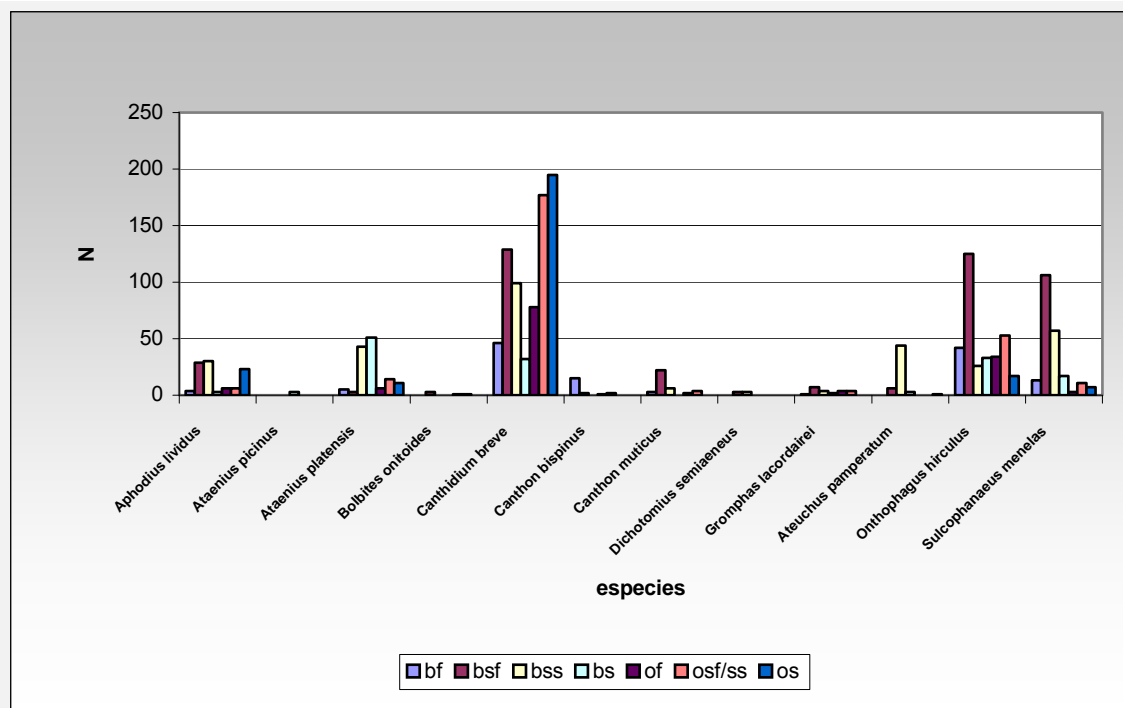


Fig. 67- Abundancia (N) para cada especie en relación a la naturaleza y texturas del recurso. Referencias igual que en Tabla 44.

### Estiércol bovino

Si consideramos la Riqueza y Abundancia de las especies recogidas en estiércol bovino (Fig.70), *Canthidium breve* y *Onthophagus hirculus* colonizaron en mayor número la textura semifresca (N=129 y N= 125). *Canthidium breve* mostró además una abundancia importante para la textura semiseca-seca, con un valor de N= 99. Para el resto de los Scarabaeidae, *Sulcophanaeus menelas* optó en mayor medida por las texturas semifresca y semiseca-seca (N= 106 y N=57). Entre los representantes de la tribu Canthonini, *Canthon muticum* registró preferencias notorias con la textura semifresca (N=22), en cambio, *C. bispinus*, lo hizo por la textura fresca con una abundancia de N= 15. *Dichotomius semiaeneus* y *Gromphas lacordairei* colonizaron en mayor medida los excrementos con textura semifresca- semiseca-seca. *Ateuchus pamperatum* prefiere la textura intermedia semiseca-seca, donde se registró registra el mayor número de ejemplares colectados (N=44). Dentro de los los Aphodiidae, *Aphodius lividus* prefirió las texturas intermedias semifresca (N= 29) y semiseca-seca

(N=30). Entre las especies de Euparini, *Ataenius picinus*, el 100% de los ejemplares se colectó en excremento seco y *Ataenius platensis* se mostró con abundancias muy semejantes para las texturas semiseca-seca y seca (N= 43 y N= 51).

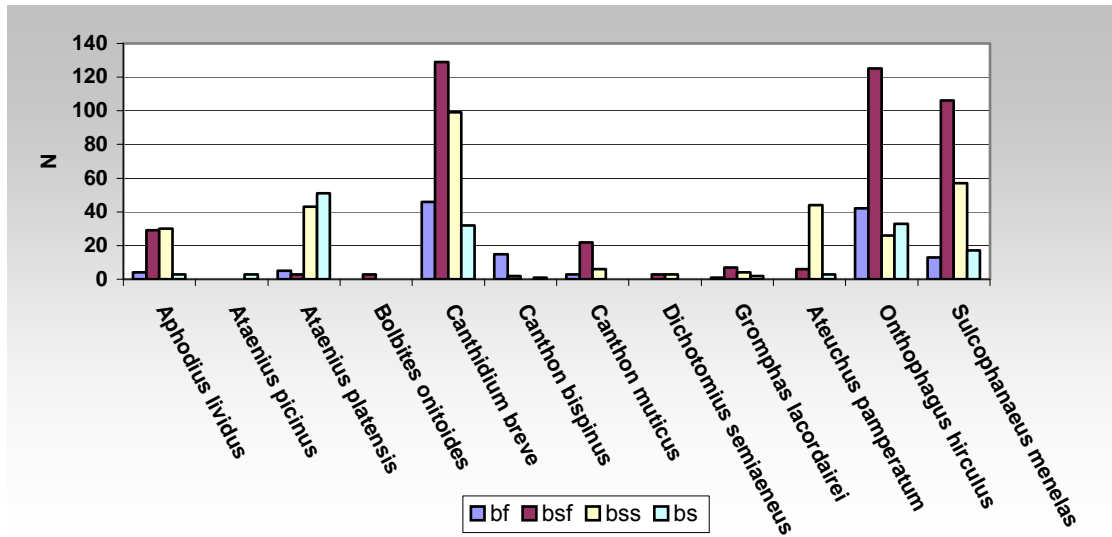


Fig. 68- Abundancia (N) de cada especie en relación al tipo de textura de estiércol bovino. Referencias en Tabla 44.

El índice de Rarefacción no mostró diferencias significativas en las taxocenosis recogidas según la textura del excremento bovino ( Tabla 46, Fig. 69).

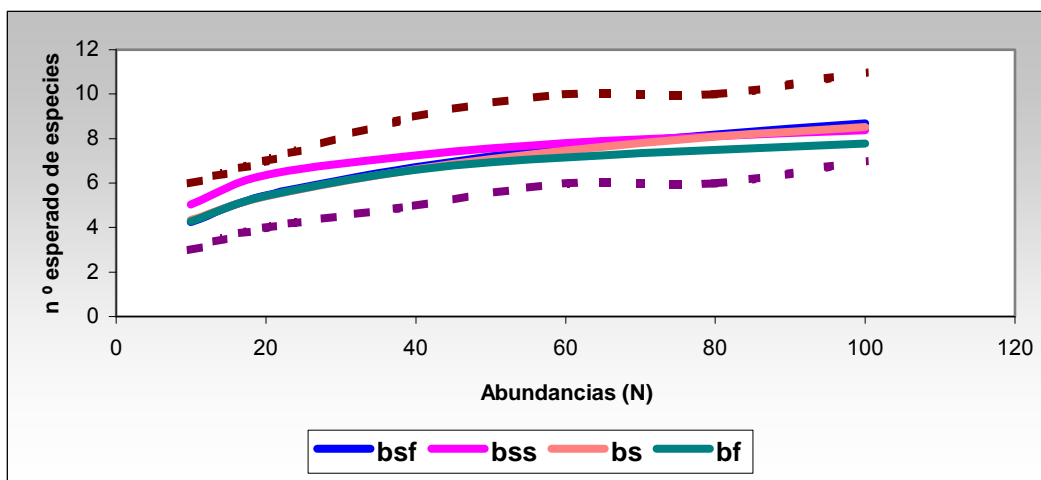


Fig. 69- Índice de Rarefacción en muestras de estiércol bovino, de acuerdo a los distintos tipos de texturas del mismo.

## Estiércol ovino

Al considerar la oferta de estiércol ovino (Fig. 71), *Canthidium breve* prefirió las texturas seca y semifresca-semiseca ( N=195 y N= 177), el resto de los Scarabaeidae, fueron recolectados en mayor número en la textura intermedia semifresca-semiseca. Para los integrantes de la familia Aphodiidae, *Aphodius lividus* registró su mayor abundancia en el excremento con textura seca (N=23) y *Ataenius platensis*, con abundancias similares para las texturas semifresca-semiseca y seca ( N= 14 y N= 11).

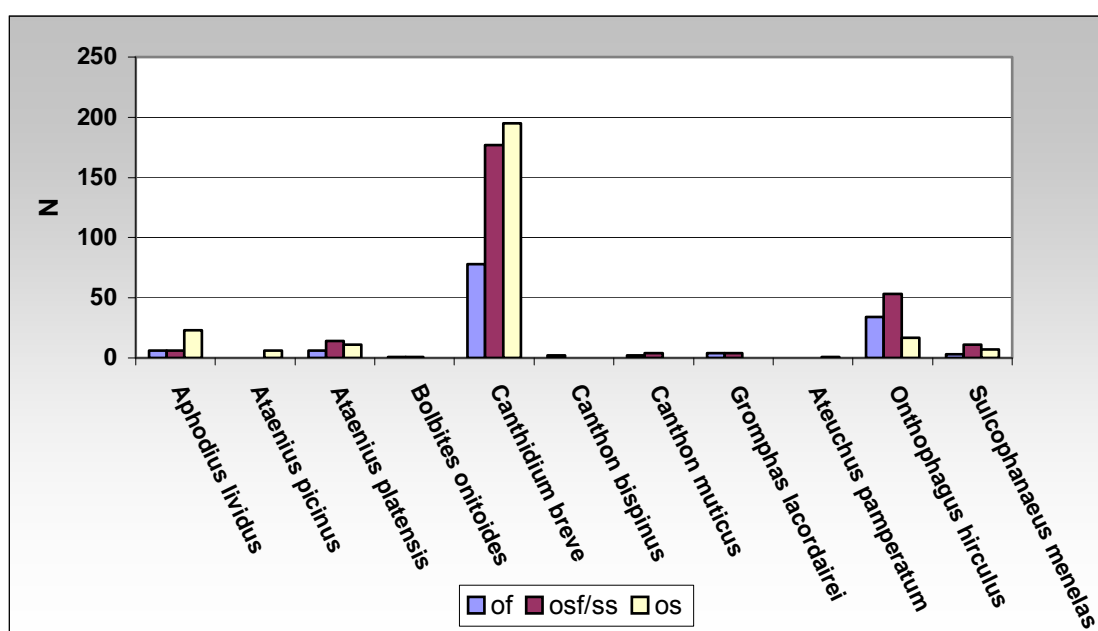


Fig. 70- Abundancia (N) de cada especie en relación al tipo de textura de estiércol ovino. Referencias en Tabla 44.

Para el estiércol ovino, la textura fresca compartió 7 especies con la textura intermedia semifresca-semiseca (Índice de Sorenson = 0.660) y 5 con la textura seca (Índice de Sorenson = 0.486). Las texturas semifresca-semiseca, compartió 5 especies con la textura seca ( Índice de Sorenson = 0.731).

Para las distintas texturas de estiércol ovino, el Índice de Rarefacción mostró una diferencia significativa en los valores de Abundancia (N), (Tabla 47, Fig.71).

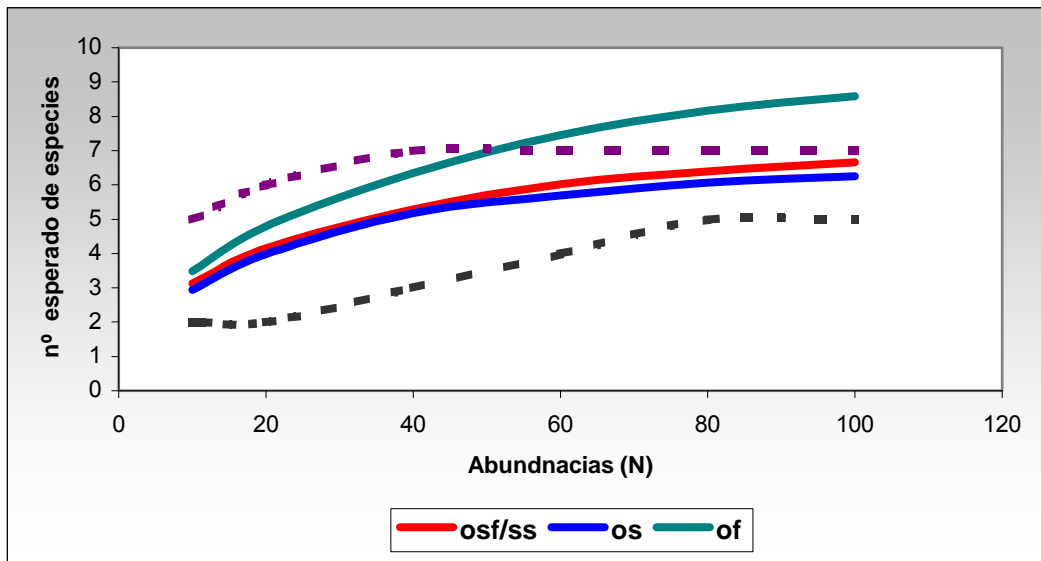


Fig. 71- Índice de Rarefacción de muestras de estiércol ovino, de acuerdo a los distintos tipos de texturas del mimo.

Se presentan a continuación las Abundancias (N) para cada especie en relación a la oferta de recurso y los distintos grados de textura.

*Sulcophanaeus menelas* (Laporte)

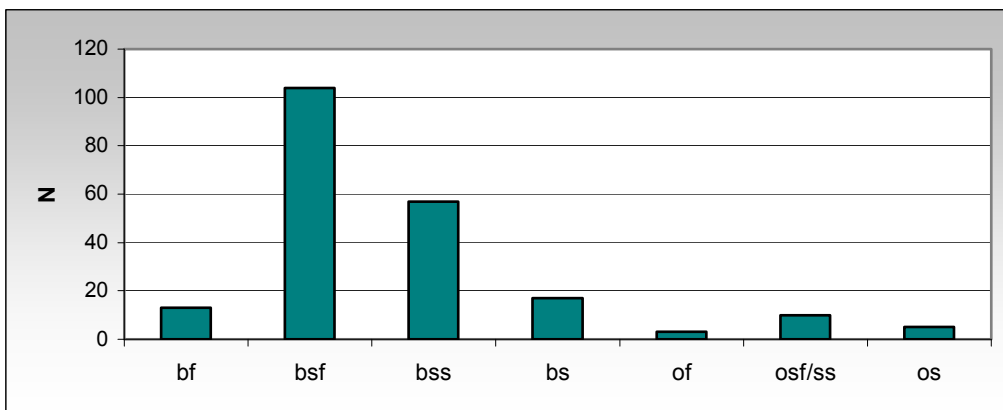


Fig. 72- Abundancia (N) de *Sulcophanaeus menelas* para cada tipo de textura de estiércol. Referencias en Tabla 44.

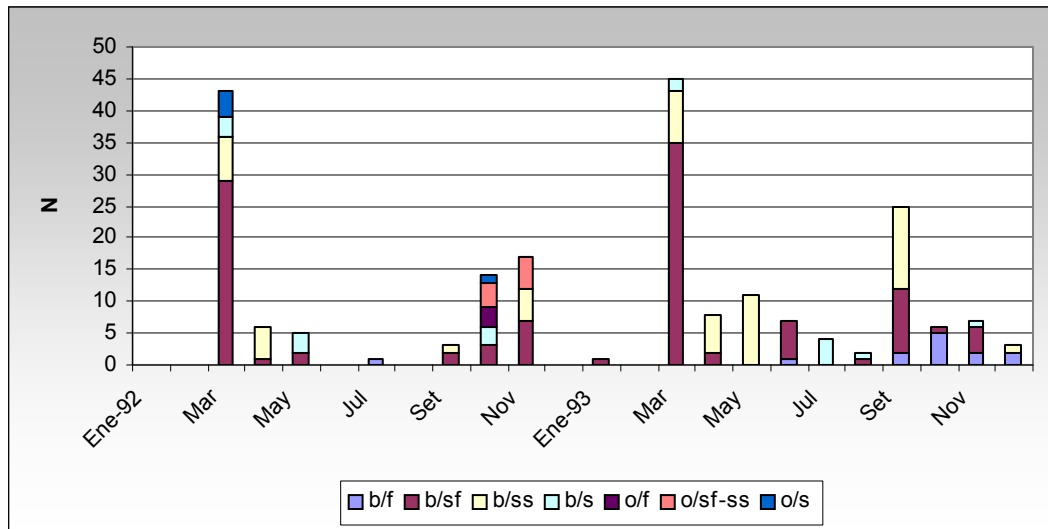


Fig. 73- Abundancia (N) de *Sulcophanaeus menelas*, para cada tipo de textura de excremento durante los distintos meses de muestreo. Referencias en Tabla 44.

***Bolbitis onitoides* Harold**

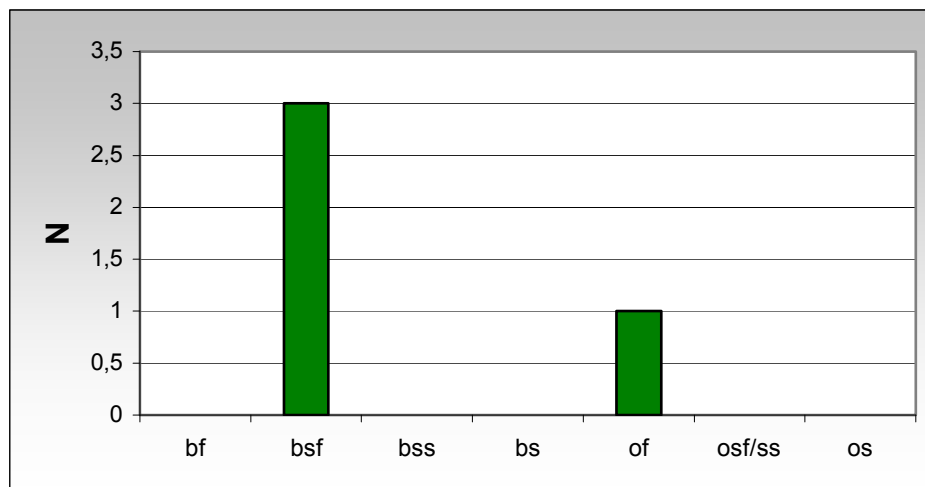


Fig. 74- Abundancia (N) de *Bolbitis onitoides*, para cada tipo de textura de excremento. Referencias en Tabla 44.

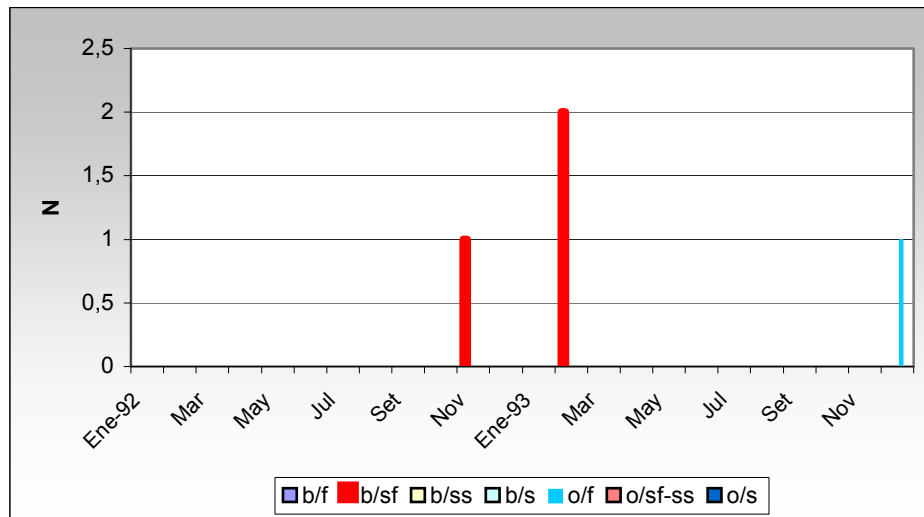


Fig. 75- Abundancia (N) de *Bolbites onitoides*, para cada tipo de textura de excremento durante los distintos meses de muestreo. Referencias en Tabla 44.

*Gromphas lacordairei* Brullé

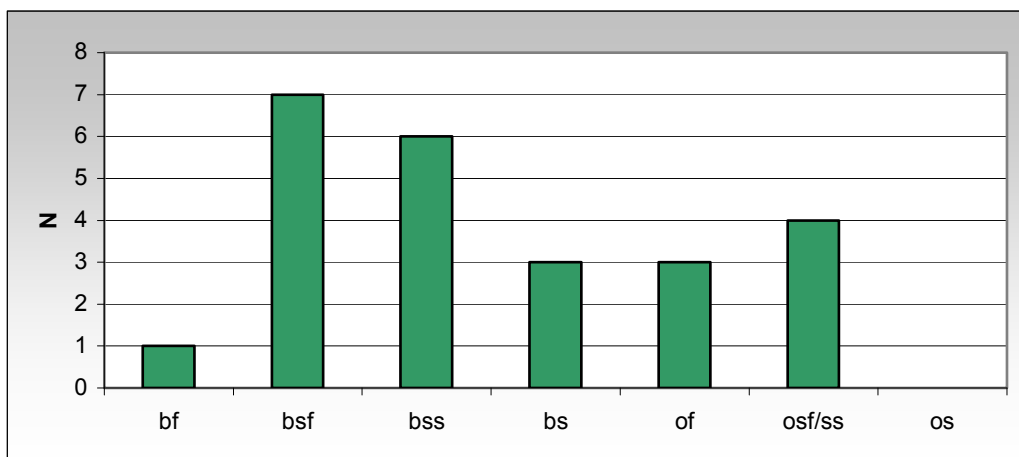


Fig. 76- Abundancia (N) de *Gromphas lacordairei* para cada tipo de textura de excremento. Referencias en Tabla 44.

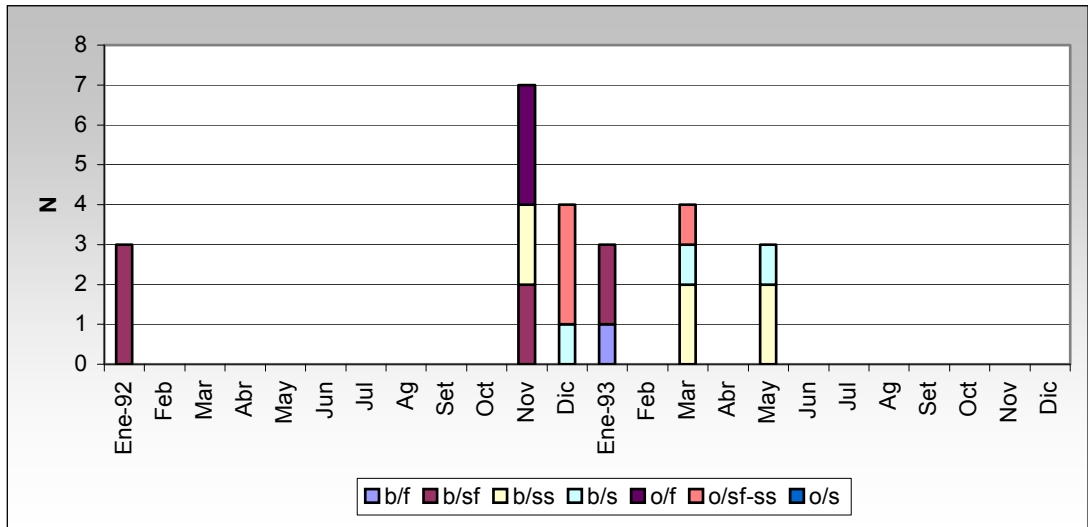


Fig. 77- Abundancia (N) de *Gromphas lacordairei* para cada tipo de textura de excremento durante los distintos meses de muestreo. Referencias en Tabla 44.

*Onthophagus hirculus* Mannh.

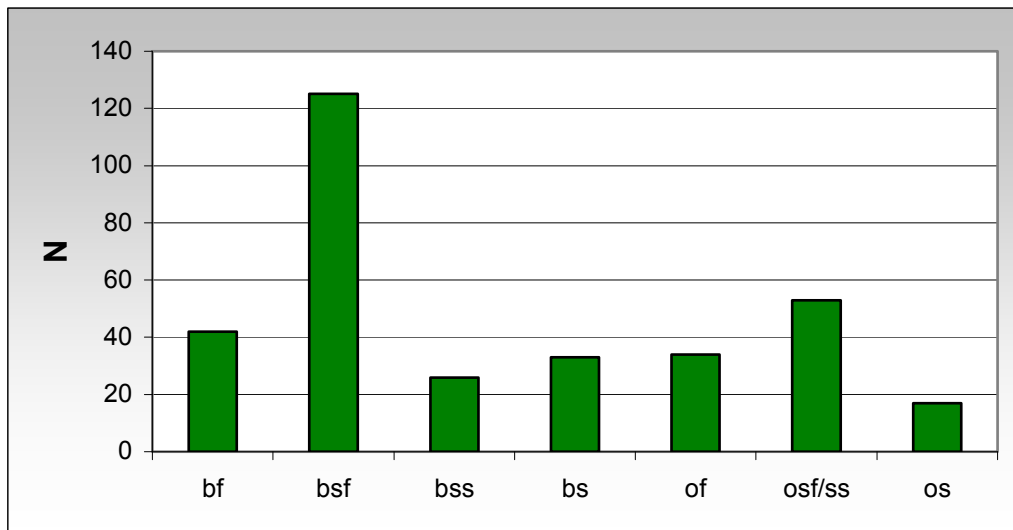


Fig. 78- Abundancia (N) de *Onthophagus hirculus*, para cada tipo de textura de excremento. Referencias en Tabla 44.

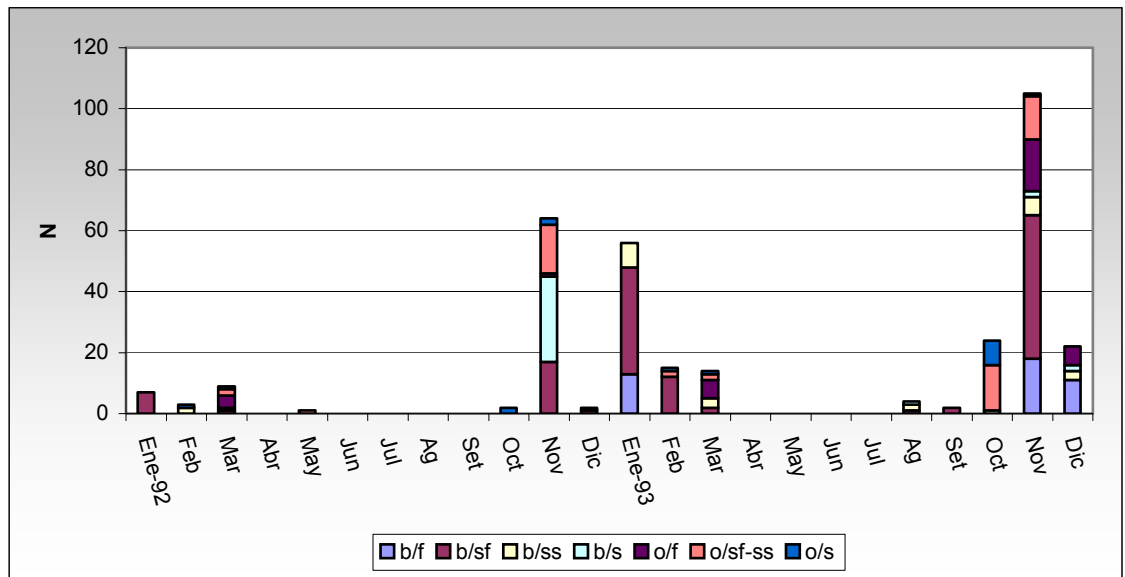


Fig. 79- Abundancia (N) *Onthophagus hirculus*, para cada tipo de textura de excremento durante los distintos meses de muestreo. Referencias en Tabla 44.

*Ateuchus pamperatum* Germar

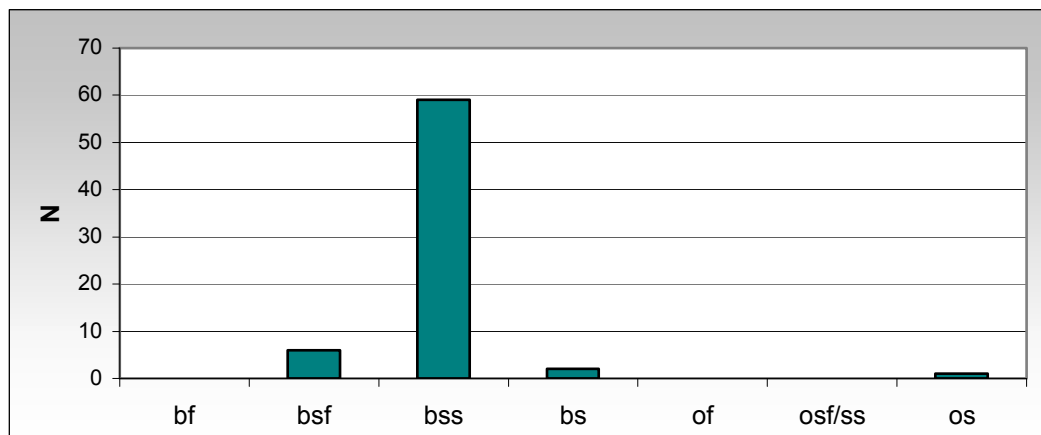


Fig. 80- Abundancia (N) de *Ateuchus pamperatum*, para cada tipo de textura de excremento. Referencias en Tabla 44.

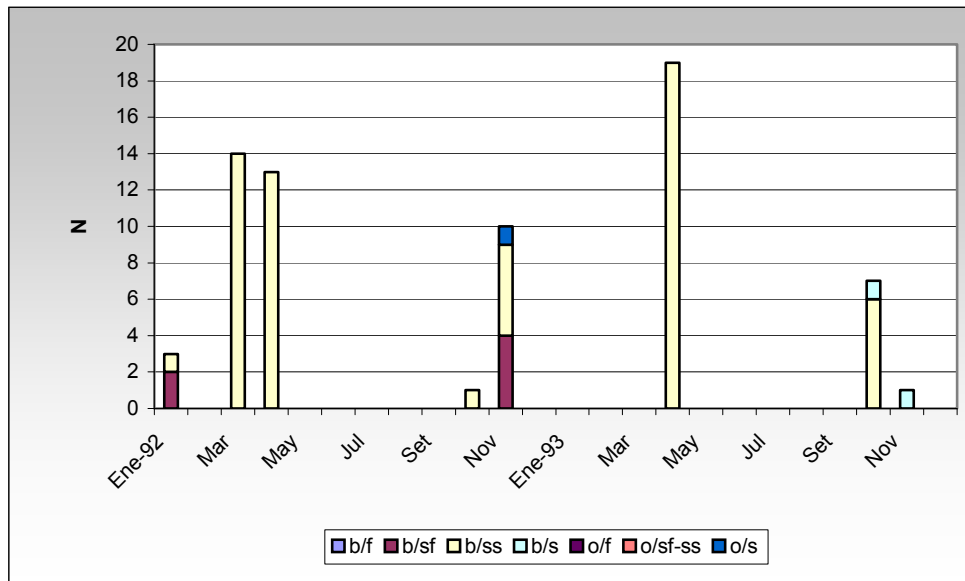


Fig. 81- Abundancia (N) de *Ataeuchus pamperatum*, para cada tipo de textura de excremento durante los distintos meses de muestreo. Referencias en Tabla 44.

### *Canthidium breve* Germar

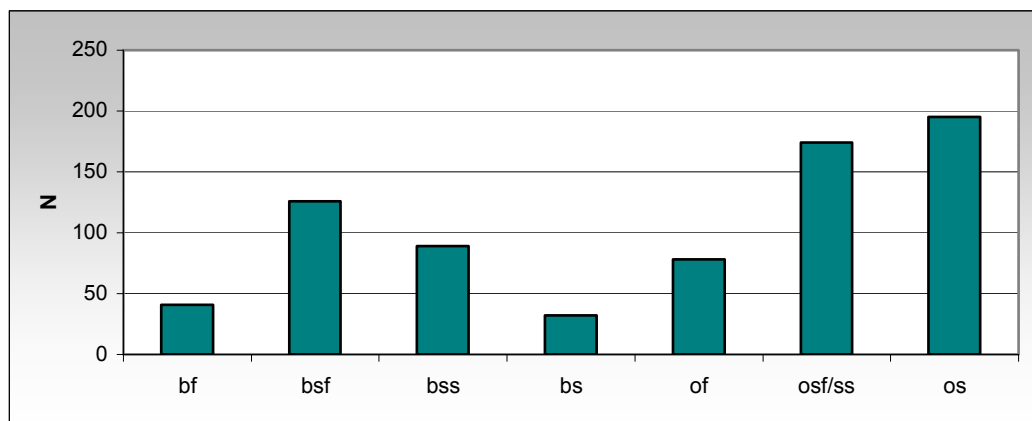


Fig. 82- Abundancia (N) de *Canthidium breve*, para cada tipo de textura de excremento. Referencias en Tabla 44.

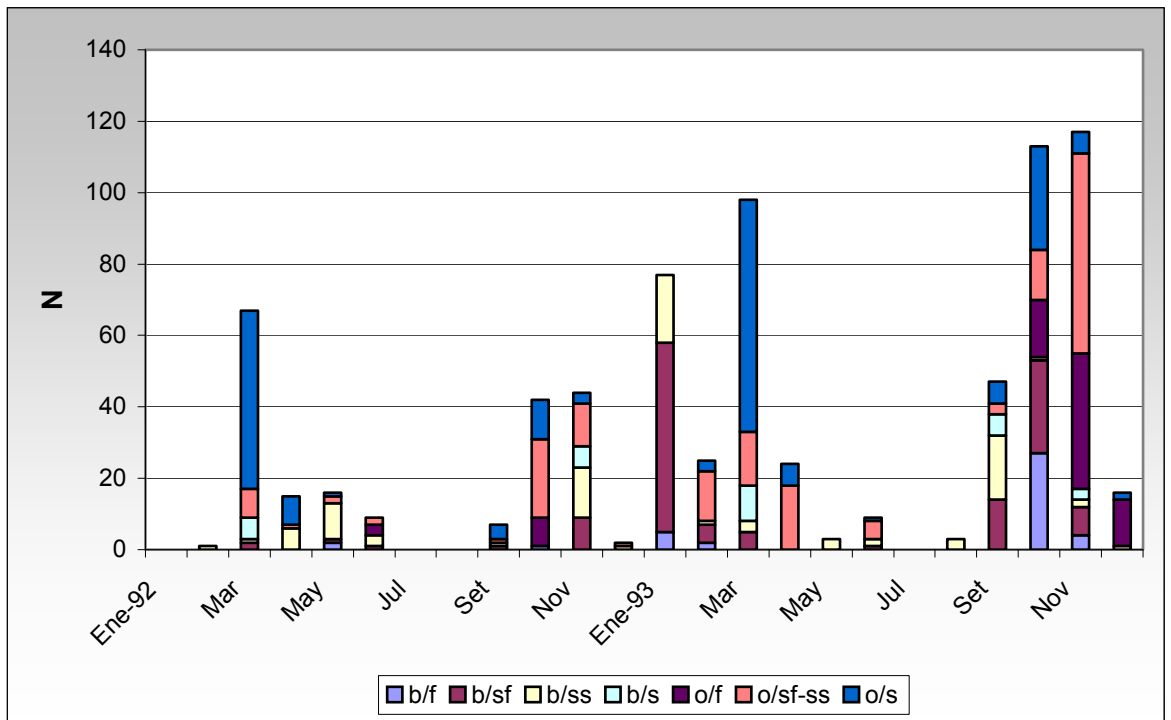


Fig. 83- Abundancia (N) de *Canthidium breve*, para cada tipo de textura de excremento durante los distintos meses de muestreo. Referencias en Tabla 44.

***Dichotomius semiaeneus* (Germar)**

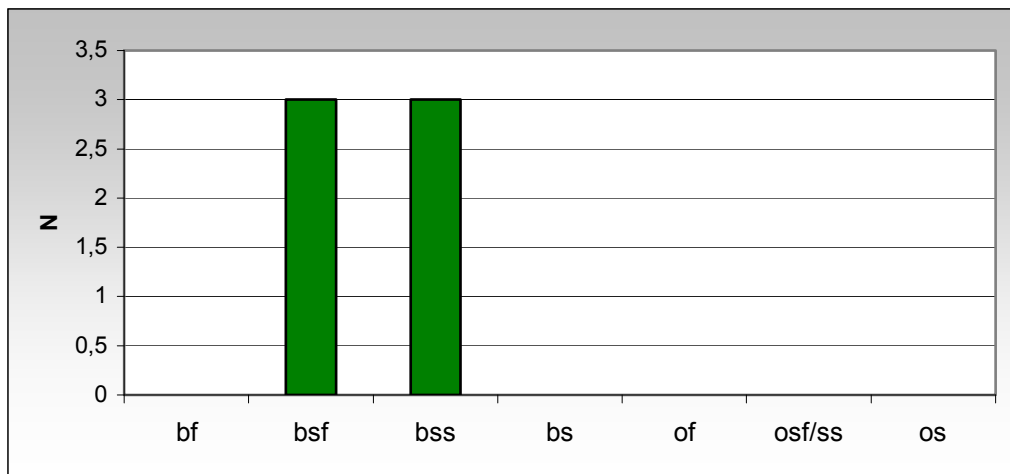


Fig. 84- Abundancia (N) de *Dichotomius semiaeneus*, para cada tipo de textura de excremento. Referencias en Tabla 44.

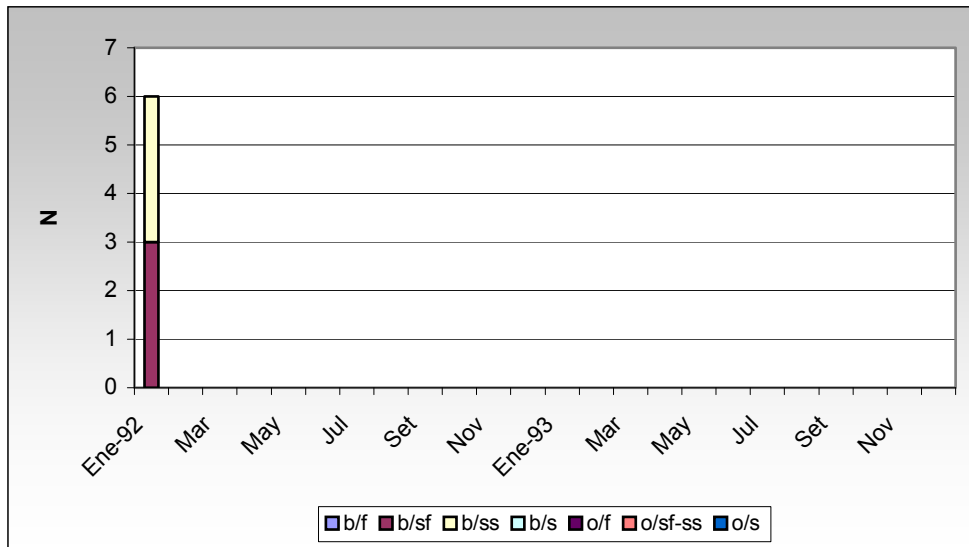


Fig. 85- Abundancia (N) de *Dichotomius semiaeneus*, para cada tipo de textura de excremento durante los distintos meses de muestreo. Referencias en Tabla 44.

