

ESCARABAJOS ESTERCOLEROS

BIOLOGÍA REPRODUCTIVA Y SU REGULACIÓN



Imelda Martínez M.
Jean-Pierre Lumaret
(Editores)

EDITA



Asociación española de Entomología

ESCARABAJOS ESTERCOLEROS

BIOLOGÍA REPRODUCTIVA Y SU REGULACIÓN

Imelda Martínez M.
Jean-Pierre Lumaret
(Editores)



EDITA:

Asociación española de Entomología

Editores:

Imelda Martínez M.

Jean-Pierre Lumaret

imelda.martinez08@gmail.com

jean-pierre.lumaret@univ-montp3.fr

Entidades colaboradoras:

Universidad Paul Valéry, Montpellier 3, Francia

D.R. © Por las fotografías:

Dedicatoria. *Canthon humectus*. Imelda Martínez M.

Agradecimientos. *Ceratotrupes gonzaloi* Arriaga-Jiménez et al. 2022. nva. sp.

Capítulo 1. *Scarabaeus laticollis*. Jean-Pierre Lumaret

Capítulo 2. *Canthon indigaceus chevrolati*. Pablo Minor Montiel

Capítulo 3. *Gonaphodiellus opisthius* y *Cephalocyclus hogei*. Pablo Minor Montiel

Capítulo 4. *Copris incertus*. Sebastián Villada-Bedolla

Capítulo 5. *Sisyphus schaefferi*. Patrick Luneau

Capítulo 6. *Eurysternus mexicanus*. Sandra D. Almendarez Rocha

Capítulo 7. *Phanaeus quadridens*. Pablo Minor Montiel

Capítulo 8. *Ceratophyus martinezi*. José Ramón Verdú

Presentación final de las fotos, Sara Lariza

Rivera-Gasperín

Foto Portada:

Ciclo de vida de *Canthon indigaceus chevrolati*

(Autora: I. Martínez M.)

Diseño y formación de interiores y forros:

Aída Pozos Villanueva

Xalapa, Veracruz, México

apozos13@hotmail.com

Este libro debe citarse como:

Martínez, M. I. y Lumaret, J. P. (Eds.). 2022. *Escarabajos estercoleros. Biología reproductiva y su regulación*. Edita Asociación española de Entomología. 406 pp.

Un capítulo de libro debe citarse como:

Carmen Huerta C. y Magdalena Cruz R. 2022. El comportamiento Reproductivo. En: Martínez, M. I. y Lumaret, J. P. (Eds.). *Escarabajos estercoleros. Biología reproductiva y su regulación*, pp. 27-48.

ISBN: 978-84-09-4814-84

Reservados todos los derechos.

Queda prohibido reproducir parte alguna de esta publicación, su tratamiento informático o la transcripción por cualquier medio electrónico, mecánico, reprografía u otro sin el permiso previo y por escrito del editor y de los autores.



Canthon humectus

Este libro está dedicado con respeto y afectuosa admiración al

Dr. Gonzalo Halffter

reconocido a nivel mundial como gran entomólogo, taxónomo, ecólogo, biogeógrafo, evolucionista, conservacionista, maestro y creador de instituciones en México, quien partió el 11 de marzo de 2022 dejando un gran legado al mundo.

Durante toda su vida de incansable actividad científica tuvo como principal grupo de trabajo a los escarabajos del estiércol, influyendo en muchos de sus alumnos y colegas para estudiar su biología y su entorno ambiental en el más amplio sentido. Su primer trabajo publicado sobre estos insectos apareció en 1952, al que le siguieron numerosas publicaciones sobre sus escarabajos y diferentes disciplinas del conocimiento.

Entre los inicios de los años sesenta y los setenta, con su esposa Violeta Halffter y algunos de sus alumnos formó el primer grupo de investigación sobre estos insectos, y con ellos fundó el primer Instituto de Ecología de México, eso en 1975; posteriormente, en este país y en otros del mundo, se formaron distintos grupos dedicados a diferentes áreas de estudio de estos escarabajos.

LOS AUTORES

Prólogo

Escribir sobre un libro científico de la envergadura y complejidad de este tratado es una tarea que me honra gratamente. Si bien los autores han presentado como objeto de estudio un conjunto no monofilético de coleópteros –Scarabaeinae, Aphodiinae y Geotrupidae–, que comparten básicamente las deyecciones de los mamíferos como el mismo recurso trófico, el libro no es un mero tratado de escarabaeidología. En esta obra, los escarabajos estercoleros se han tomado como ejemplo paradigmático para estudiar un sinnúmero de aspectos de la biología animal, discutir su evolución, sus interacciones intra e interespecíficas, y sus múltiples relaciones con el entorno biótico y abiótico en el que se encuentran y actúan a nivel mundial.

Considero oportuno introducir en este prólogo los perfiles, muy resumidos, de los autores.

Imelda Martínez Morales, es Licenciada en Biología por la Escuela Nacional de Ciencias Biológicas del Instituto Politécnico Nacional (IPN) de México, se especializó en Embriología Animal en la Universidad Libre de Bruselas (Bélgica), es Maestra en Ciencias Morfológicas del IPN y Doctora en Ciencias de la Universidad Pierre et Marie Curie (Paris VI, Francia). Hasta finales del año 2021 fue Investigadora Titular C de la Red de Ecoetología del Instituto de Ecología, A. C. y perteneció al Sistema Nacional de Investigadores de México. Es investigadora de la Academia Mexicana de Ciencias. Su línea de investigación ha sido la Biología de la Reproducción en Insectos y otros invertebrados, incluyendo la morfología, fisiología, ecofisiología y ecotoxicología, principalmente en los escarabajos Scarabaeinae. Ha publicado 112 artículos científicos originales, 16 de difusión, 10 libros, 14 capítulos de libros, cinco manuales de docencia y 64 resúmenes de congresos nacionales e internacionales. Fue Editora Ejecutiva de *Acta Zoológica Mexicana* (n.s.) durante 19 años.

Magdalena Cruz Rosales consiguió la Licenciatura y la Maestría en Ciencias en la Escuela Nacional de Ciencias Biológicas del IPN (México) y el Doctorado en Agroecosistemas Tropicales del Colegio de Posgraduados, Campus Veracruz (México). Es Investigadora Asociada C de la Red de Ecoetología del Instituto de Ecología, A. C. Su campo de investigación incluye la ecofisiología reproductiva, principalmente de escarabajos del estiércol, y el estudio de las prácticas ganaderas para establecer una ganadería sustentable.

Su producción comprende 30 artículos científicos en revistas nacionales e internacionales, 12 trabajos de divulgación de la ciencia en periódicos y revistas electrónicas, es coautora de 10 libros y 17 capítulos de libros.

Marco Dellacasa, obtuvo su Maestría en Ciencias Agrarias en la Universidad de Pisa (Italia). Actualmente, es curador de la Sección de Zoología de Invertebrados del Museo de Historia Natural de la Universidad de Pisa (Italia). Es uno de los más importantes especialistas en taxonomía y sistemática de Aphodiinae, a nivel mundial. Desde hace varios años estudia especialmente la fauna de afodinos en la Zona de Transición Mexicana y del Neotrópico. Ha publicado más de 100 trabajos en revistas nacionales e internacionales. Desde 1999 colabora con el Instituto de Ecología, A. C. de México.

Carmen Huerta Crespo realizó sus estudios de Licenciatura, Maestría en Ciencias y Doctorado en la Escuela Nacional de Ciencias Biológicas del IPN (México). Es Investigadora Titular A de la Red de Ecoetología del Instituto de Ecología, A. C., e investigadora del Sistema Nacional de Investigadores (México). Perteneció al pequeño grupo de investigadores que, encabezados por Gonzalo Halffter, fundaron el Instituto de Ecología, A. C. Su área de investigación ha sido el comportamiento de los escarabajos de las familias Scarabaeidae y Silphidae. Ha publicado 34 trabajos de investigación en revistas nacionales e internacionales, tres notas científicas, seis capítulos de libros y seis libros de divulgación.

Mario Enrique Favila, es Biólogo, Maestro y Doctor en Ciencias con especialidad en Ecología por la Escuela Nacional de Ciencias Biológica del IPN (México). Realizó un posdoctorado en la Universidad Paris XIII (Francia). Es Investigador Titular C de la Red de Ecoetología del Instituto de Ecología, A. C., investigador honorífico del Centro Iberoamericano de la Biodiversidad, Universidad de Alicante (España) e investigador emérito del Instituto de Ecología A. C. (México). Su línea de trabajo incluye la biodiversidad, ecología y comportamiento de escarabajos, Scarabaeinae principalmente. Ha publicado 80 artículos científicos, 20 capítulos de libro y 255 fichas para la IUCN Red List of Threatened Species.

Nassera Kadiri es Licenciada en Ciencias, opción Biología Animal, de Oujda (Marruecos). En Francia hizo la Maestría en Espacios y Sociedades, opción Zoogeografía, en el Departamento de Biología, Universidad Paul Valéry, Montpellier III y el Doctorado en Biología, con opción en Biología de Poblaciones y Ecología, en la Facultad de Ciencias y Tecnología de Saint-Jérôme, Universidad Aix-Marseille III (Francia). Actualmente, es Ingeniera de Investigaciones en el Laboratorio de Zoogeografía del Centro de Ecología Funcional y Evolutiva de la Universidad de Montpellier. Su campo de investigación es la ecología y la distribución de los escarabajos del estiércol en el

Mediterráneo y la ecotoxicología, temas a los que aplica enfoques moleculares. Es coautora de 21 artículos científicos en revistas internacionales, 11 reportes científicos y 13 comunicaciones en congresos.

Jean-Pierre Lumaret se licenció en Ciencias Biológicas en la Universidad Claude Bernard Lyon I (Francia). Hizo la Maestría en Ecología en la Universidad Claude Bernard Lyon I (Francia), y el Doctorado de Estado en Ciencias de la Universidad de Ciencia y Tecnología de Montpellier II (Francia). En la actualidad es Profesor Emérito de la Universidad Paul Valéry, Montpellier III (Francia) y participa en el Programa Dung Beetle Ecosystem Engineers del CSIRO (Australia). Sus campos de investigación abarcan la entomología, biodiversidad, biogeografía, ecología de pastizales, ecotoxicología y manejo de áreas protegidas de los coleópteros Scarabaeoidea. Es autor de aproximadamente 300 artículos científicos publicados en revistas nacionales e internacionales, 10 libros, 19 capítulos de libros, numerosos artículos de divulgación y 64 fichas de la IUCN Red List of Threatened Species. Ha participado como autor, coautor o conferencista invitado en más de 130 congresos científicos en Europa, Asia, Australia y las Américas. Desde hace poco más de 22 años colabora con el Instituto de Ecología, A. C. de México.

Sara Lariza Rivera Gasperín. Licenciada en Biología de la Benemérita Universidad Autónoma de Puebla (México), obtuvo la Maestría en Ciencias Biológicas, Biodiversidad y Sistemática en el Instituto de Ecología, A. C. (México) y el Doctorado en Ciencias Biológicas, Biodiversidad y Sistemática en la misma institución. Efectuó un postdoctorado en el Instituto de Biología, Universidad Nacional Autónoma de México (México). Fue Investigadora Asociada C por cortos periodos en el Inecol. En la actualidad es investigadora independiente. Ha efectuado cortas estancias de investigación en EEUU, Alemania y Reino Unido. Es coautora de 19 artículos científicos, cuatro presentaciones en congresos y ha fungido como ilustradora en 39 artículos científicos.

Esos son los autores. Yo, desde hace más de medio siglo trabajo con los escarabajos estercoleros, sin embargo, al leer este libro, capítulo tras capítulo, confieso que he aprendido mucho. Los autores han volcado en esta obra una cantidad abrumadora de información y de ideas originales. El microcosmos que han desglosado, la forma en la que lo han presentado y discutido, hacen que este libro deba convertirse en una fuente de inspiración para un abanico de lectores que rebasa por mucho la comunidad de los escarabaedólogos, y puede involucrar a todo biólogo evolucionista, ecólogo, etólogo, proteccionista, experto del medio ambiente y de los factores que condicionan nuestro entorno, incluyendo a los humanos. Un gran número de figuras y

tablas, y una muy extensa bibliografía enriquece el libro, lo cual contribuye a su plena comprensión.

Reconozco que soy partidario de la torre de Babel y, por lo tanto, del multilingüismo en la literatura científica. Sin embargo, hay que reconocer que hoy, lamentablemente, en la ciencia hay una sola lengua dominante. Lo que se escribe en otros idiomas a menudo no se considera influyente, o peor aún, no es percibido ni tomado en cuenta. Por ello, espero que pronto salga una versión en inglés de este fascinante libro.

MARIO ZUNINO
Asti, Italia

Agradecimientos

El proyecto de elaborar este libro hubiera sido imposible sin la colaboración de muchos colegas y amigos. Agradecemos especialmente a Marco Dellacasa, quien nos apoyó todo el tiempo con sus valiosas aportaciones para la presentación de todos los capítulos, a Mario Zunino que aceptó amablemente revisar el libro completo y dar sugerencias para mejorar los textos, además de haber elaborado el prólogo y a Eduardo Galante por su apoyo incondicional para publicar este libro.

Nuestros agradecimientos a los autores que también aceptaron unirse a esta aventura. A Sara Lariza Rivera Gasperín, que se hizo cargo de la presentación final de las figuras y fotos, y de dar formato inicial a los textos; y a Ricardo Madrigal Chavero, quien se encargó de la búsqueda de bibliografía y de ordenar las citas bibliográficas. Mucha de la bibliografía necesaria fue ofrecida gentilmente por colegas de varios países, a quienes agradezco su apoyo, al doctor Gonzalo Halffter (México), David Edmonds (Estados Unidos), Giovanni Dellacasa, Mario Zunino, Claudia Palestrini y Mattia Tonelli (Italia), Eduardo Galante, Jorge Lobo y José Ramón Verdú (España), Daniel Rougon, Philippe Camuset, Jacques Devos y Alexandre Girard (Francia), Clarke H. Scholtz (Sudáfrica), Fernando Vaz de Mello y Renato Portela Salomão (Brasil), Carmen Huerta, Magdalena Cruz, Daniel González Tokman y Sebastián Villada Bedolla (México). Varias fotos fueron aportadas amablemente por John Feehan, Jeremy Midgley, Warwick McNamara y Alfonsina Arriaga Jiménez (Australia), Patrik Luneau (Francia), José Ramón Verdú (España), Michele Rossini (Italia), Sebastián Villada Bedolla, Sandra D Almendarez Rocha, Pablo Minor y Leticia Guerrero (México).

Agradecimientos al Dr. Gonzalo Halffter por el apoyo que brindó a Imelda Martínez M. durante 50 años para llevar a cabo sus investigaciones sobre los escarabajos estercoleros. Al Instituto de Ecología A. C. (Xalapa, Veracruz, México) por la ayuda recibida para investigación, durante muchos años. A Aída Pozos Villanueva por encargarse del trabajo de diseño y edición de este libro, y a la Asociación Española de Entomología por haberlo publicado.

IMELDA MARTÍNEZ M.
JEAN-PIERRE LUMARET



Ceratotrupes gonzaloii

Contenido

DEDICATORIA	5
PRÓLOGO	7
AGRADECIMIENTOS	11
INTRODUCCIÓN	17

CAPÍTULO 1

EL COMPORTAMIENTO REPRODUCTIVO 27

Carmen Huerta C. y Magdalena Cruz R.

1. El comportamiento reproductivo	30
a. Aphodiinae	31
b. Scarabaeinae	33
c. Geotrupidae..	44
2. Conclusiones	48
Bibliografía	48

CAPÍTULO 2

LOS SISTEMAS REPRODUCTIVOS 57

Imelda Martínez M. y Sara Lariza Rivera-Gasperín

1. El sistema reproductivo de las hembras	58
a. Aphodiinae	58
b. Scarabaeinae	68
c. Geotrupidae..	81
2. El sistema reproductivo de los machos	84
a. Aphodiinae	85
b. Scarabaeinae	91
c. Geotrupidae..	94
d. El espermátforo	96
e. Efecto del espermátforo sobre la maduración ovárica y el comportamiento	98
3. Conclusiones	100
Bibliografía	101

CAPÍTULO 3

EL PERIODO PREIMAGINAL 115

Imelda Martínez M., Jean-Pierre Lumaret y Marco Dellacasa

1. Los estadios del desarrollo en los escarabajos del estiércol	115
a. Aphodiinae	116
b. Scarabaeinae	128
c. Geotrupidae..	139
2. Conclusiones	143
Bibliografía	144

CAPÍTULO 4	
EL DESARROLLO IMAGINAL	159
<i>Imelda Martínez M. y Carmen Huerta C.</i>	
1. Modificaciones morfofisiológicas en las hembras	160
a. Aphodiinae	160
b. Scarabaeinae	172
c. Geotrupidae	180
2. Modificaciones morfofisiológicas en los machos	183
a. Aphodiinae	183
b. Scarabaeinae	185
2. Conclusiones	187
Bibliografía	188

CAPÍTULO 5	
LA REGULACIÓN DE LA REPRODUCCIÓN	197
<i>Imelda Martínez M. y Jean-Pierre Lumaret</i>	
1. La regulación ambiental de la reproducción y de otros comportamientos vitales	198
a. Temperatura, humedad y fotoperiodo	198
b. Alimentación	220
c. Altitud	226
d. Tipo de suelo	229
e. Densodependencia	233
f. Químicos ambientales	235
2. La regulación fisiológica de la reproducción	240
a. Los receptores sensoriales	241
b. El sistema nervioso	242
c. El sistema neuroendocrino	243
d. Las glándulas endocrinas	244
e. Sistemas nervioso, neuroendocrino y glándulas endocrinas en Scarabaeinae	244
f. La regulación de la reproducción en Scarabaeinae.	249
g. Los factores ambientales, neurohormonas y hormonas durante la reproducción	259
3. Conclusiones	261
Bibliografía	263

CAPÍTULO 6	
LA COMUNICACIÓN QUÍMICA	285
<i>Mario E. Favila</i>	
1. Clasificación y origen de los semioquímicos.	286
2. Quimiorrecepción.	288
3. Comunicación química en los escarabajos del estiércol.	300
a. Origen de semioquímicos	292
b. Quimiorreceptores	294
c. Agregación en la fuente de alimentación.	295
d. Interacciones intraespecíficas	297
e. Reconocimiento sexual	299

f. Interacciones interespecíficas	300
g. Protección del alimento	302
4. Efecto de las actividades humanas sobre la ecología química de los escarabajos del estiércol	303
5. Conclusiones	304
Bibliografía	304

CAPÍTULO 7

FUNCIONES ECOLÓGICAS Y SERVICIOS ECOSISTÉMICOS

BRINDADOS POR LOS ESCARABAJOS DEL ESTIÉRCOL

Nassera Kadiri, Jean-Pierre Lumaret e Imelda Martínez M.

1. Organización de las comunidades de escarabajos estercoleros	316
a. La compartición del espacio	316
b. El reparto de los recursos tróficos entre las especies	319
2. Las funciones que realizan los escarabajos estercoleros en el ecosistema	321
a. El reciclaje de los excrementos y el ciclo de los nutrientes	321
b. La reducción de las emisiones de gases de efecto invernadero	323
c. La bioturbación	326
d. El crecimiento de las plantas	330
e. La polinización	333
f. La dispersión horizontal y vertical de las semillas	335
g. El control de los parásitos internos en el ganado y su dispersión	338
h. El control de las poblaciones de moscas	342
i. La forensis y el transporte de ácaros reguladores de nemátodos y moscas	344
j. Los servicios ecosistémicos ofrecidos por los escarabajos coprófagos	347
3. Conclusiones	351
Bibliografía	352

CAPÍTULO 8

LOS ESCARABAJOS ESTERCOLEROS Y LAS ALTERACIONES

AMBIENTALES: RIESGOS, AMENAZAS Y RESILIENCIA DE LOS

ECOSISTEMAS.

Jean-Pierre Lumaret, Nassera Kadiri e Imelda Martínez M.

1. Las alteraciones en el medio ambiente	374
2. Efectos de los medicamentos veterinarios aplicados al ganado	374
a. Los desparasitantes veterinarios	375
b. Los antibióticos veterinarios	381
3. Efectos de los plaguicidas aplicados a los pastos	384
4. Efectos de los cambios en el entorno y en las prácticas de pastoreo	385
a. Efecto de los cambios en el entorno y la limitación de recursos tróficos	385
b. Efecto de los cambios en las prácticas de pastoreo	340
5. Conclusiones	392
Bibliografía	393

Introducción

La comunidad de invertebrados que depende de los excrementos es extremadamente compleja y está compuesta por miles de individuos de cientos de especies que dependen de ese recurso. La comunidad típica de los excrementos está formada generalmente por insectos comedores de estiércol, muchos de los cuales son escarabajos, y la mayoría de estos son los escarabajos del estiércol, pero con frecuencia las moscas son excesivamente numerosas y compiten de forma agresiva por este rico recurso. También, algunos escarabajos depredadores son atraídos por la abundancia de presas proporcionadas por los escarabajos estercoleros, y por las larvas de moscas que se encuentran en el estiércol. Además, los escarabajos voladores son el transporte, de una boñiga a otra, para miles de pequeños ácaros no voladores, y cuando estos llegan al estiércol se alimentan de los huevos de moscas que ahí se encuentran; asimismo, otros insectos como los histéridos y los estafilínidos, que atacan las larvas de mosca o a otros insectos, son atraídos por los excrementos. Las hormigas también suelen estar presentes, esperan en la periferia del estiércol a que los escarabajos estercoleros cavén túneles y abran pasadizos para poder acceder a los huevos y a las larvas de mosca para alimentarse; las arañas cazan insectos atraídos por el estiércol, especialmente moscas en la periferia. Al final, sobre todo en las regiones tropicales, cuando la mayor parte de los excrementos húmedos y nutritivos fueron comidos, eliminados o enterrados, los restos secos son colonizados por termitas que se alimentan de la celulosa y la lignina, inutilizables por los primeros colonizadores (Scholtz *et al.* 2009).

Los excrementos utilizados por los insectos comedores de estiércol son un recurso efímero que se distribuye de manera desigual en el espacio y en el tiempo, y la forma de utilizarlo da lugar a procesos diferentes (Halffter y Edmonds 1982, Dussault 2019). Los excrementos que utilizan provienen de vertebrados con categorías alimentarias diferentes, pueden ser omnívoros, carnívoros o herbívoros; aunque la mayoría de los escarabajos estercoleros del mundo se alimentan de excrementos de mamíferos herbívoros, excrementos que son diferentes entre sí, considerando su forma, su textura, su calidad nutritiva y la estación del año. Estas características afectan la naturaleza de las comunidades de insectos que colonizan los excrementos (Scholtz *et al.* 2009).

En las regiones tropicales, los escarabajos del estiércol forman el grupo más importante que agrupa las especies de la subfamilia Scarabaeinae de la familia Scarabaeidae, en cambio, en las regiones templadas se encuentran mayormente las especies de la subfamilia Aphodiinae y de la familia Geotrupidae (Hanski y Cambefort 1991, Grebennikov y Scholtz 2004). No obstante, algunas especies de Scarabaeinae, Aphodiinae y Geotrupidae pueden utilizar recursos distintos al estiércol, como hongos (Cambefort 1991, Anduaga 2000, Zunino 2017), frutas descompuestas (Gill 1991, Halffter y Halffter 2009, Ebert *et al.* 2019) o carroña (Halffter y Matthews 1966), y a veces presentan un comportamiento depredador hacia ciertas hormigas y diplópodos (Halffter y Halffter 2009, Larsen *et al.* 2009).

Algunos escarabajos como *Deltochilum valgum* Burmeister, 1873, buscan miriápodos para alimentarse y anidar (Cano 1998, Larsen *et al.* 2009). Otras especies de Scarabaeinae, tanto en América tropical como en África y Borneo (Forgie *et al.* 2002, Brühl y Krell 2003, Sánchez-Hernández *et al.* 2019), son atraídas específicamente por las secreciones defensivas de los diplópodos (Brühl y Krell 2003, Schmitt *et al.* 2004, Bedoussac *et al.* 2007). También existen especies como *Canthon virens* (Mannerheim, 1829) y *Canthon dives* Harold, 1868, que matan a las hormigas hembras de *Atta laevigata* (Smith, 1858); cuando estas hormigas vuelven al suelo, después de formar un enjambre, les cortan el cuerpo y ruedan el abdomen a sus nidos, tal como otros escarabajos rodadores durante la reproducción (Borgmeier 1937, Hertel y Colli 1998).

El estudio de los escarabajos estercoleros ha llamado la atención de muchos investigadores, principalmente por el complejo comportamiento que despliegan, por su ecología y por su evolución (Halffter y Matthews 1966, Halffter y Edmonds 1982, Hanski y Cambefort 1991, Scholtz *et al.* 2009, Simmons y Ridsdill-Smith 2011). Como consecuencia de su comportamiento alimenticio entierran en el suelo grandes volúmenes de estiércol, para alimentarse como adultos y larvas, y de esta manera promueven el crecimiento del pasto, la reducción en la pérdida de nutrientes, el aumento de la fertilidad y productividad del suelo, la reducción de las plagas de moscas, la destrucción de los huevos y quistes de los parásitos intestinales del ganado que se encuentran en el estiércol, y la reducción de las emisiones de gases con efecto invernadero (Lumaret *et al.* 2022).

Los escarabajos del estiércol desempeñan importantes funciones en todos los ecosistemas terrestres al eliminar los excrementos, funciones que están relacionadas principalmente con el ciclo de los nutrientes, la bioturbación del suelo, el crecimiento de las plantas, la dispersión secundaria de las semillas y el control de plagas. Estas funciones dan lugar a muchos y variados servicios ecosistémicos, cuyo valor puede estimarse en varios cientos de

millones de dólares anuales, en cada uno de los países en los que se han realizado estudios económicos (Fincher 1981, Losey y Vaughan 2006, Nichols *et al.* 2008, Beynon *et al.* 2015, Manning *et al.* 2016, Milotić *et al.* 2017, López-Collado *et al.* 2017, Doube 2018).

Todo lo anterior, ha llevado a varios países del mundo a intentar el mejoramiento de la capacidad de sus escarabajos coprófagos nativos, con la introducción de otras especies a sus pastizales, para eliminar los excrementos y controlar los parásitos del ganado, especialmente las moscas (Doube 2018), a menudo sin tomar en cuenta el riesgo de que las especies introducidas compitan con las especies autóctonas.

Comprendiendo los beneficios que aportan estos escarabajos, y en respuesta al grave problema que tuvieron varios países por el aumento y la acumulación de estiércol depositado en los pastizales ganaderos, la consecuente pérdida de grandes superficies de pastos y el aumento de moscas, en diferentes lugares del mundo se hicieron introducciones deliberadas de especies de escarabajos provenientes principalmente de África. En 1909, se introdujeron con éxito varias especies de escarabajos del estiércol en las islas hawaianas, eso para controlar la mosca de los cuernos. En 1929, la especie mexicana *Copris incertus* fue importada a Fiji desde Hawái, y en 1956 esta especie fue introducida en Nueva Zelanda. Estos buenos resultados obtenidos llevaron a la CSIRO (Commonwealth Scientific and Industrial Research Organization) a manejar un amplio programa de importación de escarabajos estercoleros a Australia, de 1964 a 1986. Para comenzar, la especie africana *Digitonthophagus gazella*, obtenida de Hawái, fue introducida en Australia en 1968 y, finalmente, gracias a este programa se establecieron en toda Australia 23 especies exóticas de escarabajos provenientes de otros países (Edwards 2007). En 1978, se realizaron liberaciones de *D. gazella*, *Euoniticellus intermedius* y *Sisyphus spinipes* en Nueva Caledonia, y de *D. gazella*, *E. intermedius* y *Liatongus militaris* en Vanuatu, especies proporcionadas por el CSIRO. En 1988, se liberaron varias especies en la Isla de Pascua (Chile), también provenientes de Australia. Posteriormente, *D. gazella* y *E. intermedius* fueron liberados en California (Estados Unidos) en 1978, en Texas en 1979 y en Georgia en 1984. En 1990, *D. gazella* proveniente de Texas fue liberada en Brasil (Pokhrel *et al.* 2021).

Estas dos especies emigraron espontáneamente a México desde inicios de los años de 1980 (Montes de Oca y Halffter 1998), y en la actualidad se encuentran en todos los pastizales ganaderos tropicales del país.

El principal objetivo del CSIRO fue llevar a cabo el control biológico del estiércol, mediante la introducción de numerosas especies de escarabajos del estiércol provenientes principalmente de África y Europa (Bornemissza 1976, Edwards 2007, Doube 2018). Se importaron a Australia más de

50 especies de escarabajos estercoleros africanos y europeos, de los cuales 43 especies se criaron con éxito en cuarentena y, supuestamente, se liberaron 1,73 millones de escarabajos de enero de 1968 a abril de 1984. Veintitrés especies de escarabajos introducidos se establecieron especialmente en las regiones tropicales y subtropicales de Australia; este proyecto del CSIRO recibió un apoyo financiero muy importante de la industria ganadera (Australian Meat Research Committee) que constó de varios cientos de millones de dólares australianos a lo largo de 22 años.

Para completar el programa, recientemente el gobierno federal y Meat and Livestock Australia han financiado un nuevo programa nacional de investigación, llamado Dung Beetle Ecosystem Engineers, con la finalidad de introducir nuevas especies, especialmente en las zonas de bioclima mediterráneo. También están examinando los beneficios económicos y medioambientales que las 23 especies de escarabajos importadas a Australia aportan a la industria cárnica, suponiendo que sería de más de mil millones de dólares australianos al año. Otro componente del programa es ayudar a los productores a entender los beneficios que brindan los escarabajos, a aprender la mejor manera de manejar sus poblaciones sin dañarlas y determinar el mejor momento para hacer las liberaciones (Gorman 2018).

La selección de las especies introducidas debe considerarse cuidadosamente para evitar la competencia con las especies nativas, como ha ocurrido en ocasiones en Australia y en otros lugares, donde las especies exóticas introducidas han tenido un gran éxito en términos de propagación, dominancia y extensión (Ridsdill-Smith y Edwards 2011, Pokhrel *et al.* 2020). Se considera que la introducción deliberada o accidental de especies podría estar desplazando a las especies autóctonas y dominando las comunidades locales de escarabajos, por tal motivo, los programas de introducción de escarabajos estercoleros deben adoptar un conjunto de procedimientos estándar estrictos para optimizar la selección de las especies adecuadas, la cría en masa, el seguimiento de las especies tras su liberación en el campo y la verificación de su establecimiento. Es necesario evaluar el efecto de estas introducciones sobre las especies autóctonas, la tasa de degradación del estiércol y sus beneficios colaterales, como la productividad de los pastos y la supresión de las plagas y parásitos que afectan al ganado (Pokhrel *et al.* 2021).

Por otro lado, se debe considerar que los escarabajos del estiércol son muy sensibles a los cambios en los factores físicos y bióticos, por lo que son considerados excelentes modelos para el desarrollo de programas de monitoreo de la biodiversidad (Halffter y Favila 1993), como indicadores biológicos de perturbación (Favila y Halffter 1997, Nichols *et al.* 2008, Tocco *et al.* 2018, Tonelli *et al.* 2019) y como taxón de estudio en la investigación aplicada a la conservación de la biodiversidad (Nichols y Gardner 2011).

En la actual época, el Antropoceno, el crecimiento de la población humana y las actividades que provocan la destrucción del hábitat son una seria amenaza para la biodiversidad en todo el mundo. A nivel mundial estamos experimentando una crisis de disminución en la abundancia y la diversidad de los insectos, lo cual es de gran preocupación debido a las consecuencias, a corto y largo plazo, sobre la función y estabilidad de los ecosistemas. Algunos autores, después de una revisión exhaustiva de los trabajos existentes sobre las amenazas a la biodiversidad del suelo, han encontrado una disparidad entre las acciones de investigación y las amenazas percibidas y, lo más preocupante, una falta de esfuerzo de investigación en áreas clave de alta prioridad que requiere cierta consideración y debate en la comunidad investigadora (Tibbett *et al.* 2020).

Además de las amenazas ampliamente reconocidas para la biodiversidad de insectos, por ejemplo: la destrucción del hábitat, la intensificación de la agricultura (incluido el uso de medicamentos veterinarios y pesticidas), el cambio climático y las especies invasoras, otros factores que han sido menos considerados son la nitrificación atmosférica por la quema de combustibles fósiles, los efectos de las sequías y los cambios en los patrones de precipitación (Wagner 2020).

A lo anterior no escapan los escarabajos del estiércol, grupo de insectos que está seriamente amenazado por la degradación del hábitat, la contaminación ambiental, los químicos ecotóxicos empleados en la ganadería, así como por el cambio climático global, factores que provocan un estrés ambiental de origen antropogénico que están influyendo drásticamente sobre su reproducción y su biodiversidad (Addo-Bediako *et al.* 2000, Martínez *et al.* 2001, Menéndez *et al.* 2014, Bennett *et al.* 2021, Fuzessy *et al.* 2021, Maldaner *et al.* 2021, Lumaret *et al.* 2022).

En este contexto, para futuros esfuerzos sobre conservación de los escarabajos del estiércol, es fundamental comprender su biología reproductiva, lo cual ha sido estudiado en muy pocas especies de este grupo de insectos. Es muy importante conocer los factores que desencadenan las diferentes etapas de la reproducción, qué sentidos y qué hormonas están involucrados, por señalar algunos factores, lo cual permitirá comprender cómo el desarrollo embriológico, larval e imaginal son afectados por los diversos factores de estrés ambiental. Asimismo, Pokhrel *et al.* (2021) consideran que, para futuras introducciones de especies de escarabajos es necesaria la comprensión profunda de la biología reproductiva, el comportamiento térmico y la genética de las especies, lo que ayudaría a seleccionar las especies y así mejorar su establecimiento en futuras regiones.

En este libro se ha recopilado la mayor cantidad posible de información publicada sobre los aspectos más importantes de la biología reproductiva de

los escarabajos estercoleros. En los primeros cuatro capítulos se describe el comportamiento reproductor, los sistemas reproductivos de las hembras y de los machos, el desarrollo preimaginal y el desarrollo imaginal. En los dos siguientes capítulos se abordan la regulación ambiental y fisiológica de la reproducción, y la comunicación química. Por último, en los dos capítulos finales se tratan las funciones y los servicios ecosistémicos que brindan estos escarabajos, y los riesgos y las amenazas que representan para ellos las alteraciones del medio ambiente.

Una obra extensa que da cuenta de los estudios sobre este importante grupo que forma parte de nuestra diversidad biológica.

Bibliografía

- Addo-Bediako, A., Chown, S. L. & Gaston, K. J. 2000. Thermal tolerance, climatic variability and latitude. *Proceedings of the Royal Society B*, 267, 739-745.
- 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 Zoológica Mexicana (nueva serie)*, 80, 119-130.
- Bedoussac, L., Favila, M. E. & López, R. M. 2007. Defensive volatile secretions of two diplopod species attract the carrion ball roller scarab *Canthon morsei* (Coleoptera: Scarabaeidae). *Chemoecology*, 17, 163-167.
- Bennett, J. M., Sunday, J., Calosi, P., Villalobos, F., Martínez, B., Molina-Venegas, R., Araújo, M. B., Algar, A. C., Clusella-Trullas, S., Hawkins, B. A., Keith, S. A., Kühn, I., Rahbek, C., Rodríguez, L., Singer, A., Morales-Castilla, I. & Olalla-Tárraga, M. A. 2021. The evolution of critical thermal limits of life on Earth. *Nature Communications*, 12, 1198. DOI: 10.1038/s41467-021-21263-8.
- Beynon, S. A., Wainwright, W. A. & Christie, M. 2015. The application of an ecosystem services framework to estimate the economic value of dung beetles to the U.K. cattle industry. *Ecological Entomology*, 40, 124-135. DOI: 10.1111/een.12240.
- Borgmeier, T. 1937. *Canthon dives* Harold (Col. Copridae), predator das femeas de *Atta laevigata* Smith (Hym. Formicidae). *Revista de Entomología*, 7(1), 117-118.
- Bornemissza, G. F. 1976. The Australian dung beetle project 1965-75. *Australian Meat Research Committee Review*, 30, 1-30.
- Brühl, C. & Krell, F.-T. 2003. Finding a rare resource: Bornean Scarabaeoidea (Coleoptera) attracted by defensive secretions of Diplopoda. *The Coleopterists Bulletin*, 57(1), 51-55.
- Cambefort, Y. 1991. From saprophagy to coprophagy. Pp. 22–35. En: Hanski, I. & Cambefort, Y. (Eds.). *Dung Beetle Ecology*. Princeton University Press. Princeton, Nueva Jersey, EUA.
- Cano, E. B. 1998. *Deltophilum valgum acropyge* Bates (Coleoptera: Scarabaeidae: Scarabaeinae): habits and distribution. *The Coleopterists Bulletin*, 52, 174-178.
- Dussault, A. C. 2019. Functional biodiversity and the concept of ecological function. Pp. 297-316. En: Casetta, E., Marques da Silva, J. & Vecchi, D. (Eds.). *From assessing to conserving biodiversity. Conceptual and practical challenges*.

- History, Philosophy and Theory of the Life Sciences, Vol. 24. Springer Open. Dordrecht, Netherlands.
- Doube, B. M. 2018. Ecosystem services provided by dung beetles in Australia. *Basic and Applied Ecology*, 26, 35-49. DOI: 10.1016/j.baae.2017.09.008.
- Ebert, K. M., Monteith, G. B., Menéndez, R. & Merritt, D. J. 2019. Bait preferences of Australian dung beetles (Coleoptera: Scarabaeidae) in tropical and subtropical Queensland forests. *Austral Entomology*, 58(4), 772-782.
- Edwards, P. 2007. *Introduced Dung Beetles in Australia 1967-2007. Current status and future directions*. A Landcare Australia project “Dung Beetles for Landcare Farming”. The Orica Community Foundation. Australia. 66 pp.
- Favila, M. E. & Halffter, G. 1997. The use of indicator group for measuring biodiversity as related to community structure and function. *Acta Zoológica Mexicana (nueva serie)*, 72, 1-25.
- Fincher, G. T. 1981. The potential value of dung beetles in pasture ecosystems. *Journal of the Georgia Entomological Society*, 16, 316-333.
- Forgie, S. A., Grebennikov, V. V. & Scholtz, C. H. 2002. Revision of *Sceliages* Westwood, a millipede-eating genus of southern African dung beetles (Coleoptera: Scarabaeidae). *Invertebrate Systematics*, 16(6), 931-955.
- Fuzessy, L. F., Benítez-López, A., Slade, E. M., Bufalo, F. S., Magro-de-Souza, G. C., Pereira, L. A. & Culot, L. 2021. Identifying the anthropogenic drivers of declines in tropical dung beetle communities and functions. *Biological Conservation*, 256, 109063. DOI: 10.1016/j.biocon.2021.109063.
- Gill, B. D. 1991. Dung beetles in Tropical American forests. Pp. 211-229. In: Hanski, I. & Cambefort, Y. (Eds.). *Dung Beetle Ecology*. Princeton University Press. Princeton, Nueva Jersey, EUA.
- Gorman, V. 2018. Poo-eating dung beetles worth a billion dollars a year to our economy, says researcher. ABC Rural. <https://www.abc.net.au/news/rural/2018-09-12/dung-beetles-produce-economic-turnover-for-agriculture-industry/10231166> (consultado en enero 2021).
- Grebennikov, V. V. & Scholtz, C. H. 2004. The basal phylogeny of Scarabaeoidea (Insecta: Coleoptera) inferred from larval morphology. *Invertebrate Systematics*, 18, 321-348.
- Halffter, G. & Edmonds, W. D. 1982. *The nesting behavior of dung beetles (Scarabaeinae): An ecological and evolutive approach*. Instituto de Ecología, Publicación 10. México D.F. 176 pp.
- Halffter, G. & Favila, M. E. 1993. The Scarabaeinae (Insecta: Coleoptera), an animal group for analysing, inventorying and monitoring biodiversity in tropical rainforest and modified landscapes. *Biology International*, 27, 15-21.
- Halffter, G. & Halffter, V. 2009. Why and where coprophagous beetles (Coleoptera: Scarabaeinae) eat seeds, fruits or vegetable detritus. *Boletín Sociedad Entomológica Aragonesa*, 45, 1-22.
- Halffter, G. & Matthews, E. G. 1966. The natural history of dung beetles of the subfamily Scarabaeinae (Coleoptera: Scarabaeidae). *Folia Entomológica Mexicana*, (12-14), 312 pp.
- Hanski, I. & Cambefort, Y. 1991. *Dung Beetle Ecology*. Princeton University Press, Princeton, New Jersey, EUA. 481 pp.
- Hertel, F. & Colli, G. R. 1998. The use of leaf-cutter ants, *Atta laevigata* (Smith) (Hymenoptera: Formicidae), as a substrate for oviposition by the dung beetle

- Canthon virens* Mannerheim (Coleoptera: Scarabaeidae) in Central Brazil. *The Coleopterists Bulletin*, 52, 105-108.
- Larsen, T. H., Lopera, A., Forsyth, A. & Génier, F. 2009. From coprophagy to predation: a dung beetle that kills millipedes. *Biology Letters*, 5, 152-155
- Losey, J. E. & Vaughan, M. 2006. The economic value of ecological services provided by insects. *Bioscience*, 56, 311-323.
- López-Collado, J., Cruz-Rosales, M., Vilaboa-Arróniz, J., Martínez, M. I. & González-Hernández, H. 2017. Contribution of dung beetles to cattle productivity in the tropics: A stochastic-dynamic modeling approach. *Agricultural Systems*, 155, 78-87. DOI: 10.1016/j.agry.2017.05.001. imres:2000119.
- Lumaret, J.-P., Kadiri, N., Martínez-M, I., 2022. The Global Decline of Dung Beetles. Pp. 553-562. In: DellaSala, D.A., Goldstein, M.I. (Eds.), *Imperiled: The Encyclopedia of Conservation*, vol. 3. Elsevier. <https://dx.doi.org/10.1016/B978-0-12-821139-7.00018-0>.
- Maldaner, M. E., Sobral-Souza, T., Prasniewski, V. M. & Vaz-de-Mello, F. Z. 2021. Effects of climate change on the distribution of key native dung beetles in South American grasslands. *Agronomy*, 11, 2035. DOI: 10.3390/agronomy11102035.
- Manning, P., Slade, E. M., Beynon, S. A. & Lewis, O. T. 2016. Functionally rich dung beetle assemblages are required to provide multiple ecosystem services. *Agriculture, Ecosystems and Environment*, 218, 87-94. DOI: 10.1016/j.agee.2015.11.007.
- Martínez, I. M., Lumaret, J.-P. & Cruz, M. R. 2001. Suspected side effects of a herbicide on dung beetle populations (Coleoptera: Scarabaeidae). *Comptes Rendus de l'Académie des Sciences, Series III - Sciences de la Vie, Life Sciences*, 324, 989-994.
- Menéndez, R., González-Megías, A., Jay-Robert, P. & Márquez-Ferrando, R. 2014. Climate change and elevational range shifts: evidence from dung beetles in two European mountain ranges. *Global Ecology and Biogeography*, 23, 646-657.
- Milotić, T., Quidé, S., Van Loo, T. & Hoffmann, M. 2017. Linking functional group richness and ecosystem functions of dung beetles: An experimental quantification. *Oecologia*, 183, 177-190. DOI: 10.1007/s00442-016-3756-5.
- Montes de Oca, E. & Halffter, G. 1998. *Invasion of Mexico by two dung beetles previously introduced into the United States*. Studies on Neotropical Fauna and Environment, 33, 37-45.
- Nichols, E. S. & Gardner, T. A. 2011. Dung beetles as a candidate study taxon in applied biodiversity conservation research. In: Simmons, L. W. & Ridsdill-Smith, T. J. (Eds.). *Ecology and Evolution of Dung Beetles*. Blackwell Publishing Limited. West Sussex, United Kingdom.
- Nichols, E., Spector, S., Louzada, J., Larsen, T., Amezquita, S., Favila, M. E. & The Scarabaeinae Research Network. 2008. Ecological functions and ecosystem services provided by Scarabaeinae dung beetles. *Biological Conservation*, 141, 1461-1474.

- Pokhrel, M. R., Cairns, S. C. & Andrew, N. R. 2020. Dung beetle species introductions: When an ecosystem service provider transforms into an invasive species. *PeerJ*, 8: e9872. DOI: 10.7717/peerj.9872.
- Pokhrel, M. R., Cairns, S. C., Hemmings, Z., Floate, K. D. & Andrew, N. R. 2021. A review of dung beetle introductions in the Antipodes and North America: Status, opportunities, and challenges. *Environmental Entomology*, 1-19. DOI: 10.1093/ee/nvab025.
- Ridsdill-Smith, T. J. & Edwards, B. 2011. Biological control: ecosystem functions provided by dung beetles, pp. 245-266. In: Simmons, L. W. & Ridsdill-Smith, T. J. (Eds.). *Ecology and Evolution of Dung Beetles*. Blackwell Publishing Limited. West Sussex, United Kingdom.
- Sánchez-Hernández, G., Agustín-Sánchez, J., Bueno-Villegas, J. & Gómez, B. 2019. Utilizando un recurso inusual: escarabajos del estiércol atraídos a milpiés (Diplopoda: Spirobolida). *Revista Peruana de Biología*, 26(4), 499-502.
- Schmitt, T., Krell, F.-T. & Linsenmair, K. E. 2004. Quinone mixture as attractant for necrophagous dung beetles specialized on dead millipedes. *Journal of Chemical Ecology*, 30(4), 731-740.
- Scholtz, C. H., Davis, A. L. V. & Kryger, U. 2009. *Evolutionary, Biology and Conservation of Dung Beetles*. Pensoft Publishers. Sofia, Bulgaria. 567 pp.
- Simmons, L. W. & Ridsdill-Smith, T. J. 2011. *Ecology and evolution of dung beetles*. Wiley-Blackwell Publishing Ltd. Chichester, England. 347 pp.
- Tibbett, M., Fraser, T. D. & Duddigan, S. 2020. Identifying potential threats to soil biodiversity. *PeerJ*, 8, e9271. DOI: 10.7717/peerj.9271.
- Tocco, C., Balmer, J. P. & Villet, M. H. 2018. Trophic preference of southern African dung beetles (Scarabaeoidea: Scarabaeinae and Aphodiinae) and its influence on bioindicator surveys. *African Journal of Ecology*, 1-11. DOI: 10.1111/aje.12523.
- Tonelli, M., Verdú, J. R. & Zunino, M. 2019. Effects of the progressive abandonment of grazing on dung beetle biodiversity: body size matters. *Biodiversity and Conservation*, 27, 189-204.
- Wagner, D. L. 2020. Insects declines in the Anthropocene. *Annual Review of Entomology*, 65, 457-480.
- Zunino, M. 2017. Sobre el régimen alimenticio de *Sisyphus schaefferi* (Linnaeus) (Coleoptera: Scarabaeidae: Sisyphini) [On the trophic regimen of *Sisyphus schaefferi* (Linnaeus) (Coleoptera: Scarabaeidae: Sisyphini)]. *Dugesiana*, 24 (1), 25-29.



Scarabaeus laticollis

Capítulo 1

EL COMPORTAMIENTO REPRODUCTIVO

CARMEN HUERTA C. Y MAGDALENA CRUZ R.

La reproducción es una de las etapas más importantes de todo ser vivo, es por ello que los individuos consumen e invierten gran parte de su energía en los aspectos fisiológicos y comportamentales que los llevan a tener una reproducción exitosa, tendiente a acrecentar su adecuación, así como la eficacia biológica de sus descendientes (Smykal y Raikhel 2015). En los insectos, como en la mayoría de los animales, los machos y las hembras se comportan de manera diferente durante la etapa reproductiva. En los machos, la mayor inversión de energía se destina a la localización de hembras receptoras y en la cópula, en cambio, en las hembras está destinada a la maduración de ovocitos, a localizar sitios adecuados para la oviposición y asegurar el desarrollo exitoso de sus crías (Bell 1990, Olzer *et al.* 2018).

En los escarabajos coprófagos (Aphodiinae, Scarabaeinae y Geotrupidae), los jóvenes imagos emergen hacia la superficie después de concluir su ciclo preimaginal bajo tierra. Durante su vida adulta o imaginal, estos escarabajos presentan tres etapas comportamentales: la prenidificación, la nidificación y la postnidificación.

Durante la etapa de prenidificación o de alimentación-maduración gonádica, la principal actividad es buscar alimento, que en la mayoría de las especies consiste en heces de vertebrados, aunque algunas especies pueden alimentarse de detritus vegetales, hongos y animales muertos en proceso de descomposición o, en contados casos, actuar como depredadores de otros artrópodos. Sea cual sea el recurso alimenticio que utilicen estos escarabajos, este recurso es efímero en el tiempo, está distribuido en parches, pero es muy rico en nutrientes (Halffter y Edmonds 1982, Hanski y Cambefort 1991). El alimento, además de nitrógeno, fósforo y potasio, posee una gran cantidad de microorganismos, sobre todo hongos y bacterias que se encuentran presentes en sus fluidos. Los escarabajos consumen de las heces sobre

todo partículas que varían entre 10 y 100 micras de diámetro, que pueden ser fácilmente digeribles (Holter y Scholtz 2007). Además, los escarabajos cuentan con microorganismos simbioses que les permiten realizar con eficacia la síntesis y utilización de los nutrientes a lo largo de su vida larval y adulta (Goidanich y Malán 1964, Estes *et al.* 2013, Shukla *et al.* 2016, Suárez-Moo *et al.* 2020). La energía obtenida durante la alimentación les permite, además de nutrirse, desplazarse y madurar sexualmente; durante esta etapa también se presenta al menos una cópula.

En la etapa de nidificación se lleva a cabo la reproducción y la mayoría de las especies de Scarabaeinae elaboran nidos en donde se desarrollan sus crías, no así en Aphodiinae. En Scarabaeinae los nidos pueden ser simples o compuestos, y durante la formación del nido pueden presentarse una o varias cópulas, según la especie, como se señala más adelante. Respecto al tipo de nidos elaborados, en el caso de los subterráneos, los nidos simples contienen solo una masa o una bola nido en cada galería, mientras que los nidos compuestos contienen dos o más masas o bolas nido por galería, independientemente de que sea o no ramificada (Halffter y Edmonds 1982). Cuando los nidos son superficiales, los simples contienen solo una bola nido, en tanto que los compuestos contienen dos o más bolas nido, juntas y agrupadas generalmente en una depresión hecha en el suelo, bajo o junto al alimento (Halffter y Edmonds 1982).

En la etapa de postnidificación o postreproductiva o de vejez, ya no se presenta actividad reproductiva, los adultos se alimentan poco y termina con la muerte (Halffter y Matthews 1966, Huerta *et al.* 1981, Halffter y Edmonds 1982, Halffter *et al.* 1983, Martínez 1992a, b, 1995, Martínez *et al.* 1996, Huerta y Halffter 2000).

Durante la etapa de prenidificación, de acuerdo con Zunino y Palestrini (1986), las especies de escarabajos coprófagos tienen diferentes comportamientos para la relocalización del alimento. Se denominan epifágicas aquellas especies que se alimentan en la superficie del alimento; endofágicas a las que se alimentan dentro del excremento; mesofágicas cuando se alimentan en la interface excremento-suelo; hipofágicas cuando se alimentan de estiércol acumulado por ellos mismos, en galerías elaboradas también por ellos y telefágicas a las especies que elaboran bolas de alimentación que son transportadas lejos de la fuente de alimento y enterradas antes de ser consumidas.

Al iniciarse el periodo reproductor, las diferentes especies coprófagas pueden o no relocalizar el alimento, por lo que se clasifican en cuatro grandes gremios: *a)* no nidificadoras, que agrupa especies que generalmente no relocalizan el alimento, las hembras no hacen nido, sino que oviponen directamente en el estiércol donde las larvas tienen vida libre y se desarrollan alimentándose directamente del estiércol (Halffter y Edmonds 1982, Hanski

y Cambefort 1991, Nichols *et al.* 2008, Huerta *et al.* 2013, Tonelli, 2021); *b*) las endocópidas, incluye especies cuyas hembras, aunque oviponen directamente en el estiércol, posteriormente elaboran una bola nido en torno al huevo, como es el caso de *Oniticellus cinctus* (Fabricius, 1775) (Bornemissza 1969) y *Tragiscus dimidiatus* Klug, 1855 (Halfpter 1977, Cambefort y Lumarret 1983); *c*) las paracópidas, que cavan galerías por debajo del alimento y al fondo de ellas, lo almacenan para ser consumido por sus crías; y *d*) las telecópidas, que elaboran y ruedan las bolas que van a destinarse a la nidificación, aunque en algunas especies que no hacen bolas se presenta el desplazamiento de porciones de estiércol proveniente de animales, como el caballo, la llama, etc. Las bolas elaboradas o los trozos de alimento desplazado son enterrados durante la nidificación, generalmente por la pareja (Tabla 1, Figura 1).

Dentro de las especies que no nidifican, así como entre las paracópidas, se encuentra el subgremio de las especies cleptoparásitas, que no desplazan el estiércol por sí mismas, sino que utilizan las reservas enterradas por otras especies de escarabajos coprófagos, tanto paracópidos como telecópidos (Hanski y Cambefort 1991, Martín-Piera y Lobo 1993). El cleptoparasitismo es un comportamiento que puede presentarse en las especies de manera fortuita, se presenta en especies generalmente pequeñas, cuando estando en el estiércol son transportadas hacia el nido de otras especies de mayor tamaño o cuando están acarreado el alimento para formar su nido, así las especies transportadas aprovechan el recurso y nidifican dadas las circunstancias. Por otra parte, el cleptoparasitismo puede ser obligatorio, cuando hay una intensa competencia por el alimento en condiciones de escasez o en hábitats con sequía

TABLA 1. Manejo del alimento durante la prenidificación y la nidificación en los escarabajos coprófagos.

SUBFAMILIA O FAMILIA	COMPORTAMIENTO	ETAPA
Aphodiinae	Endofágico Endocóprido Paracóprido	Prenidificación nidificación
Scarabaeinae	Epi, endo y mesofágico, hipofágico y telefágico Endocóprido Paracóprido Telecóprido	Prenidificación y nidificación
Geotrupidae	Paracóprido Telecóprido	Prenidificación y nidificación

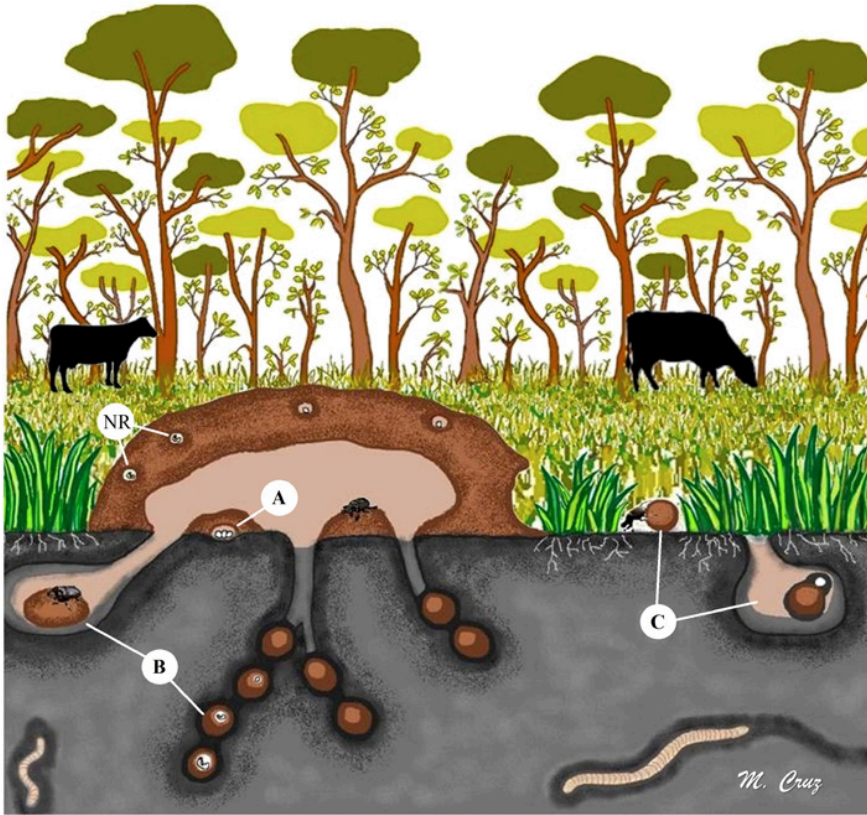


FIGURA 1. Clasificación de los escarabajos coprófagos en relación con el comportamiento de relocalización del alimento: NR) no relocalizan A) endocópridos, B) paracópridos, C) telecópridos.

intensa, como lo señalan Hanski y Cambefort (1991). Martín-Piera y Lobo (1993) sugieren que sólo se debe hablar de cleptoparasitismo, cuando este comportamiento se presenta de manera obligada en las especies al buscar el recurso de manera activa, pero siguen perteneciendo a los gremios de las especies que no nidifican o bien a las paracópridas.

1. EL COMPORTAMIENTO REPRODUCTIVO

En este apartado se presenta información sobre el comportamiento reproductivo en dos subfamilias de la familia Scarabaeidae (Aphodiinae y Scarabaeinae) y en la familia Geotrupidae, que agrupan a los escarabajos, en su mayoría coprófagos.

a. Aphodiinae

Durante la prenidificación, la mayoría de los afodinos adultos se alimentan directamente, dentro o por debajo, del excremento y no realizan relocalización del alimento (Bornemissza 1976, Halffter y Edmonds 1982, Hanski y Cambefort 1991, Zunino *et al.* 1994, Borghesio y Palestrini 2002, Cabre-ro-Sañudo y Zardolla 2004). Sin embargo, se conoce muy poco sobre la duración de este periodo, pero en algunas especies europeas, como *Limarus zenkeri* (Herman, 1813) [citada como *Aphodius zenkeri*], *Ammoecius brevis* (Erichson, 1848) [citada como *Aphodius brevis*], *Acrossus rufipes* (Linnaeus, 1758) [citada como *Aphodius rufipes*], *Aphodius fimetarius* (Linnaeus, 1758) y *Bodilopsis rufa* (Moll, 1782) [citada como *Aphodius rufus*], este periodo dura de una a seis semanas (Landin 1961).

Otras especies de Aphodiinae presentan diapausa después de la emergencia, por lo que no se alimentan sino hasta después de que ésta concluye (Rome-ro-Samper y Martín-Piera 2007). En algunas especies asiáticas, los adultos se alimentan antes de la hibernación (Yoshida y Katakura 1985). En otras especies del mismo género, como *Agrilinus ater* (DeGeer, 1774) [citada como *Aphodius ater*], se ha observado que los adultos jóvenes se alimentan preferentemente de estiércol fresco, y cuando maduran sexualmente se concentran en los mojones de estiércol menos fresco (Hirschberger 1998). Los imagos jóvenes de *Blackburneus saylorea* (Robinson, 1940) maduran sexualmente entre los cinco y los 10 días después de la emergencia (Martínez y Suárez 2012).

Algunas especies de esta subfamilia pueden ser cleptoparásitas de otros escarabajos coprófagos, ya que se alimentan del estiércol acumulado por otras especies, ejemplo de ello son *Calamosternus granarius* (Linnaeus, 1767) [citada como *Aphodius (Calamosternus) granarius*], cuyos adultos se han encontrado en excremento enterrado por el geotrupino *Thorectes esco-rialensis* Jekel, 1886 (Martín-Piera y Lobo 1995) y *Aphodius diminutus* (Bates, 1887), cuyos adultos fueron encontrados en las masas preparadas por *Haplogeotrupes reddelli* (Howden, 1980) (Halffter y Deloya 2007).

Las cópulas en Aphodiinae no se llevan a cabo entre adultos recién emer-gidos, pero sí durante el periodo de alimentación, cuando los organismos se encuentran agregados por debajo de la fuente de alimentación o en la interfase estiércol-suelo (Landin 1961, Holter 1979). Las hembras y los machos copulan varias veces durante este periodo, este comportamiento consiste en una simple monta del macho sobre la parte trasera de la hembra, que se mantiene pasiva. La cópula dura entre 30 y 60 segundos en varias especies europeas del género *Aphodius* Illiger, 1798 (Landin 1961). Una descripción detallada de este comportamiento en *Chilothorax distinctus* (Muller, 1776) [citado como *Aphodius (Chilothorax) distinctus*] fue realizada por Vitner (1995).

Una vez han completado el periodo de prenidificación las hembras maduras y copuladas inician el periodo de nidificación. Durante la reproducción los Aphodiinae presentan una variación considerable en el comportamiento de hembras y machos, la mayoría de las especies no elaboran nidos y las hembras pueden depositar sus huevos directamente en el estiércol, o bien por debajo de él en la interfase estiércol-suelo (Hanski y Cambefort 1991, Zunino *et al.* 1994). Sin embargo, existen diferentes patrones de nidificación en algunas especies, sobre todo europeas (Zunino y Barbero 1990, Zunino *et al.* 1994, Palestini y Barbero 1994, Barbero y Palestini 1995, Vitner 1998), como se muestra en la figura 2.

En *Gonaphodiellus opisthius* Bates 1887, las hembras elaboran cámaras de puesta en el suelo, justo por debajo del mojón de estiércol, a una profundidad de entre 0.5 y 3 cm. Se ha observado que las cámaras de puesta fueron elaboradas por las hembras y cada una contenía entre 15 y 18 huevos (Martínez y Alvarado 2001). En *Blackburneus saylorea* (Robinson, 1940), las hembras ovipositan hasta ocho huevos, dispuestos en forma de racimo en una cámara de puesta en el suelo, bajo la boñiga, y presentan un periodo de reproducción muy corto, de aproximadamente 10 días (Martínez y Suárez 2012).

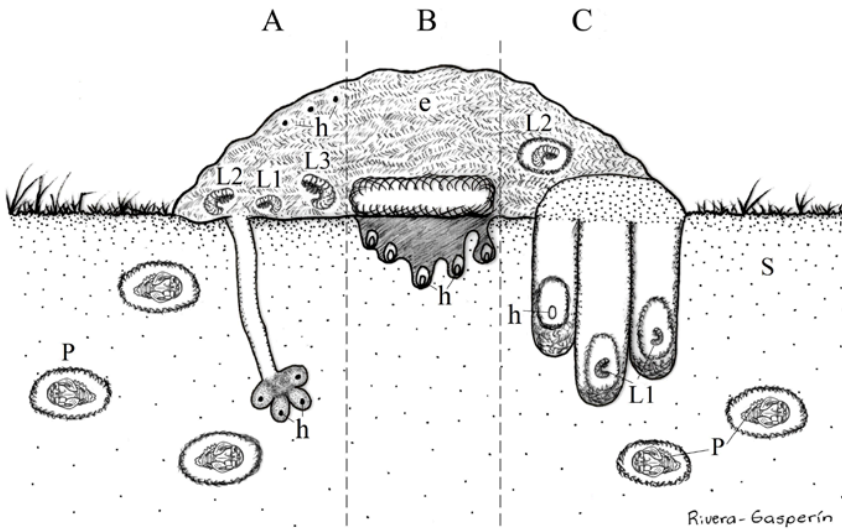


FIGURA 2. Diferentes tipos de nidificación en especies de Aphodiinae. A) Modificado de Borgesio y Palestini (2002). B) Modificado de Vitner (1998). C) Modificado de Barbero y Palestini (1995). (e: estiércol, h: huevos, L1: larvas de primer estadio, L2: larvas de segundo estadio, L3: larvas de tercer estadio, P: pupas, s: suelo).

En la mayoría de las especies estudiadas de este grupo no se sabe nada acerca de la duración del periodo de nidificación, la mayoría de los autores sólo han descrito los diferentes tipos de nidos que pueden presentarse.

Algunas especies de Aphodiinae presentan el comportamiento de cleptoparasitismo al utilizar el alimento acumulado por otras especies para poner sus huevos. Se ha comprobado que este comportamiento lo presentan *Calamosternus granarius*, cuyas larvas fueron encontradas alimentándose en un pastel de nidificación de *Copris hispanus* (Linnaeus, 1764) (Martín-Piera y Lobo 1993), *Aphodius porcus* (Fabricius, 1792), que pone sus huevos en el estiércol acumulado por especies de *Geotrupes* Latreille, 1797 (Hanski y Cambefort 1991) y en *Acrossus rufipes* (Linnaeus, 1758) [citado como *Aphodius rufipes*] que cleptoparasita los nidos de *Geotrupes spiniger* Marsham, 1802 (Klemperer 1980).

Generalmente, los adultos mueren después de terminar la nidificación, aunque no se sabe cuántas y cuáles son las especies que sobreviven después de completado su ciclo reproductivo ni cuántos nidos y huevos elaboren por periodo.

b. Scarabaeinae

Durante la prenidificación, en las especies de Scarabaeinae se presentan comportamientos de tipo endocóprido, paracóprido y telecóprido (Tabla 2). Después de la emergencia, muchas de las especies se alimentan por encima, dentro o por debajo de la fuente de alimento, entierran el alimento en galerías (hipofágicos) o lo transportan sin elaborar bolas hacia una galería previamente elaborada (*lifting behavior*), o bien elaboran bolas de alimentación que ruedan hasta el sitio de donde se alimentarán (telefágicos) (Halffter y Matthews 1966, Halffter y Edmonds 1982, Zunino y Palestrini 1986, Hanski y Cambefort 1991, Ocampo y Hawks 2006, Scholtz 2009) (Tabla 2). Dentro de las especies hipofágicas también hay algunas pertenecientes al subgremio de los cleptoparásitos, como *Onthophagus maki* (Illiger, 1803), *O. taurus* (Schreber, 1759), *O. furcatus* (Fabricius, 1781) (Hanski y Cambefort 1991, Martín-Piera y Lobo 1993) y *Cleptocaccobius uniseries* (D'Orbigny, 1905), especie que prefiere cleptoparasitar las bolas de especies rodadoras, sobre todo del género *Gymnopleurus* Illiger, 1803 (Hanski y Cambefort 1991). La duración del periodo de prenidificación varía entre 5 y 100 días, según las especies (ver Capítulo 4).

La primera cópula se presenta generalmente durante el periodo de prenidificación, en muchas ocasiones a la mitad o hacia el final de este periodo. Los encuentros sexuales se realizan generalmente en la fuente de alimento, donde se agregan los individuos. Cuando la cópula se presenta a

la mitad del periodo las parejas generalmente no son estables, pero cuando se presenta al final de este periodo es común que preceda a la nidificación y a la construcción del nido (Halffter y Matthews 1966, Halffter y Edmonds 1992, Scholtz *et al.* 2009). En algunas especies como *Onthophagus compositus* Lea, 1923, previamente a la cópula existe un festín prenupcial que tiene una duración de una a tres semanas, durante el cual se presentan varias cópulas (Bornemissza 1971). Este festín y las cópulas múltiples también se presenta en *Eurysternus caribaeus* (Herbst, 1789) (Halffter *et al.* 1980, Huerta *et al.* 2003). En algunas especies rodadoras los machos ofrecen a las hembras regalos prenupciales, consistentes en bolas elaboradas y rodadas por ellos, que son consumidas por las hembras antes de la cópula, como sucede en algunas especies de *Scarabaeus* Linnaeus, 1758 y *Canthon bispinus* Germar, 1824 (Halffter *et al.* 2011, González-Vainer 2015). El comportamiento de cópula ha sido observado en varias especies y se ha cronometrado su duración en algunas de ellas, variando de seis minutos a tres horas (Tabla 3).

TABLA 2. Tipo de comportamiento de relocalización y destino final del alimento en las diferentes tribus de Scarabaeinae durante la prenidificación.

TRIBU	COMPORTAMIENTO	DESTINO DEL ALIMENTO
Canthonini	Telecóprido	Elaboración de bolas de alimentación
Coprini	Paracóprido	Elaboración de salchichas de alimentación
Dichotomiini	Paracóprido	Elaboración de salchichas de alimentación
Eucraniini	Teletrófico	Elaboración de salchichas y/o empujando trozos de alimento hacia una galería sin hacer bolas
Eurysternini	Endocóprido	Alimentación por encima y debajo del alimento
Gymnopleurini	Telecóprido	Elaboración de bolas de alimentación
Oniticellini	Endocóprido y paracóprido	En boñiga y en salchichas de alimentación
Onitini	Paracóprido	En salchichas de alimentación
Onthophagini	Endocóprido y paracóprido	En boñiga y en salchichas de alimentación
Phanaeini	Paracóprido	En salchichas de alimentación
Scarabaeini	Telecóprido	En bolas de alimentación
Sisyphini	Telecóprido	Elaboración de bolas de alimentación

TABLA 3. Duración de la cópula en las diferentes especies estudiadas de Scarabaeinae.

ESPECIE	DURACIÓN (minutos)	AUTORES
<i>Canthon cyanellus cyanellus</i> Leconte, 1859	77 50	Halffter <i>et al.</i> 1983 Favila 2001
<i>Canthon indigaceus chevrolati</i> Harold, 1868	30-40	Martínez y Cruz 1990
<i>Catharsius dux</i> Harold, 1878	más de 9	Halffter y Edmonds 1982
<i>Coprophanes ensifer</i> (Germar, 1821)	6	Otronen 1988
<i>Liatongus rhinocerulus</i> (Bates, 1889)	15	Halffter y Edmonds 1982
<i>Onthophagus binodis</i> (Thunberg, 1818)	8	Cook 1990
<i>Onthophagus compositus</i> Lea, 1923	32	Bornemissza 1971
<i>Onthophagus amyntas</i> (Olivier, 1789)	120-180	Halffter y Edmonds 1982
<i>Pedaria taylari</i> Waterhouse, 1890	80	Walter 1978
<i>Phanaeus daphnis</i> Harold, 1863	10-12	Halffter y López 1977
<i>Scarabaeus acuticollis</i> (Motschoulsky, 1849)	30	Halffter <i>et al.</i> 2011
<i>Eurysternus caribaeus</i> Herbst, 1789	65-80	Halffter <i>et al.</i> 1980
<i>Eurysternus mexicanus</i> Harold, 1869	37-40	Huerta <i>et al.</i> 2003
<i>Eurysternus foedus</i> Guérin-Meneville, 1830	45 ± 15	Huerta <i>et al.</i> 2005
<i>Kheper platynotus</i> (Bates, 1888)	25 -27	Sato e Imamori 1987
<i>Megathoposoma candezei</i> Harold, 1873	23	Wille 1973
<i>Scarabaeus</i> sp. Linnaeus, 1758	15	Heymons 1930
<i>Sisyphus schaefferi</i> (Linnaeus, 1758)	20-40	Halffter y Matthews 1966

En síntesis, y de acuerdo con los autores que han estudiado el comportamiento de cópula, ésta se realiza siguiendo las siguientes pautas comportamentales: *a)* aproximación del macho hacia la hembra; *b)* sujeción de la hembra por el macho; *c)* respuesta positiva de la hembra permaneciendo quieta y dejándose montar por el macho; *d)* estimulación de la hembra por parte del macho, generalmente frotando el pronoto de ésta con las patas anteriores del macho; *e)* eversión del edeago y evaginación del saco interno dentro de la vagina de la hembra; *f)* invaginación del saco interno, retracción del edeago y desmonte del macho.

La cópula ha sido descrita detalladamente en varias especies de Scarabaeinae (Bornemissza 1971, Halffter y López 1977, Halffter *et al.* 1980, Halffter y Edmonds 1982). En las especies rodadoras, la cópula puede tener lugar durante el rodaje conjunto de la bola por la pareja, y generalmente se realiza antes de la oviposición, cuando la pareja ha establecido el lugar en el que se va

a iniciar el nido, o bien cuando ya se ha establecido el nido, como en *Canthon cyanellus* (Favila y Díaz 1996, Chamorro-Florescano y Favila 2009). En las especies del género *Eurysternus* Dalman, 1824, la cópula se presenta durante la nidificación (Huerta *et al.* 2003), como se muestra en la tabla 4.

La nidificación se inicia cuando las hembras se encuentran sexualmente maduras. Durante esta etapa, las parejas establecidas al inicio de la nidificación pueden realizar una o más cópulas y, en ocasiones, después de cada oviposición (Favila *et al.* 2005, Chamorro-Florescano y Favila 2009); en este periodo los machos pueden o no colaborar con las hembras durante la elaboración del nido.

El comportamiento de nidificación ha sido ampliamente estudiado en esta subfamilia y ha sido descrito en diferentes especies, comenzando por Fabre (1897). Entre los trabajos de síntesis sobre comportamiento reproductivo en los Scarabaeinae destacan los de Halffter y Matthews (1966), Halffter (1977), Halffter y Edmonds (1982), Scholtz *et al.* (2009) y Simmons y Ridsdill-Smith (2011).

Según Halffter (1977) y Villalva *et al.* (2002), existen dos líneas evolutivas de nidificación que están estrechamente relacionadas con el recurso alimenticio que estos insectos consumen durante su ciclo de vida: los paracópridos,

TABLA 4. Momento en el cual se presenta la cópula en especies del patrón VI de nidificación en Scarabaeinae.

TRIBU Y ESPECIE	MOMENTO	AUTORES
Eurysternini		
<i>Eurysternus caribaeus</i> Herbst, 1789	Prenidificación y el festín prenupcial	Huerta <i>et al.</i> 2003
<i>Eurysternus deplanatus</i> (Germar, 1824)	Antes de elaboración de bolas nido	Huerta <i>et al.</i> 2003
<i>Eurysternus jessopi</i> Martínez, 1988	Antes de elaboración de bolas nido	Huerta <i>et al.</i> 2003
<i>Eurysternus marmoreus</i> Castelnau, 1840	Antes de elaboración de bolas nido	
<i>Eurysternus mexicanus</i> Harold, 1869	Antes del infanticidio Antes de elaborar bolas en nido definitivo	Huerta <i>et al.</i> 2003
<i>Eurysternus plebejus</i> Harold, 1880	Inicio del nido	Huerta 2012
Oniticellini		
<i>Oniticellus cinctus</i> (Fabricius, 1775)	Inicio de la nidificación	Singh <i>et al.</i> 2019

agrupados en las Tribus Coprini, Dichotomiini, Phanaeini, algunos Onitice-llini, Onitini y Onthophagini, y los telecópridos, agrupados en Eucraniini, Eurysternini, Canthonini, Gymnopleurini, Scarabaeini y Sisyphini.

Según Halffter y Edmonds (1982), las especies paracópridas, dependiendo de la complejidad de su comportamiento reproductivo, presentan tres patrones de nidificación: I, II y III.

El patrón I de nidificación agrupa especies paracópridas, que cavan galerías simples o ramificadas, dentro de las cuales la pareja acarrea el alimento para formar salchichas nido, donde la hembra ovipone y donde la larva al emerger se va alimentando durante su desarrollo (Figura 3A), así los nidos pueden ser simples o compuestos. De acuerdo con Halffter y Edmonds (1982) a este patrón pertenecen varias especies del género *Onthophagus* Latreille, 1802; algunas de *Ateuchus* Weber, 1801; *Scatimus* Erichson, 1847; *Canthidium* Erichson, 1847; *Dichotomius* Hope, 1838, así como las especies del género *Bubas* Mulsant, 1842 (Klemperer 1981), entre los más estudiados.

Algunas especies de los géneros agrupados en el patrón I pueden ser cleptoparásitas de manera ocasional, aunque hay estudios que muestran que no siempre se comportan de esa manera (Martín-Piera y Lobo 1993), por lo que siguen agrupadas como paracópridas. Este tipo de comportamiento puede observarse en especies que habitan en regiones subtropicales y tropicales, donde la competencia por el recurso empleado para la nidificación es más intensa (Hanski y Cambefort 1991), o en regiones áridas, donde el recurso es escaso (Rougon y Rougon 1980). Lo interesante es que, cuando estas condiciones adversas relacionadas con el alimento destinado a la nidificación no se presentan, estos escarabajos realizan un comportamiento típico del patrón I de nidificación, como es el caso de *Onthophagus taurus* (Schreber, 1759), especie que puede ser cleptoparásita o nidificar siguiendo el patrón I (Halffter y Edmonds 1982, Martín-Piera y Lobo 1993).

En el patrón II de nidificación, la mayoría de las especies agrupadas presentan un comportamiento paracóprido, por lo que también cavan galerías en las cuales acumulan el alimento para la progenie; sin embargo, en este caso se presenta la formación de bolas nido por parte de la hembra. La elaboración de estas bolas es a partir del estiércol acumulado en la galería y después de la oviposición, la hembra agrega una gruesa cubierta de tierra a cada bola elaborada (Figura 3B). Los nidos pueden ser simples, conteniendo una sola bola nido, como es el caso de *Ontherus mexicanus* Harold, 1868 y *O. sulcator* Fabricius, 1775 (Halffter y Edmonds 1982, González-Vainer *et al.* 2018), o nidos compuestos, cuando en una galería hay más de una bola. Las bolas nido están alineadas y separadas cada una en su cámara, como es el caso de algunas especies del género *Phanaeus* MacLeay, 1819 (Figura 3B), o bien cada bola está colocada en ramas diferentes de la galería nido (Halffter y Edmonds 1982,

Cantil *et al.* 2015). En algunas especies del género *Phanaeus* también puede presentarse un comportamiento telecóprido durante la nidificación, ya que son capaces de empujar trozos de heces de caballo, o de otros herbívoros, hasta una distancia considerable para después introducirlos en una galería de nidificación y elaborar la bola nido (Halffter y López 1977).

El patrón III lo presentan las especies que construyen nidos compuestos, pero en este caso todas las bolas se encuentran en una cámara nido elaborada por la hembra al final de la galería, donde previamente se almacenó una masa de nidificación de estiércol, a partir de la cual la hembra forma cada una de las bolas nido y, en cada una de ellas, oviposita un huevo, posteriormente, recubre cada bola nido con tierra mezclada con su excremento y permanece ahí cuidando el nido hasta la emergencia de la progenie (Halffter y Edmonds 1982, Huerta y Halffter 2000, Bang *et al.* 2001, Bang *et al.* 2004) (Figura 3C).

Todas las especies del género *Copris* Müller, 1764, pertenecen a este patrón de nidificación, otros Coprina, como *Synapsis tmolus* (Fischer von Waldheim, 1821) y las especies de *Heliocopris* Hope, 1837, como *H. hamadryas* (Fabricius, 1775) y *H. japedus* (Klug, 1855), en las cuales el proceso de nidificación se conoce (Klemperer y Boulton 1976). Cabe mencionar que, la nidificación en las especies estudiadas de estos dos géneros, tiene diferencias importantes en relación con lo conocido para las especies de *Copris*. La principal diferencia consiste en que las hembras durante la construcción del nido elaboran dos cámaras: en la primera cámara es acumulado el estiércol, posteriormente, a mayor profundidad se construye la segunda cámara, a la cual es trasladado el estiércol acumulado en la primera cámara, y en la segunda cámara la hembra elabora el nido; la hembra provee a cada bola nido de una cubierta de tierra, eso cuando éstas contienen larvas de tercer estadio (más detalles en Halffter y Edmonds 1982, pp. 103-105).

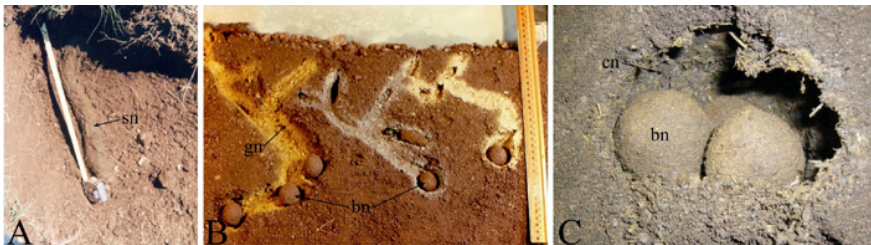


FIGURA 3. Nidos de diferentes especies de Scarabaeinae, según sus patrones de nidificación. A: patrón I, nido de *Dichotomius colonicus* (Say, 1835), foto de C. Huerta. B: patrón II, nido de *Phanaeus daphnis* Harold, 1863, foto de G. Halffter. C: patrón III, nido de *Copris incertus* Say, 1835, foto de C. Huerta. (bn: bola nido, cn: cámara nido, gn: galería, sn: salchicha nido).

Eurysternus foedus Guérin-Méneville, 1830 (tribu Eurysternini) fue colocado por Huerta *et al.* (2005) también en el patrón III. Esta especie no es cavadora, incluso no tiene las características morfológicas de un cavador, pero hace nidos subterráneos muy superficiales, consistentes de una masa nido ubicada en una cámara que se encuentra, cuando mucho, entre 4 y 5 cm de profundidad. La hembra no elabora bolas nido, sino que oviposita directamente en la masa nido y se queda dentro de la cámara cuidándola hasta la emergencia de la progenie. El único género de Scarabaeini colocado por Halffter (1977) en el patrón III de nidificación es *Cephalodesmius* Westwood, 1842, debido al tipo de comportamiento que presentan las especies durante la nidificación (Monteith y Storey 1981).

Los patrones de nidificación: IV, V, VI y VII se presentan en las especies rodadoras según Halffter y Edmonds (1982). Las especies agrupadas en los patrones IV y V tienen un comportamiento telecóprido; las parejas pueden formarse en la fuente del alimento o bien durante el rodaje de una bola por parte del macho o de la hembra (Halffter y Matthews 1966, Halffter y Edmonds 1982).

En el patrón IV las especies hacen nidos simples. Las parejas cortan una bola en la fuente de alimento y la ruedan de manera conjunta hasta un lugar en donde, después de varias inspecciones del terreno por parte del macho, la bola es enterrada. Posteriormente, la hembra elabora una cámara en la parte superior de la bola, donde oviposita y termina la bola nido que generalmente es piriforme. Ninguno de los padres permanece cuidando la bola nido que queda bajo tierra (Halffter y Edmonds 1982, Martínez 1992a, Cortez *et al.* 2021). El proceso se repite varias veces, la hembra puede elaborar y rodar sola nuevas bolas, o formar nuevas parejas con diferentes machos durante el rodaje. Un ejemplo característico de este patrón es *Canthon indigaceus chevrolati* Harold, 1868 (Figura 4), pero también lo presentan otras especies de *Canthon* Hoffmannsegg, 1817, como *Canthon humectus* (Say, 1831), y otros rodadores como *Megathoposoma candezei* (Harold, 1873) (Halffter y Edmonds 1982). En todos los casos, las bolas son cubiertas por la hembra con una capa de tierra, sin embargo, hay especies sudamericanas como *Canthon unicolor* (Blanchard, 1846) y *C. histrio* (Le Peletier de Saint-Fargeau y Audinet-Serville, 1828), en las que la capa de tierra que la hembra coloca es mucho más compleja, como lo señalan Cortez *et al.* (2021), quienes afirman que esta capa es mucho más gruesa que la de otras especies, lo que permite una protección extra a los estados preimaginales.

El patrón V de nidificación fue propuesto concretamente por Halffter (1977) para *Canthon cyanellus* Leconte, 1859 y especies afines (Figura 5). Al inicio de la nidificación, el macho elabora una sola bola de alimento y la comienza a rodar. La pareja se forma cuando una hembra llega a la bola

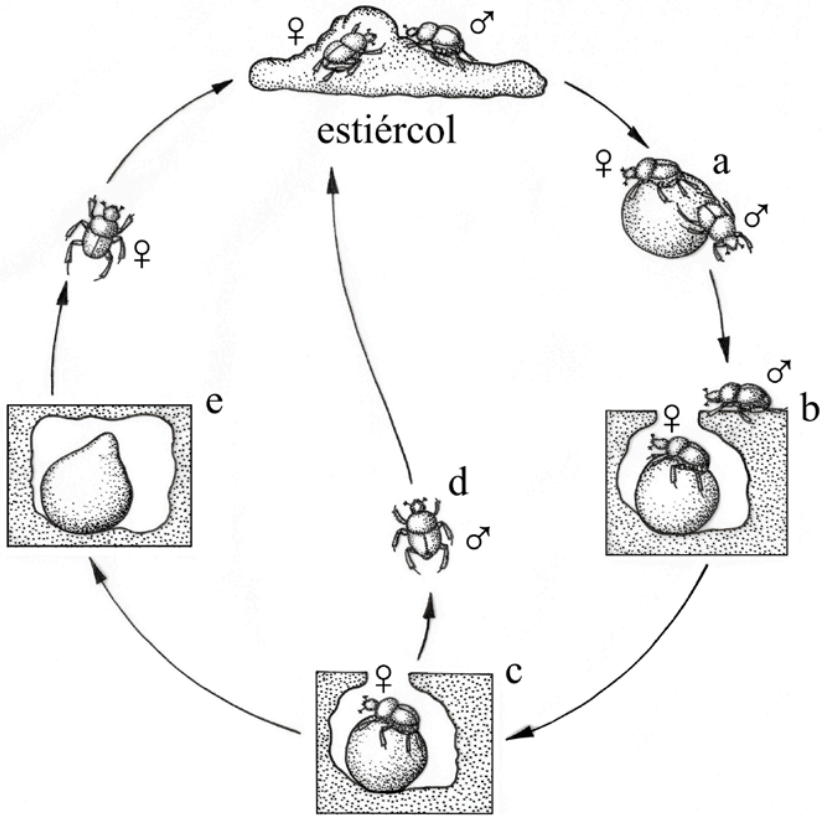


FIGURA 4. Comportamiento de rodaje y nidificación en *Canthon indigaceus chevrolati*. a: rodaje conjunto de la pareja. b: enterramiento de la bola. c: elaboración de la bola nido. d: abandono del nido por parte del macho. e: bola nido después de la puesta. Modificado de Imelda Martínez 1991.

durante el rodaje, o bien es atraída por feromonas emitidas por el macho (Bellés y Favila 1983). La bola es rodada conjuntamente por la pareja y a lo largo del rodaje va siendo cubierta con tierra (Favila 2001). Establecido el nido, pueden presentarse varias cópulas con el mismo macho con el que se realizó el rodaje conjunto, quien permanece en el nido al lado de la hembra mientras ella elabora un nido compuesto que consta de una a cuatro bolas nido, a partir de la bola rodada por la pareja. Cada bola nido es recubierta con una gruesa capa de tierra, el huevo es puesto en una pequeña cámara elaborada por la hembra en el polo superior de la bola nido y después la cierra. Una vez terminada la oviposición, el macho abandona el nido y la hembra permanece cuidándolo, al menos hasta que las bolas contienen larvas de tercer estadio (Halfpter y Edmonds 1982, Halfpter *et al.* 1983, Favila y Díaz 1996); aunque Favila (2001) asegura que el cuidado a las bolas nido por

parte de la hembra es hasta que emerge la progenie (una secuencia de la elaboración del nido y un nido formado por dos bolas nido se muestran en la Figura 5). Otras especies del género, como *Canthon virens* Mannerheim, 1829; *Canthon mutabilis* Lucas, 1857; *Canthon edentulus* Harold, 1868; *Canthon bispinus* (Germar, 1824) y *Canthon quinquemaculatus* Laporte de Castelnau, 1840, hacen nidos compuestos cuyas bolas son iguales a las descritas para *Canthon cyanellus* (Halfpter *et al.* 2013, Cantil *et al.* 2014a y b). Actualmente, se sabe que este tipo de nidos cuidados por las hembras se presentan en 10 especies rodadoras pertenecientes a los géneros *Kheper* Janssens, 1940; *Scarabaeus* Linnaeus, 1758; *Canthon* Hoffmannsegg 1817, *Megathopa* Eschscholtz, 1822 y *Malagoniella* Martínez, 1961; aunque algunas de ellas no hacen nidos compuestos (Halfpter *et al.* 2013).

En el patrón VI de nidificación, Halfpter (1977) colocó a todas las especies del género *Eurysternus*, con excepción de *E. foedus*. Aunque la mayoría de estas

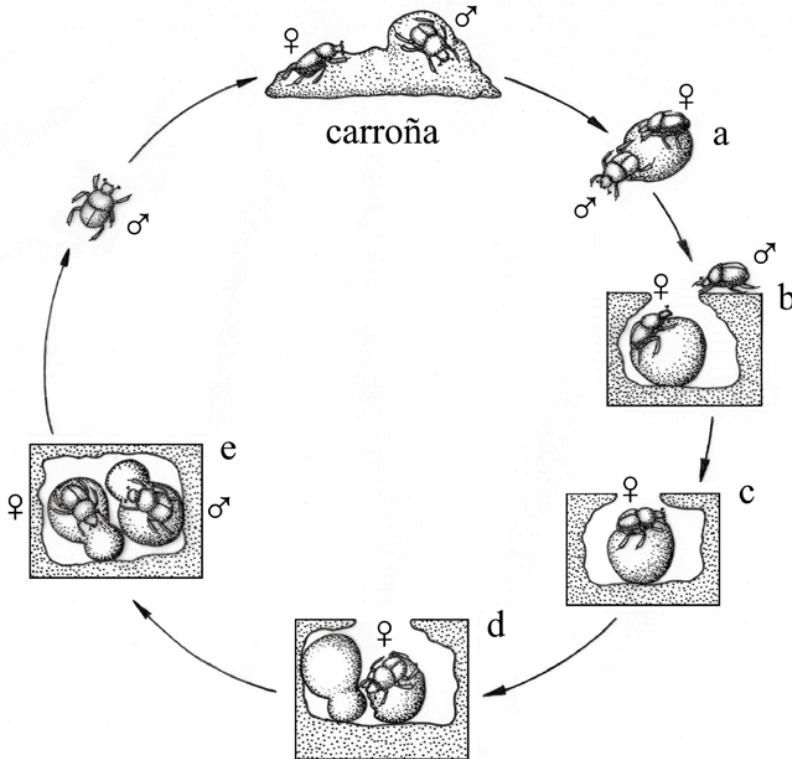


FIGURA 5. Comportamiento de rodaje y nidificación de *Canthon cyanellus cyanellus*. a: pareja rodando la bola. b: enterramiento de la bola. c: hembra elaborando la bola nido. d: hembra elaborando otra bola nido, mientras el macho regresa a la boñiga para rodar otra bola hasta el nido. e: pareja cuidando el nido, después de la última puesta, el macho sale del nido. Modificado de Imelda Martínez 1991.

especies son catalogadas como rodadoras (Halffter *et al.* 1980, Huerta *et al.* 2003, Scholtz 2009), son incapaces de rodar las bolas elaboradas. Los nidos generalmente se localizan por debajo o a un lado de la fuente de alimento. Además, son únicamente las hembras quienes elaboran las bolas durante el proceso de nidificación, nunca se ha observado este comportamiento por parte de los machos. Durante la nidificación, las especies de este género presentan diferentes etapas comportamentales, de acuerdo con lo que señalan Halffter *et al.* (1980), basados principalmente en *Eurysternus caribaeus* Herbst, 1789. Estas etapas son: *a*) elaboración del festín prenupcial, que consiste en la formación masiva de bolas por parte de la hembra, que no son rodadas y quedan generalmente a un lado de la fuente de alimento, bolas que son consumidas en parte o totalmente por el macho y la hembra, con abandono de las bolas que quedan en superficie si no son consumidas (Figura 6A); *b*) elaboración del nido provisional: la hembra hace un nido compuesto, situado en una cavidad superficial al lado del alimento, que es cuidado durante un tiempo y posteriormente las bolas con sus crías son consumidas, lo que se conoce como ovicidio-larvicidio, después el nido es abandonado, pueden elaborarse uno o varios nidos provisionales durante esta etapa; *c*) nido definitivo, la hembra hace un nido compuesto cuyas bolas nido son colocadas en una nueva cavidad y son cuidadas por la hembra hasta la emergencia de la progenie (Figura 6B).

Diez son las especies de *Eurysternus* hasta ahora estudiadas durante el periodo de reproducción (Huerta *et al.* 2003, Huerta 2012) y cada especie presenta diferentes particularidades. Por ejemplo: *E. mexicanus* Harold, 1824; *E. deplanatus* Germar, 1824; *E. inflexus* Germar, 1824; *E. jessopi* Martínez, 1988 y *E. marmoreus* Castelnau, 1840; todas ellas no hacen festín prenupcial. Por otra parte, *E. deplanatus*, *E. inflexus*, *E. jessopi* y *E. magnus* Castelnau, 1840, no elaboran nidos provisionales. En las diferentes especies se observan ligeras variantes en el número de bolas elaboradas, así como en su disposición dentro del nido; por ejemplo: en *E. jessopi* las bolas nido, que



FIGURA 6. A: festín prenupcial de *Eurysternus caribaeus*. B: nido definitivo de *Eurysternus mexicanus* cuidado por la hembra. Fotos de Leticia Guerrero.

son de gran tamaño, son dejadas en la superficie y no hay cuidado maternal (Huerta *et al.* 2003).

En este patrón también está incluido *Oniticellus cinctus* (Fabricius, 1775) (Tribu Oniticellini) cuya nidificación fue estudiada por Bornemissza (1969). Muy recientemente Singh *et al.* (2019), trabajando en condiciones de laboratorio mencionan que *O. cinctus* elabora bolas nido y por eso es considerado dentro de los rodadores, aunque en realidad presenta un comportamiento endocóprido, ya que nidifica dentro de la fuente de alimento, donde elabora una cavidad en la cual son alojadas las bolas nido. El nido al inicio contiene alrededor de 20 bolas nido y al final casi la mitad, sólo 11 bolas, pero los autores no indican el porqué de esta disminución. La cámara nido mide de 6 a 10 cm de ancho, por 4 a 8 cm de largo, por 5 a 7 cm de profundidad y es construida dentro de la masa de estiércol. La hembra permanece cuidando el nido durante casi todo el desarrollo preimaginal, colocando estiércol fresco sobre la superficie externa de las bolas durante todo el tiempo, por lo que aumenta su peso y su diámetro. La hembra puede hacer un segundo nido, antes de que en el primero emerja la nueva progenie.

En el patrón VII de nidificación, Halffter y Edmonds (1982) colocaron especies endocópridas que hacen el nido dentro de la fuente de alimento, como es el caso de *Cyptochirus distinctus* (Janssens, 1953) y *Tragiscus dimidiatus* Klug, 1855, especies africanas pertenecientes a la tribu Oniticellini, que están catalogadas como rodadoras por elaborar bolas nido, pero son endocópridas, ya que los nidos de diferentes especies son construidos directamente dentro de la fuente de alimento. Cambefort y Lumaret (1983) propusieron un esquema de la evolución de la nidificación en este grupo de especies (Figura 7).

Los trabajos sobre estas especies sólo han tratado la nidificación, no se sabe nada acerca de la duración del periodo de prenidificación ni del momento de la cópula ni de la postnidificación.

Los miembros de la tribu Eucraniini son considerados como telecóprios, por Halffter (1977), pero no fueron situados en ninguno de los patrones de nidificación propuestos por Halffter y Edmonds (1982), por lo que consideramos incluirlos en un párrafo aparte. Lo que se sabe actualmente del comportamiento de alimentación y reproducción de algunas especies estudiadas por Monteresino y Zunino (2003), es que son telefágicas y telecóprias, porque transportan el alimento usando las patas delanteras, mientras se desplazan por medio de las patas medias y traseras, sin embargo, sus nidos están alojados en galerías, aunque estas galerías no se encuentran por debajo de la fuente de alimento, pero sí son construidas bajo el suelo (Zunino *et al.* 1989, Monteresino y Zunino, 2003)

Durante el periodo de postnidificación, generalmente los adultos dejan de alimentarse, ya no vuelven a elaborar nidos y mueren.

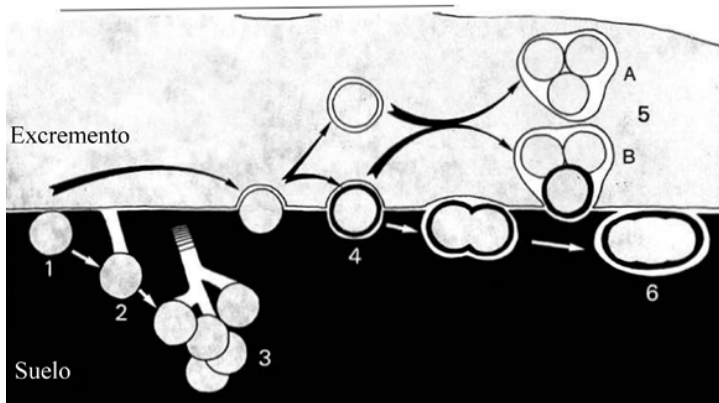


FIGURA 7. Los diferentes tipos de nidificación en especies de Oniticellini africanos. Según Cambefort y Lumaret (1983). Tipo 1: Género *Drepanoplatynus* Boucomont, 1921. Tipo 2: algunos *Drepanocerus* Kirby, 1828. Tipo 3: géneros *Euoniticellus* Janssens, 1953, *Liatongus* Reitter, 1893, *Tiniocellus* Péringuey, 1902, *Helictopleurus* d'Orbigny, 1915. Tipo 4: *Oniticellus egregius* Klug, 1855. Tipo 5A y 5B: *Oniticellus cinctus* (Fabricius, 1775), *O. formosus* Chevrolat, 1830, *O. planatus* Castelnau, 1840, *O. pseudoplanatus* Balthasar, 1964, *Tragiscus dimidiatus* Klug, 1855. Tipo 6: *Cyptochirus distinctus* (Janssens, 1953).

c. Geotrupidae

Prenidificación. En esta familia, la mayoría de los géneros presentan un comportamiento paracóprido (Halffter y Matthews 1966, Halffter y Edmonds 1982, Fremlin 2010, Byk 2011, Chandra y Gupta 2013). Aunque, por ejemplo, en el caso de *Megatrupes cavicollis* (Bates, 1887) [citada como *Geotrupes cavicollis*] y *Trypocopriss* spp., los jóvenes imagos pueden alimentarse directamente por debajo del mojón de estiércol, comportamiento denominado mesofágico (Zunino y Palestrini 1986) o bien, hacer galerías de alimentación cuya profundidad promedio es de 11 cm (Halffter *et al.* 1985), comportamiento denominado hipofágico de acuerdo con Zunino y Palestrini (1986) (Figura 8). Sin embargo, *Trypocopriss pyrenaicus* (Charpentier, 1825) y varias especies de los géneros *Thorectes* Mulsant, 1842 y *Typhaeus* (Linnaeus, 1758) presentan dos tipos de comportamientos: el llamado telefágico que consiste en trasladar pequeños trozos de estiércol hacia una galería hecha para depositar el alimento (Crovetti 1971, Zunino y Palestrini 1986, Howden y Peck 1987), donde los adultos se alimentan bajo tierra durante el invierno, presentando un comportamiento hipofágico. Estos comportamientos también se observan en *Tauroceastes patagonicus* Philippi, 1866 (Howden y Peck 1987) y especies del género *Frickius* Germain, 1897 (Howden 1982).

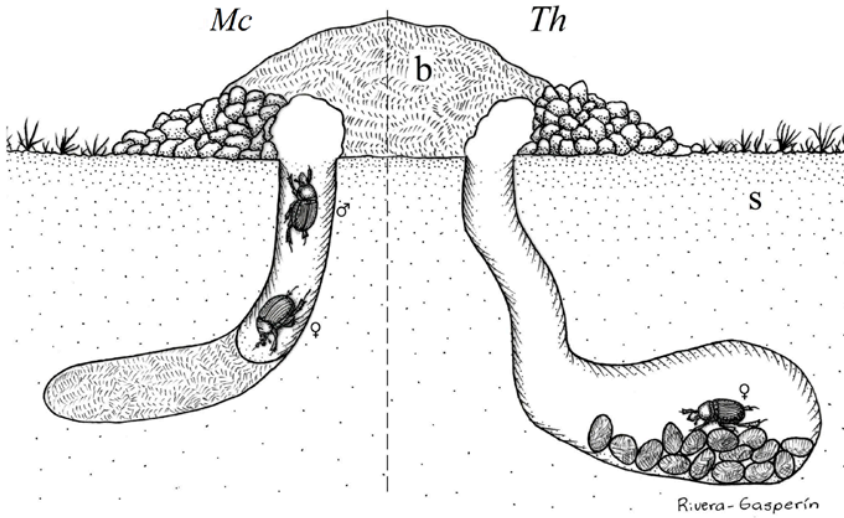


FIGURA 8. Comportamiento hipofágico presentado por dos especies de Geotrupidae. Mc: *Megatrupes cavicollis*. Modificado de Halffter *et al.* 1985 y Th: *Typhaeus hiostris*. Modificado de Croveti 1971. (b: boñiga, s: suelo).

Aunque la mayoría de las especies se alimentan de excrementos de la fauna silvestre local, algunas especies son saprófagas, alimentándose de detritus vegetales y micelios de hongos que crecen en las heces de conejos (Marc y Vasko 2014), bellotas y hojas de encinos (Gallardo de la Torre *et al.* 2002, Galante y Marcos-García 2011, Sánchez-Piñero *et al.* 2019). Cabe subrayar que al menos en dos especies de *Thorectes* y *Trypocopris* se ha comprobado experimentalmente la amplia eurifagia de los adultos, mientras que la nidificación se hace exclusivamente con excremento (Palestrini y Zunino 1985).

La duración del periodo de prenidificación es variable en las diferentes especies. En *M. cavicollis*, en condiciones de laboratorio dura entre 35 y 40 días (Halffter *et al.* 1985), sin embargo, estos autores consideran que puede presentarse un periodo de diapausa, como sucede en las especies europeas. En *Typhaeus typhoeus* (Linnaeus, 1758) la duración de la prenidificación es de alrededor de un mes (Fremlin y Darby 2010).

La cópula puede presentarse tanto por debajo de la fuente de alimento como a la entrada o dentro de la galería de nidificación, y puede haber varias cópulas durante el proceso de elaboración del nido o antes de la puesta (Halffter *et al.* 1985, Fremlin 2010, 2017). Durante la cópula, que puede durar de 3 a 20 minutos, el macho monta a la hembra abrazándola con sus patas delanteras y medias, apoyándose en el suelo con las patas traseras (Croveti

1971, Brussaard 1983). En el caso de las especies de *Lethrus* Scopoli, 1777, los machos dedican la mayor parte de su esfuerzo reproductivo a localizar las galerías donde hay hembras disponibles, después de la cópula cooperan con ellas en la provisión de las galerías nido y hacen guardia en la entrada repe- liendo a los machos intrusos (Frantsevich *et al.* 1977).

El comportamiento de nidificación de los Geotrupidae, de tipo para- cóprido, se ha descrito en algunas especies del grupo, como *Chelotrupes hiostius* (Gené, 1836) [citada como *Typhaeus (Chelotrupes) hiostius*] (Crovetti 1971, Fremlin y Darby 2010) y *T. typhoeus* (Linnaeus, 1758,) que es una especie que nidifica con excremento de conejo y habita en zonas arenosas (Fremlin 2010) (Figura 9 Tt), en tanto que *Megatrupes cavicollis* Bates, 1887, nidifica con estiércol de vaca o de caballo (Halffter *et al.* 1985) (Figura 9 Mc).

Durante esta etapa, se ha observado una estrecha colaboración entre macho y hembra durante la excavación de la galería, como se ha observado en varias especies de *Thorectes* (Klemperer y Lumaret 1985), e incluso su defensa por parte del macho en *Chelotrupes hiostius* y *Lethrus* sp., como ya se mencionó anteriormente (Crovetti 1971, Brussaard 1983, Fremlin 2010). En *M. cavicollis* es sólo la hembra quien elabora la galería de nidificación y, posteriormente, la pareja la aprovisiona con el estiércol durante la elabora- ción del nido (Halffter *et al.* 1985).

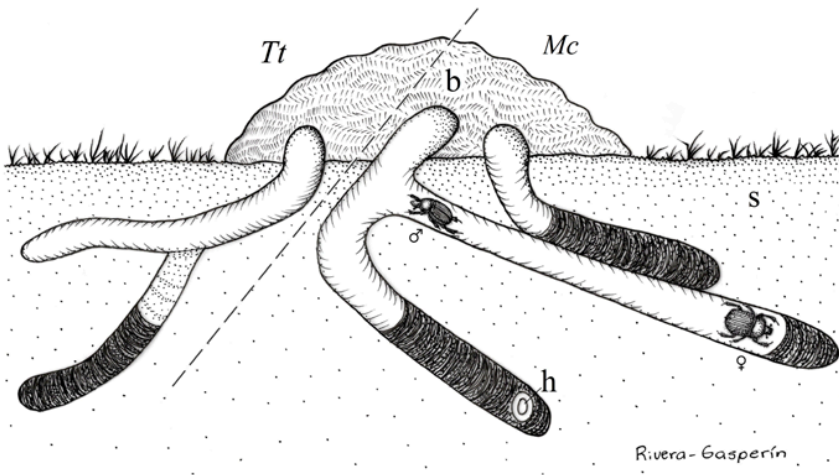


FIGURA 9. Nidificación en dos especies de Geotrupidae. Tt : nido de *Typhaeus typhoeus*. Modificado de Brussaard 1983. Mc: nido de *Megatrupes cavicollis*. Modificado de Halffter *et al.* 1995. (b: boñiga. s: suelo. h: huevo).

Según Howden y Peck (1987), las hembras y machos de *Taurocerastes patagonicus* Philippi, 1866 (Bolboceratinae), son activos durante el día cuando se encuentran transportando las heces compactadas de ovejas en forma de pellas; según estos autores, probablemente usaban las heces de conejos y guanacos antes de la introducción de ovejas. Las pellas son transportadas por los escarabajos usando sus patas delanteras (comportamiento telecóprido), y posteriormente son enterrados en galerías para elaborar los nidos bajo el suelo. En el caso de su género hermano, *Frickius* Germain, 1897, el comportamiento durante la nidificación es paracóprido. Howden (1982), encontró túneles construidos por los adultos por debajo de excremento seco, en donde encontró huevos y larvas, pero no da más detalles sobre el proceso.

En *Lethrus apterus* (Laxmann, 1770), especie no coprófaga que nidifica con detritus vegetales, la participación del macho en la elaboración del nido es muy importante, ya que además de defender el nido permanece con la hembra colaborando con el acarreo de hojas que servirán de alimento a las crías (Rosa *et al.* 2017).

En cuanto al número de galerías, el nido de los Geotrupidae puede presentar una o dos ramas, cada una con una salchicha nido, como es el caso de *M. cavicollis* (Halffter *et al.* 1985), o bien presentar varias ramas como en *Chelotrupes hiostius* (Crovetti 1971) y en *Geotrupes spiniger* Marsham, 1802 (Klemperer 1979).

En *Typhaeus typhoeus*, el periodo de nidificación suele prolongarse debido a las condiciones ambientales (Gallardo de la Torre *et al.* 2002, Verdú y Galante 2004, Fremlin y Darby 2010), pero el hacer el nido muy profundo le facilita resistir las condiciones climáticas extremas en el verano, incluyendo los incendios que se presentan en la región Mediterránea. Lo mismo se observa en otras especies de Europa centro occidental, como *Anoplotrupes stercorosus* (Scriba, 1791) y *Geotrupes stercorarius* (Linnaeus, 1758).

En el caso de los miembros de la subfamilia Bolboceratinae (Geotrupidae), se ha observado que no se alimentan de excrementos, son detritívoros y para elaborar sus nidos utilizan detritus de plantas y cuerpos fructíferos de hongos hipogeos (Houston 2016). *Ondonteus armiger* (Scopoli, 1772) vive en las galerías de conejos y nidifica usando las heces que contienen hongos que se desarrollan en ellas, con los cuales se alimentan las larvas. La hembra empaca en las galerías nido las heces del conejo contaminadas por los hongos (Marc y Vasko 2014).

Estos escarabajos generalmente mueren después de terminado el periodo de nidificación (Brussaard 1983).

2. CONCLUSIONES

Conocer el comportamiento de los escarabajos coprófagos durante las etapas de prenidificación y de nidificación es fundamental, ya que por medio de esos comportamientos estos insectos proporcionan diferentes servicios ambientales (ver Capítulo 7).

En Aphodiinae falta conocer a detalle la duración de los periodos comportamentales durante la vida adulta de estos insectos; además, el comportamiento de alimentación y de reproducción se ha estudiado realmente en pocas especies.

El comportamiento en los escarabajos de Scarabaeinae es el mejor estudiado desde el siglo XIX hasta la fecha. Faltaría estudiar el comportamiento sobre todo reproductivo, en especies rodadoras agrupadas en los patrones V y VI de nidificación, propuesto por Halffter y Matthews (1966), en condiciones de campo, sobre todo en ambientes antropizados y en relación con el cambio climático.

También se conoce poco sobre el comportamiento de las especies cleptoparásitas de Aphodiinae y Scarabaeinae.

En la familia Geotrupidae, solo se conoce el comportamiento de algunas de las especies durante la prenidificación, la cópula y la reproducción. La mayoría de los trabajos en los cuales se estudia el comportamiento se han llevado a cabo en Europa y Asia, y muy pocos de ellos se han hecho en América.

En relación con el tipo de recurso alimenticio, dentro de los escarabajos llamados coprófagos también existen especies que se alimentan y nidifican usando detritus de hojas, flores y también micelios de hongos. Al respecto, sólo en tres especies hay estudios de comportamiento.

Consideramos que los estudios de comportamiento en condiciones de campo permitirán dilucidar muchas de las interrogantes que aún persisten, sobre todo porque los ecosistemas están siendo rápidamente alterados por la acción humana, incluyendo el cambio climático.

Bibliografía

- Bang, H. S., Huerta, C., Kim J. I. & Goo T. W. 2001. Studies on the ecology of oviposition of *Copris tripartitus* Waterhouse and *Copris ochus* Motschulsky (Coleoptera, Scarabaeidae). *Korean Journal of Entomology*, 31 (4), 237-242.
- Bang, H. S., Kwon, O. S., Hwang, S. J., Mah, Y. I. & Watdhaugh, K. G. 2004. Developmental biology and phenology of a Korean native dung beetle, *Copris ochus* (Motschulsky) (Coleoptera: Scarabaeidae). *The Coleopterists Bulletin*, 58 (4), 522-533.

- Barbero, E. & Palestrini, C. 1995. *Aphodius (Copriformorphus) scrutator*, descrizione della larva e note di biología riproduttiva (Coleoptera, Scarabaeoidea, Aphodiidae). *Fragmenta entomológica*, Roma, 26 (2), 341-352
- Bell, W. J. 1990. Searching Behavior Patterns in Insects. *Annual Review of Entomology*, 990 (35), 447-67.
- Bellés, X. & Favila, M. E. 1983. Protection chimique du nid chez *Canthon cyanellus cyanellus* LeConte (Col. Scarabaeidae). *Bulletin de la Société entomologique de France*, 88, 602-607.
- Borghesio, L. & Palestrini, C. 2002. Reproductive behavior and larval development in *Agrilinus rufus* (Moll, 1792) and *Oromus alpinus* (Scopoli, 1763) (Coleoptera, Scarabaeoidea, Aphodiidae). *Elytron*, 16, 73-79.
- Bornemissza, G. F. 1969. A new type of brood care observed in the dung beetle *Oniticellus cinctus* (Scarabaeidae). *Pedobiologia*, 9, 223-225.
- Bornemissza, G. F. 1971. A new variant of the paracoprid nesting type in the Australian dung beetle, *Onthophagus compositus*. *Pedobiologia*, 11, 1-10.
- Bornemissza, G. F. 1976. The Australian dung beetles project: *Australian Meat Research Committee Review*, 30, 1-30.
- Brussaard, L. 1983. Reproductive behavior and development of the dung beetle *Typhaeus typhoeus* (Coleoptera, Geotrupidae). *Tijdschrift voor Entomologie*, 126 (10), 210-231.
- Byk, A. 2011. Abundance and composition of Geotrupidae (Coleoptera: Scarabaeoidea) in the developmental cycle of pine stands in Człuchów Forest (NW Poland). *Baltic Journal of Coleopterology*, 11 (2), 171-186.
- Cabrero-Sañudo, F. J. & Zardolla, R. 2004. Phylogenetic relationships of Iberian Aphodiini (Coleoptera: Scarabaeidae) based on morphological and molecular data. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 31, 1084-1100.
- Cambefort, Y. & Lumaret, J.- P. 1983. Nidification et larves des Oniticellini afro-tropicaux (Col. Scarabaeidae). *Bulletin de la Société entomologique de France*, 88 (7-8), 542-569.
- Cantil, L. F., Sánchez, M. V., Dinghi, P. A. & Genise, J. F. 2014a. Food relocation behavior, nests, and brood balls of *Canthon quinquemaculatus* Laporte de Castelnau (Coleoptera: Scarabaeidae: Scarabaeinae). *The Coleopterists Bulletin*, 68 (2), 199-208.
- Cantil, L. F., Sánchez, M. V. & Genise, J. F. 2014b. The nest and brood ball of *Canthon (Canthon) virens* aff. *paraguayanus* Balthasar (Coleoptera: Scarabaeidae: Scarabaeinae). *The Coleopterists Bulletin*, 68 (3), 384-386.
- Cantil, L. F., Sánchez, M. V., Sarzetti, L., Molina, A. & Genise, J. F. 2015. Nests and brood balls of *Coprophanaeus (Coprophanaeus) cyanescens* (Olsoufieff, 1924) (Coleoptera: Scarabaeidae: Scarabaeinae). *The Coleopterists Bulletin*, 69 (1), 153-158.
- Chamorro-Florescano, I. A. & Favila, M. E. 2009. The reproductive status of both sexes affects the frequency of mating and the reproductive success of males in the ball roller beetle *Canthon cyanellus cyanellus* (Coleoptera: Scarabaeidae). *Behaviour*, 146, 1499-1512.
- Chandra, K. & Gupta, D. 2013. Taxonomic studies on dung beetles (Coleoptera: Scarabaeidae, Geotrupidae, Hybosoridae) of Chattisgarh, India. *Munis Entomology & Zoology*, 8 (1), 331-353.

- Cook, D. F. 1990. Differences in courtship, mating and postcopulatory behaviour between male morphs of the dung beetle *Onthophagus binodis* Thunberg (Coleoptera: Scarabaeidae). *Animal Behaviour*, 40, 428-436.
- Cortez, V., Verdú, J. R., Ciales, W. & Halfpeter, G. 2021. Nesting behaviour of *Canthon unicolor* and *C. histrio*: a new subsocial nesting variation in dung beetles (Coleoptera: Scarabaeidae: Deltochilini). *Journal of Natural History*, 55 (35-36), 2187-2197.
- Crovetti, A. 1971. Ricerche eco-etologiche su *Typhoeus (Chelotrupes) hiostius* Gené (Coleoptera, Geotrupidae). Contributi alla conoscenza de Coleoteri Scarabeoidei V. *Annali della Facultá Agraria della'Università di Sassari*, 19, 1-71.
- Estes, A M., Hearn, D. J., Snell-Rood, E. C., Feindler, M., Feeser, K., Abebe, T., Dunning-Hotopp, J. C., Moczek, A. P. 2013. Brood ball mediated transmission of microbiome members in the dung beetle, *Onthophagus taurus* (Coleoptera: Scarabaeidae). *PLoS ONE*, 8 (11), e79061.
- Fabre, J. H. 1897. *Souvenirs Entomologiques*. V. Paris, Librairie Delagrave.
- Favila, M. E. 2001. Historia de vida y comportamiento de un escarabajo necrófago *Canthon cyanellus cyanellus* LeConte (Coleoptera: Scarabaeinae). *Folia Entomológica Mexicana*, 40 (2), 245-278.
- Favila, M. E. & Díaz, A. 1996. *Canthon cyanellus cyanellus* LeConte (Coleoptera: Scarabaeidae) makes a nest in the field with several brood balls. *The Coleopterists Bulletin*, 50, 52-60.
- Favila, M. E., Nolasco, J., Chamorro-Florescano, I. & Equihua, M. 2005. Sperm competition and evidence of sperm fertilization patterns in the carrion ball-roller beetle *Canthon cyanellus cyanellus* LeConte (Scarabaeidae: Scarabaeinae). *Behavior Ecology and Sociobiology*, 59, 38-43.
- Frantsevich, L., Govardovski, V., Gribakin, F., Nikolajev, G., Pichka, V., Polanovsky, A., Shevchenko, V. & Zolotov, V. 1977. Astroorientation in *Lethrus* (Coleoptera, Scarabaeidae). *Journal of Comparative Physiology*, 121, 253-271.
- Fremlin, M. 2010. Minotaur beetles fight for over 12 hours. *Bulletin of the Amateur Entomologists' Society*, 69, 162-169.
- Fremlin, M. 2017. Single mothers: Minotaur beetle females *Typhaeus typhoeus* (L.) (Coleoptera: Geotrupidae) nest on their own. *Bulletin of the Amateur Entomologists' Society*, 76 (525), 87-95.
- Fremlin, M. & Darby, M. 2010. Seasonal activity of *Typhaeus typhoeus* (Linnaeus) (Geotrupidae). *The Coleopterist*, 19 (3), 155-164.
- Galante, E. & Marcos-García, M. A. 2011. Decomposer Insects. Pp. 664-674. In: Capinera, J. L. (Ed.), *Encyclopedia of Entomology*. Kluwer Academic Publisher, EUA.
- Gallardo de la Torre, P., León López, S. & Cárdenas Talaveron, M. M. 2002. Datos sobre la biología de *Typhaeus momus* (Olivier, 1789) (Coleoptera, Scarabaeoidea) en el Parque Nacional de Doñana. *Boletín de la Sociedad Entomológica Aragonesa*, 31, 115-120.
- Goidanich, A. & Malán, C. A. 1964. Sulla nidificazione pedotrofica di alcune specie di *Onthophagus* europei e sulla microflora aerobica dell'apparato digerente della larva di *Onthophagus taurus* Schreber (Coleoptera: Scarabaeidae). *Annali della Facoltà de Scienze Agrarie della Università degli Studi di Torino*, II, 213-340.

- González-Vainer, P. 2015. Feeding, reproductive, and nesting behavior of *Canthon bispinus* Germar (Coleoptera: Scarabaeidae: Scarabaeinae). *The Coleopterists Bulletin*, 69 (1), 61-72.
- González-Vainer, P., Cantil, L. F. & Genise, J. F. 2018. Plasticity in the nesting behavior of *Ontherus sulcator* (Fabricius) (Coleoptera Scarabaeidae: Scarabaeinae). *The Coleopterists Bulletin*, 72 (1), 203-208.
- Halffter, G. 1977. Evolution of nidification in the Scarabaeinae (Coleoptera, Scarabaeinae). *Quaestiones Entomologicae*, 13, 231-253.
- Halffter, G., Cortez, V., Gómez, E. J., Rueda, C. M., Ciales, W. & Verdú, J. R. 2013. A review of subsocial behavior in Scarabaeinae rollers (Insecta: Coleoptera): an evolutionary approach. *Monografías Tercer Milenio*, vol. 9, S.E.A., Zaragoza, 1a ed.
- Halffter, G. & Deloya, C. 2007. Primer caso de nidificación de un geotrupino (Scarabaeoidea, Geotrupidae) en cuevas: un fenómeno excepcional. *Acta Zoológica Mexicana* (n.s.) 23 (3), 139-142.
- Halffter, G. & Edmonds, D.W. 1982. *The Nesting Behavior of Dung Beetles (Scarabaeinae): An Ecological and Evolutive Approach*. Publ. Instituto de Ecología, México, D. F. 10, 177 pp.
- Halffter, G., Halffter, V. & Favila, M. E. 2011. Food relocation and the nesting behavior in *Scarabaeus* and *Kheper* (Coleoptera: Scarabaeinae). *Acta Zoológica Mexicana* (n.s.), 27 (2), 305-324.
- Halffter, G., Halffter, V. & Huerta, C. 1980. Mating and nesting behavior of *Eurysternus* (Coleoptera: Scarabaeinae). *Quaestiones Entomologicae*, 16, 599-620
- Halffter, G. Halffter, V. & Huerta, C. 1983. Comportement sexuel et nidification chez *Canthon cyanellus cyanellus* LeConte. *Bulletin de la Société entomologique de France*, 88, 585-594.
- Halffter, G. & López, Y. 1977. Development of the ovary and mating behavior in *Phanaeus*. *Annals of the Entomological Society of America*, 70 (2), 203-213.
- Halffter, V., López-Guerrero, Y. & Halffter, G. 1985. Nesting and ovarian development in *Geotrupes cavicollis* Bates (Coleoptera: Scarabaeidae). *Acta Zoológica Mexicana* (n.s.), 7, 1-28.
- Halffter, G. & Matthews, E. G. 1966. The natural history of dung beetles of the subfamily Scarabaeinae (Coleoptera, Scarabaeidae). *Folia Entomologica Mexicana*, 12 (14), 1-312.
- Hanski, I. & Cambefort, Y. 1991. *Dung Beetle Ecology*. Princeton University Press, Princeton, New Jersey, EUA.
- Heymons, R. 1930. Über die morphologie des Weiblichen Geschlechtsapparats der Gattung *Scarabaeus* L. *Zeitschrift für Morphologie und Ökologie der Tiere*, 18, 536-574
- Hirschberger, P. 1998. Spatial distribution, resource utilization and intraspecific competition in the dung beetle *Aphodius ater*. *Oecologia*, 116 (1-2), 136-142.
- Holter, P. 1979. Abundance and reproductive strategy of the dung beetle *Aphodius rufipes* (L.) (Scarabaeidae). *Ecological Entomology*, 4, 317-326.
- Holter, P. & Scholtz, C. H. 2007. What do dung beetles eat? *Ecological Entomology*, 32, 690-697.
- Houston, T. F. 2016. Brood cells, life-cycle stages and development of some earth-borer beetles in the genera *Bolborhachium*, *Blackburnium* and *Bolboleaus*

- (Coleoptera: Geotrupidae), with notes on captive rearing and a discussion of larval diet. *Austral Entomology*, 55, 49-62.
- Howden, H. F. 1982. Larval and adult characters of *Frickius* Germain, its relationships 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. F. & Peck, S. B. 1987. Adult habits, larval morphology, and phylogenetic placement of *Taurocerastes patagonicus* Philippi (Scarabaeidae: Geotrupinae). *Canadian Journal of Zoology*, 65 (2), 329-332.
- Huerta, C. 2012. Nesting Behavior of *Eurysternus plebejus* Harold (Coleoptera: Scarabaeidae) under Laboratory Conditions. *The Coleopterists Bulletin*, 66 (1), 51-54.
- Huerta, C., Anduaga, S. & Halffter, G. 1981. Relaciones entre nidificación y ovario en *Copris* (Coleoptera, Scarabaeidae, Scarabaeinae). *Folia Entomológica Mexicana*, 47, 139-170.
- Huerta, C. & Halffter, G. 2000. Factores involucrados en el comportamiento subsocial de *Copris* (Coleoptera: Scarabaeidae: Scarabaeinae). *Folia Entomológica Mexicana*, 108, 95-120.
- Huerta, C., Halffter, G. & Halffter, V. 2005. Nidification in *Eurysternus foedus* Guérin-Ménéville: Its relationship to other dung beetle nesting patterns (Coleoptera: Scarabaeidae: Scarabaeinae). *Folia Entomológica Mexicana*, 44 (1), 75-84.
- Huerta, C., Halffter, G., Halffter, V. & López, R. 2003. Comparative analysis of reproductive and nesting behavior in several species of *Eurysternus* Dalman (Coleoptera: Scarabaeinae: Eurysternini). *Acta Zoológica Mexicana (n.s.)*, 88, 1-41.
- Huerta, C., Martínez, M. I., Montes de Oca, E., Cruz-Rosales, M. & Favila, M. E. 2013. The role of dung beetles in the sustainability of pasture and grasslands. Pp. 441-463. In: A. Yáñez-Arancibia, R. Dávalos-Sotelo, J. W. Day & E. Reyes (Eds.), *Ecological dimensions for sustainable socio-economic development*. Boston, Witpress Southampton.
- Klemperer, H. G. 1979. An analysis of the nesting behaviour of *Geotrupes spiniger* Marsham (Coleoptera, Scarabaeidae). *Ecological Entomology*, 4, 133-150.
- Klemperer, H. G. 1980. Kleptoparasitic behaviour of *Aphodius rufipes* (L.) larvae in nests of *Geotrupes spiniger* Marsh. (Coleoptera, Scarabaeidae). *Ecological Entomology*, 5, 143-151.
- Klemperer, H. G. 1981. Nest construction and larval behaviour of *Bubas bison* (L.) and *Bubas bubalus* (Ol.) (Coleoptera, Scarabaeidae). *Ecological Entomology*, 6, 23-33.
- Klemperer, H. G. & Boulton, R. 1976 Brood burrow construction and brood care by *Heliocopris jepetus* (Klug) and *Heliocopris hamadryas* (Fabricius) (Coleoptera, Scarabaeidae). *Ecological Entomology*, 1, 19-29.
- Klemperer, H. G. & Lumaret, J.-P. 1985. Adult and larval behaviour of the flightless beetles *Thorectes sericeus* Jekel, *T. albarracinus* Wagner and *T. laevigatus cobosi* Baraud (Col. Geotrupidae). *Annales de la Société entomologique de France (N.S.)*, 21 (4): 425-431.
- Landin, B. O. 1961. Ecological studies of dung beetles. *Opuscula Entomologica. Supplementum XIX*, Chapter VI, 195-196.

- Marc, E. M. & Vasko, B. N. 2014. A study of the association of *Odonteus armiger* (Scopoli, 1772) (Coleoptera: Geotrupidae) with the European rabbit. *Journal of Entomology and Zoology Studies*, 1 (6), 157-167.
- Martín-Piera, F. & Lobo, J. 1993. New data and observations of kleptoparasitic behaviour in dung beetles from temperate regions (Coleoptera: Scarabaeoidea). *Acta Zoológica Mexicana (n.s.)*, 57, 15-18.
- Martínez, M. I. 1991. Activité reproductrice et ses contrôles chez le mâle et la femelle de *Canthon indigaceus chevrolati* et *C. cyanellus cyanellus* (Coléoptères, Scarabaeinae). Thèse de Doctorat. Université Paris VI.
- Martínez, M. I. 1992a. Données comparatives sur l'activité reproductrice de *Canthon indigaceus chevrolati* Harold et *Canthon cyanellus cyanellus* LeConte (Coleoptera: Scarabaeidae). *Annales de la Société Entomologique de France (n.s.)*, 28(4), 397-408.
- Martínez, M. I. 1992b. L'activité ovarienne pendant la vie imaginale chez deux espèces de *Canthon* (Coleoptera: Scarabaeidae). *Bolletino del Museo Regionale di Scienze Naturali-Torino*, 10 (2), 367-386.
- Martínez, M. I. 1995. Observations on reproductive control in females of two species of *Canthon* Hoffmannsegg (Coleoptera Scarabaeidae: Scarabaeinae). *Bolletino del Museo Regionale di Scienze Naturali-Torino*, 13 (2), 327-343.
- Martínez, M. I. & Alvarado O. M. 2001. Comportamiento de oviposición en *Aphodius opisthius* Bates 1887 (Coleoptera: Scarabaeoidea: Aphodiidae). *Elytron*, 15, 73-78
- Martínez, M. I. & Cruz, R. M. 1990. Cópula, función ovárica y nidificación en *Canthon* Hoffmannsegg (Coleoptera, Scarabaeinae). *Elytron*, 4, 161-169.
- Martínez, M. I., Huerta, C. & Cruz, R. M. 1996. Comportamiento reproductivo en hembras de *Copris incertus* Say (Coleoptera, Scarabaeidae). *Bulletin de la Société entomologique de France*, 101 (2), 212-130.
- Martínez, M. I. & Suárez, M. T. 2012. Ciclo reproductivo de *Blackburneus saylorea* (Robinson, 1940) (Coleoptera: Aphodiinae), escarabajo coprófago de la ladera oriental del Volcán Cofre de Perote, Veracruz, México. *Dugesiana*, 18 (2), 181-187.
- Monteith, G. B. & Storey, R. I. 1981. The biology of *Cephalodesmius*, genus of dung beetles which synthesizes "dung" from plant material (Coleoptera: Scarabaeidae: Scarabaeinae). *Memoirs of the Queensland Museum*, 20 (2), 253-277.
- Monterresino, E. M. & Zunino, M. 2003. Sobre el comportamiento de alimentación y nidificación de Eucraniini (Coleoptera: Scarabaeidae: Scarabaeinae). *Escarabeidos de Latinoamérica: Estado del conocimiento. Monografías Tercer Milenio, SEA, Zaragoza*, 3, 75-80
- Nichols, E., Spector, S., Louzada, J., Larsen, T., Amézquita, S. & Favila, M. E. 2008. Ecological functions and ecosystem services provided by Scarabaeinae dung beetles. *Biological Conservation*, 141, 1461-1474.
- Ocampo, F. C. & Hawks, D. C. 2006. Molecular phylogenetics and evolution of the food relocation behaviour of the dung beetle tribe Eucraniini (Coleoptera: Scarabaeidae: Scarabaeinae). *Invertebrate Systematics*, 20, 557-570.
- Olzer, R., Ehrlich, L.R., Heinen-Kay, J. L., Tanner, J. & Zuk, M. 2018. Reproductive Behavior. Chapter 13, pp. 189-202. In: Córdoba-Aguilar, A., González-

- Tokman, D. & González-Santoyo, I. (Eds.). *Insect Behavior from mechanisms to ecological and evolutionary consequences*. Oxford University Press, UK.
- Otronen, J. 1988. Intra and intersexual interactions at breeding burrows in the horned beetle, *Coprophanæus ensifer*. *Animal Behaviour*, 36 (3), 741-748.
- Palestrini, C. & Barbero, E. 1994. The reproductive biology of *Aphodius (Copriformus) scrutator* (Herbst, 1789) (Coleoptera, Scarabaeidae, Aphodiinae): some experimental data. *Bolletino di Zoologia*, suppl. 60, poster session, 61:S1, 60-60. DOI: 10.1080/11250009409356007.
- Palestrini, C. & Zunino, M. 1985. Osservazioni sul regime alimentare dell'adulto in alcune specie del genere *Thorectes* Muls. (Coleoptera, Scarabaeoidea: Geotrupidae). *Bollettino del Museo Regionale di Scienze Naturali-Torino*, 3 (1), 183-190.
- Romero-Samper, J. & Martín-Piera, F. 2007. Comportamiento Reproductivo y Ciclo Biológico de *Aphodius conjugatus* (Panzer, 1795) (Coleoptera, Aphodiidae). *Boletín Sociedad Entomológica Aragonesa*, 41, 189-192.
- Rosa, M. A., Barta, Z., Fülöp, A., Székely, T. & Kosztolányi, A. 2017. The effects of adult sex ratio and density on parental care in *Lethrus apterus* (Coleoptera, Geotrupidae). *Animal Behavior*, 132, 181-188.
- Rougon, D. & Rougon, C. 1980. Le cleptoparasitisme en zone sahélienne: phénomène adaptatif d'insectes Coléoptères coprophages Scarabaeidae aux climats arides et semi-arides. *Comptes Rendus Académie des Sciences Paris D*, 291, 417-419.
- Sánchez-Piñero, F., Verdú, J. R., Lobo, J. M. & Ruíz, J. L. 2019. Use of *Quercus* acorns and leaf litter by North African *Thorectes* species (Coleoptera: Scarabaeoidea: Geotrupidae). *African Entomology*, 27 (1), 10-17.
- Sato, H. & Imamori, M. 1987. Nesting behavior of a subsocial African ball-roller *Kheper platynotus* (Coleoptera, Scarabaeidae). *Ecological Entomology*, 12, 415-425.
- Scholtz, C. H. 2009. Evolution of feeding, competition, and life history strategies. Section A, Chapter 2. In: Clarke H. Scholtz, C. H., A. L. V. Davis & U. Kryger (Eds.). *Evolutionary Biology and Conservation of Dung Beetles*. PENSOFT Publishers, Bulgaria.
- Scholtz, C. H., Davis, A. L. V. & Kryger, U. (Eds.). 2009. *Evolutionary Biology and Conservation of Dung Beetles*. PENSOFT Publishers, Bulgaria.
- Shukla, S. P., Sanders, J. G., Byrne, M. J. & Pierce, N. E. 2016. Gut microbiota of dung beetles correspond to dietary specializations of adults and larvae. *Molecular Ecology*, 25, 6092-6106.
- Simmons, L. W. & Ridsdill-Smith, T. J. (Eds.). 2011. *Ecology and Evolution of Dung Beetles*. Wiley-Blackwell Publishing Ltd.
- Singh, A. P., Kritish, D., Mahajan, S., Mondal, R. & Uniyal, V. P. 2019. Observations on nesting activity, life cycle, and brood ball morphometry of the bordered dung beetle *Oniticellus cinctus* (Fabricius, 1775) (Coleoptera: Scarabaeidae) under laboratory conditions. *Journal of Threatened Taxa*, 11 (9), 14137-14143.
- Smykal, V. & Raikhel, A. S. 2015. Nutritional control of insect reproduction. *Current Opinion in Insect Science*, 1 (11), 31-38.
- Suárez-Moo, P., Cruz-Rosales, M., Ibarra-Laclette, E., Desgarenes, D., Huerta, C. & Lamelas, A. 2020. Diversity and composition of the gut microbiota in the

- developmental stages of the dung beetle *Copris incertus* Say (Coleoptera, Scarabaeidae). *Frontiers in Microbiology*, 11, 1698-1698.
- Tonelli, M. 2021. Some considerations on the terminology applied to dung beetle functional groups. *Ecological Entomology*, 46, 772-776.
- Verdú, J. R. & Galante, E. 2004. Behavioural and morphological adaptations for a low-quality resource in semi-arid environments: dung beetles (Coleoptera, Scarabaeoidea) associated with the European rabbit (*Oryctolagus cuniculus* L.). *Journal of Natural History*, 38, 705-715.
- Villalva, S., Lobo, J. M., Martín-Piera, F. & Zardolla, R. 2002. Phylogenetic relationships of Iberian dung beetles. (Coleoptera: Scarabaeinae): Insights on the evolution of nesting behavior. *Journal of Molecular Evolution*, 55, 116-126.
- Vitner, Y. 1995. Mating behaviour of *Aphodius (Chilothorax) distinctus* (Coleoptera: Scarabaeidae: Aphodiinae). *Acta Societatis Zoologicae Bohemoslovacaе*, 59, 249-265.
- Vitner, Y. 1998. Reproductive biology of the Central European *Aphodius* species with large scutellum (Coleoptera: Scarabaeidae: Aphodiinae). *Acta Societatis Zoologicae Bohemoslovacaе*, 62: 227-253.
- Walter, P. 1978. *Recherches écologiques et biologiques sur les scarabéides coprophages d'une savane du Zaïre*. Thèse Doctorat Etat, Université des Sciences et Techniques du Languedoc, Montpellier, France. 366 pp.
- Wille, A. 1973. Observations on the behavior of a tropical rain forest dung beetle, *Megathoposoma candezei* (Harold) (Coleoptera: Scarabaeidae). *Revista de Biología Tropical*, 21, 45-57.
- Yoshida, N. & Katakura, H. 1985. Life Cycles of *Aphodius* Dung Beetles (Scarabaeidae, Coleoptera) in Sapporo, Northern Japan. *Environmental Science Hokkaido*, 8 (2), 209-229.
- Zunino, M. & Barbero, E. 1990. Food relocation and the reproductive biology of *Aphodius fossor* (L.) (Coleoptera Scarabaeidae: Aphodiinae). *Ethology, Ecology & Evolution*, 2, 334.
- Zunino, M., Barbero, E. & Luzzatto, M. 1989. Food relocation behaviour in Eucraniina beetles (Scarabaeidae) and the constraints of xeric environment. *Tropical Zoology*, 2 (2): 235-240, DOI: 10.1080/03946975.1989.10539440.
- Zunino, M., Sarà, M., Canino, L. & Coletta, E. 1994. Food relocation and nesting behaviour in Aphodiinae beetles: An evolutive approach. *Italian Journal of Zoology, Bollettino di Zoologia Supplemento*: 34-34 Oral communications, 61:S1, DOI: 10.1080/11250009409355966.
- Zunino, M. & Palestrini, C. 1986. El comportamiento telefágico de *Trypocopris pyrenaеus* (Charp) adulto (Coleoptera, Scarabaeoidea: Geotrupidae). *Graellsia*, XLII, 205-216.



Canthon indigaceus chevrolati

Capítulo 2

LOS SISTEMAS REPRODUCTIVOS

IMELDA MARTÍNEZ M. Y SARA LARIZA RIVERA-GASPERÍN

El sistema reproductivo de los insectos Coleoptera es anatómicamente tan diverso como las especies de este grupo. Para su estudio anatómico se divide en la genitalia interna, de origen mesodérmico, y la genitalia externa, de origen ectodérmico. La genitalia interna en las hembras está formada por los ovarios, los oviductos comunes y las glándulas accesorias, si existen. En los machos está formada por los testículos, los conductos eferentes, los deferentes y las glándulas accesorias. La genitalia externa en las hembras está formada por el oviducto común, la cámara genital, la espermateca con la glándula espermatecal y las glándulas accesorias. En los machos está formada por el conducto eyaculador, el bulbo eyaculador, las glándulas accesorias y el edeago. La cámara genital y el edeago corresponden a la genitalia externa propiamente dicha y es empleada para fines taxonómicos (Tuxten 1956, Dupuis 2005, Cristóvão y Vaz de Mello 2020).

En ambos sexos, el sistema reproductivo y el excretor desembocan en el atrio urogenital que se abre al exterior por la abertura urogenital (Snodgrass 1935, Matsuda 1976, Cristóvão y Vaz de Mello 2020).

La función del sistema reproductivo de las hembras es producir los huevos y ovipositarlos en el tiempo y lugar apropiados para su desarrollo. Además, debe recibir los espermatozoides del macho y transportarlos a la espermateca, donde ellos recibirán la nutrición apropiada y otras condiciones para asegurar su viabilidad, hasta la fertilización de los ovocitos en la cámara genital y así convertirse en huevos que después serán ovipositados al exterior (Davey 1985a). En los machos es producir los espermatozoides y el fluido seminal que los nutrirá hasta su llegada a la espermateca de la hembra. Durante la cópula, el macho elabora una estructura llamada espermatóforo, que está formada por el semen, conteniendo los espermatozoides y el fluido seminal, y abundantes secreciones de las glándulas accesorias (Davey 1985b).

En este capítulo se tratará la anatomía y la función del sistema reproductor de las hembras y de los machos de los escarabajos estercoleros, sin considerar las genitalias externas.

1. EL SISTEMA REPRODUCTIVO DE LAS HEMBRAS

En las hembras de los escarabajos estercoleros el sistema reproductivo está formado por uno o dos ovarios, según la subfamilia y la familia de que se trate. Cada ovario desemboca en su respectivo oviducto lateral y ambos oviductos laterales desembocan en el oviducto común que llega a la cámara genital. Existe una espermateca con la glándula espermatecal y un conducto espermatecal que también desemboca en la cámara genital. Ésta última desemboca al atrio urogenital. El oviducto común, la cámara genital y la espermateca, que son de origen ectodérmico, presentan una pared constituida por capas musculares hacia el exterior y la íntima cuticular hacia la luz del conducto.

Cada ovario está cubierto por una membrana celular o túnica peritonealis, que se encuentra sostenida al abdomen por un fino ligamento ovárico o filamento terminal, y está rodeado de numerosas traqueolas y el cuerpo graso. Cada ovario contiene diferente número de ovariolas de tipo meroístico telotrófico. Cada ovariola está cubierta por una delgada pared formada por una capa celular y la túnica propia que es una membrana acelular. En su ápice se encuentra el germario, donde se localizan las células prefoliculares, las células nutricias o trofocitos y las células intersticiales, que son de origen mesodérmico; en su base se localizan las ovogonias y los ovocitos jóvenes de origen ectodérmico. Después del germario se encuentra el cáliz o pedicelo, al que sigue el vitelario, donde maduran los ovocitos dentro de los folículos ováricos (Bonhag 1958, Büning 1979a, b).

Los ovocitos maduros son ovulados y pasan por el pedicelo hacia el oviducto lateral, después al oviducto común y finalmente a la cámara genital, donde son fertilizados por los espermatozoides que estaban almacenados en la espermateca y donde fueron nutridos por las secreciones de la glándula espermatecal. Posteriormente, los huevos pasan al exterior, por el atrio urogenital, y son ovipositados, a menudo, en una cámara de puesta donde continuarán su desarrollo hasta imago o adulto juvenil (Davey 1985a).

a. Aphodiinae

Actualmente se sabe que el sistema reproductor de las hembras de Aphodiinae es más complejo y diversificado de lo que se conocía (Martínez *et al.*

2001). En las especies estudiadas se presentan dos ovarios con diferente número de ovariolas, según la especie, dos oviductos laterales, un oviducto común, la cámara genital y la espermateca, con su glándula espermatecal; no hay glándulas accesorias (Figura 1).

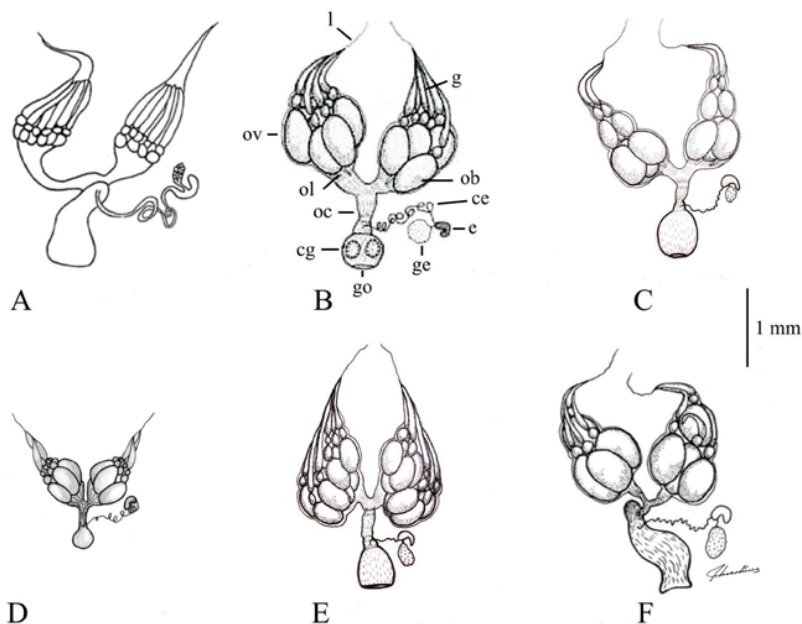


FIGURA 1. Sistemas reproductivos en hembras de Aphodiinae. Nuevos nombres de especies, según Dellacasa *et al.* 2001. A: *Teuchestes fossor* hembra inmadura, sin escala, según Willimzik 1930. B: *Gonaphodiellus opisthius*. C: *Planolinellus vittatus*. D: *Blackburneus saylorea*. E: *Labarrus pseudolividus*. F: *Cephalocyclus hogei*. Tomados de Martínez 2001, Martínez *et al.* 2001 y Martínez y Suárez 2012. (ce: conducto espermatecal. cg: cámara genital. e: espermateca. g: germario. ge: glándula espermatecal. go: gonoporo. l: ligamento ovárico. ob: ovocito basal. oc: oviducto común. ol: oviducto lateral. ov: ovario.)

El número de ovariolas por ovario puede variar de tres a 11, según la especie, también puede variar entre hembras de la misma especie o hasta en una misma hembra. El tamaño del ovocito basal maduro es diferente, según la especie de que se trate, y aparentemente tiene relación con el tamaño de la especie (Tabla 1).

La maduración del ovario ha sido observada en pocas especies y se han definido tres tipos, por Gittings y Giller (1997): la maduración simultánea, la secuencial y la secuencial acumulada.

TABLA 1. Número de ovariolas (n) por ovario, y longitud (long. mm) del ovocito basal maduro en especies de Aphodiinae, con su nombre actual de acuerdo con Dellacasa *et al.* (2001). En la columna Autores, sub abrevia el género *Aphodius* y el subgénero con los que fueron citadas las especies. (* número más común, aunque pueden presentarse 7-7 y 8-8 y también variar entre ovarios en una misma hembra).

ESPECIE	OVIARIOLAS POR OVARIO (n)	OVIOCITO BASAL MADURO (long. mm)	AUTORES
<i>Acrossus depressus</i> (Kugelann, 1792)	11-11	-	Gittings y Giller 1977 (sub <i>A. (A.) depressus</i>)
<i>Acrossus depressus</i> (Kugelann, 1792)	4/6-4/6	-	White 1960 (sub <i>A. depressus</i>)
<i>Acrossus luridus</i> (Fabricius, 1775)	10-10	1.69±0.02	Martínez no publicado
<i>Acrossus rufipes</i> (Linnaeus, 1758)	7-7	-	Gittings y Giller 1977 (sub <i>A. (A.) rufipes</i>)
<i>Agrilinellus ornatus</i> (Schmidt, 1911)	5-5	0.41±0.05	Martínez 2005
<i>Agrilinus ater</i> (De Geer, 1774)	5-5	-	Gittings y Giller 1977 (sub <i>A. (A.) ater</i>)
<i>Agrilinus brevisculus</i> (Motschulsky, 1866)	5-5	-	Yoshida 1994 (sub <i>A. (A.) brevisculus</i>)
<i>Aphodius elegans</i> Allibert, 1847	7-7	-	Yoshida 1994 (sub <i>A. (A.) elegans</i>)
<i>Aphodius fimetarius</i> (Linnaeus, 1758)	7-7	-	Stein 1847, Willimzik 1930 (sub <i>A. (A.) fimetarius</i>)
<i>Aphodius fimetarius</i> (Linnaeus, 1758)	-	1.20±0.11	Christensen y Dobson 1977
<i>Blackburneus saylorea</i> (Robinson, 1940)	4-4	0.37±0.12	Martínez y Suárez 2012
<i>Bodilopsis rufa</i> (Moll, 1782)	5-5	-	Gittings y Giller 1977 (sub <i>A. (A.) rufus</i>)
<i>Bodilopsis sordida</i> (Fabricius, 1775)	5-5	-	Yoshida 1994 (sub <i>A. (A.) sordidus</i>)
<i>Calamosternus granarius</i> (Linnaeus, 1767)	5-5	-	Ritcher y Baker 1974, Gittings y Giller 1977 (sub <i>A. (C.) granarius</i>)
<i>Cephalocyclus durangoensis</i> (Bates, 1887)	5-5	0.89 ±0.05	Martínez y Suárez 2006
<i>Cephalocyclus gravidus</i> (Harold, 1863)	5-5	0.94 ±0.05	Martínez no publicado
<i>Cephalocyclus hoguei</i> (Bates, 1887)	5-5	0.87 ±0.08	Martínez 2005

(continúa Tabla 1)

ESPECIE	OVIOLAS POR OVARIO (n)	OVIOTO BASAL MADURO (long. mm)	AUTORES
<i>Cephalocycclus mexicanus</i> (Harold, 1862)	5-5	0.81 ±0.04	Martínez no publicado
<i>Cephalocycclus stebnickae</i> Deloya e Ibáñez, 2000	5-5	1.02 ±0.09	Martínez no publicado
<i>Chilothorax distinctus</i> (Müller, 1776)	5-5	-	Ritcher y Baker 1974 (sub A. (C.) <i>distinctus</i>)
<i>Chilothorax distinctus</i> (Müller, 1776)	5-5	-	Willimzik 1930 (sub A. (C.) <i>inquinatus</i>)
<i>Cinacanthus hirsutus</i> (Brown, 1928)	6-6	-	Ritcher y Baker 1974 (sub A. (C.) <i>hirsutus</i>)
<i>Colobopterus erraticus</i> (Linnaeus, 1758)	5-5	-	Gittings y Giller 1977 (sub A. (C.) <i>erraticus</i>)
<i>Colobopterus erraticus</i> (Linnaeus, 1758)	-	1.8-2.5	Rojewski 1983 (sub A. <i>erraticus</i>)
<i>Colobopterus quadratus</i> (Reiche, 1847)	5-5	-	Yoshida 1994 (sub A. (C.) <i>quadratus</i>)
<i>Dellacasiellus fucosus</i> (Schmidt, 1916)	6-6	-	Ritcher y Baker 1974 (sub A. (K.) <i>fucosus</i>)
<i>Esymus pusillus</i> (Herbst, 1789)	5-5	-	Yoshida 1994 (sub A. (E.) <i>pusillus</i>)
<i>Gonaphodiellus opisthius</i> (Bates, 1887)	9-9*	0.9	Cruz <i>et al.</i> 2002 (sub A. (T.) <i>opisthius</i>)
<i>Gonaphodiellus opisthius</i> (Bates, 1887)	9-9*	0.07±0.01	Martínez y Suárez 2006
<i>Haroldiellus sallei</i> (Harold, 1863)	5-5	0.8	Martínez <i>et al.</i> 2001 (sub A. (B.) <i>sallei</i>)
<i>Labarrus lividus</i> (Olivier, 1789)	5-5	-	Ritcher y Baker 1974 (sub A. (L.) <i>lividus</i>)
<i>Labarrus pseudolividus</i> (Balthasar, 1941)	5-5	0.65	Martínez <i>et al.</i> 2001 (sub A. (L.) <i>pseudolividus</i>)
<i>Liothorax levatus</i> (Schmidt, 1907)	5-5	0.99±0.06	Martínez y Suárez 2006
<i>Melinopterus prodromus</i> (Brahm, 1790)	5-5	-	Gittings y Giller 1977 (sub A. (M.) <i>prodromus</i>)
<i>Melinopterus sphacelatus</i> (Panzer, 1798)	4/5-4/5	-	Gittings y Giller 1977 (sub A. (M.) <i>sphacelatus</i>)
<i>Nialaphodius nigrata</i> (Fabricius, 1801)	5-5	-	Martínez <i>et al.</i> 2001 (sub A. (N.) <i>nigrata</i>)

(concluye Tabla 1)

ESPECIE	OVIARIOLAS POR OVARIO (n)	OVOCITO BASAL MADURO (long. mm)	AUTORES
<i>Otophorus haemorrhoidalis</i> (Linnaeus, 1758)	5-5	-	Ritcher y Baker 1974, Yoshida 1994 (sub A. (<i>O.</i>) <i>haemorrhoidalis</i>)
<i>Phaeaphodius rectus</i> (Motschulsky, 1866)	7-7	-	Yoshida 1994 (sub A. (<i>P.</i>) <i>rectus</i>)
<i>Pharaphodius oleosus</i> (Harold, 1871)	5-5	0.72±0.04	Martínez no publicado
<i>Planolinellus vittatus</i> (Say, 1825)	5-5	0.85	Martínez <i>et al.</i> 2001 (sub A. (<i>P.</i>) <i>vittatus</i>)
<i>Planolinellus vittatus</i> (Say, 1825)	5-5	0.19±0.07	Martínez y Suárez 2006 (sub <i>Planolinus vittatus</i>)
<i>Planolinus pratensis</i> (Nomura y Nakane, 1951)	5-5	-	Yoshida 1994 (sub A. (<i>A.</i>) <i>pratensis</i>)
<i>Pseudagolius coloradensis</i> (Horn, 1870)	5-5	-	Ritcher y Baker 1974 (sub A. (<i>P.</i>) <i>coloradensis</i>)
<i>Tetraclipeoides denticulatus</i> (Haldeman, 1848)	5-5	-	Ritcher y Baker 1974 (sub A. (<i>T.</i>) <i>denticulatus</i>)
<i>Teuchestes brachysomus</i> (Solsky, 1874)	7-7	-	Yoshida 1994 (sub A. (<i>O.</i>) <i>brachysomus</i>)
<i>Teuchestes fossor</i> (Linnaeus, 1758)	7-7	-	Willimzik 1930, Ritcher y Baker 1974, Gittings y Giller 1977 (sub A. (<i>T.</i>) <i>fossor</i>)
<i>Xeropsamobeus desertus</i> (VanDyke, 1918)	5-5	-	Ritcher y Baker 1974

En la maduración simultánea, los ovocitos basales maduran al mismo tiempo en todas las ovariolas, el número de ovocitos maduros es igual o muy cercano al número de ovariolas, los huevos son puestos todos a la vez y el número de huevos por puesta es alto. Este tipo de maduración se ha observado en *Teuchestes brachysomus* (Solsky, 1874) [citado como *A. brachysomus*], *Acrossus depressus* (Kugelann, 1792) [citado como *A. depressus*], *Aphodius elegans* Allibert, 1847, *A. fimetarius* (L., 1758), *Chilothorax distinctus* (Müller, 1776) [citado como *A. inquinatus*] y *Acrossus rufipes* (L., 1758) [citado como *A. rufipes*] (Yoshida 1994, Gittings y Giller 1997). En *T. brachysomus* el número de huevos puestos en un día fue alto, pero en los siguientes días dejaron de poner, y unos días más tarde se presentó otra puesta masiva de huevos, comportamiento de oviposición que se repetía (Yoshida 1994).

En la maduración secuencial, los ovocitos basales maduran sólo en algunas de las ovariolas, el número de huevos puestos no coincide con el de las ovariolas, el ovocito basal es muy grande y el número de huevos puestos es bajo. Este tipo de maduración se presenta en *Agrilinus ater* (De Geer, 1774) [citado como *Aphodius ater*], *Agrilinus brevisculus* (Motschulsky, 1866) [citado como *A. brevisculus*], *Colobopterus erraticus* (L., 1758) [citado como *Aphodius erraticus*], *Teuchestes fossor* (L., 1758) [citado como *Aphodius fossor*], *Calamosternus granarius* [citado como *Aphodius granarius*] (L., 1767), *Colobopterus haroldianus* (Reiche, 1847) [citado como *Aphodius haroldianus*], *Planolinus pratensis* (Nomura y Nakane, 1951) [citado como *Aphodius pratensis*], *Esymus pusillus* [citado como *Aphodius pusillus*] (Herbst, 1789), *Colobopterus quadratus* (Reiche, 1847) [citado como *Aphodius quadratus*], *Phaeaphodius rectus* (Motschulsky, 1866) [citado como *Aphodius rectus*], *Bodilopsis rufa* (Moll, 1782) [citado como *Aphodius rufus*] y *Bodilopsis sordida* (F., 1775) [citado como *Aphodius sordidus*] (Yasuda 1987, Yoshida 1994, Gittings y Giller 1997). En *Colobopterus quadratus* la puesta es de uno o dos huevos como máximo, en uno o dos días, alternando de un ovario a otro (Yoshida 1994).

En la maduración secuencial acumulada, en una misma ovariola se pueden encontrar un ovocito maduro y otro madurando, de manera que en el ovario se acumula un número de ovocitos maduros y en maduración mayor al número de ovariolas, aunque no todos son puestos a la vez. El número de huevos por puesta es alto, pero no igual al número de ovariolas. Este tipo de maduración se ha señalado en *Melinopterus prodromus* [citado como *Aphodius prodromus*] (Brahm, 1790) y en *Melinopterus sphacelatus* (Panzer, 1798) [citado como *Aphodius sphacelatus*] (Gittings y Giller 1997) (Figura 2).

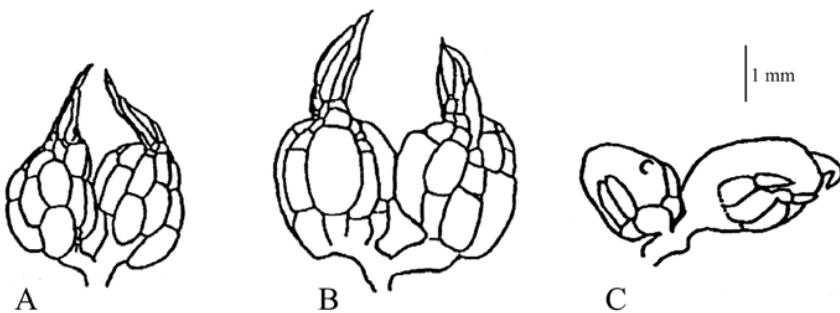


FIGURA 2. Tipos de maduración ovárica en Aphodiinae. Nuevos nombres de especies según Dellacasa *et al.* 2001. A: Simultánea como en *Acrossus depressus* [citado como *Aphodius depressus*]. B: Secuencial acumulada como en *Melinopterus prodromus* [citado como *A. prodromus*]. C: Secuencial, como en *Colobopterus erraticus* [citado como *A. erraticus*] (Yoshida 1994).

Por otro lado, la tasa de oviposición, correspondiente al número de huevos ovipuestos por hembra, por día, estudiada experimentalmente por Gittings y Giller (1997) en varias especies, mostró que *Colobopterus erraticus* tuvo la tasa más baja y *Acrossus depressus* la más alta. Estos resultados sugieren que *C. erraticus* tiene la tasa de oviposición baja debido a que esta especie oviposita huevos muy grandes. *Acrossus rufipes* tiene una tasa de oviposición más baja que *Acrossus depressus*, lo que probablemente esté relacionado con el menor número de ovariolas. Resulta interesante la similitud de las tasas de oviposición de *Acrossus rufipes* con las de *Agrilinus ater*, *Aphodius fimetarius*, *Teuchestes fossor* y *Bodilopsis rufa*, a pesar de los diferentes tipos de maduración ovárica que presentan (Figura 3). Debe tomarse en cuenta que las tasas diarias de oviposición no implican necesariamente diferencias en la fecundidad de cada especie.

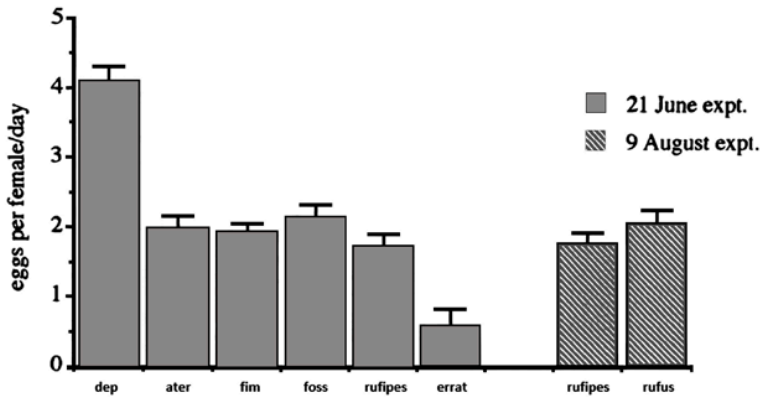


FIGURA 3. Tasas de oviposición de algunas especies de *Aphodius* (media +1 SE). Las especies subrayadas no fueron significativamente diferentes. Tomada de Gittings y Giller 1997. dep: *Acrossus depressus* [citado como *Aphodius depressus*]. ater: *Agrilinus ater* [citado como *Aphodius ater*]. fim: *Aphodius fimetarius*. foss: *Teuchestes fossor* [citado como *Aphodius fossor*]. rufipes: *Acrossus rufipes* [citado como *Aphodius rufipes*]. errat: *Colobopterus erraticus* [citado como *Aphodius erraticus*]. rufus: *Bodilopsis rufa* [citado como *Aphodius rufus*].

En el momento de la oviposición, la mayoría de las hembras de Aphodiinae oviponen un solo huevo por puesta, aunque algunas especies pueden oviponer hasta 18 huevos por puesta (Tabla 2).

El número de huevos por nido se conoce en pocas especies (Tabla 3). Éstos son ovipuestos casi al mismo tiempo y no siempre corresponden al número de ovariolas en los ovarios, sino que varían según la especie y la modalidad de maduración de los ovocitos, como se describe en párrafos anteriores.

Puede ser de hasta 18 huevos como en *Acrossus depressus*, que tiene 11 ovario-las por ovario, o máximo de uno a dos como en *Colobopterus quadratus*, que tiene cinco ovariolas por ovario (Yoshida 1994, Gittings y Giller 1997).

TABLA 2. Número de huevos (n) por cámara de puesta en especies de Aphodiinae, con su nombre actual de acuerdo con Dellacasa *et al.* (2001). En la columna de Autores, sub representa el nombre de la especie como fue citada por los autores. El género *Aphodius* y el subgénero están abreviados.

ESPECIES	HUEVOS (n)	AUTORES
<i>Acrossus depressus</i> (Kugelann, 1792)	1	Gittings y Giller 1997 (sub A. (A.) <i>depressus</i>)
<i>Acrossus rufipes</i> (Linnaeus, 1758)	1	Gittings y Giller 1997, Madle 1935, 1936, White 1960 (sub A. (A.) <i>rufipes</i>)
<i>Agrilinus ater</i> (De Geer, 1774)	1	Gittings y Giller 1997 (sub A. (A.) <i>ater</i>)
<i>Agrilinus brevisculus</i> (Motschulsky, 1866)	1	Yoshida y Katakura 1992 (sub A. (A.) <i>brevisculus</i>)
<i>Agrilinus constans</i> (Duftschmid, 1805)	1	Lumaret 1975 (sub A. (A.) <i>constans</i>)
<i>Aphodius conjugatus</i> (Panzer, 1795)	1	Romero-Samper y Martín-Piera 2007 (sub A. <i>conjugatus</i>)
<i>Aphodius elegans</i> Allibert, 1847	1	Yoshida y Katakura 1992 (sub A. (A.) <i>elegans</i>)
<i>Aphodius fimetarius</i> (Linnaeus, 1758)	1	Gittings y Giller 1997 (sub A. (A.) <i>fimetarius</i>)
<i>Blackburneus saylorea</i> (Robinson, 1940)	7-8	Martínez y Suárez 2012
<i>Bodilopsis rufa</i> (Moll, 1782)	1	Gittings y Giller 1997 (sub A. (A.) <i>rufus</i>)
<i>Bodilopsis sordida</i> (Fabricius, 1775)	1	Yoshida y Katakura 1992 (sub A. (A.) <i>sordidus</i>)
<i>Calamosternus granarius</i> (Linnaeus, 1767)	1	Gittings y Giller 1997 (sub A. (C.) <i>granarius</i>)
<i>Cephalocyclus durangoensis</i> (Bates, 1887)	1	Martínez no publicado
<i>Cephalocyclus fuliginosus</i> (Harold, 1863)	1	Martínez no publicado
<i>Cephalocyclus gravidus</i> (Harold, 1863)	1	Martínez no publicado
<i>Cephalocyclus hogei</i> (Bates, 1887)	1	Martínez no publicado
<i>Cephalocyclus howdenorum</i> Dellacasa <i>et al.</i> , 2007	1	Martínez no publicado
<i>Cephalocyclus lagoi</i> Dellacasa <i>et al.</i> , 2007	1	Martínez no publicado
<i>Cephalocyclus mexicanus</i> (Harold, 1862)	1	Martínez no publicado

(concluye Tabla 2)

ESPECIES	HUEVOS (n)	AUTORES
<i>Cephalocyclus stebnickae</i> Deloya e I., 2000	1	Martínez no publicado
<i>Colobopterus erraticus</i> (Linnaeus, 1758)	1	Rojewski 1983, Gittings y Giller 1997, Vitner 1998 (sub A. (C.) <i>erraticus</i>)
<i>Colobopterus quadratus</i> (Reiche, 1847)	1	Yoshida 1994, Yasuda 1987 (sub A. (C.) <i>quadratus</i>)
<i>Coprimorphus scrutator</i> (Herbst, 1789)	1	Barbero y Palestrini 1995, Vitner 1998 (sub A. (C.) <i>scrutator</i>)
<i>Esymus pusillus</i> (Herbst, 1789)	1	Yoshida y Katakura 1992 (sub A. (E.) <i>pusillus</i>)
<i>Gonaphodiellus opisthius</i> (Bates, 1887)	15-18	Martínez y Alvarado 2001
<i>Haroldiellus sallei</i> (Harold, 1863)	1	Martínez no publicado (sub A. (A.) <i>sallei</i>)
<i>Labarrus pseudolividus</i> (Balthasar, 1941)	1	Martínez no publicado
<i>Otophorus haemorrhoidalis</i> (Linnaeus, 1758)	1	Yoshida y Katakura 1992 (sub A. (O.) <i>haemorrhoidalis</i>)
<i>Phaephodius rectus</i> (Motschulsky, 1866)	1	Yoshida y Katakura 1992 (sub A. (P.) <i>rectus</i>)
<i>Planolinellus vittatus</i> (Say, 1825)	1	Martínez 2008
<i>Planolinus pratensis</i> (Nomura y N., 1951)	1	Yoshida y Katakura 1992 (sub A. (A.) <i>pratensis</i>)
<i>Teuchestes brachysomus</i> (Solsky, 1874)	1	Yoshida y Katakura 1992 (sub A. (O.) <i>brachysomus</i>)
<i>Teuchestes fossor</i> (Linnaeus, 1758)	1	Vitner 1998 (sub A. (T.) <i>fossor</i>)
<i>Trichonotuloides glyptus</i> (Bates, 1887)	8-10	Martínez no publicado

TABLA 3. Número de huevos puestos por nido en especies de Aphodiinae con su nombre actual de acuerdo con Dellacasa *et al.* (2001). En la columna de Autores, sub representa el nombre de la especie como fue citada por los autores; el género *Aphodius* y el subgénero están abreviados.

ESPECIES	HUEVOS POR NIDO (n)	AUTORES
<i>Acrossus depressus</i> (Kugelann, 1792)	4-18	Gittings y Giller 1977 (sub A. (A.) <i>depressus</i>)
<i>Acrossus rufipes</i> (Linnaeus, 1758)	5	White 1960 (sub A. <i>rufipes</i>)
<i>Acrossus rufipes</i> (Linnaeus, 1758)	4-14	Gittings y Giller 1997 (sub A. (A.) <i>rufipes</i>)

(concluye Tabla 3)

ESPECIES	HUEVOS POR NIDO (n)	AUTORES
<i>Acrossus rufipes</i> (Linnaeus, 1758)	1	Holter 1979 (sub <i>A. rufipes</i>)
<i>Bodilopsis rufa</i> (Moll, 1782)	10-35	Borghesio y Palestrini 2002 (sub <i>A. rufus</i>)
<i>Colobopterus erraticus</i> (Linnaeus, 1758)	10	Rojewski 1983 (sub <i>A. (C.) erraticus</i>)
<i>Colobopterus quadratus</i> (Reiche, 1847)	1-2	Yoshida 1994 (sub <i>A. quadratus</i>)
<i>Coprimorphus scrutator</i> (Herbst, 1789)	7-8	Palestrini y Zunino 1994 (sub <i>A. (C.) scrutator</i>)
<i>Oromus alpinus</i> (Scopoli, 1763)	4-6	Borghesio y Palestrini 2002
<i>Teuchestes fossor</i> (Linnaeus, 1758)	2-12	Zunino y Barbero 1990, Vitner 1998 (sub <i>A. (T.) fossor</i>)
<i>Trichonotuloides glyptus</i> (Bates, 1887)	8-10	Martínez y Dellacasa no publicado

En cuanto a la fecundidad, que corresponde al número de huevos puestos en toda la vida de la hembra, se conoce en muy pocas especies y varía de cinco a cerca de 150 huevos. Se podría pensar que es relativamente alta debido al número de ovariolas presentes en las hembras, aunque en realidad depende del tipo de maduración ovárica que se presente en cada especie (Tabla 4).

TABLA 4. Fecundidad en especies de Aphodiinae, con su nombre actual de acuerdo con Dellacasa *et al.* (2001). * Datos tomados de Cambefort y Hanski (1991). En la columna de Autores, sub representa el nombre de la especie como fue citada por los autores; el género *Aphodius* y el subgénero están abreviados.

ESPECIE	FECUNDIDAD	AUTORES
<i>Aphodius elegans</i> Allibert, 1847	138.6 ± 65.7*	Yasuda 1987 (sub <i>A. elegans</i>)
	95.7 ± 13.3	Yoshida 1994 (sub <i>A. elegans</i>)
	11.9 ± 6.9*	Yasuda 1987 (sub <i>A. haroldianus</i>)
<i>Colobopterus quadratus</i> (Reiche, 1847)	8.8 ± 3.8	Yoshida 1994 (sub <i>A. quadratus</i>)
<i>Teuchestes brachysomus</i> (Solsky, 1874)	82.1 ± 51.7	Yoshida 1994 (sub <i>A. (O.) brachysomus</i>)
<i>Teuchestes fossor</i> (Linnaeus, 1758)	50	Vitner 1998 (sub <i>A. (T.) fossor</i>)

b. Scarabaeinae

El sistema reproductivo de las hembras en Scarabaeinae está formado por un solo ovario, el izquierdo, con una sola ovariola, el oviducto, la cámara genital o vagina, como la nombran varios autores en esta subfamilia, y la espermateca con la glándula espermatecal (Figura 4).

La presencia de un solo ovario con una sola ovariola es una característica de este grupo de escarabajos y representa la máxima reducción en los insectos (Robertson 1961, Ritcher y Baker 1974), característica que se ha relacionado con el comportamiento reproductivo tan complejamente elaborado que presentan las especies de este grupo de escarabajos (Halffter y Matthews 1966, Halffter y Edmonds 1982).

Sin embargo, se han observado anomalías en el ovario que ocurren durante el desarrollo preimaginal. Se han encontrado hembras con dos ovario-

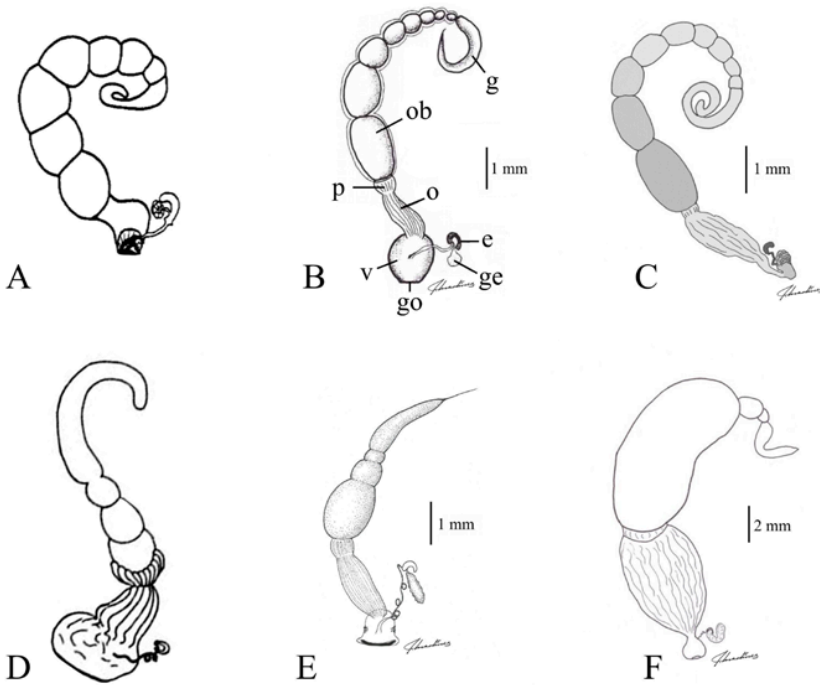


FIGURA 4. Ovarios en varias especies de Scarabaeinae. A: *Onthophagus fracticornis* (Preysslser, 1790). Tomado de Willimzik 1930. B: *Onthophagus hirculus*. Tomado de Martínez *et al.* 1999. C: *Euoniticellus intermedius*. Tomado de Martínez *et al.* 2019b. D: *Copris armatus*. Tomado de Huerta *et al.* 1981. E: *Canthon indigaceus chevrolati*. Tomado de Martínez 1991. F: *Canthon imitator*. Tomado de Martínez *et al.* 2019a (e: espermateca. g: germario. ge: glándula de la espermateca. go: gonoporo. o: oviducto. ob: ovocito basal. p: pedicelo. v: vagina).

las en el ovario como en una hembra de *Scarabaeus sacer* L., 1758 (Heymons 1930), en otra de *Onthophagus lecontei* Harold, 1871 (Pluot-Sigwalt 1979) y en una de *Onthophagus rhinolophus* Harold, 1869 (Halffter *et al.* 2013). También se han observado dos ovarios con una ovariola cada uno en una hembra de *Canthon cyanellus* LeConte, 1859 (Martínez y Cruz 1998) y en otra de *Onthophagus hirculus* Mannerheim, 1828 (Martínez *et al.* 1999; Figura 5). En todos estos casos las ovariolas adicionales no eran funcionales. Desde el punto de vista ontogenético estas observaciones son evidencias sobre la reducción del número de ovarios y de ovariolas en Scarabaeinae. Al final del desarrollo larval en *Onthophagus* sp. y en *Canthon indigaceus chevrolati* Harold, 1868, se presentaban dos ovarios, el izquierdo con una ovariola más desarrollada y las otras atrofiadas, y el ovario derecho totalmente atrofiado (Pluot-Sigwalt 1979). En *Canthon cyanellus cyanellus*, durante el desarrollo embrionario temprano existen dos esbozos embrionarios ováricos similares, con seis ovariolas iguales en cada uno de ellos, la atrofia de cinco ovariolas del ovario izquierdo y de todo el ovario derecho comienza antes de la eclosión de la larva del primer estadio (Martínez, M. I., datos no publicados).

El ovario presenta la estructura histológica del tipo meroístico telotrófico, la cual ha sido descrita en dos especies de *Canthon* Hoffmannsegg, 1817 (Martínez 1991; Figura 6) y existen datos sobre *Eurysternus caribaeus* (Herbst, 1789) (Halffter *et al.* 1980), *Copris armatus* (Harold, 1869) (Huerta *et al.* 1981), *Digitonthophagus gazella* (F., 1787) (López-Guerrero y Blume 1983) y *Cephalodesmius armiger* Westwood, 1841 (López-Guerrero 1995). En la base del ovario se encuentran los ovocitos inmaduros en previtelogénesis, dentro del folículo ovárico incipiente. Cada uno va pasando al vitelario donde llevarán a cabo la vitelogénesis. Durante la maduración final del

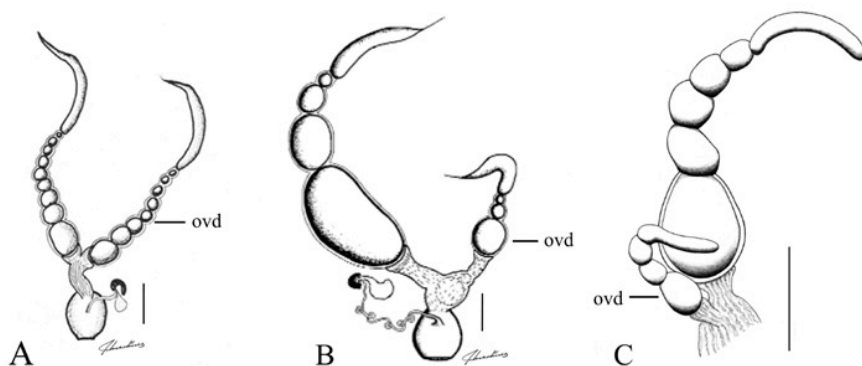


FIGURA 5. Anormalidades en el desarrollo del ovario en especies de Scarabaeinae. A: *Onthophagus hirculus*. Tomado de Martínez *et al.* 1999. B: *Canthon c. cyanellus*. Tomado de Martínez y Cruz 1998. C: *Onthophagus rhinolophus*. Tomado de Halffter *et al.* 2013 (ef: epitelio folicular, ovd: ovario derecho adicional y tr: trofocitos). Escala = 1 mm.

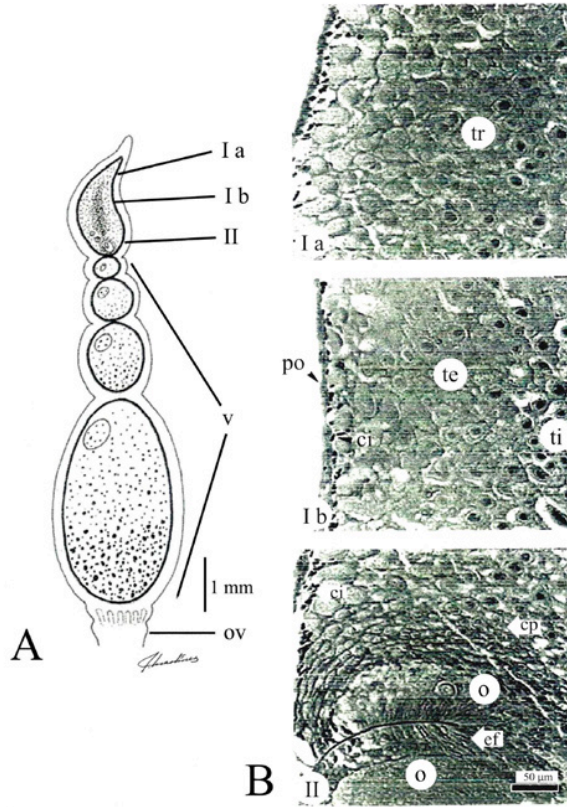


FIGURA 6. Ovario maduro de *Canthon indigaceus chevrolati*. Tomado de Martínez 1991. A: Esquema del ovario *in toto*. B: Cortes longitudinales del germario (Técnica PAS-hematoxilina). I a: zona apical. I b: zona intermedia. II: zona basal (ci: células intersticiales. cp: células prefoliculares. ef: epitelio folicular. o: ovocitos jóvenes. ov: oviducto. po: pared del ovario. te: trofocitos de la zona externa. ti: trofocitos de la zona interna o cuerpo trófico. tr: trofocitos en germario. v: vitelario).

ovocito basal, localizado en la base del vitelario, la vitelogénesis se detiene, se termina la síntesis de vitelo, se forma el corion por las células foliculares que rodean al ovocito, y el ovocito maduro es ovulado hacia el oviducto.

En todas las especies de esta subfamilia, la maduración final del ovocito basal es de un ovocito a la vez, y siempre hay un espacio de tiempo entre la maduración del ovocito basal y del que le sigue. El tiempo entre la maduración del ovocito basal maduro y el siguiente varía según las especies, lo que se refleja en el ritmo de puesta de cada especie. Por ejemplo, las hembras de *Canthon c. cyanellus* ponen un huevo cada uno a dos días, *Canthon i. chevrolati* cada cinco a seis días y *Canthon imitator* Brown, 1946 cada cinco días (Martínez 1992, Martínez *et al.* 2019a).

Cuando el ovocito maduro llega a la cámara genital (comúnmente llamada vagina en Scarabaeinae) es fecundado por los espermatozoides provenientes de la espermateca, y posteriormente es ovipositado en una estructura pedotrónica, conteniendo una masa de estiércol (por los escarabajos cavadores) o en una bola nido, más elaborada, formada por estiércol y cubierta por una capa de tierra (por los escarabajos rodadores). Los huevos son grandes, aunque el tamaño varía según las especies, y también las estructuras pedotrónicas o las bolas nido varían en tamaño dependiendo de la especie. La tasa de oviposición, que corresponde al número de huevos por nido, es muy baja y varía de una especie a otra (Tabla 5).

TABLA 5. Longitud de los huevos, de la masa nido o de la bola nido y número de masas nido o bolas nido, por nido (conteniendo un solo huevo en cada una), en especies de Scarabaeinae. Especies de *Onitis* que ovipositan varios huevos en cada masa nido o estructura pedotrónica. (*especies que cuidan el nido).

ESPECIES	HUEVO	MASA O BOLA NIDO		AUTORES
	longitud (mm)	longitud (mm)	por nido (n)	
<i>Canthon cyanellus cyanellus</i> * LeConte, 1859	4	12-15	4-6	Martínez 1992
<i>Canthon indigaceus chevrolati</i> Harold, 1868	3-5	17	1	Martínez 1992
<i>Copris armatus</i> * Harold, 1869	-	-	1-9	Huerta <i>et al.</i> 1981
<i>Copris diversus</i> * Waterhouse, 1891	-	-	10	Tyndale-Biscoe 1983
<i>Copris incertus</i> * Say, 1835	-	-	3-7	Huerta 1997
<i>Copris interioris</i> * Kolbe, 1897	-	-	6	Cambefort 1984
<i>Copris laeviceps</i> * Harold, 1869	-	-	5-15	Klemperer 1986, Anduaga <i>et al.</i> 1987
<i>Copris lugubris</i> * Boheman, 1858	-	-	4	Anduaga <i>et al.</i> 1987
<i>Copris lunaris</i> * (Linnaeus, 1758)	-	-	5	Rommel 1967, Klemperer 1982b
<i>Copris ochus</i> *(Motschulsky, 1960)	6.8 -7.9	40.8	2-5	Bang <i>et al.</i> 2004
<i>Copris remotus</i> * LeConte, 1866	-	-	4-6	Lindquist 1933
<i>Copris tripartitus</i> * Waterhouse, 1875	-	-	2-6	Bang <i>et al.</i> 2000

(continúa Tabla 5)

ESPECIES	HUEVO	MASA O BOLA NIDO		AUTORES
	longitud (mm)	longitud (mm)	por nido (n)	
<i>Digitonthophagus gazella</i> (Fabricius, 1787)	-	-	11-44	Rougon y Rougon 1980, Blume y Aga 1975
<i>Drepanocerus laticollis</i> Fåhreaus, 1857	2.5	9-10	1	Lumaret y Cambefort 1980
<i>Drepanocerus sulcicollis</i> Castelnau, 1840	2.5	8-10	1	Lumaret y Cambefort 1980
<i>Euoniticellus intermedius</i> (Reiche, 1849)	1.5	25	8	Tyndale-Biscoe 1978, Martínez <i>et al.</i> 2019b
<i>Heliocopris dilloni</i> Guérin- Méneville, 1847	-	-	2-7	Kingston y Coe 1977
<i>Kheper aeratus</i> * (Gestaecker, 1871)	-	30 a 50	-	Palestrini <i>et al.</i> 1992
<i>Kheper nigroaeneus</i> * (Boheman, 1857)	5	4.5±0.3	1	Edwards y Aschenborn 1989
<i>Oniticellus egregius</i> Guérin- Méneville, 1847	-	-	7	Davis 1977, 1989
<i>Oniticellus formosus</i> Chevrolat, 1830	-	-	20	Davis 1977, 1989
<i>Oniticellus planatus</i> * Castelnau, 1840	-	-	10	Davis 1977, 1989
<i>Onitis alexis</i> Klug, 1835	-	-	24	Tyndale-Biscoe 1985
¹ <i>Onitis anthracinus</i> Felsche, 1907	-	71±13	6.1±2.7	Palestrini <i>et al.</i> 2012
<i>Onitis belial</i> (Fabricius, 1789)	-	86±37	20	Klemperer 1982c,
¹ <i>Onitis belial</i> (Fabricius, 1798)	-	86±37	4.6±2.7	Palestrini <i>et al.</i> 2012
<i>Onitis caffer</i> Boheman, 1857	-	-	12	Edwards 1986
<i>Onitis philemon</i> Fabricius, 1801	-	90.2±4.01	-	Gaikwad y Bhawane 2013
¹ <i>Onitis vanderkelleni</i> Van Lansberge, 1886	-	58±5	3	Palestrini <i>et al.</i> 2012
<i>Onthophagus binodis</i> (Thunberg, 1818)	-	-	35	Ridsdill-Smith <i>et al.</i> 1982
<i>Onthophagus catta</i> (Fabricius, 1787)	-	27.7±3.79	-	Gaikwad y Bhawane 2013

(concluye Tabla5)

ESPECIES	HUEVO	MASA O BOLA NIDO		AUTORES
	longitud (mm)	longitud (mm)	por nido (n)	
<i>Onthophagus depresus</i> Harold, 1871	2.3-2.5	23.1±1.5	-	Hunter <i>et al.</i> 1996
<i>Onthophagus hirculus</i> (Mannerheim, 1828)	-	14 ± 02	-	González-Vainer y Morelli 1999
<i>Onthophagus incensus</i> Say, 1835	-	7.2	3	Huerta y García-Hernández 2013
<i>Onthophagus lecontei</i> Harold, 1871	-	23.1 ± 0.9	1-7	Arellano <i>et al.</i> 2017
<i>Onthophagus styloserus</i> Gräells, 1851	2.93	-	-	Romero-Samper y Martín-Piera 1995
<i>Scarabaeus catenatus</i> * (Gerstaecker, 1871)	10	50-51	1 - 4	Sato 1997
<i>Sulcophanaeus menelas</i> (Castelnau, 1840)	10	44	4	Morelli <i>et al.</i> 1996
<i>Synapsis yunnanus</i> Arrow, 1933	-	-	6	Vitner y Král 2009

El aumento artificial de la tasa de oviposición de los escarabajos estercoleros se estudió por varios investigadores. En 1887 Fabre mostró que las hembras de *Copris lunaris* (L., 1758) podían ser inducidas a poner más huevos si las bolas nido originales eran removidas del nido y reemplazadas rápidamente por bolas nido artificiales hechas a mano. En *C. remotus* Le Conte, 1866, especie que normalmente hace un nido con cuatro a seis bolas nido, Lindquist (1933) obtuvo hasta 41 bolas nido al cambiarlas después de la oviposición y colocar estiércol fresco sobre la superficie del suelo.

Esta técnica ha sido empleada para introducir especies de un país a otro. En Australia, los escarabajos del estiércol nativos explotaban el excremento de los marsupiales, y no el estiércol del ganado vacuno introducido, con lo cual ese país tuvo graves problemas por el aumento de estiércol depositado en los pastizales ganaderos, con la consecuente pérdida de grandes superficies de pastos y el aumento de moscas. En los años sesentas del siglo pasado, el CSIRO (Commonwealth Scientific and Industrial Research Organization), en respuesta a ese problema estableció un programa de control biológico del estiércol. Uno de los objetivos de este proyecto fue la introducción de especies de escarabajos del estiércol provenientes de otros países, para lo cual se efectuaron estudios experimentales con el fin de aumentar la tasa de oviposición de varias especies.

En *Copris diversus* Waterhouse, 1891, Tyndale-Biscoe (1983) pudo extender el periodo de puesta, cambiando las bolas nido originales por estiércol fresco. Experimentos similares se hicieron en *C. tripartitus* Waterhouse, 1875 (Huerta y Bang 2004). Kirk y Feehan (1984) propusieron una técnica para la cría de especies por introducir, que tiene varias ventajas: no se usa la tierra, lo que reduce la contaminación por otros organismos del suelo, el acceso al nido es simple y rápido, los escarabajos se observan fácilmente y se puede monitorear su progreso; el disturbio a los escarabajos es mínimo y los terrarios son muy manipulables. Empleando esta técnica se obtuvieron un promedio de 12 huevos por hembra en *C. lunaris* y 18 huevos por hembra en *C. hispanus* (L., 1764), en esta especie se llegaron a obtener hasta 60 huevos por hembra intercambiando bola nido con huevo por bolas nido artificiales sin huevo, cada dos días (A. Kirk comunicación personal). Normalmente *C. hispanus* oviposita cuatro a cinco huevos (Rommel 1961) y *C. lunaris* cuatro a siete (Klemperer 1982a) por año. Entre abril y agosto de 1982, más de 1,600 huevos de *C. hispanus* y 500 de *C. lunaris* fueron enviados a Australia usando los métodos de envío de Bornemissza (1976).

La fecundidad en Scarabaeinae es muy baja, de dos huevos a más de 100, dependiendo de la especie (Tabla 6). Datos concernientes a especies del género *Phanaeus* MacLeay fueron comunicados por Price y May (2009). En especies de este grupo, aunque aparentemente el número de huevos ovipositados no corresponde a la fecundidad, su número es bajo. En condiciones de laboratorio *Phanaeus difformis* LeConte, 1847 ovipositó entre 20 y 52 huevos (Blume y Aga 1976), en *P. halfferorum* Edmonds, 1979 dos parejas ovipositaron en total seis huevos (Edmonds 1979) y *P. vindex* Macleay, 1819 ovipositó 34 huevos de abril a mayo y de agosto a septiembre (Stewart y Davis 1967).

TABLA 6. Fecundidad en especies de Scarabaeinae. Algunos datos fueron tomados de Cambefort y Hanski (1991). (n = número de huevos, * especies que cuidan el nido)

ESPECIE	HUEVOS (n)	AUTORES
<i>Canthon cyanellus cyanellus</i> * LeConte, 1859	30-50	Martínez 1992
<i>Canthon indigaceus chevrolati</i> Harold, 1868	54	Martínez 1992
<i>Circellium bacchus</i> (Fabricius, 1781)	2	Tribe 1976
<i>Copris armatus</i> * Harold, 1869	9	Huerta <i>et al.</i> 1981
<i>Copris diversus</i> * Waterhouse, 1891	35	Tyndale-Biscoe 1983
<i>Copris hispanus</i> * (Linnaeus, 1764)	4-10	Rommel 1967, Klemperer 1982b

(concluye Tabla 6)

ESPECIE	HUEVOS (n)	AUTORES
<i>Copris incertus</i> * Say, 1835	11 ±7	Martínez <i>et al.</i> 1996, Huerta 1997
<i>Copris interioris</i> * Kolbe, 1897	18	Cambefort 1984
<i>Copris laeviceps</i> * Harold, 1869	27	Klemperer 1986, Anduaga <i>et al.</i> 1987
<i>Copris lunaris</i> * (Linnaeus, 1758)	4-5	Rommel 1967, Klemperer 1982b
<i>Copris remotus</i> * LeConte, 1866	41	Lindquist, 1933
<i>Copris tripartitus</i> * Waterhouse, 1875	2-6	Bang <i>et al.</i> 2000
<i>Digitonthophagus gazella</i> (Fabricius, 1787)	90	Blume y Aga 1975
<i>Euoniticellus intermedius</i> (Reiche, 1849)	120-140	Tyndale-Biscoe 1978, Martínez <i>et al.</i> 2019b
<i>Heliocopris dilloni</i> Guérin-Méneville, 1847	5	Kingston y Coe 1977
<i>Kheper lamarki</i> MacLeay, 1821	3	Edwards 1988
<i>Kheper nigroaeneus</i> * (Boheman, 1857))	3	Edwards 1988
<i>Kheper platynotus</i> (Bates, 1888)	6	Sato e Imamori 1987
<i>Liatongus phanaenoides</i> (Westwood, 1839)	19	Yasuda, 1986
<i>Neosisyphus calcaratus</i> (Klug, 1855)	41	Paschalidis 1974
<i>Neosisyphus fortuitus</i> (Péringuey, 1901)	55	Paschalidis 1974
<i>Neosisyphus infuscatus</i> (Klug, 1855)	56	Paschalidis 1974
<i>Neosisyphus mirabilis</i> (Arrow, 1927)	47	Paschalidis 1974
<i>Neosisyphus rubrus</i> Paschalidis, 1974	36	Paschalidis 1974
<i>Neosisyphus spinipes</i> (Thunberg, 1818)	44	Paschalidis 1974
<i>Oniticellus egregius</i> Guérin-Méneville, 1847	65	Davis 1977, 1989
<i>Oniticellus formosus</i> Chevrolat, 1830	60-70	Davis 1977, 1989
<i>Oniticellus planatus</i> * Castelnau, 1840	50-150	Davis 1977, 1989
<i>Onitis alexis</i> Klug, 1835	130	Tyndale-Biscoe 1985
<i>Onthophagus catta</i> (Fabricius, 1787)	10-35	Gaikwad y Bhawane 2016
<i>Onthophagus lenzii</i> Harold, 1875	8-16	Yasuda 1986
<i>Sisyphus semilunum</i> Gerstaecker, 1871	26	Paschalidis 1974
<i>Sisyphus sordidus</i> Boheman, 1857	10-20	Paschalidis 1974

Se ha considerado que la baja fecundidad de esta subfamilia está en relación con la reducción a un solo ovario con una ovariola, la disponibilidad del alimento destinado a las crías y sobre todo con el complejo comportamiento de nidificación que reduce el número de huevos ovipuestos e incre-

menta la supervivencia de las crías (Halffter y Matthews 1966, Halffter y Edmonds 1982, Cambefort y Hanski 1991, Scholtz *et al.* 2009).

Las especies cavadoras de talla pequeña que no cuidan el nido, particularmente *Euoniticellus intermedius* (Reiche, 1848) y *Digitonthophagus gazella*, presentan una fecundidad relativamente alta, del orden de 100 huevos o más (Blume y Aga 1975, Tyndale-Biscoe 1978, 1985, Martínez *et al.* 2019b), mientras que en las especies que cuidan el nido, es de aproximadamente 50 huevos. Las especies de gran tamaño, como las del género *Copris* Müller presentan una fecundidad aún más baja, de 10 a 30 huevos (Huerta *et al.* 1981, Martínez *et al.* 1996, Klemperer 1982b, Tyndale-Biscoe 1983) y en *Heliocopris dilloni* Guérin-Ménéville, 1847 (Kingston y Coe 1977). En las especies rodadoras se conocen datos semejantes, en *Neosisyphus* Müller, 1942 y *Sisyphus* Latreille, 1807, que son de talla pequeña y no cuidan el nido, la fecundidad es del orden de 20 a 55 huevos (Paschalidis 1974), mientras que en las especies grandes de *Kheper* Janssens, 1940, que cuidan el nido, es de dos a seis huevos (Sato e Imamori 1987, Edwards 1988).

La ovaabsorción descrita por Bell y Bohm (1975) que corresponde al proceso de reabsorción de los ovocitos, es considerada como una estrategia reproductiva en los insectos, proceso mediante el cual los ovocitos degeneran en lugar de ser ovipuestos, y sus componentes son reabsorbidos. Este proceso ocurre como respuesta a cambios conductuales, ecológicos y fisiológicos, y sirve para recuperar energía y nutrientes para facilitar las oviposiciones subsecuentes, y cuando la presión de estos factores disminuye o desaparece comienza un nuevo ciclo reproductivo. Este proceso, entre otras características morfológicas, ha sido utilizado para establecer la clasificación por edades en Scarabaeinae (Tyndale-Biscoe 1984).

En Scarabaeinae la reabsorción ha sido observada en varias especies, ésta ocurre principalmente en el ovocito basal antes de la formación del corion, y está en relación con los factores ambientales adversos, con el comportamiento de cuidado al nido y en hembras que no fueron inseminadas, principalmente (Tabla 7).

En el primer caso se encuentra *Euoniticellus intermedius*, en esta especie la reabsorción está en relación con condiciones desfavorables para la oviposición, como la falta de sitios de nidificación adecuados, hacinamiento, clima inadecuado o falta de alimento. Sólo en esta especie se ha observado que el ovocito basal se encuentra fuera de la base de la ovariola, por lo que le llamaron reabsorción extraovariolar (Tyndale-Biscoe y Watson 1977, Tyndale-Biscoe *et al.* 1981). En *Onthophagus granulatus* Boheman, 1858 y *O. australis* (Guérin-Ménéville, 1838) la sequía puede inducir la reabsorción de los ovocitos en la ovariola (Tyndale-Biscoe *et al.* 1981, Tyndale-Biscoe y Walker 1992). En condiciones de campo, es común encontrar hembras de *O. alexis*

TABLA 7. Especies de Scarabaeinae en las que se presenta reabsorción de ovocitos y condiciones que la inducen. (CA, condiciones adversas; DR, diapausa reproductiva; CN, cuidados al nido).

ESPECIE	CA	DR	CN	AUTORES
<i>Canthon cyanellus cyanellus</i> LeConte, 1859	-	x	x	Halffter <i>et al.</i> 1983, Martínez y Caussanel 1984, Martínez 1992
<i>Canthon indigaceus chevrolati</i> Harold, 1868	-	x	-	Martínez y Montes de Oca 1988, Martínez 1992
<i>Copris armatus</i> Harold, 1869	x	x	x	Huerta <i>et al.</i> 1981, Anduaga y Huerta 1985
<i>Copris diversus</i> Waterhouse, 1891	-	-	x	Tyndale-Biscoe 1983, Anduaga y Huerta 1985
<i>Copris incertus</i> Say, 1935	-	-	x	Martínez <i>et al.</i> 1996
<i>Copris laeviceps</i> Harold, 1869	-	-	x	Klemperer 1986, Anduaga <i>et al.</i> 1987
<i>Copris lugubris</i> Boheman, 1858	-	-	x	Anduaga <i>et al.</i> 1987
<i>Copris tripartitus</i> Waterhouse, 1875	-	-	x	Huerta y Bang 2004
<i>Euoniticellus intermedius</i> (Reiche, 1849)	x	-	-	Tyndale-Biscoe y Watson 1977
<i>Eurysternus balachowskyi</i> Halffter y Halffter, 1976	-	-	x	Halffter <i>et al.</i> 1980
<i>Eurysternus caribaeus</i> (Herbst, 1789)	-	-	x	Halffter <i>et al.</i> 1980
<i>Eurysternus magnus</i> Castelnau, 1840	-	-	x	Halffter <i>et al.</i> 1980
<i>Kheper nigroaeneus</i> (Boheman, 1857)	x	-	x	Edwards 1988, Edwards y Aschenborn 1989
<i>Kheper platynotus</i> (Bates, 1888)	-	-	x	Sato e Imamori 1987
<i>Oniticellus cinctus</i> (Fabricius, 1775)	-	-	x	Klemperer 1983, Davis 1989
<i>Oniticellus planatus</i> Castelnau, 1840	-	-	x	Davis 1989
<i>Onitis alexis</i> Klug, 1835	x	-	-	Tyndale-Biscoe 1988
<i>Onthophagus australis</i> (Guérin-Méneville, 1838)	x	-	-	Tyndale-Biscoe y Walker 1992
<i>Onthophagus granulatus</i> Boheman, 1858	x	-	-	Tyndale-Biscoe <i>et al.</i> 1981
<i>Phanaeus daphnis</i> Harold, 1863	x	-	-	Tyndale-Biscoe y López-G. 1982

Klug, 1835 reabsorbiendo ovocitos (Tyndale-Biscoe 1988), esto se observó también en pocas hembras de *Phanaeus daphnis* Harold, 1863 provenientes del campo (Tyndale-Biscoe y López-Guerrero 1982).

En el segundo caso están las especies que cuidan el nido. Entre ellas se encuentran varias especies de *Copris* (Anduaga y Huerta 1983, Anduaga *et al.* 1987, Huerta *et al.* 1981, Klemperer 1982a, 1986, Tyndale-Biscoe 1983), en *Oniticellus cinctus* (F., 1775) y *O. planatus* Castelnau, 1840 (Davis 1989, Halffter y Edmonds 1982, Klemperer 1983), en *Canthon c. cyanellus* (Halffter *et al.* 1983, Martínez y Caussanel 1984, Martínez y Montes de Oca 1988, Martínez 1992), en *Kheper nigroaeneus* (Boheman, 1857) y *K. platynotus* (Bates, 1888) (Edwards 1988, Edwards y Aschenbornn 1989, Sato e Imamori 1987) y en *Eurysternus caribaeus* (Herbst, 1789), *E. magnus* Castelnau, 1840 y *E. balachowskyi* Halffter y Halffter, 1976 (Halffter *et al.* 1980).

Los ovocitos inmaduros también son reabsorbidos en las hembras, aisladas del macho, que no fueron inseminadas. Esto ha sido observado en *Copris armatus* (Anduaga y Huerta 1983) y en *Canthon c. cyanellus* (Martínez y Montes de Oca 1988, Martínez y Cruz 1990).

La espermateca en Scarabaeinae tiene casi siempre forma de C, es muy curvada, muy esclerotizada y del extremo basal, que generalmente es el más ancho, sale el conducto espermatecal, que es de diferente tamaño según la especie y que desemboca entre el oviducto y la cámara genital. La glándula espermatecal desemboca ventralmente en el último tercio de la espermateca. Los dos extremos de la espermateca están unidos por fuertes haces musculares. En el género *Sisyphus*, aunque no en todas las especies, la espermateca difiere en su morfología de las que se han observado en las especies de Scarabaeinae, es saculiforme, sin glándula y el conducto espermatecal es tan largo que puede superar la longitud del individuo (Barbero *et al.* 1991). En Aphodiinae puede ser ligeramente curvada y poco esclerotizada y en Geotrupidae es saculiforme (Figura 7) (Willimzik 1930, Halffter y Edmonds 1982, Bovo y Zunino 1983, López Guerrero y Halffter 2000).

En *Copris armatus* y *Canthon humectus* (Say, 1831) se encontró que el epitelio de la glándula espermatecal presenta numerosas unidades glandulares con salida hacia el lumen de la glándula donde vierten sus secreciones, las cuales pasan a la espermateca donde sirven para el mantenimiento de los espermatozoides, hasta el momento de la fertilización. Dichas secreciones contienen grandes cantidades de carbohidratos y de lípidos (Martínez y Valero 1985).

Zunino, en 1971 destacó la importancia del estudio de la genitalia de las hembras en *Onthophagus* Latreille, 1802 y describió las técnicas y criterios de estudio (Zunino 1978). La íntima cuticular de la cámara genital

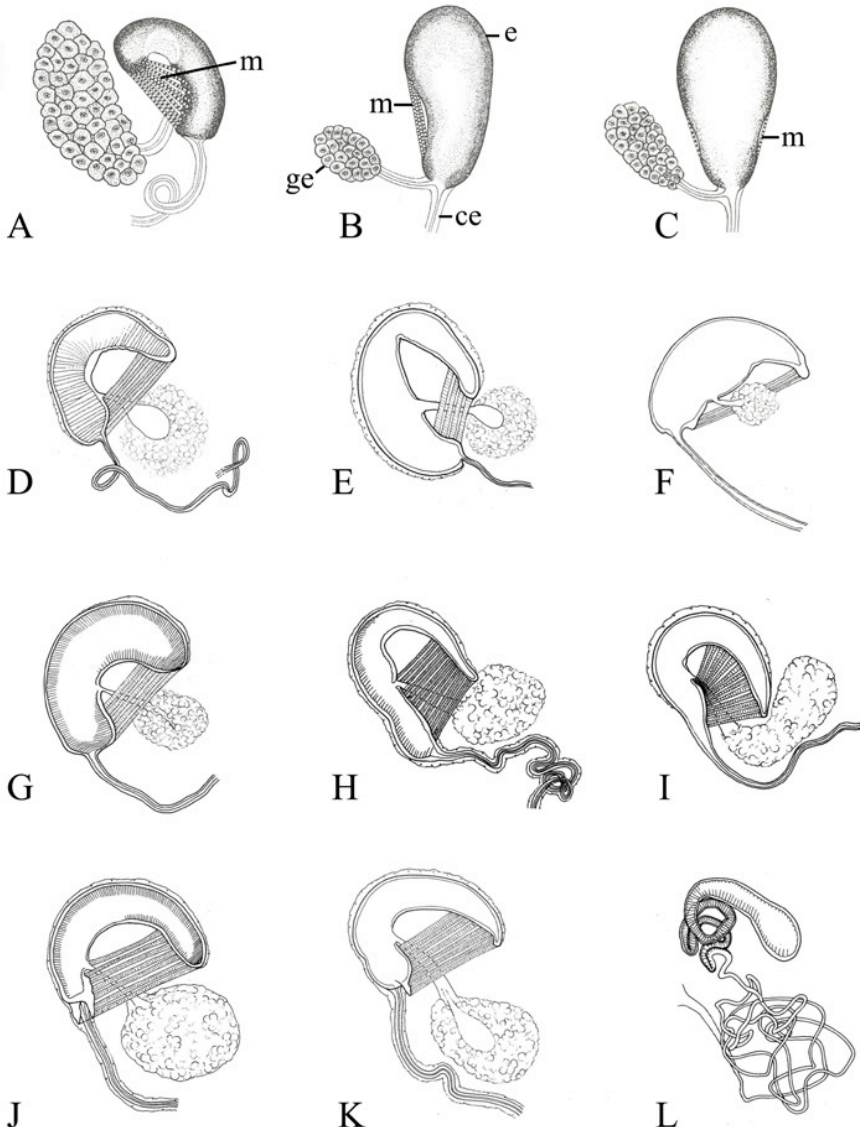


FIGURA 7. Espermatecas de varias especies de escarabajos del estiércol. A: *Teuchestes fossor*. B: *Anoplotrupes stercorosus* [citado como *Geotrupes sylvaticus*] C: *Anoplotrupes stercorosus* [citado como *Geotrupes stercorosus*]. D: *Onthophagus fuscus* Boucomont, 1932. E: *Digitonthophagus gazella*. F: *Onitis sphinx* Fabricius, 1775. G: *Euoniticellus intermedius*. H: *Copris boucardi* Harold, 1869. I: *Dichotomius colonicus* (Say, 1835). J: *Canthon viridis* (Palisot de Beauvois, 1805). K: *Eurystenus mexicanus*, *Sisyphus mexicanus* Harold, 1863. Según López-Guerrero y Halffter 2000. Los esquemas no están a escala (ce: conducto espermatecal, e: espermateca, ge: glándula espermatecal, m: músculos).

presenta dos regiones mucho más esclerotizadas, una en forma de H (esclerificación de soporte) y otra que corresponde a la desembocadura del conducto de la espermateca en la cámara genital (infundibulum). Estas áreas más esclerotizadas que el resto de la íntima cuticular, presentan claramente diferencias de una especie a otra, por lo que se han empleado con fines taxonómicos, sobre todo en la tribu Onthophagini (Zunino 1981, Zunino y Halffter 1988a, b, Sánchez *et al.* 2015, Arriaga *et al.* 2016, Moctezuma *et al.* 2016, 2020, Gasca-Álvarez *et al.* 2018, Rossini *et al.* 2018, Joaqui *et al.* 2019) (Figura 8). Desde este punto de vista, también se ha estudiado la genitalia de hembras del género *Copris* (Marchisio y Zunino 2012) y de especies de Geotrupidae (Bovo y Zunino 1983).

c. Geotrupidae

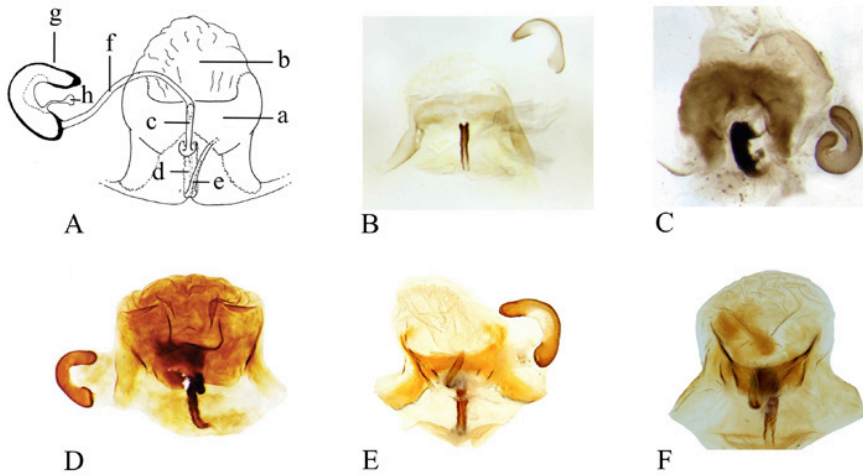


FIGURA 8. Aparatos copuladores de algunas hembras de Onthophagini. A: *Onthophagus* del grupo *chevrolati*. Tomado de Zunino y Halffter 1988a. B: *O. bolivari* Moctezuma, Rossini y Zunino, 2016. Tomado de Arriaga *et al.* 2016. C: *O. martinpiepai* Moctezuma, Rossini y Zunino, 2016. Tomado de Moctezuma *et al.* 2016. D: *O. chilapensis* Gasca-Álvarez, Zunino y Deloya, 2018. Tomado de Gasca-Álvarez *et al.* 2018. E: *O. orizabensis* Moctezuma, Joaqui y Sánchez Huerta, 2019. Tomado de Joaqui *et al.* 2019. F: *O. neofuscus* Moctezuma y Halffter, 2020. Tomado de Moctezuma y Halffter 2020 (a: esclerificación de soporte. b: porción expandible de la vagina. c: infundibulum, parte cefálica. d: infundibulum, parte intermedia. e: infundibulum, parte caudal. f: conducto de la espermateca. g: espermateca. h: glándula de la espermateca).

Las hembras de esta subfamilia presentan dos ovarios, dos oviductos laterales, un oviducto común, la cámara genital y la espermateca con su glándula espermatecal. No hay glándulas accesorias (Figura 9).

Cada ovario tiene seis ovariolas, número que es constante en todas las especies que se han estudiado (Ritcher y Baker 1974, Robertson 1961, Scholtz y Grebennikov 2005, Trotta-Moreu *et al.* 2007, Martínez y Trotta-Moreu 2010) (Tabla 8).

La maduración ovárica correspondería a la maduración secuencial, establecida por Gittings y Giller (1997) en las especies de Aphodiinae. Por ejemplo, en *Megatrupes cavicollis* (Bates, 1887), en cada ovario sólo madura un ovocito y se alterna la maduración de un ovario al otro (Halffter *et al.* 1985).

Las hembras de este grupo oviponen huevos grandes, aunque no han sido medidos en la mayoría de las especies. Sin embargo, se conoce que en

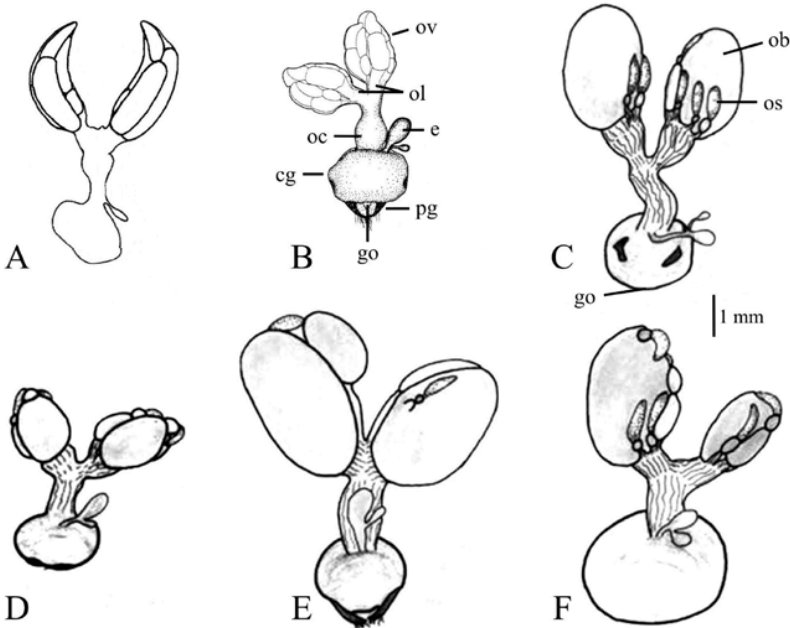


FIGURA 9. Sistema reproductivo en algunas hembras inmaduras de Geotrupidae: A: *Megatrupes cavicollis*. Tomado de Halffter *et al.* 1985. B: *Geotrupes rufoclavatus*. Tomado de Trotta-Moreu *et al.* 2007. Hembras maduras de: C: *Onthotrupes nebularum*. D: *Onthotrupes herbeus*. E: *Haplogeotrupes guatemalensis*. F: *Cerato-trupes fronticornis*. Tomados de Martínez y Trotta-Moreu 2010 (cg: cámara genital o vagina. e: espermateca con su glándula. go: gonoporo. ob: ovocito basal maduro. oc: oviducto común. ol: oviducto lateral. os: ovariola sin ovocitos desarrollados. ov: ovario. pg: placas genitales).

TABLA 8. Número de ovariolas por ovario, en especies de Geotrupidae.

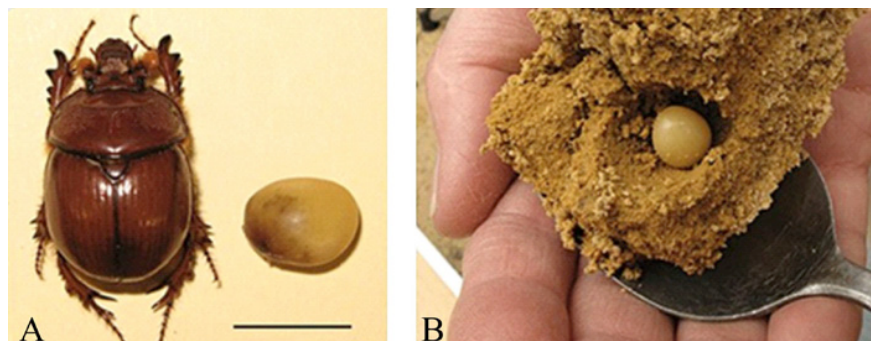
ESPECIE	OVIARIOLAS (n)	AUTORES
<i>Anoplotrupes stercorosus</i> (Scriba, 1791) ¹	6-6	Willimzik 1930
<i>Bolborhombus carinatus</i> (Schaeffer, 1906)	6-6	Ritcher y Baker 1974
<i>Ceratotrupes fronticornis</i> (Erichson, 1847)	6-6	Martínez y Trotta-Moreu 2010
<i>Eucanthus lazarus</i> (Fabricius, 1775)	6-6	Robertson 1961
<i>Geotrupes splendidus</i> (Fabricius, 1775)	6-6	Ritcher y Baker 1974
<i>Geohowdenius cnephosus</i> Howden, 1964 ²	6-6	Martínez y Trotta-Moreu 2010
<i>Halffterius rufoclavatus</i> Jekel, 1865 ^{3, 4}	6-6	Trotta-Moreu <i>et al.</i> 2007
	6-6	Martínez y Trotta-Moreu 2010
<i>Haplogeotrupes guatemalensis</i> H., 1974 ⁵	6-6	Martínez y Trotta-Moreu 2010
<i>Megatrupes cavicollis</i> (Bates, 1887) ⁶	6-6	Halffter <i>et al.</i> 1985
		Pluot-Sigwalt y Martínez 1998
		Martínez y Trotta-Moreu 2010
<i>Megatrupes fisheri</i> Howden, 1967 ⁷	6-6	Martínez y Trotta-Moreu 2010
<i>Mycotrupes gagei</i> Olson y Hubbell, 1954	6-6	Ritcher y Baker 1974
<i>Odontoeus obesus</i> (LeConte, 1859) ⁸	6-6	Ritcher y Baker 1974
<i>Onthotrupes herbeus</i> Jekel, 1865 ⁹	6-6	Martínez y Trotta-Moreu 2010
<i>Onthotrupes nebularum</i> Howden, 1964 ¹⁰	6-6	Martínez y Trotta-Moreu 2010
<i>Onthotrupes sobrinus</i> Jekel, 1964 ¹¹	6-6	Martínez y Trotta-Moreu 2010
<i>Onthotrupes viridiobscurus</i> Jekel, 1865 ¹²	6-6	Martínez y Trotta-Moreu 2010
<i>Peltotrupes profundus</i> Howden, 1952	6-6	Ritcher y Baker 1974

Citados como ¹*Geotrupes silvaticus*. ²*Geotrupes (Geohowdenius) cnephosus*. ³*Geotrupes rufoclavatus*. ⁴*Geotrupes (Halffterius) rufoclavatus*. ⁵*Geotrupes (Haplogeotrupes) guatemalensis*. ⁶*Geotrupes cavicollis*. ⁷*Geotrupes (Megatrupes) fisheri*. ⁸*Bolboceras obesus*. ⁹*Geotrupes (Onthotrupes) herbeus*. ¹⁰*Geotrupes (Onthotrupes) nebularum*. ¹¹*Geotrupes (Onthotrupes) sobrinus*. ¹²*Geotrupes (Onthotrupes) viridiobscurus*.

Typhaeus typhoeus (L., 1758) miden aproximadamente 4 x 2 mm (Scholtz *et al.* 2009) y en algunas especies australianas, no coprófagas, los huevos son de un tamaño excepcionalmente grandes en relación con el tamaño de la hembra, y aparentemente aportan en el vitelo las reservas suficientes para que se lleve a cabo el desarrollo preimaginal, porque los huevos son ovipuestos en cámaras de puesta sin alimento, como sucede en *Bolborhachium recitricorne* (Guérin-Méneville, 1838) especie en la cual los huevos miden 9 x 7

mm y en *Bolboleaus hiaticollis* Howden, 1985 miden 11 x 9 mm (Houston 2011, 2016) (Figura 10).

FIGURA 10. Huevos gigantes en *Bolborhachium reticorne*. A: En comparación con



el tamaño de la hembra. B: En la cámara de puesta. Fotos de Houston (2011).

Escala = 1 mm

En este grupo, las hembras oviponen un solo huevo por cámara de puesta y el número de huevos puestos por nido es relativamente bajo, cinco masas nido por nido en *Megatrupes cavicollis* (Halfpter *et al.* 1985) y hasta 16 por nido en *Typhaeus typhoeus* (Brussaard 1983) (Tabla 9).

TABLA 9. Número (n) de huevos por masa nido y por hembra, en especies de Geotrupidae.

ESPECIES	HUEVOS POR MASA NIDO (n)	HUEVOS POR HEMBRA (n)	AUTORES
<i>Blackburnium reichei</i> (Guérin-Ménéville, 1838)	1	-	Houston 2016
<i>Bolboleaus hiaticollis</i> Howden, 1985	1	-	Houston 2016
<i>Bolborhachium inclinatum</i> Howden, 1985	1	-	Houston 2016
<i>Bolborhachium reticorne</i> (Guérin-Mén., 1838)	1	-	Houston 2016
<i>Ceratophyus hoffmannseggi</i> Fairmaire, 1856	1	-	Klemperer 1984
<i>Chelotrupes hiostius</i> (Gené, 1836) ¹	1	2-8	Crovetti 1971
<i>Geotrupes mutator</i> (Marsham, 1802)	1	4-16	Teichert 1955
<i>G. spiniger</i> (Marsham, 1802)	1	9-10	Klemperer 1979

(concluye Tabla 9)

ESPECIES	HUEVOS POR MASA NIDO (n)	HUEVOS POR HEMBRA (n)	AUTORES
<i>G. stercorarius</i> (Linnaeus, 1758)	1	4-17	Teichert 1955
<i>Lethrus apterus</i> (Laxmann, 1770)		2-8	Spaney 1910
	1	5-7	Frantsevich <i>et al.</i> 1977
		6-11	Schreiner 1906
<i>Megatrupes cavicollis</i> (Bates, 1887) ²	1	5	Halfpter <i>et al.</i> 1985
<i>Thorectes albarracinus</i> Wagner, 1928	1	-	Klemperer y Lumaret 1985
<i>Thorectes lusitanicus</i> (Jeckel, 1865) ³	1	-	Klemperer y Lumaret 1985
<i>Thorectes sericeus</i> (Jeckel, 1865)	1	-	Klemperer y Lumaret 1985
<i>Trypocopris vernalis</i> (Linnaeus, 1758) ⁴	1	5-10	Teichert 1959
<i>Typhaeus typhoeus</i> (Linnaeus, 1758)	1	4-16	Brussaard 1983
		10	Palmer 1978
		15	Kuijten, 1960
		3-8	Spaney, 1910

Citados como: ¹*Typhaeus (Chelotrupes) hiostius*, ²*Geotrupes cavicollis*, ³*Thorectes laevigatus cobosi*. ⁴*Geotrupes vernalis*.

La fecundidad de las hembras de Geotrupidae es relativamente baja, en *Megatrupes cavicollis* es de 12 huevos (Halfpter *et al.* 1985) y en *Typhaeus typhoeus* es de máximo 16 huevos (Brussaard 1983). Es muy probable que los datos sobre el número de huevos por nido que se presentan en la tabla 6, correspondan a la fecundidad en las hembras de este grupo, debido a que se reproducen únicamente una vez y mueren al final de la temporada reproductiva, como se conoce en *Typhaeus typhoeus* (Fremlin 2017).

2. EL SISTEMA REPRODUCTIVO DE LOS MACHOS

En los escarabajos del estiércol el sistema reproductivo de los machos está formado por dos testículos, cada uno con sus respectivos conductos eferentes y deferentes. Tienen dos glándulas accesorias que desembocan en su propio reservorio glandular, cada uno de los cuales se continúa con el conducto

glandular. Los conductos glandulares y conductos deferentes desembocan en el bulbo eyaculador, que a su vez desemboca en el edeago.

a. Aphodiinae

En términos generales, el sistema reproductivo de los machos en esta subfamilia presenta casi las mismas estructuras y es muy semejante en las especies que se han descrito, sin embargo, existen algunas diferencias, por ejemplo, el número de folículos testiculares difiere entre especies y la vesícula seminal solo se presenta en las especies de *Cephalocyclus* Dellacasa, Gordon y Dellacasa, 1998 (Figura 11).

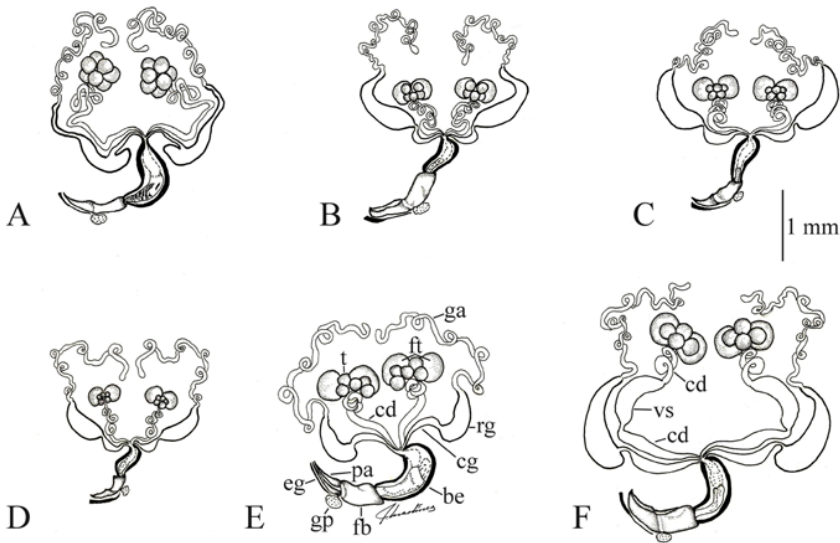


FIGURA 11. Sistemas reproductivos en machos de Aphodiinae. Nombres de especies según Dellacasa *et al.* 2001. A: *Gonaphodiellus opisthius*. B: *Haroldiellus sallei*. C: *Planolinellus vittatus*. D: *Nialaphodius nigrita*. E: *Labarrus pseudolividus*. F: *Cephalocyclus hogei*. Tomados de Martínez *et al.* 2001 (be: bulbo eyaculador. cd: conducto deferente. cg: conducto glandular. ft: folículos testiculares. ga: glándulas accesorias. gp: glándula prepucial. t: testículo. pa: parámetros. ph: phalobase. rg: reservorio glandular. sg: *spiculum gastrale*. s: vesícula seminal).

Los folículos testiculares son esféricos y varían de cinco a siete, según la especie. Hay cinco en *Blackburneus saylorea* (Robinson, 1940) (Martínez y Suárez 2012), seis en *Nialus varians* (Duftschmid, 1805) y en *Phalacrocnathus quadrimaculatus* (L., 1761) o siete en *Aphodius conjugatus* (Panzer, 1795)

TABLA 10. Número (n) de folículos testiculares por testículo y tamaño, en machos de Aphodiinae, con su nombre actual de acuerdo con Dellacasa G. *et al.* (2001).

*Testículos del mismo tamaño.

ESPECIE	FOLÍCULOS TESTICULARES			AUTORES
	(n)	TAMAÑO (mm)		
		grandes	pequeños	
<i>Agrilinellus ornatus</i> (Schmidt, 1911)	7-7	2 (0.24±0.03) + 5 (0.13±0.05)		Martínez 2005
<i>Aphodius conjugatus</i> (Panzer, 1795)	7-7	-		Bordas 1900
<i>Aphodius fimetarius</i> (Linnaeus, 1758)	7-7	-		Pluot-Sigwalt y Martínez 1998
<i>Blackburneus saylorea</i> (Robinson, 1940)	5-5	5 (0.24 ± 0.03)*		Martínez y Suárez 2012
<i>Cephalocyclus gravidus</i> (Harold, 1863)	6-6	2 (0.48±0.06) + 4 (0.35±0.03)		Martínez y Dellacasa No publicado
<i>Cephalocyclus gravidus</i> (Harold, 1863)	6-6	2 (0.48±0.06) + 4 (0.35±0.03)		Martínez y Dellacasa No publicado
<i>Cephalocyclus hoguei</i> (Bates, 1887)	6-6	2 (0.38) + 4 (0.26)*		Martínez <i>et al.</i> 2001
<i>Cephalocyclus durangoensis</i> (Bates, 1887)	6-6	2 (0.44±0.04) + 4 (0.31±0.03)		Martínez y Suárez 2006
<i>Cephalocyclus mexicanus</i> (Harold, 1862)	6-6	2 (0.31±0.06) + 4 (0.22±0.03)		Martínez y Dellacasa No publicado
<i>Cephalocyclus stebnickae</i> Deloya e Ibáñez, 2000	6-6	2 (0.33±0.03) + 4 (0.25±0.03)		Martínez y Dellacasa No publicado
<i>Gonaphodiellus opisthius</i> (Bates, 1887)	7-7	7 (0.31±0.03)*		Martínez y Suárez 2006
<i>Labarrus pseudolividus</i> (Balthasar, 1941)	7-7	2 (0.4) + 5 (0.2)*		Pluot-Sigwalt y Martínez 1998
<i>Liothorax levatus</i> (Schmidt, 1907)	7-7	2 (0.47±0.09) + 5 (0.28±0.05)		Martínez y Suárez 2006
<i>Nialus varians</i> (Duftschmid, 1805) ¹	6-6	-		Bordas 1900
<i>Phalacrothus quadrimaculatus</i> (Linnaeus, 1761) ²	6-6	-		Bordas 1900
<i>Pharaphodius oleosus</i> (Harold, 1871)	6-6	2 (0.55±0.03) + 4 (0.40±0.03)		Martínez y Dellacasa No publicado
<i>Planolinellus vittatus</i> (Say, 1825)	7-7	2 (0.45 ± 0.05) + 5 (0.18 ± 0.03)		Martínez y Suárez 2006
<i>Teuchestes fossor</i> (Linnaeus, 1758) ³	7-7	7 (0.7)*		Pluot-Siwalt y Martínez 1998

Citados como: ¹*Aphodius varians*, ²*Aphodius quadrimaculatus*, ³*Aphodius fossor*.

(Bordas 1900), en *Gonaphodiellus opisthius* (Bates, 1887) (Martínez *et al.* 2001), y en *Aphodius fimetarius* y *Teuchestes fossor* (Pluot-Sigwalt y Martínez 1998). También varía el tamaño de los folículos en una misma especie, pueden tener el mismo tamaño, como en *Gonaphodiellus opisthius* y en *Blackburneus saylorea* (Martínez y Suárez 2006, 2012), o pueden ser de diferente tamaño, como en *Planolinellus vittatus* (Say, 1825) y *Cephalocycclus hogei* (Bates, 1887) (Martínez 2005, Martínez *et al.* 2001) y otras especies. Los folículos chicos pueden medir de 0.13 a 0.36 mm de diámetro y los grandes de 0.26 a 0.58 mm de diámetro (Tabla 10).

Los folículos testiculares en fresco tienen una coloración blanquecina, no tienen una membrana que los agrupe y no son septados. Como en la mayoría de los insectos, histológicamente cada folículo testicular presenta el germario en la parte apical del folículo, y un conducto eferente en forma de embudo que ocupa la parte central media y posterior del folículo. Alrededor del conducto eferente se encuentran los cistos de espermatoцитos primarios, de espermatoцитos secundarios, de espermátidas, paquetes de espermatozoides y las células nutricias que miden de 17 a 50 μm , las cuales aportan nutrientes a los espermatozoides desde el inicio de su diferenciación. Todas estas estructuras descienden hacia la parte posterior del folículo y después los paquetes de espermatozoides y las células nutricias se encuentran hacia la parte anterior del conducto eferente, antes de pasar al conducto deferente. Además, dentro del conducto deferente se pueden observar células nutricias en degeneración, así como gránulos de su secreción formados por polisacáridos (Figura 12A, B). En el conducto deferente se encuentran los espermatozoides dispersos entre abundantes secreciones (Martínez y Cruz 1999).