***Canthon bispinus* Germar**

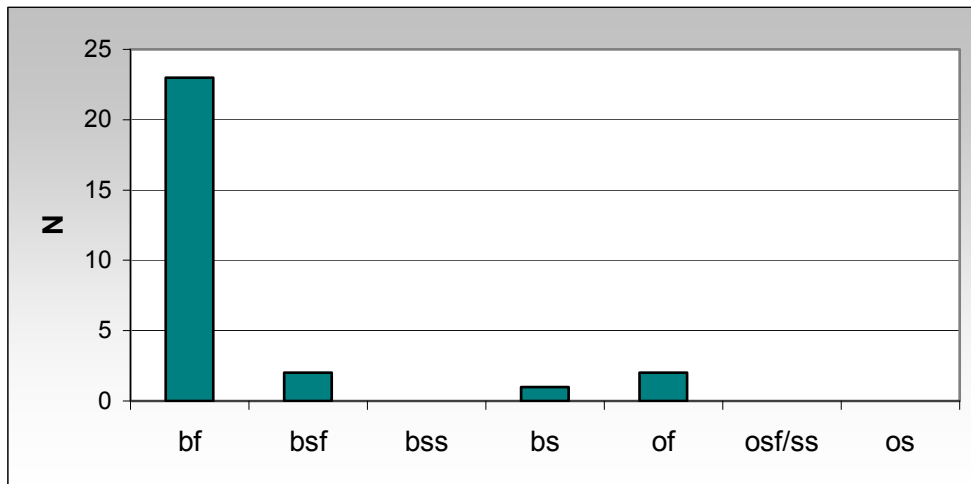


Fig. 86- Abundancia (N) de *Canthon bispinus*, para cada tipo de textura de excremento. Referencias en Tabla 44.

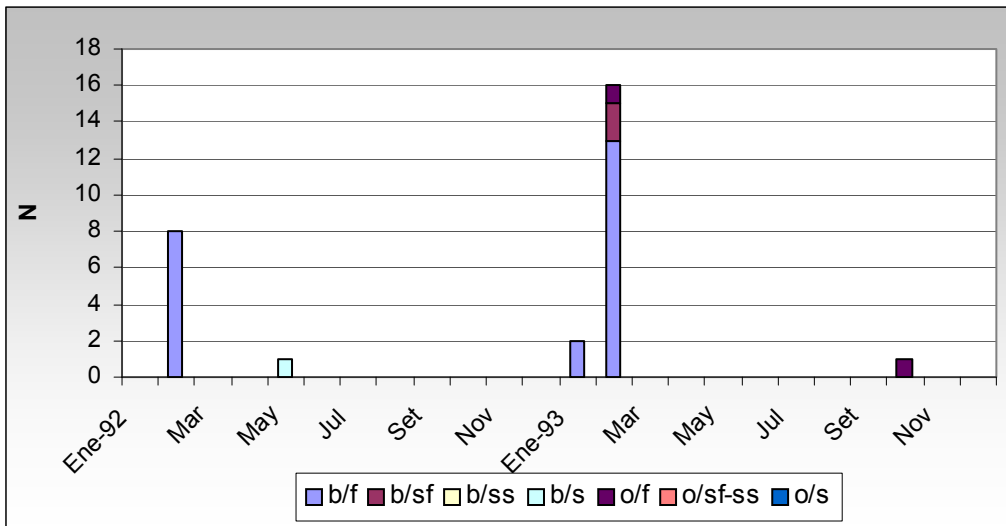


Fig. 87- la Abundancia (N) de *Canthon bispinus*, para cada tipo de textura de excremento durante los distintos meses de muestreo. Referencias en Tabla 44.

### *Canthon muticum* Harold

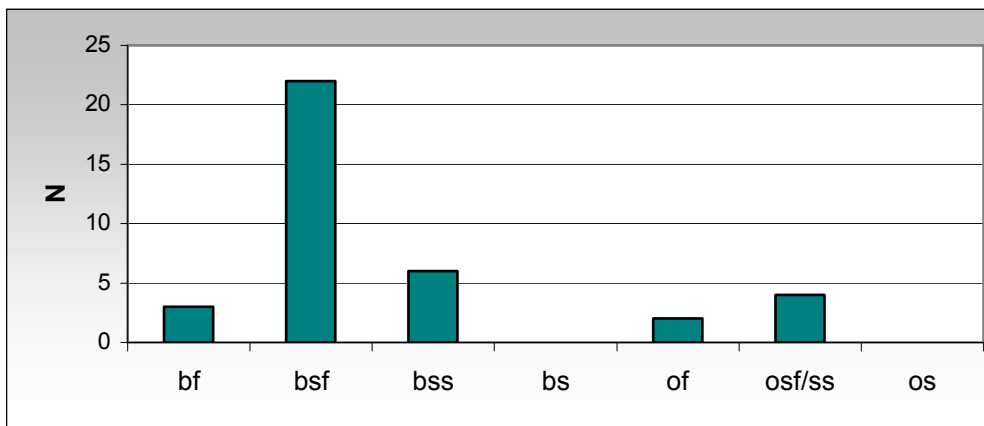


Fig. 88- Abundancia (N) de *Canthon muticum*, para cada tipo de textura de excremento. Referencias en Tabla 44.

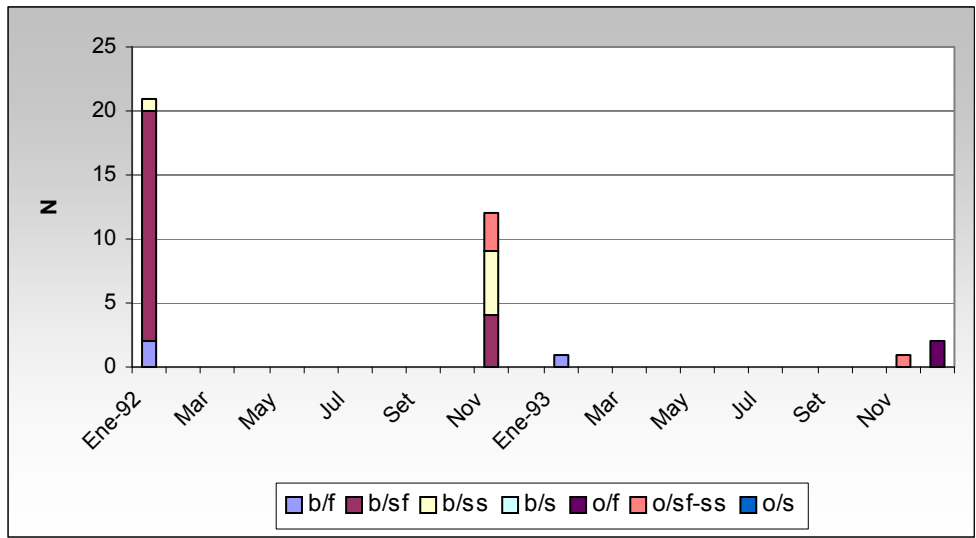


Fig. 89- Abundancia (N) de *Canthon muticum*, para cada tipo de textura de excremento durante los distintos meses de muestreo. Referencias en Tabla 44.

*Aphodius lividus* (Olivier)

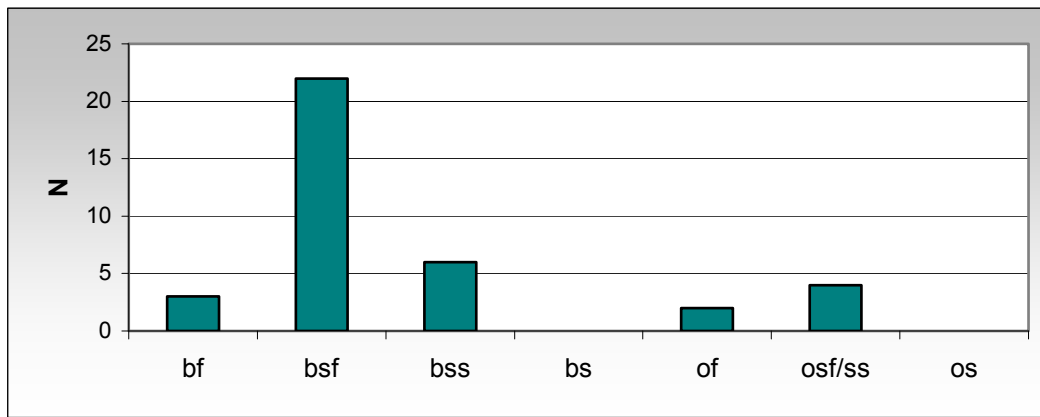


Fig. 90- Abundancia (N) de *Aphodius lividus*, para cada tipo de textura de excremento. Referencias en Tabla 44.

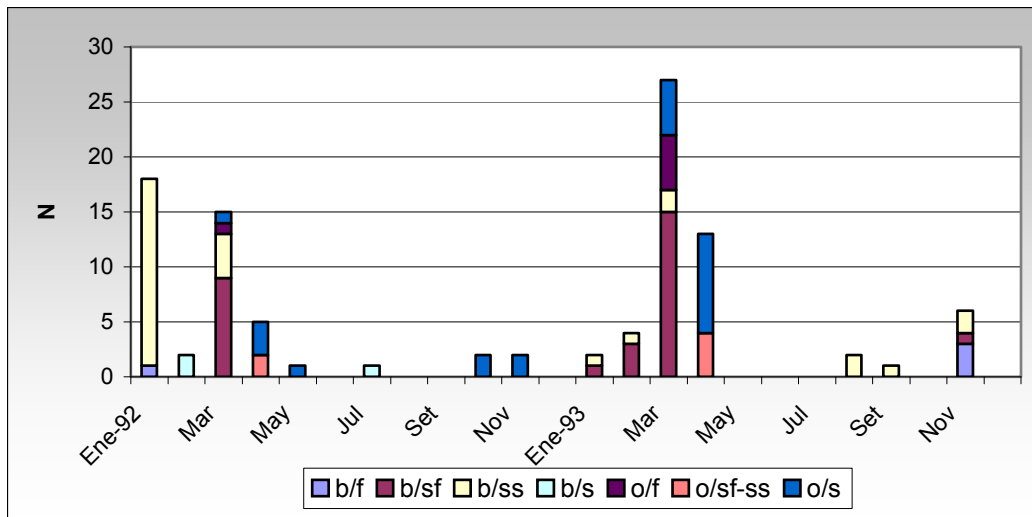


Fig. 91- Abundancia (N) de *Aphodius lividus*, para cada tipo de textura de excremento durante los distintos meses de muestreo. Referencias en Tabla 44.

***Ataenius platensis* (Blanchard)**

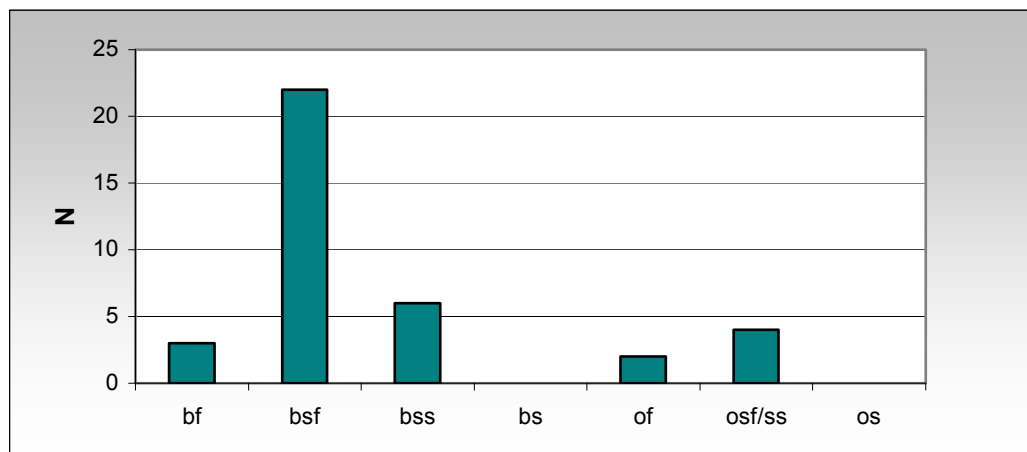


Fig. 92- Abundancia (N) de *Ataenius platensis*, para cada tipo de textura de excremento. Referencias en Tabla 44.

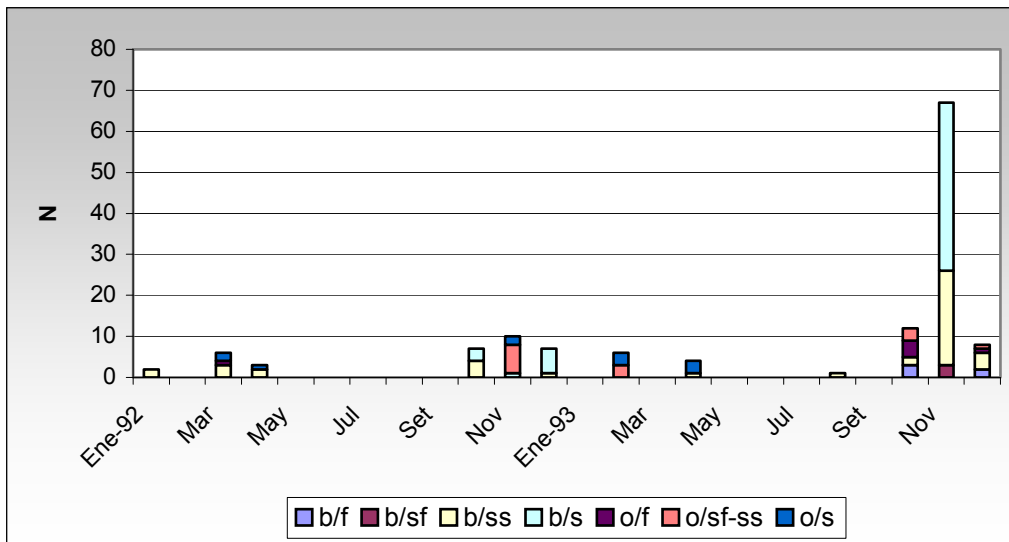


Fig. 93- Abundancia (N) de *Ataenius platensis*, para cada tipo de textura de excremento durante los distintos meses de muestreo. Referencias en Tabla 44.

### *Ataenius picinus* Harold

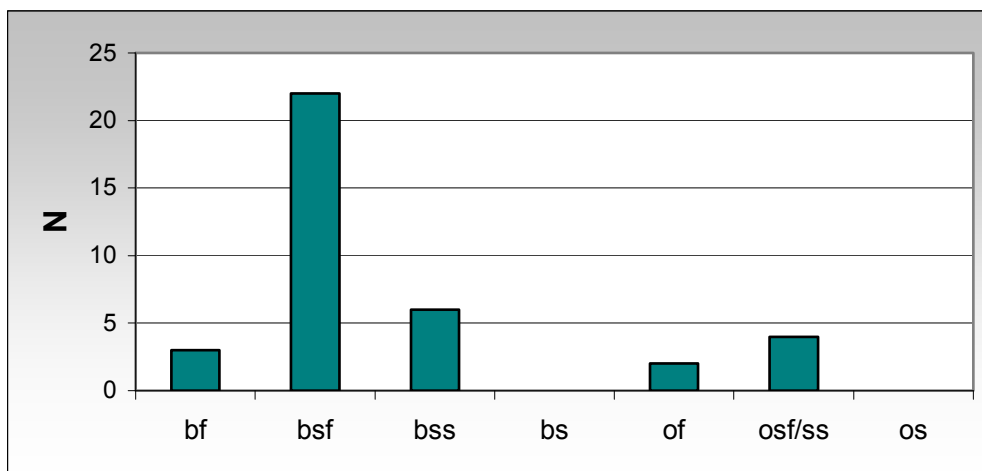


Fig. 94- Abundancia (N) de *Ataenius picinus*, para cada tipo de textura de excremento. Referencias en Tabla 44.

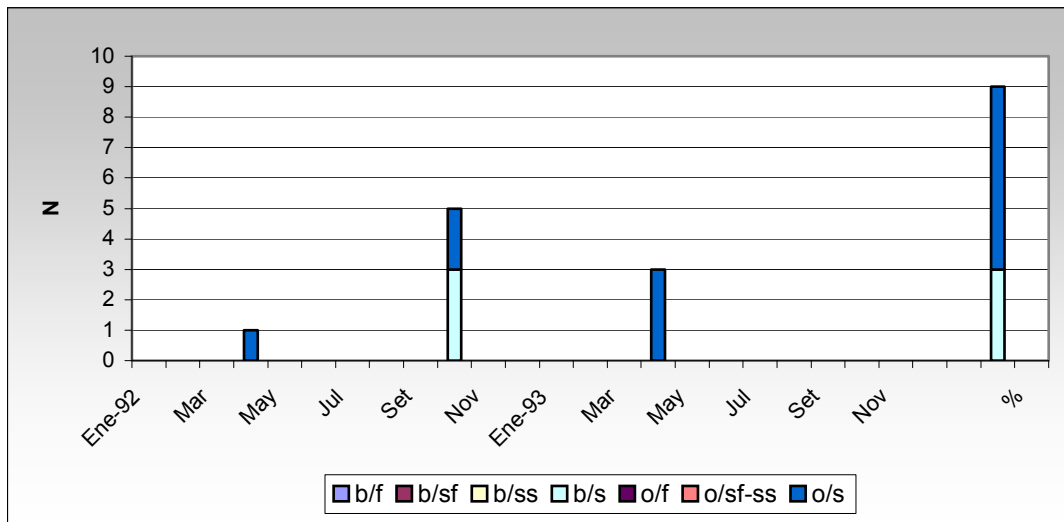


Fig. 95- Abundancia (N) de *Ataenius picinus*, para cada tipo de textura de excremento durante los distintos meses de muestreo. Referencias en Tabla 44.

El agrupamiento que surgió de aplicar el índice de Similitud de Bray-Curtis Cluster (Fig. 96), muestra que existen tres grupos de texturas con valores de similitud significativos. El mayor porcentaje (82.12%) lo comparten las texturas “seca” y la textura intermedia “semifresca/semiseca” para el excremento ovino. Los otros dos grupos, con porcentajes menores y bastante similares entre sí están representados por las texturas “fresca” para ambos tipos de excremento (68.91%), y las texturas intermedias de excremento bovino “semiseco” y “semifresco” con 60.08%.

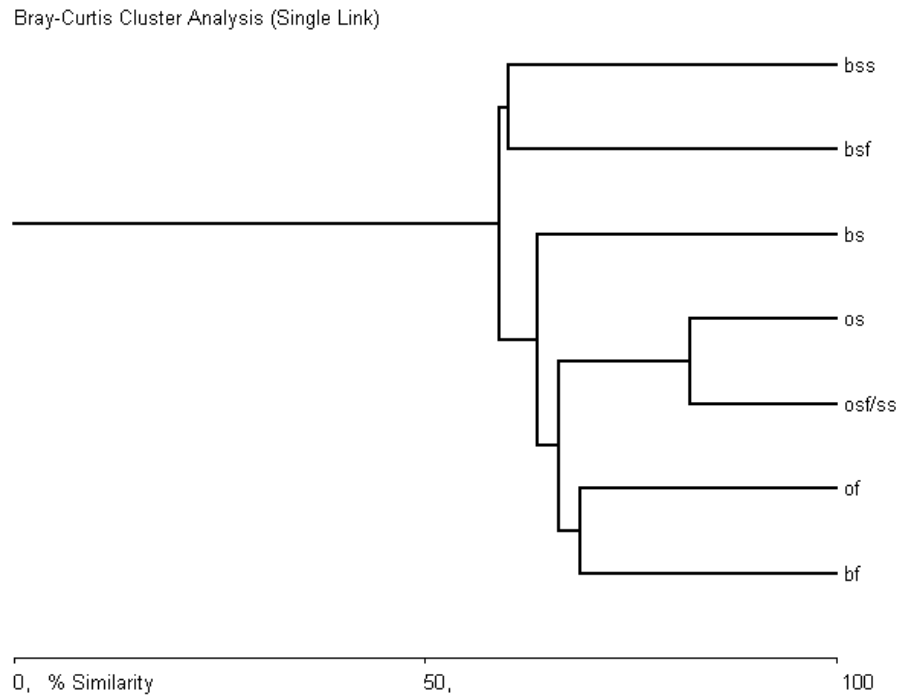


Fig. 96. Similitud de los distintos tipos de texturas de excremento

El análisis de correspondencias (Fig.97) permitió poner en evidencia la distribución de las especies de acuerdo al tipo de excremento. El primer y segundo eje de ordenación que representan el 69 % de la variación total refleja un buen ajuste de los datos con el modelo (Tabla 71 ) y permiten explicar la asociación de las especies en relación a las texturas de los excrementos bovino y ovino. El eje 1 separa claramente el estiércol bovino del ovino y el segundo separa las texturas seca y semiseca de las fresca y semifresca de las heces vacunas. Las texturas fresca y semifresca/semiseca muestran diferencias. En este sentido, *C. breve*, *C. muticus* y *A. lividus* mostraron preferencia por las heces frescas y semifrescas/semisecas con valores de inercia de 0.16, 0.03 y 0.02 respectivamente. *C. breve* también mostró preferencia por las deyecciones secas al igual que *A. picinus*, que fue encontrado solamente en heces vacunas. Las especies *A. platensis* y *A. pamperatum* mostraron preferencia por las heces bovinas secas (valores de inercia, 0.21 y 0.61 respectivamente), *G. lacordairei* y *S. menelas* colonizaron preferentemente las heces semisecas (valores de inercia, 0.007 y 0.11, respectivamente).

En cuanto a las heces bovinas frescas y semifrescas mostraron un comportamiento similar, agrupando ambas texturas a las especies *O. hirculus*, *A. lividus*, *B. onitoides* y *C. bispinus*.

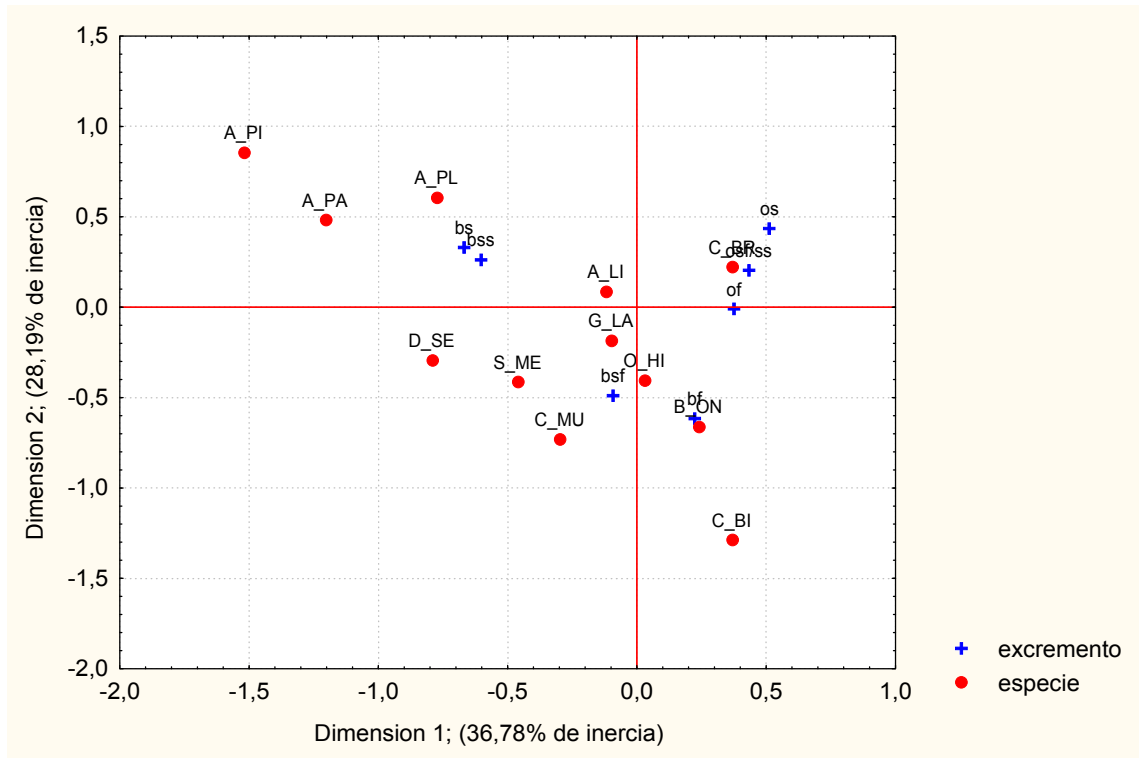


Fig.97- Análisis de correspondencia en relación a las especies, naturaleza y textura del recurso.  
 APL: *Ataenius platensis*; APA: *Ateuchus pamperatum*; API: *Ataenius picinus*; DSE: *Dichotomius semiaeneus*; SME: *Sulcophanaeus menelas*; CMU: *Canthon muticum*; ALI: *Aphodius lividus*; GLA: *Gromphas lacordairei*; OHI: *Onthophagus hirculus*; BON: *Bolbites onitoides*; CBI: *Canthon bispinus*; CBR: *Canthidium breve*; bf : excremento bovino fresco; bsf: idem semifresco; bss: idem semisecco; bs: idem seco; of: excremento de oveja fresco; osf/ss: idem semifresco/semisecco; os: idem seco.

## DISCUSIÓN

La presencia masiva del ganado doméstico en algunos biomas herbáceos, así como la introducción de estos animales en determinadas regiones geográfica donde no era usual la explotación ganadera por parte del hombre, son causa de la acumulación progresiva de heces en los pastizales. Ello es debido al desequilibrio en una intrincada red de factores, en la que participan en gran medida toda una serie de organismos coprófagos, que regulan la desaparición en el campo de los excrementos de los grandes herbívoros. Esta acumulación de excrementos provoca, asimismo, el auge de diversos parásitos del ganado, los cuales al desarrollar buena parte de su ciclo vital en el excremento, incrementan en número debido a la ausencia de competidores y/o depredadores (Lobo et al., 1990).

En una pradera sin manejo, la gran mayor parte de la materia orgánica muerta proviene casi exclusivamente del excremento del ganado. Este constituye un tapiz similar al que forman las hojas muertas en los bosques, sin embargo con características particulares. En efecto, antes de ser integrada al suelo, la materia orgánica ingerida por el ganado es parcialmente degradada a través de su pasaje por el tubo digestivo del bóvido, los materiales no asimilados y expulsados en forma de excremento son enriquecidos con diversas sustancias, que le confieren precisamente sus cualidades originales. De esta forma este tapiz, alcanza los procesos de mineralización, ya desencadenados dentro del tubo digestivo del bóvido (Desière, 1983).

La calidad del excremento de los bóvidos se comporta como una determinante de la abundancia no sólo de los Scarabaeidae, sino de la mayoría de los otros insectos presentes en el ciclo del estiércol (Merritt & Anderson, 1977). Diversos factores

determinan la elección de los excrementos explotados por los coprófagos: el olor, la consistencia y el grado de deshidratación, la naturaleza del sustrato y la cobertura vegetal. En esta elección, los excrementos de los ungulados poseen un lugar esencial de tal forma que se considera la evolución de los Scarabaeidae siguiendo a la de los ungulados en su progresiva conquista de las regiones de sabana.

Desde el punto de vista funcional, en los sistemas de pastoreo se encuentran dos tipos principales de excremento, uno representado por los “pelex” de oveja y las placas de excremento bovino. Estas últimas, utilizables en la superficie del suelo durante un periodo bastante largo son empleadas, en general, durante todas las estaciones del año y preferidas por las especies de tamaño mediano a grande, grandes cavadores (*Geotrupes*, *Copris*, *Bubas*, *Onthophagus*) y por varias especies de Aphodiidae que oviponen en el interior del excremento, en la parte donde la humedad es óptima. Las larvas de los *Aphodius* emigran progresivamente hacia la base del excremento y la ninfosis se completa en el suelo.

Los “pelex” de oveja constituyen por el contrario una fuente de alimento extremadamente transitoria que se seca muy rápido, entre algunas horas y pocos días según las circunstancias. En estas condiciones los escarabeidos han desarrollado diversas estrategias para utilizar este tipo de excremento. Así los *Aphodius* oviponen directamente bajo el excremento en el contacto con el suelo y las larvas a su emergencia cavan ellas mismas una galería que aprovisionan con los excrementos. En ciertos casos la hembra puede cavar pequeñas galerías ramificadas en las que ovipone y que antes habrá aprovisionado con alimento.

La maduración de un excremento de herbívoro tiene lugar de forma diferente según acceda o no a él esta fauna coprófila asociada. La presencia y abundancia de ésta no sólo provoca la desaparición acelerada del excremento en superficie en las épocas más favorables, sino que facilita el sentido aeróbico de los procesos fermentativos que tienen lugar dentro del excremento (Lobo et al., 1990).

La mayor parte de los coleópteros Scarabaeoidea ovipone en la primavera o en el otoño es decir durante los periodos templados y húmedos del año. La actividad en verano es por el contrario muy reducida, de esta forma, la tasa de utilización de los excrementos es variable a lo largo del año, ocasionando la acumulación del estiércol en la superficie del suelo durante varios meses (Lumaret & Kirk, 1987).

Las diferentes condiciones características de las etapas degradativas del excremento son a la vez causa y efecto de la aparición de una serie sucesiva de “oleadas de invasión” por parte de los diferentes grupos de coprófagos. La etapa sucesional en cada especie o grupo animal viene condicionada por un número variable de factores, cuya actuación conjunta no es aún bien comprendida. Este proceso microsucesional manifiesta una serie de regularidades (Mohr, 1943) que se relacionan con las diferentes curvas de colonización de los grupos coprófagos y predadores. De esta forma la microsucesión transcurre rápidamente en un comienzo y las primeras especies en aparecer poseen ciclos biológicos cortos, menores tiempos de permanencia y adaptaciones obligadas y altamente especializadas, al contrario de las especies tardías más generalistas.

De esta forma cada excremento de bóvido constituye un microhábitat efímero, delimitado y heterogéneo con respecto al medio circundante, en el que se produce un relevo faunístico característico, debido a la participación de algunos taxones altamente especializados hacia la coprofagia. Este carácter peculiar y discreto del recurso excremento, permite investigar su colonización secuencial, sin conceder excesiva importancia a las relaciones tróficas, con los elementos faunísticos de otros hábitats limítrofes (Lobo, 1992).

El contenido en agua de las heces es uno de los elementos que van a determinar la sucesión de coleópteros que explotan el recurso. Cada especie o grupo de especies, sólo puede colonizar la hez dentro de un determinado intervalo de contenidos en agua. Así por ejemplo el límite máximo de tolerancia de este intervalo está asociado a las condiciones fuertemente anóxicas de las heces frescas (Lumaret, 1975).

A partir de un máximo inicial, el contenido en agua va descendiendo más o menos rápidamente en función de la temperatura (pérdida por evaporación) y de las precipitaciones (ganancia) (Koskela, 1972).

La existencia de costra disminuye la rápida evaporación que tiene lugar tras la deposición de un excremento de este tipo y, aunque al segundo día, pueden darse entre un 40 % y un 50% de las pérdidas totales, la evaporación de las zonas más internas continúa lentamente después. El excremento va desecándose en la superficie, la costra superficial se engrosa, protegiendo la parte interna más húmeda y la deshidratación avanza de afuera hacia adentro. Además el excremento queda fijado al suelo firmemente, a medida que la desecación se produce en la parte externa.

Estas cualidades físicas impiden una rápida pérdida de peso en los primeros momentos de insolación. Sin embargo, incrementos de la temperatura ambiental pueden neutralizar el papel protector de la superficie exterior, acelerando el ritmo de desecación cuando el excremento está más hidratado, es decir durante los primeros días.

De esta forma, las pérdidas de peso resultan más continuas durante los primeros días si la temperatura ambiental es mayor. Después, a partir del tercer o cuarto día el grosor de la costra y el menor contenido hídrico del excremento, frenan la pérdida de peso, que sin embargo, no se detiene (Lobo, 1991). Los excrementos muestran así, dos fases de deshidratación: una primera más temprana y rápida y una segunda tardía y lenta.

El número de individuos en un momento dado vendrá determinado a grandes rasgos, por la temperatura pero sin duda este es un fenómeno complejo que viene modulado por otros factores. La humedad relativa, la velocidad del viento y las precipitaciones afectan a la cantidad de recurso disponible, provocando desviaciones entre los valores observados y los esperados. Las eclosiones explosivas de especies como *Aphodius foetidus* Herbst, están relacionadas con lluvias intensas después de un periodo seco (Rathcke, 1984; Mc. Naughton et al., 1984; Lobo, 1991).

En general los individuos de una especie no se distribuyen al azar sino que tienden a presentarse formando agregados (Santos, 1987). Esta tendencia se manifiesta en los coleópteros coprófagos de modo que algunos excrementos están fuertemente colonizados, mientras que otros apenas lo están, a pesar de presentar la misma apariencia y estar próximos entre sí (Holter, 1982; Hanski, 1986). En el género

*Aphodius* la formación de agregados responde a una causa trófica (Palmer et al., 1991). Landin (1961), indica que la colonización se basa en estímulos de tipo olfativo y Thome et al. (1979) hablan de sustancias atrayentes (Kariomonas). Hanski (1980, 1986) y Otronen et al. (1983) indican que el proceso de colonización presenta un máximo bien definido. De todo esto se deduce que la máxima probabilidad de colonización tiene lugar dentro de unos márgenes físico-químicos concretos. Estos márgenes están definidos por la reducción de la anoxia inicial (Lumaret, 1975) y por la máxima liberación de sustancias atrayentes (Thome et al., 1979).

Según Hanski (1986), los agregados de las diferentes especies son independientes entre sí. De esta forma, las diferencias en el patrón de actividad diaria entre las especies que coexisten en un momento dado podrían bastar para que la probabilidad de colonizar un conjunto concreto de excrementos sea diferente para cada especie. Esto será particularmente patente en los excrementos de ovinos, que presentan una velocidad de descomposición y una tasa de pérdida de agua muy elevadas (Lumaret et al., 1987; Parmer et al., 1989). Uno de los rasgos característicos de las poblaciones de Scarabaeoidea coprófagos es su fuerte carácter contagioso. Frente a un conjunto de excrementos que “a priori” son muy similares, no encontramos una distribución al azar de la abundancia de cada especie, obteniéndose siempre una relación  $\text{varianza/media} > 5$ . La probabilidad de que la distribución de la abundancia siga una serie de Poisson es  $< 0.001$ .

Como ya se ha indicado, la causa de la formación de agregados para los Aphodiinae, es trófica (Palmer et al., 1991). Hanski (1986) comprobó en Husö (Finlandia), que los agregados de las diferentes especies del género *Aphodius* son

independientes entre sí y por lo tanto no existe correlación entre la abundancia de las diferentes especies. Holter (1982) indica por el contrario que las diferentes especies tienden a colonizar el mismo conjunto de excrementos.

Se han estudiado excrementos de ovino que son estructuralmente mucho más simples (Landin, 1961) que los de vacuno. Esto se pone de manifiesto al utilizar curvas de diversidad-dominancia como las que presentan Hanski et al.(1983) mostrando que en excrementos de vacuno coexisten varias especies con valores medios de abundancia (equitabilidad alta) ya que la complejidad estructural del medio permite la diferenciación de varios nichos ( espaciales y/o temporales) y la coexistencia de un mayor número de especies. Por el contrario, para los excrementos de ovino la equitabilidad es mucho menor en correspondencia con la mayor simplicidad del medio.

El proceso de descomposición de los excrementos de ovino es especialmente rápido, por tanto la gran mayoría de los individuos que colonizan un excremento concreto llegan en un periodo de tiempo corto. Con un periodo óptimo de colonización corto, la probabilidad de colonización estará en función del grado de solapamiento entre este óptimo de colonización y un ciclo de actividad diaria definido.

Si el periodo óptimo de colonización de un excremento concreto (características físico-químicas adecuadas) coincide con un periodo del día en que una especie es activa, la probabilidad de colonización será máxima mientras que, si el óptimo de colonización tiene lugar durante un periodo del día en que la especie no es activa, será poco probable que ese excremento sea colonizado. En la realidad, para una misma especie, se producirán toda una gama de solapamientos parciales que explican que

algunos excrementos se encuentren fuertemente colonizados, mientras que otros (próximos y de aspecto parecido) apenas lo estén. Para dos o más especies coexistentes, pero con un periodo de actividad diaria diferente, la probabilidad de colonizar un excremento concreto será también diferente, con lo que se producirá una independencia entre sus abundancias.

Debido a un ciclo diario concreto, cada especie tiene una mayor probabilidad de colonizar unos excrementos depositados en un periodo determinado del día, con lo que quedaría explicado el carácter contagioso de las poblaciones de estas especies. Diferencias en el ciclo de actividad diaria y quizás pequeñas diferencias en el óptimo de colonización explican la independencia de los agregados de estas especies (Palmer et al., 1991). La dependencia entre el ciclo de actividad diaria y las condiciones microclimáticas acentúa este efecto ya que cada especie se verá afectada de una forma particular. Una estructura en agregados, supone que parte del recurso deja de ser utilizado, pero si los agregados de las diferentes especies son independientes, se facilita un aumento de la diversidad específica, ya que el recurso que no emplea una especie es potencialmente utilizable por otras (Hanski, 1986). Todo esto ofrece una imagen de una comunidad con un nivel de complicación estructural y un orden interno muy elevados con los que el proceso de descomposición de los excrementos y el reciclado de materia orgánica y nutrientes gane en rapidez y eficiencia.

El estudio de selección del recurso se centró en las diferencias en la abundancia específica para cada tipo y textura de excremento. El bajo porcentaje de especies con preferencias tróficas que superen el 90% de los individuos en un tipo de excremento en particular parece indicar una baja especialización trófica del agregado de especies

estudiado. Esta característica argumentaría la hipótesis de Halffter & Matthews (1966) y Gill (1991), quienes afirman que la extinción de los grandes mamíferos en la región Neotropical favoreció aquellas especies de coleópteros coprófagos capaces de explotar distintos tipos de recurso alimenticio. La forma como el excremento bovino y ovino es utilizado por la fauna coprófaga contemporánea podría ser una respuesta ecológica durante los pasados 500 años (desde que se introdujo la ganadería en nuestro país) de especies suficientemente flexibles como para sobrevivir desde el Pleistoceno (Janzen, 1983).

Parece lógico asociar la riqueza de Scarabaeidae con la de los grandes mamíferos, debido a la oferta de recurso alimenticio que estos últimos representan. Esto resulta claro en los ecosistemas de sabana africanos, donde se encuentra el mayor número de especies e individuos de Scarabaeidae; existiendo registros de 120 a 140 especies por localidad (Cambefort, 1985). Esta extraordinaria riqueza del grupo en las sabanas africanas, puede ser explicada por una combinación de factores histórico-evolutivos y ecológicos. Así, desde el punto de vista histórico, este grupo de coleópteros coprófagos, evolucionó en África en relación con el estiércol de grandes mamíferos (una megafauna que no sufrió una gran extinción a finales del Pleistoceno); y desde el punto de vista ecológico este ecosistema es el que sustenta el mayor número de grandes mamíferos y por tanto el que ofrece una mayor cantidad de alimento (Halffter, 1991).

Los porcentajes de abundancia para 10 de las 12 las especies presentes, superan el 65% de individuos colectados en muestras de excremento bovino. *Dichotomius semiaeneus* fue la única especie donde el 100% de los ejemplares se colectaron en placas de excremento vacuno. Sin embargo los valores tan bajos de abundancia

registrados (6), dificulta sostener la hipótesis de que esta especie responda a una preferencia exclusiva por el estiércol bovino.

El tamaño del insecto, parece ser una variable importante en el momento de elegir el recurso. *Dichotomius semiaeneus* y *Sulcophanaeus menelas* integran el grupo funcional de grandes cavadores, y el mayor volumen de la placa de excremento bovino parece ser una condicionante en el momento de elegir el recurso para la construcción de las bolas nido y las galerías de acopio de alimento ya que estas dos especies se alimentan de forma indistinta sobre ambos tipo de excremento fresco.

Los bajos valores de abundancia para *Ataenius picinus* (9) y *Bolbites onitoides* (5), dificultan asegurar la selección trófica para estas especies.