Los espermatozoides de especies de Aphodiinae presentan tamaños muy diferentes. Por ejemplo, en *Gonaphodiellus opisthius*, que mide aproximadamente 4 mm de longitud, los espermatozoides pueden medir 2 mm de longitud. En *Haroldiellus sallei* (Harold, 1863) [citado como *Aphodius sallei*] los espermatozoides de los folículos grandes miden más de 1 mm y los que están en los folículos chicos apenas miden 0.62 mm. En estas especies los espermatozoides maduros se enrollan alrededor del conducto eferente y hacia la periferia del folículo (Martínez y Cruz 1999) (Tabla 11).

El tamaño tan grande de los espermatozoides y la forma como se distribuyen dentro del folículo no es común de observar entre los coleópteros, sólo se ha observado en el crisomélido *Alagoasa bicolor* (L., 1767) (Virkki y Buck 1994). No se sabe cuál es la ventaja reproductiva para especies que tienen espermatozoides grandes. Virkki (1973) consideró que tener pocos paquetes de espermatozoides podría ser una tendencia en insectos más especializados, lo que limita la variabilidad genética, pero facilita la adaptación a nichos especializados. Por otro lado, García-González y Simmons (2007)

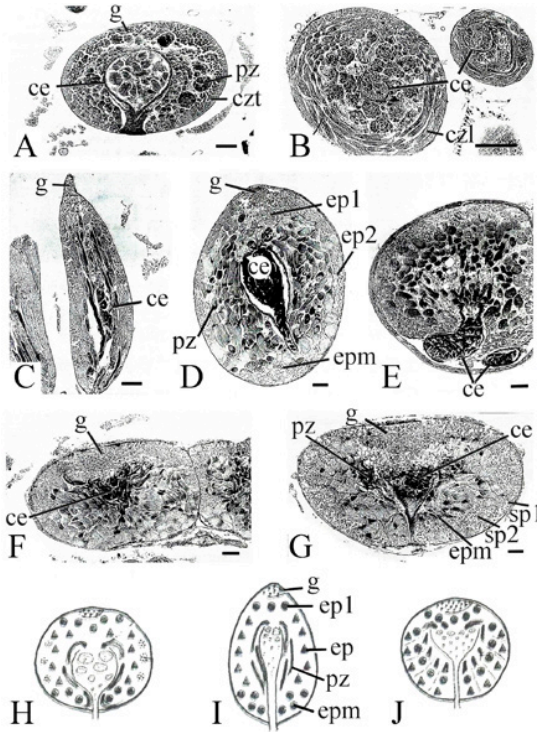


FIGURA 12. Micrografías de secciones longitudinales y esquemas de folículos testiculares. Escala = 100 μ m. Aphodiinae: A: *Teuchestes fossor*. B: cortes transversales de folículos de *Haroldiellus sallei*. Scarabaeinae: C: *Onthophagus batesi* Howden y Cartwright, 1963. D: *Eurysternus caribaeus*. E: *Deltophilum gibbosum* (Fabricius, 1775). Geotrupidae: F: *Onthotrupes sobrinus*. G: *Onthotrupes nebularum*. Esquemas de folículos testiculares en H: Aphodiinae. I: Scarabaeinae. J: Geotrupidae. Tomados de Martínez y Cruz 1999 (ce: conducto eferente con células nutricias y espermatozoides. czt: colas de espermatozoides en sección transversal. czl: colas de espermatozoides en sección longitudinal. ep1: espermatoцитos primarios. ep2: espermatoцитos secundarios. epm: cistos de espermátidas. g: germario. pz: paquetes de espermatozoides. s: septos).

consideran que los espermatozoides grandes pueden favorecer la evolución hacia espermatozoides más pequeños, sobre todo cuando existe una competencia espermática.

En *Labarrus pseudolividus* (Balthasar, 1941) las glándulas accesorias o mesadenias por su origen mesodérmico, son largas, se enrollan sobre sí mismas y miden de 6 a 7 mm. En fresco, sus secreciones son translúcidas y se van acumulando en el reservorio glandular que mide 1.5 mm, con diámetro de 0.2 a 0.3 mm, y los gránulos de las secreciones son de diferente tamaño;

TABLA 11. Longitud promedio de los espermatozoides, en especies de Aphodiinae, Scarabaeinae y Geotrupidae. *C. hogei*, *H. sallei* y *P. vittatus*, que tienen folículos testiculares grandes y chicos, presentan dos tamaños de espermatozoides dependiendo del tamaño de los folículos.

ESPECIE	LONG. PROMEDIO (mm)	AUTORES
Aphodiinae		
<i>Cephalocyclus hogei</i> (Bates, 1887)	1500 y 800	Martínez 2003
<i>Gonaphodiellus opisthius</i> (Bates, 1887)	2000	Martínez 2003
<i>Haroldiellus sallei</i> (Harold, 1863) ¹	1118 y 626	Martínez y Cruz 1999
<i>Planolinellus vittatus</i> (Say, 1825) ²	1100 y 600	Martínez 2003
Scarabaeinae		
<i>Canthon cyanellus cyanellus</i> LeConte, 1859	108	Martínez y Cruz 1999
<i>Copris laeviceps</i> Harold, 1869	108	Martínez y Cruz 1999
<i>Deltotrichum pseudoparile</i> Paulian, 1938	146	Martínez y Cruz 1999
<i>Dichotomius carolinus</i> (Linnaeus, 1767)	562	Martínez y Cruz 1999
<i>Digitonthophagus gazella</i> (Fabricius, 1787)	90	Martínez y Cruz 1999
<i>Euoniticellus intermedius</i> (Reiche, 1849)	383	Martínez y Cruz 1999
<i>Eurysternus caribaeus</i> (Herbst, 1789)	217	Martínez y Cruz 1999
<i>Eurysternus mexicanus</i> Harold, 1868	210	Martínez y Cruz 1999
<i>Liatongus rhinocerulus</i> (Bates, 1889)	600	Martínez y Cruz 1999
<i>Ontherus mexicanus</i> Harold, 1868	140	Martínez y Cruz 1999
<i>Onthophagus batesi</i> Howden y Cartwright, 1963	225	Martínez y Cruz 1999
<i>Onthophagus binodis</i> Thunberg, 1818	1086	Martínez y Cruz 1999
<i>Onthophagus cyanellus</i> Bates, 1887	466	Martínez y Cruz 1999
<i>Onthophagus taurus</i> (Schreber, 1759)	980	Simmons <i>et al.</i> 1999
<i>Phanaeus amethystinus</i> Harold, 1863	306	Martínez y Cruz 1999
<i>Sulcophaneus menelas</i> (Castelnau, 1840)	383	Martínez y Cruz 1999
Geotrupidae		
<i>Anoplotrupes stercorosus</i> (Scriba, 1791)	134	Martínez y Cruz 1999
<i>Ceratotrupes bolívari</i> (Halffter y Martínez, 1962)	166	Martínez y Cruz 1999
<i>Halffterius rufoclavatus</i> (Jekel, 1865)	116	Martínez y Cruz 1999
<i>Lethrus apterus</i> (Laxmann, 1770)	950-1000	Martínez y Cruz 1999
<i>Megatrupes cavicollis</i> (Bates, 1887)	127	Martínez y Cruz 1999
<i>Onthotrupes nebularum</i> (Howden, 1964)	127	Martínez y Cruz 1999

Citados como: ¹*Aphodius sallei*, ²*Planolinus vittatus*

de ahí pasan al conducto glandular, de menos de 1 mm, con diámetro de 30 μm , donde los gránulos se encuentran entre una sustancia homogénea. El bulbo eyaculador (Figura 13A) es un órgano ligeramente curvado, de 1 mm de largo por 0.6 mm de diámetro y con una pared muscular de 50 μm de grosor, en su parte anterior desembocan los conductos glandulares y los eferentes, quienes a su vez desembocan en el conducto eyaculador que se encuentra dentro de este órgano. El conducto eyaculador y parte del saco interno se encuentran dentro del bulbo eyaculador (Pluot-Sigwalt y Martínez 1998). Estas estructuras se presentan igualmente en otras especies como *Gonaphodiellus opisthius*, *Haroldiellus sallei*, *Planolinellus vittatus*, *Nialophorus nigrita* [citado como *A. nigrita*] Fabricius, 1801 y *Cephalocyclus hogei* (Martínez *et al.* 2001).

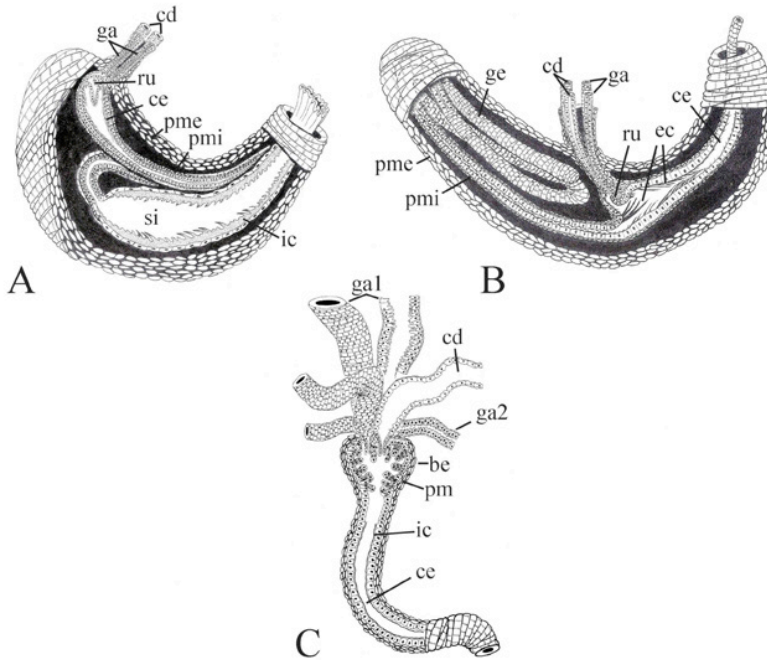


FIGURA 13. Esquemas del bulbo eyaculador. A: *Haroldiellus sallei*. B: *Canthon indigaceus chevrolati*. C: *Geotrupes (M.) cavicollis*. Tomados de Pluot-Sigwalt y Martínez (1998). (be: bulbo eyaculador. cd: conducto deferente. ce: conducto eyaculador. ec: espinas cuticulares. ga: glándulas accesorias. ga1: glándula accesoria 1. ga2: glándula accesoria 2. ge: glándula ectadenia. ic: íntima cuticular. pm: pared muscular. pme: pared muscular externa. pmi: pared muscular interna. ru: región de unión entre los conductos mesodérmicos y ectodérmicos. si: saco interno).

b. Scarabaeinae

El sistema reproductivo de los machos de esta subfamilia presenta el mismo plan anatómico que los Aphodiinae (Figura 14). En algunas especies cada testículo puede estar envuelto por una delgada membrana, como en *Coprophanæus lancifer* (L., 1767) (Edmonds 1974), *Canthon i. chevrolati*, *C. c. cyanellus* (Pluot-Sigwalt y Martínez 1998) y *Copris incertus* Say, 1935 (Cruz M. obs. pers.).

En todas las especies observadas cada testículo está formado por seis folículos testiculares, excepto en *Digitonthophagus gazella* [citado como *Onthophagus gazella*] que tiene 12 folículos por testículo (Benítez y Martínez 1982). Cada folículo puede ser esférico, como en la tribu Scarabaeini, elipsooidal corto como en las especies de Coprini, Onthophagini, Onitini y Eurys-

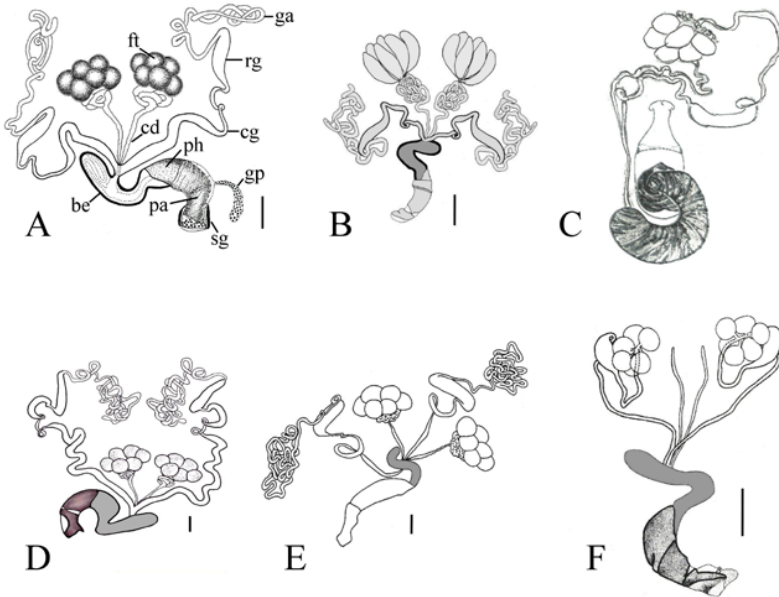


FIGURA 14. Sistemas reproductivos en machos de Scarabaeinae. A: *Canthon indigaceus chevrolati*. Tomado de Pluot-Sigwalt y Martínez 1998. B: *Canthon floridanus* (Brown, 1946). Tomado de Martínez M. *et al.* 2019a. C: *Coprophanæus lancifer*. Tomado de Edmonds 1974. Se ilustra sólo un lado de la genitalia interna. D: *Euoniticellus intermedius*. Tomado de Martínez *et al.* 2019b. E: *Copris armatus*. Tomado de Cruz y Huerta 1998. F: *Digitonthophagus gazella*. Tomado de Benítez y Martínez M. 1982. No se ilustran los 12 folículos testiculares. (be: bulbo eyaculador. cd: conducto deferente. cg: conducto glandular. ft: folículos testiculares. ga: glándulas accesorias. gp: glándula prepucial. pa: parámetros. ph: phalobase. rg: reservorio glandular. sg: *spiculum gastrale*). Escala = 1 mm.

ternini, o elipsoidal alargado como en los Oniticellini (Figura 15). En fresco, a la disección, tienen una coloración que varía según la especie, son blancos en *Copris incertus* y *Euoniticellus intermedius*, amarillos en *Dichotomius* sp., y *Copris laeviceps* Harold, 1869, o naranja en *Canthon i. chevrolati* y *Phanaeus endymion* Harold, 1863 (Martínez y Cruz 1999).

Los folículos presentan una simetría radial con respecto al eje antero-posterior. El germario con las espermatogonias se encuentra en la parte apical del folículo. Los espermatoцитos en diferente etapa de maduración se distribuyen en forma radial alrededor del conducto eferente. Los cistos de espermatoцитos primarios se localizan debajo del germario y hacia la periferia del folículo, los espermatoцитos secundarios y las espermatidas se encuentran hacia la parte anterior. Los cistos con espermatozoides se ubican en el centro del folículo, cerca de la entrada al conducto eferente. Los paquetes de espermatozoides se mantienen unidos por sus cabezas a una célula nutricia grande que mide de 22 a 66 μm de diámetro, según las especies (Benítez y Martínez 1985, Martínez y Cruz 1992) (Figura 12C, D, E).

En los conductos eferentes de los machos maduros de *Canthon i. chevrolati* y *C. c. cyanellus*, se encuentran abundantes paquetes de espermatozoides y células nutricias en proceso de degeneración. En el conducto

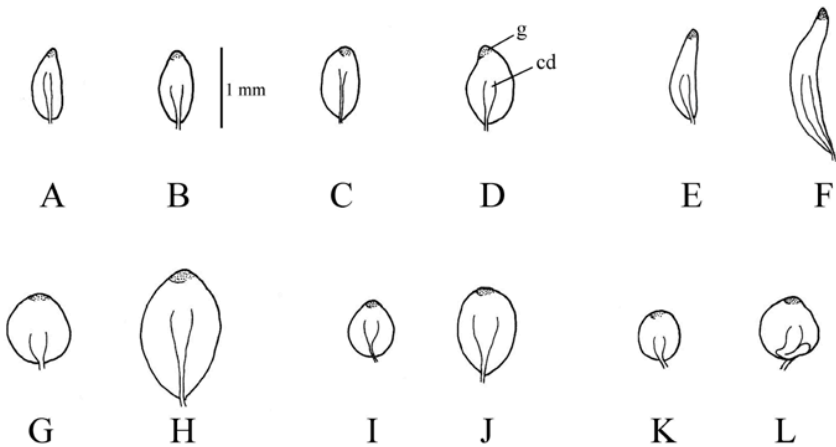


FIGURA 15. Diferentes formas del folículo testicular que se presentan en especies de diferentes tribus de Scarabaeinae. A: *Onthophagus batesi*. B: *Digitonthophagus gazella*. C: *Gromphas lacordairei* Blanchard, 1846. D: *Phanaeus tridens*. E: *Euoniticellus intermedius*. F: *Liatongus rhinocerulus* (Bates, 1889). G: *Copris incertus*. H: *Dichotomius satanas*. I: *Eurysternus mexicanus*. J: *Eurysternus caribaeus*. K: *Canthon indigaceus chevrolati*. L: *Deltochilum pseudoparile* Paulian, 1938. Tomados de Martínez y Cruz 1999. (g: germario. cd: conducto deferente). Escala = 1 mm.

deferente los espermatozoides están dispersos entre gránulos finos de glucógeno (Cruz y Martínez 1992, Pluot-Sigwalt y Martínez 1998).

Los espermatozoides son largos y rectos en la mayoría de las especies (Tabla 11), pero hay otros en forma de ovillo, como en *Coprophanæus telamon* (Harold, 1863), *Gromphas lacordairei* Brullé, 1834, *Dichotomius satanas* (Harold, 1867), *Canthidium moestum* Harold, 1867 y *Ateuchus illæsus* (Harold, 1868) o incluso con forma de zig-zag, como en *Phanæus tridens* Castelnau, 1840 y *Dichotomius carolinus* (L., 1767). Su talla varía entre 90 y 600 μm , aunque los hay de casi 1,000 μm , como en *Onthophagus binodis* (Thunberg, 1818) y *O. taurus* (Schreber, 1759) (Martínez y Cruz 1999, Simons *et al.* 1999).

La reabsorción o degeneración histológica testicular se ha observado en los machos de *Canthon c. cyanellus* que se encontraban cuidando el nido con la hembra, cuando ambos no se alimentaban (Martínez y Benítez 1988), en individuos viejos de *Digitonthophagus gazella* [citado como *Onthophagus gazella*] que se encontraban al final de su etapa reproductiva (Benítez y Martínez 1985), y en individuos viejos al final del cuidado al nido de *Cephalodesmius armiger* Westwood, 1841 (López-Guerrero y Halffter 1991).

Las glándulas accesorias en *Canthon i. chevrolati* son tubulares, se enrollan sobre sí mismas formando un ovillo, son translúcidas y miden aproximadamente 24 mm de longitud. Su secreción es homogénea con gránulos finos (Pluot-Sigwalt y Martínez 1998). Se han descrito también en *C. c. cyanellus* (Martínez y Cruz 1992) y en *Copris incertus* (Cruz y Huerta 1998). En el reservorio glandular las secreciones son abundantes y están formadas por gránulos finos y densos, de naturaleza proteica, y otros gránulos de talla mayor constituidos por polisacáridos como el glucógeno y mucopolisacáridos ácidos, más proteínas con aminoácidos como la tirosina, triptófano, histidina y cisteína, principalmente, gránulos que se encuentran también en el conducto glandular (Cruz y Martínez 1992).

El bulbo eyaculador descrito en *Canthon i. chevrolati* (Pluot-Sigwalt y Martínez 1998) es un órgano con una pared de músculos circulares de 100 μm de espesor, que contiene en su interior el conducto eyaculador al cual desembocan, en su porción anterior, los conductos deferentes y glandulares, y una glándula tubular o ectadenia. La íntima cuticular de la ectadenia forma espinas cortas, finas y son poco abundantes, y sus secreciones, también poco abundantes, están formadas de gránulos de naturaleza proteica, más otros gránulos finos de glucógeno. El conducto eyaculador posee una íntima gruesa, con espículas fuertes y largas que forman una especie de embudo, y desemboca al saco interno que se localiza dentro del edeago (Figura 13B). Este órgano también ha sido descrito en *Coprophanæus lancifer* por Edmonds (1974), quien lo llamó "eyaculatorium" y en *Copris incertus* (Cruz y Huerta 1998).

c. Geotrupidae

En los machos de las especies de Geotrupidae que han sido estudiadas, la anatomía del sistema reproductivo presenta el mismo plan general y no hay vesícula seminal (Figura 16). Cada uno de los dos testículos está rodeado de una fina capa celular y está formado por seis folículos testiculares esféricos. En *Megatrupes cavicollis* (Bates, 1887) los folículos son blanquecinos, tienen una gruesa pared y miden aproximadamente 1 mm de diámetro (Pluot-

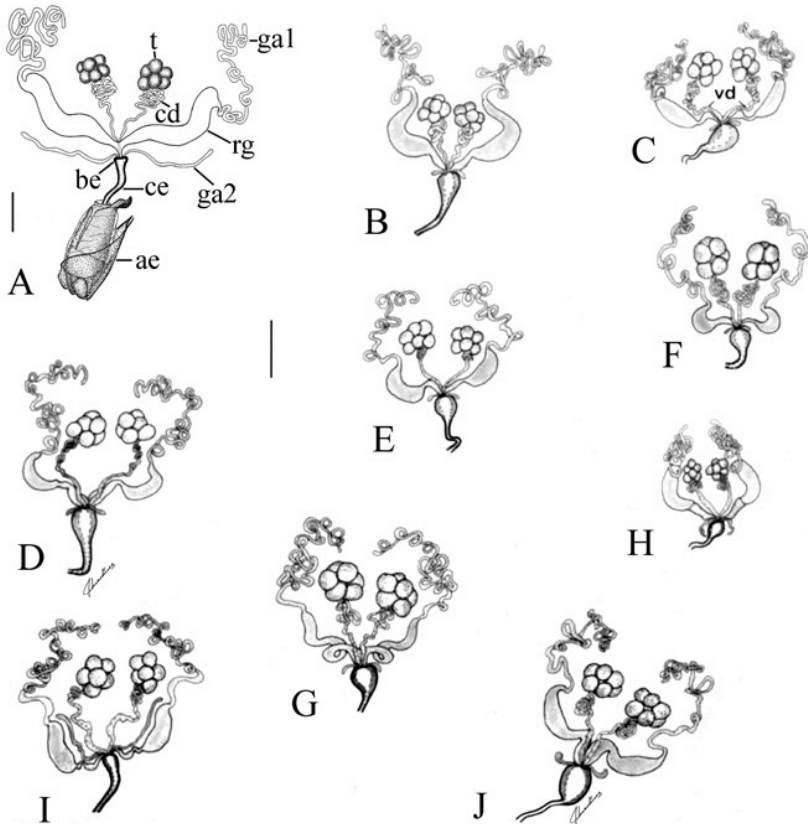


FIGURA 16. Sistemas reproductivos en especies de Geotrupidae. A: *Megatrupes cavicollis*, tomado de Pluot-Sigwalt y Martínez M. 1998. B : *Onthotrupes sobrinus*. C : *Onthotrupes nebularum*. D : *Onthotrupes viridiobscurus*. E : *Onthotrupes herbeus*. F : *Halffterius rufoclavatus*. G : *Haplogeotrupes guatemalensis*. H: *Geohowdenius cnephosus*. I: *Megatrupes fisheri*. J: *Ceratotrupes fronticornis*. Tomados de Martínez y Trotta-Moreu 2010. (ae: edeago. be: bulbo eyaculador. cd: conducto deferente. ce: conducto eyaculador. cg: conducto glandular. ga1: glándula accesoria 1. ga2: glándula accesoria 2. t: testículo).

Sigwalt y Martínez 1998). Los folículos son septados, por lo que los cistos en los diferentes estados de maduración se distribuyen de otra manera a como se observan en Aphodiinae y Scarabaeinae (Figura 12F, G). Los cistos de espermatoцитos primarios se encuentran bajo el germario. En cada septo, en dirección hacia el conducto eferente, se encuentran los cistos de espermatoцитos secundarios, de espermátidas y los paquetes de espermatozoides. En la entrada del conducto eferente se encuentran abundantes paquetes de espermatozoides, cada uno con su célula nutricia (Martínez y Cruz 1999).

Los espermatozoides en Geotrupidae (Tabla 11) son pequeños y miden entre 116 y 166 μm (Martínez y Cruz 1999), sin embargo, en *Lethrus apterus* (Laxmann, 1770) miden 975 μm en promedio (Rosa *et al.* 2019).

El conducto eferente de cada folículo testicular, en *Megatrupes cavicollis*, tiene un diámetro ancho que se va reduciendo hacia la parte posterior del folículo, donde externamente se continúa con el conducto deferente que mide 16 mm de longitud. Dentro del conducto deferente se pueden observar abundantes secreciones formadas por gránulos gruesos con fuerte reacción PAS+, lo que indica un alto contenido de polisacáridos, algunas células cisto en degeneración y abundantes espermatozoides en paquetes (Pluot-Sigwalt y Martínez 1998).

Las glándulas accesorias son dos pares. En *Megatrupes cavicollis* el primer par de glándulas son translúcidas-opalescentes, largas y contorneadas, de 32 mm de largo por 0.3 mm de diámetro. En su interior se observan las secreciones que son abundantes y heterogéneas, con glóbulos basófilos de diferente tamaño y otra secreción fina y granulosa, ligeramente PAS+. El segundo par de glándulas son transparentes y de talla pequeña, de 8 mm de largo por 0.3 mm de diámetro. Las secreciones están formadas por finas partículas ligeramente basófilas (Pluot-Sigwalt y Martínez 1998). Esto se ha observado también en *M. fisheri* (Howden, 1967) que pertenece a la tribu Ceratotrupini. En cambio, en la tribu Geotrupini el segundo par de mesadenias son mucho más cortas, de menos de 2 mm de longitud, como se ha observado en varias especies: *Ceratotrupes fronticornis* (Erichson, 1847), *Geohowdenius cnephosus* (Howden, 1964), *Halfiterius rufoclavatus* (Jekel, 1865), *Haplogeotrupes guatemalensis* (Howden, 1974), *Onthotrupes herbeus* (Jekel, 1865), *O. nebularum* (Howden, 1964), *O. sobrinus* (Jekel 1865) y *O. viridiobscurus* (Jekel, 1865) (Martínez y Trotta-Moreu 2010).

En *Megatrupes cavicollis* los dos conductos deferentes y los cuatro conductos glandulares desembocan en el extremo apical del conducto eyaculador, que corresponde al bulbo eyaculador, muy diferente al observado en Aphodiinae y Scarabaeinae (Figura 13C). El bulbo eyaculador de esta especie mide 0.6 mm de largo por 0.8 mm de diámetro. Su pared está formada de un epitelio de células secretoras altas que se pliega para formar vellosidades

largas que liberan secreciones granuladas, y no tiene íntima cuticular. Este epitelio está revestido de una gruesa capa muscular de 50 a 100 μm de grosor. En su parte posterior se estrecha para desembocar en el conducto eyaculador que es largo, de 8 mm de longitud por 50 μm de diámetro, y desemboca en el saco interno dentro del edeago. La íntima cuticular es lisa, sin procesos espiniformes. El epitelio es delgado y no muestra actividad secretora evidente (Pluot-Sigwalt y Martínez 1998).

d. El espermátóforo

El espermátóforo es elaborado por los machos durante la cópula, así como en muchas especies animales, y su forma y estructura difiere de una a otra (Mann 1984). Está constituido por el fluido seminal, que contiene los espermatozoides y secreciones que los acompañan desde el testículo hasta la cámara genital de la hembra, más las abundantes secreciones de las glándulas accesorias (Davey 1985b).

En Aphodiinae, el espermátóforo sólo se ha descrito en *Cephalocyclus hogei* (Figura 17A). Es una estructura voluminosa que *in vivo* se observa densa, blanquecina y refringente, y ocupa todo el espacio de la cámara genital. En cortes histológicos (Figura 17B) se observa como una gran vesícula limitada por una pared amorfa, que contiene una gran cantidad de secreciones formadas por plaquetas grandes y pequeñas, gránulos, estructuras amorfas y vacuolas entre las secreciones. En el ápice del espermátóforo se encuentra una vesícula mucho más pequeña, orientada hacia la entrada del

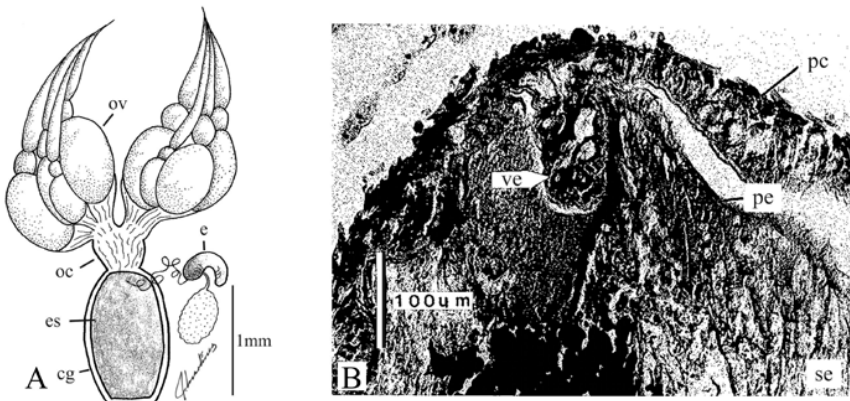


FIGURA 17. Espermátóforo de *Cephalocyclus hogei*. Tomado de Martínez 2003. A: Espermátóforo en la vagina. B: Corte histológico de la parte anterior del espermátóforo. (cg: cámara genital. e: espermateca. es: espermátóforo. ov: ovario. oc: oviducto común. pc: pared de la cámara genital. pe: pared del espermátóforo. se: secreciones del espermátóforo. ve: vesícula del espermátóforo).

conducto espermatecal. Esta vesícula contiene los espermatozoides entre pocas secreciones (Martínez 2003). Aunque no se conoce la naturaleza química y el origen específico de todas las secreciones, no hay duda de que la mayor contribución proviene de las glándulas accesorias, y la menor cantidad del testículo y de los conductos deferentes, como se conoce en muchos insectos (Leopold 1976, Davey 1960).

En Scarabaeinae, el espermatóforo se ha descrito someramente en *Scarabaeus sacer* y *S. semipunctatus* F., 1792 (Heymons 1930), *Canthon c. cyanellus* (Huerta, 1977), *Phanaeus daphnis* (Halffter y López-Guerrero 1977) y *Eurysternus caribaeus* (Halffter *et al.* 1980) (Figura 18A). En *Canthon i. chevrolati* y en *C. c. cyanellus* el espermatóforo *in vivo* es de color blanco-azulado, refringente, muy semejante en ambas especies, y su estructura es vesículo-filamentosa, formada por una vesícula y un filamento muy delgado y largo enrollado sobre ella (Figura 18B, C). En las dos especies de *Canthon*, histológicamente el espermatóforo presenta una pared acelular externa mucilaginosa, formada de fibras entrecruzadas en desorden y con abundantes granulaciones entre ellas, que cubre la vesícula y el filamento

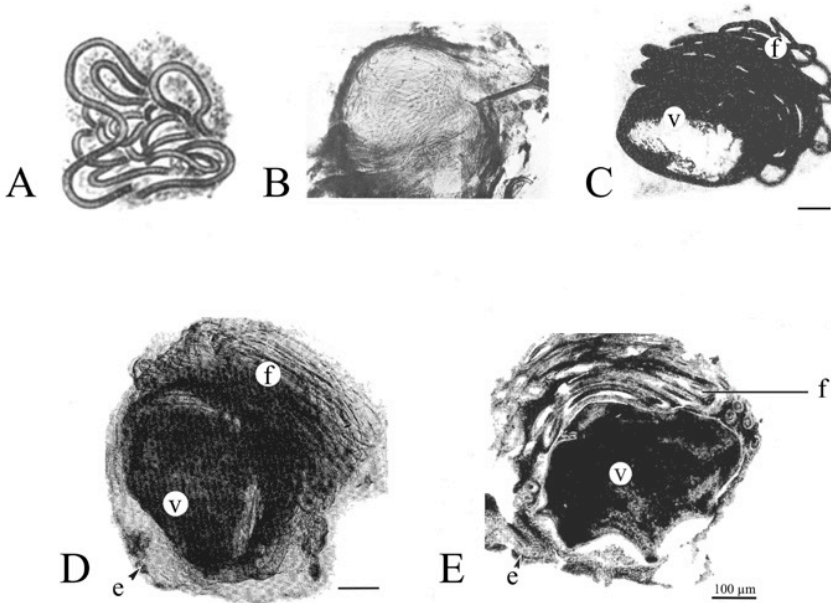


FIGURA 18. Espermatóforos *in toto*. A: *Scarabaeus sacer*, sin escala. Tomado de Heymons 1930. B: *Eurysternus caribaeus*. Tomado de Halffter *et al.* 1980. C: *Canthon indigaceus chevrolati* (Tinción con Feulgen-Verde luz). D: *Canthon c. cyanellus* (Tinción con Feulgen-Verde luz). E: Corte histológico del espermatóforo de *Canthon c. cyanellus* (Tinción con PAS-Hematoxilina). Tomados de Cruz y Martínez 1992 (e: envoltura. f: filamento. v: vesícula seminal)

(Fig. 18D, E). La vesícula mide $450 \times 270 \mu\text{m}$ en *C. i. chevrolati* y $510 \times 330 \mu\text{m}$ en *C. c. cyanellus*, mientras que el filamento mide aproximadamente 6 a 7 mm de longitud. La vesícula pequeña contiene abundantes secreciones y espermatozoides dispersos, y en el filamento se encuentran muy pocas secreciones y espermatozoides que están orientados longitudinalmente (Cruz y Martínez 1992).

El análisis histoquímico del espermátóforo, en las dos especies de *Canthon*, demostró que las fibras de la pared externa son de naturaleza proteica y los gránulos contienen glucógeno y mucopolisacáridos ácidos. Las secreciones de la vesícula y del filamento están formadas por abundantes proteínas con aminoácidos como la tirosina y la histidina, mucopolisacáridos ácidos, glucógeno, mucoproteínas y glucoproteínas. La mayor cantidad de estos componentes provienen de las glándulas accesorias y, en menor cantidad, del conducto eferente y de la ectadenia del bulbo eyaculador. El fluido seminal que acompaña a los espermatozoides proviene de los conductos deferentes (Cruz y Martínez 1992).

En Geotrupidae el espermátóforo no se ha descrito en ninguna especie.

e. Efecto del espermátóforo sobre la maduración ovárica y el comportamiento

En varias especies de Scarabaeinae se ha mencionado que la cópula desencadena la oviposición, por ejemplo, en *Phanaeus* MacLeay, 1819 (Halffter y López-Guerrero 1977) y en varias especies de *Copris* (Huerta *et al.* 1981, Anduaga y Huerta 1983, Klemperer 1982b, 1986, Anduaga *et al.* 1987).

Martínez y Cruz (1990) estudiaron la influencia que tiene la cópula sobre las hembras de *Canthon i. chevrolati* criadas en condiciones ambientales controladas. Las hembras que estuvieron en presencia de un macho desde la emergencia, a los diez días de edad presentaron el primer ovocito basal de $0.9 \pm 0.8 \text{ mm}$ ($n=8$). Después de la primera cópula, que ocurre entre los 20 y 30 días después de la emergencia, los ovocitos basales en vitelogénesis midieron $2.9 \pm 1.0 \text{ mm}$ ($n=11$), y entre los 40 y 45 días los ovocitos maduros, justo antes de ser ovipositados, midieron $4.0 \pm 1.1 \text{ mm}$. La primera oviposición ocurrió entre los 30 y 40 días, aproximadamente, 10 días después de la primera cópula. Las pocas hembras que no fueron inseminadas no maduraron el ovario y no ovipositaron. Las hembras que fueron inseminadas y separadas del macho presentaron un desarrollo normal del ovario, semejante al de las hembras que estuvieron siempre en pareja. Estas hembras, en ausencia del macho, continuaron oviponiendo y nidificando. En cambio, las hembras que permanecieron solas desde la emergencia no tuvieron un desarrollo normal del ovario, a los 40-45 días de edad tenían el ovario inmaduro

con el ovocito basal de 1.6 ± 2.0 mm ($n=4$), la vitelogénesis no se llevó a cabo, no se presentó oviposición ni nidificación, y redujeron la actividad de alimentación y de rodaje de bolas. Estas hembras reabsorbieron los ovocitos a tal grado que, a los 60-70 días de edad, el ovario mostraba la apariencia del de una hembra recién emergida sin ovocitos. En las hembras vírgenes, la longevidad se redujo a 40-90 días, mientras que las hembras inseminadas vivieron aproximadamente 250 días.

De la misma forma, en *Canthon c. cyanellus*, cuando las hembras fueron inseminadas normalmente se desencadenó la maduración del ovario, la oviposición y el comportamiento de nidificación. En las hembras vírgenes el ovocito basal decreció con la edad hasta reabsorberse. En cambio, en las hembras vírgenes que recibieron experimentalmente el trasplante de las secreciones de las mesadenias en la cavidad abdominal, sólo se inició la maduración ovárica, el ovocito basal creció más que en las hembras vírgenes, pero no terminó su maduración y no se presentó la oviposición ni la nidificación. Probablemente, otras sustancias provenientes del conducto deferente o de la ectadenia son necesarias para la maduración final del ovocito y la nidificación (Cruz y Martínez 1998).

En *Copris incertus*, se conoce que las hembras de 40 días de edad que no tuvieron contacto con el macho desde la emergencia, y las hembras inseminadas de la misma edad, presentaron el primer ovocito basal de un tamaño semejante. En las hembras que fueron inseminadas, de 50 días de edad, el tamaño del primer ovocito basal fue más grande que en las hembras vírgenes de la misma edad, y a los 60 días la diferencia fue significativa ($F[1,5]=6.75$; $P<0.05$). En las hembras que no fueron inseminadas, la vitelogénesis se detuvo, los ovocitos no maduraron, no hubo oviposición y todos los ovocitos fueron reabsorbidos. De alguna manera, el espermátforo depositado durante la primera cópula, además de aportar los espermatozoides, induce la maduración del ovario (Martínez *et al.* 1996).

En el brúquido *Acanthoscelides obtectus* Say, 1831, Huignard *et al.* (1977) aislaron del espermátforo una sustancia llamada paragonial A, que inyectada a bajas concentraciones en el abdomen de las hembras vírgenes estimuló la ovogénesis, pero a concentraciones más altas fue tóxica. La sustancia paragonial B, a 2-3 días después de la inyección tuvo un efecto tóxico, inhibió la ovogénesis a concentraciones bajas y a concentraciones más altas causó la muerte de la mayoría de las hembras. Estas sustancias paragoniales desaparecieron del espermátforo después del apareamiento. Por otro lado, los extractos acuosos de espermátforos obtenidos seis horas después del apareamiento, no estimularon la ovogénesis y no tuvieron ningún efecto tóxico. La naturaleza química de estas dos fracciones no fue determinada (Huignard 1984).

En otras especies de insectos, principalmente de Diptera, se ha demostrado que las secreciones de las glándulas accesorias contienen una variedad de moléculas bioactivas que además de mejorar las posibilidades del macho para engendrar la descendencia, en la hembra inducen la receptividad o la detienen para evitar más cópulas, facilitan el almacenamiento de los espermatozoides y aseguran que el óvulo sea fertilizado. También estimulan el aumento del número y la tasa de desarrollo del huevo, así como la ovulación y/o la oviposición. Las sustancias antimicrobianas que contienen, aseguran que la hembra sea inseminada en un ambiente estéril durante la transferencia del espermátforo o del eyaculado en las especies que no forman espermátforo. Las secreciones de estas glándulas contienen generalmente polisacáridos libres o formando complejos con proteínas, algunos lípidos unidos a proteínas y pequeñas cantidades de aminoácidos y aminos. También se pueden encontrar, en algunas especies, ácido úrico, prostaglandinas, hormonas juveniles y varios compuestos tóxicos que sirven para proteger los huevos. Los principales componentes, tanto en cantidad como en importancia como moduladores de la actividad reproductiva de la hembra, son las proteínas (Gillott 2003).

Muchas de estas proteínas inducen numerosos cambios fisiológicos y de comportamiento en ambos sexos. En los machos inducen la capacitación de los espermatozoides, la competencia espermática y la fertilización. Las hembras se benefician con la estimulación de los procesos fisiológicos reproductivos, con la fertilización, con alimentos, factores inmunoestimulantes y antibióticos (Poiani 2006). Los avances tecnológicos sobre la transcripción y la identificación de estas proteínas han aumentado la información sobre estas proteínas y su función, pero aún quedan muchas preguntas que resolver (Ávila *et al.* 2011).

3. CONCLUSIONES

El número de ovariolas por ovario en Aphodiinae es comúnmente de cuatro a siete, y en Geotrupidae es de seis en todas las especies, mientras que en Scarabaeinae se presenta un solo ovario con una ovariola. La extrema reducción en el ovario de esta subfamilia está en relación con el complejo comportamiento de nidificación, la disminución en la fecundidad, el número de huevos ovipuestos y con el incremento de la supervivencia de las crías (Halffter y Edmonds 1982, Cambefort y Hanski 1991, Klemperer 1983).

Los machos de Aphodiinae presentan dos testículos, cada uno con cinco, seis o siete folículos testiculares, y su número varía según la especie, además, todos pueden tener el mismo tamaño o hay dos pequeños y los otros

grandes dependiendo de la especie. En cambio, en Scarabaeinae y Geotrupidae el número de folículos testiculares es siempre de seis en cada testículo, excepto en *Digitonthophagus gazella*.

El espermátforo, además de los espermatozoides y el fluido seminal, contiene una gran cantidad de secreciones provenientes principalmente de las glándulas accesorias. Estas secreciones están formadas por una variedad de sustancias bioactivas que inducen diversos procesos fisiológicos y comportamentales en los machos y las hembras desde el momento de la cópula.

Las diferencias y semejanzas observadas en la anatomía del sistema reproductor de las hembras y los machos confirman las afinidades estrechas entre Aphodiinae y Scarabaeinae, y no sugieren ningún parentesco cercano entre estas dos subfamilias y Geotrupidae.

Bibliografía

- Anduaga, S., Halffter, G. & Huerta, C. 1987. Adaptaciones ecológicas de la reproducción en *Copris* (Coleoptera: Scarabaeidae, Scarabaeinae). *Bolletino del Museo Regionale di Scienze Naturali-Torino*, 5(1), 45-65.
- Anduaga, S. & Huerta, C. 1983. Factores que inducen la reabsorción ovárica en *Copris armatus* Harold (Coleoptera, Scarabaeidae, Scarabaeinae). *Folia Entomológica Mexicana*, 56, 53-73.
- Arellano, L., Castillo-Guevara, C., Huerta, C., Germán-García, A. & Lara, C. 2017. Nesting biology and life history of the dung beetle *Onthophagus lecontei* (Coleoptera: Scarabaeinae). *Animal Biology*, 67, 41-52.
- Arriaga-Jiménez, A., Moctezuma, V., Rossini, M., Zunino, M. & Halffter, G. 2016. A new species of *Onthophagus* (Scarabaeoidea: Scarabaeinae) from the Mexican Transition Zone, with remarks on its relationships and distribution. *Zootaxa*, 4072(1), 135-143.
- Ávila, F. W., Sirot, L. K., LaFlamme, B. A., Rubinstein, C. D. & Wolfner, M. F. 2011. Insect Seminal Fluid Proteins: Identification and Function. *Annual Review of Entomology*, 56, 21-40.
- Bang, H. S., Mah, Y. I., Hwang, S. J. & Kim, J. I. 2000. Ecological characteristics of the dung beetle *Copris tripartitus* Waterhouse (Coleoptera: Scarabaeinae) in indoor rearing. *Korean Journal of Entomology*, 30, 85-89.
- Bang, H. S., Kwon, O. S., Hwang, S. J. & Mah, Y. I. 2004. Developmental biology and phenology of a Korean native dung beetle *Copris ochus* (Motschulsky) (Coleoptera: Scarabaeidae). *The Coleopterists Bulletin*, 58(4), 522-533.
- Barbero, E. & Palestrini, C. 1995. *Aphodius (Copriformus) scrutator*. Descrizione della larva e note di biologia riproduttiva (Coleoptera, Scarabaeoidea, Aphodiidae). *Fragmenta Entomologica*, 26(2), 341-352.
- Barbero, E., Palestrini, C. & Zunino, M. 1991. Filogenesi, bigeografia e sistematica generica dei Sisyphini (Coleoptera: Scarabaeidae). *Atti XVI Congresso nazionale italiano di Entomologia. Bar-Martina Franca (Ta)*, 837-844.
- Bell, W. J. & Bohm, M. K. 1975. Oosorption in Insects. *Biological Reviews*, 50, 373-386.

- Benítez, F. J. & Martínez, M. I. 1982. Aparato reproductor, histología de testículo y neurosecreción en *O. gazella* y *C. cyanellus* (Coleoptera, Scarabaeinae). *Actas de VIII Congreso Latinoamericano de Zoología*, 2, 1049-1060.
- Benítez, J. del C. & Martínez M. I. 1985. Evolución histológica testicular durante el ciclo reproductor de *Onthophagus gazella* Fabricius y *Canthon cyanellus* LeConte (Coleoptera: Scarabaeinae). *Folia Entomológica Mexicana*, 64, 33-40.
- Blume, R. R. & Aga, A. 1975. *Onthophagus gazella*: Mass rearing and laboratory biology. *Environmental Entomology*, 4, 735-736.
- Blume, R. R. & Aga, A. 1976. *Phanaeus difformis* LeConte (Coleoptera: Scarabaeidae): Clarification of published descriptions, notes on biology, and distribution in Texas. *The Coleopterists Bulletin*, 30, 199-206.
- Bonhag, P. 1958. Ovarian structure and vitellogenesis in Insects. *Annual Review of Entomology*, 3, 137-180.
- Bordas, L. 1900. Recherches sur les organes reproducteurs mâles des Coléoptères. *Annales des Sciences Naturelles, Zoologie et Biologie Animale*, 11, 283-448.
- Borghesio, L. & Palestini, C. 2002. Reproductive behaviour and larval development in *Agrilinus rufus* (Moll, 1792) (Coleoptera: Scarabaeoidea: Aphodidae). *Elytron*, 16, 75-81.
- Bornemissza, G. F. 1976. The Australian dung beetle project: 1965-1975. *Australian Meat Research Committee Review*, 30(4), 1-30.
- Bovo, B. & Zunino, M. 1983. Nuovi generi di Geotrupini (Coleoptera, Scarabaeoidea; Geotrupidae) asiatici. *Bolletino di Museo Regionale di Scienze Naturali-Torino*, 1(2), 397-416.
- Brussaard, L. 1983. Reproductive behaviour and development of the dung beetle *Typhaeus typhoeus* (Coleoptera, Geotrupinae). *Tijdschrift voor Entomologie*, 126(10), 203-231.
- Büning, J. 1979a. The trophic tissue of telotrophic ovarioles in polyphage Coleoptera. *Zoomorphologie*, 93, 33-50.
- Büning, J. 1979b. The telotrophic nature of ovarioles of polyphage Coleoptera. *Zoomorphologie*, 93, 51-57.
- Cambefort, Y. 1984. Etude écologique des Coléoptères Scarabaeidae de Côte d'Ivoire. *Ecole Normale Supérieure, Travaux des chercheurs de la station de Lamto*, 3, 1-294 +12. 7288-0099-5, hal-01374057.
- Cambefort, Y. & Hanski, I. 1991. Dung Beetle Population Biology. Pp. 36-50. In: Hanski, I. & Cambefort, Y. (Eds.). *Dung Beetle Ecology*. Princeton University Press. Princeton, Nueva Jersey, EUA.
- Christensen, C. M. & Dobson, R. C. 1977. Biological studies on *Aphodius fimetarius* (L.) (Coleoptera, Scarabaeidae). *Journal of the Kansas Entomological Society*, 50, 129-134.
- Cristóvão, J. P. & Vaz de Mello, F. Z. 2021. The terminalia of the superfamily Scarabaeoidea (Coleoptera): specific glossary, dissecting methodology, techniques and previously unrecorded sexual dimorphism in some difficult groups. *Zoological Journal of the Linnean Society*, 191(4), 1001-1043.
- Crovetti, A. 1971. Ricerche eco-etologiche su *Typhoeus (Chelotrupes) hiostius* gene (Coleoptera, Geotrupidae). *Annali della facoltà di agraria dell'Università di Sassari*, 19, 1-71.

- Cruz, R. M. & Huerta C. 1998. Comportamiento y actividad reproductora de los machos de *Copris incertus* Say (Coleoptera Scarabaeidae: Scarabaeinae). *Acta Zoológica Mexicana (nueva serie)*, 74, 163-173.
- Cruz, R. M. & Martínez, M. I. 1992. Estructura y formación del espermatóforo en *Canthon Hoffmannsegg* (Coleoptera: Scarabaeidae). *Elytron*, 6, 119-131.
- Cruz, R. M., Martínez, M. I. & Alvarado, M. O. 2002. Population and reproductive features of *Aphodius (Trichaphodius) opisthius* Bates and *Cephalocyclus hoguei* Bates (Coleoptera, Aphodiidae: Aphodiinae). *The Coleopterists Bulletin*, 56(2), 221-235.
- Davey, K. G. 1960. The evolution of spermatophores in insects. *Proceedings of the Royal Entomological Society of London*, 35, 107-113.
- Davey, K. G. 1985a. The Female Reproductive Tract. Pp. 15-36. In: Kerkut, G. A. & Gilbert, L. I. (Eds.). *Comprehensive insect physiology, biochemistry and pharmacology*. Pergamon Press. Oxford, Inglaterra.
- Davey, K. G. 1985b. The Male Reproductive Tract. Pp. 1-14. In: Kerkut, G. A. & Gilbert, L. I. (Eds.). *Comprehensive insect physiology, biochemistry and pharmacology*. Pergamon Press. Oxford, Inglaterra.
- Davis, A. L. V. 1977. *The endocoprid dung beetles of southern Africa (Coleoptera: Scarabaeidae)*. MSc Thesis. Rhodes University. Grahamstown, South Africa. 140 pp.
- Davis, A. L. V. 1989. Nesting of Afrotropical *Oniticellus* (Coleoptera: Scarabaeidae) and its evolutionary trend from soil to dung. *Ecological Entomology*, 14, 11-21.
- Dellacasa, G., Bordat, P. & Dellacasa, M. 2001. A revisional essay of world genus-group taxa of Aphodiinae (Coleoptera Aphodiidae). *Memorie della Societa Entomologica Italiana*, 79, 1-482.
- Dupuis, F. 2005. L'abdomen et les genitalia des femelles de coléoptères Scarabaeoidea (Insecta, Coleoptera). *Zoosystema*, 27 (4), 733-823.
- Edmonds, W. D. 1974. Internal anatomy of *Coprophanaeus lancifer* (L.) (Coleoptera: Scarabaeidae). *International Journal of Insect Morphology and Embryology*, 3(2), 257-272.
- Edmonds, W. D. 1979. A new species of *Phanaeus* from Mexico (Coleoptera: Scarabaeidae). *Pan-Pacific Entomologist*, 55, 99-105.
- Edwards, P. B. 1986. Development and larval diapause in the southern African dung beetle *Onitis caffer* Boheman (Coleoptera, Scarabaeidae). *Bulletin of Entomological Research*, 76, 109-117.
- Edwards, P. B. 1988. Field ecology of a brood-caring dung beetle *Kheper nigroaeneus*: Habitat predictability and life history strategy. *Oecologia*, 75, 527-534.
- Edwards, P. B. & Aschenborn, H. H. 1989. Maternal care of a single offspring in the dung beetle *Kheper nigroaeneus*: the consequences of extreme parental investment. *Journal of Natural History*, 23(1), 17-27.
- Fabre, J. H. 1887. *Souvenirs entomologiques*, V. Paris, Librairie Delagrave. Pp. 103-150.
- Frantsevich, L., Govardovski, V., Gribakin, F., Nikolajev, G., Pichka, V., Polanovsky, A., Shevchenko, V. & Zolotov, V. 1977. Astroorientation in *Lethrus* (Coleoptera, Scarabaeidae). *Journal of Comparative Physiology*, 121, 253-271.

- Fremlin, M. 2017. Single mothers: Minotaur beetle females *Typhaeus typhoeus* (L.) (Coleoptera: Geotrupidae) nest on their own. *Bulletin of the Amateur Entomologists' Society*, 76(525), 87-95.
- Gaikwad, A. R. & Bhawane, G. P. 2013. Study of Nidification Behavior in Three Dung Beetle Species (Scarabaeidae: Scarabaeinae) From South-Western Maharashtra, India. *International Journal of Science and Research*, 4(9), 1538-1542.
- Gaikwad, A. R. & Bhawane, G. P. 2016. Observation on life cycle and nesting behavior of dung beetle *Onthophagus catta* (Fabricius). *International Journal of Zoology Studies*, 1(7), 9-13.
- García-González, F. & Simmons, L. W. 2007. Short sperm confer higher competitive fertilization success. *Evolution*, 61(4), 816-824. DOI: 10.1111/j.1558-5646.2007.00084.x.
- Gasca-Álvarez, H. J., Zunino, M. & Deloya, C. 2018. The ninth brachypterous *Onthophagus* Latreille (Coleoptera: Scarabaeidae: Scarabaeinae) of the world: a new species from Mexico. *Journal of Natural History*, 52(33-34), 2121-2132. DOI: 10.1080/00222933.2018.1515382.
- Gillott, C. 2003. Male accessory gland secretions: modulators of female reproductive physiology and behavior. *The Annual Review of Entomology*, 48, 163-84.
- Gittings, T. & Giller, P. S. 1997. Life history traits and resource utilization in an assemblage of north temperate *Aphodius* dung beetles (Coleoptera: Scarabaeidae). *Ecography*, 20(1), 55-66.
- González-Vainer, P. & Morelli, E. 1999. Phenology and biology of the dung beetle *Onthophagus hirculus* Mannerheim (Coleoptera: Scarabaeidae). *The Coleopterists Bulletin*, 53(4), 303-309.
- Halffter, G. & Edmonds, W. D. 1982. *The nesting behavior of dung beetles (Scarabaeinae). An ecological and evolutive approach*. Instituto de Ecología. México, D.F. Pp 1-176.
- Halffter, G. & López-Guerrero, Y. 1977. Development of the ovary and mating behavior in *Phanaeus*. *Annals of the Entomological Society of America*, 70(2), 203-213.
- Halffter, G. & Matthews, E. G. 1966. The Natural History of dung beetles of the subfamily Scarabaeinae (Coleoptera: Scarabaeidae). *Folia Entomológica Mexicana*, 12-14, 1-312.
- Halffter, G., Halffter, V. & Huerta, C. 1980. Mating and nesting behavior of *Eurysternus* (Coleoptera: Scarabaeinae). *Quaestiones Entomologicae*, 16, 599-620.
- Halffter, G., Halffter, V. & Huerta, C. 1983. Comportement sexuel et nidification chez *Canthon cyanellus cyanellus* LeConte [Col. Scarabaeidae]. *Bulletin de la Société entomologique de France*, 88(7), 585-594.
- Halffter, G., Huerta, C., Ribeiro Sarges, R. & Díaz, A. 2013. A reversal to a two-ovaries state in Scarabaeinae (Coleoptera: Scarabaeidae). *The Coleopterists Bulletin*, 67(2), 94-96.
- Halffter, V., López-Guerrero, Y. & Halffter, G. 1985. Nesting and ovarian development in *Geotrupes cavicollis* Bates (Coleoptera: Scarabaeidae). *Acta Zoológica Mexicana (nueva serie)*, 7, 1-28.
- Heymons, R. 1930. Über die morphologie des Weiblichen geschlechtsapparats der Gattung *Scarabaeus* L. *Zeitschrift für Morphologie und Ökologie der Tiere*, 18, 538-574.

- Holter, P. 1979. Abundance and reproductive strategy of the dung beetle *Aphodius rufipes* (L.) (Scarabaeidae). *Ecological Entomology*, 4, 317-326.
- Horgan, F. G. 2001. Burial of bovine dung by coprophagous beetles (Coleoptera: Scarabaeidae) from horse and cow grazing sites in El Salvador. *European Journal of Soil Biology*, 37, 103-111.
- Houston, T. F. 2011. Egg gigantism in some Australian earth-borer beetles (Coleoptera: Geotrupidae: Bolboceratinae) and its apparent association with reduction or elimination of larval feeding. *Australian Journal of Entomology*, 50, 164-173.
- Houston, T. F. 2016. Brood cells, life-cycle stages and development of some earth-borer beetles in the genera *Bolborhachium*, *Blackburnium* and *Bolboleaus* (Coleoptera: Geotrupinae), with notes on captive rearing and a discussion of larval diet. *Austral Entomology*, 55, 49-62.
- Huerta, C. 1977. Espermatóforo de *Canthon cyanellus cyanellus*. *Folia Entomológica Mexicana*, 38, 13-16.
- Huerta, C. 1997. *Comportamiento subsocial en dos géneros de escarabajos (Insecta: Coleoptera): Etología y Ecología*. Tesis Doctoral. Escuela Nacional de Ciencias Biológicas, IPN. México. 128 pp.
- Huerta, C., Anduaga, S. & Halffter, G. 1981. Relaciones entre nidificación y ovario en *Copris* (Coleoptera, Scarabaeidae, Scarabaeinae). *Folia Entomológica Mexicana*, 47, 139-170.
- Huerta, C. & Bang, H. S. 2004. Fecundity and offspring survival of *Copris tripartitus* Waterhouse (Coleoptera, Scarabaeidae: Scarabaeinae) under laboratory rearing conditions. *The Coleopterists Bulletin*, 58(4), 501-507. DOI: 10.1649/638.
- Huerta, C. & García-Hernández, M. 2013. Nesting behavior of *Onthophagus incensus* Say, 1835 (Coleoptera: Scarabaeidae: Scarabaeinae). *The Coleopterists Bulletin*, 67(2), 161-166.
- Huignard, J. 1984. Transfert, importance physiologique et spécificité des sécrétions mâles chez les femelles d'*Acanthoscelides obtectus* [Col. Bruchidae]. *Bulletin de la Société entomologique de France*, 89(5), 953-962.
- Huignard, J., Quesneau-Thierry, A. & Barbier, M. 1977. Isolement, action biologique et évolution des substances paragoniales contenues dans le spermatophore d'*Acanthoscelides obtectus* (Coléoptère). *Journal of Insect Physiology*, 23, 351-357.
- Hunter, J. S., Fincher, G. T. & Sheppard, D. C. 1996. Observations on the life history of *Onthophagus depressus* (Coleoptera: Scarabaeidae). *Journal of Entomological Science*, 31(1), 63-71.
- Joaqui, T., Moctezuma, V., Sánchez-Huerta, J. L. & Escobar, F. 2019. The *Onthophagus fuscus* (Coleoptera: Scarabaeidae) species complex: an update and the description of a new species. *Zootaxa*, 4555(2), 151-186.
- Kirk, A. A. & Feehan, J. E. 1984. Method for increased production of eggs of *Copris hispanus* L. and *Copris lunaris* L. (Coleoptera: Scarabaeidae). *Journal of the Australian Entomological Society*, 23, 239-294.
- Kingston, T. J. & Coe, M. 1977. The biology of a giant dung beetle (*Heliocopris dilloni*) (Coleoptera, Scarabaeidae). *Journal of Zoology*, 181, 243-263.
- Klemperer, H. G. 1979. An analysis of the nesting behaviour of *Geotrupes spiniger* Marsham (Coleoptera, Scarabaeidae). *Ecological Entomology*, 4, 133-150.

- Klemperer, H. G. 1982a. Normal and atypical nesting behaviour of *Copris lunaris* (L.): comparison with related species (Coleoptera, Scarabaeidae). *Ecological Entomology*, 7(1), 69-83.
- Klemperer, H. G. 1982b. Parental behaviour in *Copris lunaris* (Coleoptera, Scarabaeidae): care and defense of brood balls and nest. *Ecological Entomology*, 7(2), 155-167.
- Klemperer, H. G. 1982c. Nest construction and larval behavior of *Onitits belial* and *Onitits ion* (Coleoptera, Scarabaeidae). *Ecological Entomology*, 7, 291-297.
- Klemperer, H. G. 1983. Subsocial behaviour in *Oniticellus cinctus* (Coleoptera, Scarabaeidae): Effect of the brood on parental care and oviposition. *Physiological Entomology*, 8, 393-402.
- Klemperer, H. G. 1984. Nest construction, fighting, and larval behaviour in geotrupine dung beetle, *Ceratophyus hoffmannseggii* (Coleoptera: Scarabaeidae). *Journal of Zoology*, 204(1), 119-127.
- Klemperer, H. G. 1986. Life history and parental behaviour of a dung beetle from neotropical rainforest, *Copris laeviceps* (Coleoptera, Scarabaeidae). *Journal of Zoology*, 209(3), 319-326.
- Klemperer, H. G. & Lumaret, J.-P. 1985. Life cycle and behaviour of the flightless beetles *Thorectes sericeus* Jeckel, *T. albarracinus* Wagner and *T. laevigatus cobosi* Baraud (Col. Geotrupidae). *Annales de la Société Entomologique de France*, 21(4), 425-431.
- Kuijten, P., 1960. Verhaltensbeobachtungen am Dreihornmistkäfer (*Typhoeus typhoeus* L., Col. Scarab.). *Entomologische Zeitschrift*, 70, 223-233.
- Leopold, R. A. 1976. The role of male accessory glands in insect reproduction. *Annual Review of Entomology*, 21, 199-221.
- Lindquist, A. W. 1933. Amounts of dung buried and soil excavated by certain Coprini (Scarabaeidae). *Journal of the Kansas Entomological Society*, 6(4), 109-125.
- López-Guerrero, Y. 1995. Development and histology of the ovary in *Cephalodesmius armiger* Westwood (Coleoptera: Scarabaeidae, Scarabaeinae). *The Coleopterists Bulletin*, 49(4), 332-342.
- López-Guerrero, Y. & Blume, R. R. 1983. *Onthophagus gazella* F. (Coleoptera: Scarabaeidae, Scarabaeinae) Microstructure of the Ovary from Pupal Stage to Maturation of the First Egg. *Environmental Entomology*, 12(1), 117-123.
- López-Guerrero, Y. & Halffter, G. 2000. Evolution of the spermatheca in the Scarabaeoidea (Coleoptera). *Fragmenta Entomologica*, 32(2), 225-285.
- López-Guerrero, Y. & Halffter, V. 1991. Degeneración testicular en *Cephalodesmius armiger* Westwood durante la época de cuidado al nido (Coleoptera: Scarabaeidae: Scarabaeinae). *Elytron*, 5, 63-70
- Lumaret, J.-P. 1975. Étude des conditions de ponte et de développement larvaire d'*Aphodius (Agrilinus) constans* Dft. (Coléoptères Scarabaeidae) dans la nature et au laboratoire. *Vie et Milieu*, 25, 267-282.
- Lumaret, J.-P. & Cambefort, Y. 1980. Description des larves et observations biologiques sur deux espèces du genre *Drepanocerus* Kirby (Col. Scarabaeidae). *Annales de la Société entomologique de France*, 16(3), 381-388.
- Marchisio, R. & Zunino, M. 2012. El genere *Copris* Müller. Tassonomia, filogenesi e note di zoogeografia. *World Biodiversity Association, Verona, Monografia 2*, 1-173.

- Mann, T. 1984. Spermatophores: development, structure, biochemical attribute and role in the transfer of spermatozoa. *Zoophysiology*, 15, 1-217.
- Martínez, M. I. 1991. *Activité reproductrice et ses contrôles chez le mâle et la femelle de Canthon indigaceus chevrolati et C. cyanellus cyanellus* (Coléoptères, Scarabaeinae). Thèse de doctorat, Université de Paris VI (Pierre et Marie Curie). France. 169 pp.
- Martínez, M. I. 1992. Données comparatives sur l'activité reproductrice chez *Canthon indigaceus chevrolati* Harold et *Canthon cyanellus cyanellus* LeConte (Coleoptera, Scarabaeidae). *Annales de la Société entomologique de France*, 28(4), 397-408.
- Martínez, M. I. 2001. La biología reproductiva en Aphodiidae (Coleoptera Scarabaeoidea): síntesis de datos conocidos. *Bolletino della Società Entomologica Italiana*, 133(2), 113-130.
- Martínez, M. I. 2003. Spermatophore in Aphodiinae (Coleoptera Scarabaeidae). *Proceedings of the Entomological Society of Washington*, 105(4), 982-989.
- Martínez, M. I. 2005. Abundancias poblacionales y ciclos reproductivos de tres especies de escarabajos estercoleros (Coleoptera, Aphodiinae: Aphodiini) del Volcán Cofre de Perote, Veracruz, México. *Folia Entomológica Mexicana*, 44(1), 27-36.
- Martínez, M. I. 2008. Bionomía del escarabajo estercolero *Planolinellus vittatus* (Say, 1825) (Coleoptera: Aphodiinae) en el Volcán Cofre de Perote, Veracruz, México. *Dugesiana*, 15(2), 131-140.
- Martínez, M. I. & Alvarado, M. O. 2001. Comportamiento de oviposición en *Aphodius (Trichaphodius) opisthius* Bates 1887 (Coleoptera Scarabaeoidea: Aphodiidae). *Elytron*, 15, 73-78.
- Martínez, M. I. & Benítez, J. del C. 1988. Degeneración testicular en *Canthon cyanellus cyanellus* LeConte (Coleoptera, Scarabaeinae). *Anales de la Escuela Nacional de Ciencias Biológicas. México*, 32, 83-90.
- Martínez, M. I. & Caussanel, C. 1984. Modifications de la *pars intercerebralis, corpora allata*, gonades et comportement reproducteur chez *Canthon cyanellus* (Coleoptera, Scarabaeinae). *Comptes Rendus de l'Académie des Sciences de Paris*, 299, série III, 14, 597-602.
- Martínez, M. I. & Cruz, R. M. 1990. Cópula, función ovárica y nidificación en dos especies del género *Canthon* Hoffmannsegg (Coleoptera, Scarabaeinae). *Elytron*, 4, 161-169.
- Martínez, M. I. & Cruz, R. M. 1992. L'activité de l'appareil reproducteur mâle pendant la vie imaginale chez deux espèces de *Canthon* (Coleoptera: Scarabaeinae). *Acta Zoológica Mexicana (nueva serie)*, 49, 1-22.
- Martínez, M. I. & Cruz, R. M. 1998. The abnormal presence of two ovaries in a *Canthon cyanellus cyanellus* female (Coleoptera Scarabaeidae: Scarabaeinae). *Proceedings of the Entomological Society of Washington*, 100(2), 269-274.
- Martínez, M. I. & Cruz, R. M. 1999. Comparative morphological analysis of testis follicles in dung beetles (Coleoptera Scarabaeidae: Scarabaeinae, Aphodiinae, Geotrupinae). *Proceedings of the Entomological Society of Washington*, 101(4), 804-815.
- Martínez, M. I. & Montes de Oca, E. 1988. Comportamiento, ovario y centros neuroendocrinos en hembras de dos especies de *Canthon* (Coleoptera: Scarabaeinae). *Folia Entomológica Mexicana*, 75, 33-46.

- Martínez, M. I. & Suárez, M. T. 2006. Phenology, trophic preferences, and reproductive activity in some dung-inhabiting beetles (Coleoptera: Scarabaeoidea) in El Llano de las Flores, Oaxaca, México. *Proceedings of the Entomological Society of Washington*, 108(4), 774-784.
- Martínez, M. I. & Suárez, L. T. 2012. El ciclo reproductivo de *Blackburneus saylorea* (Robinson, 1940) (Coleoptera: Aphodiinae: Aphodiini), escarabajo coprófago de la ladera oriental del Volcán Cofre de Perote, Veracruz, México. *Dugesiana*, 18(2), 181-187.
- Martínez, M. I. & Trotta-Moreu, N. 2010. Comparative Study of Mexican Geotrupini (Coleoptera: Scarabaeoidea: Geotrupidae) Reproductive Systems, with Taxonomic Commentaries. *The Coleopterists Bulletin*, 64(2), 129-140.
- Martínez, M. I. & Valero, L. 1985. Determinación de glucógeno y lípidos en adipocitos y glándula de la espermateca durante la vitelogénesis en *Copris armatus* y *Canthon humectus* (Coleoptera, Scarabaeinae). *Folia Entomológica Mexicana*, 63, 31-39.
- Martínez, M. I., Deloya, L. C. & Dellacasa, M. 2001. Anatomical and functional data on female and male reproductive systems of some dung beetles species of Aphodiinae and Eupariinae inhabiting México (Coleoptera Scarabaeoidea: Aphodiidae). *Proceedings of the Entomological Society of Washington*, 103(1), 227-248.
- Martínez, M. I., Escobar, F., Almendarez, S., Martínez, A. K., González Gómez, L. & González-Tokman, D. 2019a. Nuevos datos sobre la distribución y la biología reproductiva de *Canthon imitator* Brown 1946 (Coleoptera: Scarabaeidae: Scarabaeinae). *Acta Zoológica Mexicana (nueva serie)*, 35, 1-7.
- Martínez, M. I., González-Vainer, P. & Morelli, E. 1999. Anormalidades en el aparato reproductor de una hembra de *Onthophagus hirculus* Mannh. (Coleoptera Scarabaeidae: Scarabaeinae). *Acta Zoológica Mexicana (nueva serie)*, 76, 127-129.
- Martínez, M. I., Huerta, C. & Cruz, R.M. 1996. Comportamiento reproductor en hembras de *Copris incertus* Say (Coleoptera Scarabaeidae: Scarabaeinae). *Bulletin de la Société entomologique de France*, 101(2), 121-130.
- Martínez, M. I., Lumaret, J.-P., Martínez Diego, A. K. & Moreno Cano, B. 2019b. The Reproductive Biology of *Euoniticellus intermedius* (Reiche) Coleoptera, Scarabaeinae, Oniticellini). *Proceedings of the Entomological Society of Washington*, 121(4), 642-656.
- Matsuda, R. 1976. *Morphology and evolution of the insect abdomen, with special reference to developmental patterns and their bearings upon systematics*. Pergamon Press. 542 pp.
- Moctezuma, V. & Halffter, G. 2020. Three new species of the *Onthophagus chevrolati* species group (Coleoptera: Scarabaeoidea: Scarabaeinae). *Biología*, 75, 2277-2286. DOI: 10.2478/s11756-020-00489-9.
- Moctezuma, V., Rossini, M., Zunino, M. & Halffter, G. 2016. A contribution to the knowledge of the mountain entomofauna of Mexico with a description of two new species of *Onthophagus* Latreille, 1802 (Coleoptera, Scarabaeidae, Scarabaeinae). *ZooKeys*, 572, 23-50.
- Morelli, E., González-Vainer, P. & Canziani, C. 1996. Nidificación, ciclos de vida y estadios preimaginales de *Sulcophanaeus menelas* (Castelnau, 1840) (Coleoptera: Scarabaeidae). *Elytron*, 10, 11-22.

- Palestrini, C. & Barbero, E. 1994. The reproductive biology of *Aphodius (Copriformus) scrutator* (Herbst, 1789) (Coleoptera, Scarabaeidae, Aphodiinae): some experimental data. *Bollettino di Zoologia*, 61, 60.
- Palestrini, C., Barbero, E., Trevisan, E. & Borghesio, L. 2012. Reproductive biology in three species of the genus *Onitis* Fabricius 1798 (Coleoptera Scarabaeidae Onitini). *Tropical Zoology*, 15, 97-103.
- Palestrini, C., Barbero, E. & Zunino, M. 1992. The reproductive behavior of *Kheper aereatus* (Gerstaecker) and the evolution of subsociality in Scarabaeidae (Coleoptera). *Ethology, Ecology and Evolution*. Special Issue, 2, 27-31.
- Palmer, T. J. 1978. A horned beetle which fights. *Nature*, 274, 583-584.
- Paschalidis, K. M. 1974. *The genus Sisyphus Latr. (Coleoptera; Scarabaeidae) in Southern Africa*. MSc Thesis, Rhodes University, Gramstown, South Africa. 183 pp.
- Pluot-Sigwalt, D. 1979. Évolution régressive des ovarioles chez les coléoptères Scarabaeinae. *Annales de la Société entomologique de France*, 15(3), 575-588.
- Pluot-Sigwalt, D. & Martínez, M. I. 1998. Anatomie morpho-fonctionnelle de l'appareil génital mâle des coléoptères Scarabaeoidea coprophages: données comparatives. *Annales de la Société entomologique de France*, 34(4), 419-444.
- Poiani, A. 2006. Complexity of seminal fluid: a review. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 60, 289-310.
- Price, D. L. & May, M. L. 2009. Behavioral ecology of *Phanaeus* dung beetles (Coleoptera: Scarabaeidae): review and new observations. *Acta Zoológica Mexicana (nueva serie)*, 25(1), 211-238.
- Ridsdill-Smith, T. J., Hall, G. P. & Craig, G. F. 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.
- Ritcher, O. P. & Baker, W. 1974. Ovariole numbers in Scarabaeoidea (Coleoptera: Lucanidae, Passalidae, Scarabaeidae). *Proceedings of Entomological Society of Washington*, 76(4), 480-494.
- Robertson, J. G. 1961. Ovariole numbers in Coleoptera. *Canadian Journal of Zoology*, 39(3), 245-265.
- Rojewski, C. 1983. Observations on the nesting behavior of *Aphodius erraticus* (L.) (Coleoptera, Scarabaeidae). *Polskie Pismo Entomologiczne [Bulletin entomologique de Pologne]*, 53(3), 271-279.
- Romero-Samper, J. & Martín-Piera, F. 1995. Nesting behaviour, ontogeny and life-cycle of *Onthophagus stylocerus* (Coleoptera: Scarabaeidae). *European Journal of Entomology*, 92, 667-679.
- Romero-Samper, J. & Martín-Piera, F. 2007. Comportamiento reproductor y ciclo biológico de *Aphodius conjugatus* (Panzer, 1795) (Coleoptera, Aphodiidae). *Boletín de la Sociedad Entomológica Aragonesa*, 41, 189-192.
- Rommel, E. 1961. Ernährungsbiologie und Brutpflegeverhalten des Spanischen Mondhornkäfers *Copris hispanus* (L.) (Coleopt. Scarab.). *Biologisches Zentralblatt*, 80(3), 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.

- Rosa, M. E., Kiss, J., Barta, Z. & Kosztolányi, A. 2019. Size-dependent investment in tusk length, testis size and sperm length in a biparental geotrupid beetle. *Journal of Zoology*, 309(2), 106-113. DOI: 10.1111/jzo.12704.
- Rossini, M., Vaz-de-Mello, F. Z. & Zunino, M. 2018. Toward a comprehensive taxonomic revision of the “*hirculus*” group of American *Onthophagus* Latreille, 1802 (Coleoptera, Scarabaeidae, Scarabaeinae). *European Journal of Taxonomy*, 432, 1-21. DOI: 10.5852/ejt.2018.432.
- Rougon, C. & Rougon, D. 1980. Contribution à la biologie des Coléoptères coprophages en région sahélienne. Étude du développement d'*Onthophagus gazella* (Coleoptera: Scarabaeidae). *Revue d'Écologie et Biologie du Sol*, 17(3), 379-392.
- Sánchez Huerta, J. L., Tonelli, M., Zunino M. & Halffter, G. 2015. Redescription of *Onthophagus halffteri* Zunino (Coleoptera: Scarabaeidae: Scarabaeinae), with ecological and distributional notes. *The Coleopterists Bulletin*, 69(2), 225-230.
- Sato, H. 1997. Two nesting behaviors and life history of subsocial African dung-rolling beetle *Scarabaeus catenatus* (Coleoptera: Scarabaeidae). *Journal of Natural History*, 31, 457-469.
- Sato, H. & Imamori, M. 1987. Nesting behaviour of a subsocial African ball-roller *Kheper platynotus* (Coleoptera, Scarabaeidae). *Ecological Entomology*, 12(4), 415-425.
- Scholtz, C. H. & Grebennikov, V. V. 2005. Scarabaeoidea Latreille, 1802. Pp. 367-425. In: Kristensen, N. P. & Beutel, R. G. (Eds.). *Handbook of Zoology, Vol. IV, Arthropoda, Part II, Insecta*. Walter De Gruyter. Berlín, Alemania.
- Scholtz, C. H., Davis, A. V. & Kryger, U. 2009. *Evolutionary Biology and Conservation of Dung beetles*. Pensoft. Sofia-Moscú, Rusia. 567 pp.
- Schreiner, J. 1906. Die Lebensweise und Metamorphose des Rebenschneiders oder grossköpfigen Zwiebelhornkäfers (*Lethrus apterus* Laxm.) (Col. Scar.). *Horae Societatis Entomologicae Rossicae*, 37, 197-207.
- Simmons, L. W., Tomkins, J. L. & Hunt, J. 1999. Sperm competition games played by dimorphic beetles. *Proceedings of the Royal Society, B, Biological Sciences*, 266(1415), 145-150. <https://doi.org/10.1098/rspb.1999.0614>.
- Snodgrass, R. E. 1935. *Principles of Insect Morphology*. MacGraw-Hill Book Company Incorporation. Nueva York, EUA, London, England. 667 pp.
- Spaney, A. 1910. Beiträge zur Biologie unserer heimischen Rosskiifer. *Deutsche Entomologische Zeitschrift*, 1910, 625-634.
- Stewart, T.B. & R. Davis. 1967. Notes on mites associated with coprophagous beetles. *Journal of the Georgia Entomological Society*, 2, 21-26.
- Teichert, M. 1955. Biologie und Brutfürsorgemassnahmen von *Geotrupes mutator* Marsh. und *Geotrupes stercorarius* L. (Col. Scarab.). *Wissenschaftliche Zeitschrift der Martin-Luther-Universität Halle-Wittenberg*, 5, 187-218.
- Teichert, M. 1959. Zum Brutfürsorgeverhalten des *Geotrupes vernalis* L. (Col., Scarab.). *Wissenschaftliche Zeitschrift der Martin-Luther-Universität Halle-Wittenberg*, 8, 873-878.
- Tribe, G. D. 1976. *The ecology and ethology of ball-rolling dung beetles (Coleoptera: Scarabaeidae)*. MSc Thesis, University of Natal. Pietermaritzburg, South Africa. 163 pp.
- Trotta-Moreu, N., Montes de Oca, E. & Martínez, M. I. 2007. Ecological and reproductive characteristics of *Geotrupes (Halffterius) rufoclavatus* Jekel

- 1865 (Coleoptera: Scarabaeoidea: Geotrupinae) on the Cofre de Perote volcano (Veracruz, Mexico). *The Coleopterists Bulletin*, 61(3), 435-446.
- Tuxten S, L. 1956. *Taxonomist's glossary of genitalia in insects*. Munksgaard. Copenhagen, Dinamarca. 284 pp.
- 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. 1983. Effects of ovarian condition on nesting behavior in a brood-caring dung beetle, *Copris diversus* Waterhouse (Coleoptera: Scarabaeidae). *Bulletin of Entomological Research*, 73, 45-52.
- Tyndale-Biscoe, M. 1984. Age-grading methods in adult insects: a review. *Bulletin of Entomological Research*, 74, 341-377.
- Tyndale-Biscoe, M. 1985. *An ecological study of two dung beetles (Coleoptera: Scarabaeidae) with contrasting phenologies*. PhD Thesis, James Cook University of North Queensland. Townsville, Australia. xvii + 230 pp.
- Tyndale-Biscoe, M. 1988. The phenology of *Onitis alexis* (Coleoptera: Scarabaeidae) in the Araluen Valley: Survival in a marginal environment. *Australian Journal of Ecology*, 13, 431-443.
- Tyndale-Biscoe, M. & López-Guerrero, Y. 1982. Egg resorption in *Phanaeus daphnis* Har. (Coleoptera: Scarabaeidae). *Folia Entomológica Mexicana*, 52, 27-39.
- Tyndale-Biscoe, M. & Walker, J. 1992. The phenology of the native dung beetle *Onthophagus australis* (Guérin) (Coleoptera: Scarabaeinae) in South-eastern Australia. *Australian Journal of Zoology*, 40, 303-311.
- Tyndale-Biscoe, M. & Watson, J. A. L. 1977. Extra-ovariolar egg resorption in a dung beetle, *Euoniticellus intermedius*. *Journal of Insect Physiology*, 23, 1163-1167.
- Tyndale-Biscoe, M., Wallace, M. M. H. & Walker, J. M. 1981. An ecological study of an Australian dung beetle, *Onthophagus granulatus* Boheman (Coleoptera: Scarabaeidae), using physiological age-grading techniques. *Bulletin of entomological Research*, 71(1), 137-152.
- Virkki, N. 1973. Evolution of sperm cell number per bundle in insects. *Anales de la Escuela Nacional de Ciencias Biológicas*, 20, 23-34.
- Virkki, N. & Bruck, T. 1994. Unusually large sperm cells in Alticinae: their formation and transportation in the male genital system, and their evolution. Pp. 371-381. In: Jolivet, P. H., Cox, M. L. & Petitpierre, E. (Eds.). *Novel Aspects of the Biology of Chrysomelidae*. Kluger Academic Publishers. Dordrecht, Países Bajos.
- Vitner, J. 1998. Reproductive biology of the Central European *Aphodius* species with large scutellum (Coleoptera: Scarabaeidae: Aphodiinae). *Acta Societatis Zoologicae Bohemicae*, 62, 277-253.
- Vitner, J. & Král, D. 2009. Immature stages and nest construction in *Synapsis yunnanus* (Coleoptera: Scarabaeidae). *Annales de la Société entomologique de France*, 45(1), 49-66.
- White, E. 1960. The natural history of some species of *Aphodius* (Col. Scarabaeidae) in the northern Pennines. *Entomologists Monthly Magazine*, 96, 25-30.
- Willimzik, E. 1930. Über den Bau der Ovarien verschiedener coprophager Lamellicornier und ihre Beziehung zur Brutpflege. *Zeitschrift für Morphologie und Ökologie der Tiere*, 18(4), 669-700.

- Yasuda, H. 1986. Fecundity of two dung beetles species, *Onthophagus lenzi* Harold and *Liatongus phanaeoides* Weswood (Coleoptera: Scarabaeidae). *Applied Entomology and Zoology*, 21, 177-179.
- Yasuda, H. 1987. Reproductive properties of two sympatric dung beetles, *Aphodius haroldianus* and *A. elegans* (Coleoptera: Scarabaeidae). *Researches on Population Ecology*, 29(2), 179-187.
- Yoshida, N. 1994. Reproductive traits of *Aphodius* dung beetles. *The Insectarium*, 31, 4-9.
- Zunino, M. 1971. Importanza dell'apparato genitale femminile nella sistematica del genere *Onthophagus* Latr. *Bolletino della Società Entomologica Italiana*, 103(1-2), 21-31.
- Zunino, M. 1978. L'armatura genitale negli Onthophagini: technique di preparazione e criterio di studio. *Bolletino della Società Entomologica Italiana (Supplemento)*, 10, 20-26.
- Zunino, M. 1981. Note su alcuni *Onthophagus* americani e descrizione di nuove specie (Coleoptera, Scarabaeidae). *Bollettino del Museo di Zoologia dell'Università di Torino*, 6, 75-86.
- Zunino, M. & Barbero, E. 1990. Food relocation and the reproductive biology of *Aphodius fossor* (L.) (Coleoptera Scarabaeidae: Aphodiinae). *Ethology, Ecology and Evolution*, 2, 334.
- Zunino, M. & G. Halffter. 1988a. Análisis taxonómico, ecológico y biogeográfico de un grupo americano de *Onthophagus* (Coleoptera: Scarabaeidae). *Museo Regionale di Scienze Naturale-Torino*, Monografia 9, 1-21.
- Zunino, M. & G. Halffter. 1988b. Nueva especie de *Onthophagus* (Coleoptera: Scarabaeidae) asociada a cuevas. *Folia Entomológica Mexicana*, 75, 17-32.





Gonaphodiellus opisthius y *Cephalocyclus hogei*

Capítulo 3

EL PERIODO PREIMAGINAL

IMELDA MARTÍNEZ M., JEAN-PIERRE LUMARET Y MARCO DELLACASA

El ciclo biológico de cualquier animal comienza con la fertilización del huevo y termina con la muerte, y a lo largo de su vida ocurren una serie de modificaciones morfo-fisiológicas muy importantes. Durante cada ciclo biológico de los insectos holometábolos se presentan dos grandes periodos: el preimaginal y el imaginal. El periodo preimaginal comprende tres etapas de desarrollo: el desarrollo embrionario, el larval y el pupal. La etapa larval se caracteriza por el crecimiento y las mudas, las larvas se alimentan activamente y acumulan reservas destinadas para el desarrollo larval y en ocasiones hasta para el inicio de la vida adulta. La etapa pupal está caracterizada por la metamorfosis, proceso mediante el cual las pupas se convierten en un imago teneral. El periodo imaginal se inicia con la emergencia del imago adulto y se caracteriza por la reproducción, proceso mediante el cual se garantiza la continuidad y la diseminación de la especie (Karlinsky 1988).

1. LOS ESTADIOS DEL DESARROLLO EN LOS ESCARABAJOS DEL ESTIÉRCOL

En estos escarabajos, al igual que en todos los insectos holometábolos, durante el periodo preimaginal se presentan el desarrollo embrionario, el desarrollo larval y el desarrollo pupal. Durante el desarrollo larval se presentan tres estadios larvales, la larva del primer estadio que no se alimenta, en cambio las larvas de los siguientes estadios se alimentan activamente, por lo cual aumentan su tamaño y su peso. La pupa no se alimenta y después de la metamorfosis se convierte en un imago teneral que, hasta completar su esclerotización y su pigmentación, emerge a la superficie como imago juvenil (Figura 1).

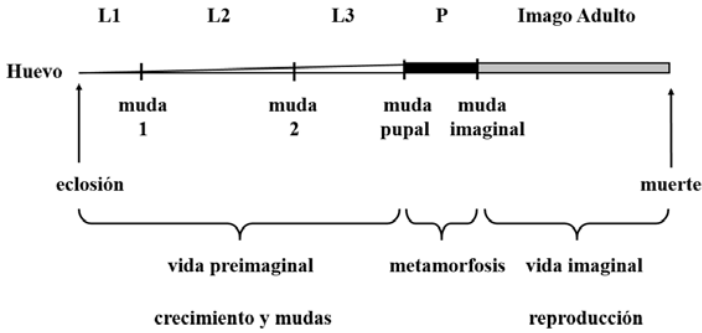


FIGURA 1. Esquema del ciclo biológico de un escarabajo del estiércol. (L1: larva estadio uno. L2: larva estadio dos. L3: larva estadio tres. P: pupa) (Modificado de Karlinsky 1988).

a. Aphodiinae

En este grupo de escarabajos existían datos aislados sobre el número de huevos por puesta, y el sitio de puesta, en poco más de 28 especies (Martínez 2001). De las 34 especies estudiadas hasta ahora, en la mayoría las hembras ovipositan un huevo por cámara de puesta; sólo se han encontrado tres especies que ovipositan un mayor número: *Blackburneus saylorea* (Robinson, 1940) oviposita 7 a 8 huevos por cámara, *Gonaphodiellus opisthius* (Bates, 1887) de 15 a 16 y *Trichonotuloides glyptus* (Bates, 1887) de 8 a 10 (Martínez y Suárez 2012, Martínez y Alvarado 2001, Martínez y Dellacasa no publicado) (Tabla 1, Capítulo 2).

El desarrollo embrionario se lleva a cabo en la cámara de puesta que es elaborada por la hembra en la boñiga o en la tierra, dependiendo de las especies (Figura 2). En la mayoría de las especies la cámara de puesta con el embrión es colocada en la boñiga (White 1960, Lyin 1961, Lumaret 1975, Christensen y Dobson 1977, Cambefort y Hanski 1991, Verdú y Galante 1995, Vitner 1998). En otras especies el embrión se desarrolla en la cámara de puesta depositada en el suelo inmediatamente por debajo de la boñiga (Barbero y Palestrini 1995, Gittings y Giller 1997, Hafez 1939, Holter 1979, Hosogi *et al.* 1979, Maelzer 1961, Romero-Samper y Martín-Piera 2007, Vitner 1998, Yosida y Katakura 1992, Zunino y Barbero 1990), en este grupo están todas las especies estudiadas de *Cephalocyclus* Dellacasa, Gordon y Dellacasa, 1998. También existen especies en las que el embrión se desarrolla en el suelo a diferentes profundidades, con o sin estiércol (Gittings y Giller 1997, Martínez y Alvarado 2001, Martínez y Suárez 2012, Rojewski 1983, Vitner 1998, Yasuda 1987, Yosida 1994, Zunino *et al.* 1994). El desarrollo embrionario no se ha descrito en ninguna especie de este grupo de insectos.

La larva del estadio uno eclosiona, emigra a la boñiga y ahí se lleva a cabo el desarrollo de los tres estadios larvales, así en la mayoría de las espe-

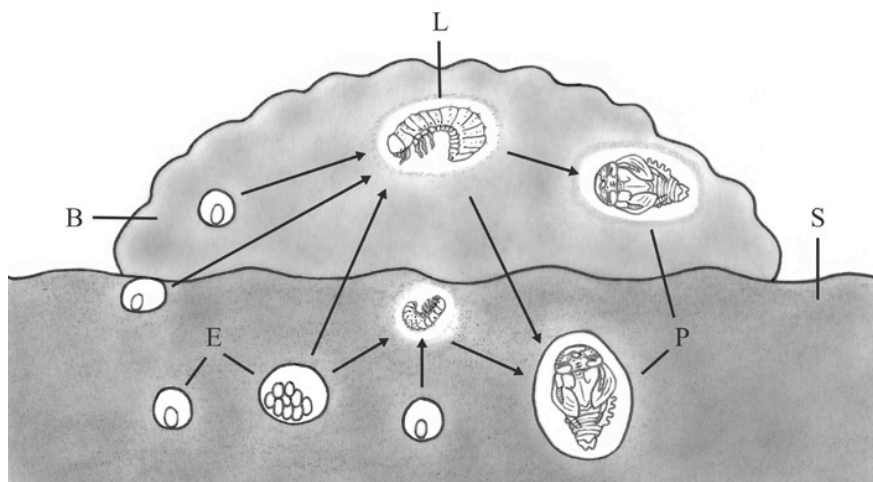


FIGURA 2. Esquema de los sitios donde se lleva a cabo el desarrollo preimaginal en algunas especies de Aphodiinae. (E: embriones en las cámaras de puesta. B: boñiga de estiércol. L: larvas. P: pupas en cámaras de pupación. S: suelo).

cies (Figura 2). El desarrollo pupal ocurre en una cámara de pupación, localizada en la boñiga, como en *Haroldiellus sallei* (Harold, 1863) (Martínez y Dellacasa no publicado) y *Planolinellus vittatus* (Say, 1825) (Martínez 2008), o en el suelo, como en *Aphodius conjugatus* (Panzer, 1795) (Lumaret 1975, Romero-Samper y Martín-Piera 2007), *Blackburneus saylorea* (Robinson, 1940) (Martínez y Suárez 2012), *Gonaphodiellus opisthius* (Bates, 1887) (Martínez y Alvarado 2001), *Labarrus pseudolividus* (Balthasar, 1941) y *Trichonotuloides glyptus* (Bates, 1887) (Martínez y Dellacasa no publicado). Las larvas del estadio tres son las que se encargan de elaborar la cámara de pupación (Martínez 2008, Martínez y Suárez 2012, Yasuda 1990).

El periodo preimaginal completo, así como su duración, se conoce en muy pocas especies y puede durar entre 25 y 90 días aproximadamente (Tabla 1). En *Planolinellus vittatus* (Figura 3) dura 25 días, aproximadamente, y se lleva a cabo en la boñiga. Las hembras ovipositan un huevo en la cámara de puesta, la cual elaboran en la costra seca de la boñiga. El desarrollo embrionario dura muy pocos días. El desarrollo larval es el más largo, el estadio uno dura muy poco tiempo, el estadio dos es mucho más largo en duración y el estadio tres es más corto. Las larvas del primer estadio no tienen nada de alimento en el intestino. Estas larvas eclosionan del corion en la costra seca de la boñiga y se desplazan hacia el estiércol húmedo de la boñiga, para poder comer estiércol fresco, convirtiéndose en larvas del estadio dos y tres, después de cada muda. Al final, las larvas del tercer estadio regresan a la costra seca de la boñiga, donde hacen una cámara pupal ovoide, bien

TABLA 1. Duración de los estadios del periodo preimaginal, en especies de Aphodii-nae, estudiadas con el nombre actual de acuerdo con Dellacasa G. *et al.* (2001). En todas las especies, el imago teneral se queda en la cámara pupal de siete a más días antes de emerger como imago adulto juvenil, según la especie.

ESPECIE	ESTADIOS	DURACIÓN (días)	AUTORES
<i>Acrossus rufipes</i> (Linnaeus, 1758)*	Embrión	5	Holter 1979
	Larvales	40-55	
	Pupa	21-28	
<i>Agrilinus constans</i> (Duftschmid, 1805)**	Embrión	-	Lumaret 1975
	Larva 1	-	
	Larva 2	9-10	
	Larva 3	14-18	
	Pupa	-	
<i>Aphodius conjugatus</i> (Panzer, 1795)	Embrión	5-8	Romero-Samper y Martín-Piera 2007
	Larvales	39-45	
	Pupa	12-16	
<i>Aphodius fimetarius</i> (Linnaeus, 1758)	Embrión	-	Stevenson y Dindall 1985
	Larva 1	4	
	Larva 2	3-8	
	Larva 3	21-35	
	Pupa	8-30	
<i>Blackburneus saylorea</i> (Robinson, 1940)	Embrión	4-5	Martínez y Suárez 2012
	Larva 1	1	
	Larva 2	10	
	Larva 3	5	
	Pupa	5	
<i>Planolinellus vitattus</i> (Say, 1825)	Embrión	3-4	Martínez 2008
	Larva 1	1	
	Larva 2	5	
	Larva 3	1	
	Pupa	7-8	

Citada como **Aphodius rufipes* (L.). ** *Aphodius (Agrilinus) constans* ((Duft.)

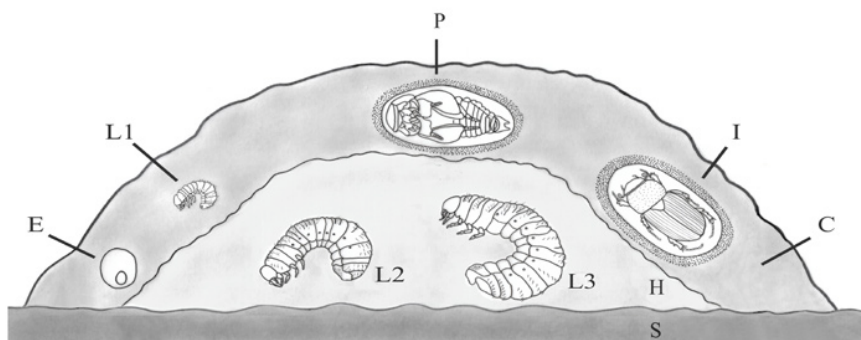


FIGURA 3. Desarrollo preimaginal en *Planolinellus vittatus* (C: costra seca de la boñiga de estiércol. E: embrión en cámara de puesta. H: estiércol húmedo de la boñiga. I: imago teneral. L1: larva estadio uno. L2: larva estadio dos. L3: larva estadio tres. P: pupa en cámara pupal. S: suelo) (Tomado de Martínez 2008).

delimitada por una pared de estiércol seco en la cual las pupas se quedan durante todo el periodo pupal. Después de la metamorfosis, la pupa se convierte en un imago juvenil, que después de varios días emerge a la superficie para buscar alimento (Martínez 2008).

En *Blackburneus saylorea* el desarrollo preimaginal (Figura 4) dura cerca de 25 a 26 días (Tabla 1). Las cámaras de puesta se localizan en la tierra bajo la boñiga, o a 1-2 centímetros de profundidad en el suelo; en cada cámara las hembras ovipositan hasta ocho huevos aglutinados en forma de racimo. El desarrollo embrionario dura cuando mucho cinco días. El desarrollo larval dura aproximadamente 16 días. Las larvas del estadio uno emigran a la parte húmeda de la boñiga, donde se alimentan hasta convertirse en larvas de los estadios dos y tres. El tercer estadio larval es el más largo en duración; las larvas del estadio tres bajan al suelo hasta una profundidad de más o menos dos centímetros y elaboran la cámara pupal, donde las pupas continúan su desarrollo hasta convertirse en imagos adultos (Martínez y Suárez 2012).

En *Agrilinus constans* (Duftschmid, 1805), la hembra pone un huevo en la cámara de puesta situada justo debajo de la costra de la boñiga, en una zona donde la humedad es cercana al 70%. En esta zona, la densidad de larvas del primer estadio es de 0.5 a 3 larvas por cm^3 . A medida que la boñiga se seca, la costra se hace más gruesa y la zona húmeda se desplaza hacia abajo, lo que explica que las hembras pongan los huevos a más profundidad a medida que la boñiga envejece, y siempre ovipositan donde la humedad sea cercana al 70%. Las larvas de los estadios siguientes se desplazan también hacia abajo siguiendo el frente de desecación, y la pupa se encuentra frecuentemente en la interfase suelo-boñiga o en el suelo, inmediatamente bajo la boñiga. *Agrilinus constans* se reproduce al final del invierno y al principio de

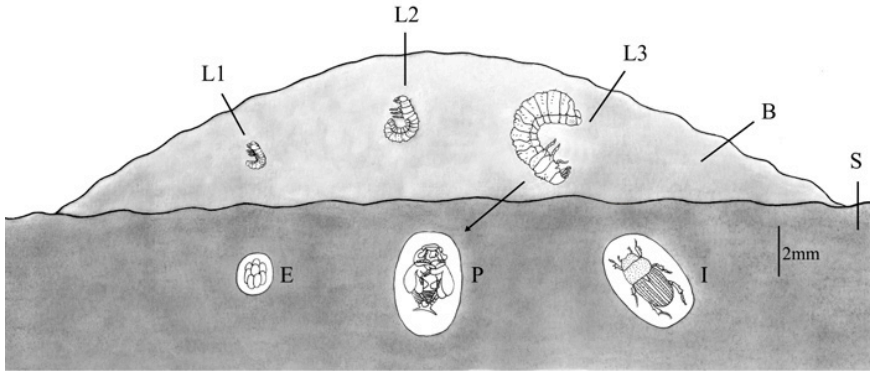


FIGURA 4. Desarrollo preimaginal en *Blackburneus saylorea* (B: boñiga de estiércol. E: embriones en cámara de puesta. L1: larva estadio uno. L2: Larva estadio dos. L3: larva estadio tres. P: pupa en cámara pupal. I: imago teneral. S: suelo) (Modificado de Martínez y Suárez 2012).

la primavera, por lo que la duración del periodo preimaginal es variable, dependiendo de la temperatura (Lumaret 1975, 1995).

En este grupo de escarabajos se puede presentar una diapausa en la etapa de huevo, como en *Agrilinus pratensis* (Nomura y Nakane, 1951) o en la etapa larval como en *Bodilopsis sordida* (Fabricius, 1775) y *Aphodius elegans* Allibert, 1847 (Yosida y Katakura 1985). En Europa, varias especies entran en diapausa en el estado de huevo, como *Chilothorax paykulli* (Bedel, 1907), *Nimbus contaminatus* (Herbst, 1783), *Planolinus fasciatus* (Olivier, 1789) (Lumaret 1990), pero sobre todo como larva estadio tres que es el caso de varias especies, *Acrossus rufipes* (Linnaeus, 1758), *Agolius abdominalis* (Bonelli, 1812), *Bodiloides ictericus ictericus* (Laicharting, 1781), *Bodilopsis rufa* (Moll, 1782), *Bodilopsis sordida* (Fabricius, 1775), *Chilothorax distinctus* (O. F. Müller, 1776), *Eupleurus subterraneus* (Linnaeus, 1758), *Limarus zenkeri* (Germar, 1813), *Otophorus haemorrhoidalis* (Linnaeus, 1758), *Planolinus fasciatus* (Olivier, 1789), *Rhodaphodius foetens* (Fabricius, 1787), *Teuchestes fossor* (Linnaeus, 1758) (Lumaret 1990).

En varias especies del género *Cephalocyclus*, mantenidas en condiciones de laboratorio, el desarrollo embrionario se lleva a cabo en las cámaras de puesta, donde las hembras ovipositan un solo huevo por cámara, en el suelo y a diferentes profundidades. Las larvas del estadio uno, en algunas especies, emigran al estiércol donde se convierten en las larvas de los siguientes estadios. La formación de la cámara pupal y el desarrollo pupal no fue observado en ninguna de estas especies (Martínez y Dellacasa no publicado).

La morfología de las larvas de Aphodiinae, sobre todo del estadio tres, se ha descrito en cerca de 70 especies (Tabla 2).

TABLA 2. Especies coprófagas de Aphodiinae, en las que se han descrito las larvas del estadio tres, con su nuevo nombre de acuerdo con Dellacasa G. *et al.* 2001, En la columna Autores, sub representa el nombre citado de la especie y el género *Aphodius* y los subgéneros se abrevian.

ESPECIES	AUTORES
<i>Acanthobodilus immundus</i> (Creutzer, 1799)	Martynov 1999b (sub A. (<i>A.</i>) <i>immundus</i>)
<i>Acanthobodilus immundus</i> (Creutzer, 1799)	Vitner 1996 (sub A. (<i>B.</i>) <i>immundus</i>)
<i>Acanthobodilus languidulus</i> (Schmidt, 1916)	Shabalin 2018a
<i>Acrossidium pseudotasmaniae</i> (Given, 1950)	Jerath 1960 (sub A. <i>pseudotasmaniae</i>)
<i>Acrossidium tasmaniae</i> (Hope, 1846)	Jerath 1960 (sub A. <i>howitti</i>)
<i>Acrossus atratus</i> (Waterhouse, 1875)	Yamashita <i>et al.</i> 1982 (sub A. <i>atratus</i>)
<i>Acrossus bimaculatus</i> (Laxmann, 1770)	Frolov y Akh. 2006 (sub A. (<i>A.</i>) <i>bimaculatus</i>)
<i>Acrossus depressus</i> (Kugelann, 1792)	Madle 1935 (sub A. <i>depressus</i>)
<i>Acrossus depressus</i> (Kugelann, 1792)	Madle 1936 (sub A. <i>depressus</i>)
<i>Acrossus depressus</i> (Kugelann, 1792)	Krell 1997 (sub A. (<i>A.</i>) <i>depressus</i>)
<i>Acrossus depressus</i> (Kugelann, 1792)	Vitner 1996 (sub A. (<i>A.</i>) <i>depressus</i>)
<i>Acrossus gagatinus</i> (Ménétriés, 1832)	Medvedev 1964 (sub A. <i>gagatinus</i>)
<i>Acrossus luridus</i> (Fabricius, 1775)	Madle 1935 (sub A. (<i>A.</i>) <i>luridus</i>)
<i>Acrossus luridus</i> (Fabricius, 1775)	Madle 1936 (sub A. <i>luridus</i>)
<i>Acrossus luridus</i> (Fabricius, 1775)	Krell 1997 (sub A. (<i>A.</i>) <i>luridus</i>)
<i>Acrossus luridus</i> (Fabricius, 1775)	Vitner 1996 (sub A. (<i>A.</i>) <i>luridus</i>)
<i>Acrossus planicollis</i> (Reitter, 1890)	Dzhambazishvili <i>et al.</i> 1974 (sub A. <i>planicollis</i>)
<i>Acrossus rufipes</i> (Linnaeus, 1758)	Zocchi 1969 (sub A. <i>rufipes</i>)
<i>Acrossus rufipes</i> (Linnaeus, 1758)	Madle 1935 (sub A. <i>rufipes</i>)
<i>Acrossus rufipes</i> (Linnaeus, 1758)	Madle 1936 (sub A. <i>rufipes</i>)
<i>Acrossus rufipes</i> (Linnaeus, 1758)	Krell 1997 (sub A. (<i>A.</i>) <i>rufipes</i>)
<i>Acrossus rufipes</i> (Linnaeus, 1758)	Vitner 1996 (sub A. (<i>A.</i>) <i>rufipes</i>)
<i>Acrossus superatratius</i> (Nomura y Nakane, 1951)	Shabalin 2018b
<i>Aganocrossus urostigma</i> (Harold, 1862)	Kim y Lumaret 1986 (sub A. (<i>A.</i>) <i>urostigma</i>)
<i>Agoliinus aleutus</i> (Eschscholtz, 1822)	Jerath 1960 (sub A. <i>aleutus</i>)
<i>Agoliinus isajevi</i> (Kabakov, 1994)	Martynov 2010 (sub A. (<i>A.</i>) <i>isajevi</i>)
<i>Agoliinus nemoralis</i> (Erichson, 1848)	Vitner 1996 (sub A. (<i>A.</i>) <i>nemoralis</i>)
<i>Agoliinus piceus</i> (Gyllenhal, 1808)	Vitner 1996 (sub A. (<i>A.</i>) <i>piceus</i>)

ESPECIES	AUTORES
<i>Agolius abdominalis</i> (Bonelli, 1812)	Lumaret y Stiernet 1984 (sub A. (A.) <i>abdominalis</i>)
<i>Agolius abdominalis</i> (Bonelli, 1812)	Novikov 1997 (sub A. (A.) <i>mixtus</i>)
<i>Agolius abdominalis</i> (Bonelli, 1812)	Krell 1997 (sub A. (A.) <i>abdominalis</i>)
<i>Agrilinus ater</i> (De Geer, 1774)	Madle 1935 (sub A. <i>ater</i>)
<i>Agrilinus ater</i> (De Geer, 1774)	Madle 1936 (sub A. <i>ater</i>)
<i>Agrilinus ater</i> (De Geer, 1774)	Krell 1997 (sub A. <i>ater</i>)
<i>Agrilinus ater</i> (De Geer, 1774)	Vitner 1996 (sub A. (A.) <i>ater</i>)
<i>Agrilinus brevisculus</i> (Motschulsky, 1866)	Jiang <i>et al.</i> 2008 (sub A. (A.) <i>brevisculus</i>)
<i>Agrilinus constans</i> (Duftschmid, 1805)	Krell 1997 (sub A. <i>constans</i>)
<i>Agrilinus convexus</i> (Erichson, 1848)	Vitner 1996 (sub A. (A.) <i>convexus</i>)
<i>Agrilinus hasegawai</i> (Nomura y Nakane, 1951)	Yamashita <i>et al.</i> 1982 (sub A. (A.) <i>hasegawai</i>)
<i>Alloblackburneus troglodytes</i> (Hubbard, 1894)	Jerath 1960 (sub A. (A.) <i>troglodytes</i>)
<i>Alocoderus hydrochaeris</i> (Fabricius, 1798)	Martynov 1999b (sub A. (B.) <i>hydrochaeris</i>)
<i>Amidorus cribrarius</i> (Brullé, 1832)	Vitner 1996 (sub A. (A.) <i>cribrarius</i>)
<i>Amidorus immaturus</i> (Mulsant, 1842)	Roggero <i>et al.</i> 2013 (sub A. (A.) <i>immaturus</i>)
<i>Amidorus thermicola</i> (Sturm, 1800)	Martynov 2007 (sub A. (P.) <i>thermicola</i>)
<i>Amidorus thermicola</i> (Sturm, 1800)	Vitner 1996 (sub A. (A.) <i>thermicola</i>)
<i>Ammoecius brevis</i> (Erichson, 1848)	Vitner 1996, Martynov 1998a (sub A. (A.) <i>brevis</i>)
<i>Ammoecius lusitanicus</i> (Erichson, 1848)	Verdú y Galante 1995 (sub A. (A.) <i>lusitanicus</i>)
<i>Aphodius conjugatus</i> (Panzer, 1795)	Maltzev 1966 (sub A. (A.) <i>conjugatus</i>)
<i>Aphodius conjugatus</i> (Panzer, 1795)	Krell 1997 (sub A. (A.) <i>conjugatus</i>)
<i>Aphodius elegans</i> Allibert, 1847	Kim y Lumaret 1986 (sub A. (A.) <i>elegans</i>)
<i>Aphodius fimetarius</i> (Linnaeus, 1758)	Jerath 1960
<i>Aphodius fimetarius</i> (Linnaeus, 1758)	Madle 1935
<i>Aphodius fimetarius</i> (Linnaeus, 1758)	Madle 1936
<i>Aphodius fimetarius</i> (Linnaeus, 1758)	Krell 1997 (sub A. (A.) <i>fimetarius</i>)
<i>Aphodius fimetarius</i> (Linnaeus, 1758)	Vitner 1996 (sub A. (A.) <i>fimetarius</i>)
<i>Aphodius foetidus</i> (Herbst, 1785)	Krell 1997 (sub A. (A.) <i>foetidus</i>)
<i>Biralus satellitius</i> (Herbst, 1789)	Krell 1997 (sub A. (B.) <i>satellitius</i>)

(continúa Tabla 2)

ESPECIES	AUTORES
<i>Biralus satelliti</i> (Herbst, 1789)	Martynov 2003a (sub <i>A. (B.) satelliti</i>)
<i>Biralus satelliti</i> (Herbst, 1789)	Vitner 1996 (sub <i>A. (B.) satelliti</i>)
<i>Blackburneus stercorosus</i> (Melsheimer, 1844)	Jerath 1960 (sub <i>A. stercorosus</i>)
<i>Bodiloides ictericus</i> (Laicharting, 1781)	Madle 1936 (sub <i>A. nitidulus</i>)
<i>Bodiloides ictericus</i> (Laicharting, 1781)	Krell 1997 (sub <i>A. ictericus</i>)
<i>Bodiloides ictericus</i> (Laicharting, 1781)	Vitner 1996 (sub <i>A. (B.) ictericus</i>)
<i>Bodilopsis rufa</i> (Moll, 1782)	Frolov 1996 (sub <i>A. (B.) scybalarius</i>)
<i>Bodilopsis rufa</i> (Moll, 1782)	Madle 1936 (sub <i>A. rufus</i>)
<i>Bodilopsis rufa</i> (Moll, 1782)	Krell 1997 (sub <i>A. rufus</i>)
<i>Bodilopsis rufa</i> (Moll, 1782)	Vitner 1996 (sub <i>A. (B.) rufus</i>)
<i>Bodilopsis sordida</i> (Fabricius, 1775)	Kim y Lumaret 1986 (sub <i>A. (B.) sordidus</i>)
<i>Bodilopsis sordida</i> (Fabricius, 1775)	Madle 1935 (sub <i>A. sordidus</i>)
<i>Bodilopsis sordida</i> (Fabricius, 1775)	Madle 1936 (sub <i>A. sordidus</i>)
<i>Bodilopsis sordida</i> (Fabricius, 1775)	Krell 1997 (sub <i>A. (B.) sordidus</i>)
<i>Bodilopsis sordida</i> (Fabricius, 1775)	Vitner 1996 (sub <i>A. (B.) sordidus</i>)
<i>Bodilus lugens</i> (Creutzer, 1799)	Vitner 1996 (sub <i>A. (B.) lugens</i>)
<i>Bodilus lugens</i> (Creutzer, 1799)	Martynov 1999b (sub <i>A. (B.) lugens</i>)
<i>Calamosternus granarius</i> (Linnaeus, 1767)	Jerath 1960 (sub <i>A. granarius</i>)
<i>Calamosternus granarius</i> (Linnaeus, 1767)	Madle 1935 (sub <i>A. granarius</i>)
<i>Calamosternus granarius</i> (Linnaeus, 1767)	Madle 1936 (sub <i>A. granarius</i>)
<i>Calamosternus granarius</i> (Linnaeus, 1767)	Verdú <i>et al.</i> 1997 (sub <i>A. granarius</i>)
<i>Calamosternus granarius</i> (Linnaeus, 1767)	Krell 1997 (sub <i>A. (C.) granarius</i>)
<i>Calamosternus granarius</i> (Linnaeus, 1767)	Vitner 1996 (sub <i>A. (C.) granarius</i>)
<i>Calamosternus hyxos</i> (Petrovitz, 1962)	Verdú <i>et al.</i> 1997 (sub <i>A. hyxos</i>)
<i>Calocolobopterus senegalensis</i> (Klug, 1835)	Jerath y Unny 1965 (sub <i>A. (C.) senegalensis</i>)
<i>Chilothorax conspurcatus</i> (Linnaeus, 1758)	Vitner 1996 (sub <i>A. (C.) conspurcatus</i>)
<i>Chilothorax distinctus</i> (Müller, 1776)	Frolov 1996 (sub <i>A. (C.) distinctus</i>)
<i>Chilothorax distinctus</i> (Müller, 1776)	Krell 1997 (sub <i>A. (C.) distinctus</i>)
<i>Chilothorax distinctus</i> (Müller, 1776)	Vitner 1996 (sub <i>A. (C.) distinctus</i>)
<i>Chilothorax melanostictus</i> (Schmidt, 1840)	Maltzev 1966 (sub <i>A. (V.) melanostictus</i>)
<i>Chilothorax melanostictus</i> (Schmidt, 1840)	Krell 1997 (sub <i>A. melanostictus</i>)
<i>Chilothorax paykulli</i> (Bedel, 1908)	Vitner 1996 (sub <i>A. (C.) paykulli</i>)

ESPECIES	AUTORES
<i>Chilothorax pictus</i> (Sturm, 1805)	Vitner 1996 (sub <i>A. (C.) pictus</i>)
<i>Chilothorax varicolor</i> (Koshantschikov, 1894)	Frolov 2009 (sub <i>A. (C.) varicolor</i>)
<i>Colobopterus erraticus</i> (Linnaeus, 1758)	Jerath 1960 (sub <i>A. erraticus</i>)
<i>Colobopterus erraticus</i> (Linnaeus, 1758)	Jiang <i>et al.</i> 2008 (sub <i>A. erraticus</i>)
<i>Colobopterus erraticus</i> (Linnaeus, 1758)	Frolov 1994 (sub <i>A. erraticus</i>)
<i>Colobopterus erraticus</i> (Linnaeus, 1758)	Krell 1997 (sub <i>A. (C.) erraticus</i>)
<i>Colobopterus erraticus</i> (Linnaeus, 1758)	Vitner 1996 (sub <i>A. (C.) erraticus</i>)
<i>Colobopterus quadratus</i> (Reiche, 1850)	Li <i>et al.</i> 2019
<i>Colobopterus quadratus</i> (Reiche, 1850)	Jiang <i>et al.</i> 2008 (sub <i>A. (C.) quadratus</i>)
<i>Colobopterus quadratus</i> (Reiche, 1850)	Kim y Lumaret 1987 (sub <i>A. (C.) apicalis</i>)
<i>Colobopterus quadratus</i> (Reiche, 1850)	Stebnicka 1978 (sub <i>A. (C.) apicalis</i>)
<i>Coprimorphus scrutator</i> (Herbst, 1789)	Krell 1997 (sub <i>A. (C.) scrutator</i>)
<i>Coprimorphus scrutator</i> (Herbst, 1789)	Vitner 1996 (sub <i>A. (C.) scrutator</i>)
<i>Diapterna hamata</i> (Say, 1824)	Jerath 1960 (sub <i>A. hamatus</i>)
<i>Esymus pusillus</i> (Herbst, 1789)	Martynov 1998b (sub <i>A. (E.) pusillus</i>)
<i>Esymus pusillus</i> (Herbst, 1789)	Krell 1997 (sub <i>A. (E.) pusillus</i>)
<i>Esymus pusillus</i> (Herbst, 1789)	Vitner 1996 (sub <i>A. (P.) pusillus</i>)
<i>Esymus pusillus</i> (Herbst, 1789)	Kim y Lumaret 1988 (sub <i>A. (O.) pusillus</i>)
<i>Eudolus quadriguttatus</i> (Herbst, 1783)	Martynov 2003a (sub <i>A. (E.) quadriguttatus</i>)
<i>Eudolus quadriguttatus</i> (Herbst, 1783)	Vitner 1996 (sub <i>A. (P.) quadriguttatus</i>)
<i>Euheptaulacus porcellus</i> (Frivaldszky, 1879)	Vitner 1996 (sub <i>Heptaulacus porcellus</i>)
<i>Euheptaulacus sus</i> (Herbst, 1783)	Frolov 2009 (sub <i>A. (H.) sus</i>)
<i>Euheptaulacus sus</i> (Herbst, 1783)	Martynov 1998b (sub <i>Heptaulacus sus</i>)
<i>Euheptaulacus villosus</i> (Gyllenhal, 1806)	Vitner 1996 (sub <i>Heptaulacus villosus</i>)
<i>Euorodalus coenosus</i> (Panzer, 1798)	Vitner 1996 (sub <i>A. (P.) coenosus</i>)
<i>Euorodalus paracoenosus</i> (B. y H., 1960)	Vitner 1996 (sub <i>A. (P.) paracoenosus</i>)
<i>Eupleurus subterraneus</i> (Linnaeus, 1758)	Krell 1997 (sub <i>A. (E.) subterraneus</i>)
<i>Eupleurus subterraneus</i> (Linnaeus, 1758)	Vitner 1996 (sub <i>A. (C.) subterraneus</i>)
<i>Gilletianus comatus</i> (Schmidt, 1920)	Shabalin 2019b
<i>Labarrus innumerabilis</i> (Schmidt, 1911)	Walter 1982 (sub <i>Nialus lividus sublividus</i>)
<i>Labarrus lividus</i> (Olivier, 1789)	Krell 1997 (sub <i>A. lividus</i>)
<i>Labarrus lividus</i> (Olivier, 1789)	Jerath 1960 (sub <i>A. lividus</i>)

(continúa Tabla 2)

ESPECIES	AUTORES
<i>Labarrus sublimbatus</i> (Motschulsky, 1860)	Jiang <i>et al.</i> 2008 (sub <i>A. (L.) sublimbatus</i>)
<i>Labarrus sublimbatus</i> (Motschulsky, 1860)	Yamashita <i>et al.</i> 1982 (sub <i>A. sublimbatus</i>)
<i>Labarrus sublimbatus</i> (Motschulsky, 1860)	Kim y Lumaret 1988 (sub <i>A. (C.) sublimbatus</i>)
<i>Limarus maculatus</i> (Sturm, 1800)	Vitner 1996 (sub <i>A. (L.) maculatus</i>)
<i>Limarus zenkeri</i> (Germar, 1813)	Krell 1997 (sub <i>A. (L.) zenkeri</i>)
<i>Limarus zenkeri</i> (Germar, 1813)	Vitner 1996 (sub <i>A. (L.) zenkeri</i>)
<i>Liothorax niger</i> (Illiger, 1798)	Vitner 1996 (sub <i>A. (L.) niger</i>)
<i>Loraphodius suarius</i> (Faldermann, 1835)	Vitner 1996 (sub <i>A. (L.) suarius</i>)
<i>Loraspis frater</i> (Mulsant y Rey, 1870)	Martynov 2003a (sub <i>A. (L.) frater</i>)
<i>Melinopterus consputus</i> (Creutzer, 1799)	Vitner 1996 (sub <i>A. (M.) consputus</i>)
<i>Melinopterus prodromus</i> (Brahm, 1790)	Jerath 1960 (sub <i>A. prodromus</i>)
<i>Melinopterus prodromus</i> (Brahm, 1790)	Madle 1935 (sub <i>A. prodromus</i>)
<i>Melinopterus prodromus</i> (Brahm, 1790)	Madle 1936 (sub <i>A. prodromus</i>)
<i>Melinopterus prodromus</i> (Brahm, 1790)	Krell 1997 (sub <i>A. (M.) prodromus</i>)
<i>Melinopterus prodromus</i> (Brahm, 1790)	Vitner 1996 (sub <i>A. (M.) prodromus</i>)
<i>Melinopterus punctatosulcatus</i> (Sturm, 1805)	Frolov 2000 (sub <i>A. punctatosulcatus</i>)
<i>Melinopterus reyi</i> (Reitter, 1892)	Vitner 1996 (sub <i>A. (M.) reyi</i>)
<i>Melinopterus sphacelatus</i> (Panzer, 1798)	Vitner 1996 (sub <i>A. (M.) sphacelatus</i>)
<i>Metoporaphodius plustschewskii</i> (Kos., 1894)	Frolov y Akh. 2017 (sub <i>A. (M.) plustschewskii</i>)
<i>Neocolobopterus maculicollis</i> (Reiche, 1850)	Jerath y Unny 1965 (sub <i>A. (C.) maculicollis</i>)
<i>Neocolobopterus maculicollis</i> (Reiche, 1850)	Walter 1982 (sub <i>Colobopterus maculicollis</i>)
<i>Nialus varians</i> (Duftschmid, 1805)	Vitner 1996 (sub <i>A. (L.) varians</i>)
<i>Nialus varians</i> (Duftschmid, 1805)	Martynov 1999a (sub <i>A. (N.) varians</i>)
<i>Nimbus contaminatus</i> (Herbst, 1783)	Krell 1997 (sub <i>A. (N.) contaminatus</i>)
<i>Nimbus contaminatus</i> (Herbst, 1783)	Vitner 1996 (sub <i>A. (N.) contaminatus</i>)
<i>Nimbus obliteratus</i> (Panzer, 1823)	Vitner 1996 (sub <i>A. (N.) obliteratus</i>)
<i>Nobiellus bonnairei</i> (Reitter, 1892)	Galante 1990 (sub <i>A. (N.) bonnairei</i>)
<i>Nobius serotinus</i> (Panzer, 1799)	Martynov 2003b (sub <i>A. (N.) serotinus</i>)
<i>Nobius serotinus</i> (Panzer, 1799)	Vitner 1996 (sub <i>A. (N.) serotinus</i>)
<i>Orodaliscus rotundangulus</i> (Reitter, 1900)	Martynov 2007 (sub <i>A. (O.) rotundangulus</i>)
<i>Oromus alpinus</i> (Scopoli, 1763)	Madle 1935 (sub <i>A. alpinus</i>)

ESPECIES	AUTORES
<i>Oromus alpinus</i> (Scopoli, 1763)	Madle 1936 (sub <i>A. alpinus</i>)
<i>Oromus alpinus</i> (Scopoli, 1763)	Krell 1997 (sub <i>A. alpinus</i>)
<i>Oromus alpinus</i> (Scopoli, 1763)	Vitner 1996 (sub <i>A. (O.) alpinus</i>)
<i>Otophorus brachysomus</i> (Sosky, 1894)	Kim y Lumaret 1988 (sub <i>A. (O.) brachysomus</i>)
<i>Otophorus haemorrhoidalis</i> (Linnaeus, 1758)	Jerath 1960 (sub <i>A. haemorrhoidalis</i>)
<i>Otophorus haemorrhoidalis</i> (Linnaeus, 1758)	Madle 1936 (sub <i>A. haemorrhoidalis</i>)
<i>Otophorus haemorrhoidalis</i> (Linnaeus, 1758)	Krell 1997 (sub <i>A. haemorrhoidalis</i>)
<i>Otophorus haemorrhoidalis</i> (Linnaeus, 1758)	Vitner 1996 (sub <i>A. (T.) haemorrhoidalis</i>)
<i>Oxyomus sylvestris</i> (Scopoli, 1763)	Vitner 1996
<i>Paradactylia venalis</i> (Schmidt, 1911)	Jerath y Unny 1965 (sub <i>A. (N.) venalis</i>)
<i>Parammoecius corvinus</i> (Erichson, 1848)	Frolov y Ivanov 2001 (sub <i>A. (P.) corvinus</i>)
<i>Parammoecius corvinus</i> (Erichson, 1848)	Vitner 1996 (sub <i>A. (O.) corvinus</i>)
<i>Parammoecius gibbus</i> (Germar, 1816)	Martynov 2003b (sub <i>A. (P.) gibbus</i>)
<i>Parammoecius pyrenaeus</i> (Jaquelin du Val, 1860)	Barbero <i>et al.</i> 2001
<i>Pardalosus pardalis</i> (LeConte, 1857)	Jerath 1960 (sub <i>A. pardalis</i>)
<i>Phaeaphodius rectus</i> (Motschulsky, 1866)	Jiang <i>et al.</i> 2008 (sub <i>A. (P.) rectus</i>)
<i>Phaeaphodius rectus</i> (Motschulsky, 1866)	Kim y Lumaret 1988 (sub <i>A. (P.) rectus</i>)
<i>Phaeaphodius rectus</i> (Motschulsky, 1866)	Frolov 1994 (sub <i>A. rectus</i>)
<i>Phalacrothus biguttatus</i> (Germar, 1824)	Vitner 1996 (sub <i>A. (P.) biguttatus</i>)
<i>Phalacrothus biguttatus</i> (Germar, 1824)	Martynov 1999a (sub <i>A. (P.) biguttatus</i>)
<i>Phalacrothus citellorum</i> (Sem. y Med., 1929)	Vitner 1996 (sub <i>A. (P.) citellorum</i>)
<i>Pharaphodius discolor</i> (Erichson, 1842)	Walter 1982 (sub <i>A. (P.) discolor</i>)
<i>Pharaphodius rugosostriatus</i> (Waterhouse, 1875)	Shabalin 2019a
<i>Pholeoaphodius kalungwensis</i> (Paulian, 1954)	Walter 1982 (sub <i>Koshantschikovi</i> <i>kalungwensis</i>)
<i>Plagiogonus arenarius</i> (Olivier, 1789)	Novikov 1998 (sub <i>A. (P.) arenarius</i>)
<i>Plagiogonus arenarius</i> (Olivier, 1789)	Verdú y Galante 2000 (sub <i>A. (P.) arenarius</i>)
<i>Plagiogonus arenarius</i> (Olivier, 1789)	Martynov 1998c (sub <i>A. (P.) putridus</i>)

(concluye Tabla 2)

ESPECIES	AUTORES
<i>Plagiogonus arenarius</i> (Olivier, 1789)	Vitner 1996 (sub A. (<i>P.</i>) <i>putridus</i>)
<i>Plagiogonus nanus</i> (Fairmaire, 1860)	Verdú y Galante 2000 (sub A. (<i>P.</i>) <i>nanus</i>)
<i>Planolinellus vittatus</i> (Say, 1825)	Jerath 1960 (sub A. <i>vittatus</i>)
<i>Planolinoides borealis</i> (Gyllenhal, 1827)	Frolov y Ivanov 2001 (sub A. (<i>P.</i>) <i>borealis</i>)
<i>Planolinoides borealis</i> (Gyllenhal, 1827)	Vitner 1996 (sub A. (A.) <i>borealis</i>)
<i>Planolinoides neotomae</i> (Fall, 1907)	Jerath 1960 (sub A. <i>neotomae</i>)
<i>Planolinoides pectoralis</i> (LeConte, 1857)	Jerath 1960 (sub A. <i>pectoralis</i>)
<i>Planolinus fasciatus</i> (Olivier, 1789)	Martynov 2007 (sub A. (<i>P.</i>) <i>fasciatus</i>)
<i>Planolinus fasciatus</i> (Olivier, 1789)	Vitner 1996 (sub A. (A.) <i>uliginosus</i>)
<i>Planolinus pratensis</i> (Nomura y Nakane, 1951)	Yamashita <i>et al.</i> 1982 (sub A. <i>pratensis</i>)
<i>Pseudacrossus caspius</i> (Ménétriés, 1832)	Martynov 2003b (sub A. (<i>M.</i>) <i>caspius</i>)
<i>Pseudopharaphodius anthrax</i> (Gerstaecker, 1871)	Walter 1982 (sub <i>Pharaphodius anthrax</i>)
<i>Pseudopharaphodius novus</i> (Schmidt, 1911)	Jerath y Unny 1965 (sub A. (<i>B.</i>) <i>novus</i>)
<i>Rhodaphodius foetens</i> (Fabricius, 1787)	Vitner 1996 (sub A. (A.) <i>foetens</i>)
<i>Stenotothorax sparsus</i> (LeConte, 1878)	Jerath 1960 (sub A. <i>sparsus</i>)
<i>Subrinus sturmi</i> (Harold, 1870)	Kim y Lumaret 1986 (sub A. (S.) <i>illigeri</i>)
<i>Subrinus sturmi</i> (Harold, 1870)	Martynov 1998b (sub A. (S.) <i>sturmi</i>)
<i>Subrinus sturmi</i> (Harold, 1870)	Krell 1997 (sub A. (S.) <i>sturmi</i>)
<i>Teuchestes fossor</i> (Linnaeus, 1758)	Jerath 1960 (sub A. <i>fossor</i>)
<i>Teuchestes fossor</i> (Linnaeus, 1758)	Madle 1935 (sub A. <i>fossor</i>)
<i>Teuchestes fossor</i> (Linnaeus, 1758)	Madle 1936 (sub A. <i>fossor</i>)
<i>Teuchestes fossor</i> (Linnaeus, 1758)	Krell 1997 (sub A. (T.) <i>fossor</i>)
<i>Teuchestes fossor</i> (Linnaeus, 1758)	Vitner 1996 (sub A. (T.) <i>fossor</i>)
<i>Trichaphodiellus brasiliensis</i> (Castelnau, 1840)	Verdú y Galante 1997 (sub A. (T.) <i>brasiliensis</i>)
<i>Trichaphodioides detruncatus</i> (Schmidt, 1908)	Jerath y Unny 1965 (sub A. (B.) <i>detruncatus</i>)
<i>Trichonotulus scrofa</i> (Fabricius, 1787)	Vitner 1996 (sub A. (T.) <i>scrofa</i>)
<i>Trichonotulus scrofa</i> (Fabricius, 1787)	Martynov 1999a (sub A. (T.) <i>scrofa</i>)
<i>Volinus sticticus</i> (Panzer, 1798)	Vitner 1996 (sub A. (C.) <i>sticticus</i>)
<i>Volinus sticticus</i> (Panzer, 1798)	Martynov 1998a (sub A. (C.) <i>sticticus</i>)
<i>Volinus sticticus</i> (Panzer, 1798)	Frolov 2000 (sub A. <i>sticticus</i>)

En estas especies las larvas del tercer estadio se caracterizan por la siguiente morfología: antenas con 4-5 artejos antenales, al menos un artejo reducido en tamaño, tercer artejo usualmente con saliente apical. Epifaringe trilobulada, pedium rodeado por las phobae. Tormae unidas con epitorma prominente. Maxila con galea y lacinia claramente separadas, pero a menudo muy juntas. Dientes estriduladores de la maxila algunas veces ausentes. Dorso de los segmentos torácicos y abdominales plegados. Las concavidades de las placas respiratorias de los espiráculos torácicos están orientadas hacia atrás, y las placas de los espiráculos abdominales están orientadas ventral o cefalo-ventralmente. Patas de cuatro segmentos, con uñas bien desarrolladas. Lóbulos anales blanquecinos o amarillentos, sin sedas (Ritcher 1966).

b. Scarabaeinae

El periodo preimaginal completo de las especies cavadoras de este grupo de escarabajos se lleva a cabo en una estructura pedotrófica o masa nido, colocada en galerías simples o ramificadas bajo la boñiga. En las especies rodadoras se lleva a cabo en una bola nido rodada y enterrada en el suelo lejos de la boñiga. El tamaño y forma de las masas nido o de las bolas nido depende de la especie de que se trate. En todas las especies de Scarabaeinae, en cada masa nido o bola nido hay un solo huevo (Figura 5).

Las bolas nido presentan una pared de tierra, el huevo se encuentra en la parte inferior y el estiércol ocupa gran parte de su cavidad, como en el caso de *Euoniticellus intermedius* (Reiche, 1850; Figura 5A) o el huevo está en la parte superior y el estiércol ocupa todo el espacio de la cavidad como en *Copris incertus* Say, 1825 (Figuras 5B y 6). En cambio, las bolas nido de ciertas especies rodadoras, como *Canthon indigaceus chevrolati* y *Canthon cyanellus cyanellus*, tienen dos cámaras separadas por una fina capa de tierra: la cámara superior o de puesta contiene el huevo y la cámara inferior, que siempre es de mayor tamaño, está llena de estiércol compactado que servirá para la alimentación y crecimiento de las larvas (Figuras 5C y D). En cambio, las especies de los géneros *Scarabaeus* y *Gymnopleurus* elaboran bolas nido que no tienen dos cámaras (Lumaret 1980).

La pared de las bolas nido de las especies rodadoras es más elaborada que en las especies cavadoras, en *Canthon quinque maculatus* Laporte de Castelnau, 1840, especie necrófaga, la cámara del huevo no tiene revestimiento orgánico como la cámara de alimentación. En esta cámara, la pared externa es gruesa, porosa y está compuesta principalmente de granos de cuarzo, feldspato, arcilla, fragmentos líticos, mica, escasos minerales pesados, vidrio volcánico y componentes orgánicos. La pared interna es fina y está compuesta de arcilla teñida con óxido de hierro y nódulos de Mn-Fe (Cantil *et al.* 2014)

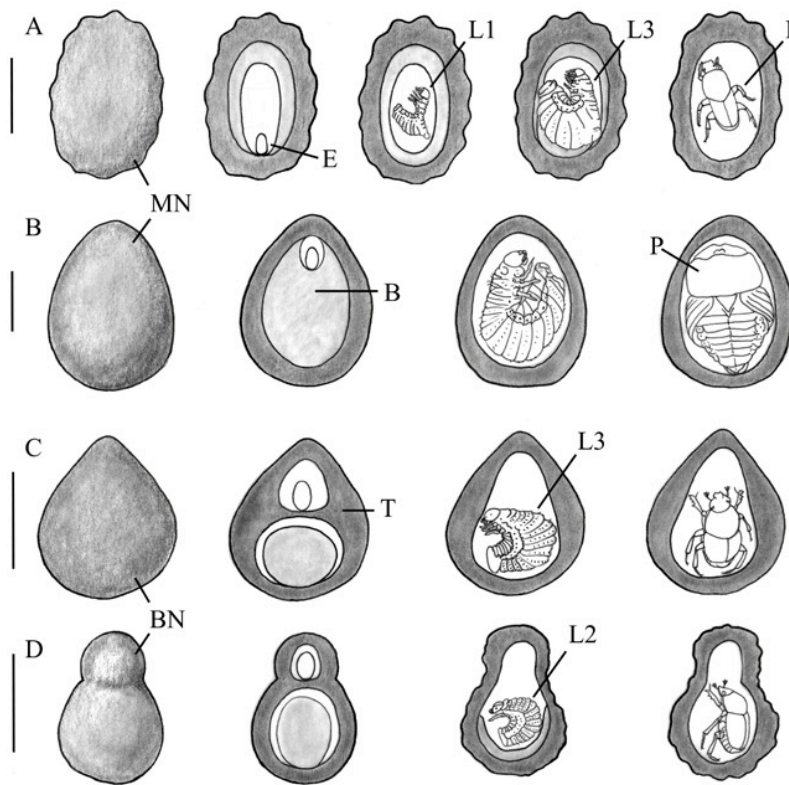


FIGURA 5. Estadios preimaginales de algunas especies de Scarabaeinae. A: *Euonitellus intermedius* (Modificado de Martínez *et al.* 2019). B: *Copris incertus* (Modificado de Martínez *et al.* 1996. Larva y pupa tomadas de Palestirini y Barbero 1994). C: *Canthon indigaceus chevrolati*. D: *Canthon cyanellus cyanellus* especie necrófaga (Tomadas de Martínez 1992). (B: estiércol proveniente de la boñiga. BN: bola nido, vista externa. E: embrión en la cámara de puesta. I: imago teneral. L1: larva estadio uno. L2: larva estadio dos. L3: larva estadio tres. MN: masa nido, vista externa. P: pupa. T: tierra compactada). Escala = 1mm.

El desarrollo embrionario sucede en la cámara de puesta, tanto en las especies cavadoras como en las rodadoras. El embrión no ha sido descrito en ninguna especie se este grupo. Cuando la larva del estadio uno eclosiona, las especies cavadoras van consumiendo el alimento y crecen hasta ocupar toda la cavidad de la masa nido. En las especies rodadoras la larva del estadio uno, después de eclosionar, emigra a la cámara inferior donde continuará el desarrollo larval. La larva del estadio tres y la pupa ocupan toda la cavidad de la bola nido, dependiendo de la especie. Es ahí mismo donde la pupa, en la cámara pupal, se convierte en imago teneral, quien al convertirse en imago juvenil rompe la pared de la cámara para emerger a la superficie (Figura 6).

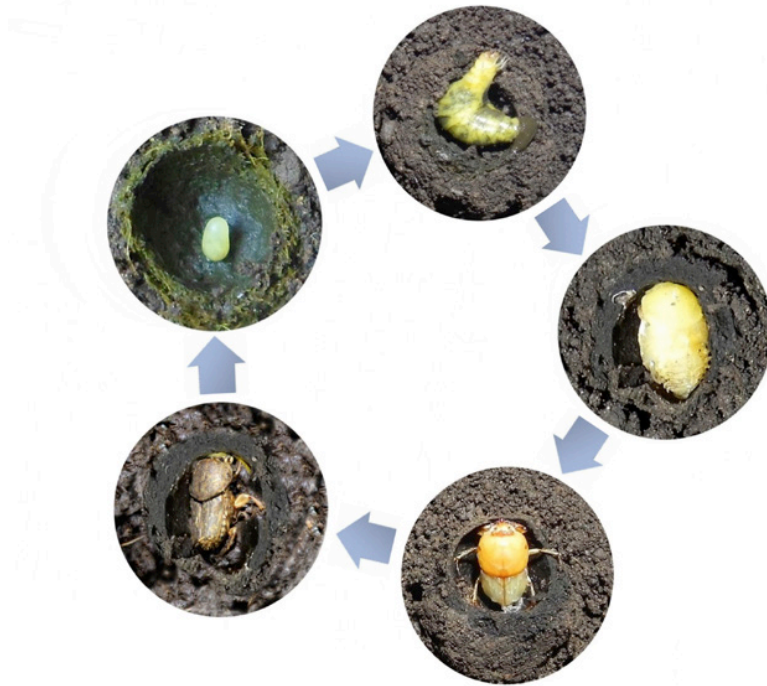


FIGURA 6. Desarrollo preimaginal en *Euoniticellus intermedius*. Fotos del huevo, la larva estadio dos en la masa nido y de la pupa, el imago teneral y el imago adulto antes de emerger, dentro de la cámara de pupación. Elaboradas por I. Martínez M.

La duración del periodo preimaginal varía según la especie, puede ser de 25 días, como en *Euoniticellus intermedius* (Reiche, 1850) (Martínez *et al.* 1996) y *Canthon indigaceus chevrolati* Harold, 1868 (Martínez 1992), a más de 200 días como en *Copris armatus* (Harold, 1869) (Anduaga *et al.* 1987) y *C. ochus* (Motschulsky, 1860) (Bang *et al.* 2004), o hasta más de 700 días como en *Synapsis tmolus* (Fisher von Waldheim, 1821) (Siyazov 1913) (Tabla 3).

Asimismo, la duración de las etapas del desarrollo embrionario, larval y pupal, varían según la especie; aunque en las especies que se conocen la etapa embrionaria es muy corta, la etapa larval es la más larga y la etapa pupal es corta (Tabla 4).

Las larvas del estadio uno han sido descritas sólo en tres especies, las del estadio dos en 13 especies, del estadio tres en 167 y la pupa en 55 especies (Tabla 5). Las larvas de los tres estadios se han descrito sólo en tres especies: *Digitonthophagus gazella* (Fabricius, 1787) (Rougon y Rougon 1980), *Euoniticellus intermedius* (Reiche, 1850) (Martínez *et al.* 2019) y *Canthon cyanellus cyanellus* LeConte, 1859, una especie necrófaga (Hernández y Martínez 2003) (Figura 7).

TABLA 3. Duración conocida del periodo preimaginal, de la puesta del huevo a la emergencia del imago joven, en especies de Scarabaeinae.

ESPECIE	DURACIÓN (días)	AUTORES
<i>Ateuchus aeneomicans</i> (Harold, 1868)	60-68	Cárdenas Castro <i>et al.</i> 2017
<i>Canthochilum histeroides</i> (Harold, 1868)	40-50	Matthews 1963
<i>Canthon cyanellus cyanellus</i> LeConte, 1859	25-30	Martínez 1992
<i>Canthon indigaceus chevrolati</i> Harold, 1868	25-30	Martínez 1992
<i>Circellium bacchus</i> (Fabricius, 1781)	120-130	Kryger <i>et al.</i> 2006
<i>Copris armatus</i> (Harold 1869)	224	Anduaga <i>et al.</i> 1987
<i>Copris incertus</i> Say, 1835	95-129	Martínez <i>et al.</i> 1996
<i>Copris hispanus</i> (Linnaeus, 1764)	120	Rommel 1961
<i>Copris laeviceps</i> Harold, 1869	46-47	Klemperer 1986
	40	Anduaga <i>et al.</i> 1987
<i>Copris lugubris</i> Boheman, 1858	63	Anduaga <i>et al.</i> 1987
<i>Copris ochus</i> (Motschulsky, 1860)	182 ± 23	Bang <i>et al.</i> 2004
<i>Copris remotus</i> LeConte, 1866	38-39	Lindquist 1933
<i>Digitonthophagus catta</i> (Fabricius, 1787)*	41-52	Gaikwad y Bhawane 2016
<i>Digitonthophagus gazella</i> (Fabricius, 1797)	41	Rougon y Rougon 1980
<i>Euoniitellus intermedius</i> (Reiche, 1850)	25-28	Martínez <i>et al.</i> 2019
<i>Eurysternus plebejus</i> Harold, 1880	35-70	Huerta 2012
<i>Gymnopleurus geoffroyi</i> (Fuessly, 1775)	36-46	Prasse 1957
<i>Gymnopleurus sturmii</i> (MacLeay, 1821)	38	Zamproгна <i>et al.</i> 2022
<i>Homocopris torulosus</i> (Eschscholtz, 1822)**	540	Joseph 1929
<i>Kheper nigroaeneus</i> (Boheman, 1857)	84	Edwards y Ascherborn 1988
<i>Oniticellus cinctus</i> (Fabricius, 1775)	39-40	Singh <i>et al.</i> 2019
<i>Onitis caffer</i> Boheman, 1857	730	Oberholzer 1958
	300-365	Edwards 1988
<i>Onthophagus alluvius</i> Howden y Cartwright, 1963	35-52	Lindquist 1935
<i>Onthophagus browni</i> Howden y Cartwright, 1963	32	Howden y Cartwright 1963
<i>Onthophagus depressus</i> Harold, 1871	46.3	Hunter <i>et al.</i> 1996
<i>Onthophagus incensus</i> Say, 1835	38	Huerta <i>et al.</i> 2010
<i>Onthophagus lyolti</i> Harold, 1880	30	Pérez Cogollo <i>et al.</i> 2015

(concluye Tabla 3)

ESPECIE	DURACIÓN (días)	AUTORES
<i>Onthophagus oklahomensis</i> Brown, 1927	21	Howden y Cartwright 1963
<i>Onthophagus rectecornutus</i> (Lansberge, 1883)	30-35	Veenakumari y Veeresh 1996
<i>Onthophagus similis</i> (Scriba, 1790)	40-50	Romero-Sampér y Martín-Piera 2007
<i>Onthophagus stylocerus</i> Graëlls, 1851	51-70	Romero-Samper y Martín-Piera 1995
<i>Phanaeus vindex</i> MacClay, 1819	327	Stewart y y Davis 1967
<i>Sisyphus schaefferi</i> (Linnaeus, 1758)	41-49	Prasse 1957
<i>Synapsis tmolus</i> Fischer von Waldheim, 1821	+ de 730	Siyazov 1913

* especie citada como *Onthophagus catta* (Fabricius); ** especie citada como *Pinotus torulosus* (Eschscholtz)

TABLA 4. Datos conocidos sobre la duración de los estadios preimaginales, en especies de Scarabaeinae.

ESPECIES	ESTADIOS	DURACIÓN (días)	AUTORES
<i>Canthon indigaceus chevrolati</i> Harold, 1868	Embrionario	3	Martínez 1992
	Larval	15	
	Pupal	10	
<i>Canthon cyanellus cyanellus</i> LeConte, 1859	Embrionario	3	Martínez 1992
	Larval	15	
	Pupal	10	
<i>Copris armatus</i> (Harold 1869)	Embrionario	20	Anduaga <i>et al.</i> 1987
	Larval	19	
	Pupal	125	
	Emergencia	60	
<i>Copris laeviceps</i> Harold, 1869	Embrionario	8	Anduaga <i>et al.</i> 1987
	Larval	13	
	Pupal	11	
	Emergencia	8	
<i>Copris lugubris</i> Boheman, 1858, 1855	Embrionario	10	Anduaga <i>et al.</i> 1987

(continúa Tabla 4)

ESPECIES	ESTADIOS	DURACIÓN (días)	AUTORES
<i>Copris ochus</i> (Motschulsky, 1860)*	Larval	17	Bang <i>et al</i> 2004
	Pupal	23	
	Emergencia	13	
	Embrionario	9 ± 1.7	
	Larval 1 y 2	+ de 15	
<i>Digitonthophagus gazella</i> (Fabricius, 1797)	Pupal	42.8 ± 4.9	Rougon y Rougon 1980
	Embrionario	2-3	
	Larval	26-28	
<i>Euoniticellus intermedius</i> (Reiche, 1850)	Pupal	13-15	Martínez <i>et al.</i> 2019
	Embrionario	4-5	
	Larval	12-13	
<i>Oniticellus cinctus</i> (Fabricius, 1775)	Pupal	4-5	Singh <i>et al.</i> 2019
	Embrionario	3-6	
	Larval	15-22	
<i>Onthophagus batesi</i> Howden y Cart., 1963	Pupal	7	Halffter y Edmonds 1982
	Embrionario	-	
	Larval	36	
<i>Onthophagus catta</i> (Fabricius, 1787)	Pupal	-	Gaikwad y Bhawane 2016
	Embrionario	2-3	
	Larval	31-34	
<i>Onthophagus depressus</i> Harold, 1871	Pupal	12-15	Hunter <i>et al.</i> 1996
	Embrionario	2.5-4.3	
	Larval	27	
<i>Onthophagus hirculus</i> (Mannerheim, 1829)	Pupal	12	Arellano <i>et al.</i> 2017
	Embrionario	2	
	Larval	22	
<i>Onthophagus incensus</i> Say, 1835	Pupal	11	Huerta <i>et al.</i> 2010
	Embrionario	4	
	Larval	22	

(concluye Tabla 4)

ESPECIES	ESTADIOS	DURACIÓN (días)	AUTORES
<i>Onthophagus landolti</i> Harold, 1880	Pupal	10	Pérez Cogollo <i>et al.</i> 2015
	Embrionario	2-2	
	Larval	20-22	
<i>Onthophagus landolti texanus</i> Schaeffer, 1914	Pupal	6-8	Howden 1957
	Embrionario	2-4	
	Larval	28-38	
<i>Onthophagus medorensis</i> Brown, 1929	Pupal	5	Hunter III <i>et al.</i> 1991
	Embrionario	4	
	Larval	32	
<i>Onthophagus similis</i> (Scriba, 1790)	Pupal	-	Romero-Samper y Martín-P. 2007
	Embrionario	4-8	
	Larval	21-28	
<i>Onthophagus stylocerus</i> Gräells, 1851	Pupal	6-12	Romero-Samper y Martín-P. 2007
	Embrionario	5-10	
	Larval	24-40	
<i>Scarabaeus catenatus</i> (Gerstaecker, 1871)	Pupal	11-17	Sato 1997
	Embrionario	3-8	
	Larval	20	
	Pupa a emergencia	88	

TABLA 5. Número de especies de las diferentes tribus de Scarabeinae en las cuales se ha descrito la larva de diferentes estadios o la pupa. (L1: Larvas de estadio uno. L2: Larvas del estadio dos. L3: Larvas del estadio tres. P: Pupas. (n): Número de especies. La clasificación de tribus corresponde a la de Halffter y Edmonds 1982.

TRIBUS	L1 (n)	L2 (n)	L3 (n)	P (n)	AUTORES
Onthophagini	1	2	48	9	Barbero y Palestrini 1996 Brach 1977 Burmeister 1930

(continúa Tabla 5)

TRIBUS	L1 (n)	L2 (n)	L3 (n)	P (n)	AUTORES
					Edmonds y Halffter 1978 Goidanich y Malan 1964 González-Vainer y Morelli 1995 Huerta <i>et al.</i> 2010 Katovich 2007 Kim y Lumaret 1988a, b Kim y Lumaret 1989 Lengerken 1954 Lumaret y Kim 1989a, b, c Martín-Piera y Romero-S. 1995 Medvedev 1952 Paulian y Baraud 1982 Pérez Cogollo <i>et al.</i> 2015 Ritcher 1966 Rosenhauer 1882 Rougon y Rougon 1980
Onitini	-	-	16	8	Edmonds y Halffter 1972, 1978 Gardner 1929 Lumaret y Moretto 1983 Medvedev y Daniyarov 1970 Morelli y González-Vainer 1996 Oberholzer 1958 Paulian y Baraud 1982 Paulian y Lumaret 1972 Ritcher 1945, 1966 Rougon y Rougon 1984
Oniticellini	1	5	18	1	Cambefort y Lumaret 1983 Edmonds y Halffter 1972, 1978 Gardner 1929 Khadakkar <i>et al.</i> 2018 Lumaret 1979 Lumaret y Cambefort 1980 Martínez <i>et al.</i> 2019 Martynov 1998d Medvedev 1952 Paulian y Baraud 1982 Walter 1979

(continúa Tabla 5)

TRIBUS	L1 (n)	L2 (n)	L3 (n)	P (n)	AUTORES
Coprini	-	-	36	12	Edmonds y Halffter 1972, 1978 Gardner 1944 González-Vainer y Morelli 1998 Lucas 1885 Lumaret y Paulian 1977 Medvedev 1952 Monteith y Storey 1981 Osten 1862 Palestrini y Barbero 1994 Paulian y Baraud 1982 Ritcher 1945, 1966 Vinson 1947 Vitner y Král 2009 Walter 1979
Eurysternini	-	-	3	2	Edmonds y Halffter 1972, 1978 López-Guerrero y Morón 1995
Scarabaeini	1	6	49	24	Barbero y Palestrini 1991 Barbero y Palestrini 1993 Barbero <i>et al.</i> 1999 Burmeister 1948 Edmonds 1967 Edmonds y Halffter 1972, 1978 González-Vainer 2019 Halffter y Matthews 1966 Hernández y Martínez 2003 Howden y Ritcher 1952 Lengerken 1954 Lumaret 1976 Lumaret y Cambefort 1980 Matthews 1963 Medvedev y Medvedev 1958 Morelli y González Vainer 2011 Paulian 1976 Palestrini y Barbero 1992b, 1993 Paulian y Baraud 1982 Paulian y Lumaret 1975 Paulian, Lumaret y Monteith 1983

(concluye Tabla 5)

TRIBUS	L1 (n)	L2 (n)	L3 (n)	P (n)	AUTORES
					Ritcher 1966
					Ronchetti 1949
					Prasse 1957
					Schiødte 1874
					Verdú y Galante 2001
					Walter 1979

La morfología general de las larvas del tercer estadio difiere de la de los estadios anteriores, aunque las larvas del segundo estadio presentan casi todas las características morfológicas que se encuentran en las del estadio tres; sin embargo, el ampulla terminal es diferente en cada uno de los tres estadios larvales. Esta estructura morfológica representa un dimorfismo sexual larval y se ha observado sólo en las larvas macho de Scarabaeinae desde el primer estadio (Hernández y Martínez 2003, Huerta *et al.* 2010, Pérez-Cogollo *et al.* 2015), en larvas de otras especies de escarabajos estercoleros y de otros coleópteros (Martínez y Lumaret 2003). El ampulla terminal representa el esbozo que dará origen a los derivados ectodérmicos del sistema reproductivo de los machos, la genitalia externa (Martínez y Lumaret 2005).

Las larvas del estadio tres transforman la masa nido o la bola nido en una cámara de pupación (Halffter y Edmonds 1982). La pared de estas cámaras es muy elaborada, es helicoidal, formada por espirales de hileras transversales de gránulos imbricados, como en *Sulcophanaeus menelas* (Castelnau, 1840), *Sulcophanaeus imperator* (Chevrolat, 1844), *Sulcophanaeus batesi* (Harold, 1868), *Ontherus sulcator* (Fabricius, 1775) y *Malagoiniella argentina* (Gillet, 1911). Cámaras similares son construidas por las larvas de *Anomiopsoides biloba* (Burmeister, 1861). Otros dos tipos de arreglos de gránulos en la pared de la cámara de pupación se han observado en especies de los géneros *Liatongus* Reitter, 1893 y *Heliocoprís* Hope, 1837. Estas características de las cámaras de pupación se han usado para análisis filogenéticos en esta subfamilia (Sánchez *et al.* 2010).

Las características generales de las larvas del estadio tres de Scarabaeinae son las siguientes: Larva jorobada. Labro simétrico, con arista distal trilobulada. Epifaringe con tormae unidas. Pedium de la epifaringe rodeada lateral y anteriormente por la foba. Cuatro chaetoparias, cada una de ellas con muy pocas sedas gruesas o un parche de sedas gruesas. Mesofoba transversa sinuosa. Mandíbula izquierda con tres dientes y mandíbula derecha con dos. Maxila con galea y lacinia ampliamente separadas, no fusionadas. Área estri-

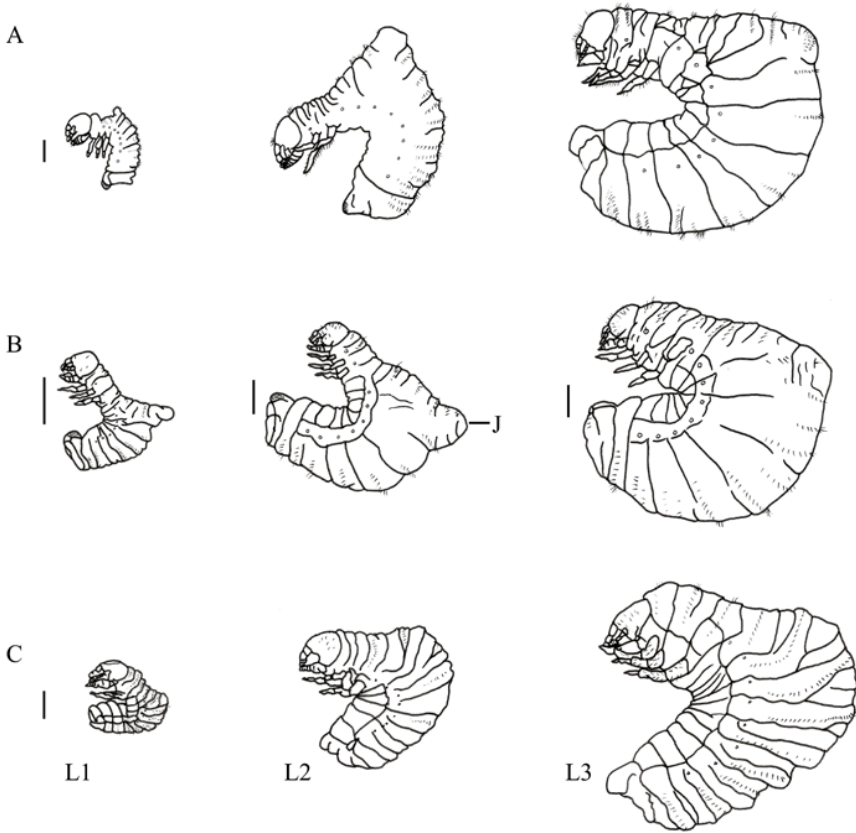


FIGURA 7. Larvas de los tres estadios de A: *Digitonthophagus gazella* (Tomadas de Rougon y Rougon 1980). B: *Euoniticellus intermedius* (Tomadas de Martínez *et al.* 2019). C: *Canthon cyanellus cyanellus* (Tomadas de Hernández y Martínez 2003). (L1: larva estadio uno. L2: larva estadio dos. L3: larva estadio tres. J: joroba dorsal). Escala = 1 mm.

duladora maxilar con una hilera de dientes cortos y cónicos, proceso anterior ausente. Hipofaringe con dos procesos esclerotizados asimétricos denominados oncyli. Antena con cuatro segmentos, el segmento distal tan reducido que parece ser un apéndice del tercer segmento. Tercer segmento de la antena con un punto sensorial distal oval o un apéndice sensorial cónico. Concavidades de las placas espiraculares, ventrales (cuando están presentes). Los brazos de placas espiraculares no constreñidos. Último segmento abdominal con varios lóbulos carnosos, laterales y caudales. Raster con teges o palidia en par monóstica o polística. Hendidura anal transversal. Patas con dos segmentos y 1-2 sedas terminales, sin estructuras estridulatorias. Uñas diminutas o ausentes, cuando están presentes cada una tiene una seda terminal. Patas metato-

rácicas notablemente más pequeñas que las patas protorácicas y mesotorácicas (Ritcher 1966, Edmonds y Halffter 1972, 1978).

La joroba en el torax es una característica larval propia de esta subfamilia, en algunas especies es muy pronunciada (Figura 7). En la larva de *Cephalodesmius armiger* Weswood, 1842 se han observado órganos estridulatorios (Monteith y Storey 1981, Paulian *et al.* 1983).

Las características morfológicas de las larvas del estadio tres se han empleado con fines taxonómicos y filogenéticos (Ritcher 1966, Edmonds y Halffter 1972, 1978). Kim y Lumaret (1988b) propusieron una síntesis de caracteres larvales para el género *Onthophagus* Latreille, 1802.

c. Geotrupidae

El periodo preimaginal de las especies de este grupo de escarabajos es conocido en pocas especies. Se lleva a cabo en masas nido de estiércol enterradas en galerías subterráneas, en cada masa nido la hembra oviposita un huevo y el número de huevos puestos por nido varía según la especie (Tablas 2 y 3, Capítulo 2); sin embargo, algunas especies australianas, no coprófagas, no almacenan reservas destinadas a sus larvas, es el caso de *Blackburnium reichii* (Guérin-Méneville, 1838), *Blackbolbus frontalis* (Guérin-Méneville, 1838), *Bolborhachium inclinatum* Howden, 1985 y *Bolborhachium trituberculatum* (Bainbridge, 1842), las larvas sólo mordisquean un poco la tierra de la pared de la cámara (Houston 2011, 2016).

Sobre la duración de la etapa embrionaria no se conoce mucho, aunque parece durar 10 días o más, según la especie (Klemperer y Lumaret 1985, Houston 2016). En cambio, la etapa larval es muy larga, sobre todo el estadio tres. Durante esta etapa se presenta una diapausa, como se ha observado en *Thorectes albarracinus* Wagner, 1928, *T. lusitanicus* (Jekel, 1865) [citado como *T. laevigatus cobosi*], *T. sericeus* (Jekel, 1865) (Klemperer y Lumaret 1985), *Thyphaeus typhoeus* (Linnaeus, 1758) (Brussaard 1983) y en *Chelotrupes hiostius* (Gené, 1836) [citado como *Thyphaeus (Chelotrupes) hiostius* (Crovetti 1971)].

En esta familia de escarabajos la duración del periodo preimaginal es muy larga, siendo la fase de larva tercera la más larga (Tabla 6). El desarrollo de huevo a adulto recién emergido dura 150-180 días en *Geotrupes spiniger* Marsham, 1802 y de 180-300 días en *Trypocopris vernalis* Linnaeus, 1758 [citado como *Geotrupes vernalis*], dura 303-313 días en *Megatrupes cavicollis* Bates, 1887 [citado como *Geotrupes cavicollis*] Halffter *et al.* 1985), 129-159 días en *Bolborhachium recticorne* (Guérin-Méneville, 1838) (Houston 2016) y 180 días en *Thorectes albarracinus*, *T. lusitanicus* y *T. sericeus* (Klemperer y Lumaret 1985).

TABLA 6. Duración aproximada de los estadios preimaginales en especies de Geotrupidae (I: imago joven al emerger. L1: estadio larval 1. L2: estadio larval 2. L3: estadio larval 3. P: estadio pupal).

ESPECIES	L1	L2	L3	P	I	AUTORES
	(días)					
<i>Blackburnium reichei</i> (Guérin-Méneville, 1838)	-	6-7	38	-	-	Houston 2016
<i>Bolborhachium recticorne</i> (Guérin-Méneville, 1838)	2-7	10	60-90	30	-	Houston 2016
<i>Chelotrupes hiostius</i> ¹ (Gené, 1836)	-	-	180	10-20	20	Crovetti 1971
<i>Megatrupes cavicollis</i> ² Bates, 1887	-	10	190	44	30-40	Halfpter <i>et al.</i> 1985
<i>Thorectes albarracinus</i> (Wagner, 1928)	11-14	13-17	135	-	7	Klemperer y Lumaret 1985
<i>Thorectes lusitanicus</i> ³ (Jekel, 1865)	11-15	14-19	135	-	7	Klemperer y Lumaret 1985
<i>Thorectes sericeus</i> (Jeckel, 1865)	11-15	12-15	120	-	7	Klemperer y Lumaret 1985

¹Especie citada como *Typhoeus (Chelotrupes) hiostius*. ²especie citada como *Geotrupes cavicollis*. ³especie citada como *Thorectes laevigatus cobosi*

Las larvas del tercer estadio de Geotrupidae construyen cámaras de pupación sencillas, como en *Blackburnium reichei* (Guérin-Méneville, 1838), *Bolboleaus hiaticollis* Howden, 1985, *Bolborhachium recticorne* (Guérin-Méneville, 1838) y *Bolborhachium inclinatum* Howden, 1985, especies que no almacenan alimento en la cámara de puesta (Houston 2016) o más elaboradas como en *Geotrupes spiniger* (Marsham, 1802) (Klemperer 1978).

La descripción de las larvas del estadio tres se ha efectuado en poco más de 40 especies (Figura 8, Tabla 7). Con los datos morfológicos de este estadio larval en este grupo se han efectuado investigaciones con fines taxonómicos y filogenéticos (Grebennikov y Scholtz 2004, Paulian 1939, Ritcher y Duff 1971, Verdú *et al.* 2004).

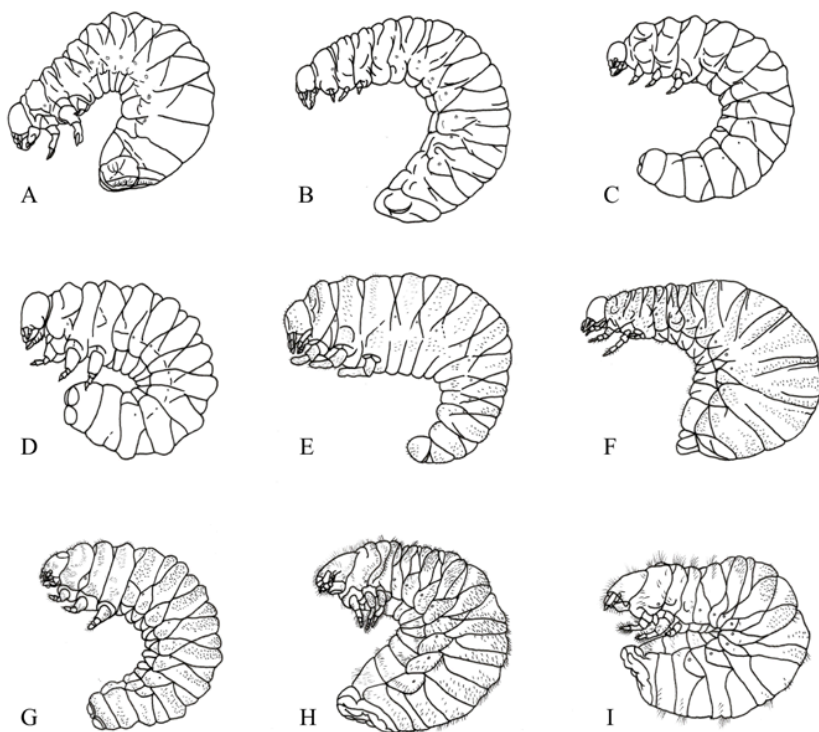


FIGURA 8. Larvas del tercer estadio en varias especies de Geotrupidae, vista lateral. A: *Geotrupes blackburnii excrementi*. B: *Lethrus apterus*. C: *Eucanthus lazarus*. D: *Bolbocerosoma tumefactum*. E: *Bolboceras obesus*. F: *Peltotrupes youngi*. En estos esquemas se omite la setación (Tomadas de Ritcher 1966). G: *Bolbelasmus bocchus*. H: *Typhaeus typhoeus*. I: *Thorectes valencianus*. (Tomadas de Verdú *et al.* 2004).

Las larvas de Geotrupidae se caracterizan principalmente por lo siguiente: antena con tres segmentos. Penúltimo segmento con uno o más órganos sensoriales distales y el último segmento reducido en diámetro. La epifaringe suele ser trilobulada con tormas simétricas. Maxila con galea y lacinia claramente separadas. Área maxilar estridulatoria con dientes. Tergum de los segmentos abdominales, del 3 a 7, con dos anillos dorsales. Apertura anal a veces en forma de V o de Y, en algunos géneros rodeada de lóbulos carnosos. Patas con 2-4 segmentos. Patas mesotorácicas y metatorácicas con órganos estridulatorios, las metatorácicas a veces muy reducidas en tamaño (la mayoría de Geotrupini). Espiráculos cribiformes o con dos aberturas (Ritcher 1966).

Los órganos estridulatorios larvales de Geotrupidae establecen la comunicación acústica entre las larvas y los adultos (Palestrini y Zunino 1987). En *Geotrupes spiniger* se ha grabado el sonido que emiten (Palestrini *et al.* 1990).

TABLA 7. Especies de Geotrupidae en las que se han descrito las larvas de varios estadios.

ESPECIES	L1	L2	L3	AUTORES
<i>Anoplotrupes hornii</i> (Blanchard, 1888)	-	-	*	Howden 1955
<i>Anoplotrupes stercorosus</i> (Scriba, 1791) ¹	-	-	*	Medvedev 1952
<i>Bolbelasmus bocchus</i> (Erichson, 1841)	-	-	*	Verdú <i>et al.</i> 1998
<i>Bolbelasmus gallicus</i> (Mulsant, 1842)	-	-	*	Howden 1955, Verdú <i>et al.</i> 2004
<i>Bolbocerosoma tumefactum</i> (Palisot de B., 1809)	-	-	*	Ritcher 1966
<i>Bolborhachium anneae</i> Howden, 1985	-	*	-	Howden 1985
<i>Bolborhachium recticorne</i> Guérin-Méneville, 1838	-	*	-	Howden 1985
<i>Ceratophyus gopherinus</i> Cartwright, 1966	-	-	*	Ritcher y Duff 1971
<i>Ceratophyus hoffmannseggii</i> (Fairmaire, 1856)	-	*	*	Lumaret 1984
<i>Ceratotrupes bolivari</i> Halffter y Martínez, 1962	-	-	*	Howden 1967
<i>Cnemotrupes blackburnii</i> (Fabricius, 1781) ²	-	*	*	Ritcher 1947, Ritcher 1966
<i>Cnemotrupes blackburnii excrementi</i> (Say, 1823) ³	-	-	*	Ritcher 1966
<i>Cnemotrupes semiopacus</i> (Jekel, 1866)	-	-	*	Howden 1955
<i>Cnemotrupes splendidus</i> (Fabricius, 1775)	-	-	*	Howden 1955
<i>Cnemotrupes ulkei</i> (Blanchard, 1888)	-	*	-	Ritcher 1947
<i>Eucanthus lazarus</i> (Fabricius, 1775)	-	-	*	Ritcher 1947
<i>Frickius variolosus</i> Germain, 1897	-	-	*	Howden 1982
<i>Geohowdenius egeriei</i> (Germar, 1824)	-	-	*	Howden 1955
<i>Geohowdenius opacus</i> (Haldeman, 1853)	-	-	*	Howden 1964
<i>Geotrupes ibericus</i> Baraud, 1958	-	-	*	Verdú <i>et al.</i> 2004
<i>Geotrupes mutator</i> (Marsham, 1802)	-	*	-	van Emden 1941
<i>Geotrupes puncticollis</i> (Malinowsky, 1811)	-	*	*	van Emden 1941
<i>Geotrupes stercorarius</i> (Linnaeus, 1758)	-	-	*	van Emden 1941
<i>Lethrus (Abrognathus) tuberculifrons</i> Ballion, 1870	-	*	-	Verdú <i>et al.</i> 2004
<i>Mycotrupes gaigei</i> Olson y Hubbell, 1954	-	-	*	Olson <i>et al.</i> 1954
<i>Odonteus armiger</i> (Scopoli, 1772)	-	-	*	Panin 1957
<i>Odonteus darlingtoni</i> (Wallis, 1928) ⁴	-	-	*	Howden 1955, Ritcher 1966
<i>Odonteus liebecki</i> (Wallis, 1928) ⁵	-	-	*	Ritcher 1966

(concluye Tabla 7)

ESPECIES	L1	L2	L3	AUTORES
<i>Odonteus obesus</i> (LeConte, 1859) ⁶	-	-	*	Ritcher 1966
<i>Odonteus simi</i> (Wallis, 1928) ⁷	-	-	*	Ritcher 1966
<i>Peltotrupes youngi</i> Howden, 1955	-	-	*	Howden 1955
<i>Sericotrupes niger</i> (Marshall, 1802)	*	*	*	Verdú <i>et al.</i> 2004
<i>Taurocerastes patagonicus</i> Philippi, 1866	-	-	*	Howden y Peck 1987
<i>Thorectes albarracinus</i> (Wagner, 1928)	*	*	*	Paulian y Lumaret 1974, Verdú <i>et al.</i> 2004
<i>Thorectes (Jekelius) intermedius</i> (Costa, 1827)	-	-	*	Verdú <i>et al.</i> 2004
<i>Thorectes (J.) punctatolineatus</i> (François, 1904)	-	*	*	Verdú <i>et al.</i> 2004
<i>Thorectes (J.) sericeus</i> (Jekel, 1865)	-	-	*	Verdú <i>et al.</i> 2004
<i>Thorectes (Thorectes) baraudi</i> López-Colón, 1981	-	-	*	Verdú <i>et al.</i> 2004
<i>Thorectes (T.) laevigatus lusitanicus</i> (Jekel, 1866)	-	*	*	Verdú <i>et al.</i> 2004
<i>Typhaeus typhoeus</i> (Linnaeus, 1758)	-	-	*	Medvedev 1952, van Emden 1941
<i>Trypocoprís pyrenaicus</i> (Charpentier, 1825)	-	*	-	Verdú <i>et al.</i> 2004
<i>Trypocoprís vernalis</i> (Linnaeus, 1758) ⁸	-	-	*	Medvedev 1952

¹especie citada como *Geotrupes stercorosus*. ² especie citada como *Geotrupes blackburnii*.

³especie citada como *Geotrupes blackburnii excrementi*. ⁴especie citada como *Bolboceras dar-*

lingtoni. ⁵especie citada como *Bolboceras liebecki*. ⁶especie citada como *Bolboceras obesus*.

⁷especie citada como *Bolboceras simi*. ⁸especie citada como *Geotrupes vernalis*.

2. CONCLUSIONES

En Aphodiinae, el desarrollo embrionario se lleva a cabo en una cámara de puesta, en la cual se encuentra un solo embrión, sólo en pocas especies se han observado hasta 18 embriones por cámara. Las larvas de los tres estadios se desarrollan libres en la boñiga. Las pupas se desarrollan en una cámara pupal situada en la boñiga o en el suelo. En esa misma cámara permanece el imago teneral hasta su emergencia como imago juvenil.

En Scarabaeinae, este periodo ocurre en una masa nido o en una bola nido, según la especie. Contrariamente a las especies cavadoras, en las

especies rodadoras en la parte superior de la bola nido se desarrolla el embrión y la larva del primer estadio desciende a la parte inferior llena de estiércol almacenado por la madre, del cual se alimentará durante toda la etapa larval. Tanto en las especies cavadoras como en las rodadoras, la cámara de alimentación se convierte en cámara pupal, y la pupa se quedará ahí hasta convertirse en imago teneral y, posteriormente, emerger a la superficie como imago juvenil.

En Geotrupidae, todas las fases del periodo preimaginal ocurren en una cámara con o sin estiércol, localizada en el suelo a diferentes profundidades. La cámara pupal es muy sencilla, ahí mismo la pupa se convierte en imago teneral y después en imago juvenil. El periodo preimaginal tiene una duración muy larga.

En las dos subfamilias de Scarabaeidae y en Geotrupidae, la larva del estadio tres elabora la cámara pupal, donde la pupa después de la metamorfosis se convertirá en imago teneral, que se quedará en el mismo sitio hasta emerger como imago juvenil. La cámara pupal es muy sencilla en Aphodiinae, más elaborada en Geotrupidae y muy elaborada en Scarabaeinae.

La diapausa se puede presentar en la etapa de huevo, como en algunas especies de Aphodiinae, o como larva del tercer estadio en algunas especies de Aphodiinae, Scarabaeinae y Geotrupidae.

Bibliografía

- Anduaga, S., Halffter, G. & Huerta, C. 1987. Adaptaciones ecológicas de la reproducción en *Copris* (Coleoptera: Scarabaeidae: Scarabaeinae). *Bollettino del Museo Regionale di Scienze Naturali-Torino*, 5(1), 45-65.
- Arellano, L., Castillo-Guevara, C., Huerta, C., Germán-García, A. & Lara, C. 2017. Nesting biology and life history of the dung beetle *Onthophagus lecontei* (Coleoptera: Scarabaeinae). *Animal Biology*, 67(1), 41-52.
- Bang, H. S., Kwon, O. S., Wang, S. J. & Mah, Y. I. 2004. Developmental biology and phenology of a korean native dung beetle, *Copris ochus* (Motschulsky) (Coleoptera: Scarabaeidae). *The Coleopterists Bulletin*, 58(4), 522-533.
- Barbero, E. & Palestrini, C. 1991. Gli stadi preimmaginali di *Malagoniella* (*Megathopomima*) *puncticollis puncticollis* (Blanchard, 1843) (Coleoptera: Scarabaeidae: Canthonina). *Elytron*, 5, 215-225.
- Barbero, E. & Palestrini, C. 1993. Descrizione del terzo stadio larvale di *Anomiopsoides cavifrons* (Burmeister, 1861). *Bollettino della Società Entomologica Italiana*, 125(1), 53-60.
- Barbero, E. & Palestrini, C. 1995. *Aphodius* (*Coprimorphus*) *scrutator*. Descrizione della larva e note di biologia riproduttiva (Coleoptera, Scarabaeoidea, Aphodiidae). *Fragmenta Entomologica Roma*, 26(2), 341-352.
- Barbero, E. & Palestrini, C. 1996. La larve et la nymphe d'*Onthophagus* (*Paleonthophagus*) *marginalis* ssp. *yalusicus* Waltl, 1835 (Coleoptera: Scarabaeidae: Onthophagini). *Acta Zoológica Mexicana*. (n.s.), 68:27-36.

- Barbero, E., Palestrini, C. & Montereisino E. 1999. Morfología preimaginal y notas de biología reproductiva en *Malagoniella (Megathopomima) magnifica* Balthasar, 1939 (Coleoptera: Scarabaeidae: Canthonina). *Elytron*, 13, 109-121.
- Barbero, E., Palestrini, C., Borghesio, L. & Valsania, V. 2001. *Parammoecius pyrenaicus* (Jacquelin du Val, 1859): morfología degli stadi preimaginali e discriminazione delle fasi larvali (Coleoptera: Scarabaeoidea: Aphodiidae). *Elytron*, 15, 77-189.
- Brach, V. 1977. Larvae of *Onthophagus p. polyphemi* Hubbard and *Onthophagus tuberculifrons* Harold (Coleoptera: Scarabaeidae). *Bulletin of the Southern California Academy of Sciences*, 76, 66-68
- Brussaard, L. 1983. Reproductive behaviour and development of the dung beetle *Typhaeus typhoeus* (Coleoptera, Geotrupinae). *Tijdschrift voor Entomologie*, 126(10), 203-231.
- Burmeister, F. 1930. Die Brutfürsorge und das Bauprinzip der Gattung *Onthophagus* Latr. (Col.) *Zeitschrift für Morphologie und Oekologie der Tiere*, 16, 559-647.
- Burmeister, H. 1948. Die Entwicklungsgeschichte der Gattung *Deltotichilum* Esch. *Zeitung für Zoologie, Zootomie und Palaeozoologie*, 1, 133-136 and 1, 141-144.
- Cambefort, Y. & Hanski, I. 1991. Dung beetle population biology. Pp. 36-50. In: Hanski, I. & Cambefort, Y. (Eds.), *Dung Beetle Ecology*. Princeton University Press, Princeton, New Jersey, EUA.
- Cambefort, Y. & Lumaret, J.-P. 1983. Nidification et larves des *Oniticellini* afro-tropicaux. *Bulletin de la Société entomologique de France*, 88, 542-569.
- Cantil, L. F., Sánchez, M. V., Dinghi, P. A. & Genise, J. F. 2014. Food relocation behavior, nests, and brood balls of *Canthon quinquemaculatus* Laporte de Castelnau (Coleoptera: Scarabaeidae: Scarabaeinae). *The Coleopterists Bulletin*, 68(2), 199-208. DOI: 10.1649/0010-065X-68.2.199.
- Cárdenas-Castro, E. & Páez-Martínez, A. 2017. Comportamiento reproductivo de coleópteros coprófagos (Coleoptera: Scarabaeidae) en condiciones de laboratorio. *Revista de Ciencias Agrícolas*, 34(1), 74-83. DOI: 10.22267/rcia.173401.64.
- Christensen, C. M. & Dobson, R. C. 1976. Biological studies on *Aphodius fimetarius* (L.) (Coleoptera, Scarabaeidae). *Journal of the Kansas Entomological Society*, 50, 129-134.
- Crovetti, A. 1971. Ricerche eco-etologiche su *Typhoeus (Chelotrupes) hostius* Gené (Coleoptera, Geotrupidae). *Annali della Facoltà di Agraria dell'Università di Sassari*, 19, 1-71.
- Dellacasa, G., Bordat, P. & Dellacasa, M. 2001. A revisional essay of world genus-group taxa of Aphodiinae (Coleoptera Aphodiidae). *Memorie della Società Entomologica Italiana*, 79, 1-482.
- Dzhambazishvili, Y. S. & Medvedev, S. I. 1974. Description of the larvae of four species of Scarabaeidae (Coleoptera) from Georgia. *Vestnik Zoologii*, 5, 14-19. [In Russian].
- Edmonds, W. D. 1967. The immature stages of *Phanaeus (Coprophanæus) jasius* Olivier and *Phanaeus (Metallophanæus) saphirinus* Sturm (Coleoptera: Scarabaeidae). *The Coleopterists Bulletin*, 21, 97-105.
- Edmonds, W. D. & Halffter, G. 1972. A taxonomic and biological study of immatures stages of some New World Scarabaeinae (Coleoptera: Scarabaeidae). *Escuela Nacional de Ciencias Biológicas. Instituto Politécnico Nacional, México*, 19, 85-122.

- Edmonds, W. D. & Halffter, G. 1978. Taxonomic review of immature dung beetles of the subfamily Scarabaeinae (Coleoptera: Scarabaeidae). *Systematic Entomology*, 3, 307-331.
- Frolov, A. V. 1994. On the larval morphology of two species of *Aphodius* (Coleoptera, Scarabaeidae). [*Entomological Review* 1995, 74(2), 34-41]. *Zoologicheskii Zhurnal*, 73(4), 103-110.
- Frolov, A. V. 1996. Descriptions of the *Aphodius distinctus* Müll. and *A. scybalarius* F. (Coleoptera, Scarabaeidae) larvae. *Entomologicheskoe Obozrenie*, 75(3) 577-586. [In Russian].
- Frolov, A. V. 2000. Description of larvae of *Aphodius sticticus* Panzer and *A. punctatosulcatus* Sturm Larvae (Coleoptera, Scarabaeidae). *Entomologicheskoe Obozrenie*, 79(3), 619-624. [In Russian].
- Frolov, A. V. 2009. Larval morphology of *Aphodius sus* (Herbst) and *A. variicolor* Koshantschikov (Coleoptera: Scarabaeidae: Aphodiinae). *Zootaxa*, 2169, 45-54.
- Frolov, A. V. & Akhmetova, L. A. 2006. A description of the third instar larva of *Aphodius bimaculatus* (Laxmann) (Coleoptera, Scarabaeidae). *Entomologicheskoe Obozrenie*, 85(1), 170-175. [In Russian].
- Frolov, A. V. & Akhmetova, L. A. 2017. Description of a new subgenus *Metoporaphodius* subgen. n. of the genus *Aphodius* Helw. (Coleoptera, Scarabaeidae) and of the larva of its type species, *A. plutschewskii* D. Kosh. *Entomologicheskoe Obozrenie*, 96(3), 560-567. [In Russian].
- Frolov, A. V. & Ivanov, A. V. 2001. On the larval morphology of *Aphodius borealis* Gyllenhal and *A. corvinus* Erichson (Coleoptera: Scarabaeidae). *Annales Zoologici*, 51(3), 347-349.
- Gaikwad, A. R. & Bhawane, G. P. 2016. Observation on life cycle and nesting behavior of dung beetle *Onthophagus catta* (Fabricius). *International Journal of Zoology Studies*, 1(7), 9-13.
- Galante, E. 1990. La larve d'*Aphodius (Nobius) bonnairei* Reitter, 1892 et données sur sa biologie (Coleoptera, Scarabaeoidea, Aphodiidae). *Nouvelle Revue d'Entomologie, Nouvelle Série*, 7(3), 283-288.
- Gardner, J. C. M. 1929. Immature stages of Indian Coleoptera (6). *Indian Forest Records*, 14, 103-132.
- Gardner, J. C. M. 1944. On some coleopterous larvae from India. *Indian Journal of Entomology*, 6, 111-116.
- Gittings, T. & Giller, P. S. 1997. Life history traits and resource utilisation in an assemblage of north temperate *Aphodius* dung beetles (Coleoptera: Scarabaeidae). *Ecography*, 20, 55-66.
- Goidanich, A. & Malan, C. E. 1964. Sulla nidificazione pedotrofica di alcune specie di *Onthophagus* europei e sulla microflora aerobica dell'apparato digerente della larva di *Onthophagus taurus* Schreber (Coleoptera: Scarabaeidae). Osservazioni sopra il genere *Onthophagus* Latr.: XVI. *Analli della Facoltà di Scienze Agrarie dell'Università degli Studi di Torino*, 2, 213-378.
- González-Vainer, P. 2019. *Canthon bispinus* Germar (Coleoptera: Scarabaeidae): Descriptions of the third instar and pupa. *The Coleopterists Bulletin*, 73(1), 233-238.
- González-Vainer, P. & Morelli, E. 1995. Estados inmaduros de *Onthophagus hirculus* Mannh., 1829 (Coleoptera: Scarabaeidae). *Revista Brasileira de Biología*, Supl. 1, 55, 39-44.

- González-Vainer, P. & Morelli, E. 1998. Estados preimaginales, nidificación y fenología de *Canthidium moestum* (E.) Harold, 1867. (Coleoptera: Scarabaeidae: Coprini). *Acta Zoológica Mexicana* (n.s.), 73, 1-9.
- Grebennikov, V. V. & Scholtz, C. H. 2004. The basal phylogeny of Scarabaeoidea (Insecta: Coleoptera) inferred from larval morphology. *Invertebrate Systematics*, 18(3), 321-348.
- Hafez, M. 1939. The life history of *Aphodius lividus* Oliv. (Coleoptera: Scarabaeidae). *Bulletin de la Société Fouad 1^{er} d'Entomologie*, 23, 288-200.
- Halffter, G. & Edmonds, W. D. 1982. *The nesting behavior of the dung beetles (Scarabaeinae)*. Instituto de Ecología, A. C. México. D. F.
- Halffter, G. & Matthews, E. G. 1966. The natural history of dung beetles of the Subfamily Scarabaeinae (Coleoptera: Scarabaeidae). *Folia Entomológica Mexicana*. 12-14, 1-312.
- Halffter, V., López Guerrero, Y. & Halffter, G. 1985. Nesting and ovarian development in *Geotrupes cavicollis* Bates (Coleoptera: Scarabaeidae). *Acta Zoológica Mexicana* (n. s.), 7, 1-28.
- Hernández, M. G. & Martínez, M. I. 2003. Desarrollo larval en *Canthon cyanellus cyanellus* LeConte (1859) (Coleoptera: Scarabaeidae). *Acta Zoológica Mexicana* (n. s.), 89, 185-200.
- Holter, P. 1979. Abundance and reproductive strategy of the dung beetle *Aphodius rufipes* (L.) (Scarabaeidae). *Ecological Entomology*, 4, 317-326.
- Hosogi, Y., Hayakawa, H., Shimonishi, K. & Miyao, M. 1979. Studies on the utilization of dung beetles for the management of pasture and pasture sanitation. 5. Life history of *Aphodius elegans* All., 1847, with special reference to its oviposition and larval growth. *Bulletin of the Kochi prefectural Livestock Experimental Station*, 10, 23-35.
- Houston, T. F. 2011. Egg gigantism in some Australian earth-borer beetles (Coleoptera: Geotrupidae: Bolboceratinae) and its apparent association with reduction or elimination of larval feeding. *Australian Journal of Entomology*, 50, 164-173.
- Houston, T. F. 2016. Brood cells, life-cycle stages and development of some earth-borer beetles in the genera *Bolborhachium*, *Blackburnium* and *Bolboleaus* (Coleoptera: Geotrupine), with notes on captive rearing and a discussion of larval diet. *Austral Entomology*, 55, 49-62.
- Howden, H. F. 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 National Museum*, 104, 151-319.
- Howden, H. F. 1957. Investigations on sterility and deformities of *Onthophagus* (Coleoptera, Scarabaeidae) induced by gamma radiation. *Annals of the Entomological Society of America*, 50(1), 1-9.
- Howden, H. F. 1964. The Geotrupinae of North and Central America. *Memoirs of the Entomological Society of Canada*, 39, 1-91.
- Howden, H. F. 1967. Mexican Geotrupini: a new species of *Geotrupes* and description of the larva of *Ceratotrupes* (Coleoptera: Scarabaeidae). *Canadian Entomologist*, 99, 1003-1007.

- Howden, H. F. 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, 2713-2724.
- Howden, H. F. 1985. A revision of the Australian beetle genera *Bolboleaus* Howden & Cooper, *Blackbolbus* Howden & Cooper, and *Bolborhachium* Boucomont (Scarabaeidae: Geotrupinae). *Australian Journal of Zoology Supplementary Series*, 33(111), 1-179. DOI: 10.1071/AJZS111.
- Howden, H. F. & Cartwright, O. L. 1963. Scarab beetles of the genus *Onthophagus* Latreille North of Mexico (Col., Scarabaeidae). *Proceedings of the United States National Museum*, 14(3467), 1-135.
- Howden, H. F. & Peck, S. B. 1987. Adult habits, larval morphology, and phylogenetic placement of *Taucerastes patagonicus* Philippi (Scarabaeidae: Geotrupidae). *Canadian Journal of Zoology*, 65, 329-332.
- Howden, H. F. & Ritcher, P. O. 1952. Biology of *Deltochilum gibbosum* (Fab.) with a description of the larva. *The Coleopterists Bulletin*, 6(4), 53-57.
- Huerta, C. 2012. Nesting behavior of *Eurysternus plebejus* Harold (Coleoptera: Scarabaeidae) under laboratory conditions. *The Coleopterists Bulletin*, 66(1), 51-54.
- Huerta, C., Martínez, M. I. & García-Hernández, M. 2010. Preimaginal development of *Onthophagus incensus* Say, 1835 (Coleoptera: Scarabaeidae: Scarabaeinae). *The Coleopterists Bulletin*, 64(4), 365-371.
- Hunter III, J. S., Fincher, G. T. & Lancaster, J. L. 1991. Observations on the life history of *Onthophagus medorensis*. *Southwestern Entomologist*, 16, 205-213.
- Hunter III, J. S., Fincher, G.T. & Sheppard, D. C. 1996. Observations on the life history of *Onthophagus depressus* (Coleoptera: Scarabaeidae). *Journal of Entomological Science*, 31(1), 63-61.
- Jerath, M. L. 1960. Notes on larvae of nine genera of Aphodiinae in the United States (Coleoptera: Scarabaeidae). *Proceedings of the United States National Museum*, 111(3425), 43-94.
- Jerath, M. L. & Unny, K. L. 1965. Larvae of six species of genus *Aphodius* from eastern Nigeria (Coleoptera: Scarabaeidae). *The Coleopterists Bulletin*, 19(3), 1-95.
- Jiang, L. L., Fang, H., Fan, S. R., Jiang, S. C., Sun, Y. M. & Zhang, Z. L. 2008. Larval morphology of five species of *Aphodius* from China (Coleoptera, Scarabaeidae, Aphodiinae). *Acta Zootaxonomica Sinica*, 33(1), 97-103. [In Chinese].
- Joseph, H. C. 1929. *Pinotus torulosus* Eschsch. *Revista Chilena de Historia Natural*, 62, 31-46.
- Karlinsky, A. 1988. Cycles biologiques et capacité de reproduction chez les insectes. *Revue du Palais de la Découverte*, 17(162), 33-59.
- Katovich, K. 2007. Description of the larva of *Onthophagus orpheus orpheus* (Panzer) (Coleoptera: Scarabaeidae: Onthophagini). *The Coleopterists Bulletin*, 61(2), 192-194.
- Khadakkar, S., Tiple, A. D. & Khurad, A. M. 2018. Description of life stages of dung beetle *Scaptodera rhadamistus* (Fabricius, 1775) (Coleoptera: Scarabaeidae: Scarabaeinae) with notes on nesting and biology. *Journal of Threatened Taxa*, 10, 12990-12994.

- Kim, J. I. & Lumaret, J.-P. 1986. Contribution à l'étude des Aphodiidae de Corée. Description des larves de quatre espèces d'*Aphodius* (Coleoptera, Scarabaeoidea). *Nouvelle Revue d'Entomologie, Nouvelle Série*, 3(4), 485-496.
- Kim, J. I. & Lumaret, J.-P. 1987. Troisième contribution à l'étude des Aphodiidae de Corée: redescription de la larve d'*Aphodius apicalis* Har. [Col.]. *Bulletin de la Société entomologique de France*, 91 [1986] (5-6), 171-176.
- Kim J. I. & Lumaret J.-P. 1988a. Deuxième contribution à l'étude des Aphodiidae de Corée (Coleoptera, Scarabaeidae). *Nouvelle Revue d'Entomologie* (n.s.), 5(2), 1-15.
- Kim, J. I. & Lumaret, J.-P. 1988b. Les larves du genre *Onthophagus* Latreille, 1802. 1. Caractères communs et variations (Coleoptera: Scarabaeidae). *Elytron*, 2, 51-61.
- Kim, J. I. & Lumaret J.-P. 1989. Les larves du genre *Onthophagus* Latreille, 1802. 5. Les espèces des sous-genres *Digitonthophagus*, *Trichonthophagus* et "Incerta Sedis" (Coleoptera Scarabaeidae). *Bulletin mensuel de la Société linnéenne de Lyon*, 58(10), 335-344.
- Klemperer, H. G. 1978. The repair of larval cells and other larval activities in *Geotrupes spiniger* Marsham and other species (Coleoptera, Scarabaeidae). *Ecological Entomology*, 3, 119-131.
- Klemperer, H. G. 1986. Life history and parental behaviour of a dung beetle from neotropical rainforest, *Copris laeviceps* (Coleoptera, Scarabaeidae). *Journal of Zoology, London*, (A) 209, 319-326.
- Klemperer, H. G. & Lumaret, J.-P. 1985. Life cycle and behaviour of the flightless beetles *Thorectes sericeus* Jeckel, *T. albarracinus* Wagner and *T. laevigatus cobosi* Baraud (Col. Geotrupidae). *Annales de la Société entomologique de France* (n.s.), 21(4), 425-431.
- Krell, F.-T. 1997. 6. Überfamilie: Scarabaeoidea. Nachtrag zur 33. Familie: Scarabaeidae. 14. Gattung: *Aphodius* Illiger. Pp. 106-123. In: Klausnitzer, B. (Ed.): *Die Larven der Käfer Mitteleuropas. 4. By. Polyphaga. Teil 3*. Fischer Verlag, Jena. VI + 1-366.
- Kryger, U. Coles, K. S., Tukker, R. & Scholtz, C. H. 2006. Biology and ecology of *Circellium bacchus* (Fabricius 1781) (Coleoptera Scarabaeidae), a South African dung beetle of conservation concern. *Tropical Zoology*, 19, 85-207.
- Küne, R. 1995. Daten zur Biologie ausgewählter *Geotrupes*-Arten: *G. spiniger* Marsham, *G. vernalis* Linné und *G. stercorosus* Scriba (Coleoptera, Scarabaeidae, Geotrupini). *Deutsche Entomologische Zeitschrift, N. F.*, 42 (2), 343-367.
- Landin, B. O. 1961. Ecological studies on dung beetles (Coleoptera: Scarabaeidae). *Opuscula Entomologica (Supplementum)*, 19, 1-227.
- Lengerken, H. von. 1954. *Die Brutfürsorge und Brutflegeinstinkte der Käfer*. Akademische Verlagsgesellschaft Geest and Portig K.-G., Leipzig.
- Li, C., Lu, Y., Fang, H. & Jiang, L. 2019. Morphology of the third instar larva of *Colobopterus quadratus* (Coleoptera: Scarabaeidae: Aphodiinae) using scanning electron microscopy. *Microscopy Research and Technique*, 82(8), 1372-1379.
- Lindquist, A. W. 1933. Amounts of the buried and soil excavated by certain Coprini (Scarabaeidae). *Journal of the Kansas Entomological Society*, 6 (4):109-125.

- Lindquist, A.W. 1935. Notes on the habits of certain coprophagous beetles and methods of rearing them. *U. S. Department of Agriculture*, 351, 1-10.
- López-Guerrero, Y. & Morón, M. A. 1995. Description of immatures stages of *Eurysternus mexicanus* Burmeister and *Sisyphus submoticolus* Howden (Coleoptera: Scarabaeidae: Scarabaeinae). *Journal of the Kansas Entomological Society*, 67(4), 347-353.
- Lucas, H. 1885. Description of the pupa of *Heliocopris bucephalus*. *Annales de la Société entomologique de France*, Série 6, 5, 23-24.
- Lumaret, J.-P. 1975. Étude des conditions de ponte et de développement larvaire d'*Aphodius (Agrilinus) constans* Dft. (Coléoptères Scarabaeidae) dans la nature et au laboratoire. *Vie et Milieu*, 25, 267-282.
- Lumaret, J.-P. 1976. Description de la larve d'*Arachnodes morio*. In: Paulian, R. Révision des Canthonina longitarses de Madagascar. *Annales de la Société Entomologique de France*, 12(3), 458-463.
- Lumaret, J.-P. 1979. Contribution à l'étude des larves des Scarabaeidae. Les larves de la tribu des Oniticellini (Coleoptera). *Annales de la Société Entomologique de France (n.s.)*, 15(3), 553-554.
- Lumaret, J.-P. 1980. *Les bousiers*. Balland édit., Paris, France.
- Lumaret, J.-P. 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.-P. 1990. *Atlas des Coléoptères Scarabéides Laparosticti de France*. Ministère de l'Environnement, Secrétariat de la Faune et de la Flore (publ.), Paris. 420 pp.
- Lumaret, J.-P. 1995. Desiccation rate of excrements: a selective pressure on dung beetles. Pp. 105-118. In: J. Roy, J. Aronson & F. Di Castri (Eds): *Time Scales of Biological Responses to Water Constraints. The case of Mediterranean biota*. SPB Academic Publishing, Amsterdam, The Netherlands.
- Lumaret, J.-P. & Cambefort, Y. 1980. Description des larves et observations biologiques sur deux espèces du genre *Drepanocerus* Kirby (Col. Scarabaeidae). *Annales de la Société entomologique de France (n.s.)*, 16(3), 381-388.
- Lumaret J.-P. & Kim J. I. 1989a. Les larves du genre *Onthophagus* Latreille, 1802. 2. - Les espèces des groupes «ovatus» et «fracticornis» (Col. Scarabaeidae). *Nouvelle Revue d'Entomologie (n.s.)*, 6(2), 135-145.
- Lumaret J.-P. & Kim J. I. 1989b. Les larves du genre *Onthophagus* Latreille, 1802. 3. - Les espèces du sous-genre *Palaeonthophagus* Zunino, 1979 (Col. Scarabaeoidea). *Bulletin de la Société entomologique de France*, 93(7-8), 209-218.
- Lumaret, J.-P. & Kim, J. I. 1989c. Les larves du genre *Onthophagus* Latreille, 1802. 4. - Les sous-genres *Onthophagus*, *Gibbonthophagus*, *Furconthophagus*, *Phanaeomorphus* et *Parentius* (Coleoptera: Scarabaeidae). *Annales de la Société Entomologique de France (n.s.)*, 25(2), 235-241.
- Lumaret, J.-P. & Moretto, P. 1983. Contribution à l'étude des Oniticellini. Nidification et morphologie larvaire d'*Oniticellus radhamistus* (F.) (Col. Scarabaeidae) et considérations sur la position taxonomique de cette espèce. *Annales de la Société entomologique de France (n.s.)*, 19(3), 311-316.
- Lumaret, J.-P. & Paulian, R. 1977. Les larves de Scarabaeidae (Col.) Le genre *Copris* Geoffroy. *Annales de la Société entomologique de France (n.s.)*, 13(3), 469-485.

- Lumaret, J.-P. & Stiernet, N. 1984. Contribution à l'étude de la faune des Alpes suisses. Description de la larve d'*Aphodius (Agolius) abdominalis* Bonelli, 1812 (Coleoptera, Aphodiidae). *Mitteilungen der Schweizerischen Entomologischen Gesellschaft*, 57(4), 335-340.
- Madle, H. 1935. Die Larven der Gattung *Aphodius* I. *Arbeiten über Physiologische und Angewyete Entomologie*, 2(4), 289-304.
- Madle, H. 1936. Die Larven der Gattung *Aphodius* I. (Schluss). *Arbeiten über Physiologische und Angewyete Entomologie*, 3(1):1-20.
- Maelzer, D. A. 1961. The effect of temperature and moisture on the immature stages of *Aphodius tasmaniae* Hope (Scarabaeidae) in the lower south Australia. *Australian Journal of Zoology*, 9(2), 173-202.
- Maltzev, I. V. 1966. The description of some unknown larvae of Scarabaeid-beetles (Coleoptera, Scarabaeidae) from the Crimea. *Entomologicheskoe Obozrenie*, 45(1), 144-149. [In Russian].
- Martín-Piera, F. & Romero, S. J. 1995. La larva de *Onthophagus stylocerus* Graëlls, 1851: Descripción y afinidades taxonómicas (Coleoptera, Scarabaeidae). *Bulletin de la Société entomologique de France*, 100(4), 331-340.
- Martínez, M. I. 1992. Données sur l'activité reproductrice de *Canthon indigaceus chevrolati* Harold et *Canthon cyanellus cyanellus* LeConte (Coleoptera: Scarabaeidae). *Annales de la Société entomologique de France (n.s.)*, 28(4), 397-408.
- Martínez, M. I. 2001. La biología reproductiva en Aphodiidae (Coleoptera Scarabaeoidea): síntesis de datos conocidos. *Bolletino della Società Entomologica Italiana*, 133(2), 113-130.
- Martínez, M. I. 2008. Bionomía del escarabajo estercolero *Planolinellus vittatus* (Say, 1825) (Coleoptera: Aphodiinae) en el Volcán Cofre de Perote, Veracruz, México. *Dugesiana*, 15(2), 131-140.
- Martínez, M. I. & Alvarado, M. O. 2001. Comportamiento de oviposición en *Aphodius (Trichaphodius) opisthius* Bates 1887 (Coleoptera Scarabaeoidea: Aphodiidae). *Elytron*, 15, 73-78.
- Martínez, M., I. & Lumaret, J.-P. 2003. Dimorfismo sexual en larvas de Scarabaeoidea (Coleoptera). *m3m: Monografías tercer milenio. Sociedad Entomologica Aragonesa*, 3, 15-18.
- Martínez, M. I. & Lumaret, J.-P. 2005. Structure of the terminal ampulla in male larvae of *Canthon cyanellus* LeConte (Coleoptera: Scarabaeidae: Scarabaeinae). *The Coleopterists Bulletin*, 59(1), 35-39.
- Martínez, M. I. & Suárez, L. T. 2012. El ciclo reproductivo de *Blackburneus saylorea* (Robinson, 1940) (Coleoptera: Aphodiinae: Aphodiini), escarabajo coprófago de la ladera oriental del Volcán Cofre de Perote, Veracruz, México. *Dugesiana*, 18(2), 181-187.
- Martínez, M. I., Huerta, C. & Cruz R., M. 1996. Comportamiento reproductor en hembras de *Copris incertus* Say (Coleoptera Scarabaeidae: Scarabaeinae). *Bulletin de la Société entomologique de France*, 101(2), 121-130.
- Martínez, M. I., Lumaret, J.-P., Martínez-Diego, A. K. & Moreno-Cano, B. 2019. The reproductive biology of *Euoniticellus intermedius* (Reiche) Coleoptera, Scarabaeinae, Oniticellini). *Proceedings of the Entomological Society of Washington*, 121(4), 642-656. DOI: 10.4289/0013-8797.121.4.642.

- Martynov, V. V. 1998a. A description of preimaginal stages of two beetle species of the genus *Aphodius* Ill. (Coleoptera, Scarabaeidae). *Izvestiya Khar'kovskogo Entomologicheskogo Obshchestva*, 6(2), 12-17. [In Ukrainian].
- Martynov, V. V. 1998b. A description of larva of *Heptaulacus sus* (Herbst) (Coleoptera, Scarabaeidae) and systematic condition of the genus. *Izvestiya Khar'kovskogo Entomologicheskogo Obshchestva*, 6(1), 73-77. [In Ukrainian].
- Martynov, V. V. 1998c. A description of the larvae of three beetle species of the genus *Aphodius* (Coleoptera, Scarabaeidae). *Vestnik Zoologii*, 32 (5-6), 39-46. [In Ukrainian].
- Martynov, V. V. 1998d. Movement peculiarities of the larvae Scarabaeinae in case of *Euoniticellus fulvus* (Goeze) (Coleoptera, Scarabaeidae). *Izvestiya Khar'kovskogo Entomologicheskogo Obshchestva*, 6(1), 78-85. [In Ukrainian].
- Martynov, V. V. 1999a. A description of the larvae of three beetle species of the genus *Aphodius* (Coleoptera, Scarabaeidae). *Izvestiya Khar'kovskogo Entomologicheskogo Obshchestva*, 7(1), 44-50. [In Ukrainian].
- Martynov, V. V. 1999b. Description of the larvae of beetle species of the genus *Aphodius* (Coleoptera, Scarabaeidae). *Vestnik Zoologii*, 33(4-5), 35-43. [In Ukrainian].
- Martynov, V. V. 2003a. Description of the larvae of three species of the genus *Aphodius* (Coleoptera, Scarabaeidae). *Vestnik Zoologii*, 37(1), 13-23. [In Ukrainian].
- Martynov, V. V. 2003b. A description of the larvae of three beetle species of the genus *Aphodius* (Coleoptera, Scarabaeidae). *Vestnik Zoologii*, 16, 59-66. [In Russian].
- Martynov, V. V. 2007. Description of the larvae of *Aphodius* (*Pseudacrossus*) *thermicola* Sturm, 1800, *Aphodius* (*Orodaliscus*) *rotundangulus* Reitter, 1900, and *Aphodius* (*Planolinus*) *fasciatus* Olivier, 1789 (Coleoptera: Scarabaeidae: Aphodiinae). *Izvestiya Khar'kovskogo Entomologicheskogo Obshchestva*, 14(1-2), 25-31. [In Ukrainian].
- Martynov, V. V. 2010. Description of the third larval instar of *Aphodius* (*Agoliinus*) *isajevi* Kabakov, 1994 (Coleoptera: Scarabaeidae: Aphodiinae). *Kavkazskij Entomologicheskij Byulleten*, 6(1), 27-30. [In Russian].
- Matthews, G. 1963. Description of the larva and pupa of *Canthochilum histeroides* (Harold) with notes on its biology (Coleoptera: Scarabaeidae). *The Coleopterists Bulletin*, 17, 110-116.
- Medvedev, S. I. 1952. Lichinki plastinchatousykh zhukhov fauny SSSR. *Opredelitel po Faune SSSR*, 47, 342. [In Russian].
- Medvedev, S. I. 1964. A description of the larva of *Aphodius gagatinus* Mén. (Coleoptera, Scarabaeidae). *Zoologicheskii Zhurnal*, 43, 1724-1725. [In Russian].
- Medvedev, S. I. & Daniyarov, Y. R. 1970. Larvae of two species of Scarabaeidae (Coleoptera) from the north Tajikistan. *Zoologicheskii Zhurnal*, 49, 933-936.
- Medvedev, S. I. & Medvedev, G. S. 1958. Description of the two species of dung beetle (Coleoptera: Scarabaeidae) from Turkmenia. *Entomologicheskoe Obozrenie*, 37, 785-789.
- Monteith, G. B. & Storey, R. I. 1981. The biology of *Cephalodesmius*, a genus of dung beetles which synthesizes "dung" from plant material. *Memoirs of the Queensland Museum*, 20(2), 253-277.

- Morelli, E. & González-Vainer, P. 1996. Nidificación, ciclo de vida y estadios preimaginales de *Sulcophanaeus menelas* (Laporte, 1840) (Coleoptera: Scarabaeidae). *Elytron*, 10, 11-22.
- Morelli, E. & González-Vainer, P. 2011. *Canthon (Pseudepilissus) muticus muticus* Harold, 1868 (Coleoptera: Scarabaeidae): Descriptions of the third instar and pupa. *The Coleopterists Bulletin*, 65(4), 371-375.
- Novikov, O. A. 1997. Larva of *Aphodius mixtus* Villa (Coleoptera, Scarabaeidae). *Izvestiya Khar'kovskogo Entomologicheskogo Obshchestva*, 5(1), 97-101. [In Ukrainian].
- Novikov, O. A. 1998. Larva and pupa of *Aphodius arenarius* (Olivier, 1789) (Coleoptera, Scarabaeidae). *Izvestiya Khar'kovskogo Entomologicheskogo Obshchestva*, 6(2), 19-27. [In Ukrainian].
- Oberholzer, J. J. 1958. A description of the third stage larva of *Onitis caffer* Bohem. (Copridae: Col.) with notes on its biology. *South African Journal of Agricultural Science*, 1, 415-422.
- Olson, A. L., Hubbell, T. H. & Howden, H. F. 1954. The burrowing beetles of the genus *Mycotrupes*. *Miscellaneous Publications of the University of Michigan Museum of Zoology*, 84, 1-59.
- Osten, S. R. 1862. Description on some larvae of North American Coleoptera. *Proceedings of Entomological Society of Philadelphia*, 1, 105-130.
- Palestrini, C. & Barbero, E. 1992a. Gli stadi preimaginali di *Aphodius (Birus) satellitius* (Herbst, 1789) (Coleoptera: Scarabaeoidea: Aphodiinae). *Elytron*, 6, 109-117.
- Palestrini, C. & Barbero, E. 1992b. Descrizione degli stadi preimmaginali di *Malagoniella (M.) argentina australis* Halffter & Martínez, 1966 (Coleoptera: Scarabaeidae: Canthonina). *Opuscula zoologica fluminensia*, 91, 1-11.
- Palestrini, C. & Barbero, E. 1993. Contributo alla conoscenza degli stadi preimaginali nei Canthonina (Coleoptera: Scarabaeidae): il terzo stadio larvale e la pupa di *Canthon edentulus* Harold, 1868. *Bollettino del Museo di Scienze Naturali di Torino*, 11(2), 377-386.
- Palestrini, C. & Barbero, E. 1994. Morfologia preimaginale di *Copris incertus* Say, *C. diversus* Waterhouse, 1891 (Coleoptera: Scarabaeidae: Coprini). *Elytron*, 8, 49-61.
- Palestrini, C. & Zunino, M. 1987. The biological meaning of sounds produced by nesting and subsocial Lamellicorn beetles. Pp. 81-85. In: Le Moli F. (Ed.). *Ethological Perspectives in Social and Presocial Arthropods*. Istituto di Entomologia dell'Università di Pavia, Publ., Pavia, Italy.
- Palestrini, C., Zunino, M. & Zucchelli, M. 1990. Sound production in the larvae of *Geotrupes spiniger* (Marsham) (Coleoptera. Geotrupidae). *The International Journal of Animal Sound and its Recording*, 2, 209-216.
- Panin, S. 1957. *Fauna Republicii Populare Romine. Insecta Coleoptera Familia Scarabaeidae. Volumul 10, Fascicula 4*. Editura Academiei Republicii Populare Romine. București. [In Romanian].
- Paulian, R. 1939. Les caractères larvaires des Geotrupidae et leur importance pour la position systématique du groupe. *Bulletin de la Société Zoologique de France*, 64, 351-60.
- Paulian, R. 1976. Révision des Canthonina Longitarses de Madagascar. *Annales de la Société entomologique de France (n.s.)*, 12(3), 458-463.

- Paulian, R. & Baraud, J. 1982. *La faune des Coléoptères de France. II Lucanoidea et Scarabaeoidea*. Éditions Lechevalier S. A. R. L., Paris.
- Paulian, R. & Lumaret, J.-P. 1972. Les larves des Coléoptères Scarabaeidae. I. Le genre *Bubas*. *Annales de la Société Entomologique de France (n.s.)*, 8, 629-635.
- Paulian, R. & Lumaret, J.-P. 1974. Les larves des Scarabaeidae. IV. Le genre *Aulonocnemis* Schaufuss. (Col.). *Bulletin de la Société entomologique de France*, 79, 233-240.
- Paulian, R., Lumaret, J.-P. 1975. Les larves des Scarabaeidae: 5. Les genres *Scarabaeus* Linné et *Sisyphus* Latreille (Col.). *Bulletin de la Société entomologique de France*, 80, 53-75.
- Paulian, R., Lumaret, J.-P. & Monteith, G. B. 1983. La larve du genre *Cephalodesmius* Westwood (Col. Scarabaeidae). *Bulletin de la Société entomologique de France*, 88, 635-648.
- Pérez-Cogollo, L. C., Rodríguez-Vivas, R. I., Delfín-González, H., Reyes-Novelo, E. & Morón, M. A. 2015. Life history of *Onthophagus landolti* Harold, 1880 (Coleoptera: Scarabaeidae), with descriptions of the preimaginal stages. *The Coleopterists Bulletin*, 69(2), 255-263.
- Prasse, J. 1957. Die Entwicklung der Pillenwälzer *Sisyphus schaefferi* L. und *Gymnopleurus geoffroyi* Fuessl. (Col. Scarab.) in der Brutbirne. *Wissenschaftliche Zeitschrift der Martin-Luther-Universität Halle-Wittenberg, Mathematisch-naturwissenschaftliche*, 6, 1033-1043.
- Ritcher, P. O. 1945. Coprinae of Eastern North America: With descriptions of larvae and keys to genera and species (Col. Scarabaeidae). *Kentucky Agricultural Experiment station Bulletin*, 477, 1-27.
- Ritcher, P. O. 1947. Larvae of Geotrupinae, with keys to tribes and genera (Coleoptera: Scarabaeidae). *Bulletin of the Kentucky Agricultural Experiment Station*, 506, 1-27.
- Ritcher, P. O. 1966. *White grubs and their allies, a study of North American Scarabaeoid larvae*. Oregon State monographs: Studies in Entomology no. 4. Oregon State University Press, Corvallis, Oregon, EUA.
- Ritcher, P. O. & Duff, R. 1971. A description of the larva of *Ceratophyus gopherinus* Cartwright with a revised key to the larvae of North American Geotrupini and notes on biology (Coleoptera: Scarabaeidae) *The Pan-Pacific Entomologist*, 47(2), 158-163.
- Roggero, A., Tocco, C. & Palestrini, C. 2013. Description of the larval instars of *Amidorus immaturus* (Mulsant, 1842) (Coleoptera: Scarabaeoidea: Aphodiidae). *Turkish Journal of Zoology*, 37, 50-58.
- Rojewski, C. 1983. Observations on the nesting behaviour of *Aphodius erraticus* (L.) (Coleoptera, Scarabaeidae). *Bulletin Entomologique de Pologne*, 53, 271-279.
- Romero-Samper, J. & Martín-Piera, F. 1995. Nesting behaviour, ontogeny and life-cycle of *Onthophagus stylocerus* (Coleoptera: Scarabaeidae). *European Journal of Entomology*, 92, 667-679.
- Romero-Samper, J. & Martín-Piera, F. 2007. Comportamiento reproductor y ciclo biológico de *Aphodius conjugatus* (Panzer, 1795) (Coleoptera, Aphodiidae). *Boletín Sociedad Entomológica Aragonesa*, 41, 189-192.
- Rommel, E. 1961. Ernährungsbiologie und Brutpflegeverhalten des Spanischen Mondhornkäfers *Copris hispanus* (L.) (Coleopt. Scarab.) *Biologisches Zentralblatt (Leipzig)*, 80(3), 327-346.

- Ronchetti, G. 1949. Gli stadi larvali e la crisalide del coleottero Scarabaeidae *Ateuchus affinis* Brullé. *Atti della Società Italiana di Scienze Naturali*, 88, 142-162.
- Rosenhauer, W. G. 1882. Käfer-Larven. *Stettin Entomologische Zeitung*, 43, 3-32.
- Rougon, C. & Rougon, D. 1980. Contribution à la biologie des Coléoptères coprophages en région sahélienne. Étude du développement d'*Onthophagus gazella* (Coleoptera: Scarabaeidae). *Revue d'Écologie et Biologie du Sol*, 17(3), 379-392.
- Rougon, D. & Rougon, C. 1984. Description de la larve et de la nymphe d'*Onitis alexis* Klug (Coleoptera: Scarabaeidae). *Annales de la Société entomologique de France (n.s.)*, 20(4), 311-417.
- Sánchez, M. V., Krause, J. M., González, M. G., Dinghi, P. A. & Genise, J. F. 2010. The pupation chamber of dung beetles (Coleoptera: Scarabaeidae: Scarabaeinae). *The Coleopterists Bulletin*, 64(3), 277-284. DOI: 10.1649/0010-065X-64.3.277.17.
- Sato, H. 1997. Two nesting behaviors and life history of subsocial African dung-rolling beetle *Scarabaeus catenatus* (Coleoptera: Scarabaeidae). *Journal of Natural History*, 31, 457-469.
- Schiødte, J. C. 1874. De metamorphosi eleutheratorum observationes. Pars VIII. Scarabei. *Naturhistorisk Tidsskrift*, 9, 227-376.
- Shabalin, S. A. 2018a. Description of the larva of *Acanthobodilus languidulus* (Schmidt, 1916) (Coleoptera: Scarabaeidae). *Far Eastern Entomologist*, 373, 1-7.
- Shabalin, S. A. 2018b. Description of the larva of *Acrossus superatratus* (Nomura & Nakane, 1951) (Coleoptera, Scarabaeidae) from the Russian Far East. *Far Eastern Entomologist*, 352, 9-13.
- Shabalin, S. A. 2019a. Description of the larva of the genus *Pharaphodius* Reitter, 1892 (Coleoptera: Scarabaeidae). *Far Eastern Entomologist*, 383, 8-11.
- Shabalin, S. A. 2019b. Description of the larva of *Gilletianus comatus* (Schmidt, 1920) (Coleoptera: Scarabaeidae). *Far Eastern Entomologist*, 397, 16-19.
- Singh, A. P., De, K., Mahajan, S., Mondal, R. & Uniyal, V. P. 2019. Observations on nesting activity, life cycle, and brood ball morphometry of the bordered dung beetle *Oniticellus cinctus* (Fabricius, 1775) (Coleoptera: Scarabaeidae) under laboratory conditions. *Journal of Threatened Taxa*, 11(9), 14137-14143. DOI: 10.11609/jott.4023.11.9.14137-14143.
- Siyazov, M. M. 1913. On the biology of dung beetles (Coleoptera, Scarabaeidae). *Russkoe Entomologicheskoe Obozrenie*, 13, 113-131. [In Russian].
- Stebnicka, Z. 1978. New *Aphodius*-species and description of the larva of *Aphodius apicalis* Har. (Coleoptera, Scarabaeidae, Aphodiinae). *Bulletin de l'Académie Polonaise des Sciences. Série des Sciences Biologiques*, 26(4), 257-261.
- Stevenson, B. G. & Dindal, D. L. 1985. Growth and development of *Aphodius* beetles (Scarabaeidae) in laboratory microcosms of cow dung. *Coleopterists' Bulletin*, 39(3), 215-220.
- Stewart, T. B. & R. Davis. 1967. Notes on mites associated with coprophagous beetles. *Journal of the Georgia Entomological Society*, 2, 21-26.
- van Emden, F. I. 1941. Larvae of British beetles. II. A key to the British Lamellicornia larvae. *Entomologist's Monthly Magazine*, 77, 117-192.
- Veenakumari, K. & Veeresh, G. K. 1996. Some aspects of the reproductive biology of *Onthophagus gazella* (F) and *Onthophagus recticornutus* (Lansb.)

- (Coleoptera, Scarabeidae). *Journal of Bombay Natural History Society*, 93, 252-256.
- Verdú, J. R. & Galante, E. 1995. Life history and description of the larval stage of *Aphodius lusitanicus* Erichson, 1848 (Coleoptera: Scarabaeoidea: Aphodiinae). *Acta Zoologica Cracoviensia, Kraków*, 38(2), 205-212.
- Verdú, J. R. & Galante, E. 1997. *Aphodius brasiliensis* Castelnau (Coleoptera: Aphodiinae): Larval morphology and notes on biology. *The Coleopterists Bulletin*, 51(4), 378-383.
- Verdú, J. R. & Galante, E. 2000. Larval morphology and biology of two species of *Aphodius* (*Plagiogonus*) from the Iberian Peninsula (Coleoptera: Scarabaeidae: Aphodiinae). *European Journal of Entomology*, 97(3), 395-401.
- Verdú, J. R. & Galante, E. 2001. Larval morphology and breeding behavior of the genus *Pedaridium* Harold (Coleoptera: Scarabaeidae). *Entomological Society of America*, 94(4), 596-604
- Verdú, J. R., Galante, E., Lumaret, J.-P. & Cabrero-Sañudo, F. J. 2004. Phylogenetic analysis of Geotrupidae (Coleoptera, Scarabaeoidea) based on larvae. *Systematic Entomology*, 29, 509-523.
- Verdú, J. R., Lumaret, J.-P. & Galante, E. 1997. Biology of *Aphodius hyxos* Petrovitz (Coleoptera: Scarabaeoidea: Aphodiidae) and description of the third larval stage. *Canadian Entomologist*, 129, 657-665.
- Verdú, J. R., Galante, E. & Lumaret, J.-P. 1998. Description de la larve de *Bolbelasmus bocchus* (Erichson) et position systématique du genre (Coleoptera: Geotrupidae: Bolboceratinae). *Annales de la Société entomologique de France*, 34, 245-251.
- Vinson, J. 1947. The early stages, bionomics collecting and rearing of *Nesosisyphus* Vinson (Coleoptera: Coprinae). *Proceedings of the Royal Entomological Society of London. Series A, General Entomology*, 22(1-3), 24-29.
- Vitner, J. 1996. Larvy středoevropských druhů podčeledi Aphodiinae (Coleoptera: Scarabaeidae). Thesis, Diplomová práce, Katedra zoologie Přírodovědecké fakulty Univerzity Karlovy, 1-269 + [1-147].
- Vitner, J. 1998. Reproductive biology of the Central European *Aphodius* species with large scutellum (Coleoptera: Scarabaeidae: Aphodiinae). *Acta Societatis Zoologicae Bohemicae*, 62, 227-253.
- Vitner, J. & Král, D. 2009. Immature stages and nest construction in *Synopsis yunnanus* (Coleoptera: Scarabaeidae). *Annales de la Société Entomologique de France*, 45(1), 49-66. DOI: 10.1080/00379271.2009.10697589.
- Walter, P. 1979. Description de larves de *Sisyphini*, *Gymnopleurini*, *Canthonini*, *Coprini* et *Oniticellini* afro-tropicaux (Col. Scarabaeidae). *Annales de la Société entomologique de France (n.s.)*, 15(4), 739-763.
- Walter, P. 1982. Descriptions de larves d'Aphodiidae afro-tropicaux (Col.). *Bulletin de la Société entomologique de France*, 87, 91-109.
- White, E. 1960. The natural history of some species of *Aphodius* (Col. Scarabaeidae) in the Northern Pennines. *Entomologist's Monthly Magazine*, 96, 25-30.
- Yamashita, I., Kojima, K. & Miyake, Y. 1982. Larvae and pupae of four species of dung beetles (Studies on the application of dung-beetles. V). *Gensei*, 41, 9-15. [In Japanese].
- Yasuda, H. 1987. Differences in temporal utilization patterns of dung pats among three Scarabaeid dung beetles. *Researchs on Population Ecology*, 29, 167-177.

- Yasuda, H. 1990. Effect of population density on reproduction of two sympatric dung beetle species, *Aphodius haroldianus* and *A. elegans* (Coleoptera: Scarabaeidae). *Population Ecology*, 32(1), 99-111.
- Yosida, N. 1994. Reproductive traits of *Aphodius* dung beetles. *The Insectarium*, 31, 4-9. [In Japanese].
- Yosida, N. & Katakura, H. 1985. Life cycles of *Aphodius* dung beetles (Coleoptera: Scarabaeidae) in Sapporo Northern Japan. *Environmental Science, Hokkaido*, 8(22), 209-229.
- Yosida, N. & Katakura, H. 1992. Evolution of oviposition habits in *Aphodius* dung beetles (Coleoptera: Scarabaeidae). *The Pan-Pacific Entomologist*, 68(1), 1-7.
- Zamprogna, A., Hajji, H., Janati-Idrissi, A. 2022. Sexual dimorphism in *Gymnopleurus sturmi* (MacLeay, 1821) (Coleoptera: Scarabaeidae), a Palearctic dung beetle being imported to Australia. *Australian Entomologist*, 49(1), 15-22. <https://search.informit.org/doi/10.3316/informit.475377328146774>.
- Zocchi, R. 1969. Contributo alla conoscenza della morfologia larvale del coleottero scarabeide *Aphodius rufipes* (L.). *Redia*, 51, 219-227.
- Zunino, M. & Barbero, E. 1990. Food relocation and the reproductive biology of *Aphodius fossor* (L.) (Coleoptera: Scarabaeidae: Aphodiinae). *Ethology, Ecology and Evolution*, 2, 334.
- Zunino, M., Canino, L. & Coletta, E. 1994. Feeding and nesting behavior of *Aphodius (Colobopterus) erraticus* (L.). *Ethology, Ecology and Evolution*, 6, 451-452.



Copris incertus

Capítulo 4

EL DESARROLLO IMAGINAL

IMELDA MARTÍNEZ M. Y CARMEN HUERTA C.

Durante el periodo imaginal se presentan los ciclos reproductivos y se distinguen tres etapas: prenidificación, nidificación y postnidificación, que están estrechamente relacionadas con la alimentación, el estado de madurez del sistema reproductor y el comportamiento, respectivamente (Halffter y Matthews 1966, Halffter y Edmonds 1982) (Capítulo 1). Aunque la mayoría de las especies de Aphodiinae no nidifican, se usarán los mismos términos para esta subfamilia, considerando que a cada etapa corresponden las mismas modificaciones morfofuncionales en los órganos del sistema reproductivo y en el comportamiento que se presentan en Scarabainae y Geotrupidae.

Los escarabajos estercoleros, al emerger como imagos jóvenes comienzan el periodo imaginal, como la mayoría de los coleópteros. Durante la prenidificación los escarabajos recién emergidos están inmaduros sexualmente, se alimentan de manera activa y maduran el sistema reproductivo; durante la nidificación los adultos maduros se reproducen y durante la postnidificación su potencial reproductivo se ha agotado, las gónadas y todos los demás órganos degeneran y los individuos mueren (Martínez 1991).

Tomando en consideración la condición del ovario en Aphodiinae, Yoshida y Katakura (1985) definieron cuatro estados de maduración: 1) no desarrollado, cuando las ovariolas no tenían ovocitos o había algunos ovocitos jóvenes transparentes y pequeños, 2) en desarrollo, cuando las ovariolas tenían ovocitos de varios tamaños, pero sin ovocitos maduros corionados, 3) maduro, cuando en las ovariolas o el oviducto había ovocitos maduros y 4) postmaduración o agotado, cuando en las ovariolas no había ovocitos maduros y algunas veces había ovocitos en degeneración.

En este capítulo, para establecer el estado de madurez consideraremos las modificaciones en el ovario durante las diferentes etapas del periodo imaginal, según Martínez (1991). Durante la etapa de prenidificación, las hembras a la emergencia presentan las ovariolas inmaduras, sólo presentan el germario, no hay ovocitos, se inicia la vitelogénesis en cada ovocito y comienza

a diferenciarse el vitelario, lo que corresponde a los estados uno y dos de Yoshida y Katakura (1985). Durante la nidificación el ovario está maduro, en cada ovariola se presentan ovocitos en diferente estado de la vitelogénesis; en los ovocitos basales se detiene la vitelogénesis y se forma el corion antes de la oviposición, correspondiendo al estado tres de Yoshida y Katakura (1985). Después de la oviposición, el nuevo ovocito basal que está en maduración es pequeño, continúa la vitelogénesis hasta su maduración, y así sucesivamente después de cada oviposición. Durante la postnidificación el potencial reproductivo se ha agotado, se detiene totalmente la vitelogénesis y ya no hay ovocitos en las ovarias, se degeneran todos los órganos y la hembra muere, lo que corresponde al estado cuatro de Yoshida y Katakura (1985).

Después de la oviposición se lleva a cabo el desarrollo de la nueva generación, y dependiendo del ciclo reproductor de las especies, cada año puede haber diferente número de generaciones, según la especie, habiendo así especies monovoltinas, bivoltinas o multivoltinas. Asimismo, se puede presentar una diapausa en diferentes estados del desarrollo de los escarabajos.

En los machos se consideran principalmente las modificaciones que se presentan en los reservorios glandulares durante cada etapa imaginal, ya que éstas son más evidentes que las modificaciones en los testículos (Martínez 1991).