*Canthidium breve* registró los máximos poblacionales en estiércol ovino (447). Esta especie, de pequeño tamaño, parece explotar de forma satisfactoria los “pelex” de oveja. *Onthophagus hirculus*, también como la especie anterior, pertenece al grupo funcional de pequeños cavadores y explota con mayor éxito el excremento bovino, sin superar el 70% de los individuos colectados en este recurso. La competencia entre dos especies cavadoras de pequeño tamaño tanto por la naturaleza del recurso como por el sustrato subyacente para nidificar, podría explicar esta selección trófica (Hanski y Cambefort 1991b; Palestini et al., 1998).

Halfpter (1991) sostiene que, en zonas tropicales factores denso-dependientes como la competencia por alimento y/o espacio, parecen ser los factores modeladores predominantes de estas comunidades, mientras que en las zonas templadas, los factores

modeladores de las comunidades de coleópteros coprófagos, parecen ser factores denso–independientes como las fluctuaciones climáticas, desecamiento del estiércol, etc. El carácter efímero y la distribución en parches del alimento favorecen la agregación y competencia intensa por el recurso (Halffter et al., 1966; Halffter et al., 1982). La respuesta adaptativa principal a estas presiones ha sido reducir las interacciones competitivas a través de dos grandes estrategias de relocalización del alimento.

Los rodadores y grandes cavadores son sin dudas los competidores más exitosos, mientras que los más débiles resultan ser los endocópidos que necesitan que el parche permanezca relativamente inalterado por varias semanas para poder nidificar. Así, aquellas especies de rodadores y cavadores que son capaces de remover el recurso enterrándolo rápidamente en sus nidos, son competitivamente superiores a los endocópidos (Hanski & Cambefort, 1991b).

En el presente estudio no ha sido analizada la competencia por el recurso, sin embargo el hecho de que las placas de estiércol no lleguen a consumirse por completo, y que más del 50% del total de las muestras fuera colonizadas por una sola especie, puede indicar de forma indirecta que las poblaciones de escarabajos estercoleros, no están limitadas por el recurso. Probablemente, la competencia interespecífica no parece jugar un papel importante en la estructuración de estas comunidades. Canziani (2003) obtuvo resultados similares en el estudio de comunidades de escarabajos copro–necrófagos para distintos ecosistemas de pradera.

Si tenemos en cuenta la textura del recurso, el análisis de correspondencias muestra que las especies se agrupan preferentemente sobre las texturas semi-frescas y frescas en ambos tipos de estiércol y son pocas las especies asociadas a las heces secas. Las heces secas y semisecas de bovinos se separan claramente de las demás.

Estos resultados pueden estar sesgados por el propio método de muestreo. Las texturas intermedias ofrecen un mayor tiempo de permanencia de la muestra sobre el sustrato, permitiendo una mayor colonización del recurso. Autores como Avila & Fernández-Sigler (1988) afirman que existiría una tendencia generalizada hacia las texturas centrales semi- fresca y semi-seca puesto que la mayoría de las especies necesitan para su óptimo desarrollo que el excremento haya permanecido un cierto tiempo expuesto en el medio. En los ecosistemas templados, aunque la oferta de recurso sea mayor, éste no deja de ser ocasionalmente un microhábitat efímero. El recurso alimenticio puede ser suficientemente abundante o puede ser intermitente y pasajero. El desecamiento del estiércol, la heterogeneidad cuantitativa y cualitativa del microhábitat, son factores que pueden limitar la disponibilidad del recurso (Lumaret & Kirk, 1987).

### **RESULTADOS: CICLOS DE VIDA PATRONES DE NIDIFICACIÓN**

Se describen a continuación los ciclos de vida y los patrones de nidificación de las siguientes especies: *Sulcophanaeus menelas*, Laporte; *Gromphas lacordairei*, Brullé; *Onthophagus hirculus*, Mannerh.; *Canthidium breve*, Germar; *Canthon bispinus*, (Germar) *Aphodius lividus* (Oliv.). Para las especies *Bolbites onitoides*, Harold; *Ateuchus pamperatum* Germar; *Dichotomius semiaeneus* (Germar); *Canthon muticum*, Harold; *Ataenius platencis*, (Blanchard) y *Ataenius picinus*, Harold; las descripciones se basaron en la bibliografía existente.

#### FAMILIA SCARABAEIDAE

*Sulcophanaeus menelas* (Germar), 1824

#### **CICLO DE VIDA**

En condiciones de laboratorio, el desarrollo postembrionario de *Sulcophanaeus menelas* tiene una duración promedio de 92 días, con un rango de 82 a 102 días, desde la puesta hasta la emergencia del adulto. La oviposición comenzó en primavera (setiembre-octubre) y finalizó a principios de verano (diciembre-enero). El huevo es alargado, con más de medio centímetro, oval, de color blanco-mate. La eclosión se produjo entre 6 y 16 días después de la postura, con un promedio de 11 días.

El estado larval tuvo una duración promedio de 52 días con un rango que varía de 42 a 70 días, desde la primavera (octubre-noviembre) hasta fines de verano (febrero-marzo).

El estado pupal se extendió por un periodo promedio de 31 días con un rango de 28 a 34 días. Se constató la presencia de pupas desde fines de primavera (noviembre-diciembre) hasta principios de otoño (marzo-abril).

Las primeras emergencias de imagos, se registraron en el mes de enero y continúan hasta principios de otoño (marzo-abril), permaneciendo dentro de la cámara pupal, 42 días promedio, con una variación de 21 a 81 días. En el campo fue frecuente observar a los adultos volar hacia las placas de excremento fresco del que se alimentaban. El vuelo fue sostenido y caían de forma súbita sobre su alimento. También fué común encontrarlos enterrados dentro de las galerías rellenas de estiércol, excavadas debajo de la placa de excremento. El periodo de maduración gonádica, desde la emergencia hasta la primera oviposición fue de 7 a 8 meses. Durante este tiempo los imagos se alimentan del estiércol provisionado en galerías que excavaban debajo de la masa de excremento.

### **PATRÓN DE NIDIFICACIÓN**

Esta especie es exclusivamente coprófaga y como ya se comentó, su máxima actividad (vuelos y alimentación) se registró en horas del mediodía, a pleno sol. Las hembras fueron generalmente las primeras en movilizarse y localizar la fuente de alimento. Esto determinó en el macho una fuerte atracción sexual. Una vez establecida la pareja, cada uno de los integrantes desempeñó una tarea específica. La hembra quien comenzó la excavación de una galería primaria debajo o muy cerca de la fuente de alimento. El macho participó en la construcción de las galerías, sacando la arena hacia el exterior, apisonándola contra las paredes, y compactando el estiércol dentro de las galerías.

Poco a poco la pareja excavó debajo de la placa de excremento un sistema de galerías que fue siendo relleno de estiércol, lo que permitirá contar con un acopio importante de alimento para la elaboración de las bolas-nido. La galería inicial era de forma vertical de 5 a 8 cm de profundidad y de 1.5 cm de ancho progresando con una inclinación de 45° hasta lograr una longitud máxima de 15 cm. (Fig. 110a). La tierra trabajada fue siendo prensada contra las paredes de la galería no fue retirada hacia el exterior como en otros coprófagos y el tapón de acceso a la galería fue hecho con un mínimo de esta tierra sobrante. El insecto acarró hasta el fondo de la galería el excremento fresco que fue utilizado en la construcción de las bolas-nido durante los meses de octubre y noviembre. La hembra transportó trozos pequeños de estiércol con la ayuda de la cabeza y el pronoto y los va acomodando con movimientos del cípeo en el fondo de la galería. Éstos fueron amasados con secreciones estomodeales, resultando así una masa que difiere de la placa de estiércol por conservarse siempre fresca y libre de hongos. En este punto se observó que la hembra continuaba la construcción de la galería, mientras que el macho acomodaba la masa de estiércol, que había sido desordenada por los movimientos de la hembra. El nuevo tramo de la galería fue relleno con estiércol previamente enterrado.



Fig. 98- Terrario de observación, mostrando la nidificación de *Sulcophanaeus menelas* (Laporte).



Fig. 99- Terrario de observación mostrando tres bolas nido de *Sulcophanaeus menelas* (Laporte).

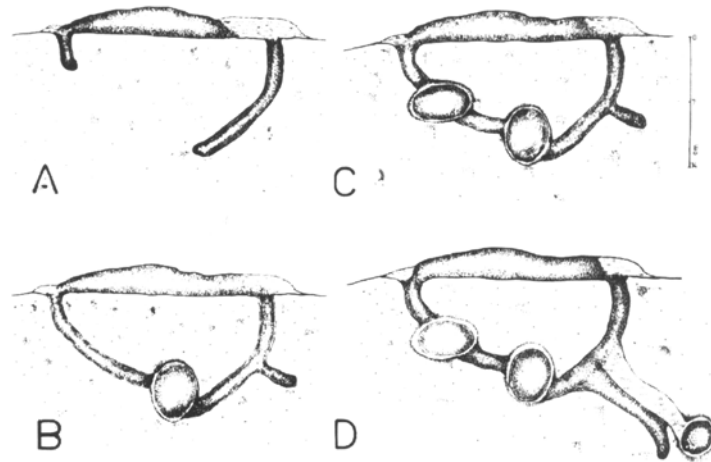


Fig. 100- Nidificación de *Sulcophanaeus menelas* (Laporte). A, galerías iniciales; B, bola nido; C, bolas nidos ; D, bolas nido y galerías secundarias.

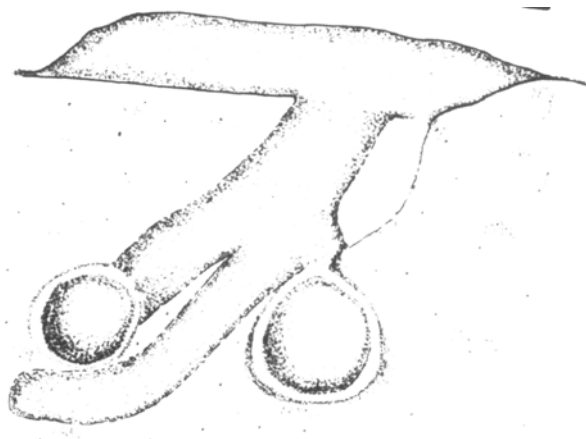


Fig. 101- Nidificación de *Sulcophanaeus menelas* (Laporte).

De acuerdo a lo observado en el laboratorio, las hembras pueden nidificar varias veces. Los periodos de nidificación duran entre 5 y 7 días, separados por intervalos que varían de 8 a 20 días. El número máximo de nidos construidos por una hembra fue de 7, con un total de 15 bolas-nido en un periodo de 75 días. El número promedio de bolas-nido por hembra fue de 4 (Figs. 108, 109).



Fig. 102- Bola-nido de *Sulcophanaeus menelas* (Laporte), mostrando la cámara superior con el huevo.

*Sulcophanaeus menelas* construyó bolas-nido voluminosas de forma esférica, a veces levemente piriforme, con una altura promedio de 44 mm y un ancho de 40 mm. Se apreciaron claramente dos regiones: el cuerpo propiamente dicho de la bola-nido donde se encontraba la reserva de alimento y la cámara superior donde se alojaba el huevo.

La bola estaba recubierta por una capa de tierra de 4mm de espesor. (Fig. 112). La cámara del huevo consistía en una depresión dentro de la capa de tierra, que estaba cubierta en su parte superior por una mezcla laxa de tierra y fibras de estiércol para

permitir el intercambio gaseoso. Esta cámara llegó a tener, a veces, forma de cono, de hasta 10mm de alto, dándole a la bola el aspecto piriforme. El huevo descansa suelto, sobre el piso de la cavidad, quedando siempre aislado de la masa central de alimento. La primera bola, en general era construida en el extremo de la galería primaria (Fig. 105 B) o dentro de galerías secundarias.

Las próximas bolas-nido serán construidas a expensas de nuevas galerías que se comunican con las ya existentes, formándose una compleja red; o simplemente a partir de la galería inicial la que va sufriendo divisiones sucesivas. Cada nido contiene de 2 a 3 bolas que se alojan en cámaras independientes, comunicadas entre sí por una galería. En el campo sólo se encontraron de 1 a 2 bolas por nido. Esta diferencia se debe, seguramente, a que en el laboratorio los imagos reciben un aporte continuo de alimento fresco.

Frecuentemente en los terrarios de observación se registraron galerías laterales, horizontales o inclinadas, que se proyectaban desde la cámara de la bola-nido o desde la galería principal, siempre aprovisionadas de estiércol característica común en los nidos de *Phanaeina* (Halffter & Edmonds, 1982; Edmonds, 1994; 2003).

Antes de pupar, la larva construyó dentro de la bola-nido una cámara pupal, utilizando sus propias heces que las iba trabajando con las piezas bucales y el extremo abdominal. Esta cámara pupal es esférica y de paredes lisas. Quedaba adherida a las paredes internas de la bola-nido salvo en el polo superior, donde presenta un casquete separado por una cámara de aire. Este casquete circular, presentaba externamente una

escultura que la larva logra gracias a movimientos ascendentes del clipeo, resultando un diseño en espiral característico.

*S. menelas* responde a un patrón paracóprido (Bornemissza, 1976) y grupo funcional I (Halffter & Edmonds, 1982).

*Gromphas lacordairei* Brullé, 1834

### **CICLO DE VIDA**

De acuerdo a las observaciones de laboratorio, el periodo de oviposición se extendió desde principios de octubre hasta fines de diciembre. El desarrollo preimaginal, desde la puesta hasta la emergencia del imago, tuvo una duración de 68 a 82 días. El estado larval fue registrado desde mediados de octubre hasta fines de febrero y el estado pupal, desde fines de diciembre hasta mediados de marzo, con una duración de 13 a 16 días. Las emergencias de imagos ocurrieron desde mediados de enero hasta fines de marzo y tuvieron una longevidad de 12 - 15 meses. (Morelli et al., 2003). Los adultos son activos desde mediados de primavera (Noviembre) hasta principios del otoño (Marzo).

### **PATRÓN DE NIDIFICACIÓN**

*Gromphas lacordairei* es una especie paracóprida (Bornemissza, 1976). La nidificación se caracterizó por galerías simples construidas debajo de la placa de excremento. La hembra construyó una masa nido, alargada, en el fondo de una de estas galerías, cuyo extremo fue provisionado con estiércol fresco traído desde la propia fuente de alimento. En el extremo superior de ese acopio, la hembra deposita un huevo

aislado, en una cámara de aire. La bola-nido no es compacta como en *Sulcophanaeus menelas*,

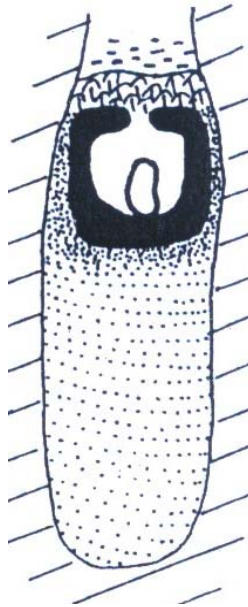


Fig. 103- Esquema de la nidificación de *Gromphas lacordairei* Brullé, tomado de Cabrera & Gandolfo, 1996.

*Onthophagus hirculus* Mannherheim, 1829

#### **CICLO DE VIDA:**

La Media del desarrollo huevo – adulto, a 22° C y 60 % HR fue de  $44.3 \pm 7.39$ . A 22°C las primeras posturas ocurrieron 25 – 30 días después de la emergencia. La longevidad de las hembras varió entre 2 – 3 meses a 22°C. Los machos murieron antes.

Los adultos se alimentaron directamente debajo de las placas de excremento o entierran pequeñas porciones de excremento en galerías cortas de 0.5 cm de ancho y  $3.2 \pm 1.01$  cm de profundidad.

## PATRÓN DE NIDIFICACIÓN

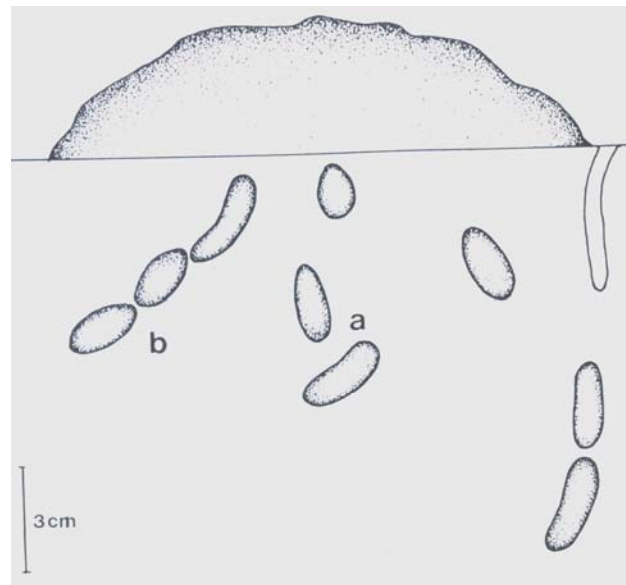


Fig. 104- Esquema del patrón de nidificación de *Onthophagus hirculus* Mannh. a) nido simple, b) nido compuesto.

Durante el periodo de reproducción, las hembras construyeron nidos simples, cada uno formado por una masa cilíndrica u ovoide, al final de una galería de  $5.6 \pm 2.44$  cm de profundidad, (n=21) (Figs. 114, 115). Estas galerías pueden ser verticales o alcanzar una inclinación de más de  $60^\circ$ .

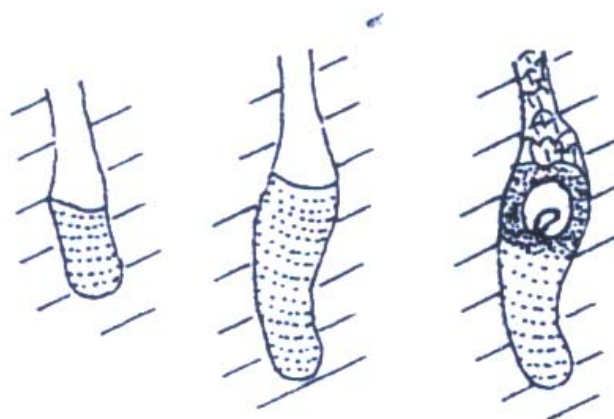


Fig. 105- Esquema de la nidificación de *Onthophagus hirculus* Mannh. (tomado de Cabrera & Gand 1996).

La bola-nido está formada por varias capas cóncavas bien compactadas de excremento. La parte superior o cámara de oviposición, fue comparativamente grande, y estuvo cubierta con una cúpula de excremento. El huevo fue cementado y mantuvo una posición erecta. Las dimensiones de las bolas-nido (n=14) fueron: ancho=  $14 \pm 0.20$  mm, largo=  $27 \pm 0.35$  mm. La cámara de los huevos (n=3), tuvo un ancho de  $5 \pm 0$  mm y una longitud de  $9 \pm 1.25$  mm (Figs. 116 y 117)



Fig. 106- Masas nidos de *Onthophagus hirculus*, en terrarios de cría en el laboratorio.



Fig. 107- Bolas nidos de *Onthophagus hirculus* Mannh. (cría en el laboratorio).

La larva completamente desarrollada construyó una cámara ovoide de pupación (8.7 x 6.8 mm) utilizando sus propias heces dentro de los restos de la bola-nido. Después de la emergencia, los adultos permanecieron dentro de la cámara pupal entre 5 y 10 días.

*Canthidium breve* (Germar), 1824

### **CICLO DE VIDA**

En el laboratorio el ciclo de vida de *Canthidium breve* tuvo una duración promedio de 44.3 días con un rango de 39 a 51 días. La oviposición comenzó a fines de setiembre y finalizó a comienzos de febrero. La eclosión se registró luego de 5.6 días promedio después de la puesta, con un rango de 5 a 12 días. El estado larval tuvo una duración promedio de 27.3 días con un rango que varió de 15 a 31 días y se encontró desde octubre hasta principios de marzo. La presencia de pupas ocurrió desde noviembre hasta principios de abril, con una duración promedio de 14.5 días y un rango de 13 a 19 días. La emergencia de imagos ocurrió desde mediados de noviembre hasta el mes de abril. Imagos colectados en el mes de marzo y mantenidos en condiciones ambientales no controladas, no se reprodujeron sino hasta la primavera, en el mes de noviembre. Los imagos se alimentaron directamente de la placa de excremento o del estiércol almacenado en galerías de 3.27cm de profundidad promedio, construidas debajo de las heces.

### **PATRÓN DE NIDIFICACIÓN**

Debajo de la masa de estiércol, la hembra cavó una galería inclinada de profundidad variable, no mayor de 6cm (Fig. 118). En el extremo ensanchado de esta galería, la hembra compactó capas sucesivas de estiércol, formando una masa-nido de

$\bar{X}$ = 1.36cm de ancho y  $\bar{X}$ = 2.221cm de altura. En el polo superior la hembra dejó una cámara de aire en la que se alojó el huevo. Posteriormente cerró la galería con tierra y continuó construyendo otros nidos. Dentro de los terrarios de observación las masanidos se encontraron a profundidades variables,  $\bar{X}$ = 3.27cm. de altura. Este comportamiento de nidificación correspondió al Patrón I de comportamiento definido por Halffter & Edmonds (1982).

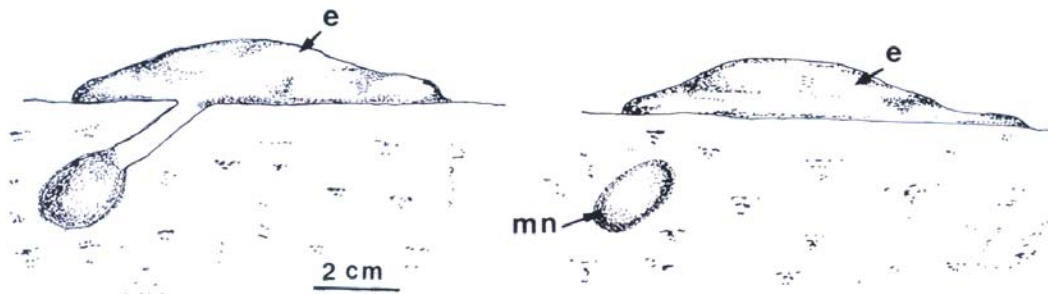


Fig. 108- Esquema de la nidificación de *Canthidium breve* Germar. e, masa de excremento; mn, bola-nido.

*Bolbites onitoides* Harold, 1868

### PATRÓN DE NIDIFICACIÓN

Especie coprófaga, fue señalada como huésped intermediario de *Macracantorhynchus hirudinaceus* (Martínez, 1959).

No resulta fácil encontrar la nidificación de *Bolbites onitoides* en el campo. Construye galerías casi horizontales, con una extensión de aproximadamente 20cm y a una profundidad promedio de 5cm bajo la superficie, (Judulien,1899). La hembra construye una masa-nido piriforme, con el estiércol que fue acopiado, al final de la

galería. Esta bola queda aislada del sustrato por una cámara de aire. En el polo superior, la hembra fabrica la cámara de oviposición rematada con un casquete de tierra, más laxa, que servirá de cámara de aire (Fig. 119). *Bolbites onitoides* es una especie paracóprida, de acuerdo a la clasificación de Halffter & Edmonds (1982).

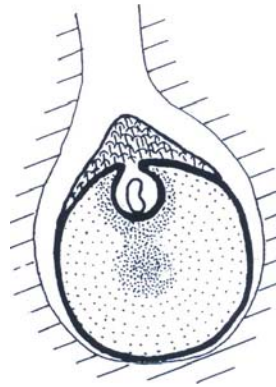


Fig. 109- Esquema de la bola-nido de *Bolbites onitoides* Harold, mostrando la cámara de oviposición y huevo. (Tomado de Cabrera & Gandolfo, 1996).

*Ateuchus pamperatum* Germar

### **PATRÓN DE NIDIFICACIÓN**

Esta especie se comporta como un paracóprido (Bornemissza, 1976), construyendo pequeñas galerías debajo de la masa de excremento y construyendo pequeñas bolas-nido con excremento acopidado en el extremo de la galería. Este comportamiento responde a un Patrón I de comportamiento definido por Halffter & Edmonds (1982).

*Dichotomius semiaeneus* (Germar), 1824

### **PATRÓN DE NIDIFICACIÓN**

*D. semiaeneus* es una especie paracóprida (Bornemissza, 1976), que construye galerías cortas y relativamente anchas, debajo de la masa de excremento. Esta

modalidad hace referencia al Patrón I definido por Halffter & Edmonds (1982). En el extremo de las galerías, la hembra aprovisiona excremento y construye una masa nido alargada. En el centro-inferior de la misma, se ubica la cámara de aire donde ovipone y comenzará a desarrollarse la larva ( Cabrera & Gandolfo, 1996), (Fig. 120).

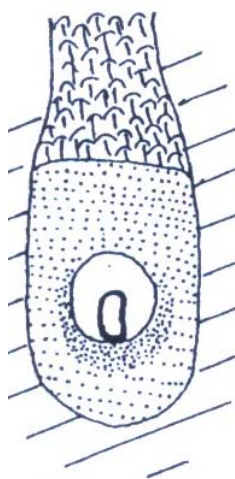


Fig. 110- Nidificación de *Dichotomius semiaeneus* (Germar). Tomado de Cabrera & Gandolfo (1996).

*Canthon bispinus* Germar, 1824

*Canthon muticum* Harold, 1824

### **PATRÓN DE NIFIFICACIÓN**

*Canthon bispinus*, es un coleóptero copro-necrófago, que se lo encuentra tanto en excremento como en cadáveres durante los primeros estados de descomposición. La época más conveniente para poder observarlo es durante los meses de octubre y noviembre. Durante estos meses nidifica de forma indistinta debajo de cadáveres o de excrementos y como en *Megathopa* se los localiza siempre próximos a la fuente de alimento (Judulien, 1899).

La nidificación comienza con la construcción de una galería de 15 cm de profundidad que excavada por la pareja, próxima a la fuente de alimento. Una vez asegurado el lugar donde estará el nido, la pareja vuelve a la fuente de alimento y construyen dos bolas con el excremento, que luego serán rodadas hasta la galería y allí transformadas en bolas-nido. Cada una de estas bolas está formada por dos partes: una esfera mayor que contiene el alimento para la larva, separada por un cuello de una esfera pequeña, donde se encuentra el huevo (celda de eclosión). Cada bola-nido tiene un diámetro aproximado de 8 a 9 mm. (Fig. 121).

El comportamiento parental aquí es muy importante pues la pareja se queda en el nido hasta la aparición de la progenie, cuidando de las bolas-nido. La hembra prepara varios nidos en su vida adulta. *Canthon bispinus* integra el grupo V de la clasificación de Halffter donde cada nido tiene más de un ovoide y hay cuidado parental (Halffter & Edmonds, 1981; 1982; Halffter et al., 1983; Halffter & Halffter, 1989).

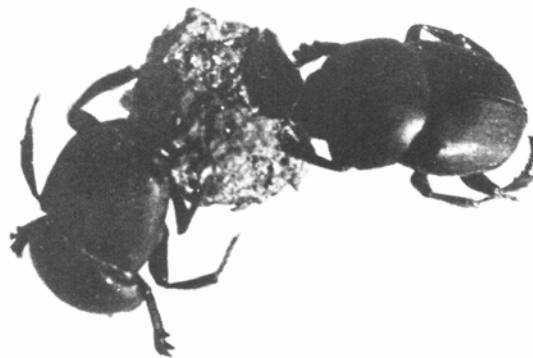


Fig. 111- Macho y hembra de *Canthon bispinus* rodando una bola nido.

El comportamiento para *Canthon muticum* es similar al de *C. vispinus*, construyendo galerías a una profundidad de 10cm, terminadas en una cámara más espaciosa en comparación con el volumen del insecto adulto. Dentro de esta cámara, la hembra construye aproximadamente 10 nidos (Judulien, 1899).

## FAMILIA APHODIIDAE

*Aphodius lividus* (Olivier, 1789)

### CICLO DE VIDA

En el laboratorio, el promedio de desarrollo desde la oviposición fue de 31.3 días. El estado larval contabilizó 16.67 días y el estado pupal, 7.63 días. Las emergencias de imagos se registraron durante el mes de diciembre (7-XII al 19-XII).

*Aphodius lividus* (Olivier, 1789)

*Ataenius platensis* (Blanchard, 1843)

*Ataenius picinus* Harold, 1867

### PATRÓN DE NIDIFICACIÓN

*Aphodius lividus*, *Ataenius platensis* y *A. picinus* presentan un comportamiento endocóprido (Bornemisza, 1976), oviponiendo dentro de la propia masa de excremento. Las larvas pueden trasladarse fuera de la masa de alimento y cavar galerías o encontrarse debajo de la placa de excremento sin ninguna protección adicional. También hemos encontrado pupas en el substrato por debajo del excremento sin visualizar ningún tipo de cámara pupal.

## **DISCUSIÓN**

---

### **INTRODUCCIÓN**

Los patrones comportamentales de los Scarabaeidae están influenciados principalmente por las particularidades de su alimento. El estiércol y la carroña son recursos ricos en nutrientes pero efímeros y discontinuos en el espacio y el tiempo, factores que favorecen la agregación de escarabajos y otros insectos, así como la rápida relocalización del alimento a sitios menos competitivos. La mejor descripción del escenario de competencia que se vive en estos ambientes es el “efecto de prioridad” (Hanski & Koskela, 1977).

Los Scarabaeidae tienen comportamientos alimentarios y reproductores elaborados. Es común encontrar especies con cooperación de ambos sexos previa a la oviposición; así como especies que cuidan a sus crías durante la nidificación .

El carácter efímero y la distribución en parches del alimento favorecen la agregación y competencia intensa por el recurso (Halfpeter et al., 1966; Halfpeter et al., 1982). La respuesta adaptativa principal a estas presiones ha sido reducir las interacciones competitivas a través de dos grandes estrategias de relocalización del alimento. En la primera, el excremento es guardado en una galería previamente excavada debajo o a un lado de la placa de alimento (especies cavadoras); mientras que en la segunda, un fragmento de alimento en forma de bola es rodado a una cierta distancia y enterrado a poca profundidad (especies rodadoras).

El factor principal que permitió el desarrollo del elaborado comportamiento nidificador de los Scarabaeidae fue la relocalización del alimento (enterrarlo o rodarlo),

proceso que hace a éste un recurso más estable y predecible en el tiempo y en el espacio.

En 1976, Bornemissza define tres estrategias básicas de comportamiento, de acuerdo con la localización del nido en relación al excremento y distingue así nidos paracópridos, telecópridos y endocópridos. Halffter y Edmonds (1982), describieron siete patrones diferentes de nidificación, cada uno con sus variantes peculiares, teniendo en cuenta una serie de rasgos generales como el tipo de aprovisionamiento de la larva, la localización y la complejidad del nido, la disposición, la protección y la manipulación de las masas o bolas-nido, la localización de la cámara de incubación, la cooperación entre los padres y la existencia o no de cuidados maternos (Halffter, 1997). Estos patrones fueron descritos más extensamente en el capítulo 3.

La mayoría de las especies presentes nidifican de acuerdo a un patrón paracóprido de acuerdo a la clasificación de Halffter & Edmonds (1982). Sólo están presentes dos especies telecópridos del género *Canthon* y las especies endocópridas representan la totalidad de los Aphodiidae colectados. Estas proporciones en cuanto a los grupos funcionales derivados de los patrones de nidificación coinciden con las encontradas en estudios similares para ambientes abiertos (cap. 10).

*Sulcophanaeus menelas*, es el paracóprido de mayor tamaño encontrado dentro del agregado de especies de escarabajos estercoleros en el área de estudio. Es escasa la información disponible sobre la biología del género *Sulcophanaeus* Olsoufieff, 1924. De las catorce especies que componen el género *Sulcophanaeus* Olsougier, 1924, sólo se conoce la nidificación de *Sulcophanaeus carnifex* (Linnaeus, 1758) (Matthews, 1966) y *S. chryseicollis* Harold, 1863 (Halffter & Edmonds, 1982). Edmonds (2000) en su

revisión del género, sólo incluye datos de biología para 4 de las 14 especies. Para *S. leander*, *S. carnifex*, y *S. menelas*, existe información sobre selección de hábitats, alimentación y patrones de actividad y sólo para estas dos últimas especies también podemos encontrar referencias sobre el patrón de nidificación y el ciclo de vida. Noriega (2002), precisa el hábitat, la utilización del recurso alimenticio, actividad diaria, y construcción de galerías de nidificación de *Sulcophanaeus leander* (Water). Recientemente, Escobar (2003), estudia la selección de hábitat y el comportamiento sexual de *Sulcophanaeus velutinus* (Murria, 1856), una especie de altura, presente en los bosques andinos de la vertiente pacífica de la cordillera occidental de Colombia.

Judulien (1899), establece el periodo de incubación del huevo en 17 días coincidiendo en parte, con nuestros datos de laboratorio, (6 - 16 días, después de la postura). También confirmamos los lineamientos básicos descritos por Brethes (Judulien, 1899), en cuanto a la profundidad e inclinación inicial de la galería primaria. La resistencia del sustrato sería una determinante en la inclinación y futuras figuras que dibujen la galerías secundarias. Este hecho ya fue puesto de manifiesto también por Brethes (1899) en su descripción. La nidificación de *S. menelas* coincide con el patrón descrito para los *Phanaeina*, sin embargo, un aspecto importante a considerar es la observación de la cooperación del macho en la elaboración de la bola-nido (Morelli et al, 1996, actividad que no ocurre en las especies del género *Phanaeus* (Halffter & Edmonds, 1982).

*Bolbites onitoides* responde a una especie con un patrón paracóprido (Halffter & Edmonds, 1982). Por las características que presenta el nido pedotrófico en cuanto a

forma y estructura, hay autores que lo consideran una transición entre el que construye *Sulcophanaeus menelas* y *Megathopa*, asemejándose más al de este género.

Observaciones sobre la nidificación de *Gromphas lacordairei* fueron realizadas por Barattini & Sáenz (1953) y por Cabrera & Gandolfo (1996). Estos últimos, establecen para esta especie, caracteres apomórficos compartidos con los Phanaeina.

Esta especie está presente en zonas de pradera húmeda o inundables coincidiendo con otros datos de colectas para otras zonas de pastoreo del país (Paraje Puntas de Sauce de Maciel, departamento de Florida). Al igual que *Sulcophanaeus menelas*, la actividad de vuelo de esta especie se registra al mediodía y en las primeras horas de la tarde. Es también una especie de tamaño mediano y necesita las horas de mayor insolación para optimizar la actividad de los músculos alares.

En los últimos años, el género *Onthophagus* ha recibido especial atención, transformándose en modelo de estudio en biología, comportamiento, ecología y patrones de nidificación, que luego son utilizados para descifrar la intrincada sistemática del grupo (Lee & Peng, 1982; Cook, 1988, 1990; Emlen, 1994, 2000; González-Vainer & Morelli, 1995; Sowig, 1996a, b; Moczek, 1998, 1999; Herzner, 2000; Emlen & Nijhout, 2000; Hunt and Simmons, 1998, 2000; Hunt et al., 1999; Moczek & Nijhout, 2002). En algunas especies de este grupo se han analizado aspectos de su fenología y su ecología (Tyndale-Biscoe et al., 1981; Edwards, 1986a, 1988; Lumaret & Kirk, 1987; Tyndale-Biscoe et al., 1988; Lumbreras et al., 1990; Martínez & Montes de Oca, 1994). La mayoría de las especies estudiadas presentan una marcada estacionalidad; su mayor actividad ocurre en los meses más cálidos y húmedos del año (Halffter, 1991; Hanski &

Cambefort, 1991c). Sin embargo, algunas de ellas se mantienen activas en la superficie del suelo durante gran parte del año (Avila & Pascual, 1988b; Arellano, 1992).

La biología de las especies de *Onthophagus* responde a un patrón muy sencillo y primitivo: Patrón I de Halffter y Edmondos (1982). Las especies de este género construyen nidos subterráneos (paracópridos), en ocasiones simples o, más a menudo, muy complejos, con numerosas galerías por nido (Burmeister, 1936), a veces incluso con más de una entrada (Judulien, 1899; Romero-Samper & Martín-Piera, 1995). *Onthophagus hirculus* responde a este patrón de nidificación y también se ha comprobado la participación de los sexos en el proceso de construcción de las galerías. Romero-Samper & Martín-Piera (1995) y Sowig (1996) afirman que los dos sexos cooperan en la nidificación trabajando independientemente y realizando labores diferentes. Las hembras excavan un nido más o menos ramificado con, al menos, una masa-nido al final de cada galería. Los machos en cambio, son activos en la superficie y transportan porciones de excremento a la entrada del pozo principal del nido, las que son recogidas por la hembra. Para *Onthophagus vacca* se han encontrado evidencias experimentales que indican claramente que la participación del macho en la nidificación incrementa el número de descendientes y, consecuentemente, el éxito reproductivo (Sowig, 1996).

Aunque la construcción del nido en *Onthophagus* sigue un patrón clásico de una galería inicial y galerías secundarias, éste puede ser muy variable en las distintas especies (Romero-Samper & Martín-Piera, 1995) y puede depender de numerosos factores ambientales como la textura y humedad del suelo (Sowig, 1995, 1996).

En el proceso de nidificación hay una inversión importante en tiempo y gasto energético (Sowig, 1996), con frecuencia las especies de este género tienen altas tasas de fecundidad y las hembras son capaces de construir varios nidos y una vez finalizada esta actividad, los padres no proporcionan cuidados maternos a la progenie. La densidad de población y la actividad reproductiva está fuertemente influenciada por el nivel de precipitaciones especialmente en verano, lo mismo que ocurre en otras especies del género en regiones templadas (Bornemissza, 1971; Tyndale – Biscoe et al., 1981; Tyndale – Biscoe & Walker, 1992). Durante 1992 los picos en el verano y otoño fueron mucho más bajos que los que ocurrieron en el año subsiguiente. Esto estuvo probablemente asociado a las bajas precipitaciones durante el periodo noviembre/1991 – marzo/1992, lo que causó alta mortalidad de estados inmaduros y disminución de la actividad reproductiva por la desecación y endurecimiento del suelo. La temperatura es también un factor importante que gobierna la actividad de este escarabajo. La actividad superficial y periodo de reproducción están siempre asociados con una Media mensual de temperatura por encima de los 16° C.

Hanski & Cambefort (1991c), señalan el tamaño corporal como una de las dimensiones en la que pueden separarse las especies de las comunidades coprófagas. *Canthidium breve* es una de las especies de pequeño tamaño que ha dominado la taxocenosis coprófaga en el área de estudio.

De modo general la mayoría de los *Canthonini* americanos viven a expensas de materia orgánica en descomposición ya sea de origen vegetal o animal (Pereira & Martínez, 1956). *Canthon muticum* que fue colectada en excremento ovino y bovino fue colectado en grandes cantidades en compañía de otros Scarabaeidae, en frutos

maduros de Butiá, en Paraná (Brasil), (Pereira & Martínez, 1956). Todas las especies observadas del género *Canthon* son diurnas, hábito que no podemos generalizar para todos los géneros de Cantoninos.

De acuerdo con distintos autores, se puede considerar, en términos generales, que los Cantoninos fabrican esferas para su alimentación, y aquellas que están destinadas para la nidificación son piriformes. Estas “peras” contienen una reserva esférica de alimento e inmediatamente por encima la cámara con el huevo. En las especies coprófagas, las reservas alimenticias de la pera están formadas por estiércol finamente seleccionado. La mayor actividad de formación y rodaje de bolas se presenta a fines de primavera y durante el verano, en el otoño decae marcadamente, aunque varía para algunas zonas con la dinámica de la época de lluvias. Así se constata que la actividad es mayor después de una lluvia o en días calurosos.

La colaboración de los dos sexos en la nidificación también se ha podido observar en este género. En el rodaje de la bola, uno de los integrantes de la pareja empuja y otro arrastra, (Fabre, 1897, 1899).