Además, en ambos sexos también se han tomado en consideración el aspecto y dureza de la cutícula, el desgaste en el primer par de patas y la cantidad y aspecto del cuerpo graso, características adicionales que han sido empleadas por varios autores (Tyndale-Biscoe 1978, Yoshida y Katakura 1985, Edwards 1986a, Lumbreras *et al.* 1990, Martínez 1991, Gittings y Giller 1997, Martínez y Montes de Oca 1998).

1. MODIFICACIONES MORFOFISIOLÓGICAS EN LAS HEMBRAS

Aunque se presentan modificaciones en todos los órganos reproductivos, las que más han sido estudiadas son las que se presentan en el ovario.

a. Aphodiinae

Prenidificación. A la emergencia, en la mayoría de las especies de Aphodiinae, los ovarios están inmaduros, sin ovocitos aparentes (Landin 1961, Christensen y Dobson 1976, Yoshida y Katakura 1985, Gittings y Giller 1997, Vitner 1998).

Durante esta etapa se inicia la vitelogénesis en los ovocitos, de tal manera que en cada ovariola se observan ovocitos de diferentes tamaños, siendo el ovocito basal el más grande, los demás van decreciendo en tamaño hacia el

germario (Yoshida y Katakura 1985). La cópula se presenta cuando las hembras ya se encuentran en una etapa avanzada de la vitelogénesis (Landin 1961, Vitner 1995) (Figura 1).

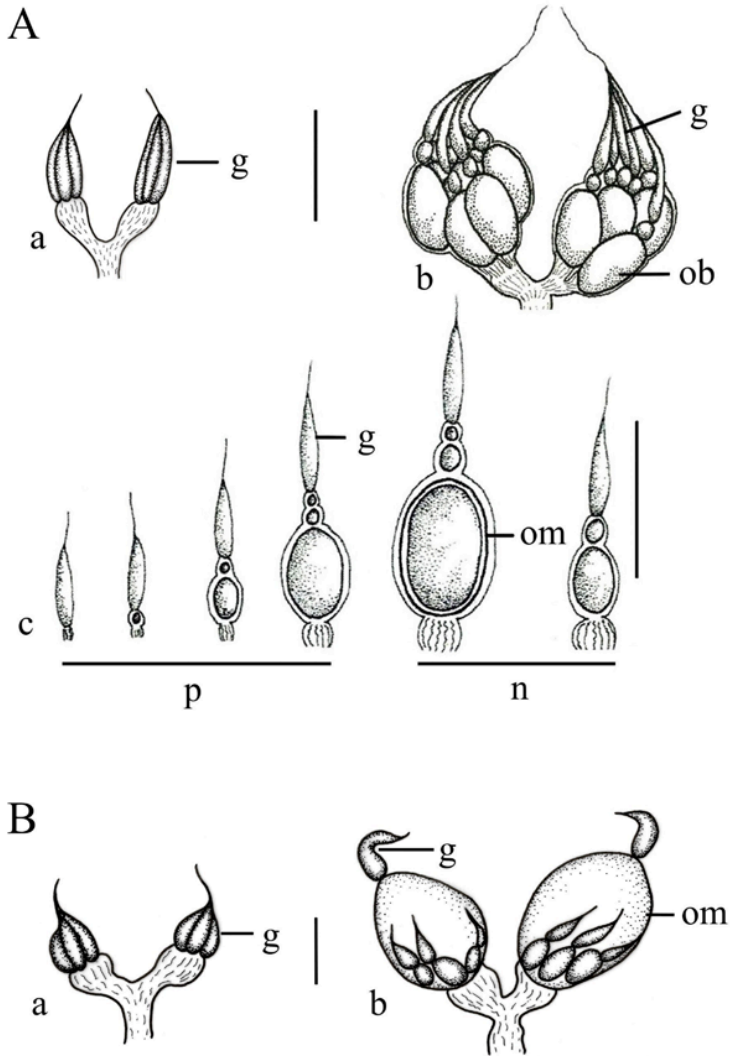


FIGURA 1. Modificaciones morfofuncionales en el ovario de algunas especies de Aphodiinae durante el periodo imaginal. A: *Gonaphodiellus opisthius*, modificado de Martínez *et al.* (2001). B: *Colobopterus erraticus*, especie con maduración secuencial de los ovocitos, esquemas modificados de Yoshida (1994). (a: a la emergencia, sin ovocitos. b: con ovocitos maduros. c: maduración de una ovariola. g: germario. ob: ovocito basal en maduración. om: ovocito maduro antes de la oviposición. p: durante la prenidificación. n: durante la nidificación). Escala = 1 mm.

El tiempo necesario para llegar a la madurez sexual varía considerablemente en las diferentes hembras de la misma especie, pudiendo ser de una a dos semanas hasta un mes (Tabla 1). Por ejemplo, en el caso de *Chilothorax distinctus* (Müller, 1776) [citado como *Aphodius distinctus*] la maduración dura todo el invierno (Christensen y Dobson 1976).

TABLA 1. Duración aproximada de las etapas de prenidificación (P) y nidificación (N) que corresponden a la época de oviposición, en especies de Aphodiinae. El nombre de las especies es de acuerdo con Dellacasa *et al.* (2001). En la columna de Autores, sub = nombre de la especie citada por los autores; se abrevian el género *Aphodius* y los subgéneros. (* especies bivoltinas, ** especies multivoltinas).

ESPECIES	ETAPAS		AUTORES
	P (días)	N (días)	
<i>Acrossus depressus</i> (Kugelann, 1792)	-	60	Gittings y Giller 1997 (sub <i>A. depressus</i>)
<i>Acrossus rufipes</i> (Linnaeus, 1758)	-	60	White 1960 (sub <i>A. rufipes</i>)
	7-9	120	Gittings y Giller 1997 (sub <i>A. rufipes</i>)
	7-14	-	Landin 1961 (sub <i>A. rufipes</i>)
	12	-	Klemperer 1980 (sub <i>A. rufipes</i>)
<i>Agoliinus lapponum</i> (Gyllenhal, 1808)	-	30-30	White 1960 (sub <i>A. (A.) lapponum</i>)
<i>Agrilinellus ornatus</i> (Schmidt, 1911)	-	90	Martínez 2005
<i>Agrilinus ater</i> (De Geer, 1774)	8	120	Gittings y Giller 1997 (sub <i>A. ater</i>)
<i>Agrilinus brevisculus</i> (Motschulsky, 1866)	16	60	Yoshida y Katakura 1985 (sub <i>A. (A.) brevisculus</i>)
<i>Agrilinus constans</i> (Duftschmid, 1805)	-	90	Lumaret 1975 (sub <i>A. (A.) constans</i>)
<i>Agrilinus uniformis</i> (Waterhouse, 1875)	-	30	Yoshida y Katakura 1985 (sub <i>A. (A.) uniformis</i>)
<i>Ammoecius lusitanicus</i> Erichson, 1848	-	*60/60	Verdú y Galante 1995 (sub <i>A. (A.) lusitanicus</i>)
<i>Aphodius conjugatus</i> (Panzer, 1795)	-	*60	Romero-Samper y Martín-Piera 2007 (sub <i>A. conjugatus</i>)
<i>Aphodius elegans</i> Allibert, 1847	-	30	Hosogi <i>et al.</i> 1979
	-	60	Yoshida y Katakura 1985

(continúa Tabla 1)

ESPECIES	ETAPAS		AUTORES
	P (días)	N (días)	
<i>Aphodius fimetarius</i> (Linnaeus, 1758)	-	90	Schmidt 1935
	7-14	-	Landin 1961
	-	30	Stevenson y Dindal 1985
	-	*60/60	Gittings y Giller 1997
<i>Blackburneus saylorea</i> (Robinson, 1940)	5-10	**240	Martínez y Suárez 2012
<i>Bodilopsis rufa</i> (Moll, 1782)	7-14	-	Landin 1961 (sub <i>A. rufus</i>)
	-	90	Gittings y Giller 1997 (sub <i>A. rufus</i>)
<i>Bodilopsis sordida</i> (Fabricius, 1775)	-	90	Yoshida y Katakura 1985, Yasuda 1994 (sub <i>A. (A.) sordidus</i>)
<i>Calamosternus granarius</i> (Linnaeus, 1767)	-	90	Gittings y Giller 1997 (sub <i>A. granarius</i>)
<i>Calamosternus hyxos</i> (Petrovitz, 1962)	-	60	Verdú <i>et al.</i> 1997 (sub <i>A. hyxos</i>)
<i>Cephalocyclus durangoensis</i> (Bates, 1887)	-	30	Martínez y Suárez 2006
<i>Cephalocyclus hogei</i> (Bates, 1887)	-	60	Cruz <i>et al.</i> 2002
<i>Chilothorax distinctus</i> (Müller O. F., 1776)	-	*30/30	Schmidt 1935 (sub <i>A. distinctus</i>)
	-	90-90	Christensen y Dobson 1977 (sub <i>A. distinctus</i>)
<i>Colobopterus erraticus</i> (Linnaeus, 1758)	-	30	Rojewski 1983 (sub <i>A. erraticus</i>)
	-	*30/30	Gittings y Giller 1997, Vitner 1998 (sub <i>A. erraticus</i>)
<i>Colobopterus quadratus</i> (Reiche, 1847)	26	51	Yoshida y Katakura 1985 (sub <i>A. (C.) haroldianus</i>)
	-	90	Yoshida 1994 (sub <i>A. (C.) quadratus</i>)
<i>Coprimorphus scrutator</i> (Herbst, 1789)	-	60	Vitner 1998 (sub <i>A. (C.) scrutator</i>)
<i>Esymus pusillus</i> (Herbst, 1789)	-	30	Yoshida y Katakura 1985 (sub <i>A. (E.) pusillus</i>)
	18	33	Yoshida y Katakura 1985 (sub <i>A. (O.) pusillus</i>)
<i>Eupleurus subterraneus</i> (Linnaeus, 1758)	-	*30/30	Vitner 1998 (sub <i>A. (E.) subterraneus</i>)
<i>Gonaphodiellus opisthius</i> (Bates, 1887)	-	90	Cruz <i>et al.</i> 2002 (sub <i>A. (T.) opisthius</i>)

(concluye Tabla 1)

ESPECIES	ETAPAS		AUTORES
	P (días)	N (días)	
<i>Labarrus lividus</i> (Olivier, 1789)	-	**270	Hafez 1939 (sub <i>A. lividus</i>)
<i>Labarrus sublimbatus</i> (Motschulsky, 1860)	-	60	Yoshida y Katakura 1985 (sub <i>A. (C.) sublimbatus</i>)
<i>Limarus zenkeri</i> (Germar, 1813)	7-14	-	Landin 1961 (sub <i>A. zenkeri</i>)
<i>Liothorax levatus</i> (Schmidt, 1907)	-	120	Martínez 2005
<i>Melinopterus prodromus</i> (Brahm, 1790)	-	60	White 1960 (sub <i>A. prodromus</i>)
<i>Melinopterus sphaelatus</i> (Panzer, 1798)	-	*60/60	Gittings y Giller 1997 (sub <i>A. sphaelatus</i>)
<i>Nimbus affinis</i> (Panzer, 1823)	-	30	Veiga 1985 (sub <i>A. (N.) affinis</i>)
<i>Nimbus contaminatus</i> (Herbst, 1783)	-	60	White 1960 (sub <i>A. contaminatus</i>)
<i>Nobiellus bonnairei</i> (Reitter, 1892)	-	90	Galante 1990 (sub <i>A. (N.) bonnairei</i>)
<i>Otophorus haemorrhoidalis</i> (Linnaeus, 1758)	26	69	Yoshida y Katakura 1985 (sub <i>A. (O.) haemorrhoidalis</i>)
<i>Phaeaphodius rectus</i> (Motschulsky, 1866)	-	37	Yoshida y Katakura 1985 (sub <i>A. (P.) rectus</i>)
<i>Pharaphodius rugosostriatus</i> (Waterh., 1875)	-	30	Yoshida y Katakura 1985 (sub <i>A. (P.) rugosostriatus</i>)
<i>Plagiogonus arenarius</i> (Olivier, 1789)	-	30	Verdú y Galante 2000 (sub <i>A. (P.) arenarius</i>)
<i>Plagiogonus nanus</i> (Fairmaire, 1860)	-	60	Verdú y Galante 2000 (sub <i>A. (P.) nanus</i>)
<i>Planolinellus vittatus</i> (Say, 1825)	10	**240 a 270	Cabrero-Sañudo <i>et al.</i> 2007, Martínez 2008
<i>Planolinus pratensis</i> (Nomura y Nakane, 1951)	27	90	Yoshida y Katakura 1985, Yasuda 1994 (sub <i>A. (A.) pratensis</i>)
<i>Teuchestes brachysomus</i> (Solsky, 1874)	12	40	Yoshida y Katakura 1985 (sub <i>A. (O.) brachysomus</i>)
<i>Teuchestes fossor</i> (Linnaeus, 1758)	-	*90	Schmidt 1935, Gittings y Giller 1997, Vitner 1998 (sub <i>A. (T.) fossor</i>)
<i>Trichaphodiellus brasiliensis</i> (Castelnau, 1840)	-	30	Verdú y Galante 1997 (sub <i>A. brasiliensis</i>)

Nidificación. Al iniciarse este periodo, las hembras han sido copuladas y están sexualmente maduras, en la base de cada ovariola o en los oviductos se presentan ovocitos maduros, es una etapa de oviposición (Yoshida y Katakura

1985, Yoshida 1994, Gittings y Giller 1997, Martínez 2001). En los ovocitos maduros se suspende la vitelogénesis y se forma el corion, después son ovulados, fertilizados en el oviducto y ovipuestos como huevos. Después de la oviposición la vitelogénesis se activa en los demás ovocitos hasta convertirse, uno a uno, en ovocitos maduros. Al examinar los ovarios deberá tomarse en cuenta que, después de la oviposición, cada ovariola presenta un ovocito basal pequeño que se encuentra en maduración. Así, durante esta etapa el ovario está maduro, pero su apariencia no es igual antes y después de la oviposición (Figura 1Ac).

En varios de los estudios efectuados no se ha logrado definir claramente la madurez de las hembras, o bien se han utilizado criterios diferentes. Hanski (1980) definió a las hembras maduras simplemente como aquellas con ovarios completamente desarrollados. No está claro si su definición incluye a las hembras que se reproducen de forma activa, pero que carecen temporalmente de ovocitos maduros. Yoshida y Katakura (1985) definen explícitamente el estado de madurez sobre la base de la presencia de ovocitos maduros; sin embargo, no sería sorprendente que las hembras maduras después de la oviposición fueran recolectadas sin ovocitos maduros (Gittings y Giller 1997), por lo cual podrían confundirse con hembras inmaduras, aunque estarían en plena reproducción.

La duración de esa etapa también varía según la especie de que se trate, pudiendo ser hasta de casi un mes (Tabla 1) o durante la primavera como en *Chilothotax distinctus* (Christensen y Dobson 1976), de fines de diciembre a mediados de enero en *Plagiogonus nanus* (Fairmaire, 1860) [citado como *Aphodius (P.) nanus*], durante marzo como en *P. arenarius* (Olivier, 1789) [citado como *A. (P.) arenarius*] (Verdú y Galante 2000), durante abril y mayo en *Aphodius conjugatus* (Panzer, 1975) [citado como *A. (A.) conjugatus*] (Romero-Samper y Martín-Piera 2007).

En algunas especies estudiadas de México, la oviposición se presenta durante periodos cortos, es notable en tres especies de *Cephalocyclus*, *C. hoguei* (Bates, 1887), *C. durangoensis* (Bates, 1887) y *C. stebnickae* Deloya e Ibáñez, 2000, en las cuales duró junio y parte de julio (Cruz *et al.* 2002, Martínez 2005, Martínez y Suárez 2006, Martínez *et al.* 2022). En cambio, *Planolineillus vittatus* (Say, 1825) y *Blackburneus saylorea* (Robinson, 1940) se reproduce durante casi todo el año (Martínez y Suárez 2006, Cabrero-Sañudo *et al.* 2007, Martínez 2008, Martínez y Suárez 2012, Martínez *et al.* 2022).

Durante este periodo se puede determinar el estado reproductivo de la población de una especie determinada, considerando los diferentes estados de madurez ovárica, como en *Agrilinus uniformis* (Waterhouse 1875), *Labarrus sublimbatus* (Motschulsky 1860) y *Otophorus haemorrhoidalis* (L., 1758) [citados como *Aphodius (Agrilinus) uniformis*, *Aphodius (Calamoster-*

nus) sublimbatus y *Aphodius (Otophorus) haemorrhoidalis*, respectivamente] (Yoshida y Katakura 1985). Otro estudio de este tipo fue elaborado por Gittings y Giller (1997) en *Agrilinus ater* (De Geer, 1774), *Teuchestes fossor* (L., 1758), *Acrossus depressus* (Kugelann, 1792), *Acrossus rufipes* (L., 1758), *Colobopteris erraticus* (L., 1758) y *Bodilopsis rufa* (Moll, 1782) [citados como *Aphodius ater*, *A. (Teuchestes) fossor*, *A. depressus*, *A. rufipes*, *A. erraticus* y *A. rufus*, respectivamente] incluyendo además el estado de desgaste de la protibia del apéndice torácico en cada hembra disecada (Figura 2). En *Gonaphodiellus opisthius* (Bates, 1887) [citado como *Aphodius (Trichaphodius) opisthius*] y en *Cephalocyclus hoguei*, considerando la longitud del

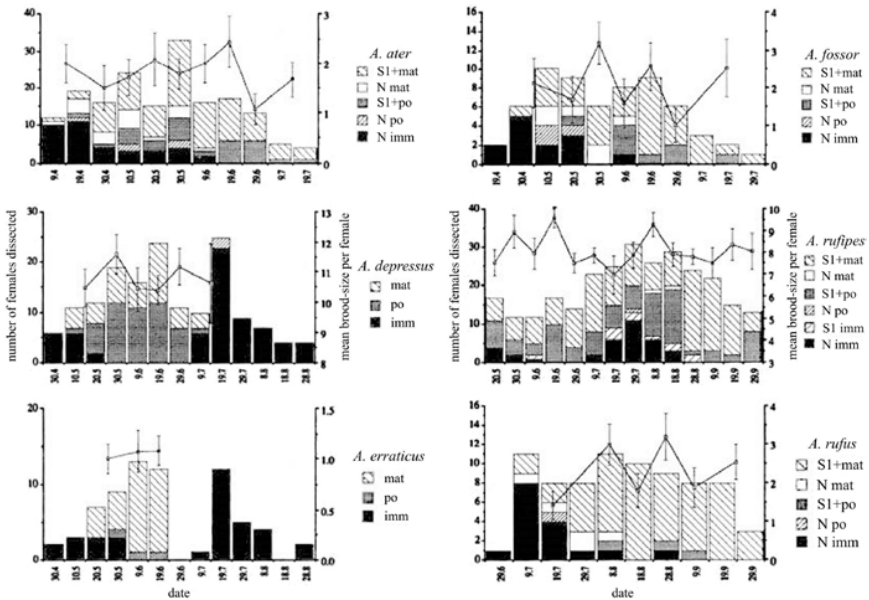


FIGURA 2. Variaciones estacionales de los estados de madurez ovárica en especies de *Aphodius* en Isla Fota, Irlanda. Hembras colectadas en campo entre 1 y 5 días de las fechas mostradas. Los histogramas muestran la composición de cada muestra según el estado ovárico (imm: inmaduras. po: en maduración. mat: maduras con ovocitos corionados. N: tibia anterior no desgastada. S1: tibia poco desgastada). En *A. depressus* y *A. rufipes* las líneas muestran la media (± 1 SE), incluyendo hembras maduras y en maduración con ovocitos bien desarrollados. Para las otras especies las líneas representan la media del número de ovocitos por hembra reproductiva, considerando 0 para las hembras que habían ovipositado (± 1 SE). El punto entre dos periodos corresponde a la media de dos periodos consecutivos. Para *A. rufus* el primer punto representa la media de tres periodos. Histogramas tomados de Gittings y Giller (1997). Se conservaron los nombres de las especies como fueron citados por los autores.

ovocito basal de las ovariolas, se determinó el estado reproductivo mensual de la población durante un año (Cruz *et al.* 2002) (Figura 3).

De esta manera, se puede conocer el voltinismo, que corresponde al número de generaciones que se presentan durante un año en cada especie. La mayoría de las especies estudiadas de Aphodiinae son univoltinas o bivoltinas (Martínez 2001). Sin embargo, puede haber especies que se comportan como univoltinas o bivoltinas como *Gonaphodiellus opisthius*, o como univoltinas o multivoltinas como *Planolinellus vittatus* (Martínez y Suárez 2006, Cabre-ro-Sañudo *et al.* 2007, Martínez 2008). También puede haber multivoltinas como *Blackburneus saylorea* (Robinson, 1940) (Martínez y Suárez 2012).

Después de la época de oviposición, las especies pueden entrar en diapausa hasta el siguiente ciclo reproductor. El estadio del desarrollo en que pasan la diapausa varía según la especie (Tabla 2).

En algunas especies de este grupo de escarabajos se conoce que la diapausa la pasan como huevo (Yoshida y Katakura 1985, Lumaret 1990), como

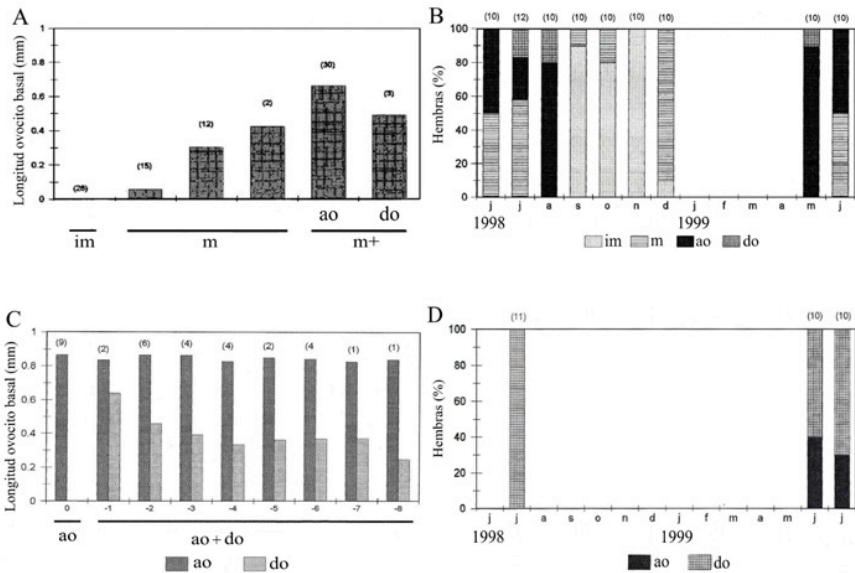


FIGURA 3. *Gonaphodiellus opisthius*. A: Modificaciones en la longitud del ovocito basal de las ovariolas durante el ciclo reproductivo. B: Variaciones mensuales del estado de madurez en las hembras durante un año. *Cephalocyclus hogei*. C: Modificaciones en la longitud del ovocito basal de las ovariolas durante el ciclo reproductivo. D: Variaciones mensuales del estado de madurez en un año. Modificados de Cruz *et al.* (2002). (ao: ovocitos con corion antes de la oviposición. do: después de cada oviposición. im: hembras inmaduras, sin ovocitos. m: en hembras madurando. m+: hembras maduras con ovocitos basales con corion, (n): número de hembras disecadas).

TABLA 2. Duración de la diapausa en meses (ejemplo: o-m corresponde al periodo de octubre a mayo) y los estadios en que se presenta en especies de Aphodiinae. El nombre de la especie es de acuerdo con Dellacasa *et al.* (2001). Estadios. A: adulto. H: huevo. L3: larva del tercer estadio. PP: prepupa. P: pupa. En la columna Autores, sub corresponde al nombre de la especie como la citan los autores, géneros y subgéneros se abrevian con la primera letra.

ESPECIE	DIAPAUSA (meses)	ESTADIO	AUTORES
<i>Acrossus depressus</i> (Kugelann, 1792)	-	A	Gittings y Giller 1997 (sub <i>A. depressus</i>)
<i>Acrossus rufipes</i> (Linnaeus, 1758)	o-my	-	Holter 1982 (sub <i>A. rufipes</i>)
	o-my	-	De Graef y Desière 1984 (sub <i>A. (A.) rufipes</i>)
	-	A	Gittings y Giller 1997 (sub <i>A. rufipes</i>)
	-	L3	Lumaret 1990 (sub <i>A. (A.) rufipes</i>)
<i>Agolius abdominalis</i> (Bonelli, 1812)	-	L3	Lumaret 1990 (sub <i>A. (A.) abdominalis</i>)
<i>Agrilinellus ornatus</i> (Schmidt, 1911)	n-jl	A	Martínez 2005 (sub <i>A. ornatus</i>)
<i>Agrilinus ater</i> (De Geer, 1774)	ag-a	-	Holter 1982 (sub <i>A. ater</i>)
	o-a	-	De Graef y Desière 1984 (sub <i>A. (A.) ater</i>)
	jl-a	A	Lumaret 1990 (sub <i>A. (A.) ater</i>)
	-	A	Gittings y Giller 1997 (sub <i>A. ater</i>)
<i>Agrilinus brevisculus</i> (Motschulsky, 1866)	s-a	A	Yoshida y Katakura 1985 (sub <i>A. (A.) brevisculus</i>)
<i>Agrilinus uniformis</i> (Waterhouse, 1875)	o-my	A	Yoshida y Katakura 1985 (sub <i>A. (A.) uniformis</i>)
<i>Aphodius elegans</i> Allibert, 1848	n-j	L3	Yoshida y Katakura 1985 (sub <i>A. (A.) elegans</i>)
<i>Aphodius fimetarius</i> (Linnaeus, 1758)	n-a	-	Holter 1982
	o-a	-	De Graef y Desière 1984 (sub <i>A. (A.) fimetarius</i>)
	-	A	Gittings y Giller 1997

(continúa Tabla 2)

ESPECIE	DIAPAUSA (meses)	ESTADIO	AUTORES
<i>Bodiloides ictericus</i> (Laicharting, 1781)	s-j	-	Holter 1982 (sub <i>A. ictericus</i>)
	-	L3	Lumaret 1990 (sub <i>A. (B.) ictericus</i>)
<i>Bodilopsis rufa</i> (Moll, 1782)	o-my	-	Holter 1982 (sub <i>A. rufus</i>)
	o-my	-	De Graef y Desière 1984 (sub <i>A. (B.) rufus</i>)
	-	L3	Lumaret 1990 (sub <i>A. (B.) rufa</i>)
	-	PP	Gittings y Giller 1997 (sub <i>A. rufus</i>)
<i>Bodilopsis sordida</i> (Fabricius, 1775)	n-my	L3	Yoshida y Katakura 1985 (sub <i>A. (B.) sordidus</i>)
<i>Calamosternus granarius</i> (Linnaeus, 1767)	-	A	Gittings y Giller 1997 (sub <i>A. granarius</i>)
<i>Cephalocyclus durangoensis</i> (Bates, 1887)	s-my	A	Martínez y Suárez 2006
<i>Cephalocyclus hogei</i> (Bates, 1887)	ag-my	A	Cruz <i>et al.</i> 2002
	ag-my	A	Martínez 2005
<i>Chilothorax distinctus</i> (Müller O. F., 1776)	n-a	-	Holter 1982 (sub <i>A. distinctus</i>)
	-	A	Vitner 1995 (sub <i>A. distinctus</i>)
	-	A	Lumaret 1990 (sub <i>A. (C.) distinctus</i>)
<i>Chilothorax paykulli</i> (Bedel, 1907)	-	H	Lumaret 1990 (sub <i>A. (C.) paykulli</i>)
<i>Colobopterus erraticus</i> (Linnaeus, 1758)	s-a	-	Holter 1982 (sub <i>A. erraticus</i>)
	o-a	A	Rojewski 1983 (sub <i>A. erraticus</i>)
	-	A	Gittings y Giller 1997 (sub <i>A. erraticus</i>)
	-	P, A	Vitner 1998 (sub <i>A. (C.) erraticus</i>)
<i>Colobopterus quadratus</i> (Reiche, 1847)	o-a	A	Yoshida y Katakura 1985 (sub <i>A. (C.) haroldianus</i>)
	n-a	A	Yasuda 1987 (sub <i>A. haroldianus</i>)
<i>Coprimorphus scrutator</i> (Herbst, 1789)	-	L3	Vitner 1998 (sub <i>A. (C.) scrutator</i>)

(continúa Tabla 2)

ESPECIE	DIAPAUSA (meses)	ESTADIO	AUTORES
<i>Esymus pusillus</i> (Herbst, 1789)	ag-a	-	Holter 1982 (sub <i>A. pusillus</i>)
	o-ab	-	De Graef y Desièere 1984 (sub <i>A. (O.) pusillus</i>)
	n-a	A	Yoshida y Katakura 1985 (sub <i>A. (O.) pusillus</i>)
<i>Eupleurus subterraneus</i> (Linnaeus, 1758)	-	L3, P, A	Vitner 1998 (sub <i>A. (E.) subterraneus</i>)
	-	L3	Lumaret 1990 (sub <i>A. (E.) subterraneus</i>)
<i>Gonaphodiellus opisthius</i> (Bates, 1887)	e-a	A	Cruz <i>et al.</i> 2002 (sub <i>A. (T.) opisthius</i>)
	e-m	-	Cabrero-Sañudo <i>et al.</i> 2007
	e-my	A	Martínez y Suárez 2006
<i>Labarrus sublimbatus</i> (Motschulsky, 1860)	s-my	A	Yoshida y Katakura 1985 (sub <i>A. (C.) sublimbatus</i>)
<i>Limarus zenkeri</i> (Germar, 1813)	-	L3	Lumaret 1990 (sub <i>A. (L.) zenkeri</i>)
<i>Liothorax levatus</i> (Schmidt, 1907)	e-jl	A	Martínez 2005
	f-o	A	Martínez y Suárez 2006
<i>Melinopterus prodromus</i> (Brahm, 1790)	n-a	-	Holter 1982 (sub <i>A. prodromus</i>)
	-	A	Gittings y Giller 1997 (sub <i>A. prodromus</i>)
<i>Melinopterus sphacelatus</i> (Panzer, 1798)	-	A	Gittings y Giller 1997 (sub <i>A. sphacelatus</i>)
<i>Nimbus contaminatus</i> (Herbst, 1783)	n-jl	-	Holter 1982 (sub <i>A. contaminatus</i>)
	-	H	Lumaret 1990 (sub <i>A. (N.) contaminatus</i>)
<i>Otophorus haemorrhoidalis</i> (L., 1758)	o-a	-	Holter 1982 (sub <i>A. haemorrhoidalis</i>)
	o-a	-	De Graef y Desièere 1984 (sub <i>A. (T.) haemorrhoidalis</i>)
	o-my	A	Yoshida y K. 1985 (sub <i>A. (O.) haemorrhoidalis</i>)

(concluye Tabla 2)

ESPECIE	DIAPAUSA (meses)	ESTADIO	AUTORES
	-	L3	Lumaret 1990 (sub A. (<i>O.</i>) <i>haemorrhoidalis</i>)
	-	L3, P, A	Vitner 1998 (sub A. (<i>O.</i>) <i>haemorrhoidalis</i>)
<i>Phaeaphodius rectus</i> (Motschulsky, 1866)	n-a	A	Yoshida y Katakura 1985 (sub A. (<i>P.</i>) <i>rectus</i>)
	-	A	Martínez 2001 (sub A. (<i>P.</i>) <i>rectus</i>)
<i>Pharaphodius rugosostriatus</i> (Wat., 1875)	s-my	A	Yoshida y Katakura 1985 (sub A. (<i>P.</i>) <i>rugosostriatus</i>)
<i>Planolinellus vittatus</i> (Say, 1825)	d	-	Martínez y Suárez 2006
	ag-o	-	Cabrero-Sañudo <i>et al.</i> 2007
<i>Planolinus fasciatus</i> (Olivier, 1789)	-	L3	Lumaret 1990 (sub A. (<i>P.</i>) <i>fasciatus</i>)
	-	H	Lumaret 1990 (sub A. (<i>P.</i>) <i>fasciatus</i>)
<i>Planolinus pratensis</i> (Nomura y Nakane, 1951)	d-a	H	Yoshida y Katakura 1985 (sub A. (<i>A.</i>) <i>pratensis</i>)
<i>Rhodaphodius foetens</i> (Fabricius, 1787)	o-my	-	Holter 1982 (sub A. <i>foetens</i>)
	-	L3	Lumaret 1990 (sub A. (<i>R.</i>) <i>foetens</i>)
<i>Teuchestes brachysomus</i> (Solsky, 1874)	s-a	A	Yoshida y Katakura 1985 (sub A. (<i>O.</i>) <i>brachysomus</i>)
	-	A	Martínez 2001 (sub A. (<i>O.</i>) <i>brachysomus</i>)
<i>Teuchestes fossor</i> (Linnaeus, 1758)	s-a	-	Holter 1982 (sub A. <i>fossor</i>)
	o-a	-	De Graef y Desière 1984 (sub A. (<i>T.</i>) <i>fossor</i>)
	-	A	Gittings y Giller 1997 (sub A. <i>fossor</i>)
	-	L3	Lumaret 1990 (sub A. (<i>T.</i>) <i>fossor</i>)
	-	A	Vitner 1998 (sub A. (<i>T.</i>) <i>fossor</i>)
<i>Volinus sticticus</i> (Panzer, 1798)	o-a	-	De Graef y Desière 1984 (sub A. (<i>V.</i>) <i>sticticus</i>)

larva del tercer estadio (Yoshida y Katakura 1985, Lumaret 1990, Vitner 1998), como prepupa o pupa (Gittings y Giller 1997, Vitner 1998) o como adulto (Rojewski 1983, Yoshida y Katakura 1985, Yasuda 1987, Gittings y Giller 1997, Verdú *et al.* 1997, Vitner 1998), después pueden iniciar otra época de reproducción. Después de terminar de oviponer, las hembras pueden terminar su potencial reproductor y morir o entrar en diapausa, según la especie.

b. Scarabaeinae

Prenidificación. A la emergencia, en la mayoría de las especies, el ovario está inmaduro, sin ovocitos aparentes. Durante esta etapa se inicia la vitelogénesis en los ovocitos (Figura 4). En algunas especies como *Euoniticellus intermedius* las hembras al emerger presentan algunos ovocitos pequeños en previtelogénesis (Martínez *et al.* 2019b) y en *Digitonthophagus gazella* (Fabricius, 1787) se observan también entre 10 y 13 ovocitos en previtelogénesis, en hembras de 4-10 días de edad (Blume y Aga 1975), ambas son especies que tienen la fecundidad más alta en este grupo de insectos. En cambio, en especies del género *Phanaeus* MacLeay, 1819, la previtelogénesis se presenta mucho más tarde (Halffter y López-Guerrero 1977), como también en varias especies de *Copris* Müller, 1764 (Huerta *et al.* 1981, Klemperer 1982, Anduaga *et al.* 1987, Martínez *et al.* 1996, Bang *et al.* 2001, 2004).

Durante esta etapa, en las hembras estudiadas de varias especies de Scarabaeinae se observó un número variable de ovocitos en diferentes etapas de vitelogénesis (Halffter *et al.* 1980, Huerta *et al.* 1981, Anduaga *et al.* 1987, Montes de Oca *et al.* 1991, Martínez 1992 a,b, Martínez *et al.* 1996, Huerta y Halffter 2000), y generalmente tiene lugar la primera cópula (Halffter y López-Guerrero 1977, Huerta *et al.* 1981, Halffter y Edmonds 1982, Martínez *et al.* 1996, Huerta y Halffter 2000).

Al final de la prenidificación, el ovocito basal se encuentra en un estado avanzado de maduración (Figura 4). La duración de esta etapa es variable según la especie de que se trate, puede ser de cuatro a cinco días, como en *Digitonthophagus gazella* y *Euoniticellus intermedius* (Blume y Aga 1975, Martínez *et al.* 2019b) a más de 100 días como en *Copris armatus* Harold, 1869 (Anduaga *et al.* 1987) (Tabla 3).

Nidificación. En esta etapa se inicia la actividad reproductiva, la vitelogénesis está activa y se presenta la oviposición. La actividad del ovario ha sido estudiada en varias especies de esta subfamilia y el ritmo de maduración del ovocito basal se encuentra estrechamente relacionado con el comportamiento de nidificación tan elaborado que presentan las diferentes especies de este grupo (Halffter y Edmonds 1982) (Capítulo 1). Su duración varía de 30 días

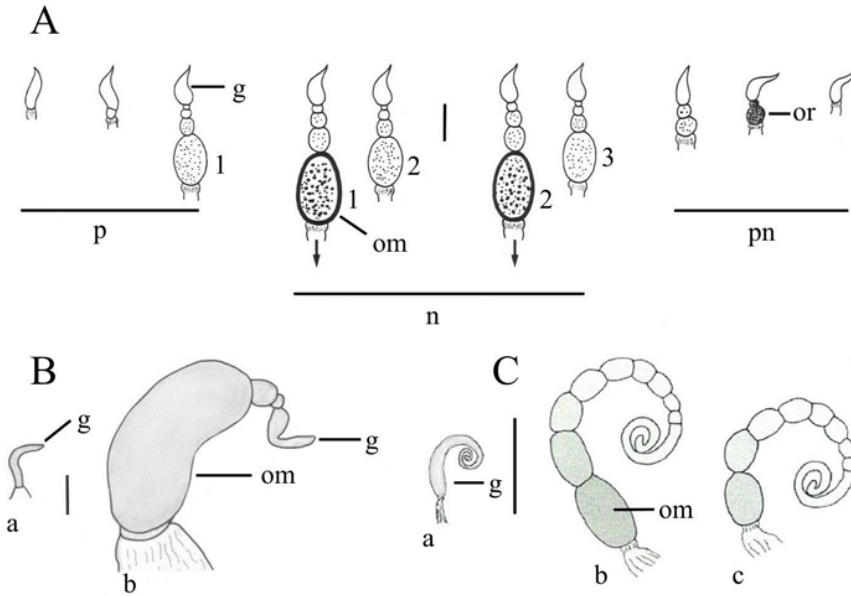


FIGURA 4. Modificaciones morfofuncionales en el ovario durante el periodo imaginal de especies de Scarabaeinae que no cuidan el nido. A: *Canthon i. chevrolati*, modificado de Martínez (1991). B: *Canthon imitator*. Tomado de Martínez *et al.* (2019a). C: *Euoniticellus intermedius*. Tomado de Martínez *et al.* (2019b). (a: a la emergencia. b: antes de puesta. c: después de puesta. g: germario. om: ovocito maduro antes de puesta. or: ovocito en reabsorción. n: durante la nidificación. p: durante la prenidificación. pn: durante la posnidificación). Las flechas indican el momento de la oviposición. Escala = 2 mm.

como en *Euoniticellus intermedius* (Martínez *et al.* 2019b) a 270 o más días como en *Bubas bison* (Linnaeus, 1767) (Kirk 1983, Lumaret y Kirk 1987) (Tabla 3).

Las modificaciones que se presentan en el ovario son diferentes entre las hembras que cuidan el nido y aquellas que no lo cuidan, y varían según la especie. En las hembras que no cuidan el nido, después de la oviposición de un ovocito basal maduro se continúa la vitelogénesis en el siguiente ovocito, que a su vez es ovipuesto, y así consecutivamente hasta terminar la etapa reproductiva, como por ejemplo en *Canthon indigaceus chevrolati* Harold, 1868, *Canthon imitator* Brown, 1946, *Euoniticellus intermedius*, *Onthophagus incensus* Say, 1835, *Onthophagus granulatus* Boheman, 1858 y *Phanaeus daphnis* Harold, 1863 (Halffter y López-Guerrero 1977, Tyndale-Biscoe *et al.* 1981, Martínez 1991, Montes de Oca *et al.* 1991, Martínez 1992b, Martínez *et al.* 1998, 2019a, b) (Figura 5).

TABLA 3. Duración aproximada de las etapas imaginales en algunas especies de Scarabaeinae. Durante la nidificación se considera sólo la época de oviposición, no se considera la duración de la etapa de cuidado al nido en las especies que lo llevan a cabo (*).

ESPECIE	PRENIDIFICACIÓN (días)	NIDIFICACIÓN (días)	AUTORES
<i>Ateuchetus laticollis</i> (Linnaeus, 1767) ¹	-	90	Kirk y Wallace 1990
<i>Bubas bison</i> (Linnaeus, 1767)	-	270	Lumaret y Kirk 1987
	-	300	Kirk 1985
	-	90	Kirk y Wallace 1990
<i>Bubas bubalus</i> (Olivier, 1811)	-	150	Lumaret y Kirk 1987
	-	90	Kirk y Wallace 1990
* <i>Canthon c. cyanellus</i> LeConte, 1858	20-30	120-150	Martínez 1992a
<i>Canthon imitator</i> Brown, 1946	30	-	Martínez <i>et al.</i> 2019a
<i>Canthon i. chevrolati</i> Harold, 1868	30-40	120-150	Martínez 1992a
<i>Cephalodesmius armiger</i> Westw., 1841	-	90	López-Guerrero 1995
* <i>Copris armatus</i> Harold, 1869	48-115	-	Huerta <i>et al.</i> 1981
	48 a 115	10 a 50	Anduaga <i>et al.</i> 1987
* <i>Copris incertus</i> Say, 1835	68±38	24 ± 11	Martínez <i>et al.</i> 1996, Huerta y Halffter 2000
* <i>Copris laeviceps</i> Harol, 1869	7±6	-	Klemperer 1986
	7 a 16	9 a 15	Anduaga <i>et al.</i> 1987
* <i>Copris lugubris</i> Boheman, 1858	30	15	Anduaga <i>et al.</i> 1987
* <i>Copris lunaris</i> (Linnaeus, 1758)	60	90	Klemperer 1982, Kirk y Wallace 1990
* <i>Copris ochus</i> (Motschulsky, 1860)	30-60	60	Bang <i>et al.</i> 2004
* <i>Copris tripartitus</i> Waterhouse, 1875	-	60?	Bang <i>et al.</i> 2000

(continúa Tabla 3)

ESPECIE	PRENIDIFICACIÓN (días)	NIDIFICACIÓN (días)	AUTORES
<i>Dichotomius satanas</i> (Harold, 1867)	-	240	Barretto <i>et al.</i> 2021
<i>Digitonthophagus bonasus</i> (F., 1775) ²	7	-	Fincher y Hunter III 1989
<i>Digitonthophagus gazella</i> (F., 1787)	5		Blume y Aga 1975
	5-10		López-Guerrero y Blume 1985
<i>Euoniticellus intermedius</i> (Reiche, 1848)	4-5	30	Martínez <i>et al.</i> 2019b
* <i>Eurysternus caribaeus</i> (Herbst, 1789)	27 ± 15	-	Huerta <i>et al.</i> 2003
<i>Eurysternus foedus</i> Guérin-Méneville, 1830	32 ± 8	-	Huerta <i>et al.</i> 2005
<i>Eurysternus jessopi</i> (Martínez, 1988)	35 ± 15	-	Huerta <i>et al.</i> 2003
<i>Eurysternus marmoreus</i> Castelnau, 1840	31 ± 22	-	Huerta <i>et al.</i> 2003
* <i>Eurysternus mexicanus</i> Harold, 1869	61 ± 35	-	Huerta <i>et al.</i> 2003
<i>Eurysternus plebejus</i> Harold, 1880	50 ± 25		Huerta 2012
<i>Gymnopleurus geoffroyi</i> (Fuessly, 1775)	90	60	Prasse 1957
<i>Latodrepanus laticollis</i> (Fähræus, 1857) ³	-	90	Lumaret y Cambefort 1980
<i>Onitis caffer</i> Boheman, 1857	-	60	Edwards 1988
<i>Onthophagus australis</i> Guérin-M., 1830	-	90	Tyndale-Biscoe y Walter 1992
<i>Onthophagus chevrolati</i> Harold, 1869	-	240	Cabrero-Sañudo <i>et al.</i> 2007
<i>Onthophagus emarginatus</i> Mulsant, 1842	-	120	Lumaret y Kirk 1987
<i>Onthophagus granulatus</i> Boheman, 1858	-	120-240	Tyndale-Biscoe <i>et al.</i> 1981
<i>Onthophagus gossepunctatus</i> Reitter, 1905	-	90	Kirk y Wallace 1990

(concluye Tabla 3)

ESPECIE	PRENIDIFICACIÓN (días)	NIDIFICACIÓN (días)	AUTORES
<i>Onthophagus incensus</i> Say, 1835	40-60	45 ± 23	Huerta y García Hernández 2013
	-	120-120	Martínez <i>et al.</i> 1998
<i>Onthophagus lecontei</i> Harold, 1871	16 ± 2	-	Arellano <i>et al.</i> 2017
<i>Onthophagus lemur</i> (Fabricius, 1781)	-	60	Lumaret y Kirk 1987
	-	90	Kirk y Wallace 1990
<i>Onthophagus maki</i> (Illiger, 1803)	-	90	Lumaret y Kirk 1987, Kirk y Wallace 1990
<i>Onthophagus ovatus</i> (Linnaeus, 1767)		90	Kirk y Wallace 1990
<i>Onthophagus ruficapillus</i> Brullé, 1832	-	90	Kirk y Wallace 1990
<i>Onthophagus stylocerus</i> Graells, 1851	-	45	Romero-Samper y Martín-Piera 1995
<i>Onthophagus vacca</i> (Linnaeus, 1767)	-	90/90	Lumaret y Kirk 1987, Kirk y Wallace. 1990
<i>Phanaeus daphnis</i> Harold, 1863	45-60	-	Halfpter y López-Guerrero 1977
<i>Sisyphus schaefferi</i> (Linnaeus, 1758)	90	60	Prasse 1957
<i>Sulcophaneus menelas</i> (Laporte, 1840)	50?	75	Morelli <i>et al.</i> 1996
<i>Tibiodrepanus sulcicollis</i> (Castelnau, 1840) ⁴	-	90	Lumaret y Cambefort 1980

Citados como: ¹*Scarabaeus laticollis*, ²*Onthophagus bonasus*, ³*Drepanocerus laticollis*, ⁴*Drepanocerus sulcicollis*

Cuando las hembras cuidan el nido, hasta la emergencia de la progenie, la vitelogénesis se detiene completamente y se reabsorben varios ovocitos (Figura 5B, C). Cuando termina el cuidado al nido se reinicia la vitelogénesis, se vuelve a presentar la oviposición, otra nidificación y otro cuidado del nido (Halfpter *et al.* 1980, Huerta *et al.* 1981, Halfpter y Edmonds 1982, Anduaga y Huerta 1983, Martínez y Caussanel 1984, Anduaga *et al.* 1987, Martínez *et al.* 1996, Huerta y Halfpter 2000, Huerta y Martínez 2008).

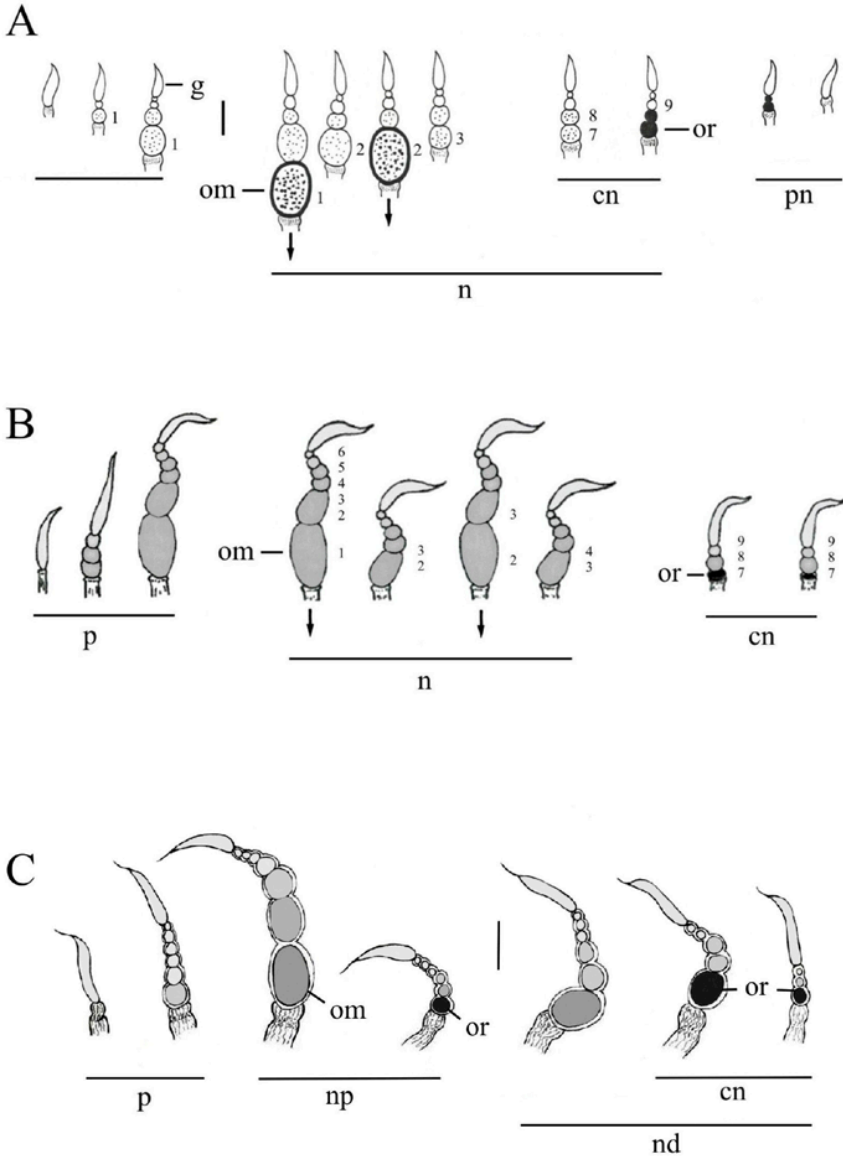


FIGURA 5. Modificaciones morfofuncionales en el ovario durante el periodo imaginal en especies de Scarabaeinae que cuidan el nido. A: *Canthon c. cyanellus*. Modificado de Martínez (1991). B: *Copris incertus* (sin escala en el original), modificado de Martínez *et al.* (1996). C: *Eurysternus mexicanus*, modificado de Huerta y Martínez (2008). (cn: durante los cuidados al nido. g: germario. n: durante la nidificación. np: durante la nidificación provisional. nd: durante la nidificación definitiva. om: ovocito maduro antes de puesta. or: ovocito en reabsorción. p: durante la prenidificación. pn: durante la posnidificación). Escala = 2 mm.

Dependiendo de las especies se pueden presentar uno o varios ciclos reproductivos durante la etapa de nidificación, en cada ciclo se presentan las modificaciones morfofuncionales correspondientes en la actividad ovárica. En cuanto al voltinismo, la mayoría de las especies de Scarabaeinae son univoltinas o bivoltinas, aunque hay algunas que son multivoltinas como *Onthophagus incensus* (Martínez *et al.* 1998) y *Onthophagus chevrolati* Harold, 1869 (Cabrero-Sañudo *et al.* 2007) (Tabla 3). En estas dos especies se observaron las variaciones mensuales en el estado de madurez del ovario, que reflejan los ciclos reproductivos que se presentan durante un año (Figura 6).

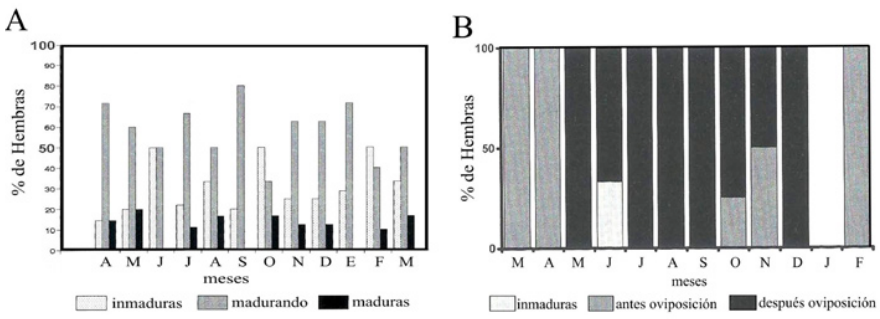


FIGURA 6. Variaciones mensuales de la madurez ovárica en A: *Onthophagus incensus*. B: *Onthophagus chevrolati*. Histogramas tomados de Martínez *et al.* (1998) y de Cabrero-Sañudo *et al.* (2007), respectivamente.

En *Eurystenus mexicanus* Harold, 1868, las modificaciones en el ovario son muy peculiares debido a su comportamiento durante la nidificación (Figura 5C). Esta especie hace un nido provisional y comete “infanticidio”; las larvas y huevos son devoradas por los padres y el ovocito basal se comienza a reabsorber. Después, los siguientes ovocitos inician la vitelogénesis, se reinicia la oviposición, elaboran el nido definitivo y durante el cuidado del nido varios ovocitos entran en reabsorción (Huerta y Martínez 2008).

Al terminar la oviposición o el cuidado al nido, las hembras de Scarabaeinae entran en diapausa hasta el siguiente año. La duración de la diapausa y el estadio del desarrollo en que se presenta varían según la especie. La diapausa la pueden pasar como adultos o como larvas del tercer estadio (Tabla 4).

Postnidificación. Esta etapa comienza al final del último nido elaborado y la vitelogénesis se detiene completamente, los pocos y pequeños ovocitos que

quedan en el ovario entran en reabsorción. Dependiendo de la especie, las hembras pueden sobrevivir por un tiempo variable durante el cual disminuyen considerablemente su alimentación, ya no vuelven a nidificar y mueren (Martínez 1991).

TABLA 4. Duración de la diapausa y los estadios en que se presenta en especies de Scarabaeinae. Los meses están abreviados con la primera letra excepto mayo (my) y agosto (ag). Estadios. A: adulto. L: larva. L3: larva del tercer estadio.

ESPECIE	DIAPAUSA (meses)	ESTADIO	AUTORES
<i>Bubas bison</i> (Linnaeus, 1767)	d-m	L	Paulian y Lumaret 1972
<i>Bubas bubalus</i> (Olivier, 1811)	d-m	A	Paulian y Lumaret 1972
<i>Canthidium (Canthidium) moestum</i> Harold, 1864	j-s	A	González-Vainer y Morelli 1998
<i>Canthon c. cyanellus</i> LeConte, 1858	o-my	A	Martínez y Montes de Oca 1994
<i>C. i. chevrolati</i> Harold, 1868	o-my	A	Martínez y Montes de Oca 1994
<i>Copris (Sinocopris) ochus</i> (Motschulsky, 1860)	d-m	L3	Bang <i>et al.</i> 2004
	d-m	L	Bang <i>et al.</i> 2008
<i>Copris tripartitus</i> Waterhouse, 1875	d-m	A	Bang <i>et al.</i> 2008
<i>Digitonthophagus gazella</i> (Fabricius, 1787)	d-a	A	Montes de Oca y Halffter 1995
<i>Liatongus phanaeoides</i> (Westwood, 1839)	o-my	L3	Yasuda 1987, Yasuda 1991
<i>Onitis alexis</i> Klug, 1835	-	L	Ridsdill-Smith 1986
<i>Onitis caffer</i> Boheman, 1857	-	L3	Edwards 1986a
	o-d	L3	Edwards 1986b
<i>Onthophagus australis</i> Guérin- Méneville, 1830	e-m	A	Tyndale-Biscoe y Walter 1992
<i>Onthophagus binodis</i> (Thunberg, 1818)	-	A	Ridsdill-Smith 1986
<i>Onthophagus depressus</i> Harold, 1871	-	A	Hunter <i>et al.</i> 1996
<i>Onthophagus lenzii</i> Harold, 1875	n-a	A	Yasuda 1987, Yasuda 1991
<i>Onthophagus nuchicornis</i> (Linnaeus, 1758)	d-m	A	Rounds y Floate 2012
<i>Onthophagus taurus</i> (Schreber, 1759)	d-m	A	Rounds y Floate 2012

c. Geotrupidae

Prenidificación. De la misma manera que en Aphodiinae y Scarabaeinae, las hembras a la emergencia presentan ovarios con las ovariolas inmaduras (Halffter y Edmonds 1982). En esta familia se conoce que los ovocitos de las ovariolas no maduran simultáneamente, solamente pocos ovocitos basales de las seis ovariolas son los que entran en vitelogénesis (Halffter *et al.* 1985, Martínez y Trotta-Moreu 2010) (Figura 7A, B, C).

La duración de esta etapa es variable, puede ser de 17 días como en *Geotrupes spiniger* (Marsham, 1802), a 120 días como en *Thorectes laevigatus* (Fabricius, 1798) (Tabla 5). Al final de esta etapa se lleva a cabo la cópula (Klemperer 1979, Halffter *et al.* 1985).

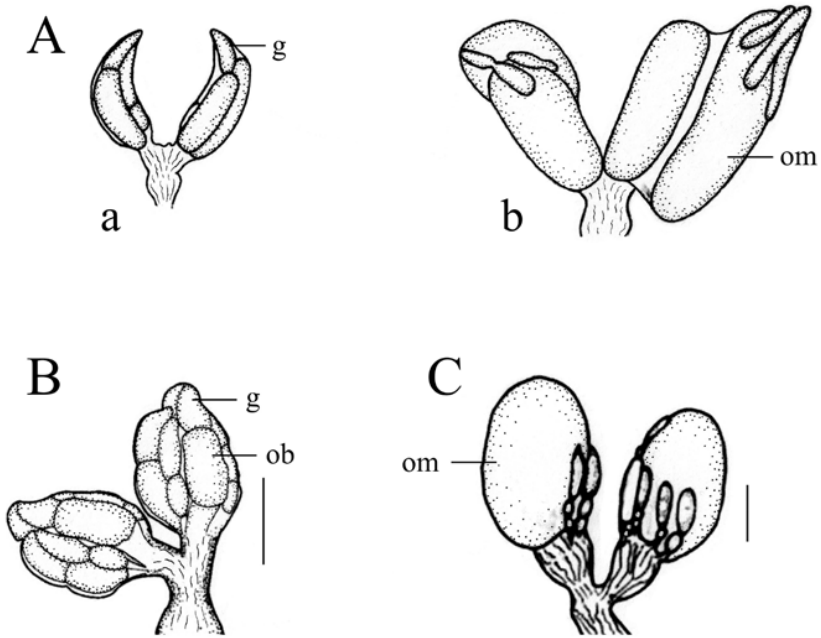


FIGURA 7. Ovarios de especies de Geotrupidae durante el periodo imaginal. A: *Megatrupes cavicollis* (sin escala en el original), tomados de Halffter *et al.* (1985). B: Ovarios en maduración en *Halffterius rufoclavatus*, tomados de Trotta-Moreu *et al.* (2007). C: Ovarios maduros de *Onthotrupes nebularum*, tomados de Martínez y Trotta-Moreu (2010). (a: ovario en maduración durante la prenidificación. b: ovario maduro antes de la oviposición. g: germario. ob: ovocito basal en maduración. om: ovocito maduro). Escala = 1 mm.

TABLA 5. Duración de las principales etapas imaginales en algunas especies de Geotrupidae. Durante la nidificación se considera sólo la época de oviposición.

ESPECIES	PRENIDIFICACIÓN (días)	NIDIFICACIÓN (días)	AUTORES
<i>Chelotrupes momus</i> (Olivier, 1789) ¹	60	150	Gallardo <i>et al.</i> 2002
<i>Geotrupes spiniger</i> (Marshall, 1802)	30	-	Klemperer 1979
<i>Megatrupes cavicolis</i> (Bates, 1887) ²	35 a 40	90 a 140	Halfpeter <i>et al.</i> 1985
<i>Thorectes albarracinus</i> Wagner, 1928	90	60	Klemperer y Lumaret 1985
<i>Thorectes lusitanicus</i> (Jekel, 1865) ³	90	60	Klemperer y Lumaret 1985
<i>Thorectes sericeus</i> (Jekel, 1865)	90	90	Klemperer y Lumaret 1985
<i>Typhaeus typhoeus</i> (Linnaeus, 1758)	30	30	Fremlin 2017
	30	90	Brussaard 1983

Citados como: ¹*Typhaeus momus*, ²*Geotrupes cavicolis*, ³*Thorectes laevigatus*

Nidificación. Al iniciarse esta etapa, las hembras tienen las ovariolas con muy pocos ovocitos maduros en cada ovario. En *Megatrupes cavicolis* sólo un par de ovocitos maduros se presentan en cada ovario (Figura 7A, B). Uno de los ovocitos es ovipuesto y pocas horas después el otro. Considerable número de días después, la vitelogénesis se reinicia en uno de los siguientes ovocitos basales de cada ovario, y así continúa hasta que la construcción del nido termina (Halfpeter *et al.* 1985).

Esto debe ocurrir de la misma manera en *Halfpeterius rufoclavatus* Jekel, 1865 y *Onthotrupes nebularum* Howden, 1964, dos especies colectadas en el campo, en las cuales se observaron los ovarios en diferentes estados de maduración (Figura 7B, C) (Trotta-Moreu *et al.* 2007, Martínez y Trotta-Moreu, 2010). Asimismo, debe ocurrir en las otras especies también colectadas en el campo, en las cuales también se observaron los ovarios: *Onthotrupes sobrinus*, *O. viridiobscurus*, *O. herbeus*, *Haplogeotrupes guatemalensis*, *Geohowdenius cnephosus*, *Megatrupes fisheri* y *Ceratotrupes fronticornis* (Martínez y Trotta-Moreu 2010) y en *Geotrupes spiniger* (Klemperer 1979).

La etapa de nidificación en esta familia puede durar de 30 días como en *Typhaeus typhoeus* (Linnaeus, 1758) (Brussaard 1983, Fremlin 2017) a 150 días como en *Chelotrupes momus* (Olivier, 1789) (Gallardo *et al.* 2002) (Tabla 5).

Se conoce que en *Thorectes albarracinus* Wagner, 1928, *Thorectes laevigatus*, *Typhaeus typhoeus* y en *Megatrupes cavicollis* se presenta un solo ciclo reproductor y generalmente mueren después (Brussaard 1983, Halffter *et al.* 1985, Klemperer y Lumaret 1985). En el caso de *Thorectes albarracinus* y *Thorectes laevigatus* algunos adultos sobreviven al siguiente año, pero ya no nidifican (Klemperer y Lumaret 1985).

Algunas especies pueden pasar una temporada en diapausa como larva en tercer estadio (Brussaard 1983), pero sobre todo como imagos teneales, mencionados como “subadultos” por los autores (Crovetti 1971, Klemperer y Lumaret 1985) (Tabla 6).

En *M. cavicollis*, se encontró que las hembras mueren presentando en sus ovarios ovocitos que no pudieron ser ovipuestos, pero no se encontraban en reabsorción. No se sabe qué ocurre en otras especies (Halffter *et al.* 1985).

TABLA 6. Duración de la diapausa y los estadios en que se presenta en especies de Geotrupidae. Los meses están marcados con sus iniciales, excepto julio (jl) y agosto (ag). Estadios. A: adulto. L: larva. L3: larva del tercer estadio. S: subadulto.

ESPECIE	DIAPAUSA (meses)	ESTADIO	AUTORES
<i>Anoplotrupes stercorosus</i> (Scriba, 1791)	d-m	S	Lumaret 1990
<i>Geotrupes stercorarius</i> (Linnaeus, 1758)	d-m	S	Lumaret 1990
<i>Sericotrupes niger</i> (Marsham, 1802) ¹	d-m	S	Lumaret 1990
<i>Jekelius intermedius</i> (Costa, 1827) ²	d-j	L	Lumaret 1990
<i>Jekelius sericeus</i> (Jekel, 1865) ³	j, jl	A	Klemperer y Lumaret 1985, Lumaret 1990
<i>Thorectes albarracinus</i> (Wagner, 1928)	jl, ag	A	Klemperer y Lumaret 1985
<i>Thorectes lusitanicus</i> (Jekel, 1865) ⁴	jl, ag	A	Klemperer y Lumaret 1985
<i>Trypocopris pyrenaicus</i> Charpentier, 1825	o-f	L-A	Lumaret 1990
<i>Typhaeus typhoeus</i> (Linnaeus, 1758)	d-e	L3	Brussaard 1983
<i>Chelotrupes hiostius</i> Gené, 1836	d-m	A	Crovetti 1971

Citados como: ¹*Geotrupes niger* Marsham, ²*Thorectes intermedius* (Costa), ³*Thorectes sericeus* (Jekel), ⁴*Thorectes laevigatus cobosi* Baraud

2. MODIFICACIONES MORFOFISIOLÓGICAS EN LOS MACHOS

Las modificaciones en el sistema reproductivo de los machos durante la vida imaginal se han estudiado en muy pocas especies de escarabajos estercoleros.

Las modificaciones en los testículos no son muy aparentes, su tamaño varía muy poco, en cambio, los valores del volumen de secreciones en el reservorio glandular son más visibles, éstos varían considerablemente entre un macho inmaduro y el que está maduro antes y después de la cópula.

a. Aphodiinae

En *Chilothorax distinctus* el testículo varía muy poco en su longitud, 0.89 y 1.02 mm (Christensen y Dobson 1976); probablemente esos valores corresponden a machos inmaduros y maduros, respectivamente. En *Gonaphodiellus opisthius* (Cruz *et al.* 2002) se encontraron diferencias en el diámetro de los folículos testiculares, eran pequeños a la emergencia y de diámetro mayor en machos maduros. Pero las modificaciones fueron más aparentes en los reservorios glandulares, a la emergencia estaban vacíos de secreciones y conforme maduraban se iban acumulando hasta antes de copular, que es cuando los reservorios adquirirían el mayor volumen encontrado; después de copular su volumen disminuyó bastante (Figura 8). Durante un año se observaron también las variaciones en el estado de madurez sexual de los machos de esta especie; cada mes se pueden encontrar machos en diferentes estados de madurez (Cabrero-Sañudo *et al.* 2007).

Lo mismo fue observado en *Liothorax levatus* y *Agrilinellus ornatus* (Martínez 2005), en *Planolinellus vittatus* (Cabrero-Sañudo *et al.* 2007, Martínez 2008) y en *Blackburneus saylorea* (Martínez y Suárez 2012).

En *Cephalocycclus hoguei* las modificaciones observadas fueron semejantes, tanto en los dos folículos testiculares grandes como en los cuatro chicos de cada testículo. Como en otras especies, existen diferencias en el diámetro de los folículos testiculares, pero las diferencias en el volumen de los reservorios glandulares son más evidentes (Figura 9A).

En el corto ciclo reproductor que presenta esta especie, y en otras del mismo género, también se presentan variaciones en el estado de madurez sexual de los machos, emergen maduros, copulan y al siguiente mes la mayoría de ellos ya ha copulado (Cruz *et al.* 2002, Martínez 2005) (Figura 9B).

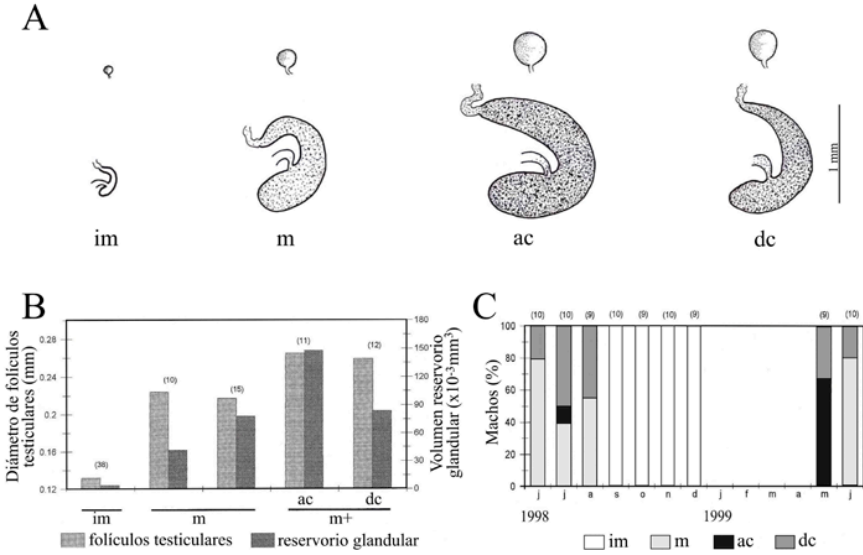


FIGURA 8. *Gonaphodiellus opisthius*. A: Esquemas de las modificaciones que se presentan en los folículos testiculares y los reservorios glandulares durante el periodo imaginal, tomado de Martínez (2002). B: Histograma mostrando las modificaciones en los folículos testiculares y los reservorios glandulares durante su maduración, modificado de Cruz *et al.* (2002). C: Estados de madurez mensuales encontrados en los machos durante un año, histograma modificado de Cruz *et al.* (2002). (ac: maduros antes de copular. dc: después de copular. im: machos inmaduros. m: madurando. m+: maduros. (n): número de machos disecados).

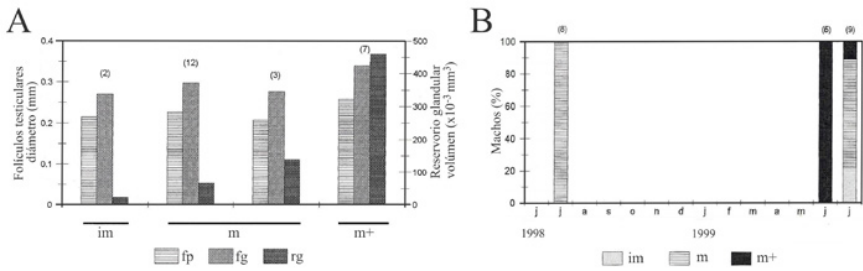


FIGURA 9. *Cephalocyclus hogei*. A: Modificaciones en el diámetro de los folículos testiculares y del volumen de secreciones en el reservorio glandular durante su madurez. B: Variaciones mensuales de los estados de madurez durante un año. Histogramas modificados de Cruz *et al.* (2002). (im: machos inmaduros. fp: folículos pequeños, fg: folículos grandes. rg: reservorios glandulares. m: madurando, y posiblemente después de cópula. m+: maduros. (n): número de individuos disecados).

b. Scarabaeinae

También en este grupo de escarabajos estercoleros se han estudiado las modificaciones en el testículo y en los reservorios glandulares, aunque en pocas especies. En *Canthon i. chevrolati* y *Canthon c. cyanellus* los machos a la emergencia tienen los reservorios vacíos, durante la prenidificación se van acumulando secreciones, el volumen aumenta hasta el final de esta etapa. Durante la nidificación, justo antes de la cópula, llegan a tener el volumen máximo encontrado, volumen que disminuye después de copular. Durante la postnidificación el volumen es bajo (Martínez 1991, Martínez y Montes de Oca 1994) (Tabla 7).

TABLA 7. Modificaciones en el volumen del reservorio de las glándulas accesorias, en machos de *Canthon i. chevrolati* y *C. c. cyanellus*, durante diferentes etapas del periodo imaginal. (Cada valor corresponde a la media \pm SE de cinco machos disecados). Modificada de Martínez (1994).

ETAPAS	RESERVORIOS DE LAS GLÁNDULAS ACCESORIAS (vol x 10 ⁶ μ m ³)	
	C. I. CHEVROLATI	C. C. CYANELLUS
Prenidificación		
emergencia	7.1 \pm 0.9	8.8 \pm 0.8
mitad de la etapa	44.4 \pm 7.1	37.7 \pm 8.9
fin de la etapa	491.0 \pm 61.3	330.2 \pm 27.8
Nidificación		
antes de cópula	594.1 \pm 44.5	487.7 \pm 52.6
después de cópula	219.7 \pm 35.6	278.7 \pm 15.4
Postnidificación	145.4 \pm 45.0	145.9 \pm 23.4

En estas dos especies también se han encontrado variaciones mensuales en el volumen de los reservorios glandulares durante la etapa reproductiva, que dura de 4-5 meses al año (Figura 10). En estas especies también se consideraron el aspecto y la dureza de la cutícula (suave y brillante en inmaduros, dura y poco brillante en maduros y muy opaca en viejos), el desgaste del espolón del primer par de patas debido a la actividad fosorial (sin desgaste en inmaduros, desgastado en maduros y muy desgastado en viejos) y el aspecto del cuerpo graso (no desarrollado en inmaduros, muy desarrollado en maduros y muy poco desarrollado en viejos). Mensualmente, durante un año, se encontraron individuos en diferente estado de madurez (Martínez y Montes de Oca 1994).

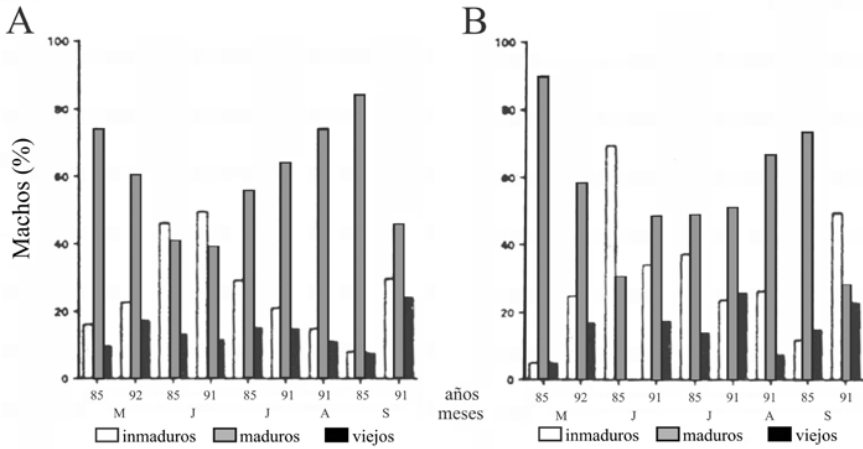


FIGURA 10. Variaciones en el porcentaje de estados de madurez en los machos, considerando el volumen de secreciones en los reservorios glandulares. A: *Canthon indigaceus chevrolati*. B: *Canthon cyanellus cyanellus*. Las colectas se hicieron durante varios años, considerando sólo la etapa reproductiva que dura de cuatro a cinco meses por año. Histogramas modificados de Martínez y Montes de Oca (1994).

En *Eurysternus mexicanus*, igualmente se observó que a la emergencia el volumen de los reservorios glandulares fue de $30.4 \pm 4.5 \times 10^6 \mu\text{m}^3$, antes de la cópula de $440.57 \pm 87.99 \times 10^6 \mu\text{m}^3$ y después de la cópula de $231.6 \pm 44.2 \times 10^6 \mu\text{m}^3$ (Huerta y Martínez 2008) y en *Onthophagus incensus* los machos inmaduros tuvieron un volumen de reservorio glandular hasta de $130 \times 10^6 \mu\text{m}^3$, los que estaban madurando hasta de $260 \times 10^6 \mu\text{m}^3$ y los maduros de 261 a $400 \times 10^6 \mu\text{m}^3$ (Martínez *et al.* 1998).

En *Copris incertus* Say, 1935, también se encontró que durante la prenidificación los machos jóvenes presentan los folículos testiculares y los reservorios glandulares con un volumen reducido. Durante su maduración van aumentando de volumen hasta tener el volumen máximo durante la nidificación, justo antes de la cópula, volúmenes que descienden después de ella (Cruz y Huerta 1998).

En machos de otras especies, se ha encontrado que cada mes se presentan varios estados de madurez y éstos varían según la especie de que se trate, como se observó en *Onthophagus incensus* (Martínez *et al.* 1998) y en *Onthophagus chevrolati* (Cabrero-Sañudo *et al.* 2007), especies multivoltinas que presentan mensualmente machos en diferente estado de madurez (Figura 11). Asimismo, sucede en *Dichotomius satanas* (Harold, 1867) (Barretto *et al.* 2021).

Los machos de Geotrupidae no han sido estudiados.

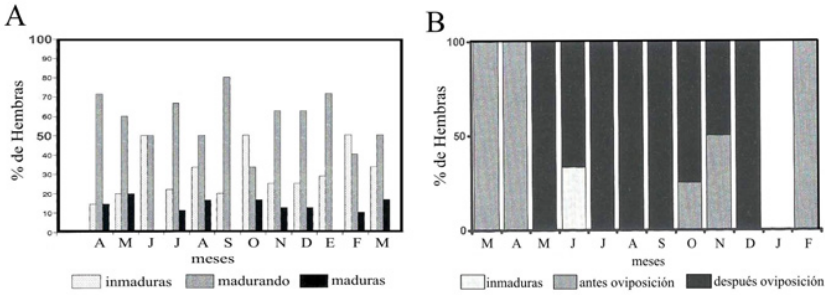


FIGURA 11. Variaciones mensuales en el estado de madurez en machos. A: *Onthophagus incensus*. B: *Onthophagus chevrolati*. Histogramas tomados de Martínez *et al.* (1998) y Cabrero-Sañudo *et al.* (2007), respectivamente.

2. CONCLUSIONES

En las hembras de Aphodiinae, Scarabaeinae y Geotrupidae la vitelogénesis final, hasta la formación del corion, se lleva a cabo sólo en los ovocitos basales. Después de la oviposición y la puesta de los huevos, la vitelogénesis continúa en el siguiente ovocito, y así consecutivamente con los siguientes ovocitos hasta que se agota el potencial reproductor, con lo cual termina el ciclo reproductivo de las hembras.

En Scarabaeinae, cuyas hembras tienen un ovario con una sola ovariola, estos procesos reproductivos se suceden de la misma manera. Sin embargo, en Aphodiinae pueden madurar al mismo tiempo los ovocitos basales de todas las ovariolas, pero existen especies que sólo maduran un ovocito basal de una o unas pocas ovariolas. Mientras que en todas las especies de Geotrupidae estudiadas sólo maduran unos cuantos ovocitos basales de unas pocas ovariolas de cada ovario. Todo lo anterior está en relación con la fecundidad, las hembras de Aphodiinae son las más fecundas, no así las especies de Scarabaeinae rodadoras y sobre todo aquellas que cuidan el nido, y en las especies de Geotrupidae, grupos en los cuales la fecundidad es muy baja (Capítulo 2).

Durante la época reproductiva de las especies de los tres grupos de escarabajos, el número de ciclos reproductivos de las hembras varía durante un año. En Aphodiinae y Scarabaeinae se encuentran especies monovoltinas, bivoltinas o multivoltinas, en cambio, las especies estudiadas de Geotrupidae son univoltinas. En las hembras estudiadas de los tres grupos se presentan épocas de diapausa reproductiva en diferentes etapas del desarrollo, principalmente en Scarabaeinae y Aphodiinae.

En los machos, las modificaciones morfofuncionales durante la maduración del testículo son menos aparentes que en los reservorios glandulares, y no presentan ciclos reproductivos tan marcados como las hembras.

En Aphodiinae y Scarabaeinae los machos, a la emergencia, no han terminado la espermatogénesis y no hay secreciones glandulares en los reservorios glandulares. A medida que van madurando se van diferenciando los espermatozoides, que se acumulan en el testículo y en los conductos deferentes, mientras que las secreciones glandulares se van sintetizando y acumulando en los reservorios glandulares. En los machos maduros, antes de copular, los volúmenes de los folículos testiculares y de los reservorios glandulares son los máximos observados, volúmenes que disminuyen después de la cópula. Los machos de Geotrupidae no han sido estudiados.

Según la especie de que se trate, durante cada mes de la época reproductiva se pueden encontrar tanto hembras como machos en diferente estado de madurez.

Bibliografía

- Anduaga, S., Halffter, G. & Huerta, C. 1987. Adaptaciones ecológicas de la reproducción en *Copris* (Coleoptera: Scarabaeidae: Scarabaeinae). *Bolletino del Museo Regionali di Scienze Naturali-Torino*, 5(1), 45-65.
- Anduaga, S. & Huerta, C. 1983. Factores que inducen la reabsorción ovárica en *Copris armatus* Harold (Coleoptera, Scarabaeidae, Scarabaeinae). *Folia Entomológica Mexicana*, 56, 53-73.
- Arellano, L., Castillo-Guevara, C., Huerta, C., Germán-García, A. & Lara, C. 2017. Nesting biology and life history of the dung beetle *Onthophagus lecontei* (Coleoptera: Scarabaeinae). *Animal Biology*, 67, 41-52.
- Bang, H. S., Kwon, O. S., Wang, S. J. & Mah, Y. I. 2004. Developmental biology and phenology of a Korean native dung beetle, *Copris ochus* (Motschulsky) (Coleoptera: Scarabaeidae). *The Coleopterists Bulletin*, 58(4), 522-533.
- Bang, H. S., Huerta, C., Kim, J. I. & Goo, T. W. 2001. Studies on the ecology of oviposition of *Copris tripartitus* Waterhouse and *Copris ochus* (Motschulsky) (Coleoptera: Scarabaeidae). *Korean Journal of Entomology*, 31(4), 237-242.
- Bang, H. S., Huerta, C., Na, Y., Han, M. S. & Lee, J. H. 2008. Reproductive development and seasonal activity of two Korean native Coprini species (Coleoptera: Scarabaeidae). *Journal of Asia-Pacific Entomology*, 11, 195-199.
- Bang, H. S., Mah, Y. I., Wang, S. J. & Kim, J. I. 2000. Ecological characteristics of the dung beetle *Copris tripartitus* Waterhouse (Coleoptera: Scarabaeidae) in indoor rearing. *Korean Journal of Entomology*, 30(2), 85-89.
- Barretto, J., Cruz, M. & Escobar, F. 2021. Annual reproductive phenology of the coprophagous beetle *Dichotomius satanas* (Coleoptera: Scarabaeidae, Scarabaeinae) of the cloud forest in eastern Mexico. *The Canadian Entomologist*, 153(2), 157-171. DOI: 10.4039/tce.2020.75.
- Blume, R. R. & Aga, A. 1975. *Onthophagus gazella*: mass rearing and laboratory biology. *Environmental Entomology*, 4, 735-736.

- Brussaard, L. 1983. Reproductive behaviour and development of the dung beetle *Typhaeus typhoeus* (Coleoptera, Geotrupinae). *Tijdschriftvoor Entomologie*, 126(10), 203-231.
- Cabrero-Sañudo, F. J., Martínez, M. I. & Trotta-Moreu, N. 2007. Phenology, reproductive cycles, and species composition of a dung beetle community (Coleoptera: Scarabaeoidea) from a high mountain pasture system on the Oriental Neovolcanic Axis (Veracruz, Mexico). *Proceedings of the Entomological Society of Washington*, 109(4), 813-828.
- Christensen, C. M. & Dobson, R. C. 1976. Biological and ecological studies on *Aphodius distinctus* (Müller) (Coleoptera: Scarabaeidae). *American Midland Naturalist*, 3, 242-249.
- Crovetti, A. 1971. Ricerche eco-etologiche su *Typhoeus* (*Chelotrupes*) *hiostius* Gené (Coleoptera, Geotrupidae). *Annali della Facoltà di Agrarian dell'Università di Sassari*, 19, 1-71.
- Cruz, R. M. & Huerta, C. C. 1998. Comportamiento y actividad reproductora de los machos de *Copris incertus* Say (Coleoptera Scarabaeidae: Scarabaeinae). *Acta Zoológica Mexicana (nueva serie)*, 74, 163-173.
- Cruz, R. M., Martínez, M. I. & Alvarado, M. O. 2002. Population and reproductive features of *Aphodius* (*Trichaphodius*) *opisthius* Bates and *Cephalocycclus hogeii* Bates (Coleoptera: Aphodiidae: Aphodiinae). *The Coleopterists Bulletin*, 56(2), 221-235.
- De Graef, F. & Desière, M. 1984. Écologie des Coléoptères coprophiles en prairie permanente pâturée. III. Dynamique et phénologie des guildes d'Hydrophilidae, de Scarabaeidae et de Geotrupidae. *Bulletin de la Société Royale des Sciences de Liège*, 53(3-4), 158-172.
- Dellacasa, G., Bordat, P. & Dellacasa, M. 2001. A revisional essay of world genus-group taxa of Aphodiinae (Coleoptera Aphodiidae). *Memorie della Società Entomologica Italiana*, 79, 1-482.
- Edwards, P. B. 1986a. Phenology and field biology of the dung beetle *Onitis caffer* Boheman (Coleoptera, Scarabaeidae) in Southern African. *Bulletin of Entomological Research*, 76, 433-446.
- Edwards, P. B. 1986b. Development and larval diapause in the Southern Africa dung beetle *Onitis caffer* Boheman (Coleoptera, Scarabaeidae). *Bulletin of Entomological Research*, 76, 119-117.
- Edwards, P. B. 1988. Contribution of the female parent to survival of laboratory-reared offspring in the dung beetle *Kheper nigroaeneus* (Boheman) (Coleoptera: Scarabaeidae). *Journal of the Australian Entomological Society*, 27, 233-237.
- Fincher, G. T. & Hunter III J. S. 1989. Overwintering studies on *Onthophagus gazella* (F.) and *Onthophagus bonasus* (F.) in two different textural classes of soil in East-central Texas. *Southwestern Entomologist*, 14(2), 133-138.
- Fremelin, M. 2017. Single mothers: Minotaur beetle females *Typhaeus typhoeus* (L.) (Coleoptera: Geotrupidae) nest on their own. *Bulletin of the Amateur Entomologists Society*, 76, 87-95.
- Galante, E. 1990. La larve d'*Aphodius* (*Nobius*) *bonnairei* Reitter, 1892 et données sur sa biologie (Coleoptera, Scarabaeoidea, Aphodiidae). *Nouvelle Revue d'Entomologie, Nouvelle Série*, 7(3), 283-288.
- Gallardo de la Torre, P., León-López, S. & Cárdenas-Talaverón, M. M. 2002. Datos sobre la biología de *Typhaeus momus* (Olivier, 1789) (Coleoptera,

- Scarabaeoidea) en el Parque Nacional de Doñana. *Boletín de la Sociedad Entomológica Aragonesa*, 31, 115-120.
- Gittings, T. & Giller, P. S. 1997. Life history traits and resource utilization in an assemblage of north temperate *Aphodius* dung beetles (Coleoptera: Scarabaeidae). *Ecography*, 20, 55-66.
- González-Vainer, P. & Morelli, E. 1998. Estados preimaginales, nidificación y fenología de *Canthidium moestum* (E.) Harold, 1867 (Coleoptera: Scarabaeidae: Coprini). *Acta Zoológica Mexicana (n.s.)*, 73, 1-9.
- Hafez, M. 1939. The life history of *Aphodius lividus* Oliv. (Coleoptera: Scarabaeidae). *Bulletin de la Société Fouad 1^{er} d'Entomologie*, 23, 288-200.
- Halffter, G. & Edmonds, W. D. 1982. *The nesting behavior of the dung beetles (Scarabaeinae)*. Instituto de Ecología, A. C. México. D. F. 176 pp.
- Halffter, G. & López-Guerrero, Y. 1977. Development of the ovary and mating behavior in *Phanaeus*. *Annals of the Entomological Society of America*, 70(2), 203-213.
- Halffter, G. & Matthews, E. G. 1966. The natural history of dung beetles of the subfamily Scarabaeinae (Coleoptera, Scarabaeidae). *Folia Entomológica Mexicana*, 12-14, 1-312.
- Halffter, G., Halffter, V. & Huerta, C. 1980. Mating and nesting behavior of *Eurysternus* (Coleoptera: Scarabaeinae). *Quaestiones Entomologicae*, 16, 599-620.
- Halffter, G., López-Guerrero, Y. & Halffter, V. 1985. Nesting and ovarian development in *Geotrupes cavicollis* Bates (Coleoptera: Scarabaeidae). *Acta Zoológica Mexicana (n.s.)*, 7, 1-28.
- Hanski, I. 1980. Spatial patterns and movements in coprophagous beetles. *Oikos*, 34, 203-310.
- Holter, P. 1982. Resource utilization and local coexistence in a guild of scarabaeid dung beetles (*Aphodius* spp.). *Oikos*, 39, 213-227.
- Hosogi, Y., Hayakawa, H., Shimonishi, K. & Miyao, M. 1979. Life history of *Aphodius elegans* All. 1847, with special reference to its oviposition and larval growth. *Bulletin of the Kochi prefectural Livestock Experimental Station*, 10, 23-35.
- Huerta, C. 2012. Nesting behavior of *Eurysternus plebejus* Harold (Coleoptera: Scarabaeinae) under laboratory conditions. *The Coleopterists Bulletin*, 66(1), 51-54.
- Huerta, C. & García-Hernández, M. 2013. Nesting Behavior of *Onthophagus incensus* Say, 1835 (Coleoptera: Scarabaeidae: Scarabaeinae). *The Coleopterists Bulletin*, 67(2), 161-166.
- Huerta, C. & Halffter, G. 2000. Factores involucrados en el comportamiento subsocial de *Copris* (Coleoptera: Scarabaeidae: Scarabaeinae). *Folia Entomológica Mexicana*, 108, 95-120.
- Huerta, C. & Martínez, M. I. 2008. Morphological changes in reproductive organs and neuroendocrine centers related to nesting, mating, and larvicide behavior in *Eurysternus mexicanus* Harold (Scarabaeinae: Eurysternini). *The Coleopterists Bulletin*, 62(1), 123-132.
- Huerta, C., Anduaga, S. & Halffter, G. 1981. Relaciones entre nidificación y ovario en *Copris* (Coleoptera: Scarabaeinae, Scarabaeinae). *Folia Entomológica Mexicana*, 47, 139-170.

- Huerta, C., Halffter, G. & Halffter, V. 2005. Nidification in *Eurysternus foedus* Guérin-Ménéville: Its relationship to other dung beetle nesting patterns (Coleoptera: Scarabaeidae: Scarabaeinae). *Folia Entomológica Mexicana*, 44(1), 75-84.
- Huerta, C., Halffter, G., Halffter, V. & López, R. 2003. Comparative analysis of reproductive and nesting behavior in several species of *Eurysternus* Dalman (Coleoptera: Scarabaeinae: Eurysternini). *Acta Zoológica Mexicana (n.s.)*, 88, 1-41.
- Hunter, J. S., Fincher, G. T. & Sheppard, D. C. 1996. Observations on the life history of *Onthophagus depressus* (Coleoptera: Scarabaeidae). *Journal of Entomological Science*, 31(1), 63-71.
- Kirk, A. A. 1983. The biology of *Bubas bison* (L.) (Coleoptera: Scarabaeidae) in southern France and its potential for recycling dung in Australia. *Bulletin of Entomological Research*, 73, 129-136.
- Kirk, A. A. & Wallace, M. M. H. 1990. Seasonal variations in numbers, biomass and breeding patterns of dung beetles (Coleoptera: Scarabaeidae) in southern France. *Entomophaga*, 35(4), 569-581.
- Klemperer, H. G. 1979. Analysis of the nesting behaviour of *Geotrupes spiniger* Marsham (Coleoptera, Scarabaeidae). *Ecological Entomology*, 4, 133-150.
- Klemperer, H. G. 1980. Kleptoparasitic behaviour of *Aphodius rufipes* (L.) larvae in nests of *Geotrupes spiniger* Marsh. (Coleoptera, Scarabaeidae). *Ecological Entomology*, 5, 143-151.
- Klemperer, H. G. 1982. Normal and atypical nesting behaviour of *Copris lunaris* (L.): comparison with related species (Coleoptera, Scarabaeidae). *Ecological Entomology*, 7, 69-83.
- Klemperer, H. G. 1986. Life history and parental behaviour of a dung beetle from Neotropical rainforest, *Copris laeviceps* (Coleoptera, Scarabaeidae). *Journal of Zoology*, 209, 319-326.
- Klemperer, H. G. & Lumaret, J.-P. 1985. Life cycle and behaviour of the flightless beetles *Thorectes sericeus* Jekel, *T. albarracinus* Wagner and *T. laevigatus cobosi* Baraud (Col. Geotrupidae). *Annales de la Société entomologique de France (nouvelle série)*, 21(4), 425-431.
- Landin, B. O. 1961. Ecological studies on dung beetles (Coleoptera: Scarabaeidae). *Opuscula Entomologica (Supplementum)*, 19, 1-227.
- López-Guerrero, Y. 1995. Development and histology of the ovary in *Cephalodesmius armiger* Westwood (Coleoptera: Scarabaeidae, Scarabaeinae). *The Coleopterists Bulletin*, 49(4), 332-342.
- López-Guerrero, Y. & Blume, R. R. 1983. *Onthophagus gazella* F. (Coleoptera: Scarabaeidae, Scarabaeinae) microstructure of the ovary from pupa stage to maturation of the first egg. *Environmental Entomology*, 12, 117-123.
- Lumaret, J.-P. 1975. Étude des conditions de ponte et de développement larvaire d'*Aphodius (Agrilinus) constans* Dft. (Coléoptère Scarabaeidae) dans la nature et au laboratoire. *Vie et Milieu*, 25, 267-282.
- Lumaret J.-P. 1990. *Atlas des Coléoptères Scarabéides Laparosticti de France. Inventaire de Faune et de Flore*. Ministère de l'Environnement, Secrétariat de la Faune et de la Flore. Paris, France. 420 pp.
- Lumaret, J.-P. & Cambefort, Y. 1980. Description des larves et observations biologiques sur deux espèces du genre *Drepanocerus* Kirby (Col.

- Scarabaeidae). *Annales de la Société entomologique de France (nouvelle série)*, 16(3), 381-388.
- Lumaret J.-P. & Kirk A. 1987. Ecology of Dung Beetles in the French Mediterranean region. *Acta Zoológica Mexicana (n.s.)*, 24, 1-55.
- Lumbreras, C. J. Galante, E. & Mena, J. 1990. An ecological study of the dung beetle *Bubas bubalus* (Olivier, 1811) (Col. Scarabaeidae). *Acta Zoológica Mexicana (n.s.)*, 37, 1-23. DOI: 10.21829/azm.1990.37371956.
- Martínez, M. I. 1991. *Activité reproductrice et ses contrôles chez le mâle et la femelle de Canthon indigaceus chevrolati et C. cyanellus cyanellus (Coléoptères, Scarabaeinae)*. Thèse de doctorat, Université de Paris VI (Pierre et Marie Curie). France. 169 pp.
- Martínez, M. I. 1992a. Données comparatives sur l'activité reproductrice chez *Canthon indigaceus chevrolati* Harold et *Canthon cyanellus cyanellus* LeConte (Coleoptera, Scarabaeidae). *Annales de la Société entomologique de France (nouvelle série)*, 28(4), 397-408.
- Martínez, M. I. 1992b. L'activité ovarienne pendant la vie imaginale chez deux espèces de *Canthon* (Coleoptera, Scarabaeidae). *Bollettino del Museo Regionale di Scienze Naturali-Torino*, 10(2), 367-386.
- Martínez, M. I. 1994. Observations on control of male reproduction in two species of *Canthon* Hoffmannsegg (Coleoptera Scarabaeidae: Scarabaeinae). *Elytron*, 8, 211-221.
- Martínez, M. I. 2001. La biología reproductiva en Aphodiidae (Coleoptera Scarabaeoidea): síntesis de datos conocidos. *Bollettino della Società Entomologica Italiana*, 133(2), 113-130.
- Martínez, M. I. 2002. Técnicas básicas de anatomía microscópica y de morfometría para estudiar los insectos. *Boletín de la Sociedad Entomológica Aragonesa*, 30, 187-195.
- Martínez, M. I. 2005. Abundancias poblacionales y ciclos reproductivos de tres especies de escarabajos estercoleros (Coleoptera, Aphodiinae: Aphodiini) del Volcán Cofre de Perote, Veracruz, México. *Folia Entomológica Mexicana*, 44(1), 27-36.
- Martínez, M. I. 2008. Bionomía del escarabajo estercolero *Planolinellus vittatus* (Say, 1825) (Coleoptera: Aphodiinae) en el Volcán Cofre de Perote, Veracruz, México. *Dugesiana*, 15(2), 131-140.
- Martínez, M. I. & Caussanel, C. 1984. Modifications de la pars intercerebralis, corpora allata, gonades et comportement reproducteur chez *Canthon cyanellus* (Coleoptera, Scarabaeinae). *Comptes Rendus de l'Académie des Sciences de Paris* 299, série III, 14, 597-602.
- Martínez, M. I. & Montes de Oca, E. 1994. Observaciones sobre el medio ambiente y el ciclo biológico de dos especies de escarabajos rodadores (Coleoptera, Scarabaeidae, *Canthon*). *Folia Entomológica Mexicana*, 91, 47-59.
- Martínez, M. I. & Suárez, M. T. 2006. Phenology, trophic preferences, and reproductive activity in somedung-inhabiting beetles (Coleoptera: Scarabaeoidea) in El Llano de las Flores, Oaxaca, México. *Proceedings of the Entomological Society of Washington*, 108(4), 774-784.
- Martínez, M. I. & Suárez, M. T. 2012. Ciclo reproductivo de *Blackburneus saylorea* (Robinson, 1940) (Coleoptera: Aphodiinae), escarabajo coprófago de la

- ladera oriental del Volcán Cofre de Perote, Veracruz, México. *Dugesiana*, 18(2), 181-187.
- Martínez, M. I. & Trotta-Moreu, N. 2010. Comparative study of Mexican Geotrupini (Coleoptera: Scarabaeoidea: Geotrupidae) reproductive systems, with taxonomic commentaries. *The Coleopterists Bulletin*, 64 (2), 129-140.
- Martínez, M. I., Dellacasa, M., Lumaret, J.-P. & Dellacasa, G. 2022. Phenology and reproductive cycles in Mexican aphodiine dung beetles (Coleoptera: Scarabaeidae: Aphodiini). *Annales de la Société entomologique de France* (N. S.), 58(2), 173-185.
- Martínez, M. I., Escobar, F., Almendarez, S., Martínez, A. K., González-Gómez, L. & González-Tokman, D. 2019a. Nuevos datos sobre la distribución y la biología reproductiva de *Canthon imitator* Brown, 1946 (Coleoptera: Scarabaeidae: Scarabaeinae). *Acta Zoológica Mexicana (n.s.)*, 35, 1-7.
- Martínez, M. I., Huerta, C. & Cruz R. M. 1996. Comportamiento reproductor en hembras de *Copris incertus* Say (Coleoptera, Scarabaeidae). *Bulletin de la Société entomologique de France*, 101, 121-130.
- Martínez, M. I., Lumaret, J.-P., Martínez-Diego, A. K. & Moreno-Cano, B. 2019b. The Reproductive Biology of *Euoniticellus intermedius* (Reiche) (Coleoptera, Scarabaeinae, Oniticellini). *Proceedings of the Entomological Society of Washington*, 121(4), 642-656.
- Martínez, M. I., Montes De Oca, E. & Cruz R., M. 1998. Contribución al conocimiento de la biología del escarabajo coprófago *Onthophagus incensus* Say (Coleoptera Scarabaeidae: Scarabaeinae): datos ecológicos y reproductivos en relación a su fenología. *Folia Entomológica Mexicana*, 103, 1-15.
- Montes de Oca, E. & Halffter, G. 1995. Daily and seasonal activities of a guild of the coprophagous, burrowing beetle (Coleoptera Scarabaeidae Scarabaeinae) in tropical grassland. *Tropical Zoology*, 8, 159-180.
- Montes de Oca, E., Martínez, M. I., Cruz, R. M. & Favila, M. E. 1991. Observaciones de campo sobre el comportamiento y madurez gonádica en *Canthon indigaceus chevrolati* Harold (Coleoptera, Scarabaeinae). *Folia Entomológica Mexicana*, 83, 69-86.
- Morelli, E., González-Vainer, P. & Canziani, C. 1996. Nidificación, ciclos de vida y estadios preimaginales de *Sulcophaneus menelas* (Laporte, 1840) (Coleoptera: Scarabaeidae). *Elytron*, 10, 11-22.
- Paulian, R. & Lumaret, J.-P. 1972. Les larves des Coléoptères Scarabaeidae. I. Le genre *Bubas*. *Annales de la Société Entomologique de France*, 8(3), 629-635.
- Prasse, J. 1957. Die Entwicklung der Pillenwalzer *Sisyphus schaefferi* L. und *Gymnopleurus geoffroyi* Fuess in der Brutbirne. *Wissenschaftliche Zeitschrift der Martin-Luther-Universitat Halle-Wittenberg. Mathematisch-Naturwissenschaftliche Reihe. Halle*, 6, 1033-1044.
- Ridsdill-Smith, T. J. 1986. The effect of seasonal changes in cattle dung on egg production by two species of dung beetles (Coleoptera: Scarabaeidae) in South-western Australia. *Bulletin of Entomological Research*, 76, 63-68.
- Rojewski, C. 1983. Observations on the nesting behaviour of *Aphodius erraticus* (L.) (Coleoptera, Scarabaeidae). *Polskie pismo entomologiczne [Bulletin Entomologique de Pologne]*, 53(3), 271-279.

- Romero-Samper, J. & Martín-Piera, F. 1995. Nesting behaviour, ontogeny and life cycle of *Onthophagus stylocerus* (Coleoptera: Scarabaeidae). *European Journal of Entomology*, 92, 667-679.
- Romero-Samper, J. & Martín-Piera, F. 2007. Comportamiento reproductor y ciclo biológico de *Aphodius conjugatus* (Panzer, 1795) (Coleoptera, Aphodiidae). *Boletín de la Sociedad Entomológica Aragonesa*, 41, 189-192.
- Rounds, R. J. & Floate, K. D. 2012. Diversity and seasonal phenology of coprophagous beetles at Lake City, Michigan, USA, with a new state record for *Onthophagus taurus* (Schreber) (Coleoptera: Scarabaeidae). *The Coleopterists Bulletin*, 66(2), 169-172. DOI: 10.2307/23253003.
- Schmidt, G. 1935. Beiträge zur Biologie der Aphodiinae (Coleoptera, Scarabaeidae). *Stettiner Entomologische Zeitung*, 96, 293-350.
- Stevenson, B. G. & Dindal, D. L. 1985. Growth and development of *Aphodius* beetles (Scarabaeidae) in laboratory microcosms of cow dung. *Coleopterists Bulletin*, 39(3), 215-220.
- Trotta-Moreu, N., Montes de Oca Torres, E. & Martínez, M. I. 2007. Ecological and reproductive characteristics of *Geotrupes (Halffterius) rufoclavatus* Jekel, 1865 (Coleoptera: Scarabaeoidea: Geotrupinae) on the Cofre de Perote volcano (Veracruz, Mexico). *The Coleopterists Bulletin*, 61(3), 435-446.
- 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. & Walter, J. 1992. The Phenology of the Native Dung Beetle *Onthophagus australis* (Guérin) (Coleoptera: Scarabaeinae) in South-eastern Australia. *Australian Journal of Zoology*, 40, 303-311.
- Tyndale-Biscoe, M., Wallace, M. M. H. & Walker, J. M. 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.
- Veiga, M. 1985. Contribución a la biología de los Scarabaeoidea coprófagos ibéricos. Estudio de *Aphodius (Nimbus) affinis* Panzer (Coleoptera Aphodiidae). *Boletim da Sociedade Portuguesa de Entomologia*, 1(2), 113-121.
- Verdú, J. R. & Galante, E. 1995. Life history and description of the larval stage of *Aphodius lusitanicus* Erichson, 1848 (Coleoptera: Scarabaeoidea: Aphodiinae). *Acta Zoologica Cracoviensia*, 38(2), 205-212.
- Verdú, J. R. & Galante, E. 1997. *Aphodius brasiliensis* Castelnau (Coleoptera: Aphodiinae): Larval Morphology and Notes on Biology. *The Coleopterists Bulletin*, 51(4), 378-383.
- Verdú, J. R. & Galante, E. 2000. Larval morphology and biology of two species of *Aphodius (Plagiogonus)* from the Iberian Peninsula (Coleoptera: Scarabaeidae: Aphodiinae). *European Journal of Entomology*, 97, 395-401.
- Verdú, J. R., Lumaret, J.-P. & Galante, E. 1997. Biology of *Aphodius hyxos* Petrovitz (Coleoptera: Scarabaeoidea: Aphodiidae) and description of the third larval stage. *Canadian Entomologist*, 129, 657-665.
- Vitner, J. 1995. Mating behaviour 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 Societatis Zoologicae Bohemicae*, 62, 227-253.
- White, E. 1960. The natural history of some species of *Aphodius* (Col. Scarabaeidae) in the Northern Pennines. *Entomologist's Monthly Magazine*, 96, 25-30.
- Yasuda, H. 1987. Differences in temporal utilization patterns of dung pats among three Scarabaeid dung beetles. *Researchs on Population Ecology*, 29, 167-177.
- Yasuda, H. 1991. Survival rates for two dung beetle species, *Onthophagus lenzii* Harold and *Liatongus phanaeoides* Westwood (Coleoptera: Scarabaeidae), in the field. *Applied Entomology and Zoology*, 26(4), 449-456.
- Yoshida, N. 1994. Reproductive traits of *Aphodius* dung beetles. *The Insectarium*, 31, 4-9. [en japonés]
- Yoshida, N. & Katakura, H. 1985. Life cycles of *Aphodius* dung beetles (Coleoptera: Scarabaeidae) in Sapporo Northern Japan. *Environmental Science*, 8(22), 209-229.



Sisyphus schaefferi

Capítulo 5

LA REGULACIÓN DE LA REPRODUCCIÓN

IMELDA MARTÍNEZ M. Y JEAN-PIERRE LUMARET

La reproducción en los insectos está caracterizada por presentar una estricta dependencia hacia los factores ambientales, una gran variedad de procesos reproductivos distintos, sucesivos e interdependientes, y una regulación fisiológica exacta (Raabe 1982).

Los principales factores ambientales que regulan la reproducción, el comportamiento reproductivo y la fenología de los insectos son los factores climáticos, principalmente la temperatura, la humedad y el fotoperiodo; también están los alimentos, los olores, los sabores, los ruidos, la luminosidad, la cópula y las feromonas, entre otros (Engelmann 1970, Klowden 2013). En la actualidad, debe considerarse la contaminación ambiental por químicos ecotóxicos, así como el cambio climático global, factores que provocan un estrés ambiental de origen antropogénico que está influyendo drásticamente sobre la reproducción y la biodiversidad de los seres vivos (Bennet *et al.* 2021, Lumaret *et al.* 2022).

Los procesos reproductivos que ocurren en diferentes etapas durante la vida de los insectos son: la determinación sexual, la diferenciación gonadal, las mitosis goniales, la espermatogénesis y la ovogénesis, el funcionamiento de las glándulas accesorias, la ovulación y la oviposición, la formación de espermátforo, el comportamiento sexual, la cópula y el comportamiento reproductor (Raabe 1982).

Todos estos procesos reproductivos son regulados fisiológicamente con exactitud por numerosos receptores sensoriales, transmisiones nerviosas, integraciones en el cerebro, liberación de neurohormonas y hormonas que actúan sobre la actividad del sistema reproductivo y el comportamiento reproductivo (Engelmann 1970, Raabe 1986, Klowden 2013, Córdoba-Aguilar *et al.* 2018).

Este capítulo está dirigido a presentar lo que se conoce sobre la regulación ambiental y la regulación fisiológica de los procesos reproductivos en los escarabajos del estiércol.

1. LA REGULACIÓN AMBIENTAL DE LA REPRODUCCIÓN Y DE OTROS COMPORTAMIENTOS VITALES

En los escarabajos estercoleros, además de la temperatura, la humedad y el fotoperiodo, otros factores ambientales como la alimentación, las características del estiércol (tamaño de los componentes del estiércol, humedad, pH, contenido de nitrógeno y carbono, relación C/N) y las condiciones del suelo, entre otros, influyen en la regulación de la reproducción (Scholtz 2009, Ridsdill-Smith 1986, Rougon y Rougon 1982, 1991, Rougon *et al.* 1990). Asimismo, deben considerarse las señales que reciben, como las odoríferas (Dormont *et al.* 2004, 2007; Niogret *et al.* 2018), las gustativas (Dormont *et al.* 2010) y las auditivas (Monteith y Storey 1981, Paulian *et al.* 1983, Palestrini y Zunino 1987, Palestrini *et al.* 1990, Pavan y Palestrini 1993, Klowden 2013, Kerman *et al.* 2021). Actualmente, deben considerarse otros factores ambientales, como los residuos de fármacos y pesticidas en el estiércol, el cambio climático y la degradación del hábitat, principalmente (Addo-Bediako *et al.* 2000, Martínez *et al.* 2001, Menéndez *et al.* 2014, Lumaret *et al.* 2022).

a. Temperatura, humedad y fotoperiodo

Principalmente las variaciones de temperatura y humedad, que son periódicas durante el año, determinan las fenologías y los ciclos reproductivos de las especies de escarabajos del estiércol. Las fenologías y ciclos reproductivos de la mayoría de especies de estos escarabajos se presentan sobre todo durante los meses más cálidos y húmedos del año, que coinciden en muchas regiones con el verano y el otoño, y difieren de una especie a otra (Halffter y Edmonds 1982) (Capítulo 4). Dichas condiciones climáticas permiten a los escarabajos estercoleros utilizar, de la mejor manera posible, el estiércol, que es un recurso efímero que debe utilizarse rápidamente antes de que se seque y ya no sea apto para su consumo (Lumaret 1995).

La temperatura ambiental modula una amplia gama de rasgos fisiológicos, morfológicos y comportamentales que afectan a los individuos y las poblaciones, y seguramente el aumento de temperatura global afectará a las poblaciones de escarabajos coprófagos, como a muchas otras especies. En las montañas, como los Alpes, estos escarabajos son activos desde principios de la primavera hasta el otoño, pero con una estructuración de las comunidades muy fuerte y un recambio muy rápido de especies, con picos de actividad sucesivos que permiten a cada especie encontrar una ventana óptima para la puesta de huevos, en la que se apropian de la mayor parte de los recursos durante un corto periodo de tiempo (Lumaret y Stiernet 1991).

Por otro lado, dependiendo de la variación en la temperatura y la cantidad de precipitación de un año al otro, las fenologías de los escarabajos estercoleros pueden diferir aun en la misma especie. Sin embargo, es muy difícil separar el efecto de la temperatura y de la humedad, ya que su efecto es sinérgico. Las temperaturas y precipitaciones altas son los factores que inducen la emergencia de las poblaciones de Scarabaeinae y las de Aphodiinae, en cambio, las temperaturas bajas que coinciden con las precipitaciones bajas, tienden a provocar la diapausa en diferentes estados del desarrollo (Capítulo 4), aunque algunas especies de Aphodiinae tienen una actividad invernal que les da acceso exclusivo a los recursos tróficos disponibles (Lumaret 1975).

La fenología de los Aphodiinae se conoce en unas 100 especies (Tabla 1), en Scarabaeinae en aproximadamente 144 especies (Tabla 2) y en los Geotrupidae en unas 20 especies (Tabla 3). La oviposición de los escarabajos de esta familia tiene lugar en verano o en otoño, y el desarrollo larvario continúa hasta la primavera siguiente, cuando la actividad de la mayoría de las especies de Aphodiinae y Scarabaeinae se reduce.

TABLA 1. Fenologías de especies de Aphodiinae. Los nombres de las especies son de acuerdo con Dellacasa G. *et al.* (2001). En la columna de Autores, sub indica el nombre de la especie como fue citada y se abrevian el género *Aphodius* y los subgéneros. En los meses de actividad sólo aparecen las iniciales de cada mes, excepto en mayo (my), julio (jl) y agosto (ag).