*Canthon cyanellus cyanellus* presenta un comportamiento de nidificación altamente evolucionado, en donde hembra y macho forman el nido y cuidan de él hasta la emergencia de la progenie (Halffter, 1977; Halffter & Edmonds, 1982; Benítez & Martínez, 1985). La hembra prepara varios nidos en su vida adulta. El tamaño de cada bola-nido tiene un diámetro aproximado de 8 a 9 mm. *Canthon bispinus* integra el grupo V de la clasificación de Halffter donde cada nido tiene más de un ovoide y hay

cuidado parental (Halffter & Edmonds, 1981; 1982; Halffter et al., 1983; Halffter & Halffter, 1989; Morelli & González-Vainer, 1990).

En su revisión bibliográfica, Martínez (1999; 2001), evidencia la escasa información existente sobre la biología de las especies de Aphodiidae en general y en particular, sobre el género *Ataenius*. Sólo se conocen datos aislados y fragmentarios sobre diversos aspectos de los aparatos reproductores, del comportamiento reproductor y de los ciclos reproductivos.

Algunas especies de este género son rizófagas (Wegner & Niemczyk, 1981) y otras son sapro-coprófagas (Hanski, 1991). También se han registrado especies dentro de hormigueros y galerías de pequeños mamíferos (Cartwright, 1974; Deloya, 1994).

Dentro de la subfamilia, solamente se conocen los ciclos de vida y el comportamiento reproductor de 37 especies de género *Aphodius* (Gittings & Giller, 1997; Schmidt, 1935; Hafez, 1939; White, 1960; Landin, 1961; Lumaret, 1995; Christensen & Dobson, 1976, 1977; Hosogi et al., 1979; Rojewski, 1983; Stevenson & Dindal, 1985; Yoshida & Katakura, 1985; Veiga, 1985; Yoshida, 1994; Gittings & Giller, 1997; Verdú & Galante, 1995, 1997; Verdú et al., 1997; Vitner, 1998; Cruz et al., 2002; Martínez, 2001; Martínez & Alvarado, 2001, Martínez & Cruz, 2002; Martínez, 2003) ) y para el género *Ataenius* sólo se han descrito la fenología y el ciclo reproductivo e *A. cognatus* (Hoffmann, 1935), *A. spretulus* (Wegner & Niemczyk, 1981) y *A. sculptor* y *A. apicalis* (Cruz & Martínez, 2002) y la biología y los estados inmaduros de *A. perforatus* (González-Vainer et al., 2003). Información incompleta se conocen para otras especies de este género (Hoffmann, 1935; Verdú & Galante, 1999).

El género *Ataenius* domina los paisajes de transición y regiones tropicales (Lobo & Halffter, 2000). La cópula sólo se ha observado de forma imprecisa en cuatro especies de *Aphodius* (Schmidt, 1935; Landin, 1961) y sólo se describe de forma completa en *Aphodius distinctus* (Vitner, 1995). Dentro de la subfamilia, solamente se conocen los ciclos de vida y el comportamiento reproductor de 10 especies del género

Sólo se han descrito hasta el momento las larvas de 9 especies del género (Jerath, 1960; Ritcher, 1966; Verdú & Galante, 1999). El conocimiento detallado de los diversos aspectos de la biología de estos coleópteros, y el reconocimiento de sus estados larvales es imprescindible para realizar estudios de dinámica de poblaciones, para establecer la importancia potencial de la competencia interespecífica y determinar los patrones de utilización de los recursos (Gittings & Giller, 1997).

Para las especies de latitudes templadas se ha comprobado que durante el invierno, los adultos sobreviven protegidos de las temperaturas extremas debajo del suelo o del detritus vegetal (Weaver & Hacker, 1978; Wegner & Niemczyk, 1979). Algunas poblaciones se comportan como univoltinas en determinadas áreas (Hoffman, 1935; Kawanishi et al., 1974) y bivoltinas en otras (Niemczyk & Dunbar, 1976).

### Conclusiones finales

El agregado de especies responde a la composición faunística general descrita para ecosistemas abiertos de zonas templadas.

La distribución de individuos entre las placas de excremento tendió a ser agregada. La agregación intraespecífica fue mayor que la interespecífica. Una consecuencia importante de este resultado es que conduciría a una reducción en las posibles interacciones entre especies.

La actividad fue más relevante durante los meses de otoño-verano.

Los mayores índices de precipitaciones acompañan los picos de abundancia de imagos.

De las 12 especies que conforman la comunidad, 10 son comunes para ambos tipos de excremento. El estiércol bovino mostró mayores valores de abundancia. La mayoría de las muestras fueron colonizadas por una especie.

*Gromphas lacordairei* sólo fue registrado en estiércol bovino, pero los bajos niveles de abundancia impiden afirmar que responda esta selección a una preferencia estricta. *Onthophagus hirculus* parece explotar de forma más satisfactoria el estiércol ovino y los niveles de abundancia en este recurso podría explicarse teniendo en cuenta una competencia por la naturaleza del propio recurso y del sustrato.

Las texturas intermedias (semifresca y semiseca) registraron los mayores índices de abundancia.

El gremio de pequeños cavadores (paracópidos) fue el dominante con las especies *Canthidium breve* y *Ontophagus hirculus*

Se describen en detalle por primera vez, los ciclos de vida y los patrones de nidificación de las siguientes especies: *Canthidium breve*, *Gromphas lacordairei*, *Ontophagus hirculus* y *Sulcophaneus menelas*.

La mayoría de las especies de Scarabaedae respondieron a un patrón I (Halfpter y Matthews, 1980), paracópidos que elaboran galerías y construyen bolas-nido, debajo de la placa de excremento. Se encontraron dos especies de pequeños rodadores (*Canthon muticum* y *Canthon bispinus*), con abundancias muy similares. Las tres especies de Aphodiidae presentes, son endocópidos característicos.

## BIBLIOGRAFÍA

- ABER, J. & J. MELILLO, 1991. Terrestrial ecosystems. Saunders College Publishing, USA: 429pp.
- ÁDAM, L., 1986. Beetles inhabiting sheep droppings in dry pastures of Hungary. *Fol. Entomol. Hung.*, 47: 5-12.
- AERTS, R., 1997. Climate, leaf litter chemistry and leaf litter decomposition in terrestrial ecosystems: a triangular relationship. *Oikos*, 79: 439-449.
- ALTESOR, A., 2002. ¿Cuánto y cómo modificamos nuestras praderas naturales? En *Perfil Ambiental del Uruguay/2002* A. Dominguez & R. Prieto (Coords.):57-67.
- ALTESOR, A.; E. DI LANDRO; H. MAY & E. EZCURRA. 1998. Long-term species change in a Uruguayan grassland. *Journal of Vegetation Science* 9: 173-180.
- ALTESOR, A.; M. OETERHELD, M.; F. LEZAMA; E. LEONI & C. RODRÍGUEZ, 2002. Effect of grazing enclosure on community structure and productivity of an Uruguayan grassland. 45<sup>th</sup> International Association of Vegetation Science Symposium, Porto Alegre, Brasil.
- ÁLVAREZ-SÁNCHEZ, J., 2001. Descomposición y ciclo de nutrientes en ecosistemas terrestres de México. *Acta Zool. Mex. (n.s.)* Número especial 1:11:27.
- ALVES, S., 1976a. Escarabeídeos da fauna fimícola das pastagens da regio de Piracicaba, SP. III Congresso Brasileiro de Entomologia, Maceió:103-104.
- ALVES, S., 1976b. Incorporação de excrementos bovinos por *Dichotomius longiceps* (Taschb., 1870). *Ecosistema*(1):59-60.
- ALZUGARAY, R.; S. ZERBINO; R. CIBILS; J. COLL & G. BANCHERO; 1993. Cascarudos de las bostas. *Bol. de divulgación* N° 42. INIA, Uruguay. 22 pp.
- ALVES, S. & O. NAKANO, 1977. Influencia do *Dichotomius anaglypticus* (Mannh., 1829) (Coleoptera, Scarabaeidae), no crescimento de plantas de Napier. *Ecosistema*, 2:31-33.
- ALVES, S. & E. LOOMIS, 1978. Exotic dung beetles in pastures and range ecosystems. *Calif. Agric.*, 32(2):31-32.
- ALZUGARAY, R.; S. ZERBINO; R. CIBILS; J. COLL & G. BANCHERO, 1993. Cascarudos de las bostas. *INIA Boletín de divulgación* n° 42: 22pp.
- ANDERSON, J., 1975. Succession, diversity and trophic relationships of some soil animals in decomposing leaf litter. *Journal of Animal Ecology* 44(2):475-495.
- ANDERSON, J. & M. COE, 1974. Decomposition of elephant dung in an arid, tropical environment. *Oecologia (Berlin)*, 14:111-125.
- ANDERSON, J. & P. INESON, 1983. Interactions between soil arthropods and microorganisms in carbon, nitrogen and mineral elements flux from decomposing leaf litter: 413-432. In: J. LEE; McNEILL & I. RORISON (eds.). Nitrogen as an Ecological Factor. Blackwell Scientific Publications, Oxford.
- ANDERSON, J. & A. HUIH, 1983. The effects of animal feeding activities on element release from deciduous forest litter and soil organic matter: 87-100. In: PH. LEBRUN; H. ANDRE; A. DE MEDTS, C. GREGOIRE-WIBO & G. WAUTHY (eds.), *New Trends in Soil Biology*. Proceedings of the VIII Intl. Colloquium of Soil Zoology, Dieu-Brichart, Ottignies-Louvain-la. Neuve.
- ANDERSON, J. & E. LOOMIS, 1978. Exotic dung beetles in pastures and range ecosystems. *Calif. Agric.*, 32(2):31-32.

- ANDERSON, J.; R. MERRIETT & E. LOOMIS, 1984. The insect-free cattle dropping and its relationship to increased dung fouling of rangeland pastures. *J. Econ. Entomol.* 77: 133-141.
- ANDERSON, J. & J. SEDELL, 1979. Detritus processing by macroinvertebrates in stream ecosystems. *Ann. Rev. Entomol.* 24:351-377.
- ANDRZEJEWSKA, L., 1974. Analysis of a sheep pasture ecosystem in the Pieniny mountains (the Carpathians). V. Herbivores and their effect on plant production. *Ekol. Pol.*, 22:527-534.
- ANDUAGA, S., 2000. Escarabajos coprófagos (Coleoptera:Scarabaeoidea) asociados a hongos en la Sierra Madre Occidental, Durango, México: con una compilación de las especies micetófagas. *Acta Zool. Mex.* (n.s.) 80:119-130.
- ANDUAGA, S. & G. HALFFTER, 1991. Escarabajos asociados a madrigueras de roedores (Coleoptera: Scarabaeidae, Scarabaeinae). *Folia Entomol. Mex.*, 81: 185-197.
- ANDUAGA, S. & C. HUERTA, 1983. Factores que inducen la aeabsorción ovárica en *Copris armatus* Harold (Coleoptera, Scarabaeidae, Scarabaeinae). *Folia Entomológica Mexicana.* 56:53-73.
- ANDUAGA, S.; G. HALFFTER & C. HUERTA, 1987. Adaptaciones ecológicas de la reproducción en *Copris* (Coleoptera, Scarabaeidae, Scarabaeinae). *Bollettino del Museo regionali di Scienze naturali-Torino.* 5 (1):45-65.
- ANZURES, D.; A. ESTRADA & R. COATES-ESTRADA, 1998. Monos aulladores (*Alouatta palliata*), escarabajos coprófagos y la fragmentación de las selvas en Los Tuxtlas, Veracruz. México. *Neotropical Primates.* 6 (4): 111-114.
- AREEKULL, S., 1957. The comparative internal larval anatomy of several genera of Scarabaeidae (Coleoptera). *Annals of the Entomological Society of America,* 50:562-577.
- ARELLANO, L., 1992. Distribución y abundancia de Scarabaeidae y Silphidae (Insecta: Coleoptera) en un transecto altitudinal en el estado de Veracruz. Tesis de Licenciatura. Univesida Nacional Autónoma de México. 139pp.
- ARELLANO, L. & G. HALFFTER, 2003. Gamma diversity: derived from and a determinant of Alpha diversity and Beta diversity. An analysis of three tropical landscapes. *Acta Zool. Mex.* (n.s.) 90:27-76
- ARNETT, R., JR., 1960-62. The beetles of the United States -A manual for identification. 30, Scarabaeidae: 395-437. The Catolic University of America Press, Washington.
- ARROW, G., 1931. The fauna of British India, including Ceylon and Burma, Coleoptera, Lamellicornia III (Coprinae), Taylor and Francis, London, VXII: 428pp, 61 figs., 13 láms.
- ARTHUR, W., 1987. The niche in competition and evolution. J. Wiley & S.Chichester.
- ASTRID, L.; R. RIVEROS; F. GAST & P. von HILDEBRAND, 2003. Escarabajos coprófagos (Coleoptera: Scarabaeidae: Scarabaeinae) del Parque Nacional Natural “Serranía de Chiribiquete”, Caqueta, Colombia, (Parte I). In Onore, G.; P. Reyes & M. Zunino (comps.) *Escarabeidos de Latinoamérica: Estado del Conocimiento* (3): 51-58.
- ATKINSON, W. & B. SHORROCKS, 1981. Competition on a divided and ephemeral resource; a simulation model. *Journal of Animal Ecology* 50; 461 – 471.
- AUDINET-SERVILLE, J., 1825. In *Encyclopédie méthodique, Entomologie*, 10 (pt.2): 1-344. París.
- AUGUST, P., 1983. The role of habitat complexity and heterogeneity in structuring tropical mammal communities. *Ecology.* 64 (6): 1495-1507.

- ÁVILA, J., 1984. Estudio de los escarabeidos coprófagos de las hecs de équido y bóvido en Sierra Nevada (Col. Scarabaeoidea). Tesis Doctoral. Universidad de Granada. 670pp. (Inédita).
- AVILA, J. & A. FERNÁNDEZ-SINGLER, 1988. Influencia de la textura del excremento en la distribución y abundancia de algunas especies de Escarabeidos coprófagos en el Sur de la Península Ibérica (Col., Scarabaeoidea). *Elytron* II:27-36.
- AVILA, J. & F. PASCUAL, 1981. Contribución al conocimiento de los escarabeidos coprófagos de Sierra Nevada: muestreo preliminar. (Coleoptera, Scarabaeoidea). *Trab. Monogr. Dep. Zool. Univ. Granada (N.S.)* 4(4):93-105.
- AVILA, J. & F. PASCUAL, 1988a. Contribución al conocimiento de los escarabeidos coprófagos de Sierra Nevada. III. Distribución altitudinal y temporal. *Boll. Mus. Reg. Sci. Nat. Torino*, 6(1):217-240.
- AVILA, J. & F. PASCUAL, 1988b. Contribución al estudio de los ecarabeidos coprófagos de Sierra Nevada. V. Autoecología de las especies: familias Scarabaeidae y Geotrupidae (Coleoptera, Scarabaeoidea). *Eos* 64: 15-38.
- AVILA, J. & F. PASCUAL, 1989. Los Scarabaeoidea (Col.) coprófagos de los prados húmedos de alta montaña en Sierra Nevada (Granada, España). *Boletín Asoc. Esp. Entom.* 13: 57-65.
- AVILA, J.; P. SANDOVAL; J. SCHMIDT & F. SÁNCHEZ-PIÑERO, 1988. Contribución al conocimiento de los Scarabaeoidea (Coleoptera) coprófagos de los excrementos de conejo de la Provincia de Granada (España). *ELYTRON*, 2:41-50.
- BALACHOWSKY, A., 1962. *Entomologie appliquée à l'agriculture. Coléoptères*, 1. Masson et Cie. Paris, 564pp.
- BALTHASAR, V., 1939. *Senckenbergiana Biol.*, Frankfurt, 21: 44-66; figs. 1-5.
- BALTHASAR, V., 1942. *Fauna aus Perus*, Zlin, Band I: 337-358.
- BALTHASAR, V., 1945. *Act. Ent. Mus.*, Prage, 23: 161-166.
- BALTHASAR, V., 1963. *Monographie der Scarabaeidae und Aphodiidae der Palaearkistischen und Orientalischen Region.* (Coleoptera: Lamellicornia. III Aphodiidae). Prague: Tschechoslowak Akademie der Wissenschaften. Vol. 1, 391 pp.; vol. 2, 627 pp.; vol. 3, 653 pp.
- BALTHASAR, V., 1966. *Ent. Blät.*, Krefeld, 62 (3): 177-185: figs. 1-4.
- BARATTINI, L. & A. SÁENZ, 1953. Nuevos aportes para el conocimiento del desarrollo del *Phanaeus milon* Blanchard. *Rev. Soc. Ent. Argentina* XVI (I):25-30.
- BARAUD, J., 1977. *Coléoptères Scarabaeoidea. Faune de l'Europe Occidentale.* *Publ. Nov. Evue Ento.*, 4.Toulouse. 352 pp.
- BARAUD, J., 1992. *Coléoptères Scarabaeoidea d'Europe.* *En. Faune de France*, vol. 78. Fédération Française des Sociétés de Sciences Naturelles, Lyon. 856 pp.
- BARBERO, E., 2001. Scarabaeidae (Coleoptera) copronecrófagos interesantes del Departamento de Río San Juan, Nicaragua. *Rev. Nic. Ento.*, 55/58: 11-21
- BARBERO, E. & C. PALESTRINI, 1995. *Aphodius (Copriformus) scrutator*, descripción de la larva e nota di biología reproductiva (Coleoptera, Scarabaeoidea, Aphodiidae). *Frag. Entomol.*, 26(2):341-352.
- BARKHOUSE, J. & T. RIDSDILL-SMITH, 1986. Effect of soil moisture on brood ball production by *Onthophagus binodis* Thurnberg an *Euoniticellus intermedius* (Reiche) (Coleoptera;Scarabaeinae). *J. Aust. Entomol. Soc.* 25:75-78.

- BARTH, D; M. KARRER & E. HEINZE-MUTZ., 1995. Significance of moisture content of dung pats for colonization and degradation of cattle dung. *Applied Parasitology* 36: 11-21.
- BARTHOLOMEW, G. & T. CASEY, 1977. Endothermy during terrestrial activity in large beetles. *Science*, 195: 882-883.
- BARTHOLOMEW, C. & B. HEINRICH, 1978. Endothermy in African dung beetles during flight, ball making, and ball rolling. *J. Exp. Biol.*, 73: 65-83.
- BASTIMAN, B. & J. DIJK van, 1975. Muck breakdown and pasture rejection in an intensive paddock system for dairy cows. *Exp. Husb.* 28: 7-17.
- BAY, D; C. PITTS & G. WARD, 1969. Influence of moisture content of bovine feces on oviposition and development of the face fly. *J. Econ. Entomol.* 62: 41-44.
- BAZ, A., 1988. Selección de macrohábitat por algunas especies y análisis de una comunidad de Escarabeidos coprófagos (Coleoptera) del Macizo de Ayllón (Sistema Central, España). *Annl. Soc. ent. Fr. (N.S.)*, 2(2):203-210.
- BENÍTEZ, J. & I. MARTÍNEZ, 1985. Evolución histológica testicular durante el ciclo reproductor de *Onthophagus gazella* Fabricius y *Canthon cyanellus* Le Conte (Coleoptera:Scarabaeidae). *Folia Entomológica Mexicana*, 64: 33-40.
- BENFIELD, E.; D. JONES & M. PATTERSON, 1977. Leaf pack processing in a pastureland stream. *Oikos* 29: 99-103.
- BEGON, M.; J. HARPER & C. TOWNSED, 1995. *Ecología, individuos, poblaciones y comunidades*. Ediciones Omega S. A., Barcelona.
- BERNON, G., 1981. Species abundance and diversity of the Coleoptera component of a South African cow dung community, and associated insect predators. Ph. D. Dissertation . University of Bowling Green. Ohio.
- BIRUKOW, G., 1953. Photogeomenotaxis bei *Geotrupes silvaticus*. *Panz. Naturwissenschaften* 2.
- BLACKWELDER, R. E. 1944. Checklist of the coleopterous insects of Mexico, Central America, the West Indies and South America. National Museum of Natural History, Bulletin No. 185, Part 2, pp. 189-341.
- BLANCHARD, CH., 1943 = 1945. Histoire des insectes, traitant de leurs moeurs et de leurs metamorphoses en general, et comprenant una nouvelle classification fondée sur leurs rapports naturels, vol. 2:524 pp. Paris. (From Horn.).
- BLUME, R., 1984. *Euoniticellus intermedius* (Coleoptera, Scarabaeidae): Descriptions of adults and immatures and biology adults. *Env. Entomol.* 13: 1064-1068.
- BLUME, R. & A. AGA, 1978. *Onthophagus gazella* F.: Progress of experimental release in south Texas. *Folia Entomol. Mex.* 39-40: 190-191.
- BORDAT, P., & H. HOWDEN H., 1995. Trois nouveaux genres, trois nouvelles espèces de Stereomerinae de Bornéo (Coleoptera, Aphodiidae). *Bulletin de la Société entomologique de France*, 100 (1): 11-20.
- BORNEMISSZA, G., 1957. An anlysis of arthropod succession in carrion and the effect of its decomposition on the soil fauna. *Australian Journal of Zoology* 5: 2-16.
- BORNEMISSZA, G., 1960. could dung-eating Insects improve our pastures? *J. Austr. Inst. Agric. Sci.* 75:257-260.
- BORNEMISSZA, G., 1969. A new type of brood care observed in dung beetle *Oniticellus cinctus* (Scarabaeidae). *Pedobiologia* 9:223-225.
- BORNEMISSZA, G., 1970a. An effect of dung beetles activity on plant yield. *Pedobiología* 10:1-7.
- BORNEMISSZA, G., 1970b. Insectary studies on the control of dung breeding flies by the activity of the dung beetle, *Onthophagus gazella* F. (Coleoptera:Scarabaeinae). *J. Austr. Entomol. Soc.* 9: 31-41.

- BORNEMISSZA, G., 1971a. A new variant of the paracopric nesting type in the Australian dung beetle, *Onthophagus compositus*. *Pedobiologia*, Bd. 11, S.: 1-10
- BORNEMISSZA, G., 1971b. *Mycetophagus breeding* in the Australian dung beetle, *Onthophagus dunningi*. *Pedobiología* 11: 133-142.
- BORNEMISSZA, G., 1976. The Australian dung beetle projet 1965-1975. *Austra. Meat. Res. Comm. Rev.*, 30:1-30.
- BORNEMISSZA, G., 1979. the Australian dung beetle research unit in Pretoria. *South Afri.J.Sci.*, 75:257-260.
- BORNEMISSZA, G. & C. WILLIAMS., 1970. An effect of dung beetle activity on plant yield. *Pedobiologia*, 10(1):1-7.
- BÖVING, A. & F. CRAIGHEAD, 1931. An illustrated synopsis of the principal larval forms of the order Coleoptera. *Entomologia Americana (N.S.)*, 11: 1-351.
- BREYMEYER, A., 1974. Analysis of a sheep pasture ecosystem in the Pieniny mountains (the Carpathians). XI. The role of coprophagous beetles (Coleoptera: Scarabaeidae) in the utilization of sheep dung. *Ekol. Pol.*, 22:617-634.
- BROOKS, D. & D. MCLENNAN, 1991. Historical ecology: Examining phylogenetic components of communitiy evolution. In: *Species diversity in ecological communi ties*. Ricklefs, R. & D. Schuter (Eds.). The University of Chicago Press. Chicago and London: 267-280.
- BROWN, B.& M .MITCHELL, 1981. Role of the earthwom, *eisenia foetida*, in affecting survival of *Salmonella enliridia* ser.typhimurium. *Pedobiologia* 22: 434-438.
- BROWN, G.; I. BAROIS & P. LAVELLE, 2000. Regulation of soil organic matter dynamics and microbial activity in the drilophere and the role of interactions with other edaphic functional domains. *Eur. J. Soil Biol.* 36: 177-198.
- BROWN, G; C. FRAGOSO; I. BAROIS; P. ROJAS; J. PATRÓN; J. BUENO; A. MORENO; P. LAVELLE; V. ORDAZ & C. RODRÍGUEZ, 2001. Diversidad y rol funcional de la macrofauna edáfica en los ecosistemas tropicales mexicanos. *Acta Zool. Mex. (n.s.) Número especial* 1:79-110.
- BROWN, J., 1984. On the relationship between abundance and distribution of species. *Am. Nat.*, 124: 255-279.
- BROWN, J., 1987. variation in desert rodent guilds: patterns, proceses, and scales. In: Gee, J. & P. Giller (eds.), *Organization of communities: past and present*: 185-204. Blackwell Scientific Publications, Oxford.
- BROWN, J. & D. DAVIDSON, 1977. Competition between seed-eating rodents and ants in desert ecosystems. *Science* 196:880-882.
- BROWN, J. & B. MAURER, 1987. Evolution of species assemblages: effects of energetic constraints and species dynamics on the diversification of the North American avifauna. *Am. Nat.*, 130: 1-17.
- BROWN, K., 1991. Conservation of neotropical environments: insects as indicators: 349-404. En N. Collins & J. Thomas editors. *The conservation of insects and their habitats*. Academic Press. London. England.
- BROWN, K. & G.BROWN, 1992. Habitat alteration and species loss in Brazilian forest: 119-142. In. T. Whitmore & J. Sayer (Eds.). *Tropical Deforestation and Species Extinction*. Chapman and Hall. London.
- BROWN, L.; J. MacDONELL & J. FITZGERALD, 1985. Courtship and female choice in the horned beetle, *Bolitotherus cornutus* (Coleoptera: Tenebrionidae). *Ann. Entomol. Soc. Am.* 78: 423-427.

- BROWNE, D. & C. SCHOLTZ, 1995. Phylogeny of the families of Scarabaeoidea (Coleoptera) based on characters of the hindwing articulation, hindwing base and wing venation. *Systematic Entomology*, 20:145-173.
- BROWNE, D. & C. SCHOLTZ, 1998. Evolution of the scarab hindwing articulation and wing base: a contribution toward the phylogeny of the Scarabaeidae (Scarabaeoidea: Coleoptera) *Systematic Entomology*, 23:307-326.
- BROWNE, D. & C. SCHOLTZ, 1999. A phylogeny of the families of Scarabaeoidea. *Systematic Entomology*, 24:51-84.
- BRULLÉ, G., 1834. *Histoire naturelle des insectes*, vol. 4, Coléoptères I, 479pp. Paris. (From Horn.).
- BRUSSARD L. & S. SLAGER, 1986. The influence of soil bulk density and soil moisture on the habitat selection of the dung beetle *Typhaeus typhoes* in the Netherlands. *Biology of Fertile Soils* 2: 51-58.
- BRYAN, R., 1973. The effects of dung beetle activity on the number of parasitic gastrointestinal helminthes larvae recovered from pasture samples. *Austr.J.Agric.Res.*, 24:161-168.
- BRYAN, R., 1976. The effect of the dung beetle, *Onthophagus gazella*, on the ecology of the investive larvae of gastrointestinal nematodes of cattle. *Austr. J. Agric. Res.* 27:567-574.
- BUSTOS-GÓMEZ, L. & A. LOPERA, 2003. Preferencia por cebo de los escarabajos coprófagos (Coleoptera: Scarabaeidae: Scarabaeinae) de un remanente de bosque seco tropical al norte del Tolima (Colombia). In G. Onore; P. Reyes & M. Zunino (comps.), *Escarabeidos de Latinoamérica: Estado del conocimiento*, S.E.A (3): 59-65.
- BYRNE, M.; M. DACKER; P. NORDSTRÖM; C. SCHOLTZ & E. WARRANT, 2003. Visual cues used by ball-rolling dung beetles for orientation. *J. Com- Physiol. A.* 189: 411-418.
- CABRERA, A., 1953. *Manual de la Flora de los Alrededores de Buenos Aires*. ACME. (Ed). Buenos Aires, Argentina. 589 pp.
- CABRERA, G. & M. CHANI, 2003. Abundance and seasonal distribution of predatory coprophilous argentine rove beetles (Coleoptera: Staphylinidae), and their effects on dung breeding flies. *The Coleopterists Bulletin* 57(1): 43-50.
- CABRERA, G. & H. CORDO, 1997. Coprophilous arthropod community from Argentina with species of potential use as biocontrol agents against pest flies. *Env.entomol.* 26 (2):191-200.
- CABRERA, G.; H. CORDO; J. BRIANO; D. GANDOLFO & G. LOGRAZO, 1997. Laboratory culture of beneficial dung scarabs. *Ann. Ent. Soc. Amer.* 90 (1):124-129.
- CABRERA, G. & D. GANDOLFO, 1996. Nidification of Thirteen Common Argentine Dung Beetles (Scarabaeidae: Scarabaeinae). *Ann. Entomol. Soc. Am.* 89(4):581-588.
- CABRERA, A. & A. WILINK, 1973. *Biogeografía de América Latina*. O.E.A. (Ed) Washington, D.C. 119 pp.
- CAMBEFORT, Y., 1982. Les Coléoptères Scarabaeidae s. str. De Lamto (Côte-d'Ivoire): structure des peuplements et rôle dans l'écosystème. *Annls Soc. ent. Fr. (N.S.)*, 18 (4): 433-459.
- CAMBEFORT, Y., 1984. Étude écologique de Coléoptères Scarabaeidae de Cote d'Ivoire. *Trav. Cherch. Lamto* 3: 1-294.

- CAMBEFORT, Y., 1986. Rôle des coléoptères Scarabaeidae dans l'enfouissement des excréments en savane guinéenne des Côte-d'Ivoire. *Acta Oecologica, Ecol. Gener.*7(1):17-25.
- CAMBEFORT, Y., 1991a. Biogeography and evolution. En Hanski, I. & Y. Cambefort (eds.) *Dung Beetle ecology*. Princeton University Press, Princeton, NJ, USA:51-68.
- CAMBEFORT, Y., 1991b. Dung beetles in tropical savannas. In: *Dung Beetle Ecology*; 156-178 ( I. Hanski & Y. Cambefort, Eds.) Princeton University Press, New Jersey.
- CAMBEFORT, Y., 1991c. From saprophagy to coprophagy. In: Hanski, I. & Y. Cambefort (eds.), *Dung baetle ecology*: 158 – 178. Princeton University Press, Princeton.
- CAMBEFORT, Y. & I. HANSKI, 1991. Dung beetle population biology :36-50. In: *Dung beetle ecology*. Hanski, I & Y. Cambefort (Eds.). Princeton University Press. New Jersey.
- CANO, E., 1998. *Deltochilum valgum agropyge* Bates (Coleoptera: Scarabaeidae: Scarabaeinae):habitas and distribution. *The Coleopterists Bulletin* 52:174-178.
- CANZIANI, C., 2003. Estudio de tres comunidades de coleópteros de las familias Aphodiidae y Scarabaeidae (Coleoptera, Scarabaeoidea). Tesis de Maestría. PEDECIBA, Facultad de Ciencias, Montevideo. 152 pp.
- CANZIANI, C. & P. GONZÁLEZ-VAINER, 2000. Fenología y selección de hábitat de dos especies de afodinos (Coleoptera: Scarabaeidae, Aphodiinae). Relación con su ciclo de vida. 2º Encuentro de Jóvenes Biólogos "Elio García-Austt". Fac. de Ciencias. Montevideo, Uruguay. Pág. 79.
- CARPANETO, G., 1986. Il coleotteri scarabeoidei delle zoocenosi coprofaghe nel Parco Nazionale del Circeo. *Atti Conv. Asp. Faun. Probl. Zool. P.N. Circeo*:37-75.
- CARPANETO, G., 1988. Le comunita a Scarabaeoide coprafagi di ambienti montani e culminali delle Dolomiti. *Studi Trentini di Scienze Naturali* 64: 285-318.
- CARPANETO, G., & PIATTELLA, E., 1986. Studio ecológico su una comunita di coleotteri scarabeoidei coprofagi nei Monti Cimini. *Boll. Ass. Romana Entomol.*, 40:31-58.
- CATWRIGHT, O., 1974. *Ataenius*, *Aphotaenius*, and *Pseudataenius* of the United States an Canada (Coleoptera: Scarabaeidae: Aphodiidae). *Smithsonian Contribution of Zoology* 154:1-106.
- CARPANETO, G. & M. FABRI, 1983. Coleoptteri Scarabaeidae e Aphodiidae coprofagi associati afli escrementi dell'orso marsicano (*Ursus arctos marsicanus* Altobello) nel parco nazionale d'Abruzzo. *Boll. Ass. Romana Entomol*, 38: 31-45.
- CARTWRIGHT, O. & R. GORDON, 1971. Insects of Micronesia. *Coleoptera:Scarabaeidae*. Bern. P. Bish. Mus. *Insects of IMicronesia* 17(4): 253-296.
- CASTELLANOS, M.; F. ESCOBAR & P. STEVENSON, 1999. Dung beetles (Scarabaeidae; Scarabaeinae) attractted to Woolly Monkey (*Lagrotrix lagotricha*) dung at Tinigua National Park, Colombia. *Coleopt. Bull.* 53 (2): 155-159.
- CAVENEY, S., 1986. The phylogenetic significance of ommatidium structure in the compound eyes of polyphagan beetles. *Canadian Journal of Zoology*, 64: 1787-1819.

- CHANETON, E. & J. FACELLI, 1991. Disturbance effects on plant community diversity: spatial scales and dominance hierarchies. *Vegetatio* 93: 143-155.
- CHAO, A., 1984. Nonparametric estimation of the number of classes in a population. *Scandinavian Journal of Statistics*, 11: 265-270.
- CHAO, A. & S-M. LEE, 1992. Estimating the number of classes via sample coverage. *Journal of the American Statistical Association*, 87: 210-217.
- CHAPIN, E., 1946. *Proc. Biol. Soc.*, Washington, 59:76.
- CHEBATAROFF, J., 1960. Algunos Aspectos Evolutivos de la Vegetación de la Provincia Fitogeográfica Uruguayense. In: Uruguay. Ministerio de Ganadería Agricultura y Pesca (M.G.A.P.).1994. Carta esquemática de vegetación natural. Esc. 1:2.857.000. Color. Contribución de los estudios edafológicos al conocimiento de la vegetación de la República Oriental del Uruguay. Imprenta del Ejército. Montevideo. Uruguay. Boletín Técnico N° 13. 79 pp.
- CHEW, R., 1974. Consumers as regulators of ecosystems: an alternative to energetics, *Ohio J. Sci.* 74:359-370.
- CHILD, A., 2003. Male-dimorphism in the dung beetle: reproduction tactics and paternal effects on offspring (Coleoptera: Scarabaeidae). [http://www.colostate.edu/Dpts/Entomology/courses/en507/papers\\_chil.htm](http://www.colostate.edu/Dpts/Entomology/courses/en507/papers_chil.htm):1-5.
- CHRISTENSEN, C. & R. DOBSON., 1976. Biological and ecological studies on *Aphodius distinctus* (Coleoptera:Scarabaeidae). *American Midland Naturalist* 95:242-249.
- CHRISTENSEN, C. & R. DOBSON., 1977. Biological studies on *Aphodius fimetarius* (Coleoptera). *Journal of the Kansas Entomological Society* 50: 129-134.
- CICHINO, A., 1999. Rol de los coleópteros fimícolas como “enemigos naturales” de la mosca de los cuernos en la Argentina. Estado actual de su conocimiento y perspectivas futuras. *Rev. Soc. Entomol. Argent.* 58(1-2): 172-179.
- COLWELL, R., 1997. EstimateS: statistical estimation of species richness and shared species from samples. Versión 5. Department of Ecology and Evolutionary Biology, University of Connecticut, USA.
- COLWELL, R. & J. CODDINGTON, 1994. Estimating terrestrial biodiversity through extrapolation. *Phil. Trans. R. Soc. Lond. Ser. B.* 345: 101-118.
- CONNELL, J. & R. SLATYER, 1977. Mechanisms of succession in natural communities and their role in community stability and organization. *The American Naturalist* 1119 – 1144.
- COOK, D., 1987. Sexual Selection in Dung Beetles I. A Multivariate Study of the Morphological Variation in Two Species of *Onthophagus* (Scarabaeidae: Onthophagini). *Aust. J. Zool.*, 35: 123-132.
- COOK, D., 1988. Sexual selection in dung beetles. II. Female fecundity as an estimate of male reproductive success in relation to horn size, and alternative behavioral strategies in *Onthophagus binodis* Thunberg (Scarabaeidae: Onthophagini). *Australian Journal of Zoology* 36: 521-532.
- COOK, D., 1990. Differences in courtship, mating and postcopulatory behavior between malemorphs of the dung beetle *Onthophagus binodis* Thunberg (Coleoptera: Scarabaeidae). *Animal Behaviour* 40: 428-436.
- CORNELL, H. & J. LAWTON, 1992. Species interactions, local and regional processes, and limits to the richness of ecological communities: A theoretical perspective. *Journal of Animal Ecology*, 61:1-12.
- COUTEAUX, J.; P. BOTTNER & B. BERG, 1995. Litter decomposition, climate and litter quality. *Tr. Ecol. Evol.*, 10: 63-66.

- CRESPI, B., 1990. Subsociality and female reproductive success in a mycophagous thrips: and observational and experimental analysis. *Journal of Insect Behavior* 3:61-74.
- CRESPI, B. & J. CHOE, 1997. Introduction, pp. 1-7. En: J.C. Choe & B.J. Crespi (Eds.). *The Evolution of social Behavior in Insects and Arachnids*. Cambridge University Press.
- CROSSLEY, D. Jr., 1977. The role of terrestrial saprophagous arthropods in forest soil: current status of concepts: 49-56. In: W. MATTSON (ed.), *The Role of Arthropods in Forest Ecosystems*. Springer-Verlag, New York.
- CROWSON, R., 1960. The phylogeny of Coleoptera. *Annual Review of Entomology*, 5: 111-134.
- CROWSON, R., 1967. *The natural classification of the families of Coleoptera*. E.W. Classey Ltd. Hampton. 187 pp.
- CROWSON, R., 1981. *The Biology of Coleoptera*. Academic Press. New York. 802 pp.
- CRUZ, M. & I. MARTÍNEZ, 1992. Estructura y formación del espermatóforo en *Canthon hoffmannseggii* (Coleoptera: Scarabaeidae). *Elytron*, 6: 119-131.
- CRUZ, M. & I. MARTÍNEZ, 2002. Datga on neesting and preimaginal development in two mexican species of *Ataenius* Harold, 1867 (Coleoptera, Scarabaeoidea, Aphodiidae; Eupariina). *Folia Entomol. Mex.* 41(1):1-5.
- CRUZ, M.; I. MARTÍNEZ & O. MAYVI ALVARADO, 2002. Population and reproductive features of *Aphodius (Trichaphodius) opisthius* Bates and *Cephalocyclus hogei* Bates (Coleoptera, Aphodiidae: Aphodiinae). *The Coleopterists Bulletin*, 56(2): 221-235.
- CUMMINS, K.; R. PETERSEN; O. HOWARD; J. WUYCHECK & V. HOLT, y93. The utilization of leaf litter by stream detritivores. *Ecology* 54: 336-345.
- DAVIDSON, R. & R. ROBERTS, 1968. Influence of plants, manure and soil moisture on survival and live weight gain of two scarabaeid larvae. *Entomologia Experimentalis et Applicata* 11: 305-314.
- DAVIDSON, R.; J. WISEMAN & V. WOLFE, 1972. Environmental stress in the pasture scarab *Sericesthis nigrolineata* Biosd.II. Effects of soil moisture and temperature on survival of first instar larvae. *Journal of Applied Ecology* 9: 799-806.
- DAVIDSON, S., 1981. Environmental gradients at cattle droppings and corresponding population densities of microarthropods. *Pedobiologia*, 21:236-241.
- DAVIS, A., 1977. The endocoprid dung beetles of southern Africa (Coleoptera: Scarabaeidae). *J. Aust. Ent. Soc.*, 25:75-78.
- DAVIS, A., 1994a. Community organization in South African, winter rainfall, dung beetle assemblage (Coleoptera:Scarabaeidae). *Acta Oecologica*, 15 (6):727-738.
- DAVIS, A., 1994b. Habitat fragmentation in Southern Africa distributional response patterns in five specialist of generalist dung beetle families (Coleoptera). *African J. Ecol.* 32: 192-207.
- DAVIS, A., 1994c. Habitat fragmentation in southern Africa and distributional response patterns in five specialist or generalist dung beetle families (Coleoptera). *African Journal of Ecology* 32: 192- 207.
- DE BAST, A., 1980. *Écologie des Scarabaeoidea et autres coprophages des bouses de vaches*. Facultad de Ciencias Agronómicas del Estado. Gembloux. Bélgica (inérita). 378pp.

- DE GRAEF, F. & M. DESIÈRE, 1984. Écologie des Coléoptères coprophiles en prairie permanente pâturée. III. Dynamique et phénologie des guildes d'Hydrophilidae, de Scarabaeidae et de Geotrupidae. Bull. Soc. roy. Sci. Liège, 53: 158-172.
- DELLACASA, G., Sistematica e nomenclatura degli Aphodiini italiani (Coleoptera, Scarabaeidae: Aphodiinae). Mus. Reg. Sci. nat. Torino, Monogr. I: 465pp.
- DELLACASA, M., 1987. Contribution to a world-wide catalogue of Aegialiidae, Aphodiidae, Aulonocemidae, Termitrogidae (Coleoptera, Scarabaeoidea). Memorie della Società Entomologica Italiana, 66:1-455.
- DELLACASA, M., 1988. Contribution to a world-wide catalogue to Aegialiidae, Aphodiidae, Aulonocnemidae, Termitotrogidae (Coleoptera, Scarabaeoidea). Mem. Soc. Entomol. Ital. 66: 3-456; 67: 3-231.
- DELOYA, C., 1994. Distribución del género *Ataenius* Harold, 1867 en México (Coleoptera: Scarabaeidae: Aphodiinae: Eupariini). Acta Zoológica Mexicana (n.s.) 61:43-56.
- DELOYA, C., 1999. Notas sobre algunos Aphodiinae de Veracruz, México (Coleoptera:Scarabaeidae). Acta Zool. Mex. (n.s.):78: 171-172.
- DEL PUERTO, O., 1967. Hierbas del Uruguay. Nuestra Tierra (19): 68pp. Montevideo.
- DEL PUERTO, O. 1969. Hierbas del Uruguay. Montevideo. Nuestra tierra N° 19. 68 pp.
- DENNIS, J. & M. RUGGEIRO, 1996. Biodiversity inventory: building an inventory at scales from local to global: 149-156. En R. Szaro & D. Johnston. Biodiversity in managed: theory and practice. New York, Oxford University Press.
- DENNO, R.; M. Mc CLURE & J. OTT , 1995. Interspecific interactions in phytophagous insects: competition reexamined and resurrected. Annual reviews of Entomology 40; 297 – 331.
- DESIÈRE, M., 1974. Ecologie des coléoptères coprophiles en prairies pâturées et en forêt. Tesis doctoral en Ciencias, Liège, Facultad de Ciencias (inérita). 378pp.
- DESIÈRE, M., 1983. Écologie des Coéoptères coprophiles en prairies permanente pâturée; I. Caractéristiques des populations des Coléoptères adultes coprophiles. Phénologie et dynamique saisonnière. Bull. Écol., 14: 99-117.
- DESIÈRE, M., 1987. Ecologie des coléotères coprophiles en prairies permanente pâturée. II. Les brigades de coléoptères adultes coprophiles. Bull.Ecol,18:13-21.
- DESIÈRE, M. & J. THOMÉ, 1977. Variations qualitatives et quantitatives de quelques populations de coléoptères coprophiles associées aux excréments de trios types d'herbivores. Rev. Ecol. Biol. Sol., 14(4):583-591.
- D'HOTMAN, D. & C. SCHOLTZ, 1990a. Comparative morphology of the male genitalia of derived groups of Scarabaeoidea (Coleoptera). Elytron, 4:3-39.
- D'HOTMAN, D. & C. SCHOLTZ, 1990 b. Phylogenetic significance of the structure of the external male genitalia in the Scarabaeoidea (Coleoptera). Entomology Memoir, Pretoria, 77:1-51.
- DIAMOND, J. & T. CASE, 1986. Community ecology. Harper & Row Publishers, New York.
- DIAZ, A., 1997. Ecología y comportamiento de escarabajos rodadores del estiércol (Scarabaeidae: Scarabaeinae) de selvas y pastizales en los Tuxtlas. Veracruz. Tesis de maestría, Facultad de Ciencias, Universidad Autónoma de México, México, DF.
- DIAZ, S.; A. ACOSTA & M. CABIDO, 1992. Morphological analysis of herbaceous communities under different grazing regimes. Journal of Vegetation Science 3: 689-696.

- DICKINSON, C., V. UNDERHAY & V. ROSS, 1981. Effect of season, soil fauna and water content on the decomposition of cattle dung pats. *New Phytol.* 88: 129-141.
- DOUBE, B., 1983. The habitat preference of some bovine dung beetles (Col. Scarabaeinae) in Huhluwe Game Reserve, South Africa. *Bull. Ent. Res.*, 73 (3): 357-372.
- DOUBE, B., 1987a. Dung “dwn under”. *S.Afr. J. Sci.* 83:187-188.
- DOUBE, B., 1987b. Spatial and temporal organisation in communities associated with dung pads and carcasses. *Organization of Communities: Past and Present* In: J. Gee & P. Giller, (eds.): 255-280. Blackwell Scientific Publications, Oxford.
- DOUBE, B., 1990. A functional classification for analysis of the structure of dung beetle assemblages. *Ecological Entomology*, 15:371-383.
- DOUBE, B., 1991. Dung beetles of Southern Africa: 133-158. In: Hanski I. & Y. Cambefort (Edtis.) *Dung beetle ecology*. Princeton: University Press, XIII + 481pp.
- DOUBE, B.; P. GILLER & F. MOOLA, 1988. Dung burial strategies in some South African coprine and onitine dung beetles (Scarabaeidae: Scarabaeinae). *Ecological Entomology* 13; 251-261.
- DOUBE, B.; A. MACQUEEN; T. RIDSILL-SMITH & T. WEIR, 1991. Native and introduced dung beetles in Australia (pp: 255-278). In: *Dung beetle Ecology* (I. Hanski and Y. Cambefort eds.). Princeton University press. Princeton.
- DOUBE, B., & F. MOOLA, 1988. The effect of the African dung beetle *Catharsius tricornutus* De Geer (Coleoptera, Scarabaeidae) on the survival and size of the African buffalo fly, *Haematobia thirouxi potans* (Bezzi) (Diptera: Muscidae), in bovine dung in the laboratory. *Bull. Entomol. Res.* 78: 63-73.
- DOUBE, B.; P. GILLER & F. MOOLA, 1988. Dung burial strategies in some South African coprine and onotine dung beetles (Scarabaeidae:Scarabaeinae). *Ecol.Entomol.* 13:251-261.
- DOUBE, B.; A. MACQUEEN; T. RISDILL-SMITH & T. WEIR, 1991. Native and introduced dung beetles in Australia. In: Hanski, I. & Y. Cambefort, (eds.), *Dung beetles ecology*: 255 – 278. Princeton University Press, Princeton.
- DOUBE, B. & K. WARDHAUGH, 1991. Habitat associations and niche partitioning in an island dung beetle community. *Acta Oecologica*, 12(4): 451-459.
- DOWDING, V., 1967. The function and ecological significance of the pharyngeal ridges occurring in the larva of some cyclorrhous Diptera. *Parasitology*, 57: 371-388.
- DRIFT, J. VAN DER & M. WITKAMP, 1960. The significance of the breakdown of oak litter by *Enoicyla pusilla* Burm. *Arch. Neerl. Zool.* 13:486-492.
- DRUMMOND, R.; J. GEORGE; S. KUNZ, 1988. *Control of arthropod pests of livestock: a review of technology*. CRC, Boca Raton, Florida.
- DZHAMBAZISHVILL, Ya., 1973. Vertical distribution of Scarabaeidae (Coleoptera) in Abkhazia. *Ent. Rev.*, 52(4): 552-554.
- EBERHARD, W., 1979. The function of horns in *Podischus agenor* and other beetles. In “Sexual Selection and Reproductive Competition in Insects”. (Eds. M. S. Blum and N. A. Blum): 231- 258. (Academic Press. New York).
- EBERHARD, W., 1980. Horned beetles. *Sci. Am.* 242: 124-131.
- EBERHARD, W., 1982. Beetle horn dimorphism: making the best of a bad lot. *Am. Nat.* 119: 420-426.

- EDMONDS, W., 1972. Comparative skeletal morphology, systematics and evolution of the phanaeinae dung beetles (Coleoptera, Scarabaeidae). The University of Kansas Science Bulletin, 49(11):731-874.
- EDMONDS, D., 1980. A new species of *Phanaeus* from Mexico Scarabaeidae. Pan Pacific Entomologist 55(2):99-105.
- EDMONDS, W., 1983. Intervention des facteurs écologiques dans l'évolution de la nidification chez les Scarabaeinae (Col., Scarabaeidae). Bull. Soc. ent. de France, 88:470-481.
- EDMONDS, W., 1994. Revision of *Phanaeus* Macleay, a New World genus of scarabaeine dung beetles (Coleoptera: Scarabaeidae, Scarabaeinae). Contributions in Science n°. 443. Natural History Museum of Los Angeles County, Los Angeles. 105 pp.
- EDMONDS, W., 2000. Revision of Neotropical dung beetle genus *Sulcophanaeus* Olsoufieff. Folia Heyroskiana Suppl. 6:1-60.
- EDMONDS, W. D. & HALFFTER, G. 1978. Taxonomic review of immature dung beetles of the subfamily Scarabaeinae (Coleoptera: Scarabaeidae). Systematic Entomology 3: 307-331.
- EDWARDS, P. & H. ASCHENBORN, 1987. Patterns of nesting and dung burial in *Onitis* dung beetles-indications for pasture productivity and fly control. Journal of Applied Ecology, 24: 837-852.
- EDWARDS, C.; D. REICHLER & D. CROSSLEY Jr., 1970. The role of soil invertebrates in turnover of organic matter and nutrients :147-172. In: D. REICHLER (ed.), Analysis of Temperate Forest Ecosystems. Ecological Studies 1. Springer-Verlag, New York.
- EDWARDS, P., 1986a. Development and larval diapause in the southern African dung beetle *Onitis caffer* (Coleoptera: Scarabaeidae) Bull. Ent. Res., 76:109-117.
- EDWARDS, P., 1986b. Phenology and field biology of the dung beetle *Onitis caffer* Boheman (Coleoptera:Scarabaeidae) in southern Africa. Bull. Ent. Res., 76:433-446.
- EDWARDS, P., 1988. Field ecology of a brood-caring dung beetle *Kheper nigroaeneus* habitat predictability and life history strategy. Oecologia (Berlin) 75: 527-534.
- EDWARDS, P. & H. ASCHENBORN, 1987. Patterns of nesting and dung burial in *Onitis* dung beetles: Implications for pasture productivity and fly control. Journal of Applied Ecology, 24:837-851.
- EDWARDS, R., 1958. The effect of larval *Chironomus riparius* Meigen on the redox potential of settled activated sewage sludge. Ann. Appl.Biol. 46:457-464.
- EMLÉN, D., 1994. Environmental control of horn length dimorphism in the beetle *Onthophagus acuminatus* (Coleoptera: Scarabaeidae). Proceedings of the Royal Society of London (Series B) 256: 131-136.
- EVIA, G. & E. GUDYNAS, 2000. Ecología del Paisaje en Uruguay. DINAMA y Junta de Andalucía, 173pp. Sevilla, España.
- EMLÉN, D., 2000. Integrating development with evolution : a case study with beetle horns. Bioscience 50: 403-418.
- EMLÉN, D. & H. NIJHOUT, 1998. Hormonal control of male horn length dimorphism in the dung beetle *Onthophagus Taurus* (Coleoptera: Scarabaeidae. Journal of Insect Physiology. 45 (1999) 45-43.
- EMLÉN, D. & H. NIJHOUT, 2000. The development and evolution of exaggerated morphologies in insects. Annual Review in Entomology 45:661-708.
- ERICHSON, W. , 1848. Naturgeschichte der Insecten Deutschlands: Erste Abteilung Coleoptera, Vol. 3. Nicolai. Berlin. 968 pp.

- ERWIN, T., 1982. Tropical forests: their richness in Coleoptera and other arthropod species. *The Coleopterist's Bulletin* 36: 74-75.
- ESCOBAR, F., 2000. Diversidad de coleópteros coprófagos (Scarabaeidae: Scarabaeinae) en un mosaico de hábitats en la reserva Natural Nukak, Guaviare, Colombia. *Acta Zoológica Mexicana*, 79: 103-121.
- ESCOBAR, F., 2003. Selección de hábitat y comportamiento sexual de *Sulcophanaeus velutinus* (Murria, 1856) (Coleoptera: Scarabaeidae: Scarabaeinae) en un bosque de montaña en Colombia. *Acta Zoológica Mexicana* (90): 307-310.
- ESCOBAR, F. & G. HALFFTER, 1999. Análisis de la biodiversidad a nivel de paisaje mediante el uso de grupos indicadores: el caso de los escarabajos de estiércol. *Memórias da IV Reuniao Latino-americana de Scarabaeoidologia*:135-140. Universidad Federal de Viçosa, Brasil.
- ESCOBAR, F. & C. MEDINA, 1996. Coleópteros coprófagos (Scarabaeidae) de Colombia: estado actual del conocimiento. En ANDRADE, M.; G. AMAT & F. FERNÁNDEZ (eds. ) *Insectos de Colombia*. Academia Colombiana de Ciencias. Bogotá.
- ESTRADA, A. & R. COATES-ESTRADA., 1991. Howling monkey (*Alouatta palliata*), dung beetle (Scarabaeidae) and seed dispersal: ecological interactions in the tropical rain forest of Los Tuxtlas, Mexico. *J. Trop. Ecol.* 7:475-490.
- ESTRADA, A.; R. COATES-ESTRADA; A. ANZURES & P. CAMMARANO, 1998. Dung and carrion beetles in tropical rain forest fragments and agricultural habitats at Los Tuxtlas. *J. Trop. Ecol.* 14: 577-593.
- ESTRADA, A.; G. HALFFTER; R. COATES-ESTRADA & D. MERITT Jr., 1993. Dung beetles attracted to mammalian herbivore (*Alouatta palliata*) and omnivore (*Nasua narica*) dung in the tropical rain forest of Los Tuxtlas, México. *Journal of Tropical Ecology*, 9(1):45-54.
- ETTER, A., 1997. Sabanas :76-95. In. M. Chavez & N. Arango (Eds.). Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt. Informe Nacional del estado de la Diversidad 19997, Instituto Humboldt, PNUMA, Ministerio del Medio Ambiente. Santa Fé de Bogotá, Colombia.
- FABRE, J., 1897. *Souvenirs Entomologiques V*. Paris: Librairie Delagrave.
- FABRE, J., 1899. *Souvenirs Entomologiques VI*. Paris: Librairie Delagrave.
- FACELLI, J., 1988. Response to grazing after nine years of cattle exclusion in a Flooding Pampa grassland, Argentina. *Vegetatio* 78: 21-25.
- FACELLI, J; R. LEÓN & V. DEREGIBUS, 1988. Community structure in grazed and ungrazed grassland sites in the Flooding Pampa, Argentina. *Am. Midl. Nat.* 122:125-133.
- FAITH, D. & P. WALTER, 1996. How do indicator groups provide information about the relative biodiversity of different sets of areas?: complementary and pattern-based approaches. *Biodiversity Letters* 3: 18-25.
- FARREL, B. & C. Mitter, 1993. Phylogenetic determinants of Insect/Plant community diversity. In: *Species diversity in ecological communities* Ricklefs, R.E. & Schluter, D. (Eds.) The University of Chicago Press. Chicago and London: 253-266.
- FAVILA, M., 1992. Análisis del comportamiento subsocial de *Canthon cyanellus cyanellus* Le Conte (Coleoptera, Scarabaeidae). Tesis Doctoral. Esc. Nac. De Cienc. Biol. I.P.N. México. 117pp.
- FAVILA, M., 1993. Some ecological factors affecting the life-style of *Canthon cyanellus cyanellus* (Coleoptera, Scarabaeidae): an experimental approach. *Ethol.Ecol. & Evol.* 5:319-328..

- FAVILA, M., 2001a. Ecología Química en Escarabajos Coprófagos y Necrófagos de la Subfamilia Scarabeinae, pp. 541-580. En: A. Anaya, F. Espinosa-García & r. Cruz Ortega (Eds). Relaciones químicas entre Organismos. Aspectos Básicos y Perspectivas de su Aplicación. Instituto de Ecología, UNAM y Editorial Plaza y Valdés, México.
- FAVILA, M., 2001b. Historia de vida y comportamiento de un escarabajo necrófago: *Canthon cyanellus cyanellus* Leconte (Coleoptera:Scarabaeinae). Folia Entomol.Mex 40(2):245-278.
- FAVILA, M. & A. DÍAZ, 1997. Escarabajos coprófagos y necrófagos. En: E.GONZÁLEZ; R. DIRZO & R. VOGT (eds.) Historia Natural de los Tuxtlas. México: Universidad Autónoma de México.
- FAVILA, M. & G. HALFFTER, 1997. The use of indicator groups for measuring biodiversity as related to community structure and function. Acta Zool. Mex. (n.s.):72:1-25.
- FAY, H. & B. DOUBE, 1983. The effect of some coprophagous and predatory beetles on the survival of immature stages of the African buffalo fly, *Haematobia thirouxi* potans, in bovine dung. Zeitschrift für Angewandte Entomologie, 95: 460-466.
- FEER, F., 1999. Effects of dung beetles (Scarabaeidae) on seed dispersed by howler monkeys (*Alouatta seniculus*) in the French Guianan rain forest. J. Trop. Ecol. 15: 129-142.
- FERNÁNDEZ, M.; M. SANTOS & C. LOMÔNACO, 1995. Ocorrência de artrópodos no esterco acumulado em uma granja de galinhas poedeiras. An. Soc. Entomol. Brasil 24(3): 649-654.
- FERNÁNDEZ-SINGLER, A., 1986. Estudio de las comunidades coprófagas de prados pastoreados en la Sierra Alfacar (Granada). (Col. Scarabaeoidea). Memoria de Licenciatura. Univesidad de Granada. 185 pp. (Inédita).
- FERRAR, P., 1973. The CSIRO dung beetle project. Wool Technol. Sheep Breed 20: 73-75.
- FERRAR, P., 1975. Preamble for symposium on effects of dung beetles. J. Appl. Ecol., 12:819-821.
- FINCHER, G., 1973. Nidificaton and reproduction of *Phanaeus* spp. in three textural classes of soil (Coleoptera:Scarabaeidae). The Coleopterists Bulletin 27(1):33-37.
- FINCHER, G., 1975. Effect of dung beetle activity on the number of nematode parasited required by grazing cattle. J. Parasitol, 61:759-762.
- FINCHER, G., 1973. Dung beetles as biological control agents for gastrointestinal parasites of livestock. J. parasitol. 59: 396-399.
- FINCHER, G., 1981. The potential value of dung beetles in pasture ecosystems. J. Georgia Entomol. Soc., 16 (2):316-333.
- FINCHER, G., 1986. Importation, colonization and release of dung-burying scarabs. In: Patterson PA, Rutz D. (eds.), Biocontrol of Muscoid Flies. Miscell. Publ. Entomol. Soc. amer. 61:69-76.
- FINCHER,G.; W. MONSON & G. BURTON, 1981b. Effects of cattle feces rapidly buried by dung beetles on yield and quality of coastal Bermudagrass. Agron.J.73:775-779.
- FINCHER, G., T. STEWART & R. DAVIS, 1970. Attraction of coprophagous beetles to feces of various animals. J. Parasit., 56:378-383.

- FINCHER, G.; T. STEWART & J. HUNTER, 1983. The 1981 distribution of *Onthophagus gazella* Fabricius from release in Texas and *Onthophagus Taurus* Schreber from an unknown release in Florida (Coleoptera, Scarabaeidae). *Coleopt. Bull.* 37(2): 159-163.
- FINCHER, G., & R. WOODRUFF., 1979. Dung beetles of Cumberland Island, Georgia (Coleoptera:Scarabaeidae). *Coleopt. Bull.*, 33: 69-70.
- FINNÉ, D. & J. DESIÈRE, 1971. Étude synécologique des bouses de Bovides. I. Evolution estivale de la biomasse des Coléoptères en fonction du vieillissement des bouses. *Rev. Ecol. Biol. Sol*, 8 (3):409-417.
- FORBES, W., 1926. The wing folding patterns of the Coleoptera. *Journal of the New York Entomological Society*, 34:42-139.
- FORMAN, R. & S. COLLINGE, 1996. the "spatial solution" to conserving biodiversity in related to community structure and function. *Acta Zool. Mex.* (n.s.), 72: 1-25.
- FORSYTH, A.; S. SPECTOR; B. GILL; F. GUERRA & S. AYZAMA, 1998. Dung beetles (Coleoptera:Scarabaeidae:Scarabaeinae) of Parque Nacional Noel Kempff Mercado, Bolivia. *RAP Working Papers* 10: 181- 216 + 368-372. Conservation International, Washington, D.C.
- FRAENKEL, G. & K. GUNN, 1961. The orientation of animals: Kineses, taxis and compass reactions. Dover, New York.
- FRAGOSO, C. & G. BROWN, 2000. The Macrofauna database. Pp. 17-27. In P. Lavelle & C. Fragoso (eds.). *The IBOY-MACROFAUNA project: Report of an international workshop held at Bondy (France). 19-23 June 2000.* IRD, Bondy.
- FRANCH, J.; J. DOMÈNECH & C. SÁNCHEZ CABRERO, 1990. La sucesió d'invertebrats en les buïnes de vaquí a la vall d'Aisa (Pirineu aragonés). *Orsis* 5: 113-134.
- FRANKLIN, J., 1993. Preserving biodiversity: species, ecosystems or landscapes?. *Ecol. Appl.*, 3(2): 202-205.
- FREUDE, H.; K. HARDE & G. Lohse, 1964-1976. *Die Käfer Mitteleuropas.* Krefeld (Goecke & Evers).
- FRIES, L., 1956. Studies in the physiology of *Coprinus*. II. Influence of pH. Metal factors and temperature. *Svensk Botan. Tidskr.* 50:47-96.
- FUJI, K., 1969. Numerical taxonomy of ecological characteristics and the niche concept. *Syst. Zool.* 18:151-153.
- GALANTE, E., 1979. Los Scarabaeoidea de las heces de vacuno de la Provincia de Salamanca (Col.) II. Familia Scarabaeidae. *Bol. Asoc. Esp. Entom.*, 3:129-152.
- GALANTE, E., 1981. Los Scarabaeoidea (Col.) de las heces de vacuno de la provincia de Salamanca,. *Publicaciones de la Universidad de Salamanca.* Salamanca, 38pp.
- GALANTE, E., 1982. Los Scarabaeoidea (Col.) de las heces de vacuno de la provincia de Salamanca III. Familia Aphodiidae. *Boletín Asoc. Esp. Entom.* 6(2):179-200.
- GALANTE, E., 1983. Primera contribución al conocimiento de los escarabeidos (Col., Scarabaeoidea) del Pirineo Altoaragonés. *Boletín Asoc. Esp. Entom.* 7:14-19.
- GALANTE, E.; M. GARCÍA-ROMÁN; I. BARBERA & P. GALINDO, 1991. Comparison of spatial distribution patterns of dung-feeding scarabs (Coleoptera: Scarabaeidae, Geotrupidae) in wooded and open pastureland in the mediterranean "dehesa" area of the Iberian peninsula. *Environ. Entomol.*, 20 (1):90-97.
- GALANTE, E., & Z. STEBNICKA, 1994. Biogeography of Aphodiidae from the Phytogeographic Orocantabrica Province, Cantabrian Range, Spain (Col. Scarabaeoidea). *Acta Zoologica Cracoviensia* 37(2):211-212.

- GALLINAL, J.; L. BERGALLI; E. CAMPAL; L. & B. ROSENGURTT, 1938. Estudio sobre praderas naturales del Uruguay. Primera Contribución. Imprenta Germano Uruguaya, Montevideo.
- GASTON, K., 1994. Rarity. Chapman and Hall, Londres.
- GASTON, K., 1996. Species richness: measure and measurement:77-113. En K. Gaston (ed). Biodiversity: a biology of numbers and differences. Cambridge. Blackwell Science.
- GAYLOR, M. & G. FRANCKIE, 1979. The relationship of rainfall to adult flight activity, and of soil moisture to oviposition behaviour and egg and first instar survival in *Phyllophaga crinita*. *Environmental Entomology* 8: 591-595.
- GEISLER, M., 1961. Untersuchungen zur Tagesperiodik des Mistkäfers *Geotrupes silvaticus* Panz. *Z Tierpsychol* 18: 389-420.
- GILL, B., 1991. Dung beetles in tropical American forest. In: I. Hanski & Y. Cambefort (eds.). *Dung Beetle Ecology*: 211-229. Princeton University Press, New Jersey, 481 pp.
- GILLARD, P., 1967. Coprophagous beetles in pasture ecosystems. *J. Austr. Inst. Agric. Sci.* 33:30-34.
- GILLER, K.; M. BEARE; P. LAVELLE; A. IZAC & M. SWIFT., 1977. Agricultural intensification, soil biodiversity and agroecosystem function. *Appl. Soil Ecol.* 6: 3-16.
- GILLET, J., 1911. *Coleopterorum catalogus*, pars 38, Scarabaeidae: Coprini I,:1-100.
- GITTINGS, T. & P. GILLER, 1997. Life history traits and resource utilization in an assemblage of north temperate *Aphodius* dung beetles (Coleoptera: Scarabaeinae). *Ecography*, 20:55-66.
- GEIS, K., 1981. Studien an der Lebensgemeinschaft der coprophagen Scarabaeiden (Coleoptera) im schutzwürdigen Biotop der Schelinger Viehweide (Kaiserstuhl). *Mitt. Bad. Landesver. Naturkd. Naturschutz N.F.*, 12: 275-303.
- GEMMINGER, M. & E. von HAROLD, 1869. *Catalogus coleopterorum hucusque descriptorum synonymicus et systematicus*. 4:979-1.346. (Scarabaeidae).
- GERMAIN, F., 1897. Apuntes entomológicos. Agrupación de los Taurocerastidae. *An. Univ. Chile* 98: 287-300.
- GERMAR, E., 1824. *Insectorum Species novae aut minus cognitae, descriptionibus illustratae*, 624pp. Halae. (From Horn.).
- GILBERT, F. & J. OWEN, 1990. Size, shape, competition, and community structure in hoverflies (Diptera: Syrphidae). *Journal of Animal Ecology* 59: 21 – 39.
- GILL, B., 1991. Dung beetles in Tropical American Forests: 211-229. In: Hanski, I. & Y. Cambefort (Eds.). *Dung beetle ecology*. Princeton University Press, Princeton, N.J.
- GILLER, P. & B. DOUBE, 1989. Experimental analysis of inter and intraspecific competition in dung beetle communities. *Journal of Animal Ecology* 58: 129-142.
- GILLER, P. & B. DOUBE, 1994. spatial and temporal co-occurrence of competitors in Southern African beetle communities. *J. Anim. Ecol.* 63: 629-643.
- GREENHAM, P., 1972. The effects of the variability of cattle dung on the multiplication of the bushfly (*Musca vetustissima* Walk.). *J. Anim. Ecol.*, 41:153-166.
- GRIME, J., 1973. Competitive exclusion in herbaceous vegetation. *Nature* 242: 344 – 347.

- GRIME, J., 1987. Dominant and subordinate components of plant communities: implications for succession, stability and diversity. In: Gray, A.; M. Crawley & P. Edwards (eds.), *Colonization, succession and stability*:413 – 428. Blackwell Scientific Publications, Oxford.
- GOIDANICH, A. & C. MALAN, 1964. Sulla nidificazione pedotrofica di alcune species di *Onthophagus* europei e sulla microflora aerobica dell'apparato digerente della larva di *Onthophagus taurus* Schreber (Coleoptera, Scarabaeidae). *Ann. Fac. Sc. Agrar. Univ. Studi torino* 2: 213-378.
- GOLJAN, A., 1953. Studies on Polish beetles of the *Onthophagus ovatus* L. group with some biological observations on coprophagism. *Annls. Mus. Zool. Pol.*, 15:55-88.
- GONZÁLEZ-VAINER, P. 1998. Biología y Fenología de *Onthophagus hirculus* 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, V. & E. MORELLI, 1990. Biosistemática de las especies de escarabajos coprófagos del Uruguay (Coleoptera, Scarabaeidae). II Seminario Nacional de Campo Natural, Tacuarembó:173-175.
- GONZÁLEZ, V. & E. MORELLI, 1992 Morfología y Biología de *Onthophagus hirculus* Mannh, 1829 (Coleoptera, Scarabaeidae). *Actas de las III Jornadas de Zool. Del Uruguay, Montevideo. Vol. 7*: 80
- GONZÁLEZ, V. & E. MORELLI, 1993. *Onthophagus hirculus* Mannh, 1829 (Coleoptera, Scarabaeidae). Estudio del aparato copulador del imago y descripción de la larva. V Reunión Latinoamericana de Escarabaeoidología. Guatemala. Pág. 8.
- GONZALEZ VAINER, P. & E. MORELLI. 1995. Estados inmaduros de *Onthophagus hirculus* Mannh., 1829 (Coleoptera, Scarabaeidae). *Revista Brasileira de Biologia* (55), Suplemento1: 39-44. Rio de Janeiro, Brasil.
- GONZÁLEZ-VAINER, P. & 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.
- GONZÁLEZ-VAINER, P. & E. MORELLI, 1999. Phenology And Biology of the dung beetle *Onthophagus hirculus* Mannh. (Coleoptera:Scarabaeidae). *The Coleopterists Bulletin*, 53(4):303-309.
- GONZÁLEZ-VAINER, P. & E. MORELLI, 2001. Biología y Estados inmaduros de *Ataenius perforatus* Harold, 1867 (Coleoptera, Scarabaeidae, Aphodiinae). *Memorias de la V Reunión Latinoamericana de Scarabaeoidología. Quito. Ecuador. C.D.*
- GONZÁLEZ-VAINER, P.; E. MORELLI & C. CANZIANI, 2003. Biología y estados inmaduros de *Ataenius perforatus* Harold, 1867 (Coleoptera: Scarabaeidae: Aphodiidae). In Onore, G.; P. Reyes & M. Zunino (comp.) *Escarabeidos de Latinoamérica: Estado del conocimiento. Monografías Tercer Milenio S.E.A.* (3):67-74.
- GORDON, R., 1983. Studies on the genus *Aphodius* of the United States and Canada (Coleoptera:Scarabaeidae). VII. Food and habitat; distribution; key to eastern species. *Proc. Entomol. Soc. Wash.*, 85(4): 633-652.
- GREENHAM, P., 1972. The effects of the variability of cattle dung on the multiplication of the bushfly (*Musca vetustissima* Walker). *J. Anim. Ecol.* 41: 153-156.

- GROSFILLEY A. & G. BUISSON, 1982. Données sur les activités locomotrices circadiennes d'un insecte Scarabaeidae coprophage, *Geotrupes setercorosus*. Comptes rendus des séances de la Société de Biologie, 176 (2):55-60.
- GROSMAN, G.; P. MOYLE & J. WHITTAKER Jr. (1982). Stochasticity in structural and functional characteristics of an Indiana stream fish assemblage: a test of community theory. The American Naturalist 120: 423 – 454.
- GUTIÉRREZ, R., 1940. Contribuciones al estudio de los Scarabaeidae chilenos. La subfamilia Scarabaeinae. Rev. Chilena Hist. Nat. 44:275-280.
- GUTIÉRREZ, J.; A. MACQUEEN & L. BRUN, 1988. Essai d'introduction de quatre espèces de bousiers Scarabaeinae en Nouvelle Calédonie et au Vanuatu. Acta Oecol. Oecol. Appl. 9(1): 39-53.
- HAFERNIK, J., 1992. Threats to invertebrate biodiversity: implications for conservation strategies : 171-196. P. Fiedler & S. Jain editors. Conservation biology. Chapman & Hall. New York.
- HAFERNIK, J., 1992. Tropical forests: Their richness in Coleoptera and other arthropod species. The Coleopterists' Bulletin 36: 74-75.
- HAFEZ, M., 1939. Some ecological observations on the insect fauna of dung. Bull. Soc. Fouad I Ento., 23: 241-287.
- HAFEZ, M., 1939. The life history of *Aphodius lividus* Oliv. (Coleoptera:Scarabaeidae). Bull. Soc. Fouad 1er. d'Ento., 23:288-300.
- HAIRSTON, N., 1981. An experimental test of a guild: salamander competition. Ecology 62: 65-72.
- HALFFTER, G., 1958. Dos nuevos géneros de Canthonini (Col., Scarabaeidae). Cincia (Mex.), XVII (10-12):207-212.
- HALFFTER, G., 1959. Etología y paleontología de Scarabaeinae (Coleoptera, Scarabaeidae). Cincia, 19 (8-10):165-178.
- HALFFTER, G., 1961. Monografía de las especies norteamericanas del género *Canthon* Hoffsg. (Coleopt., Scarab.). CIENCIA, 22 (9-12):225-253.
- HALFFTER, G., 1972. Elements anciens de l'entomofaune Neotropical: Ses implications Intercontinentales au Cours du Mesozoique. 17<sup>th</sup>. Congr. Int. Zool., Monte-Carlo 1:1-40.
- HALFFTER, G., 1976. Distribución de los insectos en la zona de transición mexicana. Relaciones con la entomofauna de norteamérica. Folia Entomol. Mex., 35:1-64.
- HALFFTER, G., 1977. Evolution of nidification in the Scarabaeinae (Coleoptera, Scarabaeidae). Quaestiones Entomologicae 13:231-253.
- HALFFTER, G., 1982a. Evolved relations between reproductive and subsocial behaviors in Coleoptera: 164-169. En M.D.Bree., C .D. Michener & H.E. Evans (eds.). The Biology of Social Insects. Westview Press. Boulder, Colorado.
- HALFFTER, G., 1982b. The nesting behaviour of dung beetles. An Ecological and Evolutionary Approach. Mexico, D. F.: Instituto de Ecología.
- HALFFTER, G., 1991a. Feeding, bisexual cooperation and subsocial behavior in three groups of Coleoptera: 281-296. En: M. Zunino, X. Bellés & M. Blas, (eds.). Advances in Coleopterology. Barcelona: Asociación Europea de Coleopterología.
- HALFFTER, G., 1991b. Historical and ecological factors determining the geographical distribution of beetles (Coleoptera: Scarabaeidae: Scarabaeinae). Folia Entomol. Mex. 82:195-238.
- HALFFTER, G., 1997. Subsocial behavior in Scarabaeinae beetles pp. 237-259. En J. Choe & B. Crespi (eds.). The Evolution of Social Behavior in Insects and Arachnids. Princeton University Press.

- HALFFTER, G., 1998a. A strategy for measuring landscape biodiversity. *Biology International*, 38:3-17.
- HALFFTER, G., 1998b. Una estrategia para medir la biodiversidad a nivel de paisaje . In G. Halffter (Comp.). *La Diversidad Biológica de Iberoamérica*. Vol.II. *Acta Zool., Mex.* (n.s.). Número especial :3-18.
- HALFFTER, G. & L. ARELLANO, 2002. Response of dung beetle diversity to human-induced changes in a tropical landscape. *Biotropica* 34(1):144-154.
- HALFFTER, G. & W. EDMONDS, 1981. Evolución de la nidificación y de la cooperación bisexual en Scarabaeinae. *An. Esc. Nac. Cienc. Biológ. México* (25):117-144.
- HALFFTER, G. & W. EDMONDS, 1982. The Nesting Behavior of Dung Beetles (Scarabaeinae). *An Ecological and Evolutive Approach*. Instituto de Ecología, México.D.F.176pp.
- HALFFTER, G. & M. FAVILA, 1993. The Scarabaeinae (Insecta: Coleoptera) an animal group for analyzing, inventorying and monitoring biodiversity in tropical rainforest and modified landscapes. *Biology International* 27:15-21.
- HALFFTER, G. & E. FAVILA & L. ARELLANO, 1995. Spatial distribution of three groups of Coleoptera along an altitudinal transect in the Mexican transition zone and its biogeographical implications. *ELYTRON*, 9: 151-185.
- HALFFTER, G., M. FAVILA & V. HALFFTER, 1992. A comparative studied of the structure of scarab guild in Mexican tropical rain forests and derived ecosystems. *Folia Entomológica Mexicana* 84:131-156.
- HALFFTER, G. & V. HALFFTER, 1989. Behaviour evolution of the non-rolling roller beetles (Coleoptera: Scarabaeidae: Scarabaeinae). *Acta Zool. Mex.* (n.s) 32:1-53.
- HALFFTER, G.; V. HALFFTER & C. HUERTA, 1983. Comportement sexuel et nidification chez *Canthon cyanellus cyanellus* Le Conte (Col. Scarabaeidae). *Bull. Soc. Ento. France.*, 88:585-594.
- HALFFTER, G. & A. MARTÍNEZ, 1966. Revisión monográfica de los Canthonina americanos (Ia. Parte). *Rev. de la Soc. Mexicana de Hist. Nat.* XXVII:89-175.
- HALFFTER, G. & A. MARTÍNEZ, 1967. Revisión monográfica de los Canthonina americanos (Coleoptera, Scarabaeidae), 2ª Parte. *Revista de la Sociedad Mexicana de Historia Natural*. 28: 79-117
- HALFFTER, G. & A. MARTÍNEZ, 1968. Revisión monográfica de los Canthonina americanos (Coleoptera, Scarabaeidae) 3ª. Parte. *Rev. de la Soc. Mexicana de Hist. Nat.* XXIX:209:299.
- HALFFTER, G. & A. MARTÍNEZ, 1977. Revisión monográfica de de los Canthonina americanos, IV parte. Clave para géneros y subgéneros. *Folia Entomológica Mexicana* 38:29-107.
- HALFFTER, G. & E. MATTHEWS, 1966. The natural history of dung beetles of the subfamily Scarabaeinae (Coleoptera, Scarabaeidae). *Folia Entomol. Mex.*, 12-14:1-32.
- HALFFTER, G. & E. MATTHEWS, 1971. The natural history of dung beetles. A supplement on associated biota. *Rev. Latinoamer. Microbiol.* 13:147-164.
- HAMMER, O., 1941. Biological and ecological investigations on flies associated with pasturing cattle and their excrement. *Repr. From: Vidensk. Medd. Dansk naturh. Foren.*, 105: 1941-1942.
- HAMMOND, P., 1995. Practical approaches to the estimation of the extent of biodiversity in species groups. In D. Hawksworth (Ed.). *Biodiversity: Measurement and Estimation*: 119-136. Chapman and Hall.