ESPECIES	ACTIVIDAD (meses)	AUTORES
<i>Acanthobodilus immundus</i> (Creutzer, 1799)	m-o	Lumaret 1990 (sub A. (A.) <i>immundus</i>)
<i>Acrossus depressus</i> (Kugelann, 1792)	m-o	Lumaret 1990 (sub A. (A.) <i>depressus</i>)
	my-ag	Gittings y Giller 1997 (sub A. (A.) <i>depressus</i>)
<i>Acrossus laticollis</i> (Baudi, 1870)	jl-a	Lumaret 1990 (sub A. (A.) <i>laticollis</i>)
<i>Acrossus luridus</i> (Fabricius, 1775)	m-s	Lumaret 1990 (sub A. (A.) <i>luridus</i>)
	a-my	Sowig y Wassmer 1994 (sub A. <i>luridus</i>)
	m-j	Vitner 1995 (sub A. <i>luridus</i>)
	a-j	Jay-Robert <i>et al.</i> 2008a
<i>Acrossus rufipes</i> (Linnaeus, 1758)	j-ag	Holter 1982 (sub A. <i>rufipes</i>)
	my- ag	De Graef y Desière 1984 (sub A. (A.) <i>rufipes</i>)

ESPECIES	ACTIVIDAD (meses)	AUTORES
<i>Aganocrossus urostigma</i> (Harold, 1862)	a-o	Lumaret 1990 (sub <i>A. (A.) rufipes</i>)
	s	Sowig y Wassmer 1994 (sub <i>A. rufipes</i>)
	jl-ag	Gittings y Giller 1997 (sub <i>A. rufipes</i>)
	jl-o	Yasuda 1984 (sub <i>A. urostigma</i>)
<i>Agoliinus nemoralis</i> (Erichson, 1848)	j-ag	Kim y Lumaret 1986 (sub <i>A. (A.) urostigma</i>)
	a-my	Lumaret 1990 (sub <i>A. (A.) nemoralis</i>)
<i>Agoliinus lapponum</i> (Gyllenhal, 1806)	my-o	White 1960 (sub <i>A. (A.) lapponum</i>)
<i>Agoliinus satyrus</i> (Reitter, 1892)	j-s	Lumaret 1990 (sub <i>A. (A.) satyrus</i>)
<i>Agolius abdominalis</i> (Bonelli, 1812)	a-s	Lumaret 1990 (sub <i>A. (N.) abdominalis</i>)
<i>Agrilinellus ornatus</i> (Schmidt, 1911)	ag-o	Martínez 2005
	f	Cabrero-Sañudo <i>et al.</i> 2007
<i>Agrilinus ater</i> (De Geer, 1774)	my-jl	Holter 1982 (sub <i>A. ater</i>)
	my-ag	De Graef y Desière 1984 (sub <i>A. (A.) ater</i>)
	e-s	Lumaret 1990 (sub <i>A. (A.) ater</i>)
	a-j	Gittings y Giller 1997 (sub <i>A. ater</i>)
<i>Agrilinus brevisculus</i> (Motschulsky, 1866)	my-j	Yoshida y Katakura 1985 (sub <i>A. (A.) brevisculus</i>)
	my-j	Yoshida 1994 (sub <i>A. brevisculus</i>)
<i>Agrilinus constans</i> (Duftschmid, 1805)	f-a	Lumaret 1975 (sub <i>A. (A.) constans</i>)
	d-m	Lumaret y Kirk 1987 (sub <i>A. (A.) constans</i>)
	e-d	Lumaret 1990 (sub <i>A. (A.) constans</i>)
	e-j/o-d	Jay-Robert <i>et al.</i> 2008a
<i>Agrilinus uniformis</i> (Waterhouse, 1875)	my-s	Yoshida y Katakura 1985 (sub <i>A. (A.) uniformis</i>)
<i>Alocoderus hydrochaeris</i> (Fabricius, 1798)	f/my	Lumaret 1990 (sub <i>A. (A.) hydrochaeris</i>)
<i>Amidorus immaturus</i> (Mulsant, 1842)	m-s	Lumaret 1990 (sub <i>A. (A.) immaturus</i>)

(continúa Tabla 1)

ESPECIES	ACTIVIDAD (meses)	AUTORES
<i>Amidorus obscurus</i> (Fabricius, 1792)	my-s	Lumaret 1990 (sub <i>A. (A.) obscurus</i>)
<i>Amidorus thermicola</i> (Sturm, 1800)	o-my	Lumaret 1990 (sub <i>A. (P.) thermicola</i>)
	s-n	Vitner 1995 (sub <i>A. thermicola</i>)
<i>Ammoecius brevis</i> Erichson, 1848	m-o	Lumaret 1990 (sub <i>A. (A.) brevis</i>)
<i>Ammoecius elevatus</i> (Olivier, 1789)	e-d	Lumaret 1990 (sub <i>A. (A.) elevatus</i>)
	j-a	Jay-Robert <i>et al.</i> 2008a
<i>Ammoecius lusitanicus</i> Erichson, 1848	a-my/s-o	Verdú y Galante 1995 (sub <i>A. (A.) lusitanicus</i>)
<i>Aphodius conjugatus</i> (Panzer, 1795)	m-e	Lumaret 1990 (sub <i>A. (s. str.) conjugatus</i>)
<i>Aphodius elegans</i> Allibert, 1847	s-o	Yasuda 1984, 1990 (sub <i>A. elegans</i>)
	jl-s	Yoshida y Katakura 1985 (sub <i>A. (A.) elegans</i>)
	my-jn/s-n	Kim y Lumaret 1986 (sub <i>A. (s. str.) elegans</i>)
	s-n	Yoshida 1994 (sub <i>A. elegans</i>)
<i>Aphodius fimetarius</i> (Linnaeus, 1758)	my-s	Holter 1982 (sub <i>A. fimetarius</i>)
	j-ag	De Graef y Desière 1984 (sub <i>A. (A.) fimetarius</i>)
	e-d	Lumaret 1990 (sub <i>A. (s. str.) fimetarius</i>)
	my-n	Sowig y Wassmer 1994
	ag-n	Vitner 1995
	a-n	Gittings y Giller 1997
	my-o	Schmidt 1935 (sub <i>A. (A.) fimetarius</i>)
	j-s	Rounds y Floate 2012
	f-a/j-jl	Jay-Robert <i>et al.</i> 2008a
	jl-o	Kadiri <i>et al.</i> 2014
<i>Aphodius foetidus</i> (Herbst, 1785)	e-d	Lumaret 1990 (sub <i>A. (s. str.) scybalarius</i>)
	o	Jay-Robert <i>et al.</i> 2008a
<i>Aphodius lewisi</i> (Waterhouse, 1875)	jl-s	Yasuda 1984 (sub <i>A. lewisii</i>)
<i>Biralus satellitius</i> (Herbst, 1789)	m-j	Vitner 1995 (sub <i>A. satellitius</i>)

(continúa Tabla 1)

ESPECIES	ACTIVIDAD (meses)	AUTORES
	m-ag	Lumaret 1990 (sub <i>A. (B.) satellitius</i>)
	a-j	Jay-Robert <i>et al.</i> 2008a
<i>Blackburneus charmionus</i> (Bates, 1887)	f-n	Cabrero-Sañudo <i>et al.</i> 2007
<i>Blackburneus saylorea</i> (Robinson, 1940)	e-d	Martínez y Suárez 2012
<i>Bodiloides ictericus</i> (Laicharting, 1781)	jl-a	Holter 1982 (sub <i>A. ictericus</i>)
	a-o	Lumaret 1990 (sub <i>A. (B.) ictericus</i>)
	j-o	Vitner 1995 (sub <i>A. ictericus</i>)
<i>B. ictericus ghardimaouensis</i> (Balthasar, 1929)	f/my-o/d	Lumaret 1990 (sub <i>A. (B.) ghardimaouensis</i>)
	s	Jay-Robert <i>et al.</i> 2008a
<i>Bodilopsis rufa</i> (Moll, 1782)	ag-s	Holter 1982 (sub <i>A. rufus</i>)
	my-ag	De Graef y Desière 1984 (sub <i>A. (B.) rufus</i>)
	my-o	Lumaret 1990 (sub <i>A. (A.) rufus</i>)
	jl-s	Gittings y Giller 1997 (sub <i>A. (A.) rufus</i>)
<i>Bodilopsis sordida</i> (Fabricius, 1775)	j-s	Yoshida y Katakura 1985 (sub <i>A. (B.) sordidus</i>)
	my-j/s-o	Kim y Lumaret 1986 (sub <i>A. (B.) sordidus</i>)
	a-o	Lumaret 1990 (sub <i>A. (A.) sordidus</i>)
	s-n	Yoshida 1994 (sub <i>A. sordidus</i>)
<i>Bodilus lugens</i> (Creutzer, 1799)	my-o	Lumaret 1990 (sub <i>A. (B.) lugens</i>)
<i>Calamosternus granarius</i> (Linnaeus, 1767)	f-a	Lumaret 1990 (sub <i>A. (C.) granarius</i>)
	m-my	Vitner 1995 (sub <i>A. granarius</i>)
	my-j	Gittings y Giller 1997 (sub <i>A. (C.) granarius</i>)
	jl-s	Rounds y Floate 2012
	a/j	Jay-Robert <i>et al.</i> 2008a
	my-o	Kadiri <i>et al.</i> 2014
<i>Calamosternus hyxos</i> (Petrovitz, 1962)	n-my	Verdú <i>et al.</i> 1997 (sub <i>A. (C.) hyxos</i>)

(continúa Tabla 1)

ESPECIES	ACTIVIDAD (meses)	AUTORES	
<i>Calamosternus uniplagiatus</i> (Waterh., 1875)	jl-s	Yasuda 1984 (sub <i>A. uniplagiatus</i>)	
<i>Cephalocyclus hogei</i> (Bates, 1887)	j-jl	Cruz <i>et al.</i> 2002	
	j-jl	Martínez 2005	
<i>Cephalocyclus durangoensis</i> (Bates, 1887)	jl-ag	Martínez y Suárez 2006	
<i>Chilothorax cervorum</i> (Fairmare, 1871)	e-a/jl-n	Lumaret 1990 (sub <i>A. (Ch.) cervorum</i>)	
<i>Chilothorax conspurcatus</i> (Linnaeus, 1758)	e-my/ag-d	Lumaret 1990 (sub <i>A. (Ch.) conspurcatus</i>)	
	m-j/s-n	Vitner 1995 (sub <i>A. conspurcatus</i>)	
	n	Jay-Robert <i>et al.</i> 2008a	
<i>Chilothorax distinctus</i> (Müller, 1776)	my-s	Holter 1982 (sub <i>A. distinctus</i>)	
	e-d	Lumaret 1990 (sub <i>A. (Ch.) distinctus</i>)	
	m-my/s-n	Vitner 1995 (sub <i>A. distinctus</i>)	
	a-s	Schmidt 1935 (sub <i>A. (Ch.) distinctus</i>)	
	s	Christensen y Dobson 1976 (sub <i>A. (Ch.) distinctus</i>)	
	o	Rounds y Floate 2012	
	n-d	Jay-Robert <i>et al.</i> 2008a	
	ag-o	Kadiri <i>et al.</i> 2014	
	<i>Chilothorax lineolatus</i> (Illiger, 1803)	m-a	Lumaret 1990 (sub <i>A. (Ch.) lineolatus</i>)
	<i>Chilothorax melanostictus</i> (Schmidt, 1840)	e-n	Lumaret 1990 (sub <i>A. (Ch.) melanostictus</i>)
<i>Chilothorax paykulli</i> (Bedel, 1908)	e-j/ag-d	Lumaret 1990 (sub <i>A. (Ch.) paykulli</i>)	
	m-my/s-n	Vitner 1995 (sub <i>A. paykulli</i>)	
<i>Chilothorax pictus</i> (Sturm, 1805)	m-jl/s-d	Lumaret 1990 (sub <i>A. (Ch.) pictus</i>)	
	m-my/s-n	Vitner 1995 (sub <i>A. pictus</i>)	
<i>Colobopterus erraticus</i> (Linnaeus, 1758)	my-ag	Holter 1982 (sub <i>A. erraticus</i>)	
	my-ag	Rojewski 1983 (sub <i>A. erraticus</i>)	
	a-o	Lumaret 1990 (sub <i>A. (C.) erraticus</i>)	
	j-jl	Gittings y Giller 1997 (sub <i>A. erraticus</i>)	

(continúa Tabla 1)

ESPECIES	ACTIVIDAD (meses)	AUTORES
	a-n	Vitner 1998 (sub <i>A. (C.) erraticus</i>)
	j-o	Rounds y Floate 2012
	a-ag	Jay-Robert <i>et al.</i> 2008a
	jl-o	Kadiri <i>et al.</i> 2014
<i>Colobopterus haroldianus</i> (Balthasar, 1952)	j-s	Yoshida y Katakura 1985 (sub <i>A. (C.) haroldianus</i>)
	j-ag	Yasuda 1987,1990 (sub <i>A. haroldianus</i>)
<i>Colobopterus quadratus</i> (Reiche, 1850)	my-j	Kim y Lumaret 1987 (sub <i>A. (C.) apicalis</i>)
	m-my	Yoshida 1994 (sub <i>A. quadratus</i>)
<i>Coprimorphus scrutator</i> (Herbst, 1789)	m-o	Lumaret 1990 (sub <i>A. (C.) scrutator</i>)
	j-o	Vitner 1998 (sub <i>A. (C.) scrutator</i>)
	s	Jay-Robert <i>et al.</i> 2008a
<i>Esymus merdarius</i> (Fabricius, 1775)	f-o	Lumaret 1990 (sub <i>A. (E.) merdarius</i>)
	m-my	Vitner 1995 (sub <i>A. merdarius</i>)
	a-my	Jay-Robert <i>et al.</i> 2008a
<i>Esymus pusillus</i> (Herbst, 1789)	my-jl	Holter 1982 (sub <i>A. pusillus</i>)
	my-ag	De Graef y Desière 1984 (sub <i>A. (O.) pusillus</i>)
	j-jl	Yasuda 1984 (sub <i>A. pusillus</i>)
	my-o	Yoshida y Katakura 1985 (sub <i>A. (O.) pusillus</i>)
	m-ag	Lumaret 1990 (sub <i>A. (E.) pusillus</i>)
	m-my	Yoshida 1994 (sub <i>A. pusillus</i>)
	a-my	Sowig y Wassmer 1994 (sub <i>A. pusillus</i>)
	m-my	Vitner 1995 (sub <i>A. pusillus</i>)
	a	Jay-Robert <i>et al.</i> 2008a
<i>Eudolus quadriguttatus</i> (Herbst, 1783)	m-o	Lumaret 1990 (sub <i>A. (E.) quadriguttatus</i>)
	m-my	Vitner 1995 (sub <i>A. quadriguttatus</i>)
	a/j	Jay-Robert <i>et al.</i> 2008a
<i>Euorodalus coenosus</i> (Panzer, 1798)	m-s	Lumaret 1990 (sub <i>A. (E.) coenosus</i>)

(continúa Tabla 1)

ESPECIES	ACTIVIDAD (meses)	AUTORES
	m-my	Vitner 1995 (sub <i>A. coenosus</i>)
<i>Euorodalus paracoenosus</i> (Balt. y Hrub., 1960)	m-jl	Lumaret 1990 (sub <i>A. (E.) paracoenosus</i>)
	m-my	Vitner 1995 (sub <i>A. paracoenosus</i>)
	a-j/ag	Jay-Robert <i>et al.</i> 2008a
<i>Eupleurus subterraneus</i> (Linnaeus, 1758)	m-n	Lumaret 1990 (sub <i>A. (E.) subterraneus</i>)
	m-o	Vitner 1998 (sub <i>A. (E.) subterraneus</i>)
<i>Gonaphodiellus opisthius</i> (Bates, 1887)	j-ag	Cruz <i>et al.</i> 2002 (sub <i>A. (T.) opisthius</i>)
	my-ag	Martínez y Suárez 2006
	a-jl	Cabrero-Sañudo <i>et al.</i> 2007
<i>Labarrus lividus</i> (Olivier, 1789)	m-n	Hafez 1939 (sub <i>A. (L.) lividus</i>)
	a-s	Lumaret 1990 (sub <i>A. (L.) lividus</i>)
<i>Labarrus sublimbatus</i> (Motschulsky, 1860)	ag-s	Yasuda 1984 (sub <i>A. sublimbatus</i>)
	jl-ag	Yoshida y Katakura 1985 (sub <i>A. (C.) sublimbatus</i>)
<i>Limarus zenkeri</i> (Germar, 1813)	my-o	Lumaret 1990 (sub <i>A. (L.) zenkeri</i>)
<i>Limarus maculatus</i> (Sturm, 1800)	a/ag-s	Lumaret 1990 (sub <i>A. (L.) maculatus</i>)
<i>Liothorax levatus</i> (Schmidt, 1907)	ag-s	Martínez 2005
	n-f	Martínez y Suárez 2006
<i>Liothorax niger</i> (Illiger, 1798)	f-o	Lumaret 1990 (sub <i>A. (L.) niger</i>)
<i>Liothorax plagiatus</i> (Linnaeus, 1767)	f/a-ag/n	Lumaret 1990 (sub <i>A. (L.) plagiatus</i>)
<i>Loraphodius suarius</i> (Faldermann, 1835)	jl-o	Lumaret 1990 (sub <i>A. (L.) suarius</i>)
<i>Mecynodes striatulus</i> (Waltl, 1835)	m-jl	Lumaret 1990 (sub <i>A. (M.) striatulus</i>)
<i>Melinopterus consputus</i> (Creutzer, 1799)	s-n	Vitner 1995 (sub <i>A. consputus</i>)
	e-d	Lumaret 1990 (sub <i>A. (M.) consputus</i>)
	m/n	Jay-Robert <i>et al.</i> 2008a
<i>Melinopterus prodromus</i> (Brahm, 1790)	s-o	Holter 1982 (sub <i>A. prodromus</i>)
	e-d	Lumaret 1990 (sub <i>A. (M.) prodromus</i>)
	m-my/s-n	Vitner 1995 (sub <i>A. prodromus</i>)

(continúa Tabla 1)

ESPECIES	ACTIVIDAD (meses)	AUTORES
	m-my/s-n	Gittings y Giller 1997 (sub A. <i>prodromus</i>)
	m-my/s-o	White 1960 (sub A. (<i>M.</i>) <i>prodromus</i>)
	f	Jay-Robert <i>et al.</i> 2008a
	ag-o	Kadiri <i>et al.</i> 2014
<i>Melinopterus punctatosulcatus</i> (Sturm, 1805)	a-j	Lumaret 1990 (sub A. (<i>M.</i>) <i>sabulicola</i>)
<i>Melinopterus reyi</i> (Reitter, 1892)	f-my/ag-n	Lumaret 1990 (sub A. (<i>M.</i>) <i>reyi</i>)
	m- my/s-n	Vitner 1995 (sub A. <i>reyi</i>)
<i>Melinopterus sphaelatus</i> (Panzer, 1798)	o-n	Sowig y Wassmer 1994 (sub A. <i>sphaelatus</i>)
	e-d	Lumaret 1990 (sub A. (<i>M.</i>) <i>sphaelatus</i>)
	m-my/s-n	Vitner 1995 (sub A. <i>sphaelatus</i>)
	m-my/s-n	Gittings y Giller 1997 (sub A. <i>sphaelatus</i>)
<i>Melinopterus tingens</i> (Reitter, 1892)	e-jl/s-d	Lumaret 1990 (sub A. (<i>M.</i>) <i>tingens</i>)
	m	Jay-Robert <i>et al.</i> 2008a
<i>Neagolius amblyodon</i> (Daniel, 1900)	a-jl	Lumaret 1990 (sub A. (<i>N.</i>) <i>amblyodon</i>)
<i>Neagolius liguricus</i> (Daniel, 1902)	my-jl	Lumaret 1990 (sub A. (<i>N.</i>) <i>liguricus</i>)
<i>Neagolius montanus</i> (Erichson, 1848)	my-ag	Lumaret 1990 (sub A. (<i>N.</i>) <i>montanus</i>)
<i>Neagolius schlumbergeri</i> (Seidlitz, 1888)	my-ag	Lumaret 1990 (sub A. (<i>N.</i>) <i>schlumbergeri</i>)
<i>Nialus varians</i> (Duftschmid, 1805)	m-o	Lumaret 1990 (sub A. (<i>N.</i>) <i>varians</i>)
	m-my	Vitner 1995 (sub A. <i>varians</i>)
<i>Nimbus affinis</i> (Panzer, 1823)	s-d	Lumaret 1990 (sub A. (<i>N.</i>) <i>affinis</i>)
	o	Veiga 1985 (sub A. (<i>N.</i>) <i>affinis</i>)
<i>Nimbus contaminatus</i> (Herbst, 1783)	s-o	Holter 1982 (sub A. <i>contaminatus</i>)
	f-d	Lumaret 1990 (sub A. (<i>N.</i>) <i>contaminatus</i>)
	s-n	Vitner 1995 (sub A. <i>contaminatus</i>)
	ag-s	White 1960 (sub A. (<i>N.</i>) <i>contaminatus</i>)
	o	Jay-Robert <i>et al.</i> 2008a

(continúa Tabla 1)

ESPECIES	ACTIVIDAD (meses)	AUTORES
<i>Nimbus obliteratus</i> (Panzer, 1823)	f-n	Lumaret 1990 (sub A. (<i>N.</i>) <i>obliteratus</i>)
	s-n	Vitner 1995 (sub A. <i>obliteratus</i>)
<i>Nobiellus bonnairei</i> (Reitter, 1892)	m-my	Galante 1990 (sub A. (<i>N.</i>) <i>bonnairei</i>)
	n-m/ my/ ag	Lumaret 1990 (sub A. (<i>N.</i>) <i>bonnairei</i>)
<i>Nobius serotinus</i> (Panzer, 1799)	s-n	Vitner 1995 (sub A. <i>serotinus</i>)
<i>Oromus alpinus</i> (Scopoli, 1763)	m-s	Lumaret 1990 (sub A. (<i>O.</i>) <i>alpinus</i>)
<i>Otophorus haemorrhoidalis</i> (Linnaeus, 1758)	my-s	Holter 1982 (sub A. <i>haemorrhoidalis</i>)
	j-jl	De Graef y Desière 1984 (sub A. (<i>T.</i>) <i>haemorrhoidalis</i>)
	j-o	Yoshida y Katakura 1985 (sub A. (<i>O.</i>) <i>haemorrhoidalis</i>)
	f-d	Lumaret 1990 (sub A. (<i>O.</i>) <i>haemorrhoidalis</i>)
	m-my	Yoshida 1994 (sub A. <i>haemorrhoidalis</i>)
	a-o	Vitner 1998 (sub A. (<i>O.</i>) <i>haemorrhoidalis</i>)
	a-o	Jay-Robert <i>et al.</i> 2008a
	j-o	Kadiri <i>et al.</i> 2014
<i>Oxyomus setosopunctatus</i> (Schmidt, 1911)	f-jl	Cabrero-Sañudo <i>et al.</i> 2007
<i>Parammoecius corvinus</i> (Erichson, 1848)	a-o	Lumaret 1990 (sub A. (<i>P.</i>) <i>corvinus</i>)
<i>Parammoecius gibbus</i> (Germar, 1816)	jl-ag	Lumaret 1990 (sub A. (<i>P.</i>) <i>gibbus</i>)
<i>Parammoecius pyrenaeus</i> (Jacquelin du Val, 1860)	j-ag	Lumaret 1990 (sub A. (<i>P.</i>) <i>pyrenaeus</i>)
<i>Phaeaphodius rectus</i> (Motschulsky, 1866)	s-o	Yasuda 1984 (sub A. <i>rectus</i>)
	my-o	Yoshida y Katakura 1985 (sub A. (<i>P.</i>) <i>rectus</i>)
	m-my	Yoshida 1994 (sub A. <i>rectus</i>)
	m-s	Lumaret 1990 (sub A. (<i>P.</i>) <i>biguttatus</i>)
<i>Phalacrothous biguttatus</i> (Germar, 1824)	m-my	Vitner 1995 (sub A. <i>biguttatus</i>)
	a-my	Jay-Robert <i>et al.</i> 2008a

(continúa Tabla 1)

ESPECIES	ACTIVIDAD (meses)	AUTORES
<i>Phalacrothus quadrimaculatus</i> (Linnaeus, 1760)	m-s	Lumaret 1990 (sub A. (<i>P.</i>) <i>quadrimaculatus</i>)
<i>Pharaphodius rugosostriatus</i> (Waterhouse, 1875)	a-jl	Yoshida y Katakura 1985 (sub A. (<i>P.</i>) <i>rugosostriatus</i>)
<i>Planolinellus vittatus</i> (Say, 1825)	s-o	Martínez y Suárez 2006
	m-jl	Cabrero-Sañudo <i>et al.</i> 2007
	j-d	Martínez 2008
	jl-s	Kadiri <i>et al.</i> 2014
<i>Planolinoides borealis</i> (Gyllenhal, 1827)	a-o	Lumaret 1990 (sub A. (<i>P.</i>) <i>borealis</i>)
<i>Planolinus pratensis</i> (Nomura y Nakane, 1951)	o-n	Yoshida y Katakura 1985 (sub A. (<i>A.</i>) <i>pratensis</i>)
	s-n	Yoshida 1994 (sub A. <i>pratensis</i>)
<i>Planolinus fasciatus</i> (Olivier, 1789)	e-d	Lumaret 1990 (sub A. (<i>P.</i>) <i>uliginosus</i>)
<i>Plagiogonus arenarius</i> (Olivier, 1789)	e-s	Lumaret 1990 (sub A. (<i>P.</i>) <i>putridus</i>)
	m-j	Verdú y Galante 2000 (sub A. (<i>P.</i>) <i>arenarius</i>)
<i>Plagiogonus nanus</i> (Farmaire, 1860)	n-m	Verdú y Galante 2000 (sub A. (<i>P.</i>) <i>nanus</i>)
<i>Pseudagolius coloradensis</i> (Horn, 1870)	jl-s	Kadiri <i>et al.</i> 2014
<i>Pubinus tomentosus</i> (Müller, 1776)	m-s	Lumaret 1990 (sub A. (<i>P.</i>) <i>tomentosus</i>)
<i>Rhodaphodius foetens</i> (Fabricius, 1787)	j-ag	Holter 1982 (sub A. <i>foetens</i>)
	m-n	Lumaret 1990 (sub A. (<i>s. str.</i>) <i>foetens</i>)
<i>Sigorus porcus</i> (Fabricius, 1792)	f-n	Lumaret 1990 (sub A. (<i>S.</i>) <i>porcus</i>)
	o	Jay-Robert <i>et al.</i> 2008a
<i>Subrinus sturmi</i> (Harold, 1870)	my-o	Kim y Lumaret 1986 (sub A. (<i>S.</i>) <i>illigeri</i>)
	a-n	Lumaret 1990 (sub A. (<i>S.</i>) <i>sturmi</i>)
	s	Jay-Robert <i>et al.</i> 2008a
<i>Teuchestes brachysomus</i> (Solsky, 1874)	my-jl	Yoshida y Katakura 1985 (sub A. (<i>O.</i>) <i>brachysomus</i>)
	m-my	Yoshida 1994 (sub A. (<i>O.</i>) <i>brachysomus</i>)
<i>Teuchestes fossor</i> (Linnaeus, 1758)	my-ag	Holter 1982 (sub A. <i>fossor</i>)

(concluye Tabla 1)

ESPECIES	ACTIVIDAD (meses)	AUTORES	
<i>Trichaphodiellus brasiliensis</i> (Castelnau, 1840)	j-jl	De Graef y Desière 1984 (sub <i>A. (T.) fossor</i>)	
	a-o	Lumaret 1990 (sub <i>A. (T.) fossor</i>)	
	j-jl	Gittings y Giller 1997 (sub <i>A. fossor</i>)	
	a-o	Vitner 1998 (sub <i>A. (T.) fossor</i>)	
	my-s	Schmidt 1935 (sub <i>A. (T.) fossor</i>)	
	m	Jay-Robert <i>et al.</i> 2008a	
	j-s	Kadiri <i>et al.</i> 2014	
	ag	Verdú y Galante 1997 (sub <i>A. (T.) brasiliensis</i>)	
	<i>Trichonotulus scrofa</i> (Fabricius, 1787)	f-jl	Lumaret 1990 (sub <i>A. (T.) scrofa</i>)
		m-my	Vitner 1995 (sub <i>A. scrofa</i>)
a-m		Jay-Robert <i>et al.</i> 2008a	
<i>Volinus sticticus</i> (Panzer, 1798)	my-jl	De Graef y Desière 1984 (sub <i>A. (V.) sticticus</i>)	
	e-n	Lumaret 1990 (sub <i>A. (Ch.) sticticus</i>)	

TABLA 2. Fenologías en especies de Scarabaeinae. Las especies de *Onthophagus* y *Canthon* se abrevian. El periodo de actividad se indica con la primera letra de los meses correspondientes, excepto en mayo (my), julio (jl) y agosto (ag).

ESPECIES	ACTIVIDAD (meses)	AUTORES
<i>Ateuchetus laticollis</i> (Linnaeus, 1767) ¹	my-jn	Lumaret y Kirk 1987
	f-n	Lumaret 1990
	a-j/s-o	Jay-Robert <i>et al.</i> 2008a
<i>Ateuchus histeroides</i> Weber, 1801	my-n	Conover <i>et al.</i> 2019
<i>Ateuchus lecontei</i> (Harold, 1868)	my-n	Conover <i>et al.</i> 2019
<i>Bubas bison</i> (Linnaeus, 1767)	s-my	Kirk 1983
	m/s-f	Lumaret y Kirk 1987
	a-jl/s-d	Lumaret 1990
	d-my/s-n	Kirk y Wallace 1990
<i>Bubas bubalus</i> (Olivier, 1811)	d-ag	Ridsdill-Smith y Kirk 1985
	o-my	Lumaret y Kirk 1987
	m-ag/d	Lumaret 1990

(continúa Tabla 2)

ESPECIES	ACTIVIDAD (meses)	AUTORES
	m-jl	Kirk y Wallace 1990
	m-j/o	Jay-Robert <i>et al.</i> 2008a
<i>Caccobius schreberi</i> (Linnaeus, 1787)	m-ag	Lumaret y Kirk 1987
	m-n	Lumaret 1990
	my-s	Jay-Robert <i>et al.</i> 2008a
<i>Canthidium (Canthidium) moestum</i> Harold, 1864	m-n	González-V. y Morelli 1998
<i>Canthidium puncticolle</i> Harold, 1868	my-s	Montes de Oca y Halffter 1995
<i>Canthon (Boreocanthon) praticola</i> LeConte, 1859	ag-o	Kadiri <i>et al.</i> 2014
<i>C. (Canthon) cyanellus</i> LeConte, 1858	j-o	Martínez y Montes de O. 1994
<i>C. (Canthon) indigaceus chevrolati</i> Harold, 1868	j-o	Martínez y Montes de O. 1994
	m-s	Montes de Oca y Halffter 1995
<i>C. (Canthon) pilularius</i> (Linnaeus, 1758)	my-o	Kadiri <i>et al.</i> 2014
<i>C. (G.) viridis leechi</i> Martínez <i>et al.</i> , 1964	my-s	Montes de Oca y Halffter 1995
<i>C. praticola</i> LeConte, 1859	my-o	Kadiri <i>et al.</i> 2014
<i>Ceratophyus hoffmanseggii</i> (Fairmaire, 1856)	d-my	Ridsdill-Smith y Kirk 1885
<i>Cheironitis irroratus</i> (Rossi, 1790)	j-o	Lumaret 1990
<i>Cheironitis hungaricus</i> (Herbst, 1789)	j-n	Kirk y Wallace 1990
	j/ag	Lumaret 1990
<i>Cheironitis scabrosus</i> (Fabricius, 1776)	ag-m	Davis 1987
<i>Copris anceus</i> (Olivier, 1789)	a-d	Davis 1987
<i>Copris hispanus</i> (Linnaeus, 1764)	e-d	Ridsdill-Smith y Kirk 1985
	f-jl/s-n	Lumaret 1990
	a-o	Kirk y Wallace 1990
	a	Jay-Robert <i>et al.</i> 2008a
<i>Copris incertus</i> Say, 1835	my-s	Montes de Oca y Halffter 1995
<i>Copris lugubris</i> Boheman, 1858	s-o	Montes de Oca y Halffter 1995
	j-f	Flota-Bañuelos <i>et al.</i> 2012

(continúa Tabla 2)

ESPECIES	ACTIVIDAD (meses)	AUTORES
<i>Copris lunaris</i> (Linnaeus, 1758)	m-n	Lumaret 1990
	m-s	Kirk y Wallace 1990
<i>Copris (Sinocopris) ochus</i> (Motschulsky, 1860)	j-o	Bang <i>et al.</i> 2004
	my-o	Bang <i>et al.</i> 2008
<i>Copris tripartitus</i> Waterhouse, 1875	my-o	Bang <i>et al.</i> 2008
<i>Copris umbilicatus</i> Abeille de Perrin, 1901	m-o	Lumaret 1990
<i>Coprophanæus (C.) pluto</i> (Harold, 1863)	my-s	Montes de Oca y Halffter 1995
<i>Deltochilum (Calhyboma) mexicanum</i> Burmeister, 1848	e-d	Barretto <i>et al.</i> 2019
<i>Deltochilum (D.) scabriusculum</i> Bates, 1868	my-s	Montes de Oca y Halffter 1995
<i>Deltochilum lobipes</i> Bates, 1887	my-s	Montes de Oca y Halffter 1995
<i>Dichotomius carolinus</i> (Linnaeus, 1767)	my-s	Montes de Oca y Halffter 1995
<i>Dichotomius colonicus</i> Say, 1835	j-n	Flota-Bañuelos <i>et al.</i> 2012
<i>Dichotomius satanas</i> (Harold, 1867)	e-d	Barretto <i>et al.</i> 2019
<i>Digitonthophagus gazella</i> (Fabricius, 1787) ²	e-d	Davis 1987
	my-s	Montes de Oca y Halffter 1995
	j-m	Flota-Bañuelos <i>et al.</i> 2012
<i>Euonthophagus amyntas</i> (Olivier, 1789)	a-s	Lumaret 1990
	my-n	Jay-Robert <i>et al.</i> 2008a
<i>Euonthophagus gibbosus</i> (Scriba, 1790)	m-o	Lumaret 1990
	j-s	Kirk y Wallace 1990
<i>Euoniticellus fulvus</i> (Goeze, 1777)	j-a	Ridsdill-Smith y Kirk 1985
	my-a	Lumaret y Kirk 1987
	m-n	Lumaret 1990
	m-o	Kirk y Wallace 1990
	my-s	Jay-Robert <i>et al.</i> 2008a
<i>Euoniticellus intermedius</i> Reiche, 1848	e-d	Davis 1987
	e-d	Flota-Bañuelos <i>et al.</i> 2012
<i>Euoniticellus pallens</i> (Olivier, 1789)	a-jl	Lumaret 1990

(continúa Tabla 2)

ESPECIES	ACTIVIDAD (meses)	AUTORES
<i>Euoniticellus pallipes</i> (Fabricius, 1781)	my-o	Lumaret 1990
<i>Euoniticellus triangulatus</i> Harold, 1873	e-d	Davis 1987
<i>Eurysternus mexicanus</i> Harold, 1869	my-s	Montes de Oca y Halffter 1995
<i>Epirinus aeneas</i> Weideman, 1823	a-n	Davis 1987
<i>Epirinus bentoii</i> Ferreira, 1964	ag-m	Davis 1987
<i>Gymnopleurus flagellatus</i> (Fabricius, 1787)	j-ag	Ridsdill-Smith y Kirk 1885
	m-ag	Lumaret 1990
<i>Gymnopleurus geoffroyi</i> (Fuessly, 1775)	my-s	Lumaret 1990
<i>Gymnopleurus mopsus</i> (Pallas, 1781)	my-a/n	Lumaret 1990
<i>Gymnopleurus sturmii</i> (McLeay, 1821)	m/my-s	Lumaret 1990
<i>Latodrepanus laticollis</i> (Fahraeus, 1857)	f-jl	Lumaret y Cambefort 1980
<i>Liatongus phanaeoides</i> (Westwood, 1839)	j-s	Yasuda 1987
<i>Odontoloma dentinum</i> (Harold, 1868)	a-n	Davis 1987
<i>O. pusillum</i> Howden y Scholtz, 1987	a-n	Davis 1987
<i>Onitis alexis</i> Klug, 1835	e-d	Ridsdill-Smith 1986
	n-a	Tyndale-Biscoe 1988
<i>O. aygulus</i> (Fabricius, 1781)	e-d	Davis 1987
<i>O. belial</i> Fabricius, 1798	m-ag	Ridsdill-Smith y Kirk 1885
	a-jl	Lumaret 1990
<i>O. caffer</i> Boheman, 1857	a-n	Edwards 1986b
	a-n	Davis 1987
<i>O. ion</i> (Olivier, 1789)	a	Lumaret 1990
<i>Onthophagus australis</i> Guérin-Méneville, 1838	ag-m	Tyndale-Biscoe y Walter 1992
<i>O. baraudi</i> Nicolas, 1964	a-ag	Lumaret 1990
<i>O. batesi</i> Howden y Cartwright, 1963	m-s	Montes de Oca y Halffter 1995
<i>O. binodis</i> (Thunberg, 1818)	s-my	Ridsdill-Smith 1986
	e-d	Davis 1987
<i>O. chevrolati</i> Harold, 1869	j-m	Martínez y Suárez 2006
	e-d	Cabrero-Sañudo <i>et al.</i> 2007
<i>O. coenobita</i> (Herst, 1783)	m-n	Lumaret 1990

(continúa Tabla 2)

ESPECIES	ACTIVIDAD (meses)	AUTORES
	j	Kirk y Wallace 1990
	my-o	Jay-Robert <i>et al.</i> 2008a
<i>O. emarginatus</i> (Mulsant y Godart, 1842)	m-n	Lumaret y Kirk 1987
	a-jl/s-o	Lumaret 1990
	a-o	Jay-Robert <i>et al.</i> 2008a
<i>O. fracticornis</i> (Preyssler, 1790)	m-n	Lumaret 1990
	m-a/s-n	Kirk y Wallace 1990
<i>O. furcatus</i> (Fabricius, 1781)	a-j/s-o	Jay-Robert <i>et al.</i> 2008a
	f-n	Lumaret 1990
<i>O. giraffa</i> (Hausmann, 1807)	a-n	Davis 1987
<i>O. granulatus</i> Boheman, 1858	s-m	Tyndale -Biscoe <i>et al.</i> 1981
<i>O. grossepunctatus</i> Reitter, 1905	m-s	Lumaret 1990
	a-s	Kirk y Wallace 1990
	a	Jay-Robert <i>et al.</i> 2008a
<i>O. hecate</i> (Panzer, 1794)	my-o	Rounds y Floate 2012
<i>O. hirculus</i> (Mannerheim, 1829)	e-d	González-V. y Morelli 1998
<i>O. hoefneri</i> Harold, 1869	my-s	Montes de Oca y Halffter 1995
<i>O. incensus</i> Say, 1835	e-d	Martínez <i>et al.</i> 1998
<i>O. illyricus</i> (Scopoli, 1763)	m-n	Lumaret 1990
<i>O. joannae</i> Goljan, 1953	e-d	Lumaret y Kirk 1987
	m-n	Lumaret 1990
	my-s	Jay-Robert <i>et al.</i> 2008a
<i>O. landolti texanus</i> Schaeffer, 1914	my-s	Montes de Oca y Halffter 1995
	j-d	Lumaret y Kirk 1987
	a-j/s	Kirk y Wallace 1990
	m-n	Lumaret 1990
	m-jl/s-n	Jay-Robert <i>et al.</i> 2008a
<i>O. lenzii</i> Harold, 1875	j-o	Yasuda 1987
<i>O. maki</i> (Illiger, 1803)	m-o	Lumaret y Kirk 1987
	m-s	Lumaret 1990
	a-ag	Jay-Robert <i>et al.</i> 2008a

(continúa Tabla 2)

ESPECIES	ACTIVIDAD (meses)	AUTORES
<i>O. minutus</i> (Hausmann, 1807)	a-n	Davis 1987
<i>O. nuchicornis</i> (Linnaeus, 1758)	m-o	Lumaret 1990
	my-s	Rounds y Floate 2012
	my-o	Kadiri <i>et al.</i> 2014
<i>O. oklahomensis</i> Brown, 1927	m-d	Conover <i>et al.</i> 2019
<i>O. opacicollis</i> Reitter, 1892	m-ag	Ridsdill-Smith y Kirk 1985
	f-d	Lumaret 1990
	f-d	Lumaret 1990
<i>O. ovatus</i> (Linnaeus, 1767)	m-o	Kirk y Wallace 1990
	a-j/s	Jay-Robert <i>et al.</i> 2008a
	my-sp	Rounds y Floate 2012
<i>O. pennsylvanicus</i> Harold, 1871	my-sp	Rounds y Floate 2012
<i>O. ruficapillus</i> Brullé, 1832	f-n	Lumaret 1990
	m-s	Kirk y Wallace 1990
<i>O. semicornis</i> (Panzer, 1798)	m-n	Lumaret 1990
<i>O. similis</i> (Scriba, 1790)	m-n	Lumaret 1990
	m-a	Kirk y Wallace 1990
<i>O. taurus</i> (Schreber, 1759)	m-o	Lumaret 1990
	m-s	Kirk y Wallace 1990
	my-s	Rounds y Floate 2012
<i>O. vacca</i> (Linnaeus, 1767)	m-ag	Ridsdill-Smith y Kirk 1885
	m-n	Lumaret y Kirk 1987
	m-o	Lumaret 1990
	m-j/s	Kirk y Wallace 1990
<i>O. verticicornis</i> (Laicharting, 1781) ³	m-j/ag-o	Jay-Robert <i>et al.</i> 2008a
	m-s	Lumaret 1990
	j/ag-s	Kirk y Wallace 1990
<i>O. vitulus</i> (Fabricius, 1777)	a-j	Jay-Robert <i>et al.</i> 2008a
	a-jl	Lumaret 1990
<i>Phanaeus (Phanaeus) scutifer</i> Bates, 1887	my-s	Montes de Oca y Halffter 1995
<i>Phanaeus (Phanaeus) tridens</i> Castelnau, 1840	my-s	Montes de Oca y Halffter 1995
	j-n	Flota-Bañuelos <i>et al.</i> 2012
<i>Phanaeus vindex</i> MacLeay, 1819	f-d	Conover <i>et al.</i> 2019

(concluye Tabla 2)

ESPECIES	ACTIVIDAD (meses)	AUTORES
<i>Sarophorus tuberculatus</i> (Castelnau, 1840)	ag-n	Davis 1987
<i>Scarabaeus catenatus</i> Gerstaecker, 1871	n-d/m-my	Sato, 1997
<i>Scarabaeus intricatus</i> Fabricius, 1801	ag-m	Davis 1987
<i>Scarabaeus pius</i> (Illiger, 1803)	my-ag	Lumaret 1990
<i>Scarabaeus rugosus</i> (Hausmann, 1807)	m-d	Davis 1987
<i>Scarabaeus sacer</i> Linnaeus, 1758	a-o	Lumaret 1990
<i>Scarabaeus semipunctatus</i> Fabricius, 1792	m-o/d	Lumaret 1990
<i>Scarabeus typhon</i> (Fischer, 1823)	f/a-s	Lumaret 1990
	m-j	Jay-Robert <i>et al.</i> 2008a
<i>Sisyphus schaefferi</i> (Linnaeus, 1758)	m-j	Prasse 1957a, b
	mn	Lumaret y Kirk 1987
	m-o	Lumaret 1990
	a-o	Jay-Robert <i>et al.</i> 2008
<i>Sisyphus mexicanus</i> Harold, 1863	my-s	Montes de Oca y Halffter 1995
<i>Sulcophanaeus menelas</i> (Laporte, 1840)	m-d	Morelli y González-V. 1996
<i>Tibiodrepanus sulcicollis</i> (Castelnau, 1840)	m-jl	Lumaret y Cambefort 1980
<i>Uroxys terminalis</i> Waterhouse, 1891	f-j/a-d	González-V. y Baruffaldi 2006

Citados como ¹*Scarabaeus laticollis*. ²*Onthophagus gazella*. ³*Onthophagus nutans*.

TABLA 3. Fenologías en especies de Geotrupidae. Según la sistemática genérica de Geotrupinae (Zunino 1984). Los meses de actividad se indican con su inicial, excepto en mayo (my), julio (jl) y agosto (ag).

ESPECIES	ACTIVIDAD (meses)	AUTORES
<i>Anoplotrupes stercorosus</i> (Scriba, 1791)	a-e	Lumaret 1990
<i>Bolbelasmus gallicus</i> Mulsant, 1842	m-jl/s-o/d	Lumaret 1990
<i>Chelotrupes hiostius</i> (Gené, 1836)	s-j	Crovetti 1971
<i>Chelotrupes momus</i> (Olivier, 1789) ¹	o-m	Gallardo <i>et al.</i> 2002
<i>Geotrupes mutator</i> Marsham, 1802	e-d	Lumaret 1990
<i>Geotrupes spiniger</i> Marsham, 1802	j-f	Lumaret y Kirk 1987

(concluye Tabla 3)

ESPECIES	ACTIVIDAD (meses)	AUTORES
	f-d	Lumaret 1990
	jl/s-o/d	Kirk y Wallace 1990
	jl-ag/o	Jay-Robert <i>et al.</i> 2008a
<i>Geotrupes stercorarius</i> (Linnaeus, 1758) ²	j-n	De Graef y Desière 1984
	mr-d	Lumaret 1990
<i>Halffterius rufoclavatus</i> (Jekel, 1865) ³	e-f/n	Cabrero-Sañudo <i>et al.</i> 2007
	m-d	Trotta-Moreu <i>et al.</i> 2007
<i>Odontaeus armiger</i> (Scopoli, 1772)	a-n	Lumaret 1990
<i>Sericotrupes niger</i> (Marsham, 1802) ⁴	jl/s-n	Jay-Robert <i>et al.</i> 2008a
	e-d	Lumaret 1990
	a-o	Kirk y Wallace 1990
<i>Thorectes albarracinus</i> (Wagner, 1928)	m-o	Klemperer y Lumaret 1985
	f-s	Lumaret 1990
<i>Thorectes geminatus</i> (Géné, 1839)	a-o	Lumaret 1990
<i>Thorectes intermedius</i> (Costa, 1839)	f-j/ag-n	Lumaret 1990
<i>Thorectes (Jekelius) sericeus</i> Jekel, 1865	m-o	Klemperer y Lumaret 1985
	m-o	Lumaret 1990
<i>Thorectes lusitanicus</i> (Jekel, 1866) ⁵	m-o	Klemperer y Lumaret 1985
<i>Trypocopris alpinus</i> (Sturm y Hagenbach, 1825)	j-a	Lumaret 1990
<i>Trypocopris pyrenaicus</i> (Charpentier, 1825)	m-o	Lumaret 1990
<i>Trypocopris vernalis</i> (Linnaeus, 1758)	m-o	Lumaret 1990
<i>Typhaeus typhoeus</i> (Linnaeus, 1758)	s-f	Brussaard 1983
	m/o-n	Kirk y Wallace 1990
	e-d	Lumaret 1990
	o-jl	Fremlin y Darby 2010

Citados como ¹*Typhaeus momus*. ²*Geotrupes puncticollis*. ³*Geotrupes (Halffterius) rufoclavatus*. ⁴*Geotrupes niger*. ⁵*Thorectes laevigatus cobosi*.

Los escarabajos estercoleros responden a la temperatura ambiental de varias maneras. La luz solar directa puede calentar rápidamente pequeños puntos del suelo hasta alcanzar temperaturas que permiten la actividad de los escarabajos, pero si se incrementa más podría superar la tolerancia al calor individual, creando una heterogeneidad en las condiciones térmicas que tiene un profundo efecto en la actividad de los escarabajos y específicamente en su reproducción (Holley y Andrew 2019). La intensidad de la luz solar y la calidad de la radiación que llegan al suelo parecen ser parámetros importantes para los individuos de la especie rodadora *Gymnopleurus sturmi* (Zamprognia *et al.* 2021). Cuando la intensidad de la luz es alta (luz solar directa), los individuos de *G. sturmi* se reúnen en gran número en los excrementos, donde encuentran a su pareja y elaboran una bola dedicada exclusivamente para la reproducción. La actividad cesa de forma inmediata después de la caída brusca de la intensidad luminosa (incluso por el paso de una nube), lo que a menudo provoca el abandono de la bola nido por parte de los individuos que se entierran en el suelo o al pie de la vegetación más cercana (Lumaret datos no publicados).

El efecto sinérgico de la temperatura y la humedad se ha asociado con diferentes aspectos de la reproducción en los escarabajos estercoleros (García-Roa *et al.* 2020). Cuando los escarabajos inician su actividad, al emerger a la superficie durante el verano cálido y húmedo, los individuos están inmaduros y la oviposición se presenta después de un periodo de alimentación y maduración gonádica, que puede durar de unos cuantos días a cuatro meses, según la especie (Halffer y Matthews 1966, Halffer y Edmonds 1982), después de lo cual se presenta la oviposición y el desarrollo preimaginal de la siguiente generación. En el menor de los casos, emergen maduros y la oviposición se presenta casi inmediatamente, como es el caso de las especies del género *Cephalocyclus* Dellacasa, Gordon y Dellacasa, 1998 (Martínez *et al.* 2022) (Capítulo 4).

En *Agrilinus constans* la oviposición es inducida principalmente por la temperatura y la humedad del estiércol de vaca (Lumaret 1975). En *Aphodius fimetarius* (Linnaeus, 1758) en cría a diferentes temperaturas (17 °C, 18 °C, 24 °C y 27 °C) se comprobó que 24 °C fue la temperatura óptima para la eclosión de los huevos (Christensen y Dobson 1977). En *Coloboferus erraticus*, criados a 2.3 °C más que los controles, se adelantaron la oviposición y la eclosión en 4.1 y 7.2 días y disminuyó el tamaño de los huevos y de las larvas en 22.1% y 33.4%, respectivamente (Wu y Sun 2012). Esto significa que las altas temperaturas afectan los rasgos de adaptación del ciclo vital del escarabajo (Machekano *et al.* 2021). En *Onitis caffer*, estudiando el desarrollo de huevo a adulto a 25 °C, 20 °C, 15 °C, 10.4 °C y 10.1 °C, se encontró que la duración del desarrollo era mayor conforme la temperatura era menor, y a las dos temperaturas más bajas no se llevó a cabo el desarrollo. La temperatura óptima para el desarrollo sin diapausa fue de 20 °C (Edwards 1986a).

En *Onthophagus australis*, la temperatura óptima para la oviposición fue entre 20 °C y 25 °C y la temperatura umbral para el desarrollo se estimó en 5.2 °C (Tyndale-Biscoe y Walter 1992). El umbral de desarrollo en *Bubas bison* fue de 7.2 °C y en *Copris hispanus* de 11.1 °C. La mortalidad de los huevos en *B. bison* fue insignificante a los 20 °C, del 50% a los 25 °C y del 100% a los 30 °C, y la de *Copris hispanus* fue del 45% entre 15 °C y 30 °C. Los huevos de estas especies están bien adaptados a esas condiciones: *B. bison* oviposita durante el periodo frío del invierno-primavera mediterráneo y *C. hispanus* durante el periodo caluroso de principios del verano (Kirk y Kirk 1990). Las diferencias de fenología entre las dos especies vecinas, *Bubas bison* y *B. bubalus*, reducen la competencia por los recursos tróficos y el espacio de nidificación bajo el estiércol. El periodo de oviposición de *B. bison* se extiende de septiembre a mayo, cuando la temperatura del suelo es inferior a 15 °C, mientras que la oviposición de *B. bubalus* se pospone de marzo a julio, cuando las temperaturas del suelo están entre 13 °C y 30 °C (Lumaret y Kirk 1987).

En la especie tropical necrófaga *Canthon c. cyanellus*, la temperatura y la humedad afectan el desarrollo preimaginal y la madurez gonádica. La duración del desarrollo se alarga casi al doble, a 17 °C, que cuando se lleva a cabo a 27 °C. También la temperatura afecta la maduración gonádica, a 17 °C, en las hembras de 20 días de edad el tamaño del ovocito disminuye aproximadamente cuatro veces su longitud y en los machos el volumen del reservorio glandular disminuye diez veces en comparación con los adultos de la misma edad que estuvieron a 27 °C (Martínez y Vázquez 1995).

La adaptación a distintas condiciones ecológicas se refleja en peculiaridades del comportamiento de nidificación y de la fisiología del ovario. Por ejemplo, en los Coprini, la profundidad de la cámara del nido es una respuesta a las difíciles condiciones ambientales, principalmente debido a las altas temperaturas con fuertes fluctuaciones y a la desecación. Algunas de estas especies elaboran nidos subterráneos con dos cámaras, una cámara intermedia provisional y una cámara profunda. La cámara intermedia responde a las dificultades de asegurar, lo más rápidamente posible y en condiciones difíciles, el estiércol que reubicarán después en la segunda cámara para elaborar las bolas de nido (Anduaga *et al.* 1987). En Europa y el norte de África, *Copris hispanus* excava una sola cámara a una profundidad de 6.5 a 9 cm (Fabre 1897, Rommel 1961), mientras que en Uzbekistán, donde las condiciones del desierto son extremadamente difíciles, la misma especie excava una primera cámara relativamente poco profunda en la que el insecto acumula una gran cantidad de excremento, y un poco más tarde excava una galería de hasta 70 cm de profundidad, que conduce a una segunda cámara que alberga las bolas-nido preparadas a partir de las reservas inicialmente acumuladas en la cámara poco profunda (Sijasov 1913). En el género Helio-

copris (Coprini: Dichotomiina), la formación de un nido profundo con dos cámaras podría ser también una respuesta a la intensa depredación de los vertebrados excavadores (Halffter & Edmonds 1982). En especies forestales como *Copris laeviceps*, que viven en un entorno muy estable y protegido, la selva tropical siempre-verde, la cámara del nido se construye de modo frecuente cerca de la superficie, inmediatamente debajo del estiércol, lo que supone un considerable ahorro de tiempo para la nidificación. En cambio, las especies vecinas están obligadas a excavar sus nidos a mayor profundidad, porque viven en praderas y lugares con pocos árboles, donde están expuestos a una fuerte insolación y consiguientemente a la desecación del estiércol y de la capa superficial del suelo, como *C. lugubris*, que hace sus nidos a 20 cm y *C. armatus* a 40 cm (Anduaga *et al.* 1987).

La tolerancia a las temperaturas altas y bajas son rasgos individuales, ya que la variabilidad térmica puede afectar la aptitud y la supervivencia de los individuos. La aptitud de las especies a diferentes amplitudes térmicas se ha estudiado en *Copris elphenor* Klug, 1855, *Metacatharsius opacus* Waterhouse, 1891 y *Scarabaeus zambezius* (Peringuey, 1901) (Nyamukondiwa *et al.* 2018). La masa corporal influye significativamente en la respuesta de *C. elphenor* y *S. zambezius* a las altas temperaturas y de *S. zambezius* a las temperaturas muy altas, pero no a las bajas. Por otro lado, el contenido de agua corporal afectó significativamente el máximo térmico crítico de *M. opacus* y *C. elphenor* y el mínimo térmico crítico de *M. opacus*. El contenido de lípidos del cuerpo sólo tiene un efecto significativo en el mínimo térmico crítico de *M. opacus*. Los máximos térmicos críticos son significativamente mayores en las especies diurnas (diurnas > crepusculares = nocturnas), mientras que, a un bajo estrés térmico agudo, las especies crepusculares tienen un mayor tiempo de supervivencia en comparación con otras especies (crepusculares > nocturnas > diurnas) (Gotcha *et al.* 2019).

En cuanto a las temperaturas bajas o altas, las especies de escarabajos de zonas templadas soportan mejor las bajas temperaturas que las tropicales. La tolerancia al frío es significativamente mayor en las especies nocturnas (*Copris elphenor* y *Scarabaeus zambezius*) en comparación con las crepusculares (*Onitis alexis* y *Digitonthophagus gazella*) y las diurnas (*Allogymnopleurus indigaceus* y *Euoniticellus intermedius*), pero el tiempo de recuperación del coma relacionado con el frío es significativamente más corto en los diurnos que en los crepusculares y nocturnos (Gotcha *et al.* 2021). Además, la elaboración de una bola nido entre las especies diurnas y nocturnas depende de la temperatura, ya que las especies diurnas producen significativamente menos bolas a bajas temperaturas, mientras que los escarabajos nocturnos no se ven afectados significativamente. Además, las especies nocturnas producen bolas mucho más grandes que las diurnas a todas las temperaturas (Gotcha *et al.* 2021).

En relación con la temperatura, la tolerancia de los escarabajos del estiércol a la desecación varía, a nivel individual y poblacional. La variación intraespecífica entre las poblaciones colectadas, en sitios a diferentes altitudes, y entre los individuos de diferentes sexos, parece afectar significativamente la capacidad de los organismos para soportar las reducciones en la disponibilidad de agua. Un estudio de cuatro especies (*Onthophagus fracticornis*, *O. taurus*, *Euoniticellus fulvus* y *Geotrupes stercorarius*) demostró que las poblaciones de montaña eran menos resistentes a la desecación que las de las áreas más bajas (Nervo *et al.* 2021). En las especies que viven en ambientes xéricos, las menores pérdidas de agua se consiguen a través de la reducción de las pérdidas respiratorias asociadas a la reducción de la actividad, principalmente a la intensidad del metabolismo y a través de un mejor control de los espiráculos (Duncan y Byrne 2000, Chown y Davis 2003). La cámara subelital parece jugar un papel importante en la regulación de la pérdida de agua respiratoria en especies de escarabajos de ambientes mésicos y xéricos. En las especies de escarabajos mésicos, los espiráculos abdominales son los que más contribuyen al intercambio de gases, mientras que en las especies xéricas la contribución de los espiráculos mesotorácicos aumenta considerablemente (Duncan y Byrne 2005).

Además de la temperatura, algunas especies responden a otros factores de estrés, como la competencia o la depredación, cambiando su actividad diurna por hábitos crepusculares o nocturnos (Lobo y Cuesta 2021), o pasando de un hábitat abierto a uno cerrado (Menéndez y Gutiérrez 2004). La competencia entre los escarabajos estercoleros es particularmente fuerte, sobre todo en los escarabajos cavadores, ya que estos toman una gran parte del estiércol disponible para acumularlo en nidos excavados bajo la boñiga, y en las especies de Aphodiinae debido a que sus larvas se desarrollan en la boñiga. En el caso de los cavadores, la competencia es tanto por la cantidad de recursos tróficos como por el espacio necesario bajo el estiércol para sus nidos, en cambio, para los afodinos lo que parece esencial es el espacio necesario para cada larva en la boñiga (Lumaret 1975). Esta competencia, combinada con la necesidad de disponer de estiércol no perturbado, en un periodo determinado, ha llevado a algunas especies a trasladar su actividad y puesta de huevos al otoño e incluso al invierno, periodo en el que los cavadores son poco o nada activos, como es el caso de *Agrilinus constans* (Duftschmid, 1805) (Lumaret 1975).

Esta estrategia les permite a los escarabajos cavadores y rodadores limitar la competencia al disponer de grandes reservas de estiércol para abastecer sus nidos (Klemperer 1979). Sin embargo, este no es el caso de todos los geotrópidos de los géneros *Trypocopris* Motschulsky, 1859, *Thorectes* Mulsant, 1842 y *Typhaeus* Leach, 1815, ya que algunos emplean pequeñas boli-

tas de excremento, de conejo o de oveja, que recogen a distancia y llevan al nido empujándolas y haciendo numerosos viajes de ida y vuelta (Klemperer y Lumaret 1985, Zunino 1991).

Esto no impide que algunos Aphodiinae parasiten sus nidos, como es el caso de *Sigorus porcus* (Fabricius, 1792), que parasita en otoño los nidos de especies del género *Geotrupes* (Chapman 1869, Hammond 1976). El cleptoparasitismo (según la terminología de Paulian 1943) también se observa en regiones áridas, como en Níger, donde los afodinos *Nialaphodius bayeri* (Endrödi, 1956), *N. nigrita*, *Labarrus lividus* y *Mesontoplatys rougoni* (Petrovitz, 1974) parece que son incapaces de sobrevivir a las condiciones térmicas y de humedad que prevalecen en el estiércol en la estación seca. Estas especies aprovechan el rápido enterramiento del estiércol por parte de *Onitis alexis*, *Euoniticellus intermedius* y *Digitonthophagus gazella* para asegurar el desarrollo de sus propias crías, utilizando las reservas subterráneas de la especie huésped (Rougon y Rougon 1980, 1991). Algunos Coprinae también practican el cleptoparasitismo y pueden ser parásitos de los escarabajos rodadores y cavadores (Cambefort y Hanski 1991, Arriaga-Jiménez 2015).

El fotoperiodo influye de manera importante en muchas especies de insectos que pertenecen a otras familias (Engelmann 1970). En el caso de los escarabajos estercoleros modifica su periodo de actividad, de manera que algunas especies presentan una actividad crepuscular o nocturna en verano y pasan a una actividad diurna en primavera y otoño (Lobo y Cuesta 2021). Otras especies mantienen su periodo de actividad en función de la intensidad de la luz. Este es el caso de *Geotrupes mutator*, especie otoñal de los pastos mediterráneos cuyos individuos son crepusculares. Su vuelo se inicia poco después de que el sol ha descendido en el horizonte, cuando la intensidad de la luz cae por debajo de 110 lux (Mena *et al.* 1989, Mena 2001). Durante este brevísimo periodo diario (durante 10-15 minutos al anochecer), los individuos aumentan su temperatura endógena (endotermia) por encima de la del entorno antes de emprender el vuelo, como también ocurre con otras especies esencialmente nocturnas (Bartholomew y Heinrich 1978, Caveney *et al.* 1995).

Las variaciones de la luz visible, del infrarrojo cercano (NIR), de los rayos ultravioleta y la intensidad de la luz influyen en los escarabajos estercoleros (El Jundi *et al.* 2015, Dacke *et al.* 2021, de Castro-Arrazola *et al.* 2022). Considerando la capacidad de absorción de diferentes longitudes de ondas luminosas, la velocidad de calentamiento está determinada por las características de la ultraestructura de las capas de quitina del exoesqueleto (Cuesta y Lobo 2019), lo cual facilita la actividad de los escarabajos en entornos fríos (Amore *et al.* 2017, Carrascal *et al.* 2017). Por otro lado, las zonas corporales fluorescentes a la luz ultravioleta pueden tener una función en la selección sexual (Vulínek 1997), y la luz polarizada del cielo, así como la del sol, sirven

como señales de orientación para los escarabajos peloteros que buscan comida (Frantsevich *et al.* 1975, Dacke *et al.* 2003).

b. Alimentación

La gran mayoría de los escarabajos estercoleros parecen ser bastante generalistas en sus hábitos de alimentación (Frank *et al.* 2018, Raine y Slade 2019), aunque existen preferencias incluso dentro de cada especie (Tocco *et al.* 2018, Raine *et al.* 2019). Estos escarabajos muestran preferencia por ciertos tipos de heces, como de vaca, caballo, conejo o de borrego (Murilo de Albuquerque *et al.* 2013), de roedores (Puker *et al.* 2013) y de otros tipos de excrementos (Dormont 2004, 2007, 2010). También existen especies necrófagas (Halffter y Matthews 1966), necró-coprófagas o incluso mico-coprófagas (Weithmann *et al.* 2020). Otras especies se alimentan de frutas, semillas o detritus vegetales, aunque son pocas las que nidifican con estos alimentos (Halffter y Halffter 2009, Zunino 2017).

Dichotomius geminatus (Arrow, 1913) (Coprini) y *Deltochilum verruciferum* Felsche, 1911 (Canthonini) son especies necrófagas (Salomão *et al.* 2017), aunque *D. verruciferum* también es atraída por excrementos, por los frutos de dos especies de cactus columnares y por semillas de una especie de Euphorbiaceae, *Jatropha mollissima* (Pohl) (Salomão *et al.* 2018). La nidificación y el desarrollo completo de larvas hacia adultos, a partir de residuos vegetales en descomposición de *Artemisia* sp. (Compositae), se han observado en *Onthophagus coenobita* (Herbst, 1783), una especie especialmente atraída también por excrementos humanos (Moretto citado en Lumaret 1990).

Los escarabajos estercoleros emplean como principal fuente de nutrición el componente fluido de los excrementos (Aschenborn *et al.* 1989, Holter *et al.* 2002, Scholtz 2009). En condiciones ambientales cálidas y secas, los pequeños excrementos pueden contener de 50% a 60% de agua (Lumaret y Kirk 1987), pero la mayoría de las heces que consumen son mucho más húmedas, las de los rumiantes y no rumiantes contiene de 75% a 80% de agua, y la de los herbívoros, que se alimentan de hierba en crecimiento con bajo contenido en fibra, contienen una cantidad de agua que varía entre 85% y 89% (Holter 2000, 2016).

Además de agua y fibra, el estiércol tiene una biomasa microbiana viva y muerta que contiene entre 50% y 60% del nitrógeno del estiércol, algunos esteroides necesarios para los escarabajos y probablemente todos los aminoácidos esenciales. Como este material no está química o físicamente unido a las fibras, los escarabajos coprófagos pueden separarlo de la mayor parte de la lignocelulosa antes de ingerirlo (Holter 2016). El tamaño máximo de las partículas ingeridas por los escarabajos adultos es variable, de entre 2 y 200 μm ,

dependiendo de cada especie (Hata y Edmonds 1983, Holter y Scholtz 2007), y hasta de 1400 μm en las especies más grandes, como *Scarabaeus goryi* (Castelnau, 1840) (Madzivhe *et al.* 2021). En todos los casos, la filtración del alimento permite la selección de partículas con mayor contenido de nitrógeno, lo que compensa los bajos niveles que se encuentran en el estiércol; las partículas más pequeñas contienen aproximadamente 5% más de nitrógeno que el del estiércol del que se alimentan (Madzivhe *et al.* 2021). Esta capacidad de filtrado, que se presenta en todos los Scarabaeoidea adultos que se alimentan de estiércol fresco y húmedo, está asociada a grandes modificaciones de las piezas bucales (Hata y Edmonds 1983, Holter 2004, López-Guerrero y Zunino 2007, Ahrens *et al.* 2014). Sus piezas bucales tienen filamentos densos, como los de un cepillo, para filtrar las partículas más finas que son absorbidas. Los escarabajos que explotan estiércol más seco, como las deposiciones de conejo, trituran el alimento, no lo filtran, por lo que las piezas bucales muestran adaptaciones para tal fin (Verdú y Galante 2000, 2004).

Tonelli *et al.* (2021) estudiaron ocho especies de escarabajos estercoleos y encontraron diferencias significativas entre los rasgos funcionales de las piezas bucales de los escarabajos atraídos por el excremento de caballo y por el de vaca. Específicamente, el desarrollo del zygum, el porcentaje del área molar y el área conjuntiva difieren entre los escarabajos, dependiendo del excremento que utilizan. Estos autores consideran que las diferencias observadas podrían estar relacionadas con la capacidad diferencial para filtrar y concentrar pequeñas partículas, y que la preferencia entre un tipo u otro de excremento podría estar relacionada con su capacidad para explotar un tipo específico de estiércol, que varía según las características de sus piezas bucales. Además, encontraron que los escarabajos más grandes y los que nidifican prefieren el estiércol de vaca, mientras que los escarabajos más pequeños y que no nidifican prefieren excremento de caballo. Este hallazgo podría estar relacionado con la idoneidad del recurso trófico, según la estación y la fenología de la especie. En cambio, las larvas de todas las especies coprófagas, independientemente de la familia o subfamilia a la que pertenezcan (Scarabaeidae, Geotrupidae), tienen fuertes piezas bucales diseñadas para masticar alimentos relativamente secos.

La calidad nutricional del estiércol y la disponibilidad del recurso para los escarabajos adultos y sus larvas, puede variar según sean sus cualidades químicas y físicas, las cuales están ligadas a la edad de la boñiga, a la sucesión de las especies, así como a su comportamiento reproductivo. Las especies de sucesión temprana (Scarabaeinae) ponen huevos en masas de nidificación acumuladas en el suelo y explotan el estiércol húmedo, mientras que algunas especies de sucesión más tardía (Aphodiinae) ponen huevos en el estiércol semiseco que ha formado costras a medida que envejece (Gittings y Giller

1997). Los cambios en el tipo o la calidad del estiércol en un área determinada pueden afectar a las comunidades de escarabajos estercoleros (Lumaret *et al.* 1992). Los diferentes tipos de alimento afectan el desarrollo preimaginal de las especies. En *Onthophagus lecontei*, usando como alimento excremento de caballo (*Equus ferus* Boddaert, 1785), de cabra (*Capra hircus aegagrus* Erxleben, 1777), o del conejo salvaje *Sylvilagus cunicularius* (Waterhouse, 1848), se encontró que los adultos alimentados con heces de conejo salvaje produjeron larvas más grandes, mayor número de larvas y adultos, y el desarrollo preimaginal duró menos tiempo (Arellano *et al.* 2015).

En tres especies de escarabajos estercoleros de hábitats contrastantes se estudió experimentalmente el efecto de dietas con diferente contenido de proteínas, más el desafío inmunológico por la presión de parásitos sobre la tasa de eliminación de estiércol. En *Euoniticellus intermedius*, el desafío inmune redujo las tasas de eliminación de estiércol, reduciendo el peso pero no el número de masas de cría construidas. En esta especie, las parejas alimentadas con dietas bajas en proteínas aumentaron las tasas de eliminación de estiércol en comparación con los individuos alimentados normalmente, es probable que como estrategia de alimentación compensatoria. Por el contrario, *Onthophagus incensus* y *O. rhinolophus* no cambiaron las tasas de eliminación de estiércol a pesar de sufrir cambios en su condición energética, eso como consecuencia del tratamiento (Servín-Pastor *et al.* 2021). En los adultos de *Canthon c. cyanellus*, especie necrófaga, alimentados con pescado y carne, se encontró que aunque el pescado era más alto en proteínas, la maduración de los ovocitos y la oviposición se retrasaron, y el tamaño de los ovocitos basales maduros, y el número de huevos fueron menores. En los machos, el crecimiento de los folículos testiculares disminuyó, al igual que la cantidad de secreciones producidas por las glándulas accesorias, aunque tuvo lugar la espermatogénesis y la formación de espermatozoides (Martínez y Cruz 1998). En la misma especie, cuando se suministró como alimento carne con dos tipos de valor nutricional, el número de bolas nido fue mayor cuando los adultos se alimentaron con carne de alto valor nutricional (Favila 1993). En otro experimento, se comprobó que las hembras de *C. c. cyanellus* que emergieron en condiciones de laboratorio produjeron un número significativamente menor de bolas nido cuando se alimentaron con carne de vacuno baja en proteínas, que las que se alimentaron con pescado alto en proteínas, y las del campo que se alimentaron tanto con carne como con pescado (Ortiz-Domínguez *et al.* 2017). Recientemente, Salomão *et al.* (2019) mostraron que la condición corporal y las defensas inmunológicas de esta especie son factores clave en la competencia, entre machos, por el alimento y por las hembras, lo que aumenta la probabilidad de apareamiento y la condición individual de salud es determinante.

Thorectes lusitanicus (Geotrupidae), especie del ecosistema mediterráneo adaptada para comer estiércol semiseco y seco, también se siente atraída activamente por las bellotas de roble, que entierra y consume. Estos escarabajos mostraron mejoras importantes en el cuerpo graso, en la composición de la hemolinfa y en el desarrollo del ovario. Además, durante el periodo reproductivo (octubre-diciembre), mejoraron enormemente la resistencia a las condiciones de baja temperatura (Verdú *et al.* 2010). El consumo de bellota les aporta ventajas debido al aumento de las reservas de grasa, con efectos positivos sobre la tolerancia térmica, la producción ovárica y la salud del sistema inmunológico (Verdú *et al.* 2013). Los nidos regularmente abastecidos con bellotas y hojarasca sugieren una interacción estrecha entre varias especies de *Thorectes* y los robles. Este recurso relativamente abundante y predecible podría explicar la diversificación y el éxito de estas especies ápteras en los ecosistemas mediterráneos de la Península Ibérica y el norte de África (Sánchez-Piñero *et al.* 2019).

Las reservas almacenadas por los adultos, en las bolas nido, para alimentar a sus larvas son limitadas y las larvas no tienen la posibilidad de encontrar nuevos recursos, al contrario que las especies de Aphodiinae que se desarrollan dentro del estiércol. En *Onthophagus taurus*, las larvas responden a la privación de alimento acortando la duración del último estadio larvario y pupando prematuramente, lo que da como resultado la eclosión temprana de adultos pequeños. Sin embargo, para convertirse en pupa, las larvas deben tener acceso a la comida durante al menos los primeros cinco días del último estadio larval (Shafiei *et al.* 2001). *Onthophagus taurus* (especie nativa de Europa) se introdujo en Estados Unidos y Australia a principios de la década de 1970 (Floate *et al.* 2017). Dos poblaciones de esta especie fueron estudiadas por Macagno *et al.* (2015) y encontraron que *O. taurus* de Australia Occidental exhibe altos niveles de competencia por los recursos y una fecundidad elevada en comparación con los individuos de la misma especie del este de los Estados Unidos, donde la competencia por los recursos es mínima y la fecundidad es baja. La fecundidad entre estas dos poblaciones está asociada, aunque con diferencias notables, a varios aspectos de la maduración ovárica: las hembras de Australia Occidental presentaron un desarrollo ovárico acelerado, produjeron más ovocitos y más grandes, y comenzaron a ovipositar antes, en comparación con la población del este de Estados Unidos. La descendencia también presentó variaciones entre poblaciones, las hembras de Australia tardan más en completar el desarrollo larvario y, sorprendentemente, emergen como adultos más pequeños, pero más pesados que las hembras del este de Estados Unidos, del mismo tamaño.

c. Altitud

Las montañas se caracterizan por tener elevados índices de aislamiento y radiación, una reducida presión atmosférica, grandes fluctuaciones diurnas de temperatura y bajas temperaturas medias que provocan precipitaciones en forma de nieve. Además, la aridez atmosférica aumenta con la altitud debido a que la tensión de vapor se reduce (Lumaret y Stienet 1992).

La distribución de las especies puede depender de factores relacionados con la altitud (por ejemplo, bajas temperaturas combinadas con altas precipitaciones, en contraste con altas temperaturas y sequía), como en el caso de *Geotrupes stercorarius* y *Onthophagus opacicollis*, que se distribuyen a ambos lados del límite altitudinal de 800 m, en la región meridional de Francia (Lumaret 1978/79) (Figura 1).

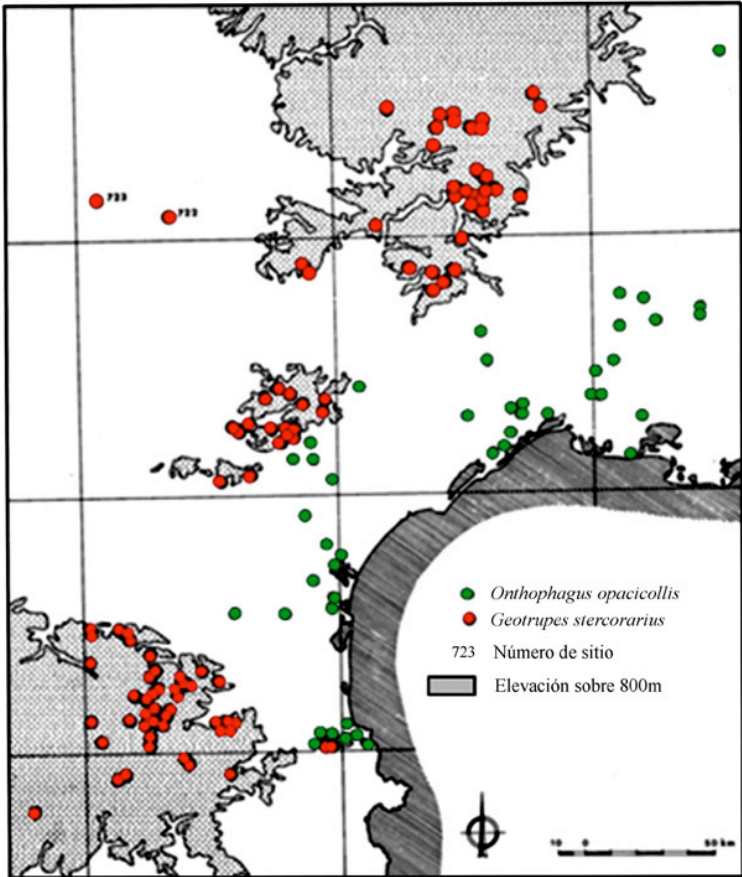


FIGURA 1. Distribución de *Geotrupes stercorarius* (L.) y *Onthophagus opacicollis* Reitter, en el sur de Francia, en relación con la altitud (según Lumaret 1978/79).

En la región Paleártica, la mayoría de los escarabajos estercoleros alpinos pertenecen a Aphodiinae, mientras que en las montañas tropicales los Geotrupidae y los Scarabaeinae constituyen la mayor parte de la fauna. Esta diferencia refleja el predominio generalmente creciente de los Aphodiinae con el aumento de la latitud (Lumaret y Stiernet 1991). En altas montañas, la corta estación favorable da lugar a sucesiones de especies que se sustituyen y se reproducen rápidamente, y presentan adaptaciones morfológicas, fisiológicas y de comportamiento como: melanismo, ausencia de vuelo o reducción de las alas, reducción del tamaño de los individuos, ampliación del espectro trófico de las especies no voladoras con tendencia a pasar de la coprofagia a la saprofagia, y modificaciones en la reproducción, particularmente en la emergencia de los adultos en función de la temperatura y la altitud (Lumaret y Stiernet 1994).

La altitud influye sobre las fenologías que pueden variar en una misma especie, dependiendo de la localidad en que se encuentren (Lumaret y Kirk 1987, Tyndale-Biscoe y Walter 1992, Trotta-Moreu *et al.* 2007, Da Silva *et al.* 2013, Medina y Lopes 2014). Asimismo, influye sobre la distribución espacial y las interacciones interespecíficas de las especies. Tanto la altitud como la latitud pueden estar en relación con la tolerancia fisiológica de las especies y la variación de la temperatura en el gradiente altitudinal (Jay-Robert *et al.* 1997, Addo-Bediako *et al.* 2000). El estudio de Lobo y Halfpeter (2000) muestra que cuando domina la colonización horizontal, las faunas de montaña presentan una clara sustitución altitudinal entre grandes taxones con diferentes historias evolutivas, como Scarabaeinae y Aphodiinae, y se atenúa el gradiente de reducción de la riqueza de especies, lo que ocurre en las montañas de diferentes continentes y depende principalmente del grado de aislamiento y la orientación general de las sierras (Jay-Robert *et al.* 1997). Por el contrario, cuando domina la colonización vertical, las faunas montañosas solo muestran ligera sustitución altitudinal, y la reducción de la riqueza es mayor.

En los Alpes del Sur (Francia) el censo de escarabajos del estiércol mostró que: 1) la elevación y el tipo de vegetación (Mediterráneo-templado) influyó mucho en la composición de sus comunidades, 2) los factores espaciales tienen mayor efecto que la variabilidad mensual, y 3) la exposición (norte-sur) es un determinante más fuerte que la estructura de la vegetación (pastizal, hábitat semiabierto, bosque) (Jay-Robert *et al.* 2008b). La heterogeneidad ambiental da como resultado diferentes comunidades dominadas por especies relacionadas: los Scarabaeinae dominan durante la primavera y el verano en los hábitats no boscosos orientados al sur, mientras que los Aphodiinae dominan de primavera a otoño en estos hábitats de las laderas orientadas al norte y en los bosques, y sólo en otoño en las laderas orientadas al sur. Las especies de Scarabaeinae tienen distribuciones espacio-temporales similares, por lo tanto,

se puede suponer que esta subfamilia está restringida en el espacio y el tiempo por la sensibilidad térmica. La colonización a grandes altitudes por pequeños cavadores está dada por unas pocas especies que tienen una amplia tolerancia a las condiciones ambientales (Lumaret y Stiernet 1992).

Por el contrario, la distribución temporal de Aphodiinae está muy segregada y estos escarabajos ocupan una gran variedad de hábitats debido a su especialización. La distribución de especies pertenecientes a diferentes subfamilias está más relacionada con los requisitos biológicos que con la competencia interespecífica (Lumaret y Stiernet 1994). En el Parque Nacional de la Vanoise (Alpes franceses), las temperaturas medias a nivel del suelo sólo superan los 5 °C durante 3.5 a 5 meses, según la altitud (niveles subalpinos y alpinos). Es probable que, en cada nivel de altitud las especies tiendan a tener un tamaño corporal óptimo que sería un compromiso entre el tiempo necesario para el desarrollo de las larvas (varias semanas o meses) y la explotación óptima de los recursos tróficos en los pastos (Lumaret y Stiernet 1994), que requiere individuos grandes (Lee y Peng 1981). En altitudes más bajas, con pocas limitaciones climáticas, las condiciones ambientales son suficientemente favorables para permitir una amplia gama de tamaños corporales de las especies, a ambos lados de un tamaño óptimo, mientras que en altitudes más elevadas la gama de tamaños se reduce cada vez más, de manera que las especies que no se acercan al tamaño óptimo correspondiente a las limitaciones climáticas, quedan gradualmente excluidas (Lumaret y Stiernet 1994).

En especies del género *Onthophagus*, de dos zonas montañosas tropicales de México, con una altitud de entre 2,200 y 3,400 metros de altitud, se presenta una disminución en la riqueza de especies y la abundancia a altas altitudes. También se encontró que las variaciones interespecíficas del tamaño del cuerpo no estuvieron relacionadas con el número de bandas altitudinales en las que se observó cada especie. Las especies encontradas a altitudes altas también fueron observadas a altitudes bajas, sugiriendo que la diversidad a las altitudes más altas representa un sub-grupo de la diversidad en las tierras bajas. Esto podría indicar que la comunidad presente en elevaciones altas podría ser la comunidad más euritópica (Salomão *et al.* 2021).

La distribución altitudinal de las especies generalmente refleja sus afinidades biogeográficas o fisiológicas. En la Zona de Transición de México, las especies neotropicales se distribuyen desde el nivel del mar hasta los 2,450 metros de altitud, mientras que las especies holárticas ocupan todo el gradiente altitudinal hasta los 3,450 metros, con una mezcla faunística de especies neotropicales y holárticas en la zona central del gradiente (Joaqui *et al.* 2021).

La segregación de las especies depende de sus capacidades fisiológicas, con un ajuste al nicho ecológico si sus capacidades se acercan demasiado a las

de su vecina. Por otra parte, las diferentes capacidades de termorregulación entre las especies permite comprender la segregación temporal o trófica entre ellas. En México, se estudiaron ocho especies de *Canthonina* (Scarabaeinae telecópridos) a lo largo de un gradiente altitudinal, desde el nivel del mar hasta más de 2,000 m de altitud. Cuando las especies eran simpátricas con hábitos tróficos similares, tenían nichos térmicos diferentes que implicaban un periodo de actividad diferente, y en el caso de un solapamiento significativo de su nicho térmico, los hábitos tróficos de las especies simpátricas eran muy diferentes (Verdú *et al.* 2007). Así, *Canthon femoralis* y *C. c. cyanellus* ocupan nichos térmicos similares con patrones de actividad diaria parecidos, pero sus hábitos alimenticios son diferentes: *C. femoralis* es un coprófago estricto con preferencia por los excrementos de monos, mientras que *C. c. cyanellus* es un necrófago estricto. Del mismo modo, dos especies nocturnas, *Deltochilum lobipes* Bates, 1887 y *D. scabriusculum* Bates, 1887, evitan la competencia a pesar de tener una afinidad similar por el bosque y un gran solapamiento en su nicho térmico, debido a las diferentes preferencias tróficas: *D. lobipes* es una especie necrófaga, mientras que *D. scabriusculum* es coprófaga.

Los resultados del estudio efectuado en *Onthophagus proteus*, escarabajo africano de montaña, proporcionan descripciones de los cambios en sus rasgos morfológicos asociados con la altitud (Stanbrook *et al.* 2021). Por una parte, se encontró que el polimorfismo de color, como es el aumento significativo del melanismo a elevación creciente, y las diferencias significativas en los matices de color entre las bandas de altitud, podrían deberse, al menos en parte, a factores ambientales, y además, que la reducción en el tamaño del cuerpo, la longitud del cuerno en el macho y el ancho pronotal fueron significativamente diferentes entre bandas altitudinales. También se encontró que los cambios en la longitud del cuerno son dependientes de la densidad, ya que observaron un aumento en la longitud del cuerno en elevaciones altas, donde es la especie más abundante. Los autores sugieren que las adaptaciones de color y tamaño se presentan por la necesidad de una mayor capacidad termorreguladora en condiciones restrictivas a altas altitudes, lo que puede ayudar a mantener una ventana de actividad más larga para encontrar pareja o recursos alimenticios y permitir la supervivencia a gran altura (Stanbrook *et al.* 2021).

d. Tipo de suelo

Entre los factores ambientales más importantes que controlan la distribución de especies de escarabajos estercoleros se encuentran la temperatura, la precipitación, la humedad y la textura del suelo, a menudo en combinación (Halffter y Matthews 1966, Fincher 1973, Lumaret y Kirk 1987).

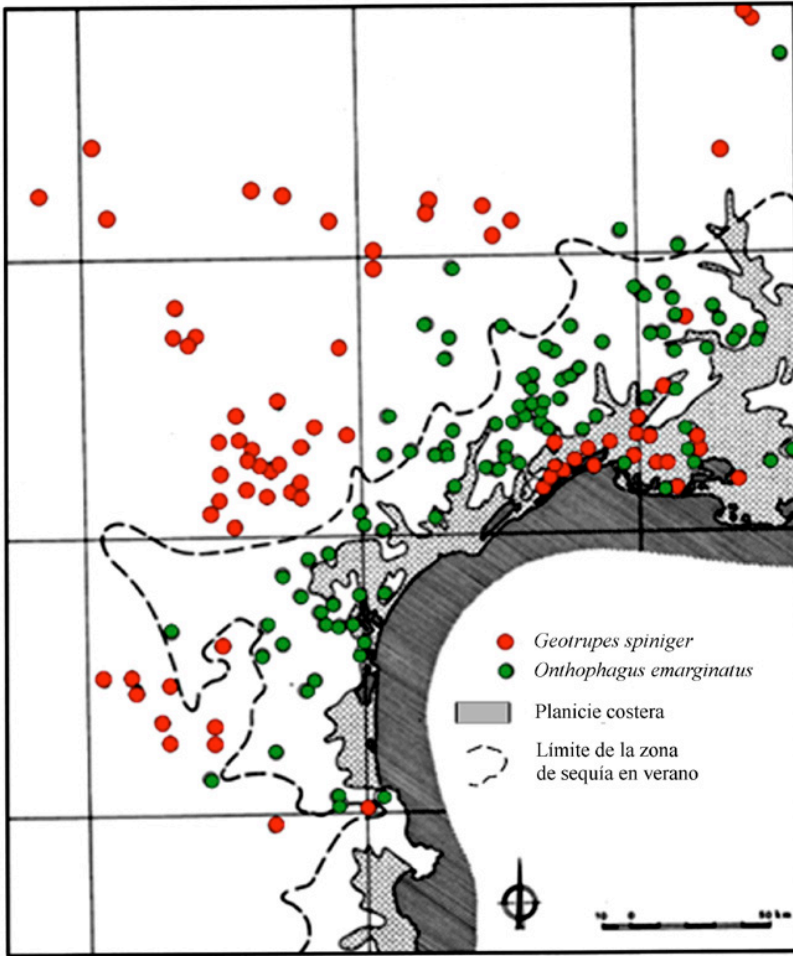


FIGURA 2. Distribución de *Geotrupes spiniger* Marsham (L.) y de *Onthophagus emarginatus* Mulsant, en el sur de Francia, en relación con los criterios edafoclimáticos (según Lumaret 1978/79).

La sequía climática puede ser compensada localmente por las condiciones favorables del suelo. Por ejemplo, *Geotrupes spiniger*, aislado de lugares con un periodo de sequía estival demasiado largo, puede mantenerse cuando la humedad del suelo le permite superar este límite. Por el contrario, *Onthophagus emarginatus* está presente principalmente en la zona de máxima sequía estival, pero no se encuentra en lugares donde los suelos son demasiado húmedos (Lumaret 1978/79) (Figura 2). *Onthophagus emarginatus* y *O. furcatus* están restringidos a suelos secos, que se secan rápidamente, lo que explica su ausencia o baja densidad en sitios con suelos demasiado húmedos. Ambas especies progresan en latitud más allá del norte de Francia (*O. emar-*

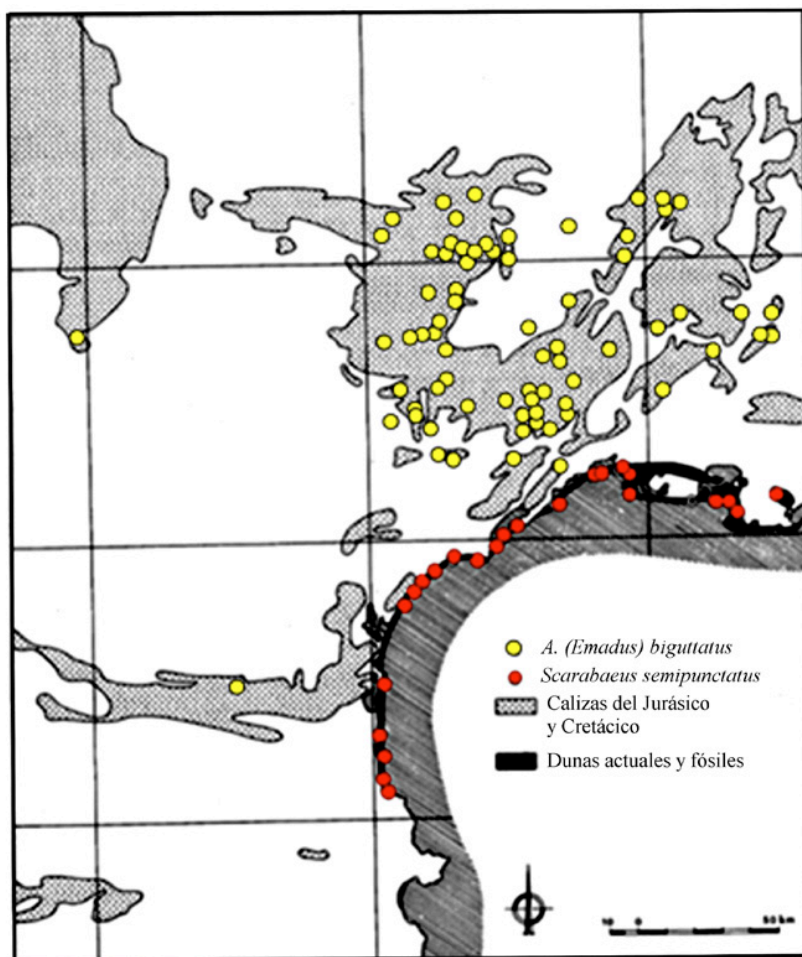


FIGURA 3. Distribución de *Phalacrothous biguttatus* (Germar) [citado como *Aphodius biguttatus*] y de *Scarabaeus semipunctatus* Fabr., en el sur de Francia, en relación con las condiciones edáficas (según Lumaret 1978/1979).

ginatus) o de Alemania (*O. furcatus*), donde se limitan casi siempre a lugares con suelos principalmente arenosos (Lumaret 1978/79).

Las características del sustrato también controlan la distribución de muchas especies. Así, *Phalacrothous biguttatus* [citado como *Aphodius biguttatus*] es más abundante en las zonas calcáreas con suelos secos (Figura 3). Los escarabajos rodadores (Scarabaeini, Gymnopleurini, Sisyphini) son especialmente sensibles a las características del suelo, *Scarabaeus semipunctatus* se limita estrictamente a las dunas costeras de la cuenca mediterránea occidental y es sustituido en el interior por *S. sacer*, que prefiere los suelos arenosos más compactos, donde también se encuentran *Ateuchus laticollis* y

TABLA 4. Distribución de escarabajos rodadores en Francia, de acuerdo con la textura del suelo (según Lumaret y Kirk 1987).

ESPECIES	TEXTURA		
	ARENOSA	LIMOSA	ARCILLOSA
<i>Scarabaeus semipunctatus</i> Fabricius, 1792	+++		
<i>S. sacer</i> Linnaeus, 1758		++	
<i>S. typhon</i> (Fischer-Waldheim, 1823)			+++
<i>S. pius</i> (Illiger, 1803)			++
<i>S. laticollis</i> Linnaeus, 1767			+++
<i>Gymnopleurus sturmi</i> (McLeay, 1821)			+++
<i>G. mopsus</i> (Pallas, 1781)			+++
<i>G. flagellatus</i> (Fabricius, 1787)			+++
<i>Sisyphus schaefferi</i> (Linnaeus, 1758)		+	+++

Sisyphus schaefferi, aunque de forma rara. Estas dos especies se encuentran preferentemente en lugares con suelos arcillosos compactos, junto con *Scarabaeus typhon* y varias especies del género *Gymnopleurus* (Tabla 4). En las zonas de Pakistán, donde coexisten *Digitonthophagus bonasus* y *D. gazella*, la primera prefiere los suelos con mayor contenido de arcilla, al contrario que la segunda (Fincher y Hunter 1989).

Las localidades que sólo difieren en la calidad de sus suelos y en su naturaleza, muestran a menudo grandes diferencias cualitativas y cuantitativas en la organización de sus comunidades de escarabajos. Así, en el sur de Francia, la fauna de los pastos sobre rocas calcáreas duras (suelos arcillosos) está mucho más diversificada que la de los suelos calcáreos pedregosos (suelos margosos), en los que algunos géneros están totalmente ausentes, y las especies comunes a ambos tipos de sitios tienen hasta 20 veces menos individuos en la marga que en la arcilla (Lumaret y Kirk 1987). Esta selección altamente rigurosa de los escarabajos estercoleros se debe a una diferencia en el drenaje del suelo. Después de un periodo de fuertes lluvias, las localidades con suelos arcillosos se secan rápidamente, a diferencia de las otras en las que el nivel freático sube de forma constante a la superficie. Esta diferencia en la infiltración del agua es fundamental para las numerosas especies cavadoras que hacen sus nidos a distintas profundidades, ya que la capacidad de un suelo para retener agua, la profundidad de los horizontes saturados de agua y la duración de esta saturación, determinan el éxito o el fallo de la reproducción. Los suelos que permanecen saturados de agua durante mucho

tiempo, en la época de cría de los escarabajos, son desfavorables para la mayoría de las especies, debido a la elevada mortalidad de las larvas; un gran número de especies tienen requisitos particulares en cuanto a las características del suelo (Lumaret y Kirk 1987).

La calidad y naturaleza del suelo afectan la frecuencia de nidificación, la supervivencia de las larvas y la profundidad de los nidos, en *Phanaeus vindex* (Edmonds 1994), siendo el factor crítico la mayor tasa de desecación en suelos progresivamente más arenosos. Fincher (1973) describió una tasa de supervivencia de las larvas de *P. vindex* de 95% en suelo arcilloso, de 50% en suelo limoso arenoso y de 0% en arena. Además, los terrarios con alto contenido de arcilla proporcionaron más del doble de bolas nido que los de alto contenido de arena.

En Sudáfrica, en los suelos arenosos la eliminación del estiércol es mayor que en los arcillosos, y mayor en los sitios sin sombra que con sombra. En la arcilla, la biomasa de escarabajos está dominada por rodadores grandes o pequeños (algunos Canthonini, Sisyphini y Gymnopleurini), y por cavadores medianos o pequeños (Onitini, algunos Onthophagini y Oniticeellini). En la arena, la biomasa de escarabajos estercoleros está dominada por grandes excavadores (Coprini, por ejemplo, especies del género *Heliocopris*) y grandes rodadores (algunos Scarabaeini y Canthonini) (Davis 1996).

La distribución de las especies de *Phanaeus* MacLeay depende también del tipo de suelo (Price y May 2009). En Jamaica, *Phanaeus carnifex* se limita a los suelos de laterita roja o bauxita (Halffter y Matthews 1966). En el este de Texas, tanto *Phanaeus difformis* como *P. vindex* se encuentran en pastizales abiertos sobre suelos arenosos, pero donde ambas especies coexisten, *P. difformis* reemplaza a *P. vindex* en los suelos arenosos y *P. vindex* tiende a restringirse a los suelos arcillosos (Blume y Aga 1976, 1978). La misma tendencia se encuentra en Florida, donde *P. igneus* prefiere los suelos arenosos mientras que *P. vindex* prefiere los suelos con mayor contenido de arcilla (Edmonds 1994).

e. Densodependencia

Los escarabajos coprófagos o necrófagos dependen del estiércol o de la carroña, que son recursos alimentarios efímeros que se distribuyen de forma desigual en el espacio y en el tiempo, por lo cual la competencia intra e interespecífica puede ser fuerte, a veces con preponderancia de los recursos, cuando los primeros colonizadores excluyen a los demás y, por otro lado, el número de individuos que explotan el mismo recurso puede impedirles disponer del recurso suficiente para reproducirse. En condiciones de laboratorio, el aumento del número de individuos de *Onthophagus binodis*, por encima de una densidad crítica por boñiga, da lugar a una reducción

progresiva del nivel de enterramiento de estiércol y de la elaboración de bolas nido (Ridsdill-Smith *et al.* 1982). Esta especie, a una densidad de 20 a 30 individuos por litro de estiércol, produce hasta unas 100 bolas por litro, pero cuando la densidad aumenta a 320 individuos por litro de estiércol la producción de bolas disminuye notablemente hasta menos de cinco bolas.

La competencia puede adoptar diferentes formas, según el gremio al que pertenezcan. Los escarabajos que viven y se reproducen dentro del estiércol están potencialmente sujetos a la perturbación de los cavadores y rodadores más competitivos. En gran medida, estos escarabajos evitan la competencia reproduciéndose durante los periodos en que otras especies no están activas, o explotando nichos, dentro del estiércol, que no son adecuados para sus competidores potenciales. Las relaciones de dependencia a la densidad estudiada en varias especies de Aphodiinae mostraron que la competencia por el espacio era mayor que la competencia por el alimento (Finn y Gittings 2003). Landin (1961) calculó que en Europa del Norte los Aphodiinae adultos muestran mayores tasas de emigración si los individuos cuentan con menos de 25 a 70 veces su volumen de excremento. En las larvas del segundo estadio las cifras son aún mayores, de dos a 400 veces su volumen. Las densidades poblacionales que alcanzan estos límites no se encuentran en todos los tipos de estiércol, pero en la naturaleza no son raras las densidades más altas, lo que es suficiente para que se produzca una competencia que terminará afectando la dinámica de la población. Experimentos de laboratorio confirmaron que la tasa de oviposición disminuye con el aumento de la densidad de individuos en *Acrossus rufipes* (Holter 1979). En esta especie, cuanto menor fue el volumen de estiércol disponible para las larvas, menor fue su tasa de supervivencia y más lento su desarrollo (Gittings 1994). Las necesidades de espacio aumentan a medida que las larvas crecen. En *Agrilinus constans*, la competencia entre las larvas da lugar a su eliminación progresiva con el tiempo; el número de larvas del primer estadio pasa de 0.5 a 3 por cm³ de estiércol, y a 0.25 larvas del tercer estadio por cm³ de estiércol en el momento de la pupación (Lumaret 1975).

En *Agrilinus ater*, los adultos compiten por un lugar óptimo de oviposición, mientras que las larvas compiten por el alimento y el espacio suficientes para desarrollarse. La competencia durante el desarrollo de las larvas da lugar a un menor número de crías en la siguiente generación, lo que reduce la aptitud física de los adultos (Hirschberger 1998). En esta especie, la fecundidad está positivamente correlacionada con el peso de la hembra (Hirschberger 1998, 1999), existe una relación significativa entre la densidad inicial de huevos, el porcentaje de larvas que sobreviven hasta la edad adulta y el peso de los escarabajos resultantes de esas larvas. Hirschberger (1998) demostró que el número promedio de huevos ovipositados estuvo inversa-

mente relacionado con la densidad de escarabajos, mientras que el número total de huevos ovipositados por boñiga no lo estaba. Las altas densidades de larvas provocaron una reducción en el peso promedio de los individuos adultos, en el número de huevos que produjeron y en su vida reproductiva. En *Colobopterus haroldianus* y en *Aphodius elegans* el número de huevos ovipuestos por cada hembra disminuye con la densidad (Yasuda 1987, 1990).

En las especies cavadoras, la coexistencia entre especies depende de la cantidad de alimento disponible, del tamaño de los individuos, de la tasa de apropiación de los recursos tróficos y del espacio disponible para la nidificación. Debido al limitado espacio para la preparación de nidos bajo la masa de estiércol, la competencia por el espacio es importante, pero se ve mitigada por el hecho de que los nidos se excavan a diferentes profundidades y tienen diferentes características. Las especies más pequeñas excavan nidos poco profundos, a menudo se reproducen varias veces en su vida relativamente corta y tienen una alta fecundidad; mientras que las especies más grandes excavan nidos más profundos, generalmente producen menos bolas nido, a menudo presentan un cuidado materno, una mayor longevidad de las hembras, y se reproducen durante más de una temporada (Halffter y Edmonds 1982, Lumaret y Kirk 1987, Hanski y Cambefort 1991, Scholtz 2009).

La competencia inter e intraespecífica por el estiércol se ha estudiado en dos Coprini y un Onitini (Giller y Doube 1989). *Catharsius tricornutus* y *Copris elphenor* (Coprini) son grandes paracópridos que entierran rápidamente el estiércol, una pareja es capaz de enterrar una masa de estiércol de 100 a 300 g en 24 a 48 horas desde la colonización del estiércol. *Onitis alexis* (Onitini) es una especie de gran tamaño que entierra de 400 a 1,000 g de estiércol de forma continua durante varios días. Estas especies han demostrado una fuerte competencia intraespecífica por el estiércol a densidades superiores de 2 a 4 parejas por boñiga. El enterramiento de estiércol por parte de ambas especies de Coprini no se vio afectado por la presencia de *O. alexis*. Por el contrario, la cantidad de estiércol enterrado por *O. alexis* se redujo significativamente debido a la rápida utilización del estiércol por *C. tricornutus* y *C. elphenor*, lo que intensificó la competencia intraespecífica en *O. alexis*.

f. Químicos ambientales

Los escarabajos coprófagos y copro-necrófagos de la subfamilia Scarabaeinae perciben continuamente señales químicas procedentes de su entorno cercano o distante, y responden con comportamientos diferentes, dependiendo de su capacidad para detectar y analizar dichas señales y reconocer aquellas que son relevantes dentro de un complejo espectro molecular. Por ejemplo, las moléculas olorosas del estiércol, de los cadáveres o de las sustancias

en descomposición que perciben en la búsqueda de alimento, o las feromonas sexuales utilizadas en la búsqueda de pareja (Capítulo 6).

Las señales químicas son detectadas por los escarabajos por medio de numerosos y diferentes receptores sensoriales, llamados sensilas cuticulares, que se encuentran repartidas en la superficie de su cuerpo. Las sensilas olfativas están localizadas en sus antenas (Romero-López *et al.* 2013, Bohacz *et al.* 2020) y en los palpos bucales (Meinecke 1975, Crowson 1981, Inouchi *et al.* 1988, González-González *et al.* 2019). La alta densidad de sensilas olfativas en la superficie antenal de los escarabajos del estiércol reduce el valor del umbral crítico para la concentración de olores de tipo alimenticio o reproductivo, lo que permite al insecto percibirlos incluso desde una fuente lejana (Dethier y Chadwick 1948, Stengl 2001). Otras señales odoríficas permiten al insecto distinguir a sus congéneres, ya que cada especie tiene su propia firma química (Niogret *et al.* 2006, 2018, 2019).

Las sensilas mecanorreceptoras antenales desempeñan un papel importante en la orientación (Bohacz *et al.* 2020). En los insectos, estos mecanorreceptores son necesarios para la propiocepción y la discriminación de superficies (Pringle 1938, Scheiner *et al.* 2005). Otras sensilas permiten percibir la humedad y la concentración de dióxido de carbono (Eilers *et al.* 2012, Jones 2013), información crucial, ya que la exposición permanente a altos niveles de CO₂ es perjudicial para la aptitud de los individuos y aumenta el tiempo de desarrollo de las larvas, lo que conlleva a un aumento de la mortalidad y una reducción en el tamaño y la masa de los adultos (Tocco *et al.* 2021).

Los escarabajos coprófagos son atraídos por los compuestos orgánicos volátiles (covs) emitidos por el estiércol, así como por los de la carroña, en el caso de las especies copro-necrófagas, ya que la naturaleza de los volátiles de la carroña en descomposición es más similar a la del estiércol de los omnívoros que a la de los herbívoros (Hanski 1987, Weithmann *et al.* 2020). Por otra parte, la composición de los diferentes grupos de olores determina las preferencias tróficas de las especies (Dormont *et al.* 2004, 2007, Urrutia *et al.* 2022). En Europa septentrional y templada, muchas especies son generalistas (Landin 1961, Lobo 1985), aunque algunas especies son sapro-coprófagas (Palestrini y Zunino 1985) o más especializadas, y son atraídas por los excrementos de los conejos (Sánchez-Piñero y Ávila 1991, Martín-Piera y Lobo 1996, Lumaret e Iborra 1996, Verdú y Galante 2004) o incluso por las bellotas de los robles (Verdú *et al.* 2010, Sánchez-Piñero *et al.* 2019).

Muchas especies dependen casi exclusivamente del excremento de los roedores en las estepas de Asia Central (Zunino y Halffter 2007). En los trópicos, muchas especies son copro-necrófagas (Hanski 1989, Walter 1983), con preferencias tróficas a veces fuertes (Halffter 1959, Halffter y Matthews 1966). En los bosques del sudeste asiático y de Sudamérica, las

especies están especializadas en el consumo de carroña o de heces, pero aproximadamente la mitad de estas especies utilizan tanto la carroña como el estiércol (Hanski 1983, Halffter 1991). Mientras que en África, donde la carroña disponible es más escasa debido a la presencia de muchos grandes carnívoros y aves carroñeras, las especies consumen principalmente deyecciones de los herbívoros y los omnívoros (Cambefort 1991, Hanski y Cambefort 1991). En Norteamérica, los escarabajos coprófagos tienen un espectro trófico bastante amplio, pero parece que son más atraídos por los excrementos de los omnívoros que de los carnívoros y herbívoros (Fincher *et al.* 1970). Sin embargo, algunas especies están especializadas, y más de 40% de las especies del oeste de Estados Unidos y México están relacionadas con el excremento de roedores o tortugas (Gordon 1983, Anduaga y Halffter 1991).

Los perfiles volátiles del estiércol y la carroña muestran una gran variabilidad interespecífica que probablemente facilita la discriminación de los recursos alimenticios por parte de los Scarabaeidae y Geotrupidae. La originalidad del mensaje olfativo reside en una asociación particular de compuestos que forman aromas que garantizan el reconocimiento y la especificidad de la interacción. Un análisis de los compuestos orgánicos volátiles emitidos por las heces frescas de ovejas (*Ovis aries* L.), bovinos (*Bos taurus* L.), caballos (*Equus caballus* L.) y jabalíes (*Sus scrofa* L.) mostró que cada excremento se caracteriza por un perfil de covs distinto, conteniendo compuestos comunes a todos los tipos de excrementos y algunos compuestos específicos (Dormont *et al.* 2010). Por ejemplo, *Agrilinus constans* (Aphodiinae) en una situación de preferencias se orienta particularmente hacia los excrementos del ganado vacuno y ovino. Los covs del caballo sólo fueron atractivos cuando los individuos adultos tenían que elegir entre el caballo y el jabalí. Los excrementos de jabalí eran poco atractivos y rara vez eran elegidos por esta especie, cuando se les ofreció otra opción (Dormont *et al.* 2010).

En cuanto a la composición de las emisiones de excrementos, en los de ovejas se detectaron un total de 26 compuestos volátiles, mientras que en las de bovinos, caballos y jabalíes, se detectaron 36, 32 y 25 compuestos, respectivamente. Nueve de los compuestos estuvieron presentes en todas las emisiones de los excrementos estudiados. El para-cresol (*p*-cresol o 4-metilfenol) fue el único cov abundante en los cuatro tipos de excrementos, mientras que otros covs fecales, como los sulfuros de metilo, los ácidos grasos volátiles, el indol y el escatol (o 3-metilindol) estaban presentes, pero en niveles muy bajos, o bien estaban ausentes (Dormont *et al.* 2010).

Urrutia *et al.* (2022) analizando la composición química de los excrementos de vaca, de caballo y de conejo, encontraron diferencias cualitativas y cuantitativas sustanciales entre los tres tipos de excrementos. Después, utilizando un subconjunto de compuestos orgánicos volátiles representando las

tres muestras de estiércol, hicieron una combinación de bioensayos comportamentales y electrofisiológicos en un conjunto de 15 especies de escarabajos coprófagos. Cuando mediante pruebas olfatométricas, se les ofrecieron a los escarabajos estas opciones alimentarias, 14 especies mostraron una fuerte preferencia alimentaria. Los 19 compuestos seleccionados para las pruebas electrofisiológicas provocaron respuestas antenales, y cada especie mostró perfiles olfativos diversos y complejos. Al analizar la relación entre las preferencias comportamentales y los perfiles fisiológicos, los resultados mostraron que las especies con diferentes preferencias alimentarias presentaron diferencias significativas en sus respuestas antenales. Además, descubrieron que un conjunto específico de compuestos electrofisiológicamente activos (conteniendo nonanal, sabineno, acetofenona, *p*-cresol, 2-heptanona, 1H-indol y 6-metil-5-hepten-2-ona) fue el que impulsó más fuertemente los distintos perfiles sensoriales de los grupos de preferencia trófica. Estos resultados subrayan la importancia del papel que desempeña el conjunto de compuestos que constituyen el aroma emanado por los excrementos, sobre el comportamiento de búsqueda de alimento. Los compuestos volátiles específicos de estos aromas podrían ayudar a determinar las fuertes preferencias tróficas de algunas especies de escarabajos coprófagos.

En el análisis de las emisiones volátiles de excremento y de carroña de los animales nativos e introducidos en Nueva Zelanda, efectuado por Jones *et al.* (2012), se detectaron un total de 115 compuestos en los 21 tipos de alimentos ofrecidos a *Saphobius edwardsi* (Sharp, 1873) (tribu Deltochilini), especie endémica de dicho país que evolucionó en ausencia de mamíferos terrestres nativos. Los análisis estadísticos mostraron que los perfiles volátiles del excremento y la carroña eran discriminados por *S. edwardsi*, según su atracción, y que los diferentes tipos de excremento formaban grupos distintos a los de la carroña. Del mismo modo, la especie coprófaga japonesa *Phelotrupes auratus* (Motschulsky, 1857) [citada como *Geotrupes auratus*] (Geotrupidae) muestra una respuesta significativa a cinco covs-clave del estiércol, incluyendo el *p*-cresol que provoca una fuerte respuesta olfativa (Inouchi *et al.* 1988). El escarabajo estercolero africano *Pachylomera femoralis* (Kirby, 1828) es muy sensible a los covs liberados por las semillas de *Strychnos madagascariensis* Poir. (Fam. Loganiaceae) de la que se alimenta (Burger y Petersen 1991), mientras que *Scarabaeus semipunctatus* se orienta positivamente hacia el escatol, cuando se le coloca en un túnel de viento (Neuhaus 1983).

El *p*-cresol es un compuesto con un olor fecal típico que ya se había aislado de las emisiones volátiles del estiércol del ganado vacuno (Aii *et al.* 1980, Kite 1995), del estiércol del cerdo (Hobbs *et al.* 1999, Bicudo *et al.* 2002) y de los excrementos humanos (Moore *et al.* 1987, King *et al.* 2009). Este químico

también se ha encontrado en los olores florales de varias familias de plantas, como *Arum maculatum* L. (Kite 1995) cuyas inflorescencias atraen principalmente al díptero *Psychoda phalaenoides* (Linnaeus, 1758), que se reproduce exclusivamente en el estiércol del ganado (Kite 1995). El β -citroneleno, compuesto dominante en el excremento de caballo (Dormont *et al.* 2010), también ha sido reportado como uno de los componentes volátiles de la planta *A. maculatum* (Kite 1995). El dihidrolimoneno, uno de los principales covs identificados por Dormont *et al.* (2010) en el estiércol de jabalí, es probablemente una mezcla de varios compuestos estrechamente relacionados con estructuras químicas bastante similares. Los escarabajos coprófagos también se sienten atraídos por otros tipos de heces, como las de los perros, cuyos compuestos volátiles predominantes son el escatol y el indol, que están asociados a los ácidos grasos (Arnould *et al.* 1998), mientras que en las heces humanas predominan el metanethiol, el disulfuro de dimetilo y el trisulfuro de dimetilo, asociados al escatol y al indol (Moore *et al.* 1987).

Los cadáveres liberan covs procedentes de los procesos microbianos de putrefacción y descomposición. Estos covs suelen ser ácidos carboxílicos, como el ácido butanoico, sustancias volátiles ricas en nitrógeno (como el escatol y el indol) y ricas en azufre (como el disulfuro de dimetilo y el trisulfuro de dimetilo), que desempeñan un papel importante en la atracción de insectos necrófilos. En las regiones templadas de Europa, sólo unas pocas especies son copro-necrófagas. Este es el caso de *Anoplotrupes stercorosus* cuyos receptores antenales detectan al menos 24 sustancias volátiles procedentes de cadáveres de cerdos en descomposición, 19 de las cuales han sido identificadas por cromatografía de gases y espectrómetro de masas (GC-MS) (Weithmann *et al.* 2020). Los compuestos dominantes en las muestras estudiadas fueron el trisulfuro de dimetilo (14.34%), el disulfuro de metilo y propilo (11.31%) y el benzaldehído (7.08%). Sin embargo, de este complejo buqué de olores, sólo unos pocos compuestos atrajeron a *A. stercorosus* hacia un recurso alimenticio en descomposición, entre ellos el trisulfuro de dimetilo y la 3-octanona. Esta misma especie responde a los covs menores (α -pinoeno, canfeno, n-decano, limoneno, nonanal y dodecano) liberados tanto por la carroña como por excrementos, lo que la convierte en una especie oportunista que explota dos recursos y explica su comportamiento alimentario mixto copro-necrófago.

El indol, detectado en las heces de carnívoros y omnívoros, suele ser la molécula más frecuente en los perfiles volátiles de la carroña de ganado vacuno y calamar (Stavert *et al.* 2014). Al igual que el *p*-cresol y el fenol, el indol procede de la descomposición del triptofano por las bacterias. Se ha sugerido que los escarabajos tienen una estrecha relación evolutiva con el indol, ya que muchas plantas con flores que emiten este compuesto son

polinizadas por escarabajos coprófagos (Schiestl y Dötterl 2012). El indol es un componente de la feromona sexual de *Kheper bonellii* (MacLeay, 1821) (Burger *et al.* 2008). La 2-butanona, compuesto relacionado con el indol, es un atrayente de largo alcance para *Phelotrupes auratus* (Inouchi *et al.* 1988), y provoca una fuerte respuesta olfativa en *Copris pecuarius* Lewis, 1884 (Shibuya y Inouchi 1982).

Otras moléculas susceptibles de ser indirectamente detectadas por los escarabajos coprófagos son los residuos de fármacos presentes en los excrementos, tras el tratamiento del ganado. Aunque éstos no son especialmente atractivos en sí mismos, en ocasiones se ha observado una atracción diferencial entre los excrementos de animales tratados y los no tratados (Lumaret *et al.* 1994, Floate 1998, 2007) (Capítulo 8). Esta atracción podría ser simplemente el resultado de un cambio en la composición química del estiércol tras el tratamiento de los animales fuertemente parasitados, lo que resulta en una lisis de los parásitos y, por lo tanto, una alta descarga de productos nitrogenados en el estiércol (Bernal *et al.* 1994).