- HANCOX, M., 1991. The insect fauna of badger dung. *Entomologist's Monthly Magazine*, 127:251.
- HANLON, R. & J. ANDERSON, 1980. influence of macroarthropod feeding activities on microflora in decomposing oak leaves. *Soil Biol. Biochem.* 21:255-261.
- HANSKI, I., 1980a. Movement patterns in dung beetles and in the dung fly. *Anim. Behav.*, 28:953-964.
- HANSKI, I., 1980b. Patterns of beetle succession in droppings. *Ann. Zool. Fenn.*, 17:17-26.
- HANSKI, I., 1980c. Spatial variation in the timing of the seasonal occurrence in coprophagous beetles. *Oikos*, 34: 311-321.
- HANSKI, I., 1980d. The community of coprophagous beetles (Coleoptera, Scarabaeidae and Hydrophilidae) in northern Europe. *Annales Entomologici Fennici* 46: 57-73.
- HANSKI, I., 1981. Coexistence of competitors in patchy environment with and without predation. *Oikos* 37: 306 - 312.
- HANSKI, I., 1982a. Dynamics of regional distribution: the core and satellite species hypothesis. *Oikos* 37: 306 – 312.
- HANSKI, I., 1982b. Communities of bumblebees: testing the core-satellite hypothesis. *Annales Zoologici Fennici* 19: 65 – 73.
- HANSKI, I., 1983. Distributional ecology and abundance of dung and carrion-feeding beetles (Scarabaeidae) in tropical rain forests in Sarawak, Borneo. *Acta Zoologica Fennica*, 167:1-45.
- HANSKI, I., 1986. Individual behaviour, population dynamics and community structure of *Aphodius* (Scarabaeoidea) in Europe. *Acta Oecologica Oecol. Gener.*, 7(2): 171-187.
- HANSKI, I., 1987a. Colonization of ephemeral habitats. En: Gray, A.; M. Crawley & P. Edwards (eds.), *Colonization, Succession and Stability*. Blackwell Scientific Publications, Oxford: 155-185.
- HANSKI, I., 1987b. Nutritional ecology of dung and carrion feeding insects. In Sanky & Rodríguez (eds.) *Nutritional ecology of soil arthropods*: 837-884.
- HANSKI, I., 1987c. Cross-correlation in population dynamics and the slope of spatial variance-mean regressions. *Oikos*. 50:148-151.
- HANSKI, K., 1989. Dung Beetles. In: *Ecosystems of the World, 14b, Tropical Forests*: 489-511 (H. Lieth & J. Wagner, Eds.). Elsevier, Amsterdam.
- HANSKI, I., 1991a. North temperate dung beetles. Págs. 75-96 en I. Hanski & Y. Cambefort (eds.), *Dung Beetle Ecology*. Princeton University Press, Princeton, NJ, 481pp.
- HANSKI, I., 1991b. The dung insect community. In. HANSKI, I. & Y. CAMBEFORT (eds.). *Dung beetle ecology*: 5-21. Princeton University Press, Princeton.
- HANSKI, I., 1991c. Single-species metapopulation dynamics: concepts, models and observations. *Biological Journal of the Linnean Society* 42: 17 – 38.
- HANSKI, I., 1991d. Epilogue. In: Hanski, I. & Y. Cambefort (eds.), *Dung beetle ecology*: 366 -371. Princeton University Press, Princeton.
- HANSKI, I. & Y. CAMBEFORT, 1991a. Resource partitioning. In: Hanski I & Y. Cambefort (eds.), *Dung Beetle Ecology*: 330-349. Princeton University Press, Princeton, NJ, 481 pp.
- HANSKI, I. & Y. CAMBEFORT, 1991b. Species Richness: 350-365. In.: Hanski, I. & Y. Camefort (eds.), *Dung beetles ecology*. Princeton University Press, Princeton. University Press. New Jersey.

- HANSKI, I. & Y. CAMBEFORT, 1991c. Competition in dung beetles : 305-329. In: Hanski, I. & Y. Cambefort (Eds.). *Dung beetle ecology*. Princeton University Press, New Jersey.
- HANSKI, I. & Y. CAMBEFORT, 1991d. Spatial Processes, pp. 283-304. In: Hanski, I. & Y. Cambefort (Eds.). *Dung beetle ecology*. Princeton University Press. New Jersey.
- HANSKI, I. & H. KOSKELA, 1977. Niche relations among dung-inhabiting beetles. *Oecologia* (Berlin), 28:203-231.
- HANSKI, I.; J. KOUKI & A. HALKKA, 1993. Three explanations of the positive relationship between distribution and abundance of species. In: R. Ricklefs & D. Schluter (eds.), *Species diversity in ecological communities: historical and geographical perspectives*: 108 – 116. The University of Chicago Press, Chicago.
- HANSKI, I. & J. KRIKKEN, 1991. dung beetles in tropical forest in Southeast Asia: 179-197. In L. Hanski & . Cambefort (eds.), *Dung beetle ecology*. Princeton University Press, Princeton, NJ.
- HANSKI, I. & S. KUUSELA, 1977. An experiment on competition and diversity in the carrion fly community. *Annales Entomologici Fennici* 43:108-115.
- HANSKI, I. & S. KUUSELA, 1993. Dung beetle communities in the Aland archipelago. *Acta Entom. Fenn.*, 42:36-42.
- HANSKI, I. & J. NIEMELÄ, 1990. Elevational distribution of dung and carrion beetles in northern Sulawesi: 145-152. In W. Knight & J. Holloway (eds.), *Insects and the rain forest of Southeast Asia (Wallacea)*. The Royal Entomological Society, London.
- HARGRAVE, B., 1976. Invertebrate faeces in sediments: 301-321. In. J. ANDERSON & A. MAC FADYEN (eds.), *The role of terrestrial and aquatic organisms in decomposition processes*. Blackwell Scientific Publications, Oxford.
- HARPER, J. & J. WEBSTER, 1964. An experimental analysis of the coprophilous fungus succession. *Trans. Br. Mycol. Soc.* 47: 511-530.
- HAROLD, E. von, 1867. Nachtrag zur Bearbeitung der Gattung *Canthidium*. *Col. Hefte*, 2:60-93.
- HAROLD, E. von, 1867. Diagnosen neuer Coprophagen. *Col. Hefte*, vol. 1:76-83
- HAROLD, E. von, 1867. Diagnosen neuer Coprophagen. *Col. Hefte*, vol. 2: 94-100.
- HAROLD, E. von, 1968. Diagnosen neuer Coprophagen. *Col. Hefte*, vol. 4: 79-56.
- HARRIS, R; K. ONAGA; R. BLUME; J. ROTH & J. SUMMERLIN, 1982. Survey of beneficial insects in undisturbed cattle dropping on Ohau, Hawaii. *LProc. Haw. Ent. soc.* 24(1):91-95.
- HARRIS, L.; T. HOCTOR & S. GERGEL, 1996. Landscape processes and their significance to biodiversity conservation. In. O. Rhodes; R. Chesser & M. Smith (Eds.). *Population Dynamics in Ecological Space and Time*. The University of Chicago Press. Chicago: 319-347.
- HATA, K. & D. EDMONDS, 1983.. Structure and functional of the mandibles of adult dung beetle (Coleoptera: Scarabaeidae). *Int. J. Insect Morphol. Embryol.* 12: 1-12.
- HEIJERMAN, TH., 1990. Seasonal changes in the relative abundance of some dung beetle species in faeces of the wild boar and mufﬂon (Coleoptera:Scarabaeoidea). *Ent. Ber.*, Amst., 50:81-86.
- HEINRICH, B. & G. BARTHOLOMEW, 1979a. The ecology of the African dung beetle. *Scientific American*, 235: 118-126.

- HEINRICH, B. & G. BARTHOLOMEW, 1979b. Roles of endothermy and size in inter and intraspecific competition for elephant dung in an African dung beetle, *Scarabaeus laevistriatus*. *Physiol. Zool.* 52: 484-496.
- HEINRICH, B. & G. BARTHOLOMEW, 1980. Ecología de los escarabajos estercoleros africanos. *Investigación y Ciencia* 40:70-78.
- HERNÁNDEZ-MARTÍNEZ, G. & I. MARTÍNEZ, 2003. Desarrollo larval de *Canthon cyanellus cyanellus* Leconte, 1859 (Coleoptera: Scarabaeidae). *Acta Zoológica Mexicana* (n.s.) 89: 185-200.
- HERZNER, G., 2000. Variables elterliches Investment und phaenotypische Plastizitaet des Dungkaefers *Onthophagus taurus* Schreber, 1759 (Coleoptera: Scarabaeidae). Diplomarbeit, Julius-Maximilian University Wuerzburg, Germany. 67pp.
- HIDALGO, J. & A. CÁRDENAS, 1996. Selección trófica de algunos *Onthophagus* Latreille, 1802 ibéricos (Coleoptera: Scarabaeidae). *ELYTRON*, 10:89-105.
- HILL, M., 1973a. Diversity and evenness: a unifying notation and its consequences. *Ecology*, 54: 427-432.
- HILL, M., 1973b. Reciprocal averaging: an eigenvector method of ordination. *J. Ecol.* 61: 237-249.
- HILL, M., 1974. Correspondence analysis: a neglected multivariate method. *J. R. Statist. Soc., Ser. C.* 23: 340-354.
- HILL, M., 1977. An evenness statistic based on the abundance-weighted variance of species proportions. *Oikos*, 79: 413-416.
- HIRSCHBERGER, P., 1999. Larval population density affects female weight and fecundity in the dung beetle *Aphodius ater*. *Ecol. Entomol.*, 24:316-322.
- HIRSCHBERGER, P. & D. NAVINA, 1996. Oviposition of the dung beetle *Aphodius ater* in relation to the abundance of yellow dungfly larvae (Scatophaga stercoraria). *Ecol. Entomol.*, 21:352-357.
- HOFFMANN, C., 1935. Biological notes on *Atenius cognatus* (Lec.), a new pest of golf green in Minnesota (Scarabaeidae, Coleoptera). *Journal of Economic Entomology*, 28:666-667.
- HOFFMANNSEGG, J. von, 1817. Entomologische Bemerkungen bei Gelegenheit der Abhandlungen über amerikanische Insecten... *Zool. Mag.*, 1:8-56. (From Horn.).
- HOLLOWAY, J.; A. KIRK-SPRIGGS & CHEY VUN KHEN, 1992. The response of some rain forest insect groups to logging and conversion to plantation. *Philosophical Transactions Royal Society, London B*, 335: 425-436.
- HOLTER, P., 1974. Food utilization of dung-eating *Aphodius* larvae (Scarabaeidae). *Oikos* 25:71-79.
- HOLTER, P., 1975. Energy budgets of a natural population of *Aphodius* larvae (Scarabaeidae). *Oikos* 26: 177-186.
- HOLTER, P., 1979a. Effect of dung-beetles (*Aphodius* spp.) and earthworms on the disappearance of cattle dung. *Oikos*, 32:393-402.
- HOLTER, P., 1979b. Abundance and reproductive strategy of the dung beetle *Aphodius rufipes* (L.) (Scarabaeidae). *Ecol. Entomol.*, 4:317-326.
- HOLTER, P., 1982. Resource utilization and local coexistence in a guild of scarabaeid dung beetles (*Aphodius* spp.). *Oikos*, 39: 213-227.
- HORTAL-MUÑOZ, J.; F. MARTÍN-PIERA & J. LOBO, 2000. Dung beetles geographic diversity variation along a Western Iberian latitudinal transect (Coleoptera, Scarabaeidae). *Ann. Entomol. Soc. Am.* 93(2):235-243.

- HOSOGI, Y., HAYAKAWA, H., SHIMONISHI, K. & MIYAO, M., 1979, Studies on the utilization of dung beetles for the management of pasture and pasturage sanitation. T. Life history of *Aphodius elegans* All., 1847, with special reference to its oviposition and larval growth. Bull. Kochi Pref. Livestock Exp. Stat., 10:23-35.
- HOULDING, B.; T. RIDSDILL-SMITH & W. BAILY, 1991. Injectable abamectin causes a delay in scarabaeinae dung beetle egg-laying in cattle dung. Aust. Vet. J., 68: 185-186.
- HOUSTON, K. & P. MCINTYRE, 1985. The daily onset of flight in the crepuscular dung beetle *Onitis alexis*. Entomologia Experimentalis et applicata, 39:223-232.
- HOWARD, L., 1900. A contribution to the study of the insect fauna of human excrement. Proc. Wash. Acad. Sci. Sci. e:541-604.
- HOWDEN, H., 1955. Biology and taxonomy of North American beetles of the subfamily Geotrupinae with revisions of the genera *Bolbocerosoma*, *Eucanthus*, *Geotrupes* and *Peltotrupes* (Scarabaeidae). Proceedings of the United States Natural Museum, 104: 151-319.
- HOWDEN, H., 1967. Mexican Geotrupini: A new species of *Geotrupes* and description of the larva of *Ceratotrupes* (Coleoptera: Scarabaeidae). The Canadian Entomologist, 99: 1003-1007.
- HOWDEN, H., 1982. Larval and adult characters of *Frickius* Germain, its relationship to the Geotrupini, and a phylogeny of some major taxa in the Scarabaeoidea (Insecta: Coleoptera). Canadian Journal of Zoology, 60 (11): 2713-2724.
- HOWDEN, H., 1985. A revision of the Australian beetle genera *Bolbeaus* Howden & Cooper, *Blackbolbus* Howden & Cooper, and *Boborhachium* Boucomont (Scarabaeidae: Geotrupinae). Australian Journal of Zoology (Suppl. Ser.), 111:1-179.
- HOWDEN, H. & GILL, B., 1987. New species and records of Panamanian and Costa Rican Scarabaeinae (Coleoptera: Scarabaeidae). The Coleopterists Bulletin 41:201-224.
- HOWDEN, H. & GILL, B., 1993. Mesoamerican *Onthophagus* Latreille in the *Dicranius* and *Mirabilis* species groups (Coleoptera: Scarabaeidae). The Canadian Entomologist 125: 1091-114.
- HOWDEN, H. & V. NEALIS, 1975. Effects of clearing in a tropical rain forest on the composition of the coprophagous scarab beetle fauna. Biotropica, 7 (2): 77-83.
- HOWDEN, H. & S. PECK, 1986. adult habits, larval morphology, and phylogenetic placement of *Taurocerastes patagonicus* Philippi (Scarabaeidae: Geotrupinae). Canadian Journal of Zoology (Suppl. Ser.), 50: 1-50.
- HOWDEN, H. & C. SCHOLTZ, 1986. Changes in a Texas beetle community between 1975 and 1985 (Coleoptera: Scarabaeidae, Scarabaeinae). Coleopt. Bull. 40: 313-316.
- HOWDEN, H. & O. YOUNG, 1981, Panamanian Scarabaeinae: taxonomy, distribution and habits (Coleoptera, Scarabaeidae). Contributions of the American Entomological Institute. (Ann. Arbor, Michigan) 18: 1-204.
- HUERTA, C.; S. ANDUAGA & G. HALFFTER, 1981. Relaciones entre nidificación y ovario en *Copris* (Coleoptera, Scarabaeidae, Scarabaeinae). Folia Entomológica Mexicana 47:139-170).
- HUERTA, C. & G. HALFFTER, 2000. Factores involucrados en el comportamiento subsocial de *Copris* (Col.: Scarabaeidae: Scarabaeinae). Folia Entomol. Mex. 108:95-120.

- HUERTA, C.; G. HALFFTER; V. HALFFTER & R. LÓPEZ, 2003. Comparative analysis of reproductive and nesting behavior in several species of *Erystermus Dalman* (Coleoptera: Scarabaeinae: Eurysternini). *Acta Zool.Mex.* (n.s.) 88:1-41.
- HUGHES, R. & J. WALKER, 1970. The role of food in the population dynamics of the Australian bushfly. In A. Watson, ed. *Animal Populations in Relation to Their Food Resources*. Blackell. Oxofr. U.K.: 255-269.
- HULLEY, P., 1983. A survey of flies breeding in poultry manure, and their potential enemies. *J. Entomolo. Soc. South Afr.* 46:37-47.
- HUNT, J., S. KOTIAHO & J. TOMKINS, 1999. Dung pad residence time covaries with male morphology in the dung beetle *Onthophagus Taurus*. *Ecological Entomology* 24: 174-180.
- HUNT, J. & L. SIMMONS, 1998. Patterns of parental provisioning covary with male morphology in a horned beetle (*Onthophagus taurus*) (Coleoptera: Scarabaeidae). *Behavioural Ecology and Sociobiology* 42: 447-451.
- HUNT, J. & L. SIMMONS, 2000. Maternal and paternal effect on offspring phenotype in the dung beetle *Onthophagus Taurus*. *Evolution* 54: 936-941.
- IABLOKOV-KHNZORIAN, S., 1977. Über die Phylogeni der Lamellicornia (Insecta: Coleoptera). *Entomologische Abhandlungen*, 41(5):135-199.
- ILLIGER, J., 1798. In Kugelann, Verzeichniss der Käfer Preussens, ausgearbeitet von Illiger, 510pp. Halle. (From. Horn.).
- IVES, A., 1988. Aggregation and the coexistence of competitors. *Annales Zoologici Fennici* 25: 75 – 88.
- JAMES, F. & C. McCULLOCH, 1990. Multivariate analysis in ecology and systematics: Panacea or Pandora's Box?. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 1990. 21: 129-166.
- JANNEL, R. & R. PAULIAN, 1944. Morphologie abdominale des Coléoptères et systématique de l'ordre. *Revue Française d'Entomologie*, 11(2): 65-110.
- JANNEL, R., 1949. Ordre des Coléoptères. In *Traité de Zoologie*, IX (Masson et Cie. Eds.): 1013-1015.
- JANSSENS, A., 1946. Contribution à l'étude des coléoptères lamellicorns coprophages. XI. Table synoptique et essai de classification pratique des Scarabaeidae laparosticti. *Bulletin du Musée d'Histoire Naturelle de Belgique*, 22(12):1-13, 1 fig.
- JANSSENS, A., 1949. Contribution à l'étude des Coléoptères Lamellicornes. Table synoptique et essai de classification pratique des Coléoptères Scarabaeidae. *Bulletin du Musée Royal d' Histoire Naturelle de Belgique*, 25(15): 1-30.
- JANSSEN, A., 1950. *Manuel du chasseur d'insectes*. Ouvrage édité par le Patrimoine de l'Institut Royal des Sciences Naturelles de Belgique.
- JANZEN, D., 1983. Seasonal change in abundance of large nocturnal dung beetles (Scarabaeidae) in a Costa Rica deciduous forest and adjacent horse pasture. *Oikos* 41: 274-283.
- JAY-ROBERT, P.; J. LOBO & J. LUMARTE, 1997. Elevational turnover and species richness variation in European mountain dung beetle assemblages. *Arctic Alpine Res.* 29(2): 196-205.
- JERATH, M.L. 1960. Notes on larvae of nine genera of Aphodiinae in the United States (Coleoptera: Scarabaeidae). *Proc. U.S. Nat. Mus.*, 111: 43-94.
- JONES, C.; J. LAWTON & M. SHACHAK, 1994. Organisms as ecosystem engineers. *Oikos* 69: 373-386.

- JUDULIEN, F., 1899. Quelques notes sur plusieurs coprophages de Buenos Aires. *Revista del Museo de La Plata (Argentina)*, 9:371-380.
- KARRER, M., 1991. Vergleichende Untersuchungen zum Abbau natürlich abgesetzter und künstlich ausgelegter Rinderfladen auf der Weide. Diss. Agr., München-Weihenstephan.
- KAYAK, A., 1974. Análisis of a sheep pasture ecosystem in the Pieniny mountains (the Carpathians). XVII. Analysis of the transfer of carbon. *Ekol.Pol*, 22:711-732.
- KABIR, S.; A. KABIR & M. MAJUNDER, 1990. relative abundance and species composition of some dung beetles (Coleoptera:Scarabaeinae) in Bangladesh. *Medical and Veterinary Entomology*, 4:439-443.
- KAWANISHI, C.; C. SPLITTSTOESSER; H. TASHIRO & K. STEINKRAUS, 1974. *Ataenius spretulus*, a potentially important turf pest, and its associated milky disease bacterium. *Environ. Entomol.* 3: 177-181.
- KESSLER, H., & E. BALSBAUGH, 1972. Succession of adult Coleoptera in bovine manure in East Central South Dakota. *Ann. Entomol. Soc. Amer.*, 65: 1333-1336.
- KEY, R., 1981. Cluster analysis of dung inhabiting beetle communities from different altitudes in Jostedal, South–West Norway. *Fauna norv. Ser. B* 29:24-33.
- KINGSTON, T., 1977. Natural manuring by elephants in the Tsavo Natural Park, Kenya. Ph.D. dissertation. Oxford University. Oxford. England.
- KINGSTON, T. & M. COE, 1977. The biology of a giant dung-beetle (*Heliocopris dilloni*) (Coleoptera: Scarabaeidae). *J. Zool.* 181: 243-263.
- KLEIN, B., 1989. Effects of forest fragmentation on dung and carrion beetle communities in central Amazonia. *Ecology* 70(6): 1715-1725.
- KLEMPERER, H., 1982a. Normal and atypical nesting behaviour of *Copris lunaris* (L.): comparison with related species (Coleoptera, Scarabaeidae). *Ecological Entomology*. 7:69-83.
- KLEMPERER, H., 1982b. Parental behaviour in *Copris lunaris* (L.) (Coleoptera,Scarabaeidae): effect of the brood on parental care and oviposition. *Physiological Entomology*.8:393-402.
- KLEMPERER, H., 1983a. The evolution of parental behaviour in Scarabaeinae (Coleoptera: Scarabaeidae): and experimental approach. *Ecological Entomology* 8:49-59.
- KLEMPERER, H., 1983b. Brood ball construction by the non-brooding Coprini *Sulcophanaeus carnifex* and *Dichotomius torulosus* (Coleoptera, Scarabaeidae). *Ecol. Ento.*, 8:61-68.
- KLEMPERER, H., 1986. Life history and parental behaviour of a dung beetle from neotropical rainforest, *Copris laeviceps* (Coleoptera, Scarabaeidae, Scarabaeinae). *Journal of Zoology. London. (A)*. 209:319-326.
- KNEIDEL, K., 1985. Pat chiness, aggregation, and the coexistence of competitors for ephemeral resources. *Ecological Entomology* 10: 441 - 448.
- KOHLMANN, B, 1991. Dung beetles in subtropical north America. En. Hanski, I & Y. Cambefort (Eds.). *Dung Beetle Ecology*. Princenton University Press : 116-132.
- KOHLMANN, B. & M. MORÓN, 2003. Análisis histórico de la clasificación de los Coleoptera Scarabaeoidea o Lamellicornia. *Acta Zoológica Mexicana (n.s.)* 90: 175-280.
- KOHLMANN, B. & S. SÁNCHEZ, 1984. Structure of a Scarabaeinae community: a numerical-behavioural study (Coleoptera: Scarabaeinae). *Acta Zool. Mex. (n.s.)*,2:1-27.

- KOSKELA, H., 1972. Habitat selection of dung inhabiting staphylinids (Coleoptera) in relation to age of the dung. *Ann. Zool. Fennici*, 9:156-171.
- KOSKELA, H., 1979. Patterns of diel flight activity in dung inhabiting beetles: an ecological analysis. *Oikos*, 33: 419-439.
- KOSKELA, H. & I. HANSKI, 1977. Structure and succession in a beetle community inhabiting cow dung. *Ann. Zool. Fennici*, 14: 204-223.
- KRELL, F. & F. KRÄMER, 1997. Dung beetles (Coleoptera, Scarabaeoidea) feeding on diplopod carcasses. *Proceedings of the XXI International Congress of Entomology, Firenze*: 546.
- KREMEN, C., 1994. Biological inventory using target taxa: A case study of the butterflies of Madagascar. *Ecological Applications* 4: 407-422.
- KREMEN, C.; R. COLWELL; T. ERWIN; D. MURPHY; R. NOSS & M. SANJAYAN, 1993. Terrestrial arthropod assemblages: their use in conservation planning. *Conservation Biology* 7: 796-808.
- KRÜGER, K. & C. SCHOLTZ, 1995. The effect of ivermectin on the development and reproduction on the dung-breeding fly *Musca nevillei* Kleynhans (Diptera, Muscidae). *Agriculture, Ecosystems and Environment* 53: 13-18.
- KRÜGER, K. & C. SCHOLTZ, 1997. Lethal and sublethal effects of ivermectin on the dung-breeding beetles *Euoniticellus intermedius* (Reiche) and *Onitis alexis* Klug (Coleoptera, Scarabaeidae). *Agriculture, Ecosystems and Environment* 61: 123-131.
- KURCHEVA, G., 1960. The role of invertebrates in the decomposition of oak leaf litter. *Pocvovedene* 4: 16-23.
- KURIS, A., & LAFFERTY, K., 1994. Community structure: larval trematodes in snail hosts. *Annual Review of Ecology and Systematics* 25: 189 - 217.
- LAMBOURNE, L. & T. REARDON, 1962. use of "seasonal" regression in measuring feed intake of grazing animals. *Nature* 196: 961-962.
- LANDIN, B., 1961. Ecological studies on dung beetles. *Opusc. Entom. Supp.*, 19: 1-228.
- LANDIN, B., 1968. The diel flight activity in dung inhabiting beetles: an ecological analysis. *Oikos*, 33: 419-439.
- LANDSBERG, J.; S. LAVOREL & J. STOL, 1999. Grazing response groups among understorey plants in arid rangelands. *Journal of Vegetation Science* 10: 683-696.
- LANSSEN, K., 1971. Danish endocoprophilous fungi, and their sequence of occurrence. *Bot. Tidsskr.* 66: 1-32.
- LATREILLE, P., 1802. *Histoire Naturelle, Générale et Particulière des Crustacés et des Insectes. Familles naturelles des Genres*, vol. 3. Dufart. Paris. 387 pp.
- LATREILLE, P., 1804. tableau méthodique des Insectes. En: *Nouveau Dictionnaire d'Histoire Naturelle...*, vol. 24. Tableaux méthodiques d'histoire naturelle. Deterville. Paris: 129-200.
- LATREILLE, P., 1807. *Genera crustaceorum et insectorum ...*, vol.2: 280pp; vol.3: 258pp. Paris.
- LAVELLE, P., 1983. The soil fauna of tropical savannas. II. The earthworms pp. 485-504. In: F. Bourlière (ed.) *Tropical Savannas*. Elsevier.
- LAVELLE, P., 1997. Faunal activities and soil processes: Adaptive strategies that determine ecosystem function. *Adv. Ecol. Res.* 24:93-132.
- LAVELLE, P., D. BIGNELL; M. LEPAGE; V. WOLTERS; PL ROGER; P. INESON; O. HEAL & S. GHILLION, 1997. Soil function in a changing world: The role of invertebrate ecosystem engineers. *Eur. J. Soil Biol.* 33: 159-193.

- LAVELLE, P.; E. BLANCHART; A. MARTIN; A. PAIN & S. MARTIN, 1992. Impact of soil fauna on the properties of soils in the humid tropics: 157-185. In: R. Lal & P. Sánchez (eds.) Myths and science of soils in the tropics. SSSA Special Publication n°. 29. Madison.
- LAVELLE, P.; E. BLANCHART; A. MARTIN; S. MARTIN; A. SPAIN; F. TOUTAIN; I. BAROIS & R. SCHAEFER., 1993. A hierarchical model for decomposition in terrestrial ecosystems: Application to soils of the humid tropics. *Biotropica*, 25: 130-150.
- LAVELLE, P.; M. DANGERFIELD; C. FRAGOSO; V. ESCHENBRENNER; D. LÓPEZ-HERNÁNDEZ; B. PASHANASI & L. BRUSSAARD, 1994. The relationship between soil macrofauna and tropical soil fertility. Pp. 137-169. In : P. WOOPER & M. SWIFT (eds.). The biological management of tropical soil fertility. John Wiley & Sons, Chichester.
- LAVOREL, S.; S. McINTYRE & K. GRIGULIS, 1999. Plant response to disturbance in a Mediterranean grassland: How many functional groups? *Journal of Vegetation Science* 10: 661-6672.
- LAWRENCE, B., 1954. The larval inhabitants of cow pats. *J. Anim. Ecol.*, 23: 234-260.
- LAWRENCE, J. & E. BRITTON, 1991. Insects of Australia. Coleoptera, 2 vols. CSIRO. Canberra. 1.137 pp.
- LAWRENCE, J. & NEWTON, A. Jr., 1982. Evolution and classification of beetles. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 13:261-290.
- LAWRENCE, J. & NEWTON, A. Jr., 1995. Families and subfamilies of Coleoptera (with selected genera, notes, references and data on family-group names). En: *Biology, Phylogeny, and Classification of Coleoptera. Papers Celebrating the 80<sup>th</sup>. Birthday of Roy a. Crowson.* Pakaluk, J. & Slipinski, S.A. (Eds.). Muzeum I Instytut Zoologii PAN. Warszawa: 779-1006.
- LAWRENCE, J.; A. SLIPINSKI & J. PAKALUK, 1995. From Latreille to Crowson: a history of the higher-level classification of beetles. En: *Biology, Phylogeny and Classification of Coleoptera. Papers Celebrating the 80<sup>th</sup> Birthday of Roy A. Crowson.* Pakaluk, J. & Slipinski, S.A. (Eds.). Muzeum I Instytut Zoologii PAN. Warszawa: 779-1006.
- LAWTON, J. & K. GASTON, 1989. Temporal patterns in the herbivorous insects of bracken: a test of community predictability. *Journal of Animal Ecology* 58: 1021 – 1034.
- LEE, J. & Y. PENG, 1982. Influence of manure availability and nesting density on the progeny size of *Onthophagus gazella*. *Envir. Entom.* 11(1):38-41.
- LEVINS, R., 1968. *Evolution in Changing Environments.* Princeton University Press. Princeton, NJ.
- LINNAEUS, C., 1758. *Systema Naturae per Regna Tria Naturae, secundum Classes, Ordines, Genera, Species, cum Characteribus, differentiis, synonymis, locis.* Ed. Decima, reformata. Vol. 1. L. Salvii. Holmiae. 824 + iii pp.
- LIZARRALDE DE GROSSO, M.; M. CHANI POSSE & A. TERÁN, 1998. Riqueza estacional de la insectofauna en estiércol de la cuenca Tapia-Trancas, provincia de Tucumán. *Res. IV congreso argentino de entomología*: 49.
- LOBO, J., 1982. Los Scarabaeoidea (Col.) coprófagos del Alto Valle del Alberche. *Memoria de Licenciatura.* Universidad Autónoma de Madrid. 208pp. (Inédita).
- LOBO, J., 1985. Algunos datos y observaciones sobre la influencia del origen del excremento en la estructura de las comunidades de Scarabaeoidea (Col.) coprófagos. *Bol. Soc. port. Entom.*, 3 (1):45-55.

- LOBO, J., 1991. Coleópteros coprófilos, temperatura ambiental y pérdidas de peso en heces de vacuno (Coleoptera). *Elytron*, 5:257-269.
- LOBO, J., 1992a. Microsucesión de insectos en heces de vacuno: influencia de las condiciones ambientales y relación entre los grupos tróficos. *Graellsia*, 48:71-85.
- LOBO, J., 1992b. Modificación de las comunidades de Scarabaeoidea coprófagos (Coleoptera) en pastizales de altura del Sistema Central Ibérico (España) a lo largo de un gradiente altitudinal. *Acta Zool. Mex.* (n.s.) 53: 15-31.
- LOBO, J., 1992c. Biogeografía y ecología de los coleópteros coprófagos en los pastizales alpinos del Macizo Central de Gredos (Coleoptera, Scarabaeidae). Tesis Doctoral (Inédita). Univ. Autón. Madrid, 456pp.
- LOBO, J., 1992d. ¿Son las sucesiones heterotróficas verdaderas sucesiones?. *Studia Oecologica* 9: 175-185.
- LOBO, J., 1993. The relationship between distribution and abundance in a dung-beetle community (Col, Scarabaeoidea). *Acta Oecologica*, 14 (1):43-55.
- LOBO, J., 1996. Diversity, biogeographical considerations and spatial structure of a recently invaded dung beetle (Coleoptera:Scarabaeoidea) community in the Chihuahuan desert. *Global Ecology and Biogeography Letters* 5:342-352.
- LOBO, J., 1998. Influencias geográficas, históricas y filogenéticas sobre la diversidad de las comunidades locales: una revisión y algunos ejemplos utilizando Scarabaeoidea coprófagos (Coleoptera, Laparosticti) boletín de la Asociación Española de Entomología, 21(3-4):15-31.
- LOBO, J., 2000. Species diversity and composition of dung beetle (Coleoptera: Scarabaeoidea) assemblages in North America. *The Canad. Entomol.* 132(3): 307-321.
- LOBO, J. & G. HALFFTER, 2000. Biogeographical and ecological factors affecting the altitudinal variation of mountainous communities of coprophagous beetles (Coleoptera: Scarabaeoidea): a comparative study. *Ann. Entomol. Soc. Am.* 93(1):115-126.
- LOBO, J. & F. MARTÍN-PIERA, 1993. Análisis comparado de las comunidades primaverales de escarabeidos coprófagos (Col., Scarabaeoidea) del archipiélago balear. *ECOLOGÍA MEDITERRÁNEA XIX* (3/4): 29-41.
- LOBO, J.; F. MARTÍN-PIERA & M. COCA-ABIA, 1992. Hábitos necrófagos en *Scarabaeus cicatricosus* (Lucas, 1846). *Eos*,68:202-203.
- LOBO, J.; F. MARTÍN-PIERA & C. VEIGA, 1988. Las trampas pitfall con cebo, sus posibilidades en el estudio de las comunidades coprófagas de Scarabaeoidea (Col.). I. Características determinantes de su capacidad de captura. *Rev. Écol.Biol.. Sol* 25(1):77-100.
- LOBO, J. & E. MONTES DE OCA, 1994. Distribución local y coexistencia de *Digitonthophagus gazella* (Fabricius, 1787) y *Onthophagus batesi* (Howden and Cartwright, 1963) (Coleoptera, Scarabaeidae). *Elytron* 8:117-127.
- LOBO, J. & E. MONTES DE OCA, 1997. Spatial microdistribution of two introduced dung beetle species *Digitonthophagus gazella* (F.) and *Euoniticellus intermedius* (Reiche) (Coleoptera, Scarabaeidae) in an arid region of northern Mexico (Durango, Mexico). *Acta Zool. Mex.* (n.s.) 71: 17-32.
- LOBO, J. & M. MORÓN, 1993. La modificación de las comunidades de coleópteros Melonthidae y Scarabaeidae en dos áreas protegidas mexicanas tras dos décadas de estudios faunísticos. *G. It. Ent.*6: 391-406.
- LOBO, J.; I. SANMARTÍN & F. MARTÍN-PIERA, 1997. Diversity and Spatial Turnover of dung beetle (Coleoptera:Scarabaeoidea) communities in a protected area of South Europe (Doñana National Park, Huelva, Spain). *Elytron* 11:71-88.

- LOBO, J. & M. VEIGA, 1990. Interés ecológico y económico de la fauna coprófaga en pastos de uso ganadero. *Ecología*, 4:313-331
- LODHA, B., 1974. Decomposition of digested litter. In C. Dickinson & G. Pugh. (eds.). *Biology of Plant Litter Decomposition*. Academic. New York: 213-241.
- LOISEAU, P.; A. JANEAU & G. RICOU, 1984. Études sur le recyclage dans l'activité biologique des pelouses montagnardes. *Acta Oecologica. Oecol. Applic.*, 5(1):23-41.
- LÓPEZ, H., 1997. Aspectos extrínsecos e intrínsecos que povocan el comportamiento maternal en *Copris incertus* Say (Coleoptera, Scarabeidae, Scarabeinae) 46 pp. Tesis de Licenciatura. Facultad de Biología. Universidad Veracruzana.
- LOREAU, M., 1989. On testing temporal niche differentiation in carabid beetles. *Oecologia* 81: 89 – 96.
- LUMARET, J., 1975. Étude des conditions de ponte et de développement larvaire d'*Aphodius (Agrilinus) constans* Duft. (Coléoptère, Scarabaeidae) dans la nature et au laboratoire. *Vie et Milieu*, 25:267-282.
- LUMARET, J., 1978. Biogéographie et écologie des Scarabéides coprophages du sud de la France. Thèse Doct.. és.Sc. Université des Sciences de Languedoc. Montpellier, France. Vol. 1-2:254 pp.
- LUMARET, J., 1978-79. Biogéographie et écologie des Scarabéides coprophages du sud de la France: I. Methodologie et modèles de répartition. *Vie et milieu*, Vol. XXVIII.
- LUMARET, J., 1980a. Biogeography and ecology of the dung beetles in the Southern France. Methodology and patterns of distribution. *Vie et Milieu ( C, Biologie Terrestre)*: 28-29: 1-34.
- LUMARET, J., 1980b. Les Bousiers. 123 pp. Balland, Francia.
- LUMARET, J., 1983a. La nidification des Trox (Coleoptera, Scarabaeoidea, Trogidae). *Bull. Soc. ent. Fr.*, 88(7-8):594-596.
- LUMARET, J., 1983b. Structure des peuplements de coprophages Scarabaeidae dans la Region Mediterranéenne française: relations entre les conditions écologiques et quelques paramètres biologiques des espèces. *Bull.Soc. Ent. France* 88:481-495.
- LUMARET, J., 1983c. Structure des peuplements de coprophages Scarabaeidae dans la Region biologiques des espèces. *Bull. Soc. Ent. France* 88:481-495.
- LUMARET, J., 1984. Description de la larve de *Ceratophyus hoffmannseggii* Fairmaire et position taxonomique du genre (Coleoptera:Geotrupidae). *Annales de la Société Entomologique de France (N.S)*, 20: 283-289.
- LUMARET, J., 1995. Desiccation rate of excrement: a selective pressure on dung beetles (Coleoptera, Scarabaeoidea). In. Roy, J. & F., di Castri, (eds.), *Time scales of biological responses to water constraints*: 195-118. Academic Publishing bv. Amsterdam.
- LUMARET J., 1986. Toxicité de certains helminthocides vis-à-vis des insectes coprophages et consequences sur la disparition des excréments de la surface du sol. *Acta Oecologica,Ecol.Appl.* 7(4):313-324.
- LUMARET, 1989. Sécheresse et strategies comportementales chez les Scarabéides coprophages (Insecta, Coleoptera). *Bull. Ecol*, 20(1):51-57.
- LUMARET, J. & O. IBORRA, 1996. Separation of trophic niches by dung beetles (Coleoptera, Scarabaeoidea) in overlapping habitats. *Pedobiologia* 40:392-404.
- LUMARET, J. & N. KADIRI, 1995. The influence of the first wave of colonizing insects on cattle dung dispersal. *Pedobiologia* 39:506-517.

- LUMARET, J. & A. KIRK, 1987. Ecology of dung beetles in the French Mediterranean region (Coleoptera:Scarabaeidae). *Acta Zool.Mex.* (n.s.), 24:1-55.
- LUMARET, J. & A. KIRK, 1991. South temperate dung beetles. In I. Hanski & Y. Cambefort (eds.), *Dung beetles ecology*: 97-115. Princeton University Press, Princeton.
- LUMARET, J. & N. STIERNET, 1984. Contribution à l'étude de la faune des alpes suisses. Description de la larve d'*Aphodius (Agolius) abdominalis* Bonelli, 1812 (Coleoptera, Aphodiidae). *Bulletin de la Société Entomologique Suisse* 57:335-340.
- LUMARET, J. & N. STIERNET, 1989. Inventaire et distribution des coléoptères scarabéides coprophages dans le massif de la vanoise. *Trav. Sci. Par Natl. Vanoise* 17: 193-228.
- LUMARET, J. & N. STIERNET, 1991a. Montane dung beetles: 242-254. In: *Dung beetle Ecology*, I. HANSKI & Y. CAMBEFORT (eds.). Princeton University Press, New Jersey.
- LUMARET, J. & N. STIERNET, 1991b. Montane dung beetle. Chap. 14 In Hanski, I. and Y. Cambefort (Eds.), *Dung Beetle Ecology*. Princeton University Press., Princeton, N.J.
- LUMARET, J. & N. STIERNET, 1991c. South temperate dung beetles. In: Hanski, I. & Cambefort, Y. (eds), *Dung Beetle Ecology*. Princeton University Press., Princeton, N.J.
- LUMBRERAS, C.; E. GALANTE & J. MENA, 1990. An ecological study of the dung beetle *Bubas bubalus* (Olivier, 1811) (Coleoptera: Scarabeidae). *Acta Zool. Mex.* (ns). 37: 1-29.
- LUSSENHOP, J.; R. KUMAR; D. WICKLOW & J. LLOYD, 1980. Insect effects on bacteria and fungi in cattle dung. *Oikos* 34:54-58.
- MAC ARTHUR, R., 1972. *Geographical ecology*. New York: Harper & Row.
- MAC COY, E., 1990. The distribution of insects along elevational gradients. *Oikos*, 58:313-322.
- MACLEAY, W., 1819. *Horae entomologicae: or essays on the annulose animals*, I (1): 524pp, 3 ps. London.
- MAC LUSKY, D., 1960. Some estimates of the areas of pasture fouled by excreta of dairy cows. *J. Bri. Grassl. Soc.*, 15: 181-188 ( In *Grasslan Ecology*, by Spedding C.R.W., Oxford, Clarendon Press, 1971).
- MAC QUEEN, A. & P. BEIRNE, 1975. Effects of cattle dung and dung beetle activity on growth of beardless wheatgrass in British Columbia. *Can. J. Plant. Sci.*, 55:961-967.
- McBEE, R., 1971. Significance of intestinal microflora in herbivory. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 2: 165-176.
- MCGEOCH, M., 1998. The selection, testing and application of terrestrial insects as bioindicators. *Biol. Rev.* 73:181-201.
- MCKINNEY, G. & F. MORLEY, 1975. The agronomic role of the introduced dung beetles in grazing systems. *J. appl. Ecol.* 12: 831-837.
- Mc NAUGHTON, S., 1994. Conservation goals and the configuration of biodiversity. In P.L.Forey, L.J.Humpries & R. I. Vane- Wrieth (Eds.). *Systematics and Conservation Evaluation*. Systematics Association-Claredon Press. Oxford. England. Special Volume 50:41-62.
- MADLE, H., 1934. Zür kenntnis der Morphologie, Ökologie und Physiologie von *Aphodius rufipes* Lin. Und einigen verwandten Arten. *Zool. Jahrb. Anat. und Ont. Tiere*, 58:303-396.