2. LA REGULACIÓN FISIOLÓGICA DE LA REPRODUCCIÓN

Los diversos factores ambientales son percibidos por los insectos a través de numerosos receptores sensoriales localizados en las sensilas, los cuales mediante transmisiones neuronales son integrados en el cerebro para actuar sobre las células neurosecretoras y los órganos endocrinos, que sintetizan y liberan neurosecreciones (llamadas actualmente neurohormonas o neuropéptidos), y hormonas que regulan los diferentes procesos fisiológicos (Raabe 1986, Klowden 2013).

Las neurohormonas y las hormonas son los mensajeros químicos de los organismos multicelulares que permiten a las células comunicarse con diferentes objetivos distantes y responder con respuestas coordinadas. Ellas regulan una amplia variedad de procesos fisiológicos, incluyendo la embriogénesis, el desarrollo postembrionario, el comportamiento, el balance de agua, el metabolismo general, la determinación de castas, el polimorfismo, el apareamiento, la reproducción y la diapausa. Dichas hormonas trabajan junto con el sistema nervioso para establecer las comunicaciones necesarias entre las células distantes que componen un animal pluricelular. Como en otros sistemas de señalización, los tejidos procesan el mensaje recibido sólo si tienen los receptores adecuados que les permiten reconocerlos. Las neurohormonas y hormonas permiten que un mensaje determinado pueda ser

enviado a todas las células del individuo, pero sólo aquellas que poseen los receptores adecuados son capaces de responder (Klowden 2013).

a. Los receptores sensoriales

El tegumento de los insectos proporciona una barrera eficaz contra la pérdida de agua y sirve para mantener las condiciones internas adecuadas. Esta barrera también interfiere con otros cambios ambientales, por ejemplo, los mensajes químicos de las feromonas, las sustancias volátiles para identificar los sitios de alimentación y oviposición, y varias señales de otros individuos para desencadenar respuestas de alarma y agregación, permitiendo a los insectos dar respuestas biológicamente apropiadas. Por tal motivo, el sistema nervioso situado en el interior del tegumento impenetrable debe poder recibir información a través de esa barrera impermeable. Para minimizar la pérdida de agua, los insectos poseen superficies receptoras húmedas expuestas al medio ambiente solo a través de poros extremadamente pequeños que están continuamente abiertos. Además, existen los receptores sensoriales, las sensilas cuticulares, que se concentran en pocas áreas que son más propensas a recibir estímulos ambientales, como las piezas bucales, las antenas, las patas y los cercos. Estas estructuras permiten que la mayor parte del cuerpo del insecto permanezca impermeable e insensible a los estímulos externos (Klowden 2013).

La unidad básica de recepción sensorial en los insectos es la sensila cuticular, que se origina en el tejido ectodérmico, que da origen al resto del sistema nervioso. Cada sensila está formada por una neurona sensorial o varias, una célula tormógena, una célula tricógena y una célula tecógena. Las neuronas sensoriales son bipolares, extienden sus dendritas hacia la porción cuticular y sus axones al sistema nervioso central, y su número varía según el tipo de sensila. Las sensilas pueden clasificarse según su morfología externa, existen sensilas setiformes, basicónicas, placoideas y celocónicas, entre otras. Pero la estructura por sí sola no es suficiente para determinar la función, por lo que la otra forma de clasificarlas es por su función, de acuerdo con los estímulos a los que responden los receptores. Así, se conocen quimiorreceptores, como los gustativos, olfativos y al CO_2 , los termorreceptores e higrorreceptores, los mecanorreceptores, los receptores infrarrojos, los visuales como los ojos compuestos y los ocelos, los auditivos u órganos tímpanicos, los fotosensibles, los que perciben la luz polarizada o la sensibilidad geomagnética, entre otros. La química de las señales puede consistir en muchos tipos de moléculas categorizadas por su rango y velocidad de actividad. Una vez que la señal llega al interior de la neurona receptora, su objetivo pueden ser las proteínas ya sintetizadas que se activan con el mensaje, o la

señal produce cambios en la expresión genética, cualquiera de los cuales puede alterar la fisiología y el comportamiento celular (Klowden 2013).

Entre las especies de escarabajos coprófagos estudiadas por Bohacz *et al.* (2020), la mayor densidad de sensilas cuticulares se observó en las antenas de *Teuchestes fossor*, *Typhaeus typhoeus* y *Onthophagus fracticornis*. Dichas sensilas funcionan como microsensores periféricos que detectan las moléculas odoríferas que se encuentran en el aire del entorno. Para que los olores lleguen a las neuronas de las sensilas específicas, son necesarios mecanismos de solubilización de las moléculas odoríferas, para lo cual en la periferia de las neuronas olfativas existen pequeñas proteínas ácidas llamadas proteínas de unión a olores (*odorant-binding proteins* o OBP) que se unen a las moléculas odoríferas (Pelosi 1994). Estas proteínas participan activamente en el filtrado y reconocimiento de las señales olfativas y se piensa que son altamente específicas para responder a los diferentes estímulos ambientales (Du *et al.* 1994, Plettner *et al.* 2000, Zhou 2010, Venthur y Zhou 2018).

b. El sistema nervioso

El sistema nervioso integra la información sensorial externa y la información fisiológica interna para generar respuestas comportamentales. Controla todos los procesos sensoriales, motores y fisiológicos, así como al sistema neuroendocrino y endocrino.

En los insectos, el sistema nervioso se subdivide en tres sistemas, el sistema nervioso central, el sistema visceral y el sistema periférico. El sistema nervioso central está formado por el cerebro, el ganglio subesofágico y el cordón nervioso ventral, todos ellos conectados entre sí por los conectivos. El cerebro, que se encuentra en posición dorsal, está formado por tres pares de ganglios de los segmentos cefálicos fusionados: el protocerebro que está asociado con los lóbulos ópticos, el deutocerebro que inerva las antenas y el tritocerebro que recibe las señales que vienen del cuerpo. El sistema visceral está localizado en posición ventral y está formado por los ganglios y nervios torácicos y abdominales que inervan las glándulas endocrinas, la región estomodeal, el tubo digestivo, el sistema reproductivo y el sistema traqueal, principalmente. El sistema nervioso periférico está formado por neuronas sensoriales que reciben los estímulos mecánicos, térmicos, visuales y odoríferos, entre otros, del entorno ambiental y se conectan a los ganglios (Figura 4A). El cerebro y los ganglios están formados de cuerpos celulares de interneuronas y neuronas motoras que se interconectan con todo tipo de células nerviosas (Chapman 1998, Klowden 2013)

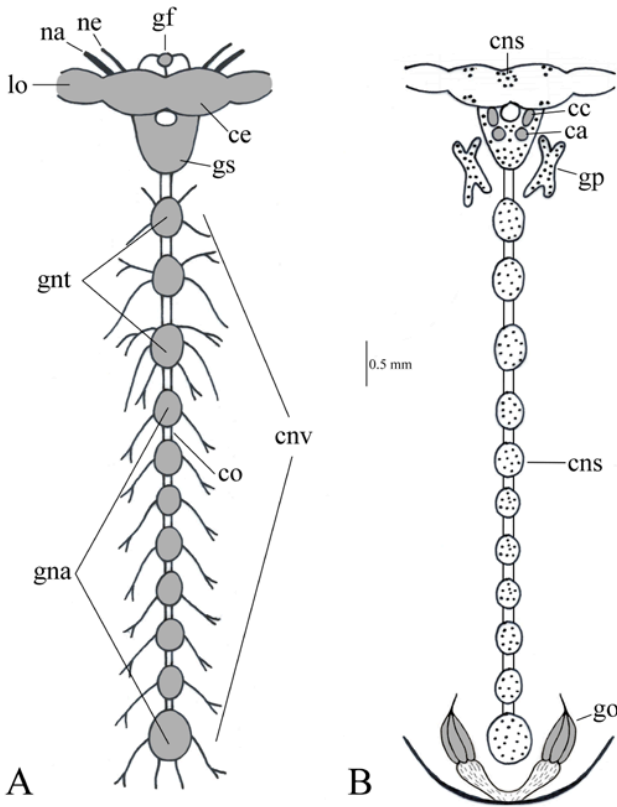


FIGURA 4. Esquemas generales de A: el sistema nervioso y B: el sistema neuroendocrino en insectos. (ca: *corpus allatum*. cc: *corpus cardiacum*. ce: cerebro. cnv: cordón nervioso ventral. cns: células neurosecretoras. co: conectivos. cnv: cordón nervioso ventral. gf: ganglio frontal. gna: ganglios y nervios abdominales. gnt: ganglios y nervios torácicos. go: gonadas. gp: glándula protorácica. gs: ganglio subesofágico. lo: lóbulo óptico. na: nervio antenal. nl: nervio labral). Elaboración de esquemas: I. Martínez M.

c. El sistema neuroendocrino

El sistema neuroendocrino está formado por células neurosecretoras, que son neuronas monoaxonales especializadas para sintetizar neurohormonas de naturaleza peptídica o neuropéptidos. El mayor número de estas células se localiza en el cerebro formando la *pars intercerebralis*, dos *pars lateralis* y dos grupos de células neurosecretoras tritocerebralis, y en menor número de células se encuentran en los *corpora cardiaca* y en todos los ganglios del cordón nervioso ventral (Figura 4B). En la *pars intercerebralis* de varias

especies de coleópteros, Panov (1980, 1989) clasificó las células neurosecretoras en al menos seis diferentes tipos según su morfología y las afinidades tintoriales o histoquímicas de sus secreciones.

La hormona protoracicotrópica (PTTH) fue la primera neurohormona de insectos que se descubrió y la última en ser identificada estructuralmente. Aunque su nombre indica su capacidad para activar la glándula protóraca, existen otras moléculas estructuralmente no relacionadas que tienen una actividad similar a la de la PTTH y todas se conocen como hormonas protoracicotrópicas (Klowden 2013).

En la actualidad, se han identificado un número cada vez más creciente de neurohormonas con efectos de regulación muy diferentes (Klowden 2013, Gainer 2020), algunas de ellas con efectos muy diferentes y específicos (Nassel y Wu 2021).

d. Las glándulas endocrinas

Las principales glándulas endocrinas de los insectos son los *corpora allata* que sintetizan todas las hormonas juveniles y la glándula protóraca que sintetiza los ecdisteroides durante el desarrollo. En los adultos la glándula protóraca degenera y los ecdisteroides son sintetizados en el ovario y en el testículo (Racaud-Schoeller 1980, Raabe 1982, Klowden 2013) (Figura 4B).

Las cantidades circulantes de una neurohormona, u hormona en particular, y sus efectos finales sobre las células blanco son modulados por la interacción entre la síntesis, liberación y degradación de las neurohormonas y hormonas en la hemolinfa, cuando entran a la circulación, y por la especificidad de los sitios receptores localizados en los tejidos blanco que permiten reconocer la neurohormona u hormona específica (Klowden 2013).

e. Sistemas nervioso, neuroendocrino y glándulas endocrinas en Scarabaeinae

En los escarabajos estercoleros el sistema nervioso sólo ha sido descrito en *Coprophanæus lancifer* (Linnaeus, 1767) por Edmonds (1974). En esta especie el cerebro es pequeño, con enormes lóbulos ópticos que inervan los ojos compuestos, y el cordón nervioso ventral es corto debido a que hay varios ganglios fusionados a nivel del tórax y el abdomen. Los *corpora cardiaca* están tan cerca de los *corpora allata* que pareciera que están fusionados (Figura 5).

En *Canthon indigaceus chevrolati* y *C. cyanellus cyanellus*, como en varias especies de Scarabaeinae (observaciones de I. Martínez M.), el cerebro está ubicado en la cápsula cefálica, incrustada en el tórax, y hacia atrás alcanza la altura del borde anterior del protórax. Las células neuro-

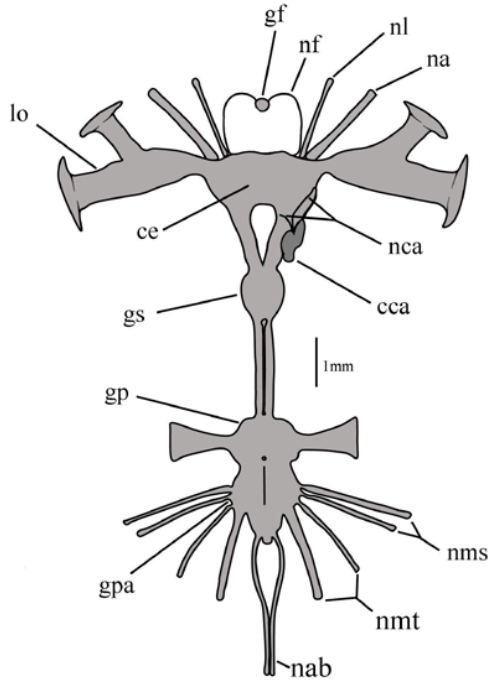


FIGURA 5. Esquema del sistema nervioso de *Coprophanaeus lancifer*. Tomado de Edmonds (1974). (cca: *corpus cardiacum* y *corpus allatum*. ce: cerebro. gf: ganglio frontal. gp: ganglio protorácico. gpa: ganglio pterotorácico abdominal. gs: ganglio subesofágico. lo: lóbulo óptico. na: nervio antenal. nab: nervios abdominales. nca: nervios cardiaco y allato. nf: nervio frontal. nl: nervio labral. nms: nervios del mesotorax. nmt: nervios del metatórax. np: nervio protorácico.

secretoras cerebrales, visibles solo después de la tinción, forman cinco grupos: un grupo frontal y medio dorsal que constituye la *pars intercerebralis*, a cada lado de éste, dos cúmulos forman la *pars lateralis*, y en la región posterior del cerebro, más lateralmente, se encuentran dos grupos de células neurosecretoras tritocerebrales; también se observaron células neurosecretoras en el ganglio subesofágico. Los *corpora cardiaca* se encuentran en la parte posterior del cerebro, a ambos lados de la aorta y adheridos al tubo digestivo, son ovoides, de color blanco azulado y preceden a los *corpora allata* que son perfectamente esféricos y transparentes, que se localizan casi al nivel de la membrana intersegmentaria del cuello (Martínez y Caussanel 1984) (Figura 6A, B). De la misma forma se encuentran el cerebro y el complejo retrocerebral, formado por los *corpora cardiaca* y *allata* en *Copris incertus* Say, 1835 (Martínez y Huerta 1997) (Figura 6C, D).

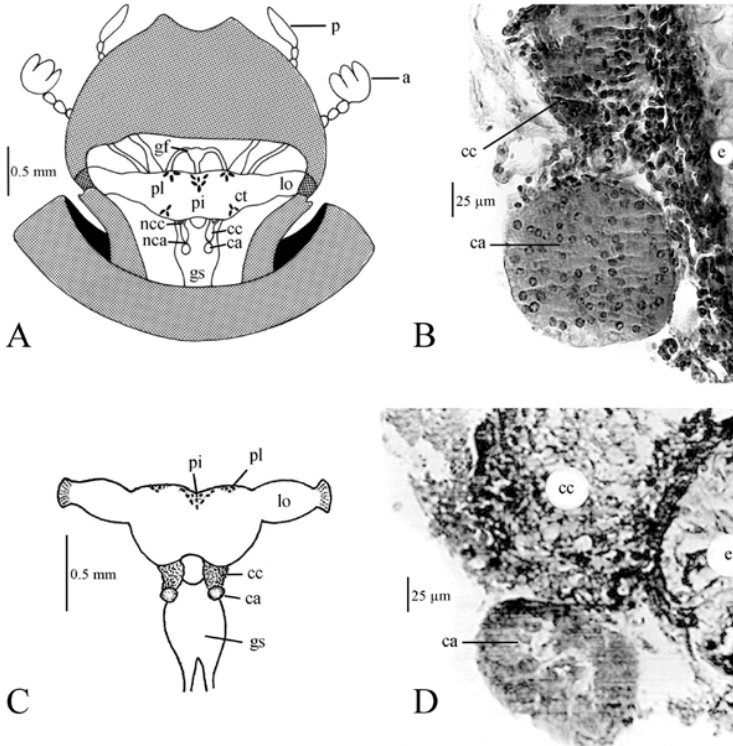


FIGURA 6. Cerebro y complejo retrocerebral en *Canthon i. chevrolati*. A: cerebro y complejo retrocerebral. B: micrografía del complejo retrocerebral. Tomados de Martínez (1991). En *Copris incertus*. C: Cerebro y complejo retrocerebral. D: micrografía del complejo retrocerebral. Tomados de Martínez y Huerta (1997). (a: antena. ca: *corpus allatum*. cc: *corpus cardiacum*. ct: células neurosecretoras tritocerebrales. e: esófago. gf: ganglio frontal. gs: ganglio subesofágico. lo: lóbulo óptico. ncc: nervios cerebro-cardiacos. nca: nervio cardiaco allato. p: palpo maxilar. pi: *pars intercerebralis*, pl: *pars lateralis*).

La estructura de la *pars intercerebralis*, los *corpora cardiaca* y los *corpora allata* se conocen en varias especies de escarabajos del estiércol (Tabla 5). En *Canthon i. chevrolati* y *C. c. cyanellus* la *pars intercerebralis* es semejante. Tiene forma cónica con la superficie dorsal más ancha que se va angostando conforme penetra ventralmente al neuropilo. Se separa del neuropilo por una capa fina de células gliales y está rodeada de células globulares. Está formada por aproximadamente 30 células neurosecretoras situadas entre otras neuronas. Con las clásicas coloraciones para neurosecreciones se encontraron aproximadamente 20 células neurosecretoras de tipo A, que son las más numerosas y se tiñen en violeta fuerte con fuchina-paraldehído, en

TABLA 5. Especies de escarabajos del estiércol en las cuales se conoce la estructura de la *pars intercerebralis* (PI), los *corpora cardiaca* (CC) y los *corpora allata* (CA). Datos tomados de Martínez (2000).

ESPECIES	PI	CC	CA	AUTORES
Aphodiinae				
<i>Acrossus rufipes</i> (Linnaeus, 1758) ¹	x	x	-	Panov y Melnikova 1987
<i>Aphodius fimetarius</i> Linnaeus, 1758	x	x	-	Panov y Melnikova 1987
<i>Colobopterus erraticus</i> (Linnaeus, 1758) ²	x	x	-	Panov y Melnikova 1987
<i>Phaeaphodius rectus</i> (Motschulsky, 1866) ³	x	x	-	Panov y Melnikova 1987
<i>Teuchestes fossor</i> (Linnaeus, 1758) ⁴	x	x	-	Panov y Melnikova 1987
Scarabaeinae				
<i>Caccobius schreberi</i> Linnaeus, 1767	x	x	-	Panov y Melnikova 1987
<i>Copris incertus</i> Say, 1835	x	x	x	Martínez y Huerta 1997
<i>Canthon c. cyanellus</i> LeConte, 1859	x	x	x	Martínez y Caussanel 1994
<i>Canthon i. chevrolati</i> Harold, 1869	x	x	x	Martínez 1994
<i>Copris incertus</i> Say, 1835	x	x	x	Martínez y Huerta 1997
<i>Copris lunaris</i> Linnaeus, 1758	x	x	-	Panov y Melnikova 1987
<i>Digitonthophagus gazella</i> (Fabricius, 1787) ⁵	x	-	-	Benítez y Martínez 1982
<i>Euoniticellus fulvus</i> Goeze, 1777	x	x	-	Panov y Melnikova 1987
<i>Onthophagus ovatus</i> Linnaeus, 1767	x	x	-	Panov y Melnikova 1987
<i>Onthophagus scutifer</i> Bates, 1887	x	x	-	Panov y Melnikova 1987
<i>Onthophagus taurus</i> Schreber, 1759	x	x	-	Panov y Melnikova 1987
<i>Onthophagus uniformis</i> Heyden, 1886	x	x	-	Panov y Melnikova 1987
<i>Scarabaeus babori</i> Balthasar, 1934	x	x	-	Panov y Melnikova 1987
<i>Scarabaeus carinatus</i> Gebler, 1841	x	x	-	Panov y Melnikova 1987
<i>Sisyphus schaefferi</i> Linnaeus, 1758	x	x	-	Panov y Melnikova 1987
Geotrupidae				
<i>Anoplotrupes stercorosus</i> (Scriba, 1791)	x	-	-	Raabe 1964
	x	x	-	Panov y Melnikova 1987
<i>Geotrupes auratus</i> Motschulsky, 1857	x	x	-	Panov y Melnikova 1987
<i>Geotrupes stercorarius</i> Linnaeus, 1758	x	x	-	Panov y Melnikova 1987
<i>Lethrus tshatkalensis</i> Protshenko, 1965	x	x	-	Panov y Melnikova 1987

Citados como ¹*Aphodius rufipes*. ²*Aphodius erraticus*. ³*Aphodius rectus*. ⁴*Aphodius fossor*.

⁵*Onthophagus gazella*

azul oscuro con hematoxilina crómica y en azul cielo con azul alcian. Estas células miden de 14 μm a 20 μm de diámetro, con un núcleo de 5 μm a 6 μm y los gránulos de neurosecreción de diferentes tamaños se localizan en el pericarion. Las células de tipo B son aproximadamente ocho, se tiñen de violeta pálido con fuchsina-paraldehido y en rojo con floxina y miden de 11 μm a 16 μm con un núcleo de 4 μm a 5 μm , y los gránulos de neurosecreción son finos y de tamaño homogéneo. Las células de tipo C son las menos numerosas, son de 4 a 5 y se tiñen en rojo con Azan de Heindenain y en verde con verde FCF. Ellas miden 25 μm a 30 μm y su núcleo de 8 μm a 10 μm . Los gránulos de neurosecreción son finos y de tamaño homogéneo (Martínez 1995) (Figuras 7 y 8).

Las células A son las más visibles y exhiben marcadas variaciones en la cantidad de gránulos de neurosecreción durante la reproducción, por lo que se han relacionado con ella (Caussanel 1975, Kryoutchkova y Panov 1988, Martínez y Caussanel 1984, Martínez 1994, 1995, Martínez y Huerta 1997, Huerta y Martínez 2008).

f. La regulación de la reproducción en Scarabaeinae

La regulación fisiológica de la reproducción se ha estudiado principalmente en *Canthon i. chevrolati*, *C. c. cyanellus*, *Copris incertus* y *Eurysternus mexi-*

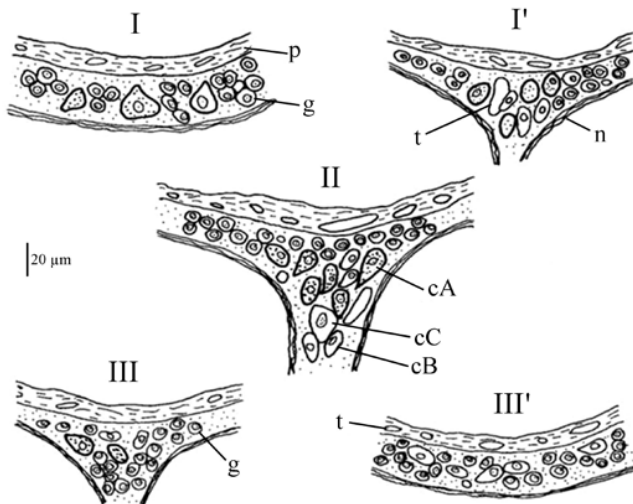


FIGURA 7. Esquemas de la *pars intercerebralis* en *Canthon*. Secciones longitudinales efectuados con la cámara clara. I y I' secciones anteriores, II: sección media, III y III': secciones posteriores (cA, cB y cC: tipos de células neurosecretoras. g: células globulares. n: neuropilo. p: perinerium. t: traqueolas). Tomado de Martínez (1995).

canus. En las hembras de estas cuatro especies existen relaciones morfofisiológicas y etofisiológicas evidentes. A cada periodo comportamental corresponde un estado morfofisiológico característico de las células A de la *pars intercerebralis*, los *corpora allata* y del ovario. Para establecer estas relaciones, las metodologías usadas fueron las siguientes, la actividad de las células A de la *pars intercerebralis* fue evaluada arbitrariamente en tres grados de concentración de gránulos de neurosecreción (+, ++, +++) (Figura 8A). Las células con bajo contenido están activas y aquellas con alto contenido exhiben poca o nula actividad, la neurosecreción no es liberada en la hemolinfa y se va acumulando gradualmente en la célula (Bern y Hagadorn 1965, Caussanel 1975, Martínez 1995). En los *corpora allata* se evaluó su actividad considerando la variación en volumen que se determinó con la fórmula de la esfera ($V = 3/4 \pi r^3$). Estos órganos con bajo volumen reflejan poca actividad o inactividad, mientras que aquellos con un volumen considerable se encuentran en una fase activa de secreción (Caussanel 1975, Tobe y Stay 1985, Martínez 1991, 1995). Para determinar la actividad ovárica se tomó en cuenta la longitud del ovocito basal (Martínez 1995).

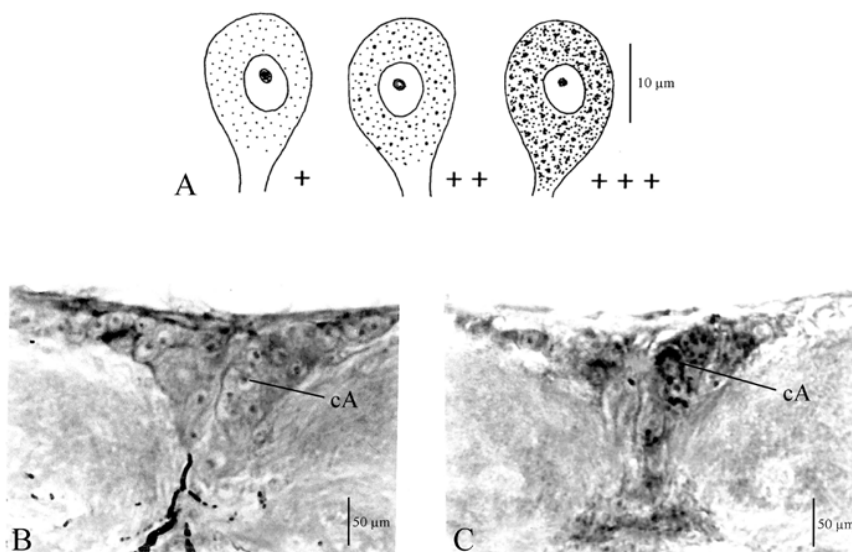


FIGURA 8. *Pars intercerebralis* en *Canthon i. chevrolati*. A: esquemas de la variación en el contenido de gránulos de neurosecreción en las células neurosecretoras tipo A. Tomado de Martínez (1995). B: Microfotografía de la sección media, mostrando el contenido mínimo de gránulos de neurosecreción en las células neurosecretoras A (cA). C: Micrografía de la sección media mostrando el contenido máximo de neurosecreción en las células neurosecretoras A. Tinción con Fuchsin-Paraldehido. Fotos I. Martínez M.

En las dos especies de *Canthon*, en *Coprís incertus* y *Eurysternus mexicanus*, durante el periodo de prenidificación las hembras inmaduras fueron inseminadas por primera vez, maduraron sexualmente y se llevó a cabo la maduración del ovario. La cópula, específicamente los compuestos que forman el espermatóforo, desencadenaron la maduración del ovario (Martínez

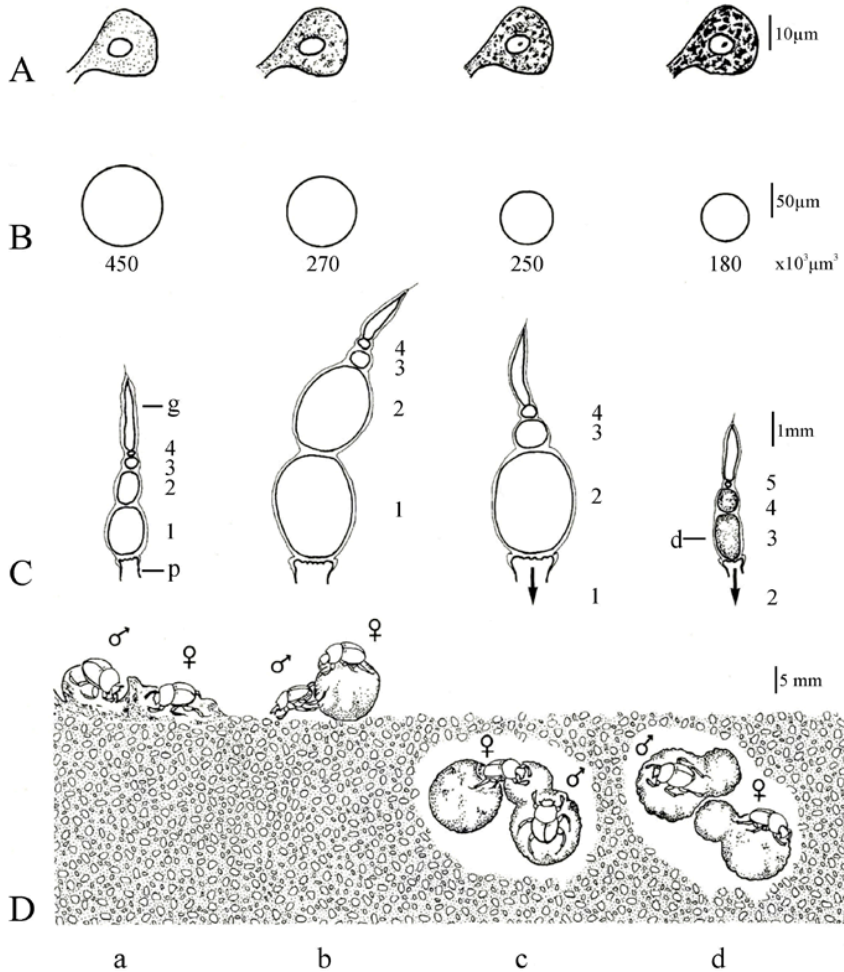


FIGURA 9. Esquema de las variaciones neuroendocrinas, endocrinas y ováricas en *Canthon c. cyanellus* durante diferentes fases comportamentales. A: variaciones en el contenido de neurosecreción en las células A de la *pars intercerebralis*. B: variaciones en el volumen de los *corpora allata*. C: estados ováricos. D: fases del comportamiento. (a: alimentación. b: rodaje de la primera bola antes de hacer el nido. c: después de la oviposición del primer huevo en el nido. d: cuidado del nido. g: germario. p: pedicelo. 1, 2, 3, 4: folículos ováricos. d: folículo en reabsorción. Tomado de Martínez y Caussanel (1984).

y Cruz 1990). Durante el periodo de nidificación las hembras estaban maduras sexualmente, pudieron ser inseminadas de nuevo, oviponer y nidificar. Por último, durante el periodo de postnidificación, cuando las hembras han agotado su potencial reproductor ya no oviposieron y murieron (Capítulo 4) (Martínez 1992, Martínez *et al.* 1996, Huerta *et al.* 2003).

En las dos especies de *Canthon* el comportamiento reproductor es diferente, *C. c. cyanellus* cuida el nido hasta la emergencia de la progenie, mientras que *C. i. chevrolati* no lo hace. Martínez y Caussanel (1984) caracterizaron las modificaciones que se presentaron en las células A de la *pars intercerebralis*, los *corpora allata* y el ovario durante las principales etapas del comportamiento en *C. c. cyanellus* (Figura 9), en estudios que se efectuaron en individuos de cría bajo condiciones ambientales controladas. Durante el periodo de prenidificación las células A contenían muy pocos gránulos de neurosecreción, los *corpora allata* tuvieron su más alto volumen y los ovocitos terminales (1 y 2) se encontraron en plena vitelogénesis. Justo antes de la oviposición del primer huevo, las células A se cargaron ligeramente de neurosecreción, los *corpora allata* disminuyeron su volumen casi a la mitad y los dos ovocitos terminales finalizaron la vitelogénesis y alcanzaron su talla máxima. Durante la nidificación, entre la oviposición del primero y segundo huevo, las células A contenían más gránulos de neurosecreción y los *corpora allata* redujeron más su volumen. En la etapa del cuidado al nido, las células A estuvieron sobrecargadas de neurosecreción, los *corpora allata* presentaron su volumen más bajo y en el ovario los ovocitos muy pequeños se reabsorbieron. Estas modificaciones sugieren que el funcionamiento ovárico podría estar bajo control de las células A de la *pars intercerebralis* y de los *corpora allata*.

En cambio, en *C. i. chevrolati*, especie que no cuida el nido, la oviposición es continua durante el periodo de nidificación, las hembras oviponen un huevo cada cuatro o cinco días y cada nido contiene una sola bola nido con un huevo. En cambio, la actividad reproductiva en las hembras de *C. c. cyanellus* es cíclica, oviponen dos huevos con diferencia de 24 horas entre ellos, otros dos después de 48 horas y así podían llegar a oviponer hasta seis huevos, cada uno en su bola nido, formando así cada nido. Después cuidan el nido por aproximadamente 27 días después de la oviposición del primer huevo, y cuando abandonan ese nido inician otro (Martínez 1992, 1995) (Figura 10) (Tabla 6).

Los machos de estas dos especies, obtenidos en cría bajo condiciones ambientales controladas, se estudiaron de manera semejante. Las modificaciones encontradas en las células A de la *pars intercerebralis*, los *corpora allata* y el reservorio de las glándulas accesorias durante los principales periodos de la vida imaginal, sugirieron que el funcionamiento de las

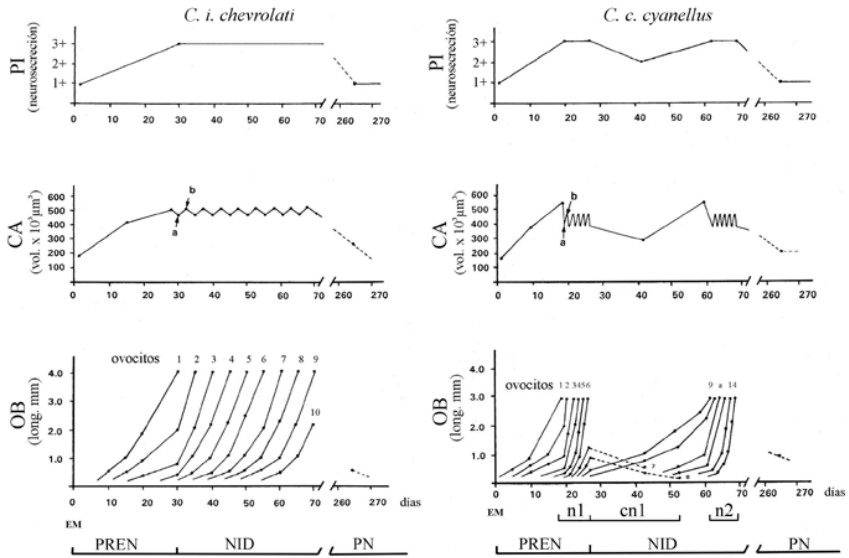


FIGURA 10. Variaciones de las células A de la *pars intercerebralis* (PI), los *corpora allata* (CA) y el ovocito basal (OB) durante los periodos de la vida imaginal en A: *Canthon i. ch.* y B: *C. c. cyanellus*. Tomadas de Martínez (1995). El contenido máximo de neurosecreción representa la mínima actividad, el mínimo contenido representa la máxima actividad. El volumen de los *corpora allata* disminuye antes de cada oviposición y aumenta después. EM: emergencia. Ovocitos 1, 2, 3, etc. justo antes de la oviposición. En *C. c. cyanellus*, las líneas punteadas representan los ovocitos reabsorbidos. Se representa solo un ciclo completo de elaboración del nido (n) y del cuidado al nido (cn).

glándulas accesorias estaría bajo el control de las células A de la *pars intercerebralis* y de los *corpora allata* (Martínez 1994). En los machos de *C. i. chevrolati* y *C. c. cyanellus*, existe una relación morfofisiológica y etofisiológica entre la *pars intercerebralis*, los *corpora allata* y las glándulas accesorias del aparato reproductor. Lo anterior sugiere que la *pars intercerebralis* regula la actividad de los *corpora allata*, quienes a su vez controlan la síntesis de secreciones de las glándulas accesorias que intervienen de manera importante en la formación del líquido seminal y de la estructura del espermatóforo. Durante el periodo de prenidificación se lleva a cabo la maduración de los testículos y de las glándulas accesorias, se van activando las células A de la *pars intercerebralis* y los *corpora allata*, y generalmente se presenta la primera cópula. Durante todo el periodo de nidificación, cuando se presentan las cópulas, las células A de la *pars intercerebralis*, los *corpora allata* y las glándulas accesorias están activos en *C. i. chevrolati*, mientras que en *C. c. cyanellus*, las células A de la *pars intercerebralis*, los *corpora allata* y las

TABLA 6. Contenido en gránulos de neurosecreción (gns) en las células A de la *pars intercerebralis* (PI), volumen de los *corpora allata* (CA) (media \pm se) y longitud del ovocito basal (OB) (media \pm se) durante los principales periodos de la vida imaginal en dos especies de *Canthon*, *C. i. chevrolati* (Cich) y *C. c. cyanellus* (Ccc). *Sólo la segunda especie cuida el nido. Datos tomados de Martínez (1995).

PERIODOS	PI (GNS)		CA (vol. x $10^3 \mu\text{m}^3$)		OB (long. mm)	
	CICH	Ccc	CICH	Ccc	CICH	Ccc
Prenidificación						
emergencia	+++	+++	180.2 \pm 24.7	140.4 \pm 9.7	--	
mitad del periodo	++	++	417.0 \pm 26.6	377.8 \pm 50.4	1.5 \pm 0.2	1.1 \pm 0.2
final del periodo	+	+	514.0 \pm 21.1	560.4 \pm 55.4	3.3 \pm 0.1	2.8 \pm 0.1
Nidificación						
antes de oviposición	+	+	463.7 \pm 16.4	379.7 \pm 28.5	4.2 \pm 0.2	3.1 \pm 0.1
después oviposición	+	+	553.3 \pm 31.1	495.4 \pm 46.9	2.4 \pm 0.2	2.2 \pm 0.1
cuidado al nido *	+	+	-	278.0 \pm 35.5	-	1.0 \pm 0.1
Postnidificación	+++	+++	288.7 \pm 39.4	229.4 \pm 18.9	0.5 \pm 0.1	0.8 \pm 0.2

TABLA 7. Contenido en gránulos de neurosecreción (gns) de las células A de la *pars intercerebralis* (PI), volumen de los *corpora allata* (CA) (media \pm se) y los reservorios glandulares (RG) (media \pm se) durante los principales periodos de la vida imaginal en machos de dos especies de *Canthon*: *C. i. chevrolati* (Cich) y *C. c. cyanellus* (Ccc). *Sólo la segunda especie cuida el nido. Datos tomados de Martínez (1994).

PERIODOS	PI (GNS)		CA (vol. x $10^3 \mu\text{m}^3$)		RG (vol x $10^6 \mu\text{m}^3$)	
	CICH	Ccc	CICH	Ccc	CICH	Ccc
Prenidificación						
emergencia	+++	+++	180.6 \pm 23.8	135.3 \pm 11.0	7.1 \pm 0.9	8.8 \pm 0.8
mitad del periodo	++	++	335.5 \pm 47.1	277.0 \pm 34.4	44.4 \pm 7.1	37.7 \pm 8.9
final del periodo	+	+	544.5 \pm 34.5	509.7 \pm 79.9	491.0 \pm 61.3	330.2 \pm 27.8
Nidificación						
antes de cópula	+	+	308.9 \pm 54.0	292.4 \pm 30.0	594.1 \pm 44.5	487.7 \pm 52.6
después de cópula	+	+	500.8 \pm 62.0	470.5 \pm 43.7	219.7 \pm 35.6	278.7 \pm 15.4
cuidado al nido *	+	+	-	174.2 \pm 7.7	-	303.1 \pm 23.6
Postnidificación	+++	+++	170.6 \pm 25.6	152.8 \pm 9.0	145.4 \pm 45.0	145.9 \pm 23.4

glándulas accesorias están activos durante la formación del nido, y detienen su actividad durante la fase de cuidados al nido, ya que durante esta fase comportamental el macho colabora con la hembra y no se presenta la cópula. Durante el periodo de postnidificación, en los machos de ambas especies, las células A, los *corpura allata* y las glándulas accesorias están inactivos (Martínez 1994) (Tabla 7).

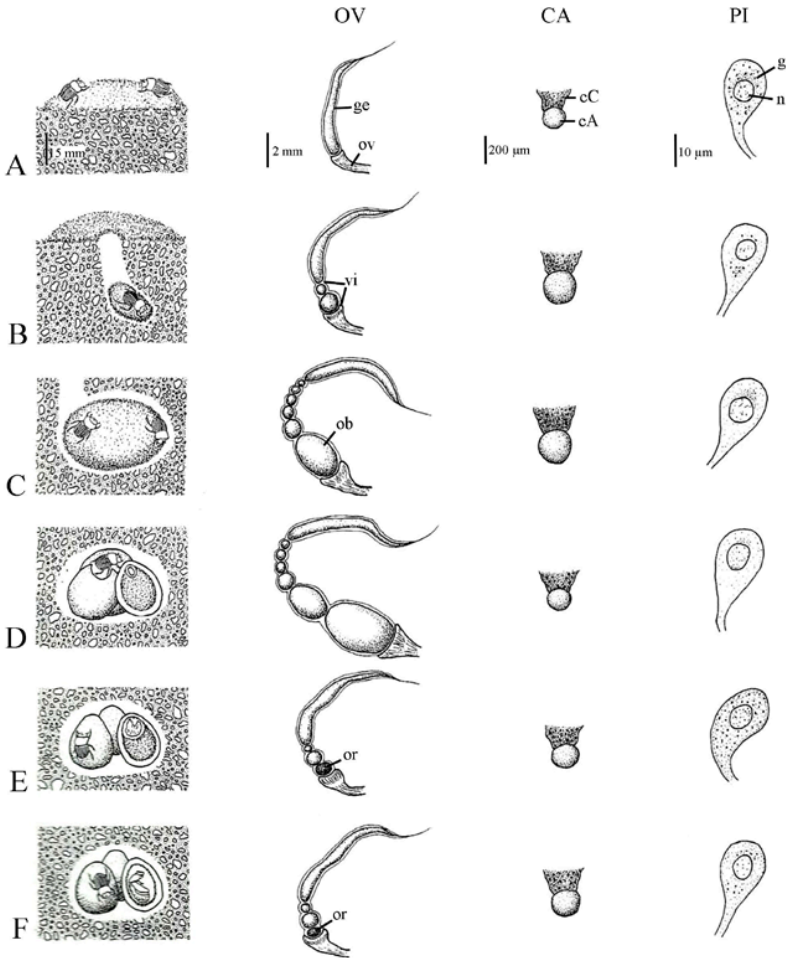


FIGURA 11. Comportamiento de las hembras de *Copris incertus* y modificaciones en el ovario (OV), en los *corpura allata* (CA) y en las células neurosecretoras A de la *pars intercerebralis* (PI). A: a la emergencia. B: a la mitad de la prenidificación. C: al final de la prenidificación. D: durante la elaboración del nido, justo antes la oviposición. E: durante el cuidado al nido, cuando las larvas están en el segundo estadio. F: cuando la hembra cuida pupas. (ge: germario. gn: gránulos de neurosecreción. ob: ovocito basal. or: ovocito en reabsorción. ov: oviducto. vi: vitelario). Esquema tomado de Martínez y Huerta (1997).

En las hembras de *Copris incertus*, que también presentan el comportamiento de cuidado al nido, a cada periodo del comportamiento correspondió una actividad fisiológica característica de los órganos estudiados. Durante la prenidificación, al momento de la emergencia, las células A de la *pars intercerebralis* y los *corpora allata* estuvieron inactivos y el ovario estaba inmaduro. Conforme las células A y los *corpora allata* inician su actividad, el ovario madura. En el periodo de nidificación su actividad es cíclica: las células A, los *corpora allata* y el ovario están activos durante la construcción del nido y están inactivos durante el cuidado del nido. Durante cada fase del cuidado del nido, la inactividad de las células A y de los *corpora allata* está ligada a la reabsorción del ovocito basal (Figura 11), modificaciones que son similares a las observadas en las hembras de *C. c. cyanellus*. En esta especie se estudió detalladamente el cuidado a las bolas nido durante la elaboración de cuatro nidos (Tabla 8). Los datos obtenidos mostraron claramente la inactividad de las células A, de los *corpora allata* y del ovario durante el cuidado a las bolas nido, y comienzan a entrar en actividad cuando la hembra abandona el primer nido para comenzar el siguiente, y así consecutivamente (Martínez y Huerta 1997).

Eurysternus mexicanus presenta un comportamiento reproductor muy particular. A la mitad y al final de la prenidificación, las hembras son inseminadas. Al inicio de la nidificación elaboran de uno a tres nidos provisionales y, posteriormente, hasta dos nidos definitivos. Durante los días iniciales de los nidos provisionales las bolas nido son destruidas y las larvas son consumidas por alguno de los padres, lo que se ha llamado larvicidio. Antes del larvicidio se lleva a cabo otra cópula; cuando el primer nido definitivo se inicia, antes de que comience la construcción de las bolas nido, se presenta otra cópula (Huerta *et al.* 2003). En esta especie también se encontró que la actividad de las células A de la *pars intercerebralis* y los *corpora allata* estuvo relacionada con la actividad del ovario y de las glándulas accesorias en los machos y la cópula. Durante la prenidificación, a la emergencia, las hembras tienen la mayor cantidad de neurosecreción en las células A, los *corpora allata* tienen el menor volumen y no hay ovocitos en el ovario. Después de la primera cópula, las células A han reducido al mínimo la cantidad de neurosecreción, los *corpora allata*, después de haber llegado a un volumen alto lo disminuyen un poco y el ovocito basal casi duplica su tamaño. Al iniciarse la nidificación, las células A contienen el mínimo de neurosecreción, los *corpora allata* adquieren su mayor volumen y el ovocito basal presenta el tamaño de puesta. Cuando se encuentran en el nido provisional y ocurre el larvicidio de larvas del estadio 1, las células A aumentan ligeramente la cantidad de neurosecreción, los *corpora allata* disminuyen su volumen y el ovocito basal, aunque aumenta de tamaño, no tiene el tamaño de puesta. Más tarde, cuando

TABLA 8. Modificaciones en el contenido de gránulos de neurosecreción (GNS) en las células A de la *pars intercerebralis* (PI), el volumen de los *corpora allata* (CA) ($x \pm ds$) y la longitud del ovocito basal (OB) ($x \pm ds$) en las hembras de *Copris incertus* durante el cuidado a los nidos 1 al 4. El número de hembras por grupo varió de 3 a 6. (AT: adultos tenerales. E: embriones. L1: larvas en estadio 1. L2: larvas en estadio 2. L3: larvas en estadio 3. P: pupas. ^Rovocitos en reabsorción). Datos tomados de Martínez y Huerta (1997).

CUIDADO A NIDOS	PI (GNS) (NEUROSECRECIÓN)	CA (vol x 10 ⁴ μm ³)	OB (long mm)
Nido 1			
Cuidando bolas nido con:			
E y L1	+++	340.62 ± 96.65	2.86 ± 0.28
L1 y L2	+++	266.70 ± 99.67	0.94 ± 0.56 ^R
L3	+++	335.80 ± 69.84	0.48 ± 0.18 ^R
P o AT	++	411.40 ± 87.38	0.47 ± 0.16 ^R
Abandono del nido	+	525.40 ± 97.23	0.73 ± 0.17
Nido 2			
Cuidando bolas nido con:			
E y L1	+++	382.01 ± 52.13	2.10 ± 1.27 ^R
P o AT	++	319.87 ± 55.53	0.33 ± 0.09 ^R
Abandono del nido	+	683.77 ± 15.98	0.83 ± 0.14
Nido 3			
Cuidando bolas nido con:			
P o AT	++	370.63 ± 109.40	0.49 ± 0.12 ^R
Abandono del nido	+	643.47 ± 109.03	0.78 ± 0.32
Nido 4			
Cuidado bolas nido con:			
P o AT	++	431.97 ± 158.30	0.55 ± 0.21 ^R
Abandono del nido	+++	264.83 ± 69.55	-

el larvicidio es de larvas del estadio 2 y 3, las células A tienen la mínima cantidad de neurosecreción, los *corpora allata* disminuyen a la mitad de su volumen y el ovocito basal es más pequeño. Al inicio del cuidado al nido definitivo, las células A tienen el mínimo de neurosecreción, los *corpora allata* presentan un volumen alto y el ovocito es pequeño. Al final del cuidado al nido, las células A tienen más gránulos de neurosecreción, los *corpora allata* disminuyen su volumen y el ovocito basal es muy pequeño (Huerta y Martínez 2008) (Tabla 9).

TABLA 9. Concentración de los gránulos de neurosecreción (GNS) de las células A del *pars intercerebralis* (PI), del volumen de los *corpora allata* (CA) (media \pm se) y longitud del ovocito basal (OB) (media \pm se), en las hembras de *Eurysternus mexicanus* durante los principales comportamientos que se presentan durante la prenidificación y la nidificación. El número de hembras analizadas por comportamiento varió entre 5 y 10. (*espermátforo en la vagina; **ovocitos maduros). Datos tomados de Huerta y Martínez (2008).

PERIODOS Y COMPORTAMIENTOS	PI (GNS)	CA (vol x $10^3 \mu\text{m}^3$)	OB (long mm)
Prenidificación			
a la emergencia	+++	439 \pm 56	-
antes de cópula	++	555.2 \pm 27	0.55 \pm 0.04
recién copulada*	++	1236.3 \pm 130	0.67 \pm 0.06
antes de nidificación	+	1027 \pm 53	1.07 \pm 0.06
F _(5, 31)		19.70	44.33
valor-P		<0.01	<0.01
Nidificación			
pre-oviposición en nido provisional	+	1598 \pm 116	1.76 \pm 0.21**
larvicidio* de L1	++	1231.4 \pm 68.6	1.72 \pm 0.4
larvicidio* de L2 y L3	+	630.25 \pm 65.6	1.04 \pm 0.32
en cuidado definitivo del nido			
cuidado temprano	+	1233 \pm 172	1.3 \pm 0.37
cuidado tardío	++	1063 \pm 457	0.77 \pm 0.08
F _(5, 27)		5.45	4.76
valor-P		<0.01	<0.01

TABLA 10. Variaciones en la concentración de los gránulos de neurosecreción (GNS) de las células A del *pars intercerebralis* (PI), del volumen de los *corpora allata* (CA) (media \pm se) y del volumen de los reservorios glandulares (RG) (media \pm se), en los machos de *Eurysternus mexicanus* durante los principales comportamientos que se presentan en los periodos de prenidificación y nidificación. El número de machos analizados por comportamiento varió entre 2 y 10. Datos tomados de Huerta y Martínez (2008).

PERIODOS Y COMPORTAMIENTOS	PI (GNS)	CA (vol x $10^3\mu\text{m}^3$)	RG (vol x $10^6\mu\text{m}^3$)
Prenidificación			
a la emergencia	+++	580.56 \pm 24.37	30.4 \pm 4.5
antes de copular	+	596.22 \pm 54.2	440.57 \pm 87.66
después de copular	++	1128.22 \pm 146.67	321.6 \pm 44.2
antes de nidificar	+	857.54 \pm 75	495.5 \pm 83
F _(3, 22)		5.64	10.85
valor-P		<0.01	<0.01
Nidificación			
En nido provisional			
después de cópula	++	1023 \pm 50	282.5 \pm 66

Los machos de *E. mexicanus* a la emergencia, de manera semejante a las hembras, presentaron la cantidad máxima de neurosecreción en las células A y los *corpora allata* y los reservorios de las glándulas accesorias su mínimo volumen. Antes de la cópula, las células A contuvieron la cantidad mínima de neurosecreción, los *corpora allata* mantuvieron el volumen casi igual y los reservorios glandulares tuvieron un volumen muy alto. Después de la cópula, las neurosecreciones de las células A aumentaron, el volumen de los *corpora allata* aumentó casi al doble y el volumen de los reservorios glandulares disminuyó casi a la mitad. Al final del periodo de prenidificación, antes de que los machos copularan nuevamente, la cantidad de neurosecreciones en las células A fue la mínima, los *corpora allata* y los reservorios glandulares presentaron el volumen máximo. Durante la nidificación, cuando se encontraban en el primer nido provisional, después de la cópula se observaron valores semejantes de neurosecreción en las células A, en los *corpora allata* y en los reservorios glandulares, a como se observaron en la primera cópula durante la prenidificación. Cuando se estableció el nido definitivo, el macho abandonó el nido antes de que la hembra terminara de elaborar las bolas nido. Los factores relacionados con el larvicidio no fueron determinados (Huerta y Martínez 2008) (Tabla 10).

Los resultados encontrados en estas especies de Scarabaeinae apoyan el hecho de que las neurosecreciones de las células A de la *pars intercerebralis* y los *corpora allata* regulan la reproducción. En las hembras regulan la vitelogenénesis, la oviposición, la nidificación y el cuidado al nido, y en los machos regulan la cópula y la síntesis de las secreciones que formarán el espermatóforo, como se conoce en especies de otros grupos de insectos (Engelmann 1970, Raabe 1986, Klowden 2013).

En otras cuatro especies de Scarabaeinae (López-Guerrero 1984, 1995) y en una especie de Geotrupidae (López-Guerrero 1982) se estudió someramente la relación entre el estado del ovario y la *pars intercerebralis* durante la nidificación. De la misma manera se estudiaron los machos en una especie de Geotrupidae (López-Guerrero 1987). En estos estudios se concluyó que la *pars intercerebralis* está involucrada en el desarrollo del folículo ovárico y del testículo. Pero no se especificó cuál tipo de células neurosecretoras de la *pars intercerebralis* fueron observadas ni se incluyeron análisis de los *corpora allata*.

g. Los factores ambientales, neurohormonas y hormonas durante la reproducción

Los factores ambientales más importantes que intervienen en la regulación de la reproducción son la temperatura, la humedad, el fotoperiodo, el alimento, así como las condiciones estacionales y nutricionales, y otros más que se mencionaron en el apartado anterior. Estos factores son fundamentales para que los ovocitos maduren, para que se presente el apareamiento, y para que la progenie sobreviva y emerja en el lugar y tiempo correcto. Dichos factores son percibidos por numerosos receptores sensoriales que por vía neuronal llegan al cerebro, el que responde sintetizando y regulando la producción de las neurohormonas y la síntesis de dos grupos de hormonas muy importantes fisiológicamente, las hormonas juveniles y los ecdisteroides (Raabe 1986, Klowden 2013).

Los factores internos que intervienen son, el estado nutricional, la actividad del cuerpo graso y el estado de desarrollo de los ovocitos. Además, las diferentes etapas reproductivas obviamente dependen del apareamiento, el cual permite la fertilización de los ovocitos por los espermatozoides, desencadena el desarrollo del ovocito, la oviposición, y permite la transmisión de péptidos activos del espermatóforo elaborado por el macho y depositado en la hembra durante la cópula (Capítulo 4). Por otro lado, en el ovario los huevos que no fueron ovipositados efectúan un proceso de retroalimentación para detener la maduración de los ovocitos. Lo que más se ha estudiado es la regulación de la vitelogenénesis, y lo menos estudiado incluye las primeras etapas del desarrollo ovárico y la espermatogénesis (Raabe 1986, Klowden 2013).

Sobre la regulación endocrina de la reproducción, en los machos se sabe relativamente poco. En insectos de corta vida que no pueden alimentarse como adultos, la espermatogénesis ocurre durante la etapa larval y la pupal, y en los machos más longevos la espermatogénesis continúa a lo largo de la vida adulta. Debido a las condiciones hormonales tan diferentes que existen durante los periodos preimaginal e imaginal, no se ha podido hacer un esquema general para la regulación de la espermatogénesis. Por lo que se ha sugerido que la espermatogénesis de los insectos puede ser simplemente un proceso secuencial de diferenciación que es completamente independiente de hormonas. Sin embargo, se conoce que los testículos de varios lepidópteros producen ecdisteroides al final del último estadio larvario y durante el desarrollo pupal y el imaginal. En dichas especies los testículos son inducidos a sintetizar los ecdisteroides cuando son estimulados por una ecdisiotropina producida por las células neurosecretoras de la *pars intercerebralis*, neurohormona que parece ser específica para actuar en los testículos, que es diferente a la hormona prototorácica que estimula las glándulas protorácicas durante las etapas larvales y pupales (Happ 1992, Klowden 2013).

Por otro lado, debe considerarse que debido a la enorme variabilidad ecológica, morfológica y fisiológica que existe entre las especies de insectos, no es de sorprender que tal variabilidad y complejidad se presente también en los sistemas que regulan la reproducción; el mecanismo de regulación de los principales procesos reproductivos no sigue el mismo patrón de una especie a otra. Asimismo, las hormonas juveniles y las esteroideas juegan el papel más importante en los diferentes procesos reproductivos, pero según los datos existentes parece que las hormonas juveniles desencadenan principalmente el funcionamiento de los órganos involucrados en la reproducción, mientras que la ecdisona está más ligada a la morfogénesis de ellos (Raabe 1986, Klowden 2013) (Figura 12).

Sin embargo, se puede hacer un esquema general de la regulación de los procesos más importantes que ocurren durante reproducción en las hembras y los machos. Los factores ambientales percibidos por las sensilas cuticulares se integran en el cerebro mediante transmisiones neuronales, quien libera neurotransmisores que inducen la síntesis de neurohormonas. Estas últimas inducen la síntesis de hormonas juveniles por los *corpora allata*.

En las hembras, las hormonas juveniles inducen la síntesis de previtelogeninas en el cuerpo graso, órgano que controla el metabolismo general de los insectos, además inducen la síntesis de vitelo durante la vitelogénesis y la síntesis de secreciones en las glándulas accesorias, en las especies que existen. En los machos inducen la síntesis de las presecretiones en el cuerpo graso y de las secreciones en las glándulas accesorias. En ambos sexos las

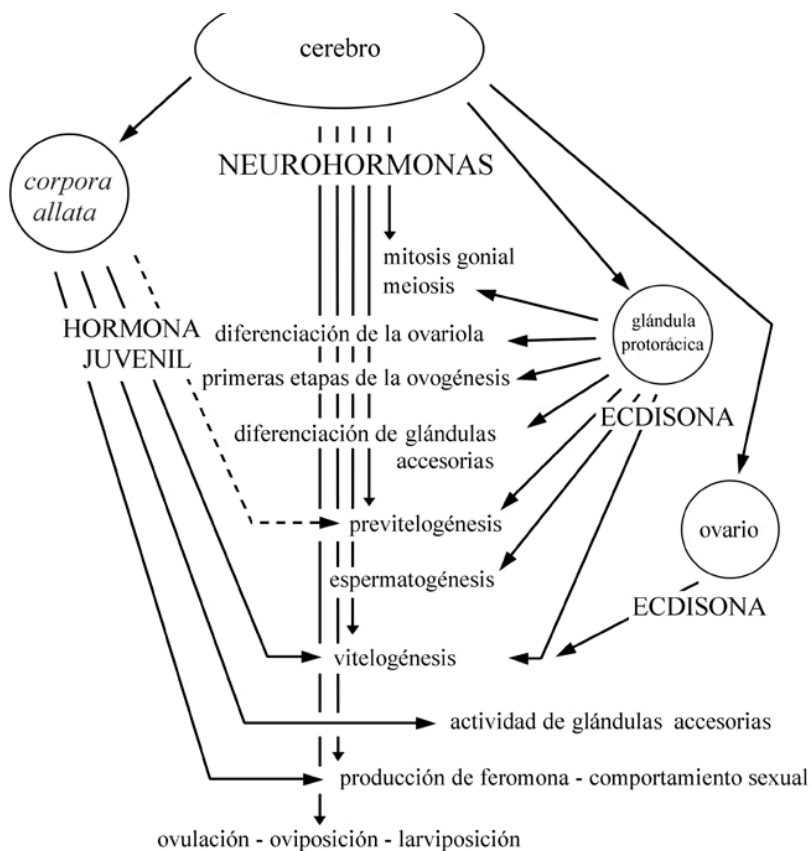


FIGURA 12. Esquema de la regulación endocrina de los principales procesos reproductivos en insectos. Tomado de Raabe (1986). No se señalan los mecanismos hormonales de retroalimentación.

hormonas juveniles actúan sobre las glándulas tegumentarias para sintetizar las feromonas, y las neurohormonas de la *pars intercerebralis* y las hormonas juveniles regulan el comportamiento reproductor (Figura 13). Recientemente se ha demostrado el papel que tienen varios neurotransmisores en la regulación del comportamiento reproductor de hembras y machos de *Digitontophagus gazella* (Pandya *et al.* 2022).

3. CONCLUSIONES

En los adultos de Scarabaeinae, como en otros insectos, la reproducción está regulada por diversos factores ambientales, que después de ser integrados

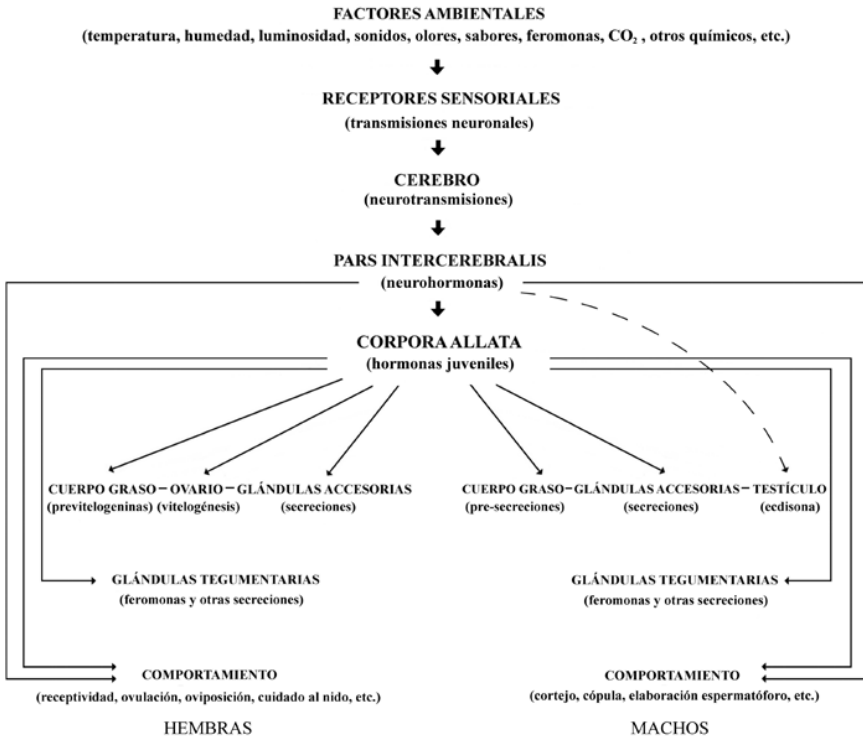


Figura 13. Esquema mostrando la regulación ambiental y fisiológica de la reproducción en hembras y machos de insectos. No se muestran los procesos de retroalimentación. Elaboró: I. Martínez M.

por el cerebro inducen la síntesis y liberación de neurohormonas por la *pars intercerebralis*, y la síntesis y liberación de las hormonas juveniles por los *corpora allata*. En las hembras las hormonas juveniles inducen la síntesis de previtelogeninas en el cuerpo graso y la vitelogénesis en los ovocitos, así como la oviposición. En los machos desencadenan la síntesis de secreciones de las glándulas accesorias que formarán la mayor parte del espermatóforo. La espermatogénesis es inducida por las neurohormonas durante la vida pre-imaginal y por el testículo en los adultos.

Las neurohormonas y las hormonas juveniles tienen un papel muy importante en el despliegue de los comportamientos de receptividad, ovulación, oviposición y cuidados al nido en las hembras, y en el cortejo, la cópula y la formación del espermatóforo en los machos.

La endocrinología ligada al comportamiento reproductor en los escarabajos estercoleros es un área del conocimiento no explorada.

Bibliografía

- Addo-Bediako, A., Chown, S. L. & Gaston, K. J. 2000. Thermal tolerance, climatic variability and latitude. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 267, 739-745.
- Ahrens, D., Schwarzer, J. & Vogler, A. P. 2014. The evolution of scarab beetles tracks the sequential rise of angiosperms and mammals. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 281 (1791), 20141470. DOI: 10.1098/rspb.2014.1470.
- Aii, T., Yonaga, M. & Tanaka, H. 1980. Changes in headspace volatiles of feed in digestive tracts of cattle. *Journal of Japanese Society of Grassland Science*, 26, 223-230.
- Amore, V., Hernández, M. I. M., Carrascal, L. M. & Lobo, J. M. 2017. Exoskeleton may influence the internal body temperatures of Neotropical dung beetles (Col. Scarabaeinae). *PeerJ*, 5, e3349.
- Anduaga, S., Halffter, G. & Huerta, C. 1987. Adaptaciones ecológicas de la reproducción en *Copris* (Coleoptera: Scarabaeidae: Scarabaeinae). *Bollettino del Museo Regionale di Scienze Naturali-Torino*, 5(1), 45-65.
- Anduaga, S. & Halffter, G. 1991. Escarabajos asociados a madrigueras de roedores (Coleoptera: Scarabaeidae, Scarabaeinae). *Folia Entomológica Mexicana*, 81, 185-197.
- Arellano, L., Castillo-Guevara, C., Huerta, C., Germán-García, A. & Lara, C. 2015. Effect of using different types of animal dung for feeding and nesting by the dung beetle *Onthophagus lecontei* (Coleoptera: Scarabaeinae). *Canadian Journal of Zoology*, 93, 337-343. DOI: 10.1139/cjz-2014-0226.
- Arnould, C., Malosse, C., Signoret, J.-P. & Descoings, C. 1998. Which chemical constituents from dog faeces are involved in its food repellent effect in sheep? *Journal of Chemical Ecology*, 24, 559-575.
- Arriaga-Jiménez, A. 2015. *Distribution des coléoptères coprophages (Scarabaeinae, Geotrupinae et Aphodiinae) dans les hautes montagnes de la Zone de Transition Mexicaine: analyse écologique et biogéographique*. Thèse doctorale, Biologie animale, Université Paul Valéry Montpellier III. France. 292 pp. <https://tel.archives-ouvertes.fr/tel-01231005>.
- Aschenborn, H. H., Loughnan, M. L. & Edwards, P. B. 1989. A simple assay to determine the nutritional suitability of cattle dung for coprophagous beetles. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, 53, 73-79. DOI: 10.1111/j.1570-7458.1989.tb01287.x.
- Bang, H. S., Kwon, O. S., Hwang, S. J. & Mah, Y. I. 2004. Developmental biology and phenology of a Korean native dung beetle, *Copris ochus* (Motschulsky) (Coleoptera: Scarabaeidae). *The Coleopterists Bulletin*, 58(4), 522-533.
- Bang, H. S., Huerta, C., Na, Y. E., Han, M. S. & Lee, J. H. 2008. Reproductive development and seasonal activity of two Korean native Coprini species (Coleoptera: Scarabaeidae). *Journal of Asia-Pacific Entomology*, 11(4), 195-199.
- Barretto, J., Cruz, M. & Escobar F. 2021. Annual reproductive phenology of the coprophagous beetle *Dichotomius satanas* (Coleoptera: Scarabaeidae,

- Scarabaeinae) of the cloud forest in eastern Mexico. *The Canadian Entomologist*, 153 (2), 157-171. DOI: 10.4039/tce.2020.75.
- Barretto, J. W., Cultid-Medina, C. A. & Escobar, F. 2019. Annual abundance and population structure of two dung beetle species in a human-modified landscape. *Insects*, 10, 2. DOI: 10.3390/insects10010002.
- Bartholomew, G. A. & Heinrich, B. 1978. Endothermy in African dung beetles during flight, ball making, and ball rolling. *Journal of Experimental Biology*, 73, 65-83.
- Benítez, J. & Martínez, M. I. 1982. Anatomía e histología del aparato reproductor masculino y neurosecreción en *Onthophagus gazella* (Fabricio) y *Canthon cyanellus cyanellus* LeConte (Coleoptera, Scarabaeinae). *Actas VIII Congreso Latinoamericano de Zoología*. Mérida Venezuela, 2, 1049-1060.
- Bennett, J. M., Sunday, J., Calosi, P., Villalobos, F., Martínez, B., Molina-Venegas, R., Araújo, M. B., Algar, A. C., Clusella-Trullas, S., Hawkins, B. A., Keith, S. A., Kühn, I., Rahbek, C., Rodríguez, L., Singer, A., Morales-Castilla, I. & Olalla-Tárraga, M. A. 2021. The evolution of critical thermal limits of life on Earth. *Nature Communications*, 12, 1198. DOI: 10.1038/s41467-021-21263-8.
- Bern, H. A. & Hagadorn, T. R. 1965. Neurosecretion. Pp. 353-368. In: Bullock, T. H. & Horridge, G. A. (Eds.). *Structure and function in the nervous systems of Invertebrates*. Freeman. San Francisco, California, EUA.
- Bernal, J. L., Del Nozal, M. J., Salas, M., Galante, E. & Lumaret, J.-P. 1994. HPLC determination of residual ivermectin in cattle dung following subcutaneous injection. *Journal of Liquid Chromatography*, 17(11), 2429-2444.
- Bicudo, J. R., Schmidt, D. R., Powers, W., Zahn, J. A., Tengman, C. L., Clanton, C. J. & Jacobson, L. D. 2002. Odor and voc emissions from swine manure storages. *Proceedings of the Water Environment Federation, Odors and Toxic Air Emissions*, 5, 123-135. DOI: 10.2175/19386470278514.
- Blume, R. R. & Aga, A. 1976. *Phanaeus difformis* LeConte (Coleoptera: Scarabaeidae): Clarification of published descriptions, notes on biology, and distribution in Texas. *The Coleopterists Bulletin*, 30, 199-206.
- Blume, R. R. & Aga, A. 1978. Observations on ecological and phylogenetic relationships of *Phanaeus difformis* LeConte and *Phanaeus vindex* MacLeay (Coleoptera: Scarabaeidae) in North America. *Southwestern Entomologist*, 3, 113-120.
- Bohacz, C., Harrison, J. du G. & Ahrens, D. 2020. Comparative morphology of antennal surface structures in pleurostict scarab beetles (Coleoptera). *Zoomorphology*, 139, 327-346. DOI: 10.1007/s00435-020-00495-0.
- Burger, B. V. & Petersen, W. G. B. 1991. Semiochemicals of the Scarabaeinae, III: Identification of the attractant for the dung beetle *Pachylomerus femoralis* in the fruit of the spineless monkey orange tree, *Strychnos madagascariensis*. *Zeitschrift für Naturforschung C*, 46(11-12), 1075-1079.
- Burger, B. V., Petersen, W. G. B., Ewig, B. T., Neuhaus, J., Tribe, G. D., Spies, H. S. C. & Burger, W. J. G. 2008. Semiochemicals of the Scarabaeinae: VIII. Identification of active constituents of the abdominal sex-attracting secretion of the male dung beetle, *Kheper bonellii*, using gas chromatography with flame ionization and electroantennographic detection in parallel. *Journal of Chromatography A*, 1186, 245-253.

- Brussaard, L. 1983. Reproductive behaviour and development of the dung beetle *Typhaeus typhoeus* (Coleoptera, Geotrupidae). *Tijdschrift voor Entomologie*, 126, 203-231.
- Cabrero-Sañudo, F. J., Martínez, M. I. & Trotta-Moreu, N. 2007. Phenology, reproductive cycles, and species composition of a dung beetle community (Coleoptera: Scarabaeoidea) from a high mountain pasture system on the Sierra Madre Oriental (Veracruz, Mexico). *Proceedings of the Entomological Society of Washington*, 109(4), 813-828.
- Cambefort, Y. 1991. Dung beetles in tropical savannas. Pp. 156-178. In: Hanski, I. & Cambefort, Y. (Eds.). *Dung Beetle Ecology*. Princeton University Press. Princeton, Nueva Jersey, EUA.
- Cambefort, Y. & Hanski, I. 1991. Dung Beetle Population Biology. Pp. 36-50. In: Hanski, I. & Cambefort, Y. (Eds.). *Dung Beetle Ecology*. Princeton University Press. Princeton, Nueva Jersey, EUA.
- Carrascal, L. M., Jiménez-Ruiz, Y. & Lobo, J. M. 2017. Beetle exoskeleton may facilitate body heat acting differentially across the electromagnetic spectrum. *Physiological and Biochemical Zoology*, 90, 338-347.
- Caussanel, C. 1975. Cycles reproducteurs de la femelle de *Labidura riparia* (Insecte, Dermaptère) et leurs contrôles neuroendocrines. Thèse de doctorat ès Sciences, Université Paris VI. Paris, Francia. 127 pp.
- Caveney, S., Scholtz, C. H. & McIntyre, P. 1995. Patterns of daily flight activity in onitine dung beetles (Scarabaeinae: Onitini). *Oecologia (Heidelb.)*, 103, 444-452.
- Chapman, T. A. 1869. *Aphodius porcus*, a cuckoo parasite on *Geotrupes stercorarius*. *Entomologist's Monthly Magazine*, 5, 273-276.
- Chapman, R. F. 1998. *The insects. Structure and function*. Cambridge University Press. Cambridge, Reino Unido. 770 pp.
- Chown, S. L. & Davis, A. L. 2003. Discontinuous gas exchange and the significance of respiratory water loss in scarabaeinae beetles. *Journal of Experimental Biology*, 206, 3547-3556.
- Christensen, C. M. & Dobson, R. C. 1976. Biological and ecological studies on *Aphodius distinctus* (Müller) (Coleoptera: Scarabaeidae). *American Midland Naturalist*, 3, 242-249.
- Christensen, C. M. & Dobson, R. C. 1977. Biological studies of *Aphodius fimetarius* (L.) (Coleoptera: Scarabaeidae). *Journal of Kansas Entomological Society*, 50, 129-134.
- Conover, D., Dubeux, J. & Martini, X. 2019. Phenology, distribution, and diversity of dung beetles (Coleoptera: Scarabaeidae) in North Florida's pastures and forests. *Environmental Entomology*, 48(4), 847-855. DOI: 10.1093/ee/nvz068.
- Córdoba-Aguilar, A., González-Tokman, D. & González-Santoyo, I. 2018. *Insect behavior: from mechanisms to ecological and evolutionary consequences*. Oxford University Press. Oxford, Reino Unido. 397 pp.
- Correa, M. A. C., Puker, A., Korasaki, V. & Gimenes de Oliveira, N. 2013. Dung beetles (Coleoptera, Scarabaeinae) attracted to sheep dung in exotic pastures. *Revista Brasileira de Entomologia*, 57(1), 113-116. DOI: 10.1590/S0085-56262013000100017.
- Crovetti, A. 1971. Contributi alla conoscenza dei Coleotteri Scarabeoidei. V. Ricerche eco-etologiche su *Typhoeus (Chelotrupes) hiostius* Gené (Coleoptera,

- Geotrupidae). *Studi sassaresi. Annali della Facoltà di Agraria dell'Università di Sassari*, 19, 3-71.
- Crowson, R. A. 1981. *The biology of the Coleoptera*. Academic Press. Londres, Reino Unido. 802 pp. DOI: 10.1016/C2013-0-07304-5.
- Cruz, R. M., Martínez, M. I. & Alvarado, M. O. 2002. Population and reproductive features of *Aphodius (Trichaphodius) opisthius* Bates and *Cephalocyclus hogei* Bates (Coleoptera, Aphodiidae: Aphodiinae). *The Coleopterists Bulletin*, 56(2), 221-235.
- Cuesta, E. & Lobo, J. M. 2019. Visible and near-infrared radiation may be transmitted or absorbed differently by beetle elytra according to habitat preference. *PeerJ*, 31788360.
- Da Silva, P. G., Vaz-de Melo, F. Z. & Di Mare, R. A. 2013. Diversity and seasonality of Scarabaeinae (Coleoptera: Scarabaeidae) in forest fragments in Santa Maria, Rio Grande do Sul, Brazil. *Anais da Academia Brasileira de Ciências*, 85(2), 679-697.
- Dacke, M., Baird, E., el Jundi, B., Warrant, E. J. & Byrne, M. 2021. How dung beetles steer straight. *Annual Review of Entomology*, 66, 243-256. DOI: 10.1146/annurev-ento-042020-102149.
- Dacke, M., Nordström, P. & Scholtz, C. H. 2003. Twilight orientation to polarised light in the crepuscular dung beetle *Scarabaeus zambesianus*. *Journal of Experimental Biology*, 206, 1535-1545.
- Davis, A. L. V. 1987. Geographical distribution of dung beetles (Coleoptera: Scarabaeidae) and their seasonal activity in south-western Cape Province. *Journal of the Entomological Society of Southern Africa*, 50, 275-285.
- Davis, A. L. V. 1996. Seasonal dung beetle activity and dung dispersal in selected South African habitats: implications for pasture improvement in Australia. *Agriculture, Ecosystems and Environment*, 58, 157-169.
- de Castro-Arrazola, I., Andrew, N. R., Berg, M. P., Curtsdotter, A., Lumaret, J.-P., Menéndez, R., Moretti, M., Nervo, B., Nichols, E. S., Sánchez-Piñero, F., Santos, A. M. C., Sheldon, K. S., Slade, E. M. & Hortal, J. 2022. A trait-based framework for dung beetle functional ecology. *Journal of Animal Ecology*, in press.
- De Graef, F. & Desière, M. 1984. Écologie des Coléoptères coprophiles en prairie permanente paturée. III. Dynamique et phénologie des guildes d'Hydrophilidae, de Scarabaeidae et de Geotrupidae. *Bulletin de la Société Royale des Sciences de Liège*, 53(3-4), 158-172.
- Dellacasa, G., Bordat, P. & Dellacasa, M. 2001. A revisional essay of world genus-group taxa of Aphodiinae (Coleoptera Aphodiidae). *Memorie della Società Entomologica Italiana*, 79, 1-482.
- Dethier, V. G. & Chadwick, L. E. 1948. Chemoreception in insects. *Physiological Reviews*, 28, 220-254.
- Dormont, L., Epinat, G. & Lumaret, J.-P. 2004. Trophic preferences mediated by olfactory cues in dung beetles colonizing cattle and horse dung. *Environmental Entomology*, 33, 370-377.
- Dormont, L., Jay-Robert, P., Bessière, J.-M., Rapior, S. & Lumaret, J.-P. 2010. Innate olfactory preferences in dung beetles. *Journal of Experimental Biology*, 213(18), 3177-3186. DOI: 10.1242/jeb.040964.

- Dormont, L., Rapior, S., McKey, D. & Lumaret, J.-P. 2007. Influence of dung volatiles on the process of resource selection by coprophagous beetles. *Chemoecology*, 17(1), 23-30.
- Du, G., Ng, C.-S. & Prestwich, G. D. 1994. Odorant binding by a pheromone binding protein: Active site mapping by photoaffinity labeling. *Biochemistry*, 33(16), 4812-4819. DOI: 10.1021/bi00182a009.
- Duncan, F. D. & Byrne, M. J. 2000. Discontinuous gas exchange in dung beetles: patterns and ecological implications. *Oecologia*, 122, 452-458.
- Duncan, F. D. & Byrne, M. J. 2005. The role of the mesothoracic spiracles in respiration in flighted and flightless dung beetles. *Journal of Experimental Biology*, 208, 907-914.
- Edmonds, D. 1974. Internal anatomy of *Coprophanaeus lancifer* (L.) (Coleoptera: Scarabaeidae). *International Journal of Morphology & Embryology*, 3(2), 257-272.
- Edmonds, W. D. 1994. Revision of *Phanaeus* MacLeay, a New World genus of Scarabaeinae dung beetles (Coleoptera: Scarabaeidae, Scarabaeinae). *Natural History Museum of Los Angeles County, Contributions in Science*, 443, 1-105.
- Edwards, P. B. 1986a. Development and larval diapause in the southern African dung beetle *Onitis caffer* Boheman (Coleoptera: Scarabaeidae). *Bulletin of Entomological Research*, 76, 109-117.
- Edwards, P. B. 1986b. Phenology and field biology of the dung beetle *Onitis caffer* Boheman (Coleoptera: Scarabaeidae) in southern Africa. *Bulletin of Entomological Research*, 76, 433-446.
- Eilers, E. J., Talarico, G., Hansson, B. S., Hilker, M. & Reinecke, A. 2012. Sensing the underground-ultrastructure and function of sensory organs in root-feeding *Melolontha melolontha* (Coleoptera: Scarabaeinae) larvae. *PLoS ONE*, 7(7), e41357.
- El Jundi, B., Foster, J. J., Byrne, M. J., Baird, E. & Dacke, M. 2015. Spectral information as an orientation cue in dung beetles. *Biology Letters*, 11, 20150656.
- Engelmann, F. 1970. *The physiology of insect reproduction*. Pergamon Press. Oxford, United Kingdom. 307 pp.
- Fabre, J.-H. 1897. *Souvenirs entomologiques*. V. Librairie Delagrave, Paris.
- Favila, M. E. 1993. Some ecological factors affecting the life-style of *Canthon cyanellus cyanellus* (Coleoptera Scarabaeidae): an experimental approach. *Ethology Ecology and Evolution*, 5, 319-328.
- Fincher, G. T. 1973. Nidification and reproduction of *Phanaeus* spp. in three textural classes of soil (Coleoptera: Scarabaeidae). *The Coleopterists Bulletin*, 27(1), 33-37.
- Fincher, G. T. & Hunter III, J. S. 1989. Overwintering studies on *Onthophagus gazella* (F.) and *Onthophagus bonasus* (F.) in two different textural classes of soil in East-central Texas. *Southwestern Entomologist*, 14(2), 133-138.
- Fincher, G. T., Stewart, T. B. & Davis, R. 1970. Attraction of coprophagous beetles to faeces of various animals. *Journal of Parasitology*, 56, 378-383.
- Finn, J. A. & Gittings, T. 2003. A review of competition in north temperate dung beetle communities. *Ecological Entomology*, 28(1), 1-13. DOI: 10.1046/j.1365-2311.2002.00487.x.

- Floate, K. D. 1998. Does a repellent effect contribute to reduced levels of insect activity in dung from cattle treated with ivermectin? *Bulletin of Entomological Research*, 88(3), 291-297.
- Floate, K. D. 2007. Endectocide residues affect insect attraction to dung from treated cattle: implications for toxicity tests. *Medical and Veterinary Entomology*, 21, 312-322.
- Floate, K., Watson, D., Weiss, R. & Olfert, O. 2017. Bioclimatic analyses for the distributions of *Onthophagus nuchicornis*, *Onthophagus taurus*, and *Digitonthophagus gazella* (Coleoptera: Scarabaeidae) in North America. *The Canadian Entomologist*, 149(4), 504-524. DOI: 10.4039/tce.2017.20.
- Flota-Bañuelos, C., López-Collado, J. Vargas-Mendoza, M., Fajersson, P., González-Hernández, H. & Martínez, M. I. 2012. Efecto de la ivermectina en la dinámica espacio-temporal de escarabajos estercoleros en Veracruz, México. *Tropical and Subtropical Agroecosystems*, 15, 227-239.
- Frank, K., Krell, F.-T., Slade, E. M., Raine, E. H., Chiew, L. Y., Schmitt, T., Vairappan, C. S., Walter, P. & Blüthgen, N. 2018. Global dung webs: high trophic generalism of dung beetles along the latitudinal diversity gradient. *Ecology Letters*, 21, 1229-1236.
- Frantsevich, L. I., Mokrushov, P. A. & Zolotov, V. V. 1975. Astroorientation of *Lethrus apterus* Laxm. (Coleoptera, Scarabaeidae). *Zurnal Obshei Biologii*, 36(1), 61-65 [en ruso].
- Fremlin, M. & Darby, M. 2010. Seasonal activity of *Typhaeus typhoeus* (Linnaeus) (Geotrupidae). *The Coleopterist*, 19(3), 155-164.
- Gainer, H. 2020. Neurosecretion: a historical overview. Pp. 1-16. In: Lemos, J. R. & Dayanithi, G. (Eds.). *Neurosecretion: Secretory Mechanisms. Masterclass in Neuroendocrinology 8*. Springer Nature. Switzerland. DOI: 10.1007/978-3-030-22989-4_1.
- García-Roa, R., García-González, F., Noble, D. W. A. & Carazo, P. 2020. Temperature as a modulator of sexual selection. *Biological Reviews*, 95(6), 1607-1629. DOI: 10.1111/brv.12632.
- Galante, E. 1990. La larve d'*Aphodius (Nobius) bonnairei* Reitter, 1892 et données sur sa biologie (Coleoptera, Scarabaeoidea, Aphodiidae). *Nouvelle Revue d'Entomologie, (nouvelle série)*, 7(3), 283-288.
- Gallardo de la Torre, P., León-López, S. & Cárdenas-Talaverón, A. M. 2002. Datos sobre la biología de *Typhaeus momus* (Olivier, 1789) (Coleoptera, Scarabaeoidea) en el Parque Nacional de Doñana. *Boletín de Sociedad Entomológica Aragonesa*, 31, 115-120.
- Giller, P. S. & Doube, B. M. 1989. Experimental analysis of inter and intraspecific competition in dung beetle communities. *Journal of Animal Ecology*, 58, 129-142.
- Gittings, T. 1994. The community ecology of *Aphodius* dung beetles. Ph. D. thesis, National University of Ireland. Irlanda. 323 pp. DOI: 10.13140/RG.2.2.23796.55685.
- Gittings, T. & Giller, P. S. 1997. Life history traits and resource utilization in an assemblage of north temperate *Aphodius* dung beetles (Coleoptera: Scarabaeidae). *Ecography*, 20(1), 55-66.
- González-González, A., Rubio-Meléndez, M. E., Ballesteros, G. I., Ramírez, C. C. & Palma-Millanao, R. 2019. Sex and tissue-specific expression of odorant-

- binding proteins and chemosensory proteins in adults of the scarab beetle *Hylamorpha elegans* (Burmeister) (Coleoptera: Scarabaeidae). *PeerJ*, 7, e7054. DOI: 10.7717/peerj.7054.
- González-Vainer, P. & Baruffaldi, L. 2006. Nesting behavior and life cycle of *Uroxys terminalis* Waterhouse 1891 (Coleoptera: Scarabaeidae) under laboratory conditions. *The Coleopterists Bulletin*, 60(4), 307-311.
- González-Vainer, P. & Morelli, E. 1998. Estados preimaginales, nidificación y fenología de *Canthidium* (E.) *moestum* Harold, 1867 (Coleoptera, Scarabaeidae, Coprini). *Acta Zoológica Mexicana (n.s.)*, 73, 155-165.
- González-Vainer, P. & Morelli, E. 1999. Phenology and biology of the dung beetle *Onthophagus hirculus* Mannerheim (Coleoptera: Scarabaeidae). *The Coleopterists Bulletin*, 53 (4), 303-309.
- Gordon, R. D. 1983. Studies on the genus *Aphodius* of the United States and Canada (Coleoptera: Scarabaeidae). VII. Food and habitat; distribution; key to eastern species. *Proceedings of the Entomological Society of Washington*, 85(4), 633-652.
- Gotcha, N., Machekano, H., Cuthbert, R. N. & Nyamukondiwa, C. 2019. Heat tolerance may determine activity time in coprophagic beetle species (Coleoptera: Scarabaeidae). *Insect Science*, 28(4), 1076-1086. DOI: 10.1111/1744-7917.12844.
- Gotcha, N., Machekano, H., Cuthbert, R. N. & Nyamukondiwa, C. 2021. Low-temperature tolerance in coprophagic beetle species (Coleoptera: Scarabaeidae): implications for ecological services. *Ecological Entomology*, 46(5), 1101-1112. DOI: 10.1111/een.13054.
- Hafez, M. 1939. The life history of *Aphodius lividus* Oliv. (Coleoptera: Scarabaeidae). *Bulletin de la Société Fouad 1^{er} d'Entomologie*, 23, 288-300.
- Halffter, G. 1959. Etología y paleontología de Scarabaeinae. *Ciencia*, 19, 165-178.
- Halffter, G. 1991. Historical and ecological factors determining the geographical distribution of beetles (Coleoptera: Scarabaeidae: Scarabaeinae). *Folia Entomológica Mexicana*, 82, 195-238.
- Halffter, G. & Edmonds, W. D. 1982. *The nesting behavior of dung beetles (Scarabaeinae). An ecological and evolutive approach*. Instituto de Ecología, A. C. México. D.F. 176 pp.
- Halffter, G. & Halffter, V. 2009. Why and where coprophagous beetles (Coleoptera: Scarabaeinae) eat seeds, fruits or vegetable detritus. *Boletín de la Sociedad Entomológica Aragonesa*, 45, 1-22.
- Halffter, G. & Matthews, E. G. 1966. The Natural History of dung beetles of the subfamily Scarabaeinae (Coleoptera: Scarabaeidae). *Folia Entomológica Mexicana*, 12-14, 1-312.
- Hammond, P. M. 1976. Kleptoparasitic behaviour of *Onthophagus suturalis* Peringuey (Coleoptera: Scarabaeidae) and other dung-beetles. *The Coleopterists Bulletin*, 30(3), 245-249.
- Hanski, I. 1983. Distributional ecology and abundance of dung and carrion-feeding beetles (Scarabaeidae) in tropical rain forest in Sarawak, Borneo. *Acta Zoologica Fennica*, 167, 1-45.
- Hanski, I. 1987. Nutritional ecology of dung and carrion-feeding insects. Pp. 837-884. In: Slansky, Jr. F. & Rodríguez, J. C. (Eds.). *Nutritional Ecology of Insects, Mites, and Spiders*. Wiley. New York, EUA.

- Hanski, I. 1989. Dung Beetles. Pp. 489-511. In: Lieth, H. & Wagner, J. A. (Eds.). *Ecosystems of the World, 14b, Tropical Forests*. Elsevier. Amsterdam, Países Bajos.
- Hanski, I. & Cambefort, Y. 1991. *Dung Beetle Ecology*. Princeton University Press. Princeton, New Jersey, EUA. 481 pp.
- Happ, G. M. 1992. Maturation of the male reproductive system and its endocrine regulation. *Annual Review of Entomology*, 37, 303-320.
- Hata, K. & Edmonds, W. D. 1983. Structure and function of the mandibles of adult dung beetles (Coleoptera: Scarabaeidae). *International Journal of Insect Morphology and Embryology*, 12, 1-12.
- Hirschberger, P. 1998. Spatial distribution, resource utilisation and intraspecies competition in the dung beetle *Aphodius ater*. *Oecologia*, 116(1-2), 136-142. DOI: 10.1007/s004420050572.
- Hirschberger, P. 1999. Larval population density affects female weight and fecundity in the dung beetle *Aphodius ater*. *Ecological Entomology*, 24, 316-322.
- Hobbs, P. J., Misselbrook, T. H. & Cumby, T. R. 1999. Production and emission of odours and gases from ageing pig waste. *Journal of Agricultural Engineering Research*, 72, 291-298.
- Holley, J. M. & Andrew, N. R. 2019. Experimental warming disrupts reproduction and dung burial by a ball-rolling dung beetle. *Ecological Entomology*, 44, 206-216.
- Holter, P. 1979. Abundance and reproductive strategy of the dung beetle *Aphodius rufipes* (L.) (Scarabaeidae). *Ecological Entomology*, 4, 317-326.
- Holter, P. 1982. Resource utilization and local coexistence in a guild of scarabaeid dung beetles (*Aphodius* spp.). *Oikos*, 39, 213-227.
- Holter, P. 2000. Particle feeding in *Aphodius* dung beetles (Scarabaeidae): old hypotheses and new experimental evidence. *Functional Ecology*, 14, 631-637.
- Holter, P. 2004. Dung feeding in hydrophilid, geotrupid and scarabaeid beetles: examples of parallel evolution. *European Journal of Entomology*, 101, 365-372.
- Holter, P. 2016. Herbivore dung as food for dung beetles: elementary coprology for entomologists. *Ecological Entomology*, 41(4), 367-377. DOI: 10.1111/een.12316.
- Holter, P. & Scholtz, C. H. 2007. What do dung beetles eat? *Ecological Entomology*, 32, 690-697.
- Holter, P., Scholtz, C. H. & Wardhaugh, K. G. 2002. Dung feeding in adult scarabaeines (tunnellers and endocoprids): even large dung beetles eat small particles. *Ecological Entomology*, 27, 169-176.
- Huerta, C., Halffter, G., Halffter, V. & López, R. 2003. Comparative analysis of reproductive behaviour of several species of *Eurysternus* Dalman (Coleoptera: Scarabaeinae: Eurysternini). *Acta Zoológica Mexicana (n.s.)*, 88, 1-41.
- Huerta, C. & Martínez, M. I. 2008. Morphological changes in reproductive organs and neuroendocrine centers related to nesting, mating, and larvicide behavior in *Eurysternus mexicanus* Harold (Scarabaeinae: Eurysternini). *The Coleopterists Bulletin*, 62(1), 123-132.
- Inouchi, J., Shibuya, T. & Hatanaka, T. 1988. Food odor responses of single antennal olfactory cells in the Japanese dung beetle, *Geotrupes auratus* (Coleoptera: Geotrupidae). *Applied Entomology and Zoology*, 23, 167-174.

- Jay-Robert, P., Errouissi, F. & Lumaret, J.-P. 2008a. Temporal coexistence of dung-dweller and soil-digger dung beetles (Coleoptera, Scarabaeoidea) in contrasting Mediterranean habitats. *Bulletin of Entomological Research*, 98, 303-316. DOI: 10.1017/S0007485307005615.
- Jay-Robert, P., Lumaret, J.-P. & Lebreton, J. D. 2008b. Spatial and temporal variation of mountain dung beetle assemblages and their relationships with environmental factors (Aphodiinae: Geotrupinae: Scarabaeinae). *Annals of the Entomological Society of America*, 101(1), 58-69.
- Jay-Robert, P., Lobo, J. M. & Lumaret, J.-P. 1997. Altitudinal turnover and species richness in European montane dung beetle assemblages. *Arctic and Alpine Research*, 29(2), 196-205.
- Joaqui, T., Cultid-Medina, C. A., Dáttilo, W. & Escobar, F. 2021. Different dung beetle diversity patterns emerge from overlapping biotas in a large mountain range of the Mexican Transition Zone. *Journal of Biogeography*, 48(6), 1284-1295. DOI: 10.1111/jbi.14075.
- Jones, W. 2013. Olfactory carbon dioxide detection by insects and other animals. *Molecules and Cells*, 35(2), 87-92.
- Jones, A. G., Forgie, S. A., Scott, D. J. & Beggs, J. R. 2012. Generalist dung attraction response in a New Zealand dung beetle that evolved with an absence of mammalian herbivores. *Ecological Entomology*, 37, 124-133.
- Kadiri, N., Lumaret, J.-P. & Floate, K. D. 2014. Functional diversity and seasonal activity of dung beetles (Coleoptera: Scarabaeoidea) on native grasslands in southern Alberta, Canada. *The Canadian Entomologist*, 146(3), 291-305. DOI: 10.4039/tce.2013.75.
- Kerman, K., Roggero, A., Piccini, I., Rolando, A. & Palestrini, C. 2021. Dung beetle distress signals may be correlated with sex and male morph: a case study on *Copris lunaris* (Coleoptera: Scarabaeidae, Coprini). *Bioacoustics*, 30(2), 180-196. DOI: 10.1080/09524622.2019.1710255.
- Kim, J. I. & Lumaret, J.-P. 1986. Contribution à l'étude des Aphodiidae de Corée. Description des larves de quatre espèces d'*Aphodius* (Coleoptera, Scarabaeoidea). *Nouvelle Revue d'Entomologie (nouvelle série)*, 3(4), 485-496.
- Kim, J. I. & Lumaret, J.-P. 1987. Troisième contribution à l'étude des Aphodiidae de Corée: redescription de la larve d'*Aphodius apicalis* Har. [Col.]. *Bulletin de la Société entomologique de France*, 91[1986] (5-6), 171-176.
- King, R. A., May, B. L., Davies, D. A. & Bird, A. R. 2009. Measurement of phenol and p-cresol in urine and feces using vacuum microdistillation and high-performance liquid chromatography. *Analytical Biochemistry*, 384, 27-33.
- Kirk, A. A. 1983. The biology of *Bubas bison* (L.) (Coleoptera: Scarabaeidae) in southern France and its potential for recycling dung in Australia. *Bulletin of Entomological Research*, 73, 129-136.
- Kirk, A. A. & Kirk, G. 1990. Effect of temperature on egg development in *Copris hispanus* L. and *Bubas bison* (L.) (Coleoptera: Scarabaeidae). *Journal of Australian Entomological Society*, 29, 89-90.
- Kirk, A. A. & Wallace, M. M. H. 1990. Seasonal variations in numbers, biomass and breeding patterns of dung beetles [Coleoptera: Scarabaeidae] in Southern France. *Entomophaga*, 35(4), 569-581.

- Kite, G. C. 1995. The floral odour of *Arum maculatum*. *Biochemical Systematics and Ecology*, 23, 343-354.
- Klemperer, H. G. 1979. An analysis of the nesting behaviour of *Geotrupes spiniger* Marsham (Coleoptera, Scarabaeidae). *Ecological Entomology*, 4, 133-150.
- Klemperer, H. G. & Lumaret, J.-P. 1985. Life cycle and behaviour of the flightless beetles *Thorectes sericeus* Jekel, *T. albarracinus* Wagner, and *T. laevigatus cobosi* Baraud (Col. Geotrupidae). *Annales de la Société entomologique de France (nouvelle série)*, 21, 425-431.
- Klowden, M. J. 2013. *Physiological systems in insects*. Academic Press. Londres, Reino Unido. 686 pp.
- Kryoutchkova, E. E. & Panov, A. A. 1988. Activity alteration in cerebral neurosecretory cells in three species of ground beetle (Coleoptera, Carabidae) related to the annual reproduction cycle. *Zoologicheskii Zhurnal*, 67(11), 1661-1669.
- Landin, B.-O. 1961. Ecological studies on dung beetles (Col. Scarabaeidae). *Opuscula Entomologica (Supplementum)*, 19, 1-277.
- Lee, J. M. & Peng, Y. S. 1981. Influence of adult size of *Onthophagus gazella* on manure pat degradation, nest construction, and progeny size. *Environmental Entomology*, 10(5), 626-630.
- Lobo, J. M. 1985. Algunos datos y observaciones sobre la influencia del origen del excremento en la estructura de las comunidades de Scarabaeoidea (Coleoptera) coprófagos. *Boletim da Sociedade Portuguesa de Entomologia*, 3(1), 45-55.
- Lobo, J. M. & Cuesta, E. 2021. Seasonal variation in the diel activity of a dung beetle assemblage. *PeerJ*, 9, e11786. DOI: 10.7717/peerj.1178.
- Lobo, J. M. & Halffter, G. 2000. Biogeographical and ecological factors affecting the altitudinal variation of mountainous communities of coprophagous beetles (Coleoptera: Scarabaeoidea): A comparative study. *Annals of the Entomological Society of America*, 93(1), 115-126.
- López-Guerrero, Y. 1982. Neurosecreción en hembras de *Geotrupes cavicollis* (Coleoptera: Scarabaeidae: Geotrupinae). *Folia Entomológica Mexicana*, 53, 103-109.
- López-Guerrero, Y. 1984. Relationship between the ovary and brain in two species of Scarabaeinae (Coleoptera, Scarabaeidae). *Folia Entomológica Mexicana*, 62, 27-38.
- López-Guerrero, Y. 1987. Análisis de la estructura del testículo y de las células neurosecretoras de la pars intercerebralis de *Halffterius rufoclavatus* (Jeckel) (Coleoptera: Geotrupidae: Ceratotrupini). *Bollettino del Museo Regionale di Scienze Naturali-Torino*, 5(2), 433-445.
- López-Guerrero, Y. 1995. Estudio comparativo de los ritmos de reproducción y su relación con la nidificación en dos especies de Scarabaeinae (Coleoptera: Oniticellini). *Elytron*, 9, 15-27.
- López-Guerrero, Y. & Zunino M. 2007. Consideraciones acerca de la evolución de las piezas bucales de los Onthophagini (Coleoptera: Scarabaeidae) en relación con diferentes regímenes alimenticios. *Interciencia*, 32(7), 482-489.
- Lumaret, J.-P. 1975. Étude des conditions de ponte et de développement larvaire d'*Aphodius (Agrilinus) constans* Duft. dans la nature et au laboratoire. *Vie et Milieu, Série C*, 25(2), 267-282.

- Lumaret, J.-P. 1978/79. Biogéographie et écologie des Scarabéides coprophages du Sud de la France. I. Méthodologie et modèles de répartition. *Vie et Milieu*, Série C, 28-29(1), 1-34.
- Lumaret, J.-P. 1990. *Atlas des Coléoptères Scarabéides Laparosticti de France*. Fasc.1. Série des Inventaires de Faune et de Flore, Secrétariat faune-flore/Museum National d'Histoire Naturelle. Paris, France. 412 pp.
- Lumaret, J.-P. 1995. Desiccation rate of excrements: a selective pressure on dung beetles. Pp. 105-118. In: Roy, J., Aronson, J. & Di Castri, F. (Eds.). *Time Scales of Biological Responses to Water Constraints. The case of Mediterranean biota*. SPB Academic Publishing. Amsterdam, The Netherlands.
- Lumaret, J.-P. & Cambefort, Y. 1980. Description des larves et observations biologiques sur deux espèces du genre *Drepanocerus* Kirby (Col. Scarabaeidae). *Annales de la Société entomologique de France (nouvelle série)*, 16(3), 381-388.
- Lumaret, J.-P., Galante, E., Lumbreras, C., Mena, C., Bertrand, M., Bernal, J. L., Cooper, J. F., Kadiri, N. & Crowe, D. 1994. Field effects of ivermectin residues on dung beetles. *Journal of Applied Ecology*, 30, 428-436.
- Lumaret, J.-P. & Iborra, O. 1996. Separation of trophic niches by dung beetles (Coleoptera, Scarabaeoidea) in overlapping habitats. *Pedobiologia*, 40(5), 392-404.
- Lumaret, J.-P., Kadiri, N. & Bertrand, M. 1992. Changes in resources: consequences for the dynamics of dung beetle communities. *Journal of Applied Ecology*, 29, 349-356.
- Lumaret, J.-P., Kadiri, N. & Martínez-M. I. 2022. The Global Decline of Dung Beetles. Pp. 553-562. In: DellaSala, D.A., Goldstein, M.I. (Eds.), *Imperiled: The Encyclopedia of Conservation*, vol. 3. Elsevier, Inc. <https://dx.doi.org/10.1016/B978-0-12-821139-7.00018-0>.
- Lumaret, J.-P. & Kirk, A. A. 1987. Ecology of dung beetles in the French Mediterranean region (Coleoptera: Scarabaeidae). *Acta Zoológica Mexicana (n.s.)*, 24, 1-56.
- Lumaret, J.-P. & Kirk, A. 1991. South temperate dung beetles. Pp. 97-115. In: Hanski, I. & Cambefort, Y. (Eds.). *Dung Beetle Ecology*. Princeton University Press. Princeton, Nueva Jersey, EUA.
- Lumaret, J.-P. & Stienet N. 1991. Montane dung beetles. Pp. 242-254. In: Hanski, I. & Cambefort, Y. (Eds.). *Dung Beetle Ecology*. Princeton University Press. Princeton, Nueva Jersey, EUA.
- Lumaret, J.-P. & Stienet, N. 1992. Biogeography of dung beetle communities in the Western and Central Alps (Coleoptera, Scarabaeoidea). Pp. 425-436. In: Baccetti, B. (Ed.). *Il Popolamento delle Alpi Occidentali. Biogeographia*, 16. Bérgamo, Italia.
- Lumaret, J.-P. & Stienet, N. 1994. Adaptation and evolutive strategies of dung beetles in high mountains (Coleoptera, Scarabaeoidea). *Bulletin d'Ecologie*, 25(2), 79-86.
- Macagno, A. L. M., Beckers, O. M. & Moczek, A. P. 2015. Differentiation of ovarian development and the evolution of fecundity in rapidly diverging exotic beetle populations. *Journal of Experimental Zoology*, 323A, 679-688.
- Machekano, H., Zidana, C., Gotcha, N. & Nyamukondiwa, C. 2021. Limited thermal plasticity may constrain ecosystem function in a basally heat tolerant tropical

- telecoprid dung beetle, *Allogymnopleurus thalassinus* (Klug, 1855). *Scientific Reports*, 11, 22192. DOI: 10.1038/s41598-021-01478-x.
- Madzivhe, F. M., Wolley, C. & Byrne, M. 2021. Getting the most out of waste: how dung beetles boost the nitrogen content in their food. *Physiological Entomology*, 46(1), 16-23. DOI: 10.1111/phen.12336.
- Martín-Piera, F. & Lobo, J. M. 1996. A comparative discussion of the trophic preferences in dung beetle communities. *Miscellanea Zoologica*, 19(1), 13-31.
- Martín-Piera, F., Sanmartín, I. & Lobo, J. M. 1994. Observaciones sobre el ritmo de actividad diaria en escarabeidos telecópridos (Coleoptera, Scarabaeidae). *Bulletin de la Société entomologique de France*, 99 (5), 463-470. doi.org/10.3406/bsef.1994.17092.
- Martínez, M. I. 1991. *Activité reproductrice et ses contrôles chez le mâle et la femelle de Canthon indigaceus chevrolati et C. cyanellus cyanellus (Coléoptères, Scarabaeinae)*. Thèse de doctorat, Université de Paris VI (Pierre et Marie Curie). France. 169 pp.
- Martínez, M. I. 1992. L'activité ovarienne pendant la vie imaginaire chez deux espèces de *Canthon* (Coleoptera: Scarabaeidae). *Bollettino del Museo Regionale di Scienze Naturali-Torino*, 10(2), 367-386.
- Martínez, M. I. 1994. Observations on control of male reproduction in two species of *Canthon* Hoffmannsegg (Coleoptera Scarabaeidae: Scarabaeinae). *Elytron*, 8, 211-221.
- Martínez, M. I. 1995. Observations on reproductive control in females of two species of *Canthon* Hoffmannsegg (Coleoptera Scarabaeidae: Scarabaeinae). *Bollettino del Museo Regionale di Scienze Naturali-Torino*, 13(2), 327-343.
- Martínez, M. I. 2000. Los sistemas neuroendocrino y endocrino, y la regulación de la reproducción en Scarabaeoidea (Coleoptera). *Elytron*, 14, 85-90.
- Martínez, M. I. 2005. Abundancias poblacionales y ciclos reproductivos de tres especies de escarabajos estercoleros (Coleoptera, Aphodiinae: Aphodiini) del Volcán Cofre de Perote, Veracruz, México. *Folia Entomológica Mexicana*, 44(1), 27-36.
- Martínez, M. I. 2008. Bionomía del escarabajo estercolero *Planolinellus vittatus* (Say, 1825) (Coleoptera: Aphodiinae) en el Volcán Cofre de Perote, Veracruz, México. *Dugesiana*, 15(2), 131-140.
- Martínez, M. I. & Caussanel, C. 1984. Modifications de la *pars intercerebralis*, des *corpora allata*, des gonades et comportement reproducteur chez *Canthon cyanellus cyanellus* LeConte (Coleoptera: Scarabaeidae, Scarabaeinae). *Comptes Rendus de l'Académie des Sciences de Paris, Série III*, 299(14), 597-602.
- Martínez, M. I. & Cruz, R. M. 1988. Comportamiento, glándulas accesorias y centros neuroendócrinos en machos de dos especies de *Canthon* (Coleoptera, Scarabaeinae). *Acta Zoológica Mexicana (n.s.)*, 27, 1-19.
- Martínez, M. I. & Cruz, M. 1990. Cópula, función ovárica y nidificación en dos especies del género *Canthon* Hoffmannsegg (Coleoptera, Scarabaeinae). *Elytron*, 4, 161-169.
- Martínez, M. I. & Cruz, R. M. 1998. Effects of nourishment on the gonadal maturation in *Canthon cyanellus cyanellus* LeConte (Coleoptera: Scarabaeidae: Scarabaeinae). *The Coleopterists Bulletin*, 52(3), 237-243.
- Martínez, M. I., Dellacasa, M., Lumaret, J.-P. & Dellacasa, G. 2022. Phenology and reproductive cycles in Mexican dung beetles (Coleoptera: Scarabaeoidea:

- Scarabaeidae: Aphodiinae). *Annales de la Société entomologique de France* (N. S.), 58(2), 73-185. DOI: 10.1080/00379271.2022.2060859
- Martínez, M. I. & Huerta, C. C. 1997. Coordinated activity of the ovary, pars intercerebralis and corpus allatum during the prenesting and nesting cycles of *Copris incertus* Say (Coleoptera Scarabaeidae: Scarabaeinae). *The Coleopterists Bulletin*, 51(4), 351-363.
- Martínez, M. I., Huerta, C. C. & Cruz, R. M. 1996. Comportamiento reproductor en hembras de *Copris incertus* Say (Coleoptera Scarabaeidae: Scarabaeinae). *Bulletin de la Société entomologique de France*, 101(2), 121-130.
- Martínez, I. M., Lumaret, J.-P. & Cruz, M. R. 2001. Suspected side effects of an herbicide on dung beetle populations (Coleoptera: Scarabaeidae). *Comptes Rendus de l'Académie des Sciences de Paris, Série III, Life Sciences*, 324, 989-994. DOI: 10.1016/s0764-4469(01)01384-1.
- Martínez, M. I. & Montes de Oca, T. E. 1988. Comportamiento, ovario y centros neuroendocrinos en hembras de dos especies de *Canthon* (Coleoptera, Scarabaeinae). *Folia Entomológica Mexicana*, 75, 33-46.
- Martínez, M. I. & Montes de Oca, T. E. 1994. Observaciones sobre algunos factores micro ambientales y el ciclo biológico de dos especies de escarabajos rodadores (Coleoptera, Scarabaeidae, *Canthon*). *Folia Entomológica Mexicana*, 91, 47-59.
- Martínez, M. I., Montes de Oca, T. E. & Cruz, R. M. 1998. Contribución al conocimiento de la biología del escarabajo coprófago *Onthophagus incensus* Say (Coleoptera Scarabaeidae: Scarabaeinae): datos ecológicos y reproductivos en relación a su fenología. *Folia Entomológica Mexicana*, 103, 1-13.
- Martínez, M. I. & Suárez, M. T. 2006. Phenology, trophic preferences, and reproductive activity in dung beetle species (Coleoptera: Scarabaeoidea) in El Llano de las Flores, Oaxaca, México. *Proceedings of the Entomological Society of Washington*, 108(4), 774-784.
- Martínez, M. I. & Suárez, M. T. 2012. Ciclo reproductivo de *Blackburneus saylorea* (Robinson, 1940) (Coleoptera: Aphodiinae), escarabajo coprófago de la ladera oriental del Volcán Cofre de Perote, Veracruz, México. *Dugesiana*, 18(2), 181-187.
- Martínez, M. I. & Vázquez, A. A. 1995. Influencia de algunos factores ambientales sobre la reproducción en *Canthon cyanellus cyanellus* LeConte (Coleoptera: Scarabaeidae: Scarabaeinae). *Elytron*, 9, 5-13.
- Medina, A. M. & Lopes, P. P. 2014. Seasonality in the dung beetle community in a Brazilian tropical dry forest: Do small changes make a difference? *Journal of Insect Science*, 14(123). <http://www.insectscience.org/14.123>.
- Meinecke, C. C. 1975. Riechsensillen und Systematik der Lamellicornia (Insecta, Coleoptera). *Zoomorphology*, 82, 1-42.
- Mena, J. 2001. Role of high body temperature in the endothermic dung beetle *Geotrupes mutator* (Coleoptera, Geotrupidae). *Italian Journal of Zoology*, 68(2), 115-120. DOI: 10.1080/11250000109356394.
- Mena, J., Galante, E. & Lumbreras, C. J. 1989. Daily flight activity of Scarabaeidae and Geotrupidae (Col.) and analysis of the factors determining it. *Ecologia Mediterranea*, 15, 69-80.