- MAELZER, D., 1961. The effect of temperature and moisture on the immature stages of *Aphodius tasmaniae* Hope (Scarabaeidae) in the lower south-east of south Australia. *Aust.J.Zool.*, 9:171-202.
- MAGURRAN, A., 1988. *Ecological diversity and its measurement*. Princeton University Press. New Jersey, 179pp.
- MAJER, J. & G. BEESTON, 1996. The Biodiversity Integrity Index: An illustration using ants in Western Australia. *Conservation Biology* 10(1): 65-73.
- MANNHERHEIM, C., von, 1829. Description de quarante nouvelles especes de scarabéides du Brésil avec figures. *Mém. Soc. Imp. Nat. Moscou*, 7 (Nouv. Mém., 1):29-80, illus.
- MARGALEF, R., 1977. *Ecología*. Editorial Omega, Barcelona, 951 pp.
- MARGULES, C.; I CRESSWELL & A. NICHOLLS, 1994. A scientific basis for establishing networks of protected areas. In P. Forey; C. Humphries & R. Vane-Wright (Eds.). *Systematics and Conservation Evaluation*: 327-350. Clarendon Press, Oxford U.K.
- MARRS, R; A. RIZAND & A. HARRISON, 1989. The effects of removing sheep grazing on soil chemistry, above-ground nutrient distribution, and selected aspects of soil fertility in long-term experiments at moor house national nature reserve. *J. App. Ecol.*, 26:647-661.
- MARSH, R. & R. CAMPLIG, 1970. Fouling of pastures by dung. *Herb. Abstr.*, 40: 123-129.
- MARTÍN, P. & R. KEIN, 1984. Quaternary extinctions: A prehistoric revolution: 211-229. In: *Dung Beetles Ecology*. Hanski, I. & Y. Cambefort (eds.). Princeton University press., Princeton, New Jersey.
- MARTÍN-PIERA, F. & J. LOBO, 1993a. New data and observations on kleptoparasitic behaviour in dung beetles from temperate regions (Coleoptera, Scarabaeoidea). *Acta Zoologica Mexicana (N.S.)*, 57:15-18.
- MARTÍN-PIERA, F. & J. LOBO, 1993b. Altitudinal distribution patterns of copro-necrophage Scarabaeoidea (Coleoptera) on a Veracruz (México) mountain. *Col. Bull.*
- MARTÍN-PIERA, F. & J. LOBO, 1996. A comparative discussion of trophic preferences in dung beetle communities. *Miscelánea Zoológica* 19.1:13-31.
- MARTÍN-PIERA, F.; I. SANMARTIN & J. LOBO, 1994. Observaciones sobre el ritmo de actividad diaria en Escarabeidos telecópridos (Coleoptera, Scarabaeidae). *Bulletin de la Société entomologique de France*, 99(5): 463-470.
- MARTÍN-PIERA, F; C. VEIGA & J. LOBO, 1992. Ecology and biogeography of dung-beetle communities (Coleoptera, Scarabaeoidea) in an Iberian mountain range. *J. Biog.* 19: 677-691.
- MARTÍNEZ, A., 1959. Catálogo de los Scarabaeidae argentinos (Coleoptera). *Rev. Mus. Arg. Cienc. Nat. "Bernardino Rivadavia"*, Ciencias Zoológicas, 5 (1):126 pp., 4 láms.
- MARTÍNEZ, A., 1973. Una nueva especie de *Dichotomius* de Brasil (Col., Scarab., Coprini, Ateuchina). *Rev. de la Soc. Entom. Argentina*, 34 (3-4):190-195.
- MARTÍNEZ, A., 1974. Una nueva especie de *Dichotomius* s. str. (Coleoptera, Scarabaeidae, Coprini, Ateuchina). *PHYCIS Secc. C.* 33 (86):41-45.
- MARTÍNEZ, A. & J. CLAVIJO, 1990. Notas sobre *Phanaeina* Venezolanos, con descripción de una nueva subespecie de *Diabroctis* (Coleoptera, Scarabaeidae, Coprini). *Boletín de Entomología Venezolana* 5: 147-157.

- MARTÍNEZ, A. & G. HALFFTER, 1986a. Dos nuevas especies de *Canthidium* (Coleoptera, Scarabaeidae). Anales de la Escuela Nacional de Ecología, México: 176pp.
- MARTÍNEZ, A. & G. HALFFTER, 1986 b. Situación del género *Canthidium* Erichson (Coleoptera, Scarabaeinae). Acta Zool.Mex.(ns), 17:19-40.
- MARTÍNEZ, A. & A. MARTÍNEZ, 1987. Apuntes para una revisión de *Ateuchus* Weber (Col., Scarabaeidae, Coprini, Ateuchina). Rev. Mus. Arg. de Ciencias Naturales "Bernardino Rivadavia", VI (2):27-37.
- MARTÍNEZ, I., 1991. Activité reproductrice et ses controles chez le mâle et la femelle de *Canthon indigaceus chevrolati* et *C. cyanellus cyanellus* (Coleoptères, Scarabaeinae). Thèse de Doctorat, Université Paris VI Pierre et Marie Curie, 169 pp.
- MARTÍNEZ, I.a, 1992. L'activité ovarienne pendant la vie imaginaire chez deux espèces de *Canthon* (Coleoptera, Scarabaeidae). Boll. Mus. Reg. Sci. Nat. Torino, 10(2): 367-386.
- MARTÍNEZ, I.b, 1992. L'activité de l'appareil reproducteur mâle pendant la vie imaginaire chez deux espèces de *Canthon* (Coleoptera, Scarabaeidae). Acta Zool. Mex. (n.s.), 49:1-22.
- MARTÍNEZ, I., 1999. Datos sobre la biología y la reproducción en Aphodiinae (Coleoptera:Scarabaeidae): Revisión. Pgs. 27-34. en F. Vaz de Mello & L. Oliveira (eds.). Memórias da IV Reuniao Latino-Americana de Scarabaeoidologia. Embarapa Soja, Viçosa, MG, Brasil.
- MARTÍNEZ, I., 2001. La biología reproductiva en Aphodiidae (Coleoptera, Scarabaeoidea): síntesis de datos conocidos. Boll. Soc. entomol. Ital., 133(2):113-130.
- MARTÍNEZ, I., 2003. Spermatophore in Aphodiinae (Coleoptera:Scarabaeidae). Proc. Entomol. Soc. Wash. 105(4): 982-989.
- MARTÍNEZ, I., & M. ALVARADO, 2001. Comportamiento de oviposición en *Aphodius opisthius* Bates, 1887 (Coleoptera: Scarabaeoidea: Aphodiidae). Elytron 15: 73-78.
- MARTÍNEZ, I. & C. CAUSSANEL, 1984. Modifications de la pars intercerebralis, des corpora allata, des gonades et comportement reproducteur chez *Canthon cyanellus cyanellus* Le Conte (Col. Scarabaeidae, Scarabaeinae). C. R. Acad. Sc. Paris., 299:597-602.
- MARTÍNEZ, I. & M. CRUZ, 1988. Comportamiento, glándulas accesorias y centros neuroendocrinos en machos de dos especies de *Canthon* (Coleoptera: Scarabaeinae). Acta Zool. Mex. (n.s.), 27:1-19.
- MARTÍNEZ, I. & M. CRUZ, 1990. Cópula, función ovárica y nidificación en dos especies del género *Canthon* Hoffmannsegg (Coleoptera:Scarabaeidae). Elytron, 4:161-169.
- MARTÍNEZ, I. & M. CRUZ, 2002. Fenología y ciclos reproductivos en *Ataenius apicales* Hinton y *Ataenius sculptor* Harold (Coleoptera, Scarabaeoidea, Aphodiidae; Eupariinae). Bulletin de la Société entomologique de France 107 (2): 177-186.
- MARTÍNEZ, I.; M. CRUZ & J. LUMARET, 2000. Efecto del diferente manejo de los pastizales y del ganado sobre los escarabajos coprófagos *Ataenius apicalis* Hinton y *Ataenius sculptor* Harold (Scarabaeidae: Aphodiinae: Eupariini). Acta Zool.Mex. (n.s.) 80: 185-196.

- MARTÍNEZ, I.; C. HUERTA & M. CRUZ., 1996. Comportamiento reproductor en hembras de *Copris incertus* Say (Coleoptera, Scarabaeidae). Bulletin de la Société entomologique de France. 101(2):121-130.
- MARTÍNEZ, I.; J. LUMARET & M. CRUZ., 2001. Suspected Side effects of a herbicide on dung beetle populations (Coleoptera: Scarabaeidae). C.R. Acad. Sci. Paris. Sciences de la vie/Life Sciences 324:989-994.
- MARTÍNEZ, I. & O. MAYVI, 2001. Comportamiento de oviposición en *Aphodius opisthius* Bates, 1887 (Coleoptera:Scarabaeoidea:Aphodiidae). ELYTRON (15):73-78.
- MARTÍNEZ, I. & E. MONTES DE OCA, 1988. Comportamiento, ovio y centros neuroendocrinos en hembras de dos especies de *Canthon* (Coleoptera: Scarabaeinae). Folia Entomol. Mex., 75:33-46.
- MARTÍNEZ, I. & E. MONTES DE OCA TORRES, 1994. observaciones Sobre algunos factores microambientales y el ciclo biológico de dos especies de escaabajos rodadores (Coleoptera,Scarabaeidae, Canthon). Folia Entomol. Mex. 91:47-59.
- MARTÍNEZ, I.; E. MONTES DE OCA TORRES & M. CRUZ, 1998. Contribución al conocimiento de la biología del escarabajo coprófago *Onthophagus incensus* Say (Coleoptera: Scarabaeidae; Scarabeinae). Dato ecológicos y reproductivos en relación a su fenología. Folia Entomol. Mex. 103: 1-3.
- MARTÍNEZ, I. & A. VÁZQUEZ, 1995. Influencia de algunos factores ambientales sobre la reproducción en *Canthon cyanellus cyanellus* Leconte (Coleoptera: Scarabaeidae: Scarabeinae). Elytron 9:5-13.
- MASAKI, S. , 1980. summer Diapause. Annual Review of Entomology 25: 1- 25.
- MASON, W. & E. ODUM, 1969. The effects of coprophagy on retention and bioclimination of radionucleotides by detritus-feeding animals:721-724. In: D. NELSON & F. EVANS (eds.), Symposium on Radioecology. USAEC (CONF 607503). NTIS, Springfield, Va.
- MATTHEWS, E., 1966. A taxonomic and zoogeographic survey of the Scarabaeinae o the Antillas (Coleoptera, Scarabaeidae) Memoires of the American Entomological Society: 134pp.
- MATTHEWS, E., 1972. A revision of the Scarabaeinae dung beetles of Australia I. Tribe Onthophagini. Aust. J. Zool. Suppl. Ser. 9:330pp.
- MATTHEWS, E., 1974. A revision of the Scarabaeinae dung beetles of Australia II. Tribe Scarabeini. Austr. J. Zool. Suppl. Ser. 24: 1-211.
- MATTHEWS, E., 1976. A revision of the Scarabeine dung beetles of Australia III. Tribe Coprini. Austr. J. Zool., Suppl. Ser. 38: 1-52.
- MATTHIESSEN, J., 1982. The role of seasonal changes in cattle dung in the population dynamics of the busch fly in South-western Australia. Proc. 3<sup>rd</sup>. Aust. Conf. Grassl. Invert. Ecol., Adelaide: 221-226.
- MAY, R., 1992. How many species inhabit the earth?. Scientific American 267: 42-48.
- MINISTERIO DE DEFENSA NACIONAL (MDN), URUGUAY, 1996. Normales Meteorológicas. Período 1961-1990. Dirección Nacional de Meteorología. Ministerio de Defensa Nacional (Ed.). Montevideo. Uruguay. 21 pp.
- MEDINA, A. & A. LOPERA-TORO, 2000. Clave ilustrada para la identificación de géneros de escaabajos coprófagos (Coleoptera:Scarabaeinae) de Colombia. Caldasia 22 (2):299-315.
- MENA, J., 2000. Escarabajos estercoleros: insectos capaces de generar calor interno. Un ejemplo de endotermia en coleópteros coprófagos ibéricos. Quercus, 172: 20-23.

- MENA, J., 2001a . Importancia de la biología térmica en la configuración de las comunidades de coleópteros coprófagos en ecosistemas mediterráneos (Coleoptera: Scarabaeidae, Geotrupidae). Tesis Doctoral. Publicaciones Universidad de Alicante. Edición electrónica, CD room. 763 pp.
- MENA, J., 2001 b. Role of high temperature in the endothermic dung beetle *geotrupes mutator* (Coleoptera: Geotrupidae). *Ital. J. Zool.*, 68: 115-120.
- MENA, J., 2003. Biología térmica de *Bubas bubalus* (Olivier, 1811) (Coleoptera: Scarabaeidae). *Bol. S.E.A.* 32: 21-28.
- MENA, J.; E. GALANTE & C. LUMBRERAS, 1989. Daily flight activity of Scarabaeidae and Geotrupidae (Col.) and analysis of the factors determining this activity. *Ecologia Mediterranea*, XV (1/2):69-80.
- MENA, J.; E. GALANTE & C. LUMBRERAS, 1991. Ecological analysis of the space-temporal distribution in a coprophagous community. *Elitron Suppl.*
- MENÉNDES, ROSA, 1994. Patrones de distribución y abundancia en especies de escarabajos coprófagos. *Studia Oecologica*, X-SI: 395-400.
- MENÉNDEZ, R., 1997. Distribución espacial y temporal de los agregados de especies de escarabajos coprófagos del macizo occidental de los Picos de Europa. Tesis Doctoral. Universidad de Oviedo, España: 165pp.
- MERRITT, R., 1974. The species diversity and abundance of insects inhabiting cattle droppings and their role in the degradation of dung in four contrasting pasture and rangeland ecosystems in the Sierra Nevada foothills of California. Ph. D. Dissertation, Univ. Calif., Berkeley, Calif. 237pp.
- MERRITT, R. & J. ANDERSON, 1977. The effects of different pasture and rangeland ecosystems on the annual dynamics of insects in cattle droppings. *Hilgardia* 45(2): 31-71.
- MINISTERIO DE DEFENSA NACIONAL (M.D.N.), Uruguay. 1996. Normales Meteorológicas. Período 1961-1990. Dirección Nacional de Meteorología. Ministerio de Defensa Nacional (Ed.). Montevideo. Uruguay. 21 pp.
- MINISTERIO DE GANADERÍA AGRICULTURA Y PESCA, URUGUAY (MGAP), 1979. Carta de Reconocimiento de Suelos del Uruguay: descripción de las unidades de suelos. Instituto Geográfico Militar (Ed). Montevideo, Uruguay. Vol. 3. 452 pp.
- MINISTERIO DE GANADERÍA AGRICULTURA Y PESCA, URUGUAY (MGAP), 1994. Carta esquemática de vegetación natural. Esc. 1:2.857.000. Color. Contribución de los estudios edafológicos al conocimiento de la vegetación de la República Oriental del Uruguay. Imprenta del Ejército (Ed.). Montevideo. Uruguay. Boletín Técnico N° 13. 79 pp.
- MGAP-DIEA, 2001. Censo General Agropecuario. Montevideo.
- MIEDVIEDEV, S., 1976. The systematics and phylogeny of the Palaearctic Scarabaeidae (Coleoptera). *Entomological Review*, 55(2):97-103.
- MILCHUNAS, D.; O. SALA & W. LAUENROTH, 1988. A generalized model of the effects of grazing by large herbivores on grassland community structure. *American Naturalist* 132: 87-106.
- MILLER, A. , 1954. Dung beetles (Coleoptera:Scarabaeidae) and other insects in relation to human feces in a hookworm area of southern Georgia. *Am. J. Trop. Med. Hyg.* 3: 372-387.
- MILLER, A., 1961. The mouthparts and digestive tract of adult dung beetles with reference to the ingestion of helminth eggs. *Journal of Parasitology*, 47: 735-744.

- MILLER, K., 1996. Conserving biodiversity in managed landscapes. In: R.C.Szaro & D. Johnston (Eds.). Biodiversity in managed landscapes. Oxford University Press. Oxford: 425-441.
- MILLOT, J.; D. RISSO & R. METHOL, 1987. Relevamiento de pasturas naturales y mejoramientos extensivos en áreas ganaderas del Uruguay. MGAP, Plan Agropecuario y FUCREA. 195pp.
- MOCZEK, A., 1998. horn polyphenism in the beetle *Onthophagus taurus*: larval diet quality and plasticity in parental investment determine adult body size and male horn morphology. Behavioral Ecology 9: 636-641.
- MOCZEK, A., 1999. Facultative paternal investment in the polyphonic beetle *Onthophagus taurus*: the role of male morphology and social context. Behavioral Ecology 10: 641-647.
- MOCZEK, A. & H. NIJHOUT, 2000. A method for sexing final instar larvae of the genus *Onthophagus* Latreille ( Coleoptera: Scarabaeidae). The Coleopterists Bulletin, 56(2): 279-284.
- MOHR, C., 1943. Cattle droppings as ecological units. Ecol Monogr.,13:275-309.
- MONNÉ, M., 1970. Fauna de los coleópteros del Uruguay. Tesis. Facultad de Agronomía. Montevideo. 216pp.
- MONTES DE OCA, E.,1993. Comparación de la comunidad local de Scarabaeinae (Coleoptera, Scarabaeidae) de una zona de la región de Laguna Verde, Veracruz, después de 20 años. Memorias I Reunión de investigadores sobre fauna veracruzana: 17-18.
- MONTERESINO, E., 1998. Evaluación de la biodiversidad de escarabeinos de la provincia de Córdoba, Argentina. Res. IV congreso argentino de entomología: 59.
- MONTERESINO, E. & A. BRIZUELA, 2001. Distribución espacial de Eucraniini (sensu Zunino, 1985) Scarabaeinae (Col.) en Argentina utilizando un Sistema de Información Geográfica, III Reunión Argentina de Cladística y Biogeografía: 38.
- MONTERESINO, E.; E. OLIVARES & M. ZUNINO, 1995. Rasgos etológicos y evolutivos de *Eucranium arachnoides* (Col. Scarabaeidae: Eucraniini), VII Jornadas Científicas de la Fac. Cs. Ex. Fñis.Quím. y Nat. UNRC. Río IV. Cba.: MONTERESINO, E. & M. ZUNINO, CN15.
- MONTERESINO, E. & M. ZUNINO, 1995. Rasgos etológicos y evolutivos de *Eucranium arachnoides* Brullé. Col. Scarabaeidae: Eucraniina. III Congreso Argentino de Entomología: 232.
- MONTERESINO, E. & M. ZUNINO, 2003. Sobre el comportamiento de alimentación y nidificación de Eucraniini (Coleoptera, Scarabaeidae, Scarabaeinae). Escarabeidos de Latinoamérica: Estado del conocimiento. G. Onore; P. Reyes-Castillo & M. Zunino(comp.) . Monografías Tercer Milenio 3. SEA, Zaragoza: 75 - 80.
- MONTES DE OCA, E., 2001. Escarabajos coprófagos de un escenario ganadero típico de la región de los Tuxtlas, Veracruz, México: importancia del paisaje en la composición de un gremio funcional. Acta Zool. Mex. (n.s.) 82: 111-132.
- MONTES DE OCA, E. & G. HALFFTER, 1995. Daily and seasonal activities of a guild of the coprophagous, burrowing beetle (Coleoptera, Scarabaeinae) in tropical grassland. Trop. Zool. 8: 159-180.
- MONTES DE OCA, E. & G. HALFFTER, 1998. Invasion of Mexico by two dung beetles previously introduced into the United States. Stud. Notrop. Fauna & Environm , 33:37-45.

- MONTES DE OCA, T.; I. MARTÍNEZ; M. CRUZ & M. FAVILA, 1991. Observaciones de campo sobre el comportamiento y madurez gonádica en *Canthon indigaceus chevrolati* Harold (Coleoptera: Scarabaeidae). *Folia Entomol. Mex.* 83: 69-86.
- MONTREUIL, O., 1998. Analyse phylogénétique et paraphylie des Coprini et Dichotomini (Coleoptera, Scarabaeidae). *Scénario Biogéographique. Annales de la Société Entomologique de France (N.S)*, 34(2):135-148.
- MOORE, J.; D. WALTER & H. HUNT, 1988. Arthropod regulation of micro and mesobiota in below ground detrital food webs. *Ann. Rev. Entomol.* 33:419-439.
- MORELLI, E., & P. GONZÁLEZ-VAINER, 1990. Nidificación de cinco especies de coleópteros Scarabaeinae del Uruguay. II Seminario Nacional de Campo Natural: 143-149. Editorial Hemisferio Sur.
- MORELLI, E.; P. GONZÁLEZ-VAINER & C. CANZIANI, 1995. Fenología y Biología de *Sulcophanaeus menelas* (Laporte). III Congreso Argentino de Entomol. Mendoza, Argentina. Pág. 230.
- MORELLI, E., P. GONZÁLEZ-VAINER & A. BAZ, 1997. Dung beetles (Coleoptera:Scarabaeidae) inhabiting bovine and ovine droppings in Uruguayan prairies. *The Coleopterist Bulletin*, 51(2):197.
- MORELLI, E., P. GONZÁLEZ-VAINER & A. BAZ, 2002. Coprophagous Beetles (Coleoptera:Scarabaeoidea) in Uruguayan Prairies: Abundance, Diversity and Seasonal Occurrence. *Studies on Neotropical Fauna and Environment* vol.37(1):53-57.
- MORELLI, E.; P. GONZÁLEZ-VAINER & C. CANZIANI, 1996. Estados preimaginales, nidificación y ciclo de vida de *Sulcophanaeus menelas* (Laporte, 1840) (Coleoptera, Scarabaeidae). *Elytron. España. Vol. X:* 11-22.
- MORELLI, E.; P. GONZÁLEZ-VAINER & C. CANZIANI, 2003. Morfología preimaginal de *Gromphas lacordairei* Brullé, 1843 (Coleoptera:Scarabaeidae, Scarabaeinae) y datos de su biología. *ELYTRON*, (en prensa).
- MOREY, C & R. ALZUGARAY, 1982. Biología y comportamiento de *Diloboderus abderus* Sturm (Coleoptera, Scarabaeidae). Dirección de Sanidad Vegetal. Boletín Técnico nº5:1-44.
- MORÓN, M., 1984. Escarabajos: 200 millones de años de evolución. México: Instituto de Ecología:132pp.
- MORÓN, M., & C. DELOYA, 1991. Los coleópteros lamelicornios de la Reserva de la Biosfera “La Michilía”, Durango, México. *Folia Entomol. Méx.* 81: 209-283.
- MORÓN, M. & R. TERRÓN, 1984. Distribución altitudinal y estaconal de los insectos necrófilos en la sierra norte de Hidalgo, México. *Acta Zoológica Mexicana* (n.s.):3:1-47.
- MORÓN, M.; F. VILLALOBOS & C. DELOYA, 1985. Fauna de coleópteros lamelicornios de Boca de Chajul, Chiapas, México. *Folia Entomológica Mexicana*, 66: 57-118.
- MORRISON, F., 1959. Feeds and Feeding. Morrison. Clinton. 1A.
- MORRENE, J., 2001. Biogeografía de América Latina y el Caribe. Manuales y Tesis. S.E.A. Vol.3 Zaragoza. 148 pp.
- MOURA, M.; C. DE CARVALHO & E. MONTEIRO, 1997. A preliminary analysis of insects of medico-legal importance in Curitiba, State of Paraná. *Mem. Inst. Oswaldo Cruz, Río de Janeiro*, 92(2): 269-274.
- MULSANT, E. & C. REY, 1842. Histoire Naturelle des Coléoptères de France. Lamellicornes. Maison. Paris. 623 pp.

- MULHOLLAND, P; W. ELWOOD; D. NEWBOLD & L. FERRAN, 1985. Effect of a leaf shredding invertebrate on organic matter dynamics and phosphorus spiraling in heterotrophic laboratory streams. *Oecologia (Berl.)* 66: 199-206.
- MURPHY, D., 1989. Conservation and confusion: Wrong species, wrong scale, wrong conclusion. *Conservation Biology* 3 (1): 82-84.
- MYRCHA, A., 1973. Bioenergetics of the developmental period of *Copris lunaris* L. *Ekol. Pol.* 21: 13-25.
- MYSTERUD, I. & R. WIGER, 1976. Beetle fauna associated with scats of Brown bear (*Ursus arctos*) from Trysil, South Norway 1974. *Norw.J. Ent.*, 23:1-5.
- NAVARRETE HEREDIA, J. & N. GALILNDO MIRANDA, 1997. Escarabajos asociados a Basidiomycetes en San José de los Laureles, Morelos, México. (Coleoptera:Scarabaeidae). *Folia Entomol. Mex.* 99: 1-16.
- NAKAMURA, Y., 1975 a. Decomposition of organic materials and soil fauna in pasture. 2. Disappearance of cow dung. *Pedobiologia*, 15:129-132.
- NAKAMURA, Y., 1975 b. Decomposition of organic materials and soil fauna in pasture. 3. Disappearance of cow dung and the associated soil macrofaunal succession *Pedobiologia*, 15:210-221.
- NEALIS, V., 1976. Habitat associations and community analysis of South Texas dung beetles (Coleoptera:Scarabaeinae). *Canadian Journal of Zoology* 55:138-147
- NEALIS, V., 1977. Habitat associations and community analysis of south Texas dung beetles (Coleoptera: Scarabaeinae). *Canadian Journal of Zoology* 55: 138-147.
- NEL, A. & SCHOLTZ, C., 1990. Comparative morphology of the mouthparts of adult Scarabaeoidea (Coleoptera). *Entomology Memoir, Pretoria*, 80:1-84.
- NIBARUTA, G., 1982. Étude écologique comparée des diptères et des coléoptères colonisant les excréments de bovines autochtones et alloctones en milieu tropical africain (Burundi) et en milieu tempéré (Belgique). Ph. D. Tesis, Université de Liege.
- NIBARUTA, G.; M. DESIÈRE & R. DEBARE, 1980. Étude comparée de la composition chimique des excréments de quelques grands mammifères herbivores africains. *Acta Zoológica et Patológica Antverpiensia*, 75:59-70.
- NIKOLAIJEV, G., 1996. New data on the systematics of the subfamily Ochodaeinae (Coleoptera, Scarabaeidae). *Entomological Review*, 75 (5):123-113.
- NORIEGA, J. 2002. Aportes a la biología del escarabajo sudamericano *Sulcophanaeus leander* (Waterhouse, 1891) (Coleoptera:Scarabaeidae). *Acata Zool.Mex.(n.s.)* 87:67-82.
- NOSS, R., 1983. A regional landscape approach to maintain diversity. *Bioscience*, 33:700-706.
- NOSS, R., 1990. Indicators for monitoring biodiversity: A hierarchical approach. *Conservation Biology* 4: 355-364.
- NOSS, R., 1996. Conservation of biodiversity at the landscape scale. In R. Szaro & D. W. Johnston (Eds.). *Biodiversity in Managed Landscapes*. Oxford University Press: 574-592.
- NOY-MEIR, I.; M. GUTMAN & Y. KAPLAND, 1989. Responses of Mediterranean grassland plants to grazing and protection. *Journal of Ecology* 77: 290-310.
- OHAUS, F., 1909. Bericht über eine entomologische Studienreise in Südamerika. *Stettiner Entomologische Zeitung* 70:3-139.
- OLECHOWICZ, E., 1974. Analysis of a sheep pasture ecosystem in the Pieniny mountains (the Carpathians). X. Sheep dung and the fauna colonizing it. *Ekol.Pol.* 22:589-616.

- OLIVER, I., 1993. Rapid biodiversity assessment and its application to fauna conservation in production forests: 31-34. In Proceedings of the Biodiversity Assessment Workshop. Macquarie University. North Ryde. Australia.
- OLIVIER, I. & J. BEATTIE, 1993. A possible method for the rapid assessment of biodiversity. *Conservation Biology* 7:562-568.
- OLMOS, F., 1990. Caracterización de comunidades naturales en la región noreste. II Seminario Nacional de Campo Natral, Tacuarembó: 3-9. Ed. Hemisferio Sur.
- OLMOS, F. & M. GODRON, 1989. Relevamientos fito-ecológicos en el noreste uruguayo. In I Congreso Latinoamericano de Ecología, Montevideo.
- OLSOUFIEFF, G. D'. 1924. Les phanaeides (Coleoptera - Lamellicornia), Famille Scarabaeidae - Tr. Coprini. *Insecta* 13:4-201.
- OSBERG, D.; B. DOUBE & S. HANRAHAN, 1992. The spatial distribution of *Allogymnopleurus thalassimnus* Klug and *Allogymnopleurus consocius* Peringuey (Coleoptera:Scarabaeinae) in an area of mixed soil types in South Africa. *Journal of the Entomological Society of South Africa* 55: 85-92.
- OSBERG, D.; B. DOUBE & S. HANRAHAN, 1993. Habitat specificity in African dung beetles: the effect of soil type on dung burial by two species of ball-rolling dung beetles (Coleoptera, Scarabaeidae). *Tropical Zoology* 6: 243-251.
- OSBERG, D.; B. DOUBE & S. HANRAHAMS, 1994. Hábitat specificity in African dung beetles: The effect of soil type on the survival of dung beetle inmatres (Coleoptera:Scarabaeidae). *Tropical Zoology*, 7:1-10.
- OTRONEN, M. & I. HANSKI, 1983. Movement patterns in *Sphaeridium*: Differences between species, sexes, and feeding and breeding individuals. *J. Anim.Ecol.*, 52:663-680.
- PALESTRINI, C. & E. BARBERO, 1993. Contributo alla conoscenza degli stadi preimaginali nei Canthonina (Coleoptera:Scarabaeidae): il terzo stadio larvale e la pupa di *Canthon edentulus* Harold, 1868. *Boll. Mus. Reg. Sci. ant. Torino*, 11(2):377-386.
- PALESTRINI, C. & E. BARBERO, 1998. Temporal spacing, competition and aggregation in *Aphodius*-dominated dung beetle communities. *Population and Community Ecology for Insect Management and Conservation* : 243:251. Baumgärtner et al. (eds). Balkema, Rotterdam.
- PALESTRINI, C.; L. BORGHESIO & E. BARBERO, 1997. A new pattern of nesting behaviour in the genus *Aphodius* (Coleoptera, Scarabaeoidea). (Abstract). XXV Intern. Ethol. Congr. Vienna 20-27.
- PALESTRINI, C.; A. ROLANDO & E. BARBERO, 1995. Analysis of temporal segregation in a dung-inhabiting beetle community a a low-altitude area of the Italian Alps. *Boll. Zool.* 62: 257-265.
- PALESTRINI, C.; A. SIMONIS & M. ZUNINO, 1987. Modelli di distribuzione dell'entomofauna della Zona do Transizione Cinese, analisi di esempi ed ipotesi sulle sue origini. *Biogeografia*. N.S. 11 Suppl.: 195-209.
- PALMER, M., 1995. Testing for seasonal displacement in a dung beetle guild. *Ecography* 18: 173-177. Copenhagen.
- PALMER, M. & D. BAY, 1983. Effects of intraspecific competition and nitrogen content of manure on pupal weight, survival and reproductive potential of the horn fly, *Haematobia irritans irritans* (L.), *Prot. Ecol.* 5: 153-160.
- PALMER, M. & C. GARCÍA PLÉ, 1991. Relación entre ciclo de actividad diaria y estructura de una comunidad: primeros resultados con *Aphodius* Illiger (Coleoptera: Scarabaeoidea: Aphodiidae). *Elytron suppl.*, V:167-175.

- PALMER, M.; C. GARCÍA PLÉ & M. MOREY, 1989. Explotación del recurso por los coleópteros coprófagos del género *Aphodius* Illig. (Coleoptera, Aphodiidae). Bases para un modelo. *Elytron* 3: 115-124.
- PARKINSON, D., 1983. Functional relationships between soil organisms:153-165. In: PH. LEBRUM; H. ANDRÉ; A. DE MEDTS, C. GRÉGOIRE-WIBO & G. WAUTHY (eds.), *New Trends in Soil Biology. Proceedings of the VIII Intl. Colloquium of Soil Zoology*. Dieu-Brichart, Ottignies.Louvain-la-Neuve.
- PASCHALIDIS, K., 1974. The genus *Sisyphus* Latr. (Coleoptera:Scarabaeidae) in southern Africa. Thesis M. of Sc. Rhodes University, Grahamstown. 183 pp.
- PAUL, E. & F. CLARK, 1996. *Soil Microbiology and biochemistry*. Academic Press Inc., San Diego, USA: 340pp.
- PAULIAN, R., 1939. Contribution à l'étude des Canthonides américains II, *Ann. Soc. Ent. France*, 108: 1-40, figs. 19-20, mapa 7.
- PAULIAN, R., 1943. *Les Coléoptères: Formes moeurs, rôles*. Payot. Paris. 396 pp.
- PAULIAN, R., 1988. *Biologie des Coléoptères*. Lechevalier. Paris. 719 pp.
- PAULIAN, R., 1991. *Les Coléoptères Scarabeoidea de Nouvelle Calédonie*. ORSTOM, Paris, 164 pp.
- PAULIAN, R., 1993. *Les Coléoptères a la conquête de la terre*. Boubée (Editions): 241pp.
- PAULIAN, R. & J. BARAUD, 1982. Faune des Coléoptères de France. II.Lucanoidea et Scarabaeoidea. *Encyclopedie Entomologique XLIII*. Ed. Lechevalier. Paris. 477 pp.
- PAULIAN, R. & J. LUMARET, 1974. Les larves des Coléoptères Scarabaeidae: 3. Le sous-genre *Thorectes* des Geotrupes. *Annales de la Société Etomologique de France (N.S.)*, 10:963-968.
- PEARSON, D., 1992. Tiger beetles as indicators for biodiversity patterns in Amazonia. *National Geographic Research and Exploration* 8: 116-117.
- PEARSON, D., 1994. Selecting indicator taxa for the quantitative assessment of biodiversity. *Phi. Trans. R. Soc. Lond. B*. 345: 75-79.
- PEARSON, D. & F. CASSOLA, 1992. World-side especies richness patterns of tiger beetles (Coleoptera: Cicindelidae): indicator taxon for biodiversity and conservation studies. *Consevation Biology* 6: 376-391.
- PECK, S. & A. FORSYTH, 1982. Composition, structure and competitive behavior in a guild of Ecuadorian rain forest dung beetles (Col., Scarabaeidae). *Canadian Journal of Zoology* 60:1624-1634.
- PECK, S. & H. HOWDEN, 1984. Response of a dung beetle guild to different sizes of dung bait in a Panamanian rainfores. *Biotropica* 16:235-238.
- PEÑA, L., 1987. Consideraciones sobre la fauna de artrópodos terrestres de las islas oceánicas chilenas. In: J. Castilla (Ed.), *Islas oceánicas chilenas: conocimiento científico y necesidades de investigación*: 217-223. Ed. Univ. Católica Chile, Santiago.
- PEREIRA, F. & A. MARTÍNEZ, 1956. Os géneros de Canthonini ameicanos (Col., Scarabaeidae). *Rev. Brasil. Ent.* 6: 91-192.
- PERINGUEY, L., 1900 (1901). Descriptive catalogue of the Coleoptera of South Africa (Lucanidae and Scarabaeidae). *Trans. South African Philos. Soc.*, 12:1-920, Láms.:1-9.
- PETERSEN, R.; H. LUCAN & WOODHOUSE, W., 1956. The distribution of excreta by freely grazing cattle and its influence on pasture fertility. *Agron. J.*, 48:440-449.

- PETERSEN, H. & N. LUXON, 1982. A comparative analysis of soil fauna populations and their role in decomposition processes. *Oikos* 39: 287-388.
- PEYERIMHOFF, P. DE, 1933. Les larves des Coléoptères d'après G. Böving et F. Craighead et les grands critères de l'ordre. *Annales de la Société Entomologique de France*, 102: 77-106.
- PFEIFFER, D. & R. AXTELL, 1980. Coleoptera of poultry manure in caged-layer houses in North Carolina. *Environ. Entomol.* 9:21-29.
- PFROMMER, A. & THORSTEN, K., 2004. Who steals the eggs? *Coprophanaeus telamon* (Erichson) bries decomposing eggs in Western Amazonian rain forest (Coleoptera: Scarabaeidae). *The Coleopterists Bulletin*, 58(1): 21 - 27.
- PHILIPS, T. K, W. D. EDMONDS & C. H. SHOLTZ. 2001. Phylogenetic analysis of the New World Phanaeini (Scarabaeidae: Scarabaeinae): Hypothesis on relationships and origins. The ESA 2001 Annual Meeting: An Entomological Odyssey of ESA.
- PIANKA, E., 1974. *Evolutionary Ecology*. Harper & Row, New York.
- PIANKA, E., 1975. Niche relations of desert lizards. In: Cody, M. & J. Diamond (eds.), *Ecology and evolution of communities*: 292-314. Belknap Press, Cambridge.
- PIANKA, E., 1976. Competition and niche theory. In: *Theoretical Ecology Principles and Applications*. (R. M. May. Ed.). Balckwell Scientific Publications, London.
- PIANKA, E., 1978. *Evolutionary Ecology*. Harper and Row Publishers, N.Y.
- PIELOU, E., 1975. *Ecology Diversity*. Wiley, New York.
- PLEASANTS, J., 1980. Competition for bumblebee pollinators in Rocky Mountain plant communities. *Ecology* 61: 14446 – 1459.
- PLUOT-SIGWALT, D., 1982. Diversité et dimorphisme sexuel de glandes tégumentaires abdominales chez les Coléoptères Scarabaeidae. *Comptes Rendus de l'Académie des Sciences, Paris* 294: 945-948.
- PLUOT-SGWALT, D., 1983. Les glandes tégumentaires des Coléoptères Scarabaeidae: répartition des glandes sternales et pygidiales dans la famille. *Bulletin de la Société entomologique de France* 88: 597-602.
- PLUOT-SGWALT, D., 1986. Les glandes tégumentaires des Coléoptères Scarabaeidae: structure et diversité des canalicules. *Annales de la Société entomologique de France (N.S.)* 22: 163-182.
- PLUOT-SGWALT, D., 1988a. Le système des glandes tegumentaires des Scarabaeidae rouleurs, particulièrement chez deux espèces de *Canthon* (Coleoptera). *Folia Entomológica Mexicana* 74: 79-108.
- PLUOT-SIGWALT, D., 1988b. Données sur l'activité et le rôle de quelques glandes tegumentaires, sternales, pygidiales et autres, chez deux espèces de *Canthon*. *Bulletin de la Société entomologique de France* 93: 89-98.
- PLUOT-SIGWALT, D., 1991. Le système glandulaire abdominal des coléoptères coprophages Scarabaeidae: ses tendances évolutives et ses relations avec la nidification. *Annales de la Société entomologique de France (N.S.)* 27: 205-229.
- PLUOT-SIGWALT, D., 1995. La diversité du système des glandes tégumentaires abdominales des Scarabaeidae (S. Str.) (Coleoptera): morphologie et répartition des structures cuticulaires. *Annales de la Société entomologique de France* 8 N.S) 31:295-348.
- PONT, A., 1973. Muscidae (house flies, stable flies, etc.). In. SMITH, K (ed.), *Insects and other arthropods of medical importance*. British Museum (Natural History), London: 251-259.
- PORTCHINSKY, P., 1885. Muscarum cadaverinarum stercorariarumque biología comparata. *Berl. Ento. Z.*, 31:17-28.

- POTTER, D., 1983. Seasonal emergence and flight of the northern and southern masked chafers in relation to air and soil temperature and rainfall patterns. *Environmental Entomology* 10: 793-797.
- PRENDERGAST, J.; R. QUINN; J. LAWTON; B. EVERS HAM & D. GIBBONS, 1993. Rare species, the coincidence of diversity hotspots and conservation strategies. *Nature* 365:335-337.
- PUTMAN, R., 1983. Carrion and dung: the decomposition of animal wastes. *Studies in Biology* 156: 1-59. Edward Arnold (Publishers). London
- PYKE, G., 1982. Local geographic distribution of bumblebees near Crested Butte, Colorado: competition and community structure. *Ecology* 63: 555-573.
- RAABE, M., 1986. Insect reproduction: regulation and successive steps. *Adv. Insect Physiol.*, 19:29-154.
- RAHEL, F., 1990. The hierarchical nature of community persistence: a problem of scale. *The American naturalist* 136: 328 – 344.
- RAINIO, M., 1966. Abundance and phenology of some coprophagous beetles in different kinds of dung. *Ann.Zool.Fenn.*, 3:88-98.
- RANDALL, M., 1982. The dynamics of and insect population throughout its altitudinal distribution: *Coleophora alticolella* (Lepidoptera) in northern England. *Journal of Animal Ecology* 51: 993 – 1016.
- RATCLIFFE, B., 1980. Take a beetle to lunch today or the natural history of dung beetles. *UNL News*, 59 (18).
- RATHCKE, B., 1984. Patterns of flowering phenologies: testability and causal inference using a random model. In: Strong, D.; D. SIMBERLOFF; L. ABELE & A. THISTLE, (eds), *Ecological communities. Conceptual issues and the evidence.* Princeton Univ. Press, Princeton: 383-396.
- REIG, O., 1962. Las integraciones cenogenéticas en el desarrollo de la fauna de vertebrados tetrápodos de América del Sur. *Ameghiniana* 2(8):131-140.
- REIG., O., 1968. Peuplement en vertébrés tétrapodes de l'Amérique du Sud:215-260. In: *Biologie de l'Amérique Australe* 4. Delamere Deboutille, C. & E. Rapoport (eds.), C.N.R.S., Paris.
- REYES-CASTILLO, P.& HALFFTER, G., 1984. La structure sociale chez les Passalidae (Col.). *Bulletin de la Société Entomologique de France*, 88:619-635.
- RICKLEFS, R. & D. SCHLUTER, 1993. Species diversity: Regional and historical influences. In: *Species origin diversity in ecological communities.* Ricklefs, R. & D. Schluter (Eds.). The University of Chicago Press. Chicago and London: 350-363.
- RICOU, G., 1967. Étude biocénétique d'un milieu "naturel": la prairie permanente pâturée. *Ann. Epiph.* 18, numéro fuero de serie, 1:1-148.
- RICOU, G. & P. LOISEAU., 1984. Études sur le recyclage dans l'écosystème prairial, II. Coprophages et recyclage dans les pelouses montagnardes. *Acta oecologica. Oecol.applic.*, 5(4):319-334.
- RIDSDILL-SMITH, T., 1986. The effect of seasonal changes in cattle dung on egg production by two species of dung beetles (Coleoptera:Scarabaeidae) in southwestern Australia. *Bull. Ent. Res.*, 76:63-68.
- RIDSDILL-SMITH, T., 1988. Survival and reproduction of *Musca vetustissima* Waker (Diptera:Muscidae) and a scarabaeine dung beetle in dung of cattle treated with avermectin B 1. *J. Aust. Entomol. Soc.*, 27: 175-178.
- RIDSDILL-SMITH, T., 1990. Competition in dung breeding insects. En: reproductive behaviour in *Insects-Individuals and Populations.* Bailey, W. & Ridsdill-Smith, T. (Eds.). Chapman & Hall. London: 264-292.

- RIDSDILL-SMITH, T. & G. HALL & G. CRAIG, 1982. Effect of population density on reproduction and dung dispersal by the dung beetle *Onthophagus binodis* in the laboratory. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, 32: 80-85.
- RIDSDILL-SMITH, & L. HAYLES, 1990. Stages of brush fly, *Musca venustissima* (Diptera: Muscidae) killed by scarabaeinae dung beetles (Coleoptera: Scarabaeidae) in unfavourable cattle dung. *Bull. Ent. Res.* 80:473-478.
- RIDSDILL-SMITH, T. & A. KIRK, 1981. Dung beetles and dispersal of cattle dung. *Proc. 3rd. Australasian conf. Grassl. Invert. Ecol.*, Adelaide 30 nov. – 4 dec., 215-219.
- RIPA, R. & F. RODRÍGUEZ, 1990. Introducción de escarabajos coprófagos a Chile. XII Congr. Nac. Entomol., Valparaíso, Chile, 27-30. XI. 1990:51.
- RITCHER, P., 1947. Larvae of Geotrupinae with keys to tribes and genera (Coleoptera: Scarabaeidae). *Bulletin of the Kentucky Agricultural Experiment Station*, 506: 1-27.
- RITCHER, P., 1966. White grubs and their allies: a study of North American Scarabaeoid larvae. Oregon State University Press. Corvallis. 219 pp.
- RITCHER, P., 1969a. Spiracles of adult Scarabaeoidea (Coleoptera) and their phylogenetic significance. I. The Abdominal spiracles. *Annals of the Entomological Society of America*, 62:869-860.
- RITCHER, P., 1969b. Spiracles of adult Scarabaeoidea (Coleoptera) and their phylogenetic significance. II. Thoracic spiracles and adjacent sclerites. *Annals of the Entomological Society of America*, 62: 1388-1398.
- RODRÍGUEZ, C.; E. LEONI; F. LEZAMA & A. ALTESOR, 2001. Efecto de la exclusión del ganado sobre la frecuencia de especies de pradera natural. 1º Reunión Binacional de Ecología (Argentina, Chile), Bariloche, Argentina.
- RODRÍGUEZ, C.; E. LEONI; F. LEZAMA & A. ALTESOR, 2002. Effects of grazing enclosure on species composition and plant traits in a Uruguayan grassland. 45th International Association of Vegetation Science Symposium, Porto Alegre, Brasil.
- RODRÍGUEZ-SCHERZER, G. & L. GUZMÁN-DÁVALOS. 1984. Los Hongos (macromicetos) de las Reservas de la Biosfera de la Michhilía y Mapimí, Durango. *Bol. Soc. Mex. Mic.* 19: 159-168.
- ROJEWSKI, C., 1983. Observation on the nesting behaviour of *Aphodius erraticus* (L.) (Coleoptera, Scarabaeidae). *Bulletin Entomologique de Pologne* 53: 271-279.
- ROMERO-SAMPER, J. & F. MARTÍN-PIERA, 1995. Nesting behaviour, ontogeny and life-cycle of *Onthophagus stylocerus* (Coleoptera, Scarabaeidae). *European Journal of Entomology*, 92: 667-679.
- ROMMEL, E., 1961. Ernährungsbiologie und Brutpflegeverhalten des Spanischen Mondhornkäfers *Copris hispanus* (L.). *Biologisches Zentralblatt*, 80:327-346.
- ROMMEL, E., 1967. Ernährungsbiologie und Brutpflegeverhalten des kleinen Mondhornkäfers *Copris lunaris* (L.) (Col., Scarab). Eine Vergleichsstudie zu den Arbeiten über den Spanischen Mondhornkäfer, *Copris hispanus* L. *Nachrichtenblatt der Bayerischen Entomologen*, 16, 8-13, 20-28.
- ROJEWSKI, C., 1983. Observations on the nesting behaviour of *Aphodius erraticus* (L.) (Coleoptera, Scarabaeidae). *Bull. Entomol. Pol.*, 53:271-279.
- ROOT, R., 1967. The Niche Exploitation Pattern of the Blue-Grey Gnat Catcher. *Ecological Monographs*, 37: 317-350

- ROSENGURT, B., 1944a. Estudios sobre praderas naturales del Uruguay. 4ta. Contribución. Las Formaciones capestres y herbáceas del Uruguay. Agros (134), Montevideo.
- ROSENGURTT, B, 1944b. Las Formaciones Campestres y Herbáceas del Uruguay. En: Uruguay. Ministerio de Ganadería Agricultura y Pesca (M.G.A.P.).1994. Carta esquemática de vegetación natural. Esc. 1:2.857.000. Color. Contribución de los estudios edafológicos al conocimiento de la vegetación de la República Oriental del Uruguay. Ed. Imprenta del Ejército. Montevideo. Uruguay. Boletín Técnico N° 13. 79 pp.
- ROSENGURTT, B, 1946. Estudios Sobre Praderas Naturales del Uruguay. En: Uruguay. Ministerio de Ganadería Agricultura y Pesca (M.G.A.P.).1994. Carta esquemática de vegetación natural. Esc. 1:2.857.000. Color. Contribución de los estudios edafológicos al conocimiento de la vegetación de la República Oriental del Uruguay. Ed. Imprenta del Ejército. Montevideo. Uruguay. Boletín Técnico N° 13. 79 pp.
- ROTH, J. 1983. Compatibility of coprophagous scarabs and fimicolous staphylinids as biological control agents of the horn fly, *Haematobia irritans* (L.) (Diptera, Muscidae) in a central Texas pasture habitat. *Env. Entomol* 12 (1): 106-109.
- ROUGON, C. & D., ROUGON, 1979. Données preliminaries sur les arthropods des bouses de zébu en République du Níger. *Ann. Univer. Niamey*: 11-18.
- ROUGON, D., 1987. Coléoptères coprophiles en zone sahelienne: etude biocenotique, comportement nidificateur, intervention dans le recyclage de matière organique du sol. Sc.D. Thesis, Université d'Orleans, France, 324pp.
- ROUGON, D. & C., ROUGON, 1980. Le cleptoparasitisme en zone shaélienne: Phénomène adaptatif d'insectes Coléoptères coprophages Scarabaeidae aux climats arides et semi-arides. *Comptes Rendus Helodomadaires des Séances de l'Académie des Sciences, Paris, Série D., Sciences naturelles*, 291:417-419.
- ROUGON, D. & C., ROUGON, 1982 a. Le comportement nidificateur des Coléoptères Scarabeinae Oniticellini en zone sahélienne. *Bulletin de la Société Entomologique de France*, 87: 272-279.
- ROUGON, D. & C., ROUGON, 1982 b. Le comportement nidificateur d'Onitis alexis Klug en region sahélienne. *Bulletin de la Société Entomologique de France*, 87 (1-2): 15-19.
- ROUGON, D.; C. ROUGON; J. TRICHET & J. LEVIEUX, 1988. Enrichissement en matière organique d'un sol sahélien au Níger par les insectes coprophages (Coleoptera, Scarabaeidae). *Implications agronomiques. Rev.Ecol.Biol..Sol* 25:413-434.
- RUTZ, D. & R. AXTELL, 1980. House fly (*Musca domestica*) parasites (Hymenoptera:Pteromalidae) associated poultry manure in North Carolina. *Environ. Entomol.*9:175-180.
- SAINZ MORENO, L. & C. COMPAIRE FERNÁNDEZ, 1985. *Animales y Contaminación Biótica Ambiental*. Inst. Est. Agrarios, Pesqueros y Alimentarios, Madrid. 441 pp.
- SAIZ, F., 1980, Experiencias en el uso de criterios de similitud en el estudio de las comunidades. *Arch. Biol. Med. Exp.* 13: 387-402.
- SALA, O.; M. OESTERHELD; R. LEÓN & A. SORIANO, 1986. Grazing effects upon plant community structure in subhumid grasslands of Argentina. *Vegetatio* 67: 27-32.

- SALA, O & J. PARUELO, 1977. Ecosystem services in grasslands. In: Dailly, G. (ed.) Nature's services: Societal dependence on natural ecosystems: 237-252. Island Press, Washington, DC.
- SALGADO, J., 1983. Ciclo anual de los escarabeidos coprófagos del ganado ovino en el área de Villafávila (Zamora). *G.it. Ent.*, 1: 225-238.
- SALGADO, J. & A. DELGADO., 1979. contribución AL conocimiento de los Aphodiini leoneses. *Publ. Inst. Zool. "Dr. Augusto Nobre" Porto.* 144:1-48.
- SÁNCHEZ-PIÑEIRO, F. & J. ÁVILA, 1991. Análisis comparativo de los Scarabaeoidea (Coleoptera) coprófagos de las deyecciones de conejo (*Oryctolagus cuniculus* (L.) y de otros mamíferos. *Estudio preliminar. Eos.*, 67: 23-34.
- SANTOS, A. DE LOS; C. MONTES & L. RAMÍREZ-DÍAZ, 1982. Modelos espaciales de algunas poblaciones del coleópteros terrestres en dos ecosistemas del bajo Guadalquivir (S.W. España). *Mediterránea*, 6: 65-92.
- SANTOS FILHO, P., 1995. Fragmentação de habitats: Implicações para conservação in situ: 365-393. In: F. Esteves (ed.). *Oecologia Brasiliensis*. 1. UFRJ, Rio de Janeiro.
- SASAKI, H., 2003. Evaluation of biodiversity and creation of potential map. <http://cse.naro.affrc.go.jp/ssaki/tayou/tayou-e.html>. :1.3
- SAUNDERS, D., 1976. *Insect clocks*, G. Kerckut (ed), Pergamon Press, Oxford, 279 pp.
- SCHMIDT, G., 1935. Beiträge zur Biologie des Aphodiinae. *Stettiner Entomologische Zeitung*, 96: 293-350.
- SCHOENER, T., 1974. Resource partitioning in ecological communities. *Science* 185: 27:39.
- SCHOLTZ, C., 1986. Phylogeny and systematics of the Trogidae (Coleoptera, Scarabaeoidea). *Systematic Entomology*, 11: 355-363.
- SCHOLTZ, C., 1990. Phylogenetic Trends in Scarabaeoidea. *Journal of Natural History* 24:1027-1066.
- SCHOLTZ, C. & D. BROWNE, 1966. Polyphyly in the Geotrupidae (Coleoptera:Scarabaeoidea): a case for a new family. *Jornal of Natural History*, 30: 597-614.
- SCHOLTZ, C; A. D'HOTMAN; A. EVANS & A. NEL, 1988. Phylogeny and systematics of the Ochodaeidae (Insecta: Coleoptera, Scarabaeoidea). *Journal of the Entomological Society of South Africa*, 51(2):207-240.
- SCHOLTZ, C; D. BROWNE & J. KUKALOVA-PECK, 1994. Glaresidae, archaeopteryx of the Scarabaeoidea (Coleoptera). *Systematic Entomology*, 19:259-277.
- SCHOLTZ, C. & C. CHOWN, 1995. The evolution of habitat use and diet in the Scarabaeoidea: a phylogenetic approach. En: *Biology, Phylogeny, and Classification of Coleoptera. Papers Celebrating the 80<sup>th</sup> Birthday of Roy A. Crowson*. Pakaluk, J. y Slipinski, S. A. (Eds.). Muzeum i Instytut Zoologii PAN. Warszawa: 355-374.
- SCHOLTZ, C. & K. KRÜGER, 1995. Effects of ivermectin residues in cattle dung on dung insect communities under extensive farming conditions in South Africa. *Insects in a changing environment*: 466-471.
- SEADSTED, T., 1984. The role of microarthopods in decomposition and mineralization process, 16:191-194.

- SEMENOW-TIAN-SHANSKII, A & S. MEDVEDEV, 1932. Revisio synoptica specierum palaearticularum novae tribus Glaresini (Coleoptera: Scarabaeidae). Société Entomologique Française ( Livre Centenaire): 337-342.
- SERVILLE (ver AUDINET-SERVILLE).
- SHEPERD, V. & C. CHAPMAN, 1998. Dung beetles as secondary seed dispersers. Impact on seed predation and germination. *J. Trop. Ecol.*, 14: 199-215.
- SHARP, D. & M. MUIR, F., 1912. The comparative anatomy of the male genital tube in Coleoptera. *Transactions of the Entomological Society of London*, 3:477-642.
- SHEATH, G., R. POTTINGER & I. CORNFORTH, 1990. Informe Consultores Neozelandeses sobre la estabilidad de las pasturas en el Uruguay. *Rev. Plan Agropecuario*, Julio 1990, Suplemento especial.
- SHORT, R. & P. MASLIN, 1977. Processing of leaf litter by a stream detritivore: effect on nutrient availability to collectors. *Ecology* 58: 935-938.
- SHORROCKS, B. & J. ROSEWELL, 1986. Guild size in drosophilds: a simulation model. *J. Anim. Ecol.* 55: 527-542.
- SHURE, D. & D. PHILLIPS, 1991. Patch size of forest openings and arthropod populations. *Oecologia* 86: 325-334.
- SIGURJÓNSDÓTTIR, H., 1984. Food competition among *Scatophaga stercoraria* larvae with emphasis on its effects on reproductive success. *Ecol. Entomol.* 9: 81-90.
- SIMBERLOFF, D., & T. DAYAN, 1991. The guild concept and the structure of ecological communities. *Annual Review of Ecology and Systematics* 22: 115-143.
- SING., S. & S. GRUPTA., 1977. Plant decomposition and soil respiration in terrestrial ecosystems. *Bot. Rev.*, 43: 449-528.
- SOBERÓN, J. & J. LLORENTE, 1993. The use of species accumulation functions for the prediction of species richness. *Conservation biology*, 7: 480-488.
- SOLÍS, A., 1994. Los Lamelicornios de Costa Rica. Instituto Nacional de Biodiversidad, INBIO, Heredia, Costa Rica.
- SORIANO, A., 1991. Río de la Plata grasslands : 367-407. In R.T. Coupland, (ed.) *Natural grasslands. Introduction and Western Hemisphere*. Elsevier, Amsterdam.
- SOUTHWOOD, T., 1987. The concept and nature of the community. In. J. Gee & P. Giller (eds.). *organization of communities: past and present: 3-27*. Blackwell Scientific Publications, Oxford.
- SOWIG, P., 1995. Habitat selection and offspring survival rate in three paracoprid dung beetles: the influence of soil type and soil moisture. *Ecography* 18: 147-154.
- SOWIG, P., 1966a. Duration and benefits of biparental brood care in the dung beetle *Onthophagus vacca* (Coleoptera, Scarabaeidae). *Ecological Entomology*, 21:81-86.
- SOWIG, P., 1966b. Duration and benefits of biparental brood care in the dung beetle *Onthophagus vacca* (Coleoptera: Scarabaeidae). *Ecological Entomology* 21: 81-86.
- SOWIG, P., 1966c. Brood care in the dung beetle *Onthophagus vacca* (Coleoptera, Scarabaeidae): the effect of soil on time budget, nest structure, and reproductive success. *Ecography*. 19: 254-258.
- SOWIG, P., 1995. Habitat selection and offspring survival rate in three paracoprid dung beetles: the influence of soil type and soil moisture. *Ecography* 18; 147 - 154.

- SPEYICIS, C. & P. MARIATEGUI, 1998. Búsqueda de escarabeidos biocontroladores de *Haemaobia irritans* (Linnaeus) (Diptera: Muscidae). In: Resúmenes IV Congreso Argentino de Entomología, Mar del Plata: 298.
- STEBNICKA, Z., 1985. A new genus and species of Aulonocnemidae from India with notes on comparative morphology (Coleoptera, Scarabaeidae). *Revue Suisse de Zoologie*, 92: 649-658.
- STEBNICKA, Z., 1989. Revision of the Aphodiinae of the Western Himalaya (Coleoptera: Scarabaeidae). *Stuttgarter Beiträge zur Naturkunde Serie A (Biologie)* 441 (29S):1-29.
- STEVENSON, B. & D. DINDAL, 1978 b. Insect effects on decomposition of cow dung in microcosms. *Pedobiologia*, 30:81-92.
- STEVENSON B. & DINDAL, D., 1987. Functional ecology of coprophagous insects: A review. *Pedobiologia* 30: 285-298.
- STEWART, T., 1967. Food preferences of coprophagous beetles with special reference to *Phanaeus* spp. *J. Georgia Entomol. Soc.*, 2:69-77.
- SUDHAUS, W., 1981. Über die sukzession von Nematoden in kuhfladen. *Pedobiologia*, 21:271-297.
- SWEETMAN, H., 1931. Preliminary report on the physical ecology of certain Phyllophaga (Scarabaeidae, Coleoptera). *Ecology* 12: 401-422.
- SWIFT, J., 1987. Organization of assemblages of decomposer fungi in space and time. In: J. Gee & P. Giller (eds.). *Organization of communities: past and present*: 229-253. Blackell Scientific Publications, Oxford.
- SWIFT, M.; O. HEAL & J. ANDERSON, 1979. *Decomposition in Terrestrial Ecosystems*. Blackell Scientific Publications 5. pp. 372. (Ed.) Oxford London Edinburgh Boston Melbourne.
- TALLAMY, D., 1984. Insect parental care. *BioScience* 34: 20-24.
- TALLAMY, D. & T. WOOD, 1986. convergence patterns in subsocial insects. *Annual Review of Entomology* 31: 369-390.
- TAUBER, C. & M. TAUBER, 1981. Insect seasonal cycles: genetics and evolution *Annual Review of Ecology and Systematics* 12: 281 – 308.
- TERBORGH, J. & S. ROBINSON, 1986. Guilds and their utility in ecology. In: Kikkawa, J. & D. Anderson (eds.), *Community Ecology: patterns and process*: 65-90. Blackwell Scientific Publications, Oxford.
- THOME, J. & M. DESIERE, 1979. Observations préliminaire sur les mécanismes d'attraction de quelques espes de coléoptères Hydrophilidae coprophiles. *Bul. Ecol.*, 10:211-221.
- THEROND, J. & L. BIGOT., 1971. Sur les modifications de la communauté des Coléoptères scarabéides coprophagos en Camargue. *Bull. Soc. Etude Sci. nat. Nimes*, 2:62-78.
- TREECE, R., 1966. Effect of bovine diet on face fly development. A preliminary report. *J. Econ. Entomol.* 59: 153-156.
- TRIBE, G., 1976. The ecology and ethology of ball rolling dung beetles: 58-75. M.Sc. Dissertation, University of Natal, Plietermaritzburg, South Africa: 170pp.
- TYNDALE-BISCOE, M., 1978. Physiological age- grading in females of the dung beetle *Euoniticellus intermedius* (Reiche) (Coleoptera:Scarabaeidae). *Bulletin of entomological Research*. 68:207-217.
- TYNDALE-BISCOE, M., 1984. Adaptative significance of brood care of *Copris diversus* Whaterhouse (Coleoptera:Scarabaeidae). *Bulletin of entomological Research*. 74:453-461.

- TYNDALE-BISCOE, M., 1988. The phenology of *Onitis alexis* (Coleoptera: Scarabaeidae) in the Araluen Valley: Survival in a marginal environment. *Aust. J. Ecol.*, 13:431-443.
- TYNDALE-BISCOE, M., WALLACE, M. & WALKER, J. 1981. An ecological study of an Australian dung beetle *Onthophagus granulatus* Boheman (Coleoptera:Scarabaeidae), using physiological age- grading techniques. *Bulletin of entomological Research.* 71:137-152.
- TYNDALE-BISCOE, M. & WALKER, J. 1992. The phenology of the native dung beetle *Onthophagus australis* (Guerin) (Coleoptera: Scarabaeinae) in South-eastern Australia. *Australian Journal of Zoology.* 40:303-311.
- UNDERHAY, V. & C. DICKINSON, 1978. Water, mineral a and energy fluctuations in decomposing cattle dung pats. *J. Brit. Grass. Soc.*, 33:189-196.
- VALIELA, I., 1969. The arthropod fauna of bovine dung in central New York and sources on its natural history. *J. New York Entomol. Sco.*, 77: 210-220.
- VALIELA, I., 1974. Composition, food webs and population limitation in dung arthropod communities during invasion and succession. *Amer. Midl. Natur.*, 92:370-385.
- VALKENBURGH, B. Van & C. JANS, 1993. Historical diversity patterns in North American large herbivores and carnivores. In: *Species diversity in ecological communities.* Ricklefs, r. & d. Schluter (Eds.). The University of Chicago Press. Chicago and London: 330-341.
- VEIGA, C., 1982. Los Scarabaeoidea (Col.) coprófagos de Colmenar Viejo (Madrid). *Perfiles autoecológicos. Memoria de Licenciatura. Univ. Complutense, Madrid.* 195 pp (Inédita).
- VEIGA, C., 1985. Consideraciones sobre hábitos de necrofagia en algunas especies de Scarabaeoidea Laparosticti paleárticas. (Insecta, Coleoptera). *Bol. Soc. Port. Entom.*, 2(1): 123-134.
- VEIGA, C., 1986a. Contribución al conocimiento de los Aphodiidae ibéricos. Recaptura de *Aphodius (Chilothorax) cervorum* Fairmaire en España (Coleoptera, Scarabaeoidea). *Actas VIII jornadas Asoc. Esp. Entom.*:689-692.
- VEIGA, C., 1986b. Contribución al conocimiento de los Aphodiidae ibéricos. III. *Aphodius (Nobius) bonnairei* Reitter, especie mal conocida de España (Coleoptera, Scarabaeoidea). *Actas VIII jornadas Asoc. Esp. Entom.*:639-699.
- VEIGA, C. ; J. LOBO & F. MARTÍN-PIERA, 1989. Las trampas pitfall con cebo, sus posibilidades en el estudio de las comunidades coprófagas de Scarabaeidae (Col.). II. Análisis de efectividad. *Rev. Ecol. Biol. Sol.*, 25(1):91-109.
- VERDÚ, J. & E. GALANTE, 1995. Life history and description of the larval stage of *Aphodius lusitanicus* Erichson, 1848 (Coleoptera:Scarabaeoidea:Aphodiinae). *Acta zool.cracov.*,38(2):205-212.
- VERDÚ, J. & E. GALANTE, 1999. Larvae of *Ataenius* (Coleoptera: Scarabaeidae: Aphodiidae): generic characteristics species descriptions. *European Journal of Entomology*, 96:57-68.
- VERDÚ, J. & E. GALANTE, 2004. Behaviural andmorphological adaptations for a low-quality resource in semi-arid environments: dungs beetles (Col. Scarabaeidae) associated with the European rabbit *Oryctolagus cuniculus* L. *Journal of Natural History.*vol. 38:05-715
- VERDÚ, J.; E. GALANTE & J. LUMARET, 1998. Description de la larve de *Bobelasmus bocchus* (Erichson) et position systématique du genre (Coleoptera: Geotrupidae: Bolboceratinae).

- VERDÚ, J.; J. LUMARET & E. GALANTE, 1997. Biology of *Aphodius hyxos* Petrovitz (Coleoptera:Scarabaeoidea:Aphodiidae) and description of the third larval stages. The Canadian Entomologist 129:657-665.
- VILLALOBOS, F; A. DIAZ & M. FAVILA, 1998. Two species of *Canthon* Hoffmannsegg feed on dead and live invertebrates. The Coleopterists Bulletin, 52 (2): 101-104.
- VIRKKI, N., 1957. Structure of the testis follicle in relation to evolution in the Scarabaeidae (Coleoptera). Can.J.Zool., 35:265-277.
- VITNER, J., 1995. Mating behavior of *Aphodius (Chilothorax) distinctus* (Coleoptera: Scarabaeidae: Aphodiinae). Acta Societatis Zoologicae Bohemicae 59: 249-265.
- VITNER, J., 1998. Reproductive biology of the Central European *Aphodius* species with large scutellum (Coleoptera: Scarabaeidae: Aphodiinae). Acta Soc.Zool. Bohem., 62:227-253.
- VULINEC, K., 2000. Dung beetles (Coleoptera: Scarabaeidae), monkeys and conservation in Amazonia. Florida Entomologist 83: 229-241.
- VULINEC, K., 2002. Dung beetle communities and seed dispersal in primary forest and disturbed land in Amazonia. Biotropica 34: 297-309.
- VULINEC, K.; W. EDMONDS & D. MELLOW, 2003. Biological and taxonomic notes on a rare phanaeine dung beetle, *Phanaeus alvarengai* Arnaud (Coleoptera: Scarabaeidae). The Coleopterists Bulletin, 57 (3): 353-357.
- WAAGE, J. & R. BEST, 1985. Arthropod associates of sloths: 329-332. In G. MONTGOMERY (ed.), The evolution and ecology of armadillos, sloths and vermilinguas, Smithsonian Institution Press, Washington, DC.
- WASSMER, T., 1994. Seasonality of coprophagous beetles in the Kaiserstuhl area near Freiburg (SW-Germany) including the winter months. Acta Oecologica, 15(5): 607-631.
- WASSMER, T., 1995. Selection of the spatial habitat of Coprophagous beetles in the Kaiserstuhl area near Freiburg (SW-Germany). Acta Oecol. 16: 461-478.
- WALIELA, I., 1969. An experimental study of mortality factors of larval *Musca autumnalis* De Geer. Ecological Monographs, 39: 199-255.
- WALL R. & L. STRONG, 1987. Environmental consequences of treating cattle with the antiparasitic drug ivermectin. Nature, 327:418-421.
- WALLACE, M. & M. TYNDALE-BISCOE, 1983. Attempts to measure the influence of dung beetles (Coleoptera:Scarabaeidae) on the field mortality of the bush fly *Musca vetustissima* Walker (Diptera:Muscidae) in south-eastern Australia. Bulletin of Entomological Research 73:33-44.
- WALTER P., 1977. Répartition des Scarabaeidae coprophages dans les diverses formations végétales du plateau Batéké (Zaïre). Géo-Éco-Trop., 4:259-275.
- WALTER, P., 1978. Recherches écologiques et biologiques sur les Scarabéides coprophages d'une savane du Zaïre. These Dr.:360pp. Université des Sciences et Techniques du Languedoc. Montpellier, France.
- WALTER, P., 1980. Comportement de recherche et d'exploitation d'une stercorale chez quelques coprophages afro-tropicaux. Anns. Soc. Ento. Fr. (N.S.), 16:307-323.
- WALTER, P., 1983. La part de la nécrophagie dans le régime alimentaire des scarabéides coprophages afro-tropicaux. Bull. Soc. Zool., Fr., 108(3):397-402.
- WALTER, P., 1991. Contribution à la connaissance des scarabéides coprophages du Gabon (Coleoptera:Scarabaeidae). VIII. Le peuplement forestier de la Région de Bifoun: Données bio-écologiques. ELYTRON SUPPL., 5(1):115-123.

- WASMIA, AL-HOURTY & F. AL-MUSALAM, 1997. Dung preference of the dung beetle *Scarabaeus cristatus* Fab. (Coleoptera Scarabaeidae) from Kuwait. *Jornal of Arid Environments* 35: 511-516.
- WASMIA AL-HOUTY & F. AL-MUSALAM, 1996. Dung consumption of *Scarabaeus cristatus* from Kuwait. *Zoology in the Middle East* 12: 71-74.
- WASSMER, T. & P. SOWIG, 1994. Die coprophagen Käfer der Schafsweide: "Flachsland" am Schönberg bei Freiburg. *Veröff. Naturschutz Llandespflege Bad. Württ.*, 68/69: 355-376.
- WATERHOUSE, D., 1974. The biological control of dung. *Sci. Amer.* 230:100-109.
- WEAVER, J., 1995. Indicator species and scale of observation. *Conservation Biology* IX(4): 939-942.
- WEAVER, J. & J. HACKER, 1978. Bionomical observations and control of *Ataenius spretulus* in West Virginia. *W. V. Univ. Agric. For. Exp. Stn. Curr. Rep.* 72: 16pp.
- WEBB, D., 1977. Regulation of deciduous forest litter decomposition by soil arthropod feces: 57-69. In: W. MATTSON (ed.), *The Role of Arthropods in forest ecosystems*. Springer-Verlag New York.
- WEBER, F., 1801. *Observationes entomologicae, continens novorum quae condidit generum characteres, et nuper detectarum specierum descriptiones*, 116pp. Kiliae.
- WEEDA, W., 1967. The effect of cattle dung patches on pasture growth, botanical composition and pasture utilization. *New Zeal. J. Agric. Res.* 10: 150-159.
- WEGNER, G. & H. NIEMCZYK, 1979. The *Ataenius* of Ohio. *Ohio. J. Sci.* 79: 249-255.
- WEGNER, G. & H. NIEMCZYK, 1981. Bionomics and Phenology of *Ataenius spretulus*. *Annals of the Entomological Society of America*, 74(4):374-384.
- WHITE, E., 1960. The natural history of some species of *Aphodius* (Col. Scarabaeidae) in the northern Pennines. *Entomologist's Monthly Magazine* 66:25-30.
- WHITE, E., 1990. The natural history of some species of *Aphodius* (Col. Scarabaeidae) in the Northern Pennines. *Entomol. Monthly Magazine*, 96:25-30.
- WILSON, E., 1975. *Sociobiology. The New Synthesis*. Cambridge, Mass: The Belknap Press. 697pp.
- WINGO, C.; G. THOMAS, G. CLARK & C. MORGAN, 1974. Succession and abundance of insects in pasture manure. Relationship to face fly survival. *Ann. Entomol. Soc. Amer.* 67: 386-390.
- WITKAMP, M. & D. CROSSLEY, Jr., 1966. The role of arthropods and microflora in breakdown of white oak litter. *Pedobiologia* 6:293-303.
- WOLDA, H., 1987. Altitude, habitat and tropical insect diversity. *Biol. J. Linn. Soc.* 30:313-323.
- WOLDA, H., 1988. Insect seasonality. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 19:1-18.
- WOLDA, H. & M. ESTRIBI, 1985. Seasonal distribution of the large sloth beetle *Uroxys gorgon* Arrow (Scarabaeidae: Scarabaeinae) in light traps in Panama : 319-322. In MONTGOMERY, G.(ed.). *The evolution an ecology of armadillos, sloths and vermilinguas*, Smithsonian Institution Press. Washington D.C.
- WOODRUFF, R., 1973. The scarab beetles of Florida. *Arthropods of Florida* 8: 1-220.
- YADAV, J. & R. PILLAI, 1979. Evolution of karyotypes and phylogenetic relationships in Scarabaeidae (Coleoptera). *Zoologischer Anzeiger*, 202 (1/2):105-118.
- YASUDA, H., 1984. Seasonal changes in the numbers and species of Scarabaeid dung beetles in the middle part of Japan. *Jap. J. appl. Entomol. Zool.*, 28:217-222

- YASUDA, H., 1994. Reproductive traits of *Aphodius* dung beetles. *The Insectarium*, 31:4-9.
- YBARRONDO, B. & B. HEINRICH, 1996. Thermoregulation and response to competition in the African dung beetle *Kheper nigroaeneus* (Coleoptera: Scarabaeidae). *Physiol. Zool.*, 69: 35-48.
- YOKOYAMA K; H. KAI & H. TSUCHIYAMA, 1991. Paracoprid dung beetles and gaseous loss of nitrogen from cow dung. *Soil Biol. Biochem* 23(7):643-647.
- YOUNG, O., 1978. Resource partitioning in a Neotropical necrophagous scarab guild: 228pp. PhD Thesis. The University of Maryland.
- YOUNG, O., 1978. Resource Partitioning in a Neotropical Necrophagous Scarab Guild. Ph. D. Thesis, Univ. of Maryland, College Park.
- YOUNG, O., 1981. The attraction of neotropical Scarabaeinae (Coleoptera: Scarabaeidae) to reptile and amphibian faecal material. *The Coleopterist's Bulletin*, 35: 345-348.
- YOSHIDA, N., 1994. Reproductive traits of *Aphodius* dung beetles. *The Insectarium*, 31:4-9.
- YOSHIDA, N. & H. KATAKURA, 1985. Life cycle of *Aphodius* dung beetles (Scarabaeidae, Coleoptera) in Sapporo, northern Japan. *Japan. Environ. Sci., Hokkaido Univ.* 8: 209-229.
- YOSHIDA, N. & H. KATAKURA, 1992. Evolution of oviposition habits in *Aphodius* dung beetles (Coleoptera:Scarabaeidae). *Pan-Pacif. Entomol.*, 68(1):1-7.
- ZAR, J., 1996. *Biostatistical Analysis*. Third Edition. Prentice Hall, New Jersey. USA. 718pp.
- ZEH, D., & L. SMITH, 1985. Paternal investment by terrestrial arthropods. *American Zoology* 25:785-805.
- ZUNINO, M., 1975. Revisione delle specie paleartiche del sottogenere *Onthophagus* (sensu stricto) Latr. (Coleoptera, Scarabaeoidea). *Boll. Mus. Zool. Univ. Torino*, 7: 151-194.
- ZUNINO, M., 1984. Sistematica genérica dei Geotrupinae (Coleoptera:Scarabaeoidea, Geotrupidae), filogenesi della sottofamiglia e considerazioni biogeografiche. *Bolletino. Museo Regionale di Scienze Naturali*, 2 (1): 9-162.
- ZUNINO, M., 1983. Essai préliminaire sur l'évolution des armures genitales des Scarabaeinae, par rapport à la taxonomie du groupe et à l'évolution du comportement de nidification. *Bull. Soc. ent. Fra.*, 88:531-542.
- ZUNINO, M., 1984. Analisi sistematica e zoogeografica della sottofamiglia Taurocerastinae Germain. *Boll. Mus. Reg. Sci. Nat. Torino* 2(2): 445-464.
- ZUNINO, M., 1984b. Sistematica generica dei Geotrupinae (Coleoptera, Scarabaeoidea:Geotrupidae), filogenesi della sottofamiglia e considerazioni biogeografiche. *Boll. Mus. Reg. Sci. nat. Torino. Vol.* 2-N.1: 9-162.
- ZUNINO, M., 1985. Las relaciones taxonómicas de los Phanaeina (Coleoptera, Scarabaeinae) y sus implicaciones biogeográficas. *Folia Entomológica Mexicana* 64: 101-115.
- ZUNINO, M., 1991. Food relocation behaviour: a multivalent strategy of Coleoptera. In: Zunino, M.; Bellés, X. & M. Blas (eds.), *Advances in Coleopterology*. European Association of Coleopterology, Barcelona: 297-314.
- ZUNINO, M. & E. BARBERO, 1990. Food relocation and the reproductive biology of *Aphodius fossor* (L.) (Coleoptera, Scarabaeidae: Aphodiinae). *Ethol., Ecol. & Evol.*, 2:334.
- ZUNINO, M. & E. BARBERO, 1993. Escarabajos, Ganado, pastizales: algunas consideraciones deontológicas. *Folia Entomol. Mex.* 87: 95-101.

- ZUNINO, M.; L. CANINO & E. COLETTA, 1994. Feeding and nesting behavior of *Aphodius (Colobopterus) erraticus* (L.) (Coleoptera, Scarabaeidae, Aphodiinae). *Ethol., Ecol., Ecol. & Evol.*, 6:451-452.
- ZUNINO, M. & G. HALFFTER, 1988. Análisis taxonómico, ecológico y biogeográfico de un grupo americano de *Onthophagus* (Coleoptera: Scarabaeidae). *Monogr. Mus. Reg. Sci. Nat. Torino*. IX. 220pp.
- ZUNINO, M. & G. HALFFTER, 1997. Sobre *Onthophagus* Latreille, 1802 americanos (Coleoptera: Scarabaeidae: Scarabaeinae) *ELYTRON* (11):157-178.
- ZUNINO, M. & C. PALESTRINI, 1986. El comportamiento telefágico de *Trypocopris pyrenaicus* (Charp.) adulto. *Graellsia* 52:205-216.