- Menéndez, R., González-Megías, A., Jay-Robert, P. & Márquez-Ferrando, R. 2014. Climate change and elevational range shifts: evidence from dung beetles in two European mountain ranges. *Global Ecology and Biogeography*, 23, 646-657.
- Menéndez, R. & Gutiérrez, D. 2004. Shifts in habitat associations of dung beetles in northern Spain: climate change implications. *Ecoscience*, 11(3), 329-337.
- Monteith, G. H. & Storey, R. I. 1981. The biology of *Cephalodesmus*, a genus of dung beetles which synthesizes "dung" from plant material. *Memoirs of the Queensland Museum*, 20(2), 253-271.
- Montes de Oca, T. E. & Halffter, G. 1995. Daily and seasonal activities of a guild of the coprophagous, burrowing beetle (Coleoptera Scarabaeidae Scarabaeinae) in tropical grassland. *Tropical Zoology*, 8(1), 159-180. DOI: 10.1080/03946975.1995.10539277.
- Morelli, E. & González-Vainer, P. 1996. Nidificación, ciclo de vida y estadios preimaginales de *Sulcophanaeus menelas* (Laporte, 1840) (Coleoptera: Scarabaeidae). *Elytron*, 10, 11-22.
- Moore, J. G., Jessop, L. D. & Osborne, D. N. 1987. Gas-chromatographic and mass-spectrometric analysis of the odour of human feces. *Gastroenterology*, 93, 1321-1329.
- Murilo de Albuquerque, C. C., Puker, A., Korasaki, V. & Gimenes de Oliveira, N. 2013. Dung beetles (Coleoptera, Scarabaeinae) attracted to sheep dung in exotic pastures. *Revista Brasileira de Entomologia*, 57(1), 113-116. DOI: 10.1590/S0085-6262013000100017.
- Nassel, D. R. & Wu, S.-F. 2021. Leucokinins: Multifunctional neuropeptides and hormones in insects and other invertebrates. *International Journal of Molecular Sciences*, 22, 1531. DOI: 10.3390/ijms22041531.
- Nervo, B., Roggero, A., Chamberlain, D., Rolando, A. & Palestrini, C. 2021. Dung beetle resistance to desiccation varies within and among populations. *Physiological Entomology*, 46(3-4), 230-243. DOI: 10.1111/phen.12366.
- Neuhaus, W. 1983. Die Ausbreitung von Pheromonen im Wind. *Abteilung für allgemeine Zoologie und Physiologie der Tiere*, 87, 443-453.
- Niogret, J., Félix, A.-E., Nicot, A. & Lumaret, J.-P. 2019. Chemosystematics using cuticular compounds: A powerful tool to separate species in Mediterranean dung beetles (Coleoptera: Geotrupidae). *Journal of Insect Science*, 19(2), 1-11. DOI: 10.1093/jisesa/iez026.
- Niogret, J., Lumaret, J.-P. & Bertrand, M. 2006. Semiochemicals mediating host-finding behaviour in the phoretic association between *Macrocheles saceri* (Acari: Mesostigmata) and *Scarabaeus* species (Coleoptera: Scarabaeidae). *Chemoecology*, 16, 129-134.
- Niogret, J., Lumaret, J.-P. & Bertrand, M. 2018. Comparison of the cuticular profiles of several dung beetles used as host carriers by the phoretic mite *Macrocheles saceri* (Acari: Mesostigmata). *Natural Volatiles and Essential Oils*, 4(1), 8-13.
- Nyamukondiwa, C., Chidawanyika, F., Machekano, H., Mutamiswa, R., Sands, B., Mgidiswa, N. & Wall, R. 2018. Climate variability differentially impacts thermal fitness traits in three coprophagous beetle species. *PLoS ONE* 13(6), e0198610. DOI: 10.1371/journal.pone.0198610.

- Ortiz-Domínguez, M., Solares-del Ángel, J. I., Alanís-Méndez, J. L. & Chagoya-Fuentes, J. L. 2017. Efecto de la calidad del alimento en la nidificación de *Canthon cyanellus cyanellus* LeConte (Coleoptera: Scarabaeidae: Scarabaeinae) en condiciones de laboratorio. *Entomología Mexicana*, 4, 450-454.
- Palestrini, C., Pavan, G. & Zunino, M. 1990. Acoustic signals and stridulatory apparatus in *Copris incertus* Say (Coleoptera Scarabaeidae: Coprinae). *Acta Zoológica Mexicana (nueva serie)*, 39, 1-18.
- Palestrini, C. & Zunino, M., 1985. Osservazioni sul regime alimentare dell'adulto in alcune specie del genere *Thorectes* Muls. (Coleoptera: Scarabaeoidea: Geotrupidae). *Bollettino del Museo Regionale di Scienze Naturali-Torino*, 3(1), 183-190.
- Palestrini, C. & Zunino, M. 1987. The biological meaning of sounds produced by nesting and subsocial Lamellicorn beetles. Pp. 84-85. In: Le Moll, F. (Ed.). *Ethological Perspectives in Social and Presocial Arthropods*. Pubblicazioni dell'Istituto di Entomologia dell'Universita di Pavia. Italia.
- Pandya, N., Parmar, J., Purohit, M., Thakkar, B., Padya, P. & Parikh, P. 2022. Elucidating the role of neurotransmitters in the nesting behaviour of *Digitonthophagus gazella* (Fabricius, 1787) (Coleoptera: Scarabaeidae). *International Journal of Tropical Insect Science*. <https://doi.org/10.1007/s42690-022-00862-y>.
- Panov, A. A. 1980. Demonstration of neurosecretory cells in the insect central nervous system. Pp. 25-50. In: Strausfeld, N. J. & Miller, T. A (Eds.). *Neuroanatomical techniques*. Springer Series in Experimental Entomology. Springer. New York, EUA. DOI: 10.1007/978-1-4612-6018-9_4.
- Panov, A. A. 1989. The cerebral neurosecretory system and retrocerebral neurosecretory cells endocrine complex of Coleoptera (Insecta): New data and general review. *Zoologische Jahrbücher für Anatomie*, 119, 337-360.
- Panov, A. A. & Melnikova, E. J. 1987. Histological studies on the cerebral neurosecretory cells and retrocerebral endocrine complex of Lucanidae and Scarabaeidae (Coleoptera, Insecta). *Zoologische Jahrbücher für Anatomie*, 116: 323-350.
- Paulian, R. 1943. *Les Coléoptères, formes, mœurs, rôle*. Bibliothèque scientifique, Payot édit. París, Francia. 396 pp.
- Paulian, R., Lumaret, J.-P. & Monteith, G. B. 1983. La larve du genre *Cephalodesmius* Westwood (Coléoptère Scarabaeidae). *Bulletin de la Société entomologique de France*, 88(7-8), 635-648.
- Pavan, G. & Palestrini, C. 1993. The stridulation in *Thorectes intermedius* (Costa) (Coleoptera Geotrupidae). *Ethology Ecology & Evolution*, 5(3), 405-406. DOI: 10.1080/08927014.1993.9523068.
- Pelosi, P. 1994. Odorant-binding proteins. *Critical Reviews in Biochemistry and Molecular Biology*, 29, 199-228.
- Plettner, E., Lazar, J., Prestwich, E. G. & Prestwich, G. D. 2000. Discrimination of pheromone enantiomers by two pheromone binding proteins from the gypsy moth *Lymantria dispar*. *Biochemistry*, 39(30), 8953-8962. DOI: 10.1021/bi000461x.
- Prasse, J. 1957a. Nahrungserwerb koprophager Pillenwälzer (*Sisyphus schaefferi* L. und *Gymnopleurus geoffroyi* Fuessl. Col. Scarab.). *Wissenschaftliche*

- Zeitschrift der Martin-Luther-Universität Halle-Wittenberg. Mathematisch-Naturwissenschaftliche*, 6(3), 439-444.
- Prasse, J. 1957b. Das Brutfürsorge der Pillenwölzer *Sisyphus schaefferi* L. und *Gymnopleurus geoffroyi* Fuessl. (Col. Scarab.). *Wissenschaftliche Zeitschrift der Martin-Luther-Universität Halle-Wittenberg. Mathematisch-Naturwissenschaftliche*, 6(4): 589-614.
- Price, D. L. & May, M. L. 2009. Behavioral ecology of *Phanaeus* dung beetles (Coleoptera: Scarabaeidae): Review and new observations. *Acta Zoológica Mexicana (n.s.)*, 25(1), 211-238.
- Pringle, J. W. S. 1938. Proprioception in insects: III. The function of the hair sensilla at the joints. *Journal of Experimental Biology*, 15, 467-473.
- Puker, A., Correa, C. M. A., Korasaki, V., Ferreira, K. R. & Oliveira, N. G. 2013. Dung beetles (Coleoptera: Scarabaeidae) attracted to dung of the largest herbivorous rodent on Earth: a comparison with human feces. *Environmental Entomology*, 42(6), 1218-1225. DOI: 10.1603/EN13100.
- Raabe, M. 1964. Nouvelles recherches sur la neurosécrétion chez les insectes. *Annales d'Endocrinologie, Paris*, 25 (5), 107-112.
- Raabe, M. 1982. *Insect neurohormones*. Plenum Press. Nueva York y Londres. 352 pp.
- Raabe, M. 1986. Insect reproduction: regulation of successive steps. *Advances in Insect Physiology*, 19, 29-154.
- Raccaud-Schoeller, J. 1980. *Les insectes. Physiology. Développement*. Masson. Paris, Francia. 296 pp.
- Raine, E. H., Mikich, S. B., Lewis, O. T. & Slade, E. M. 2019. Interspecific and intraspecific variation in diet preference in five Atlantic forest dung beetle species. *Ecological Entomology*, 44, 436-439.
- Raine, E. H. & Slade, E. M. 2019. Dung beetle-mammal associations: methods, research trends and future directions. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 286, 20182002.
- Ridsdill-Smith, T. J. 1986. The effect of seasonal changes in cattle dung on egg production by two species of dung beetles (Coleoptera: Scarabaeidae) in south-western Australia. *Bulletin of Entomological Research*, 76(1), 63-68.
- Ridsdill-Smith, T. J., Hall, G. P. & Craig, G. F. 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, T. J. & Kirk, A. A. 1985. Selecting dung beetles (Scarabaeinae) from Spain for bushfly control in South-western Australia. *Entomophaga*, 30(3), 217-223.
- Rojewski, C. 1983. Observations on the nesting behaviour of *Aphodius erraticus* (L.) (Coleoptera, Scarabaeidae). *Polskie Pismo Entomologiczne*, 53(3), 271-279.
- Romero-López, A. A., Carrillo-Ruiz, H. & Morón, M. A. 2013. Morphological diversity of antennal sensilla in Hopliinae (Coleoptera: Scarabaeoidea: Melolonthidae). *Academic Journal of Entomology*, 6, 20-26.
- Rommel, E. 1961. Ernährungsbiologie und Brutpflegeverhalten des kleinen Mondhornkäfers *Copris hispanus* (L.) (Coleopt. Scarab.). *Biologisches Zentralblatt*, 80(3), 327-346.
- Rougon, D. & Rougon, C. 1980. Le cleptoparasitisme en zone sahélienne: phénomène adaptatif d'insectes Coléoptères coprophages Scarabaeidae aux climats

- arides et semi-arides. *Comptes Rendus de l'Académie des Sciences de Paris, Série D - Sciences naturelles*, 291, 417-419.
- Rougon, D. & Rougon, C. 1982. Le comportement nidificateur des Coléoptères Scarabaeinae Oniticellini en zone sahélienne. *Bulletin de la Société entomologique de France*, 87, 272-279.
- Rougon, D. & Rougon, C. 1991. Dung beetles of the Sahel Region. Pp. 230-241. In: Hanski, I. & Cambefort, Y. (Eds.). *Dung Beetle Ecology*. Princeton University Press. Princeton, Nueva Jersey, EUA.
- Rougon, D., Rougon, C., Levieux, J. & Trichet, J. 1990. Variations in the amino-acid content in zebu dung in the Sahel during nesting by dung-beetles (Coleoptera, Scarabaeidae). *Soil Biology Biochemistry*, 22(2), 717-725.
- Rounds, R. J. & Floate, K. D. 2012. Diversity and seasonal phenology of coprophagous beetles at Lake City, Michigan, USA, with a new state record for *Onthophagus taurus* (Schreber) (Coleoptera: Scarabaeidae). *The Coleopterists Bulletin*, 66(2), 169-172. DOI: 10.1649/072.066.0217.
- Salomão, R. P., Arriaga-Jiménez, A. & Kohlmann, B. 2021. The relationship between altitudinal gradients, diversity, and body size in a dung beetle (Coleoptera: Scarabaeinae: Onthophagus) model system. *Canadian Journal of Zoology*, 99, 33-43. DOI: 10.1139/cjz-2020-0072.
- Salomão, R. P., Bezerra, B. M. & Iannuzzi, L. 2017. Daily activity of *Dichotomius geminatus* (Arrow, 1913) and *Deltochilum verruciferum* Felsche, 1911 (Coleoptera: Scarabaeinae) facing carrion: from resource perception to feeding. *Revista Brasileira de Entomologia*, 61, 300-306.
- Salomão, R. P., Favila, M. E., González-Tokman, D. & Chamorro-Florescano, I. A. 2019. Contest dynamics for food and reproductive resources are defined by a health condition in a dung beetle. *Ethology*, 125(6), 343-350. DOI: 10.1111/eth.12858.
- Salomão, R. P., Maia, A. C. D., Bezerra, M. & Iannuzzi, L. 2018. Attractiveness of different food resources to dung beetles (Coleoptera: Scarabaeidae) of a dry tropical area. *Neotropical Entomology*, 47(1), 69-78. DOI: 10.1007/s13744-017-0515-1.
- Sánchez-Piñero, F. & Ávila, J. M. 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.
- Sánchez-Piñero, F., Verdú, J. R., Lobo, J. M. & Ruiz, J. L. 2019. Use of *Quercus* acorns and leaf litter by North African *Thorectes* species (Coleoptera: Scarabaeoidea: Geotrupidae). *African Entomology*, 27(1), 10-17.
- Sanders, N. J. & Rahbeket, C. 2012. The patterns and causes of elevational diversity gradients. *Ecography*, 35, 1-3. DOI: 10.1111/j.1600-0587.2011.07338.x.
- Sato, H. 1997. Two nesting behaviours and life history of a sub social African dung-rolling beetle, *Scarabaeus catenatus* (Coleoptera: Scarabaeidae). *Journal of Natural History*, 31, 457-469.
- Schmidt, G. 1935. Beiträge zur Biologie des Aphodiinae. *Stettiner Entomologische Zeitung*, 96, 293-350.
- Shafiei, M., Moczek, A. P. & Nijhout, H. F. 2001. Food availability controls the onset of metamorphosis in the dung beetle *Onthophagus taurus* (Coleoptera: Scarabaeidae). *Physiological Entomology*, 26, 173-180.

- Scheiner, R., Schnitt, S. & Erber, J. 2005. The functions of antennal mechanoreceptors and antennal joints in tactile discrimination of the honeybee (*Apis mellifera* L.). *Journal of Comparative Physiology A*, 191, 857-864.
- Schiestl, F. P. & Dötterl, S. 2012. The evolution of floral scent and olfactory preferences in pollinators: coevolution or pre-existing bias? *Evolution*, 66, 2042-2055.
- Scholtz, C. H. 2009. Physiological and behavioural ecology. Pp. 121-146. In: Scholtz, C. H., Davis, A. L. V. & Kryger, U. (Eds.). *Evolutionary, Biology and Conservation of Dung Beetles*. Pensoft Publishers. Sofia, Bulgaria.
- Servín-Pastor, M., Salomão, R. P., Caselín-Cuevas, F., Córdoba-Aguilar, A., Favila, M., Jácome-Hernández, A., Lozano-Sánchez, D. & González-Tokman, D. 2021. Malnutrition and parasitism shape ecosystem services provided by dung beetles. *Ecological Indicators*, 122, 107279. DOI: 10.1016/j.ecolind.2020.107205.
- Shibuya, T. & Inouchi, J. 1982. Fine structure and odor responses of olfactory sensilla of the Japanese dung beetle, *Copris pecuarius*. *Japanese Journal of Applied Entomology and Zoology*, 26, 194-195.
- Sijasov, M. M. 1913. K biologii zhukov navoznikov (Coleoptera, Scarabaeidae) [Contribution à la biologie des coprophages (Coleoptera, Scarabaeidae)]. *Russkoe Entomologicheskoe Obozrenie*, 13(1), 113-131 [en ruso].
- Sowig, P. & Wassmer, T. 1994. Resource partitioning in coprophagous beetles from sheep dung: phenology and microhabitat preferences. *Zoologische Jahrbücher. Abteilung für Systematik, Ökologie und Geographie der Tiere*, 121(2), 171-192.
- Stanbrook, R. A., Harris, W. E., Wheeler, C. P. & Jones, M. 2021. Evidence of phenotypic plasticity along an altitudinal gradient in the dung beetle *Onthophagus proteus*. *PeerJ* 9, e10798. DOI: 10.7717/peerj.10798.
- Stavert, A., Drayton, B. A., Beggs, J. R. & Gaskett, A. C. 2014. The volatile organic compounds of introduced and native dung and carrion and their role in dung beetle foraging behaviour. *Ecological Entomology*, 39(5), 531-666. DOI: 10.1111/een.12133.
- Stengl, M. 2001. Olfactory information processing in insects: processing at the periphery. Pp. 292-298. In: Backhaus, W. (Ed.) *Neuronal coding of perceptual systems, Series on Biophysics and Biocybernetics*. World Scientific. Singapore. DOI: 10.1142/9789812811899_0026.
- Tobe, S. S. & Stay, B. 1985. Structure and regulation of the corpus allatum. *Advances in Insect Physiology*, 18, 305-432. DOI: 10.1016/S0065-2806(08)60043-0.
- Tocco, C., Balmer, J. P. & Villet, M. H. 2018. Trophic preference of southern African dung beetles (Scarabaeoidea: Scarabaeinae and Aphodiinae) and its influence on bioindicator surveys. *African Journal of Ecology*, 56(4), 938-948. DOI: 10.1111/aje.12523.
- Tocco, C., Foster, J., Venter, N., Cowie, B., Marlin, D. & Byrne, M. 2021. Elevated atmospheric CO₂ adversely affects a dung beetles development: Another potential driver of decline in insect numbers? *Global Change Biology*, 27(19), 4592-4600. DOI: 10.1111/gcb.15804.
- Tonelli, M., Giménez Gómez, V. C., Verdú, J. R., Casanoves, F. & Zunino, M. 2021. Dung beetle assemblages attracted to cow and horse dung: The importance of mouthpart traits, body size, and nesting behavior in the community assembly process. *Life*, 11, 873. DOI: 10.3390/life11090873.

- Trotta-Moreu, N., Montes de Oca, T. E. & Martínez, M. I. 2007. Ecological and reproductive characteristics of *Geotrupes (Halffterius) rufoclavatus* Jeckel 1865 (Coleoptera: Scarabaeoidea: Geotrupinae) on the Cofre de Perote volcano (Veracruz, Mexico). *The Coleopterists Bulletin*, 61(3), 435-446.
- Tyndale-Biscoe, M. 1988. The phenology of *Onitis alexis* (Coleoptera: Scarabaeidae) in the Araluen Valley: Survival in a marginal environment. *Australian Journal of Ecology*, 13, 431-433.
- Tyndale-Biscoe, M. & Walker, J. M. 1992. The phenology of the native dung beetle *Onthophagus australis* (Guerin) (Coleoptera: Scarabaeinae) in south-eastern Australia. *Australian Journal of Zoology*, 40, 303-311.
- Tyndale-Biscoe, M., Wallace, M. M. H. & Walker, J. M. 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.
- Urrutia, M. A., Cortéz, V. & Verdú, J. R. 2022. Links between feeding preference and electrophysiological olfactory profiles in dung beetles: the importance of dung odor bouquets. *Journal of Chemical Ecology* (en prensa).
- Veiga, M. 1985. Contribución a la biología de los Scarabaeoidea coprófagos ibéricos. Estudio de *Aphodius (Nimbus) affinis* Panzer (Coleoptera Aphodiidae). *Boletim da Sociedade Portuguesa de Entomología*, 1(2), 113-121.
- Venthur, H. & Zhou, J.-J. 2018. Odorant receptors and odorant-binding proteins as insect pest control targets: A comparative analysis. *Frontiers in Physiology*, 9, 1163. DOI: 10.3389/fphys.2018.01163.
- Verdú, J. R., Arellano, L., Numa, C. & Micó, E. 2007. Roles of endothermy in niche differentiation for ball-rolling dung beetles (Coleoptera: Scarabaeidae) along an altitudinal gradient. *Ecological Entomology*, 32, 544-551.
- Verdú, J. R., Casas, J. L., Cortéz, V., Gallego, B. & Lobo, J. M. 2013. Acorn consumption improves the immune response of the dung beetle *Thorectes lusitanicus*. *Plos One*, 8(7), e69277. DOI: 10.1371/journal.pone.0069277.
- Verdú, J. R., Casas, J. L., Lobo, J. M. & Numa, C. 2010. Dung beetles eat acorns to increase their ovarian development and thermal tolerance. *Plos One*, 5(4), e10114. DOI: 10.1371/journal.pone.0010114.
- Verdú, J. R. & Galante, E. 1995. Life history and description of the larval stage of *Aphodius lusitanicus* Erichson, 1848 (Coleoptera: Scarabaeoidea: Aphodiinae). *Acta Zoologica Cracoviensia, Kraków*, 38(2), 205-212.
- Verdú, J. R. & Galante, E. 1997. *Aphodius brasiliensis* Castelnau (Coleoptera: Aphodiidae): Larval morphology and notes on biology. *The Coleopterists Bulletin*, 51(4), 378-383.
- Verdú, J. R. & Galante, E. 2000. Larval morphology and biology of two species of *Aphodius (Plagiogonus)* from the Iberian Peninsula (Coleoptera: Scarabaeidae: Aphodiinae). *European Journal of Entomology*, 97(3), 395-401.
- Verdú, J. R. & Galante, E. 2004. Behavioural and morphological adaptations for a low-quality resource in semi-arid environments: dung beetles (Coleoptera, Scarabaeoidea) associated with the European rabbit (*Oryctolagus cuniculus* L.). *Journal of Natural History*, 38, 705-715.
- Verdú, J. R., Lumaret, J.-P. & Galante, E. 1997. Biology of *Aphodius hyxos* Petrovitz (Coleoptera: Scarabaeoidea: Aphodiidae) and description of the third larval stage. *Canadian Entomologist*, 129, 657-665.

- Vitner, J. 1995. Mating behaviour of *Aphodius (Chilothorax) distinctus* (Coleoptera: Scarabaeidae: Aphodiinae). *Acta Societatis Zoologicae Bohemoslovaca*, 59, 249-265.
- Vitner, J. 1998. Reproductive biology of the central European *Aphodius* species with large scutellum (Coleoptera: Scarabaeidae: Aphodiinae). *Acta Societatis Zoologicae Bohemoslovaca*, 62, 227-253.
- Vulinec, K. 1997. Iridescent dung beetles: A different angle. *Florida Entomologist*, 80, 132-140.
- Walter, P. 1983. La part de la nécrophagie dans le régime alimentaire des scarabéides coprophages afro-tropicaux. *Bulletin de la Société Zoologique de France*, 108(3), 397-402.
- Weithmann, S., von Hoermann, C., Schmitt, T., Steiger, S. & Ayasse, M. 2020. The attraction of the dung beetle *Anoplotrupes stercorosus* (Coleoptera: Geotrupidae) to volatiles from vertebrate cadavers. *Insects*, 11(8), 476. DOI: 10.3390/insects11080476.
- White, E. 1960. The natural history of some species of *Aphodius* (Col. Scarabaeidae) in the Northern Pennines. *Entomologist's Monthly Magazine*, 96, 25-30.
- Wu, X. W. & Sun, S. C. 2012. Artificial warming advances egg-laying and decreases larval size in the dung beetle *Aphodius erraticus* (Coleoptera: Scarabaeidae) in a Tibetan alpine meadow. *Annales Zoologici Fennici, Helsinki*, 49(3), 174-180.
- Yasuda, H. 1984. Seasonal changes in the numbers and species of scarabaeid dung beetles in the middle part of Japan. *Japanese Journal of Applied Entomology and Zoology*, 28, 217-222.
- Yasuda, H. 1987. Reproductive properties of two sympatric dung beetles, *Aphodius haroldianus* and *A. elegans* (Coleoptera: Scarabaeidae). *Researches on Population Ecology*, 29, 179-187.
- Yasuda, H. 1990. Effect of population density on reproduction of two sympatric dung beetle species, *Aphodius haroldianus* and *A. elegans*. *Researches on Population Ecology*, 32, 99-111.
- Yoshida, N. 1994. Reproductive traits of *Aphodius* dung beetles. *The Insectarium*, 31, 4-9.
- Yoshida, N. & Katakura, H. 1985. Life cycles of *Aphodius* dung beetles (Scarabaeidae, Coleoptera) in Sapporo, Northern Japan. *Environmental science, Hokkaido University: Journal of the Graduate School of Environmental Science, Hokkaido University, Sapporo*, 8(2), 209-229.
- Zamprogna, A., Sérin, J., Lumaret, J.-P. & Caron, V. 2021. Challenges associated with rearing *Gymnopleurus sturmi* (Coleoptera: Scarabaeidae), a new dung beetle species for Australia. *52nd Annual General Meeting and Scientific Conference*, Adelaide, 6-9 December 2021.
- Zhou, J.-J. 2010. Odorant-binding proteins in insects. *Vitamins and Hormones*, 83, 241-272. DOI: 10.1016/S0083-6729(10)83010-9.
- Zunino, M. 1984. Sistematica generica dei Geotrupinae (Coleoptera, Scarabaeoidea: Geotrupidae), filogenesii della sottofamiglia e considerazioni biogeografiche. *Bollettino del Museo Regionale di Scienze Naturali-Torino*, 2(1), 9-162.

- Zunino, M. 1991. Food relocation behaviour: a multivalent strategy of Coleoptera. Pp. 297-314. In: Zunino, M., Bellès, X. & Blas, M. (Eds.). *Advances in Coleopterology*. AEC. Barcelona, España.
- Zunino, M. 2017. Sobre el régimen alimenticio de *Sisyphus schaefferi* (Linnaeus) (Coleoptera: Scarabaeidae: Sisyphini). *Dugesiana*, 24(1), 25-29.
- Zunino, M. & Halffter, G. 2007. An analysis of the relationships between *Onthophagus* beetles (Coleoptera: Scarabaeinae) and vertebrate burrows and caves. *Elytron*, 21, 17-55.



Eurysternus mexicanus

Capítulo 6

LA COMUNICACIÓN QUÍMICA

MARIO E. FAVILA

La comunicación entre los seres vivos es definida por Wilson (1970) como la acción de alguna de las partes de un organismo que altera la probabilidad de un patrón de comportamiento de otro organismo de forma adaptativa. La comunicación química implica la producción de uno o más estímulos químicos por parte de un organismo, llamado el emisor, y la captación del estímulo por otro organismo, el receptor, que puede ser de la misma o de otra especie. La reacción que genera la señal química puede ser benéfica para el emisor, el receptor o para ambos (Shorey 1977). La efectividad de este mecanismo de comunicación está influida por las características de los organismos y del ambiente, así como por sus interacciones.

De esta forma, el uso y la eficiencia de los canales sensoriales utilizados en la emisión y recepción de mensajeros químicos se pueden analizar en términos de costos y beneficios ecológicos (Krebs y Davies 1981). En esta era del Antropoceno, los costos en los procesos relacionados con la comunicación química, al igual que con otros mecanismos de comunicación en los seres vivos se están incrementando, debido a las actividades humanas, lo que pone en riesgo la subsistencia de las especies emisoras y receptoras, por rutas a veces inesperadas.

Las investigaciones sobre comunicación química, en la familia Scarabaeidae, se han centrado en las subfamilias Cetoniinae, Melolonthinae, Dynastinae y Rutelinae, ya que tienen una importancia económica por ser plagas agrícolas y forestales (Leal 1998). La subfamilia Scarabaeinae, que agrupa a los escarabajos del estiércol, también tiene gran importancia económica, pero contrariamente a las subfamilias ya mencionadas, su importancia económica no es por los daños que ocasiona, sino por los servicios ecosistémicos que brinda, principalmente en los pastizales ganaderos.

En este capítulo se presenta la clasificación y el origen de los mensajeros químicos en insectos, así como los mecanismos electrofisiológicos y las estructuras que intervienen en la comunicación química; se analiza la

comunicación química de los escarabajos del estiércol a nivel intraespecífico e interespecífico, así como el efecto de las actividades humanas sobre su ecología química; además, se sugieren futuras líneas a investigar en este importante grupo de insectos.

1. CLASIFICACIÓN Y ORIGEN DE LOS SEMIOQUÍMICOS

El término de semioquímicos, también conocidos como mensajeros químicos, se refiere a las sustancias químicas emitidas por un organismo, que modifican el comportamiento o la fisiología de otros organismos (Whittaker y Feeny 1971, Masson y Brossut 1981). Los semioquímicos actúan a nivel intraespecífico o interespecífico.

Las feromonas, por su parte, son una sustancia o mezcla de sustancias liberadas por un organismo, lo que induce la respuesta de otro individuo de la misma especie; término propuesto por Karlson y Luscher (1959 citado en Shorey 1977). Las feromonas actúan a nivel intraespecífico, participan y regulan los siguientes comportamientos en insectos: el comportamiento reproductor a través de las feromonas sexuales; la localización o la señalización del alimento; la regulación social y de reconocimiento entre individuos; la delimitación de territorio y marcado de pistas químicas, eso que se ha estudiado ampliamente en insectos sociales; la alarma que se presenta, principalmente en insectos sociales como las hormigas y termitas; y el control de diferenciación de castas en insectos sociales (Wilson 1971).

Por otro lado, los aleloquímicos actúan en las interacciones entre especies y afectan el crecimiento, la salud, el comportamiento, e inclusive la biología poblacional de organismos de las especies (Whittaker y Feeny 1971). Dentro de los aleloquímicos se encuentran las alomonas, que son sustancias o mezcla de sustancias liberadas por un organismo, que inducen la respuesta en un individuo de otra especie y dan ventajas adaptativas al emisor de la sustancia. Las alomonas pueden actuar como: secreciones defensivas; secreciones con acciones antibióticas; atrayentes, como las sustancias emitidas por flores que atraen insectos polinizadores; y como venenos.

Las kairomonas son otro conjunto de sustancias que son liberadas por un organismo e inducen una respuesta en individuos de otras especies. En este caso, la respuesta es favorable al receptor, pero dañina al emisor. Por ejemplo, las sustancias emitidas por árboles, principalmente terpenoides, actúan como señales de localización para los escarabajos descortezadores (Curculionidae: Scolytinae) en las etapas iniciales de ataque e infestación al árbol, que pueden terminar con la muerte de éste generando grandes proble-

mas económicos (Lee *et al.* 2006). Las cairomonas han sido sujeto de muchas discusiones. Blum (1981), las considera como feromonas o alomonas que han sufrido un “tiro por la culata” evolutivo, pero que no se deberían considerar como una clase diferente a las feromonas o alomonas. Borden (1977), propuso una categoría más para estos compuestos: alomona-cairomona, que es un mensajero químico que actúa como una alomona para el emisor pero como cairomona para el receptor.

Los infoquímicos son señales químicas que informan a un organismo sobre su ambiente (Wilson *et al.* 2015). La percepción de dicha señal química no solo induce cambios en el comportamiento y la fisiología del receptor, también puede producir cambios a nivel morfológico. La clasificación de los infoquímicos es similar a la de semioquímicos, e incluye, además de los compuestos descritos previamente, a las sinomonas, que son aleloquímicos que producen una respuesta fisiológica o de comportamiento que es adaptativamente favorable para el emisor y el receptor; podríamos tomar el caso de un atrayente floral que es benéfico tanto para la planta como para el insecto.

La respuesta generada por el estímulo químico, en el organismo receptor, permitió a Dethier *et al.* (1960) proponer otra clasificación: 1. Un estimulante locomotor es aquella sustancia química que genera una reacción de cinesis o movimiento que, si no hay una orientación espacial de la señal, provoca que los organismos se dispersen de un área como consecuencia del incremento en la velocidad de locomoción o de vuelo. 2. Una sustancia que disminuye la actividad locomotora, provocando que los organismos se agreguen en torno a la fuente del estimulante químico como consecuencia de la reducción en la velocidad de locomoción. 3. Un atrayente que induce a los animales a orientarse hacia la fuente de emisión. 4. Un repelente que induce la reacción contraria al atrayente, provocando que el receptor se aleje de la fuente de emisión.

Los repelentes naturales son muy buscados por los biólogos interesados en el control de plagas, ya que estos compuestos pueden ser muy específicos, evitando que la especie plaga ataque ciertos cultivos o árboles de interés comercial. Otros compuestos inductores del comportamiento, y/o la fisiología, son los fago-estimulantes, los fago-repelentes, los afrodisíacos, e inclusive hay sustancias que estimulan la oviposición.

Básicamente existen dos orígenes: el extrínseco, cuando los semioquímicos provienen de los alimentos ingeridos; y el intrínseco, que implica la producción de los semioquímicos a través del metabolismo del insecto.

En cuanto a los mensajeros químicos de origen extrínseco se conoce, en varias especies de coleópteros herbívoros, que buena parte de los componentes de las feromonas de agregación provienen de las plantas que consumen (Hendry *et al.* 1975). Por ejemplo, el mirceno y el terpeno, que son producidos por los pinos, tienen un efecto sinérgico con los compuestos producidos

por *Dendroctonus brevicomis* LeConte, 1876 (Curculionidae: Scolytinae), favoreciendo la agregación de esta especie que se reproduce en el floema del árbol. Las alomonas de origen externo han sido muy estudiadas en insectos herbívoros. El escarabajo *Chauliognathus lecontei* Champ, 1914 (Cantharidae) produce una secreción defensiva, el ácido 8-cis dihidromatracaria, que se encuentra en las plantas de las que se alimenta (Eisner 1970); algunos autores mencionan que muchos de estos compuestos defensivos se encuentran en insectos con dietas muy diferentes.

Los mensajeros químicos de origen intrínseco han sido estudiados con isótopos radioactivos para conocer sus rutas. Los precursores de algunos semioquímicos son sintetizados por el insecto, mientras que otros provienen del alimento. Los semioquímicos también pueden ser producidos por microorganismos simbiotes del organismo emisor (Davis *et al.* 2013). Por ejemplo, en *Dendroctonus frontalis* Zimmermann, 1868 (Curculionidae) se han encontrado hongos simbiotes en el micangio, estructura que se localiza en la cabeza del insecto, que transforman el trans-verbenol a verbenona, la que actúa como una feromona de agregación durante la colonización de los árboles (Brand *et al.* 1976, Barras y Perry 2009). Los microorganismos simbióticos también proveen aminoácidos esenciales, participando en la ecología nutricional de los insectos (Douglas 2009).

Las estructuras anatómicas involucradas en la emisión de semioquímicos son glándulas bien definidas y delimitadas en el insecto emisor, quien vierte sus productos al exterior. Las estructuras glandulares que producen o almacenan feromonas, u otros semioquímicos, se originan a partir de células epidérmicas modificadas que pueden estar situadas en cualquier parte de la superficie externa del cuerpo del insecto (Percy y Weatherston 1974). Sin embargo, otras fuentes de producción de mensajeros químicos se encuentran en las partes internas del organismo, como en el intestino de varias especies de insectos (Silverstein 1970).

2. QUIMIORRECEPCIÓN

Las principales estructuras receptoras de semioquímicos volátiles se encuentran en las antenas de los insectos y son llamadas sensilas quimiorreceptoras (Figura 1). Los ápices de los palpos maxilares y labiales, y los tarsos de la mayoría de los insectos, también contienen estructuras quimiorreceptoras (Schoonhoven 1977). Las sensilas quimiorreceptoras presentan poros en su pared, por donde las dendritas de las neuronas sensoriales se ponen en contacto con el medio ambiente externo (Slifer 1970).

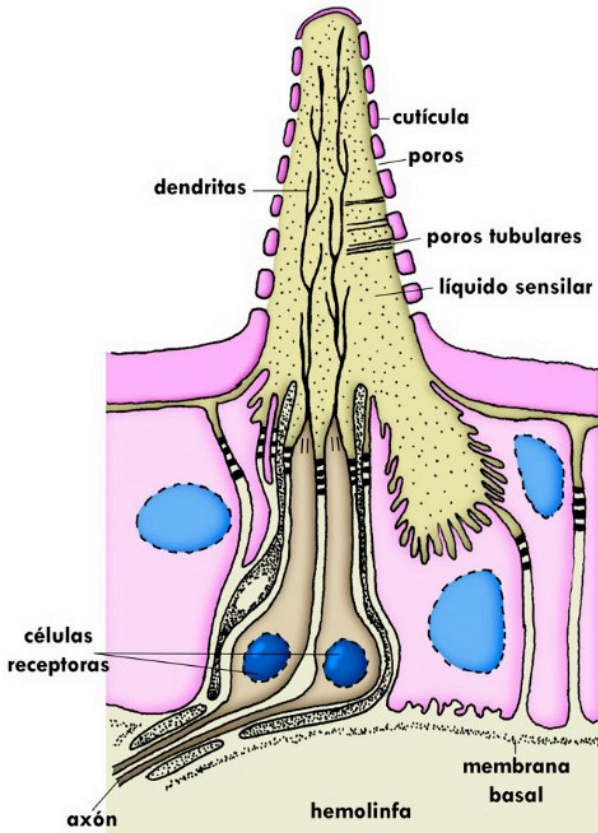


FIGURA 1. Sensila olfatoria de un insecto. Modificada de Kaissling y Thorson (1980).

La identificación y codificación de un semioquímico por el insecto receptor se da en tres niveles. Ejemplificamos este proceso con lo que pasa con una sustancia volátil emitida por un insecto emisor y recibida en las sensilas de las antenas de un insecto receptor. Las moléculas odoríferas se adsorben en la superficie de la sensila antenal del insecto receptor a través de los poros antes mencionados. La molécula, al establecer contacto con la membrana de la neurona, o dendrita, genera una respuesta eléctrica. La especificidad de la neurona al estímulo se debe a la presencia de diferentes zonas receptoras sobre su membrana, lo que hace que cada molécula sea reconocida en sitios específicos de la neurona (Seabrook 1977). A nivel celular, la excitación de la neurona se da a través de un proceso conocido como transducción, que conduce a un cambio en el impulso nervioso. Hay varios pasos en la transmisión del estímulo químico olfatorio en la sensila receptora (Seabrook 1977): adsorción de la molécula estimulante en la membrana de la neurona, difusión hacia la molécula receptora, unión de ambas moléculas,

inactivación de la molécula receptora, cambio en la conductividad de la membrana e inactivación de la molécula estimulante.

El cambio en la permeabilidad de la membrana de la neurona sensorial se traduce en un fenómeno conocido como despolarización, que en su conjunto produce un potencial de acción. El conjunto de los potenciales de acción propagados al sistema nervioso central es específico para un olor determinado y provoca una respuesta fisiológica o conductual determinada (Masson y Brossut 1981). La codificación de los mensajes químicos en la célula sensorial de los insectos ha sido estudiada por medio de técnicas electrofisiológicas, introducidas por Schneider en 1957. Un electroantenograma se obtiene al registrar potenciales de acción que son la suma de los potenciales de acción de todas las neuronas de la antena de un insecto, aunque también se pueden hacer electroantenogramas de neuronas, en particular a través de microelectrodos que permiten medir la actividad eléctrica de una neurona. La electroantenografía ha permitido analizar la respuesta eléctrica de las antenas de los insectos a compuestos volátiles, bajo condiciones experimentales muy controladas (Cortez *et al.* 2016).

3. COMUNICACIÓN QUÍMICA EN LOS ESCARABAJOS DEL ESTIÉRCOL

Los escarabajos del estiércol relocalizan espacialmente el excremento de vertebrados y otros materiales biológicos en proceso de descomposición, como cadáveres de vertebrados e invertebrados, hongos y frutos descompuestos, entre otros, por el enterramiento del alimento en galerías excavadas en el suelo por los escarabajos cavadores, y por el transporte en forma de bola, a cierta distancia del recurso alimenticio, labor efectuada por los escarabajos rodadores del estiércol, aunque algunas especies rodadoras no ruedan su bola debido a condiciones ecológicas que no favorecen la formación de las bolas de alimento (Halffter y Halffter 1989, Monteresino y Zunino 2003).

Estos dos mecanismos de transporte del alimento generan importantes servicios a los ecosistemas, entre los que destacan la reducción de proliferación de moscas y parásitos que se reproducen en el recurso alimentario, la bioturbación en las galerías que hacen los escarabajos debajo del suelo, el incremento de la fertilidad de los suelos, así como la dispersión secundaria de semillas, entre otros (Halffter y Matthews 1966, Andresen y Feer 2005, Nichols *et al.* 2008) (Capítulo7). Se hace énfasis en los escarabajos del estiércol en zonas ganaderas, donde el uso de desparasitantes y otros químicos aplicados al ganado están afectando drásticamente sus interacciones intraes-

pecíficas y de seguro interespecíficas, así como a las poblaciones (Huerta *et al.* 2013, Martínez *et al.* 2018, Rodríguez-Vivas *et al.* 2019, Verdú *et al.* 2015, Villada-Bedoya *et al.* 2019) (Capítulo 8). Verdú *et al.* (2015) demostraron, experimentalmente, que el consumo de los residuos de ivermectina, localizados en el estiércol del ganado, provoca una disminución de la capacidad olfativa y locomotora de *Scarabaeus cicatricosus* Lucas, 1846, un escarabajo del estiércol clave en los ecosistemas del Mediterráneo. La ivermectina podría estar causando efectos negativos en actividades como la búsqueda de comida, de parejas y en la flora microbiana, y en la comunicación química, a nivel intraespecífico e interespecífico, entre los escarabajos del estiércol. Los costos económicos de la pérdida de este grupo de insectos en zonas ganaderas son muy importantes (Capítulo 8).

La fuerte atracción que ejercen los recursos utilizados por los escarabajos del estiércol para alimentarse y reproducirse provoca que los individuos de las diferentes especies se agreguen en la fuente de alimentación, así sea una bosta de excremento, un cadáver de vertebrado u otro recurso en descomposición, y que compitan por el recurso (Halfpter y Matthews 1966). Es en la fuente de alimentación donde interaccionan y compiten las especies por el alimento, asimismo, es donde se encuentran los individuos de la misma especie y forman parejas para nidificar, también donde los individuos del mismo sexo se encuentran y pelean, ya sea por el alimento o por la posible pareja, y donde pueden ser depredados. Así, durante los procesos de localización y relocalización de su alimento los escarabajos del estiércol interaccionan con individuos de su misma especie y de otras especies.

Las interacciones intraespecíficas e interespecíficas son fundamentalmente analizadas a través de su comportamiento. A nivel intraespecífico, las interacciones macho-hembra han sido bien estudiadas en este grupo de insectos, así como las interacciones agonísticas entre machos, pero también entre hembras (Chamorro-Florescano y Favila 2008, Chamorro-Florescano *et al.* 2011, 2017). Los combates entre machos han sido descritos desde los trabajos de Jean-Henri Fabre, en 1897, posteriormente fueron analizados a profundidad por Halfpter y Matthews (1966). Partiendo de estos trabajos pioneros hemos encontrando que la comunicación química juega un papel muy importante durante estas interacciones (Favila *et al.* 2016).

La localización y características de las fuentes de emisión de semioquímicos en los escarabajos del estiércol han sido bien estudiadas. Los estudios más relevantes sobre la distribución y características morfológicas del sistema de glándulas tegumentarias, en estos escarabajos, han sido realizados por Pluot-Sigwalt (1982, 1983, 1988a, b, 1989, 1991, 1995). Estas glándulas exócrinas presentan un reparto en el cuerpo de los escarabajos asociado a su comportamiento. Según Pluot-Sigwalt (1991, 1995) el sistema glandular

tegumentario abdominal, entre rodadores y cavadores es diferente. En los escarabajos cavadores encontró que en la tribu Coprini la diversidad del reparto de glándulas varía según la subtribu. En Coprina, sólo *Catharsius crassicornis* Gillet, 1911, tiene glándulas esternales, presentes en ambos sexos, en forma de placas en los márgenes del abdomen. En cambio, en *Copris moffarsi* Gillet, 1907 sólo las hembras tienen glándulas esternales, andróides, con apariencia de pequeñas cribas bien desarrolladas entre el tercer y séptimo esternito. Las hembras de los Phanaeina presentan glándulas esternales. En Dichotomiina las glándulas se reparten en forma muy diversa, algunas especies tienen únicamente unidades glandulares dispersas, en otras sólo las hembras presentan glándulas esternales o en ambos sexos tienen este tipo de glándulas. En los escarabajos rodadores el abdomen está en constante contacto con la bola de alimento durante el rodaje, y este comportamiento está asociado a una gran complejidad glandular en la región abdominal. En las subtribus Eucraniina y Sisyphina las glándulas esternales están presentes exclusivamente en las hembras. En todas las especies de Gymnopleurina estudiadas por Pluot-Sigwalt (1991, 1995), machos y hembras presentan glándulas abdominales. Scarabaeina y Canthonina son las subtribus en las que el reparto de sus glándulas abdominales es el más complejo en los Scarabaeinae.

Existen otras glándulas tegumentarias estudiadas por Pluot-Sigwalt (1988a, 1988b, 1989). Esta autora ha descrito las llamadas glándulas clipeales con funciones desconocidas. También están las glándulas del labro y la epifaringe, previamente mencionadas en *Phanaeus* por Edmonds (1972), que posiblemente están relacionadas con funciones digestivas como en especies del género *Canthon* (Pluot-Sigwalt 1988b). La glándula mandibular, también descrita por primera vez por Edmonds (1972), podría funcionar como equivalente a las glándulas salivales en otros animales (Pluot-Sigwalt 1988a). Las glándulas metasternales, estructuras glandulares muy voluminosas que desembocan en la región del metasterno, entre las coxas medias, sólo se encuentran en los machos de escarabajos rodadores africanos del género *Anachalcos* (Pluot-Sigwalt 1989). Finalmente, hay una gran cantidad de canalículos cuticulares, con funciones desconocidas, dispersos en diferentes partes del cuerpo de los Scarabaeinae.

a. Origen de semioquímicos

Desconocemos si el origen de los compuestos químicos producidos en las glándulas exocrinas de los escarabajos del estiércol es extrínseco, originados a partir de su alimento principalmente, o intrínseco, formado vía rutas metabólicas. Es posible que los semioquímicos producidos por los escarabajos del

estiércol también pueden tener su origen en los metabolitos secundarios bioactivos liberados por sus microorganismos simbioses.

Se conoce muy poco sobre la microbiota asociada al tracto digestivo de los escarabajos del estiércol y la comunicación química (Thiyonila *et al.* 2018), pero se conoce que los microorganismos en el tracto intestinal de los escarabajos del estiércol participan en los procesos de digestión, y al parecer también tienen un papel muy importante en la inmunidad de los individuos. Huerta y Halffter (1955), en un estudio pionero, efectuaron un análisis de la actividad proteolítica de bacterias aisladas del intestino de algunos insectos y diplópodos, entre los que incluyeron algunos ejemplares de la subfamilia Scarabaeinae. Estos autores encontraron que en especies de los géneros *Canthon*, *Copris* y *Phanaeus* se presentan bacterias con actividad proteolítica, lo que sugiere que las bacterias del tracto digestivo están asociadas a la digestión intestinal; sin embargo, los autores mencionan que el estudio se efectuó en un medio de cultivo que fue altamente selectivo, por lo que los cultivos estudiados por estos autores no fueron una verdadera representación de la flora bacteriana encontrada en condiciones naturales en el intestino.

Tuvieron que pasar muchos años para retomar el tema y ahora se tiene una mejor idea de los integrantes de la microbiota intestinal de los escarabajos del estiércol gracias al desarrollo de la metagenómica. Kumari *et al.* (2018) identificaron la diversidad bacteriana asociada al tracto intestinal de *Onthophagus dama* (Fabricius, 1798) y *Oniticellus cinctus* (Fabricius, 1775) usando medios de cultivo y metagenómica. La microflora en este grupo de insectos puede ayudar a la digestión de carbohidratos complejos presentes en el estiércol que consumen. Estos autores identifican en el intestino de *Onthophagus dama* bacterias como *Enterobacter* sp., *Aeromonas* sp., *Ralstonia* sp., *Dysgonomonas* sp., *Betaproteobacteria* y *Gilliamella* sp. En el intestino de *Oniticellus cinctus* encontraron *Enterococcus* sp., las bacterias *Firmicutes* sp., *Gilliamella* sp., *Peptoniphilus* sp., *Dysgonomonas* sp., *Porphyromonas* sp. y *Burkholderiales*.

Recientemente, Suárez-Moo *et al.* (2020), usando técnicas metagenómicas describieron la diversidad y composición de la microbiota encontrada en las diferentes etapas del ciclo de vida del escarabajo cavador, *Copris incertus*. La composición taxonómica de esta microbiota, varía de acuerdo con cada etapa del ciclo de vida estudiada en este insecto. Por ejemplo, *Enterobacter* y *Serratia* están presentes en la hembra adulta reproductora, en los huevos predomina *Nocardioideis* e *Hydrogenophaga*, pero en las larvas y pupas dominan *Dysgonomonas* y *Parabacteroides*, mientras que en las crías eclosionadas *Ochrobactrum* es el género más abundante. La especialización dietética, así como factores morfofisiológicos involucrados en la transición de una etapa de desarrollo a la siguiente, podrían explicar las diferencias de la

microbiota en cada etapa de la vida de *C. incertus* (Suárez-Moo *et al.* 2020). Sin duda, un campo muy promisorio en la ecología química de los escarabajos del estiércol es la relación entre su microflora y la producción de semioquímicos, microflora que puede estar presente no solo en su tracto intestinal, sino en diferentes estructuras del cuerpo, como la glándula mandibular, las glándulas pigidiales y otras.

b. Quimiorreceptores

Los quimiorreceptores de los escarabajos del estiércol, al igual que en otros insectos, se encuentran en las antenas y en los apéndices de los palpos maxilares y labiales. Los estudios sobre el proceso electrofisiológico de la quimiorrecepción en escarabajos del estiércol se han efectuado usando técnicas de electroantenografía, en las que un electroanténografo se acopla a un cromatógrafo de gases, que permite identificar los compuestos que generan una respuesta fisiológica en la antena del escarabajo que se manifiesta en un impulso eléctrico.

Burger (2014) describe los estudios electroantenográficos realizados con su equipo de colaboradores (Burger *et al.* 1983, 1990, 1995, 2008). Estudiaron tres especies de escarabajos rodadores sudafricanos: *Kheper nigroaeneus* (Boheman, 1857), *K. subaeneus* (Harold, 1869) y *K. bonellii* (MacLeay, 1821) con el objetivo de encontrar evidencias de respuestas a feromonas sexuales. Sin embargo, se encontró que en *K. nigroaeneus* las antenas de machos y hembras dieron respuestas electrofisiológicas similares a los extractos de las glándulas abdominales de los machos, por lo que descartaron que fuera una respuesta a una feromona sexual, más bien podría ser una feromona de agregación o de antiagregación. En *K. bonellii* el metil-2-((R,R)-2hexil-ciclopropil)-acetato, también provocó una respuesta electrofisiológica en las antenas de machos y hembras de esta especie (Burger *et al.* 2008). En síntesis, varios compuestos de las secreciones de las especies que ellos estudiaron no provocaron la respuesta electrofisiológica esperada que indicara que se trataba de una feromona sexual.

Los escarabajos rodadores, al efectuar el transporte de las bolas de alimento en el suelo están expuestos a depredación. Observaciones de campo del autor de estas líneas, y de sus estudiantes en la selva de Los Tuxtlas, indican que las hormigas *Camponotus sericeiventris* (Guérin-Méneville 1838) tratan de depredar a los escarabajos rodadores del género *Canthon*, sin embargo, son repelidas al entrar en contacto con el escarabajo. Cortez *et al.* (2012) efectuaron un estudio en el que evaluaron la respuesta electrofisiológica de la antena de *Camponotus sericeiventris* frente a los compuestos pigidiales de *C.c. cyanellus* y *C. femoralis*. El estudio se

hizo a través del método conocido como detección acoplada de cromatografía de gases-electroantograma (GC-EAD) y espectrometría de masas de GC (GCMS). Se encontró que hubo respuesta electrofisiológica a compuestos liberados por las glándulas pigidiales de cada especie de escarabajo, siendo uno de ellos, el fenol, común en ambas especies. Un compuesto conocido como geraniol y otro que es desconocido, son también liberados por *C. femoralis*, mientras que el guayacol y un compuesto no identificado fueron liberados de las glándulas pigidiales de *C. cyanellus*, provocando también la respuesta en la antena de la hormiga. El guayacol y el geraniol son compuestos aromáticos defensivos y con funciones feromonales en varias especies de invertebrados, pero también han sido encontrados en aceites esenciales de plantas (Duffey 1980, Blum 1981, Gnanasunderam 1985, Taira *et al.* 2003).

c. Agregación en la fuente de alimentación

Los compuestos volátiles del estiércol son la señal química que determina la atracción de los escarabajos del estiércol a la fuente de alimentación (Halffter y Matthews 1966). El contenido de humedad y la calidad nutricional, también determinan la selección del recurso (Hanski y Cambefort 1991). Aunque es la mezcla de olores lo que atrae a los escarabajos del estiércol, y a otros insectos como las moscas y ciertas especies de mariposas, estudios de campo y laboratorio muestran que puede haber respuestas por compuestos volátiles específicos de las heces de algunos herbívoros.

En la región de Los Tuxtlas, los escarabajos del estiércol son fuertemente atraídos a excrementos de vertebrados de la selva. Amezquita y Favila (2010) demostraron que tanto la composición y abundancia de especies, como las tasas de remoción del excremento del mono araña (*Ateles geoffroyi* Khul, 1820) son mayores comparadas con excremento de vaca. Ciertas especies de escarabajos del estiércol del Mediterráneo, de las subfamilias Aphodiinae y Scarabaeinae, y de la familia Geotrupidae, son atraídos preferentemente por el estiércol de herbívoros específicos (Dormont *et al.* 2004, 2007). *Geotrupes stercorarius*, *Trypocopris pyrenaeus*, *Anoplotrupes stercorosus* y *Acrossus rufipes* [citado como *Aphodius rufipes*] son atraídas por el excremento de ovejas. *Onthophagus fracticornis*, de la subfamilia Scarabaeinae, prefiere excremento de caballo, mientras que *Aphodius fimetarius* muestra claramente una preferencia por estiércol bovino. Los excrementos de ciervos son preferidos por *Melinopterus consputus* (Creutzer, 1799) [citado como *Aphodius consputus*] y *Otophorus haemorrhoidalis* (Linnaeus, 1758) [citado como *Aphodius haemorrhoidalis*].

Los compuestos volátiles de las heces de los vertebrados estudiados en laboratorio, por Dormont *et al.* (2007), utilizando olfactómetros, mostraron que *T. pyrenaeus*, *Anoplotrupes stercorosus* y *Aphodius rufipes* son atraídos principalmente por compuestos volátiles de estiércol de oveja. *Onthophagus fracticornis* fue atraído por volátiles de estiércol de caballo, mientras que *Otophorus haemorrhoidalis* fue atraído por volátiles de excremento de ciervo. Estos resultados sugieren una segregación química de preferencias de recursos alimenticios en los escarabajos del estiércol, que ha favorecido, entre otros factores, la diversificación de este grupo de insectos.

Un importante número de especies de escarabajos del estiércol utilizan recursos alternativos al estiércol, principalmente aprovechan la carroña, frutas en proceso de descomposición, hongos y flores, incluso milpiés vivos o muertos (Halffter y Halffter 2009, Bedoussac *et al.* 2007, Schmitt *et al.* 2004). El cambio de aprovechamiento del estiércol a carroña, en escarabajos del estiércol neotropicales, ha ocurrido principalmente en especies de los géneros *Coprophanaeus*, *Deltochilum* y *Canthon*. Este cambio pudo haber sido causado por la extinción de mega-herbívoros, y en un efecto en cascada haber provocado la desaparición de los recursos alimenticios de los escarabajos del estiércol, lo que propició el cambio de dieta (Halffter y Halffter 2009, Scholtz *et al.* 2009).

Durante el proceso de descomposición de los cadáveres de vertebrados se emiten compuestos orgánicos volátiles que atraen insectos y otros animales carroñeros, como es el caso de los escarabajos necrófagos. Bedoussac *et al.* (2007) encontraron que el benzaldehído presente en las secreciones defensivas de milpiés, funciona como un atrayente exclusivo para el escarabajo rodador *Canthon morsei* Howden, 1966, en la selva de Los Tuxtlas. En el género *Deltochilum* se han descrito casos de especies que atacan a milípedos vivos (Pereira y Martínez 1956, Cano 1998, Larsen *et al.* 2009).

El ataque es principalmente a individuos con heridas en su cuerpo, lo que sugiere que los compuestos liberados en la zona dañada atraen a los escarabajos. Milípedos muertos también son un recurso alimentario para otras especies de Scarabaeinae en África y Borneo (Krell 1999, Brühl y Krell 2003). En cadáveres de vertebrados es frecuente encontrar al escarabajo *Anoplotrupes stercorosus* (Weithmann *et al.* 2020), que es capaz de percibir 24 volátiles emitidos durante el proceso de descomposición, posterior a la hinchazón del organismo. En ensayos de campo, los escarabajos fueron atraídos por una mezcla de DMTS, 3-octanona y benzaldehído. La detección por *A. stercorosus* de estos compuestos que emiten los cuerpos de vertebrados en descomposición, en los bosques europeos, favorece la explotación y la rotación rápida de estos recursos temporalmente limitados (Weithmann *et al.* 2020).

d. Interacciones intraespecíficas

Un tema controversial entre los estudiosos de la comunicación química, en los escarabajos del estiércol, es la emisión de feromonas sexuales. Tribe (1975) publicó por primera vez la emisión de feromonas sexuales en especies africanas del género *Kheper*. Posterior a este trabajo, el comportamiento de emisión de feromonas se ha reportado en varias especies africanas de escarabajos rodadores del mismo género *Kheper* (Edwards y Aschenborn 1988, Sato e Imamori 1986). En América, el comportamiento de emisión de estas feromonas ha sido descrito en *Canthon c. cyanellus*, *C. femoralis*, *C. virens* (Mannerheim, 1829) y en *C. quinque maculatus* Castelnau, 1840 (Bellés y Favila 1983, Favila y Díaz 1996, Favila *et al.* 2012, Halffter *et al.* 2013, Cantil *et al.* 2014). Los machos de *Sisyphus mexicanus* Harold, 1863, también presentan este comportamiento (Favila obs. per. en la región de Laguna Verde, Veracruz).

El comportamiento de emisión de volátiles es similar en todas las especies de rodadores. El macho se para de cabeza, con el cípeo en el suelo y el cuerpo sostenido por sus patas anteriores y medias, las patas posteriores están extendidas. El macho restriega las patas sobre el abdomen y el pigidio, a intervalos de tiempo que varían según la especie (Figura 2). En el abdomen hay un conjunto de glándulas que liberan una sustancia pastosa de origen proteico que sirve como acarreador de compuestos volátiles (Figura 3). El material de aspecto proteico ha sido también mencionado en *C. c. cyanellus*, por Bellés y Favila (1983). La emisión de compuestos abdominales, tanto en las especies de *Kheper* como en las de *Canthon*, ocurre en diferentes sitios. Se ha observado principalmente en la fuente de alimentación, pero también al lado de la bola transportada por un macho, inclusive en el sitio de nidificación, pero *Kheper nigroaeneus* tiene este comportamiento sin que exista alimento cercano (Edwards y Aschenborn 1988). *Canthon c. cyanellus* presenta este comportamiento en el cadáver, próximo a la bola de alimento durante el rodaje, inclusive junto a la hembra con la que está nidificando (Figura 2).

La función de feromona sexual no ha podido ser demostrada en las especies de *Kheper* estudiadas (Burger 2014, Burger *et al.* 1983, 1990, 1995, 2008), por lo que se piensa que se trata de feromonas de agregación (Burger 2014). Machos de *K. subaeneus* se paran de cabeza sobre boñigas de excremento de rinocerontes (Burger 2014). Asimismo, un gran número de individuos de *K. subaeneus* han sido observados en algunas boñigas, pero en otras cercanas no había ningún escarabajo, aunque, eran aparentemente igual de frescas que las que estaban rebosantes de escarabajos, por lo que podría tratarse más bien de la emisión de feromonas de agregación y no de feromonas

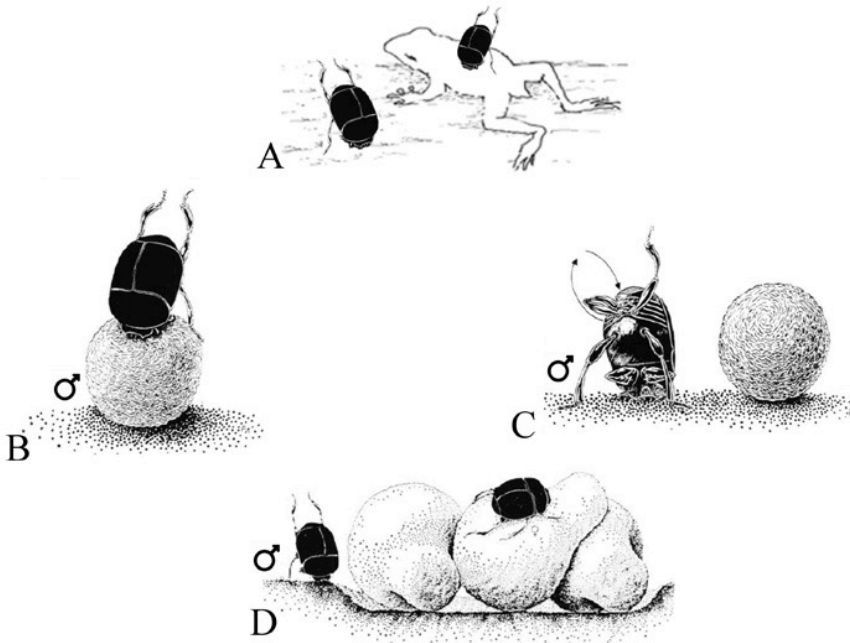


FIGURA 2. Emisión de feromonas por machos de *Canthon c. cyanellus* en: a) la fuente de alimentación, b) sobre la bola de alimento, c) al lado de la bola de alimento, d) en el nido con la hembra y las bolas nido. Modificada de Bellés y Favila (1983).

sexuales (Burger 2014). Varios autores han descrito la agregación sobre ciertas boñigas, pero no en otras cercanas con características que permitirían que fueran también aprovechadas (Halffter y Matthews 1966, Halffter y Edmonds 1982, Hanski y Cambefort 1991).

No sólo las glándulas abdominales de los escarabajos rodadores están relacionadas con atracción sexual. Cortez *et al.* (2015) analizaron en dos especies de *Canthon* los compuestos volátiles y semivolátiles de sus secreciones pigdiales. *Canthon femoralis* presenta al menos 56 compuestos en sus glándulas pigdiales, 10 exclusivos de hembras y 17 de machos. Los compuestos pigdiales identificados en *Canthon c. cyanellus* son 38, de los cuales dos sólo están presentes en hembras y en machos, respectivamente. Los compuestos químicos de *Canthon femoralis* son principalmente hidrocarburos alifáticos e hidrocarburos sesquiterpénicos. En el caso de *Canthon c. cyanellus*, los compuestos más abundantes son hidrocarburos alifáticos y ácidos carboxílicos; en las dos especies los ácidos grasos están en la misma proporción.

En un número importante de especies de escarabajos, varios de los compuestos antes mencionados funcionan como feromonas durante el apareamiento (Francke y Dettner 2005, Vuts *et al.* 2014). Cortez *et al.* (2015)

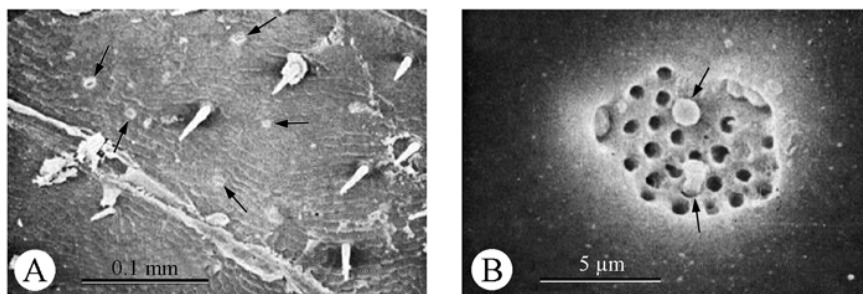


FIGURA 3. Séptimo esternito abdominal del macho *Canthon c. cyanellus*: a) localización de las depresiones (flechas) donde se agrupan los poros glandulares; b) detalle de una depresión que muestra la aparición de secreciones (flechas). Tomada de Bellés y Favila (1983).

encontraron que, de acuerdo con un análisis de conglomerados, los compuestos químicos de machos y hembras de *Canthon femoralis* son diferentes, lo que sugiere que los compuestos pigidiales de esta especie podrían estar relacionados con funciones feromonales, lo cual tendrá que ser probado en estudios de campo y laboratorio.

Durante el rodaje, los escarabajos pueden impregnar la bola con sustancias atractivas para las hembras (Favila *et al.* 2012). En *Canthon c. cyanellus* se demostró que frente a una bola rodada por un macho sexualmente activo, y una bola testigo (no rodadas por un macho), las hembras seleccionaban las bolas rodadas por los machos (Favila 1988). De esta forma, la atracción sexual en esta especie, y posiblemente en otras especies de escarabajos rodadores, ocurra a corta distancia durante el rodaje de la bola de alimento por el macho, quien durante este proceso impregna dicha bola con compuestos pigidiales y de las glándulas esternales que son atractivos para la hembra.

e. Reconocimiento sexual

La relación entre reconocimiento sexual y comunicación química ha sido estudiada sólo en *Canthon c. cyanellus*, y son hidrocarburos cuticulares los compuestos asociados al reconocimiento sexual en esta especie (Ortiz-Domínguez *et al.* 2006). Machos y hembras tiene un perfil de hidrocarburos cuticulares diferentes. Ortiz-Domínguez *et al.* (2006) efectuaron un experimento en el que a un macho sexualmente activo se le ofreció una bola de alimento que tenía fijada la carcasa de un macho que fue bañado con los compuestos cuticulares de hembras, el macho fue “engañado” y rodó la bola de alimento con la carcasa del macho disfrazado químicamente de hembra. Resultados similares fueron encontrados con hembras que rodaron bolas de

alimento con carcasas de hembras impregnadas con compuestos cuticulares de machos. Es muy probable que en otras especies de rodadores el reconocimiento sexual sea también químico (Scholtz 2009). ¿Qué compuestos cuticulares específicos son los responsables del reconocimiento sexual? es un tema aún por investigar (Favila *et al.* 2012).

Los compuestos cuticulares, que incluyen principalmente hidrocarburos, pueden ser usados como caracteres para ayudar a resolver filogenias en escarabajos y otros insectos. Niogret *et al.* (2019) efectuaron un análisis filogenético en Geotrupidae, una familia de escarabajos del estiércol principalmente de zonas templadas, subtropicales, y de regiones tropicales de Asia (Schoolmeesters 2010). Cada especie estudiada estuvo asociada con un perfil químico específico de hidrocarburos cuticulares, y todos los individuos de la misma especie tuvieron compuestos químicos similares. La fuerte correlación entre quimiotaxonomía y filogenia basada en caracteres genéticos, manifiesta que la variación de los hidrocarburos cuticulares en los geotrupidos tiene una base genética (Niogret *et al.* 2019).

f. Interacciones interespecíficas

Las aves son los principales depredadores de artrópodos que habitan en el estiércol, pero de acuerdo con el estudio realizado por Young (2015), existe muy poca información en la literatura sobre depredación de escarabajos del estiércol. En el cuervo, *Corvus brachyrhynchos* Brehm, 1822, se han encontrado hasta 50 ejemplares de afodinos en el estómago. De acuerdo con la revisión de este autor, las aves buscan escarabajos y otros artrópodos sobre la bosta de estiércol, debajo de ésta, removiéndola con el pico o esperando a que lleguen los escarabajos a la bosta. Entre otros depredadores de escarabajos del estiércol se mencionan algunas especies de mamíferos, como los erizos, osos, tejones y zorrillos. En Italia se encontraron restos de escarabajos estercoleros, sobre todo de Geotrupidae, en heces de jabalí, zorro y comadreja (Zunino, datos no publicados). En el estómago de la mofeta manchada *Spilogale interrupta* (Linnaeus, 1758) se encontraron partes del cuerpo de individuos pertenecientes a una especie no identificada de *Canthon*. Un especialista en consumir escarabajos del estiércol es la mangosta *Mungos mungo* (Gmelin, 1788) de Uganda, África. Ranas, sapos y lagartijas también depredan escarabajos del estiércol (Young 2015), así como otros invertebrados que incluyen arácnidos, ácaros, hemípteros, dípteros y otros coleópteros, principalmente los estafilínidos en los que hay reportes de depredación de especies de *Aphodius* y de *Onthophagus*. De esta forma, la depredación de escarabajos del estiércol por vertebrados e invertebrados es indiscutible, pero claramente no se puede decir que estos animales dependan de este grupo de

insectos para su sobrevivencia, parecen más bien ser un complemento en su dieta.

¿Por qué hay poca información de depredación de escarabajos del estiércol? En el contexto de la comunicación química, se ha documentado que las glándulas pigidiales de los escarabajos rodadores del estiércol producen compuestos que actúan como repelentes o sustancias defensivas (Bellés y Favila 1983, Pluot-Sigwalt 1988a, b, 1991, Favila 2001, Cortez *et al.* 2012, Favila *et al.* 2012). Como se mencionó previamente, *Camponotus sericeiventris* es una hormiga que ha sido observada intentando depredar a especímenes del escarabajo rodador necrófago, *Canthon c. cyanellus*, en la selva de Los Tuxtlas, Veracruz. Durante el ataque, la hormiga se acerca al escarabajo, y al tocar el cuerpo de éste con sus antenas es repelida, además, dobla el gáster (parte posterior del cuerpo de las hormigas) hacia adelante y se queda con las mandíbulas abiertas, comportamiento descrito como un sistema puro de alarma-defensa (Leuthold y Schlunegger 1973). La respuesta electrofisiológica, de la antena de la hormiga, a los compuestos defensivos liberados por las glándulas pigidiales de *Canthon c. cyanellus* y de *C. femoralis* descrita en párrafos anteriores, muestran que durante la evolución de las interacciones interespecíficas de los escarabajos rodadores, que son los más expuestos a depredación por su actividad sobre el suelo, han desarrollado mecanismos químicos de defensa.

Como se mencionó, la producción de feromonas por los escarabajos del estiércol, durante el “parado de cabeza” descrito en machos de varias especies de escarabajos rodadores, es un tema muy controversial y no hay evidencias claras de que estos escarabajos produzcan feromonas sexuales. Bellés y Favila (1983) asocian este comportamiento a la emisión de compuestos defensivos contra depredadores y competidores, al demostrar que larvas de la mosca *Calliphora* sp. son repelidas por las bolas de carroña rodadas e impregnadas por los machos de *C. c. cyanellus*. El comportamiento de emisión lo realizan durante la construcción de la bola del alimento y su rodaje, inclusive en el mismo nido con la hembra presente, lo cual es contradictorio con la producción de una feromona sexual, por lo que el comportamiento de emisión lo asocian más a un sistema de defensa del nido. Los machos de *Canthon quinque maculatus* también emiten volátiles en la entrada de la galería superficial que construye cada uno de ellos, y en donde se localiza una hembra con su bola de alimento, por lo que Cantil *et al.* (2014) concluyen que el comportamiento de emisión en esta especie es similar a la de emisión de compuestos repulsivos descrito por Bellés y Favila (1983), en el nido de *C. c. cyanellus* (Figura 3). Otra posibilidad es que los compuestos liberados por el macho actúen también como feromonas de antiagregación, con lo que evitan que otros machos de la misma especie lleguen al nido y compitan por la hembra.

g. Protección del alimento

Como se mencionó, los machos del escarabajo rodador necrófago *Canthon c. cyanellus*, impregnan la bola de carroña con una alomona que repele moscas del género *Calliphora*, competidores del escarabajo por el recurso (Bellés y Favila 1983). Se desconocía en ese estudio de dónde provenían los compuestos defensivos, se sospechaba que provenían de las glándulas abdominales, pero que también las glándulas pigidiales podrían estar involucradas en la protección de la bola de alimento. Ahora sabemos que las glándulas pigidiales de los escarabajos rodadores producen una gran diversidad de compuestos con actividad biológica, presentando así una multifuncionalidad extraordinaria (Cortez *et al.* 2015). El ácido dodecanoico, el heptadecano y el ácido mirístico, entre otros, tienen funciones defensivas. Los hidrocarburos sesquiterpénicos y los ácidos carboxílicos encontrados en las glándulas pigidiales de *Canthon c. cyanellus* y *Canthon femoralis*, han mostrado actividades anti-putrefacción y antimicrobianas en otros insectos (Blum 1981, Laurent *et al.* 2005, Degenkolb *et al.* 2011, Dettner 2015, Vuts *et al.* 2014). Por ejemplo, el ácido acético y el ácido benzoico, compuestos abundantes en las glándulas pigidiales son antimicrobianos y conservadores (Blum 1981, Degenkolb *et al.* 2011).

Es de hacer notar, que tanto machos como hembras producen o secuestran estos compuestos, con lo que evitan la descomposición y contaminación bacteriana y fúngica. Particularmente, es relevante que la presencia de los padres en el nido evita el desarrollo de hongos en las bolas nido elaboradas por la hembra (Favila 1993). La ausencia de los progenitores en el nido, durante las primeras etapas de desarrollo larval, provoca que las bolas nido se llenen de hongos, reduciendo significativamente la sobrevivencia de las crías cuando se compara con la sobrevivencia y la eclosión de crías que fueron cuidadas por los progenitores durante su desarrollo larvario.

En los escarabajos del estiércol se presenta el cleptoparasitismo, que es la utilización del alimento acumulado por otras especies de escarabeidos para su alimentación y reproducción (Paulian 1943, Martín-Piera y Lobo, 1993). Las especies cleptoparásitas son en general especies pequeñas de los géneros *Aphodius* y *Onthophagus*, que aprovechan los recursos de especies más grandes de escarabajos rodadores sudafricanos como *Kheper sacer* y *K. cicatricosus* entre otros (Halffter y Deloya, 2007). Se desconoce si este comportamiento es casual o una estrategia de nidificación por parte de los escarabajos cleptoparásitos (Martín-Piera y Lobo, 1993). En caso de que sea una estrategia reproductiva, surgen las preguntas: ¿cómo los escarabajos cleptoparásitos son capaces de parasitar nidos de otras especies de escarabajos, y en qué forma participa la comunicación química?, ¿existe

mimetismo químico en los cleptoparásitos que les permite no ser rechazados o eliminados por los escarabajos que son cleptoparasitados? No lo sabemos.

4. EFECTO DE LAS ACTIVIDADES HUMANAS SOBRE LA ECOLOGÍA QUÍMICA DE LOS ESCARABAJOS DEL ESTIÉRCOL

México es un país con una fuerte cultura ganadera, aproximadamente 58% del territorio nacional está dedicado a la producción de ganado vacuno. El país cuenta con alrededor de 30 millones de cabezas de ganado en las áreas ganaderas (INEGI 2007). En el estado de Veracruz, principal productor de ganado bovino, hay aproximadamente cuatro millones de cabezas de ganado bovino para producción de carne. Actualmente, en algunas regiones del país, la densidad de pastoreo promedio es de una cabeza de ganado por hectárea (Favila 2012). La introducción de ganado durante la conquista española generó cambios en el paisaje del Altiplano Mexicano y de las regiones tropicales del país. Hubo un reemplazo de la agricultura indígena a la producción ganadera europea. Si bien esta modificación del paisaje fue significativa, el estiércol producido, principalmente por el ganado vacuno y equino, no generaron ninguna crisis ambiental en México ni en general en América, como ocurrió en Australia y Nueva Zelanda, a tal grado que se crearon programas para introducir escarabajos del estiércol de otras partes del mundo, eso en la década de los sesenta del siglo pasado (Bornemissza 1979, Doube y Macqueen 1991).

En este capítulo hemos visto que la cantidad de compuestos químicos involucrados en las interacciones intraespecíficas e interespecíficas es considerable. En las especies mejor estudiadas, *Canthon c. cyaneus* y *C. femoralis*, se han descrito alrededor de 85 compuestos volátiles, solamente en sus glándulas pigdiales (Cortez *et al.* 2015). Tal cantidad de compuestos deben tener diferentes orígenes, desde la captura de ellos en el alimento, la producción vía *ex novo* y, enfatizamos, la producción de semioquímicos por la microflora intestinal de los escarabajos del estiércol, todo lo cual podría estar siendo afectado por el consumo de desparasitantes, que podrían estar provocando un declive en esta microbiota, afectando no solo procesos metabólicos, sino también la comunicación química de este grupo de insectos.

Especial atención se debe hacer con los escarabajos del estiércol en zonas ganaderas, debido a que en estos ambientes el uso de desparasitantes y otros químicos aplicados al ganado, están afectando drásticamente no solo a las poblaciones de escarabajos del estiércol (Huerta *et al.* 2013, Martínez *et al.* 2018, Rodríguez-Vivas *et al.* 2019, Villada-Bedoya *et al.* 2019), sino a los mismos individuos durante sus interacciones intraespecíficas y seguramente interespecíficas (Verdú *et al.* 2015). Los costos económicos de la pérdida de este grupo de insectos, en zonas ganaderas, serán analizados en el capítulo 7.

Otra amenaza oculta que se cierne sobre los escarabajos del estiércol es el parasitismo. Ortiz-Domínguez y Favila (2014) encontraron que *C. c. cyanellus* es parasitado por larvas de la mosca *Blaesoxipha alcedo* (Aldrich, 1916). Las larvas de la mosca que se desarrollan dentro del cuerpo de los individuos parasitados se alimentan de sus gónadas. La eliminación de las gónadas hace que, tanto los machos como las hembras castradas pierdan la capacidad de reconocer a los individuos del sexo opuesto. De esta forma, en su conjunto, el efecto del parasitismo por las larvas de esta mosca, provoca en *C. c. cyanellus* no sólo la incapacidad en ambos sexos de reproducirse, sino también la incapacidad de reconocerse químicamente (Ortiz-Domínguez y Favila 2014). Estudios futuros permitirán determinar, con mayor precisión, el efecto de los parásitos y los cleptoparásitos sobre la comunicación química en los escarabajos del estiércol.

5. CONCLUSIONES

El estudio de la comunicación química en los escarabajos del estiércol es aún incipiente y falta mucho por estudiar. La mayoría de los estudios en este campo están relacionados con eventos reproductivos, como son el reconocimiento sexual, la atracción sexual a corta y larga distancia, así como la defensa contra competidores intraespecíficos e interespecíficos, y contra depredadores.

Es claro que son los escarabajos rodadores los que están mejor equipados desde el punto de vista químico, lo que se asocia a su estilo de vida. La gran cantidad de compuestos encontrados en las pocas especies de escarabajos rodadores estudiadas, sugiere que estos compuestos pueden tener orígenes diversos, en particular, la flora microbiana intestinal y otras partes del cuerpo que pueden estar participando en la producción de los semioquímicos de este grupo de insectos, lo cual también debe ser estudiado.

Las sustancias presentes en las glándulas pigidiales de los escarabajos del estiércol tienen el potencial de ser usadas para controlar el desarrollo de hongos y bacterias, principalmente en hortalizas, y también pueden actuar como repelentes de hormigas y otros insectos plagas.

Bibliografía

- Amezquita, S. & Favila, M. E. 2010. Removal rates of native and exotic dung by dung beetles (Scarabaeidae: Scarabaeinae) in a fragmented tropical rain forest. *Environmental Entomology*, 39, 328-336.

- Andresen, E. & Feer, F. 2005. The role of dung beetles as secondary seed dispersers and their effect on plant regeneration in tropical rainforests. Pp. 331-349. In: Forget, P. M., Lambert, J. E., Hulme, P. E. & Vander Wall, S. B. (Eds.). *Seed Fate: Predation, Dispersal and Seedling Establishment*. CAB International, Oxon, United Kingdom.
- Barras, S. J. & Perry, T. 2009. Fungal symbionts in the prothoracic mycangium of *Dendroctonus frontalis* (Coleopt.: Scolytidae). *Journal of Applied Entomology*, 71, 95-104.
- Bedoussac, L., Favila, M. E. & López, R. M. 2007. Defensive volatile secretions of two diplopod species attract the carrion ball roller scarab *Canthon morsei* (Coleoptera: Scarabaeidae). *Chemoecology*, 17, 163-167.
- Bellés, X. & Favila, M. E. 1983. Protection chimique du nid chez *Canthon cyanellus cyanellus* LeConte (Col. Scarabaeidae). *Bulletin de la Société entomologique de France*, 88(7-8), 602-607.
- Blum, M. S. 1981. *Chemical Defense of Arthropods*. Academic Press. Nueva York, EUA. 562 pp.
- Borden, J. H. 1977. Behavioral response of Coleoptera to pheromones, allomones, and kairomones. Pp. 169-198. In: Shorey, H. H. & McKelvey Jr., J. J. (Eds.). *Chemical Control of Insect Behavior: Theory and Application*. John Wiley & Sons. Nueva York, EUA.
- Bornemissza, G. F. 1979. The Australian Dung Beetle Research Unit in Pretoria. *South African Journal Science*, 75, 257-260.
- Brand, J. M., Bracke, J. W., Britton, L. N., Markovtzev, A. J. & Barras, S. J. 1976. Bark beetle pheromones: production of verbenone by a micangial fungus of *Dendroctonus frontalis*. *Journal of Chemical Ecology*, 2, 195-199.
- Brühl, C. A. & Krell, F. T. 2003. Finding a rare resource: Bornean Scarabaeoidea (Coleoptera) attracted by defensive secretions of Diplopoda. *The Coleopterists Bulletin*, 57, 51-55.
- Burger, B. V. 2014. First investigation of semiochemistry of South African dung beetle species. Pp. 1-30. In: Mucignat-Caretta, C. (Ed.). *Neurobiology of Chemical Communication*. CRC Press/Taylor & Francis. Florida, EUA.
- Burger, B. V., Munro, Z. & Brandt, W. F. 1990. Pheromones of Scarabaeinae, II. Composition of the pheromone disseminating carrier material secreted by male dung beetle of the genus *Kheper*. *Zeitschrift für Naturforschung*, 45, 863-872.
- Burger, B. V., Munro, Z., Roth, M., Spies, H. S., Truter, V., Tribe, G. D. & Crewer, M. 1983. Composition of heterogeneous sex attracting secretion of the dung beetle, *Kheper lamarcki*. *Zeitschrift für Naturforschung*, 38, 848-855.
- Burger, B. V., Petersen, W. G. B. & Tribe, G. D. 1995. Semiochemicals of the Scarabaeinae, IV: Identification of an attractant for the dung beetle *Pachylomerus femoralis* in the abdominal secretion of the dung beetle *Kheper lamarcki*. *Zeitschrift für Naturforschung*, 50(9-10), 675-860.
- Burger, B. V., Petersen, W. G. B., Ewig, B. T., Neuhaus, J., Tribe, G. D., Spies, H. S. C. & Burger, W. J. G. 2008. Semiochemicals of the Scarabaeinae, VIII. Identification of active constituents of the abdominal sex-attracting secretion of the male dung beetle, *Kheper bonellii*, using gas chromatography with flame ionization and electroantennographic detection in parallel. *Journal of Chromatography*, 1186, 245-253.

- Cano, E. B. 1998. *Deltotilum valgum acropyge* Bates (Coleoptera: Scarabaeidae: Scarabaeinae): habits and distribution. *The Coleopterists Bulletin*, 52, 174-178.
- Cantil, L. F., Sánchez, M. V., Dinghi P. A. & Genise, J. F. 2014. Food relocation behavior, nests, and brood balls of *Canthon quinquemaculatus* Laporte de Castelnau (Coleoptera: Scarabaeidae: Scarabaeinae). *The Coleopterists Bulletin*, 68, 199-208.
- Chamorro-Florescano, I. A. & Favila, M. E. 2008. Male reproductive status affects contest outcome during nidification in *Canthon cyanellus cyanellus* LeConte (Coleoptera: Scarabaeidae). *Behaviour*, 145, 1811-1821.
- Chamorro-Florescano, I. A., Favila, M. E. & Macías-Ordóñez, R. 2017. Contests over reproductive resources in female roller beetles: outcome predictors and sharing as an option. *PLoS ONE*, 12(8), e0182931.
- Chamorro-Florescano, I. A., Favila M. E. & Macías-Ordóñez, R. 2011. Resource ownership, body size and reproductive status affect the outcome of food ball contests in a roller beetle: when do enemies share? *Evolutionary Ecology*, 25, 277-289.
- Cortez, V., Favila, M. E., Verdú J. R. & Ortiz, A. J. 2012. Behavioral and antennal electrophysiological responses of a predator ant to the pygidial gland secretions of two species of Neotropical dung roller beetles. *Chemoecology*, 22, 29-38.
- Cortez, V., Ortiz, A. J., Verdú, J. R. & Favila, M. E. 2016. Métodos de electrofisiología aplicados al estudio de semioquímicos en insectos. Pp. 603-640. En: Anaya, A. L., Espinoza-García, F. J. & Reigosa-Roger, M. J. (Eds.). *Ecología química y alelopatía: avances y perspectivas*. Instituto de Ecología, UNAM y Plaza y Valdés. México.
- Cortez, V., Verdú, J. R., Ortiz, A. J., Trigos, A. R. & Favila, M. E. 2015. Chemical diversity and potential biological functions of the pygidial gland secretions in two species of Neotropical dung roller beetles. *Chemoecology*, 25, 201-213.
- Davis, T. S., Crippen, T. L., Hofstetter, R. W. & Tomberlin, J. K. 2013. Microbial volatile emissions as insect semiochemicals. *Journal of Chemical Ecology*, 39(2), 840-859. DOI: 10.1007/s10886-013-0306-z.
- Degenkolb, T., Düring, R. A. & Vilcinskis, A. 2011. Secondary metabolites released by the burying beetle *Nicrophorus vespilloides*: Chemical analyses and possible ecological functions. *Journal of Chemical Ecology*, 37, 724-735.
- Dettner, K. 2015. Toxins, defensive compounds and drugs from insects. Pp. 39-93. In: Hoffmann, K. H. (Ed.). *Insect Molecular Biology and Ecology*. Taylor & Francis, Florida, EUA.
- Dethier, V. G., Browne, B. L. & Smith, C. N. 1960. The designation of chemicals in terms of the responses they elicit from insects. *Journal of Economic Entomology*, 53, 134-136.
- Dormont, L., Epinat, G. & Lumaret, J.-P. 2004. Trophic preferences mediated by olfactory cues in dung beetles colonizing cattle and horse dung. *Environmental Entomology*, 33, 370-377.
- Dormont, L., Rapior, S., Mckey, D. B. & Lumaret, J.-P. 2007. Influence of dung volatiles on the process of resource selection by coprophagous beetles. *Chemoecology*, 17, 23-30.
- Doube, B. M. & MacQueen, A. 1991. Establishment of exotic dung beetles in Queensland: the role of habitat specificity. *Entomophaga*, 36(3), 353-360.

- Douglas, A. E. 2009. The microbial dimension in insect nutritional ecology. *Functional Ecology*, 23, 38-47.
- Duffey, S. S. 1980. Sequestration of plant natural products by insects. *Annual Review of Entomology*, 25, 447-477.
- Edmonds, W. D. 1972. Comparative skeletal morphology, systematics and evolution of the Phanaeine dung beetles (Coleoptera: Scarabaeidae). *The University of Kansas Science Bulletin*, 49, 731-874.
- Edwards, P. B. & Aschenborn, H. H. 1988. Male reproductive behavior of the African ball-rolling dung beetle, *Kheper nigroaeneus* (Coleoptera: Scarabaeidae). *The Coleopterists Bulletin*, 42, 17-27.
- Eisner, T. 1970. Chemical defense against predation in arthropods. Pp. 157-217. In: Sonheimer, E., & Simeon (Eds.). *Chemical Ecology*. Academic Press. Nueva York, EUA.
- Fabre, J-H. 1897. Souvenirs entomologiques V. Librairie Delagrave, Paris, France.
- Favila, M. E. 1988. Chemical labelling of the food ball during rolling by males of the subsocial Coleopteran *Canthon cyanellus cyanellus* LeConte (Scarabaeidae). *Insectes Sociaux*, 35(1), 125-129.
- Favila, M. E. 1993. Some ecological factors affecting the life-style of *Canthon cyanellus cyanellus* (Coleoptera: Scarabaeidae): an experimental approach. *Ethology, Ecology and Evolution*, 5, 319-328.
- Favila, M. E. 2001. Ecología química en escarabajos coprófagos y necrófagos de la subfamilia Scarabaeinae. Pp. 541-580. En: Anaya, A. L., Espinosa-García, F. J. & Cruz-Ortega, R. (Eds.). *Relaciones químicas entre organismos: aspectos básicos y perspectivas de su aplicación*. Instituto de Ecología, UNAM y Plaza y Valdés. Ciudad de México, México.
- Favila, M. E. 2012. Historical, biogeographical and ecological factors explain the success of some native dung beetles after the introduction of cattle in México. *Pastos*, 42, 161-181.
- Favila, M. E. & Díaz, A. 1996. *Canthon cyanellus cyanellus* LeConte (Coleoptera: Scarabaeidae) makes a nest in the field with several brood balls. *The Coleopterists Bulletin*, 50, 52-60.
- Favila, M. E., Cortez, V., Verdú, J. R., Ortiz, A. J. & Trigos, A. 2016. Diversidad y función de los semioquímicos en los escarabajos del estiércol de la Subfamilia Scarabaeinae. Pp. 641-675. En: Anaya, A. L., Espinoza-García, F. J. & Reigosa-Roger, M. J. (coords.). *Ecología química y alelopatía: avances y perspectivas*. Instituto de Ecología, UNAM y Plaza y Valdés, México.
- Favila, M. E., Ortiz-Domínguez, M., Chamorro-Florescano, I. A. & Cortez-Gallardo, V. 2012. Comunicación química y comportamiento reproductor de los escarabajos rodadores de estiércol (Scarabaeinae: Scarabaeini): aspectos ecológicos y evolutivos, y sus posibles aplicaciones. Pp. 141-164. En: Rojas, J. C. & Malo, E. A. *Temas Selectos en Ecología química de Insectos*. El Colegio de la Frontera Sur. Chiapas, México.
- Francke, W. & Dettner, K. 2005. Chemical Signalling in Beetles. Pp. 85-166. In: Schultz, S. (Ed.). *The Chemistry of Pheromones and other Semiochemicals. II. Topics in Current Chemistry*. Springer-Verlag Berlin Heidelberg. Nueva York, EUA.
- Gnanasunderam, C., Young, H. & Hutchins, R. 1985. Defensive secretions of New Zealand tenebrionids. V. Presence of methyl ketones in *Uloma*

- tenebrionoides* (Coleoptera: Tenebrionidae). *Journal of Chemical Ecology*, 11, 465-472.
- Halffter, G., Cortez, V., Gómez, G. J., Rueda, C. M., Ciales, W. & Verdú, J. R. 2013. *A review of subsocial behavior in Scarabaeinae rollers (Insecta: Coleoptera): an evolutionary approach. Monografías Tercer Milenio, Vol. 9.* SEA, Zaragoza, España.
- Halffter, G. & Deloya, C. 2007. Primer caso de nidificación de un geotrupino (Scarabaeoidea: Geotrupidae). *Acta Zoológica Mexicana (n.s.)*, 23, 139-142.
- Halffter, G. & Edmonds, W. D. 1982. *The Nesting Behavior of Dung Beetles (Scarabaeinae). An ecological and evolutive approach.* Instituto de Ecología. México, D.F. 1-176 pp.
- Halffter, G. & Halffter, V. 1989. Behavioral evolution of the non-rolling roller beetles (Coleoptera: Scarabaeidae: Scarabaeinae). *Acta Zoológica Mexicana*, 33, 1-53.
- Halffter, G. & Halffter, V. 2009. Why and where coprophagous beetles (Coleoptera: Scarabaeinae) eat seeds, fruits or vegetable detritus. *Boletín de la Sociedad. Entomológica Aragonesa*, 45, 1-22.
- Halffter, G. & Matthews E. G. 1966. *The natural history of dung beetles of the subfamily Scarabaeinae (Coleoptera, Scarabaeidae).* *Folia Entomológica Mexicana*, 12-14, 1-312.
- Hanski, I. & Cambefort, Y. 1991. Competition in dung beetles. Pp. 305-329. In: Hanski, I. & Cambefort, Y. (Eds.). *Dung Beetle Ecology.* Princeton University Press. Nueva Jersey, EUA.
- Hendry, L. B., Wichmann, J. K., Hindenlang, D. M., Mumma, R. O. & Anderson, M. E. 1975. Evidence for origin of insect sex pheromones: presence on food plants. *Science*, 188, 59-63.
- Huerta, L. & Halffter, G. 1955. Actividad proteolítica de gérmenes aislados en el intestino de algunos insectos y diplópodos. *Anales de la Escuela Nacional de Ciencias Biológicas*, 8, 237-241.
- Huerta, C., Martínez, M. I., Montes de Oca, E., Cruz-Rosales, M. & Favila, M. E. 2013. The role of dung beetles in the sustainability of pasture and grasslands. Pp. 441-463. In: Yáñez-Arancibia, A., Dávalos-Sotelo, R., Day, J. W. & Reyes, E. (Eds.). *Ecological Dimensions for Sustainable Socioeconomic Development.* WIT Press. Boston, EUA.
- INEGI, 2007. Censo Agropecuario, VIII Censo Agrícola Ganadero y Forestal. Cuadros 37 y 38. Instituto Nacional de Estadística Geografía e Informática (<http://www.inegi.gob.mx>). Aguascalientes (México).
- Kaissling, K.-E., & Thorson, J. 1980. Insect Olfactory Sensilla: Structural, Chemical and Electrical Aspects of the Functional Organisation. Pp. 261-282. In D. B. Sattelle, L. M. Hall, & J. G. Hildebrand (Eds.), *Receptors for Neurotransmitters, Hormones and Pheromones in Insects.* Amsterdam: Elsevier/North-Holland Biomedical Press.
- Krebs, J. R. & Davies, N. B. 1981. *An Introduction to Behavioural Ecology.* Blackwell Scientific Publications. Oxford, England. 292 pp.
- Krell, F. T. 1999. Southern African dung beetles attracted by diplopod defensive secretions (Coleoptera: Scarabaeidae). *African Entomology*, 7, 287-288.

- Kumari, S., Rangeshwaran, R., Shylesha, A. N. & Patil, J. 2018. Gut microflora associated with adult dung beetles *Oniticellus cinctus* and *Onthophagus dama* (Coleoptera: Scarabaeidae). *International Journal of Current Microbiology and Applied Sciences*, 7, 847-854.
- Larsen, T. H., Lopera, A., Forsyth, A. & Génier, F. 2009. From coprophagy to predation: A dung beetle that kills millipedes. *Biology Letters*, 5, 152-155.
- Laurent, P., Braekman, J. C. & Daloze, D. 2005. Insect chemical defense. Pp. 166-229. In: Schulz, S. (Ed.). *The Chemistry of Pheromones and other Semiochemicals. II. Topics in Current Chemistry*. Springer-Verlag Berlin Heidelberg. Nueva York, EUA.
- Leal, W. S. 1998. Chemical ecology of phytophagous scarab beetles. *Annual Review of Entomology*, 43, 39-61.
- Lee, S., Kim, J. & Breuil, C. 2006. Pathogenicity of *Leptographium longiclavatum* associated with *Dendroctonus ponderosae* to *Pinus contorta*. *Canadian Journal of Forest Research*, 36, 2864-2872.
- Leuthold, R. H. & Schlunegger, U. 1973. The alarm behavior from the mandibular gland secretion in the ant *Cremastogaster scutellaris*. *Insectes Sociaux*, 20, 205-214.
- Masson, C. & Brossut, R. 1981. La communication chimique chez les insectes. *La Recherche*, 12, 406-416.
- Martínez, M. I., Kadir, N., Gil-Pérez, Y. & Lumaret, J.-P. 2018. Trans-generational and within-generational effects of two macrocyclic lactones on tunneller and dweller dung beetles (Coleoptera: Scarabaeidae): A case study. *The Canadian Entomologist*, 150(5), 610-6121. DOI: 10.4039/tce.2018.35.
- Martín-Piera, F. & Lobo, J. M. 1993. New data and observations on kleptoparasitic behavior in dung beetles from temperate regions (Coleoptera: Scarabaeoidea). *Acta Zoológica Mexicana*, 57, 15-18.
- Monteresino, E. & Zunino, M. 2003. Sobre el comportamiento de alimentación y nidificación de Eucraniini (Coleoptera: Scarabaeidae: Scarabaeinae). Pp. 75-80. En: Onore, G., Reyes-Castillo, P. & Zunino, M. (Eds.). *Escarabeidos de Latinoamérica: Estado del conocimiento. Monografías Tercer Milenio, Vol. 3*. SEA. Zaragoza, España.
- Nichols, E., Spector, S., Louzada, J., Larsen, T., Amezcua, S. & Favila, M. E. 2008. Ecological functions and ecosystem services provided by Scarabaeinae dung beetles. *Biological Conservation*, 141, 1461-1474.
- Niogret, J., Felix, A. E., Nicot, A. & Lumaret, J.-P. 2019. Chemosystematics using cuticular compounds: A powerful tool to separate species in Mediterranean dung beetles (Coleoptera: Geotrupidae). *Journal of Insect Science*, 19(2), 18. DOI: 10.1093/jisesa/iez026.
- Ortiz-Domínguez, M. & Favila, M. E. 2014. Evaluation of the infestation rate of *Blaesoxipha alcedo* in the carrion roller scarab *Canthon cyanellus cyanellus* and its effect on reproductive behavior. *Journal of Insect Science*, 14(1), 140. DOI: 10.1093/jisesa/ieu002.
- Ortiz-Domínguez, M., Favila, M. E., Mendoza-López, M. R., García-Barradas, O. & Cruz-Sánchez, S. 2006. Epicuticular compounds, behavioural cues, and sexual recognition in the ball roller scarab *Canthon cyanellus cyanellus*. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, 119, 23-27.

- Percy, J. E. & Weatherston, J. 1974. Gland structure and pheromone production in insects. Pp: 11-23. In: Birch, M. (Ed.). *Pheromones*. Elsevier. North Holland, Amsterdam, Países Bajos.
- Pereira, F. S. & Martínez, A. 1956. Os gêneros de *Canthonini* americanos (Col. Scarabaeidae). *Revista Brasileira de Entomologia*, 6, 91-192.
- Pluot-Sigwalt, D. 1982. Diversité et dimorphisme sexuel de glandes tégumentaires abdominales chez les Coléoptères Scarabaeidae. *Comptes Rendus de l'Académie des Sciences, Sér. III*, 294, 945-948.
- Pluot-Sigwalt, 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(7-8) 597-602.
- Pluot-Sigwalt, D. 1988a. Le système des glandes tégumentaires 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 tégumentaires, sternales, pygidiales et autres, chez deux espèces de *Canthon*. *Bulletin de la Société entomologique de France*, 93(34), 89-98.
- Pluot-Sigwalt, D. 1989. Présence des glandes thoraciques, métasternales chez les mâles d'*Anachalcos* (Coleoptera: Scarabaeidae). *Annales de la Société entomologique de France*, 25, 205-229.
- 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*, 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*, 31, 295-348.
- Rodríguez-Vivas, R. I, Basto-Estrella, S. G., Reyes-Novelo, E., Arcila-Fuentes, W., Ojeda-Chi, M., Trinidad-Martínez, I. & Martínez, M. I. 2019. Sub-lethal effects of moxidectin on the Neotropical dung beetle *Onthophagus landolti* Harold (Coleoptera: Scarabaeinae). *Journal of Asia-Pacific Entomology*, 22: 239-242.
- Sato, H. & Imamori, M. 1986. Nidification of an African ball-rolling scarab, *Scarabaeus platynotus* Bates (Coleoptera: Scarabaeidae). *Kontyû*, 54, 203-207.
- Schoolmeesters, P. 2010. World Scarabaeidae database. In: Bisby, F. A., Ruggiero, M. A., Roskov, R., Cacheula-Palacio, M., Kimani, S. W., Kirk, P. M., Soulier-Perkins, A. & Hertum, J. V. (Eds.). *Catalogue of life: 2006 Annual checklist. Species 2000 and IT IS*, Reading, United Kingdom.
- Schoonhoven, L. M. 1977. Insect chemosensory responses to plant and animal hosts. Pp. 7-14. In: Shorey, H. H. & McKelvey, J. J. (Eds.). *Chemical control of insect behavior. Theory and application*. John Wiley & Sons. Nueva York, EUA.
- Seabrook, W. D. 1977. Insect chemosensory responses to other insects. Pp. 15-43. In: Shorey, H. H. & McKelvey, J. J. (Eds.). *Chemical control of insect behavior. Theory and application*. John Wiley & Sons. Nueva York, EUA.
- Schmitt, T., Krell, F.-T. & Linsenmair, K. E. 2004. Quinone mixture as attractant for necrophagous dung beetles specialized on dead millipedes. *Journal of Chemical Ecology*, 30, 731-740.
- Scholtz, C. H. 2009. Evolution and ecological success of dung beetles. Pp. 29-118. In: Scholtz, C. H., Davis A. L. V. & Kryger, U. (Eds.). *Evolutionary Biology and Conservation of Dung Beetles*. Pensoft Publishers. Sofia, Moscú, Rusia.

- Scholtz, C. H., Davis, A. L. V. & Kryger, U. 2009. *Evolutionary Biology and Conservation of Dung Beetles*. Pensoft. Sofia, Moscow. 567 pp.
- Shorey, H. H. 1977. Interaction of insects with their chemical environmental. Pp. 1-14. In: Shorey, H. H. & McKelvey, J. J. (Eds.). *Chemical control of insect behavior. Theory and application*. John Wiley & Sons. Nueva York, EUA.
- Slifer, E. H. 1970. The structure of arthropod chemoreceptors. *Annual Review of Entomology*, 15, 12-142.
- Silverstein, R. M. 1970. Attractant pheromones of Coleoptera. Pp. 21-40. In: Beroza, M. (Ed.). *Chemical Controlling Insect Behavior*. Academic Press. Nueva York, EUA.
- Suárez-Moo, P., Cruz-Rosales, M., Ibarra-Laclette, E., Desgarenes, D., Huerta, C. & Lamelas, A. 2020. Diversity and composition of the gut microbiota in the developmental stages of the dung beetle *Copris incertus* Say (Coleoptera, Scarabaeidae). *Frontiers in Microbiology*, 11:1698. DOI: 10.3389/fmicb.2020.01698.
- Taira, J., Nakamura, K. & Higa, Y. 2003. Identification of secretory compounds from the millipede, *Oxidus gracilis* C.L. Koch (Polydesmida: Paradoxosomatidae) and their variation in different habitats. *Applied Entomology and Zoology*, 38, 401-404.
- Thiyonila, B., Reneeta, N. P., Kannan, M., Shantkriti, S. & Krishnan, M. 2018. Dung beetle gut microbes: Diversity, metabolic and immunity related roles in host system. *International Journal of Scientific Innovations*, 1, 84-91.
- Tribe, G. D. 1975. Pheromone release by dung beetles (Coleoptera: Scarabaeidae). *South African Journal of Science*, 71, 277-278.
- Verdú, J. R., Cortez, V., Ortiz, A. J., González-Rodríguez, E., Martínez-Pinna, J., Lumaret, J.-P. & Sánchez-Piñero, F. 2015. Low doses of ivermectin cause sensory and locomotor disorders in dung beetles. *Scientific Reports*, 5:13912.
- Villada-Bedoya, S., Córdoba-Aguilar, A., Escobar, F., Martínez, M. I. & González-Tokman, D. 2019. Dung beetle body condition: A tool for disturbance evaluation in contaminated pastures. *Environmental Toxicology and Chemistry*, 38(11), 2392-2404 DOI: 10.1002/etc.4548.
- Vuts, J., Imrei, Z., Birkett, M. A., Pickett, J. A., Woodcock, C. M. & Toth, M. 2014. Semochemistry of the Scarabaeoidea. *Journal of Chemical Ecology*, 40, 190-210.
- Young, O. P. 2015. Predation on dung beetles (Coleoptera: Scarabaeidae): A literature review. *Transactions of the American Entomological Society*, 141, 111-155.
- Weithmann, S., von Hoermann, C., Schmitt, T., Steiger, S. & Ayasse, M. 2020. The attraction of the dung beetle *Anoplotrupes stercorosus* (Coleoptera: Geotrupidae) to volatiles from vertebrate cadavers. *Insects*, 11(8), 476. DOI: 10.3390/insects11080476.
- Whittaker, R. H. & Feeny, P. 1971. Allelochemicals: chemical interaction between species. *Science*, 171, 757-770.
- Wilson, E. O. 1970. Chemical communication within animal species. Pp. 135-155. In: Sondheimer, E. & Simeone, J. B. (Eds.). *Chemical Ecology*. Academic Press, Nueva York, EUA.
- Wilson, E. O. 1971. *The Insect Societies*. The Belknap Press. Cambridge, EUA. 562 pp.
- Wilson, J. K., Kessler, A. & Woods, A. W. 2015. Noisy communication via airborne infochemicals. *BioScience*, 65, 667-677.



Phanaeus quadridens

Capítulo 7

FUNCIONES ECOLÓGICAS Y SERVICIOS ECOSISTÉMICOS BRINDADOS POR LOS ESCARABAJOS DEL ESTIÉRCOL

NASSERA KADIRI, JEAN-PIERRE LUMARET
E IMELDA MARTÍNEZ M.

Un recurso común para todos los escarabajos coprófagos son las heces, que utilizan de diferentes maneras, dependiendo de sus estrategias de alimentación y de reproducción. Considerando la forma de relocalizar este recurso los escarabajos se agrupan en diferentes grupos, a nivel del ecosistema: los telecópridos o rodadores; los paracópridos o cavadores; los endocópridos, que son aquellos que se quedan en las heces; y los cleptocópridos, que son los que utilizan las reservas de estiércol ya enterradas por otras especies (Paulian 1988, Tonelli 2021) (Capítulo 1). Todos los escarabajos estercoleros que usan el estiércol como recurso, de la misma manera, pertenecen al mismo gremio, sin embargo, como las diferentes formas de utilizar este recurso dan lugar a procesos diferentes, no pertenecen al mismo grupo funcional (Dussault 2019).

La mayoría de los escarabajos estercoleros pertenecen a las subfamilias Scarabaeinae y Aphodiinae de la familia Scarabaeidae, y un número más reducido a la de Geotrupidae. El término escarabajo estercolero es taxonómicamente ambiguo, en el sentido de que otras especies que no pertenecen a esos taxones pueden ser coprófagas, por ejemplo, las de la familia Hydrophilidae, entre otras (Holter 2004, 2016).

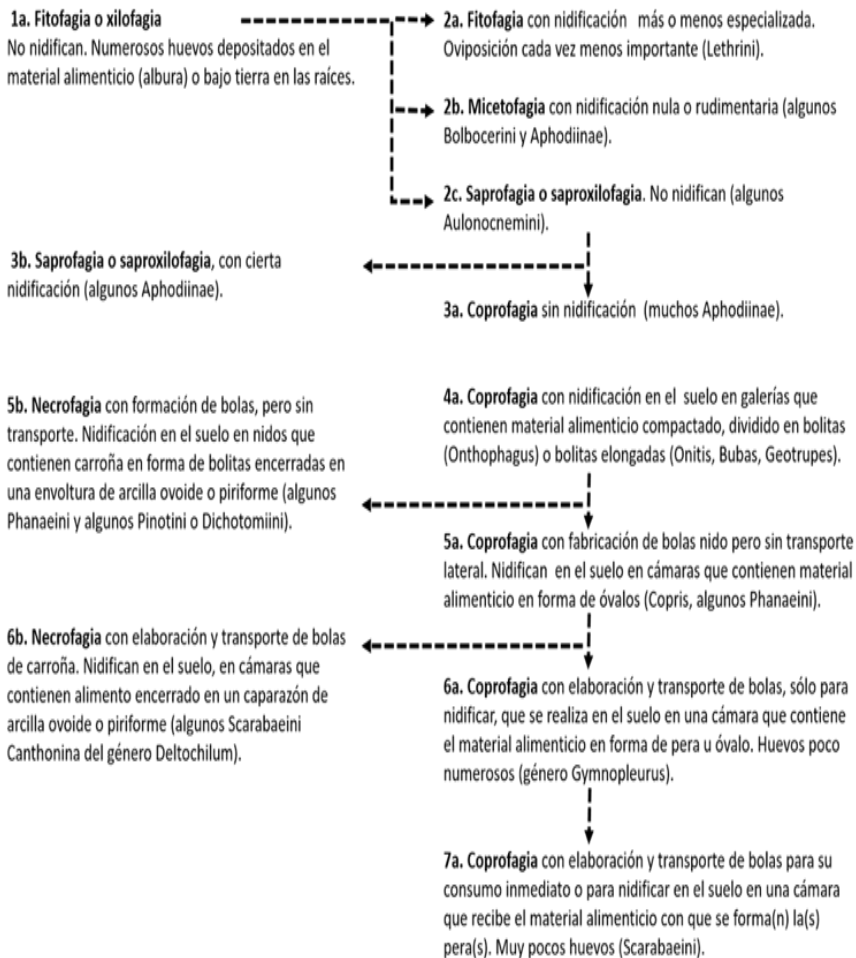
Además, algunas especies de Scarabaeinae, Aphodiinae y Geotrupidae pueden utilizar recursos distintos del estiércol, como hongos (Cambefort 1991a, Anduaga 2000, Zunino 2017), frutas descompuestas (Gill 1991, Halffter y Halffter 2009, Ebert *et al.* 2019) o carroña (Halffter y Matthews

1966), y a veces presentan un comportamiento depredador hacia diplopodos y ciertas hormigas (Halffter y Halffter 2009, Larsen *et al.* 2009). *Deltochilum valgum* Burmeister, 1873, busca sistemáticamente miriápodos para alimentarse y anidar (Cano 1998, Larsen *et al.* 2009) y otras especies de Scarabaeinae, tanto en América tropical como en África y Borneo (Sánchez-Hernández *et al.* 2019, Forgie *et al.* 2002, Brühl y Krell 2003) son atraídas específicamente por las secreciones defensivas de los diplopodos (Brühl y Krell 2003, Schmitt *et al.* 2004, Bedoussac *et al.* 2007). De manera análoga, se ha observado que las especies *Canthon virens* (Mannerheim, 1829) y *Canthon dives* Harold, 1868, matan a las hormigas hembras de *Atta laevigata* (Smith, 1858); cuando estas hormigas vuelven al suelo después de formar un enjambre, los escarabajos les cortan el cuerpo y ruedan el abdomen a sus nidos, eso ocurre durante la reproducción (Hertel y Colli 1998, Borgmeier 1937).

La coprofagia no es un carácter primitivo, sino el resultado de una ultra-especialización que probablemente se inició ya en la era Secundaria, en la época de los dinosaurios (Chin y Gill 1996, Gunter *et al.* 2016). Al examinar todos los regímenes tróficos de los escarabajos Scarabaeoidea, se ha llegado a establecer que la fitofagia y la saprofagia son mucho más antiguas que la coprofagia (Janssens 1954, 1960) (Tabla 1). Sin embargo, los límites tróficos entre las familias de Scarabaeoidea no están estrictamente marcados y algunos géneros o especies ofrecen una transición natural a otros modos de alimentación, conservando en su mayoría los caracteres etológicos de su grupo. Así, la saprofagia o necrofagia observada en algunas especies muy evolucionadas debe considerarse como la ocupación de un nicho ecológico vacío, o como una adaptación a un entorno original o muy difícil, por ejemplo, cuando los excrementos de los grandes mamíferos son raros o inexistentes (Lumaret 1980). La especie australiana *Onthophagus dunningi* Harold, 1869 es micetófaga, pero sus hábitos de nidificación son comparables a los de otros ontófagos (Bormemissza 1971). Del mismo modo, varias especies neotropicales utilizan los desechos de los nidos de las hormigas cortadoras de hojas (Attini), como es el caso de *Ontherus cephalotes* Harold, 1869, que consume los hongos localizados en los jardines de estas hormigas (Halffter y Matthews 1966, Gill 1991). Asimismo, muchos Aphodiinae y sus larvas prefieren la composta, o tierras ricas en materia orgánica. También podemos citar el caso de algunos Scarabaeini Canthonina del género *Deltochilum*, que han derivado hacia la necrofagia, mientras que los géneros vecinos han permanecido coprófagos (Janssens 1954).

Según Halffter y Halffter (2009), la necrofagia, que se deriva de la coprofagia, es más frecuente en los bosques tropicales y subtropicales, donde los grandes mamíferos herbívoros son raros. Esto podría ser una adaptación a la

TABLA 1. Evolución del régimen alimenticio y la nidificación en Scarabaeoidea Laparosticti (adaptado de Janssens 1954, 1960).



extinción en masa de mamíferos de tamaño mediano y grande, que es por lo menos diez veces más frecuente en el Neotrópico que en Etiopía y el Oriente. Este fenómeno también se observa en Australia, en los bosques tropicales y subtropicales de Queensland (Ebert *et al.* 2019), donde especies del género endémico *Cephalodesmius* Westwood, 1842, acumulan restos vegetales en sus nidos, donde los fragmentan y forman bolas donde la hembra deposita un huevo, a la manera de otros Scarabaeinae coprófagos (Monteith y Storey 1981). Las larvas de estas especies están dotadas de un aparato estridulador original que les permite comunicarse con los adultos (Paulian *et al.* 1983). Igualmente, en *Lethrus apterus* (Geotrupidae), las parejas excavan un tunel de

50-90 cm de profundidad, donde forman de seis a ocho masas nido en las que se desarrollan las larvas (Emich 1884, Kosztlányi *et al.* 2015). Las masas nido son provistas de hojas recogidas por las hembras, que luego son trituradas y utilizadas como alimento de las larvas (Rosa *et al.* 2019).

Esta dieta basada en hojas muertas se encuentra en otras especies de Geotrupidae, principalmente en especies ápteras, que al tener una capacidad de dispersión limitada pueden utilizar un recurso alimenticio relativamente predecible y abundante. Este es el caso de la especie norteamericana *Mycotrupes lethroides* (Westwood, 1837) (Beucke y Choate 2009), y de la especie norafricana *Thorectes trituberculatus* (Reitter, 1892) (Sánchez-Piñero *et al.* 2019). Los *Thorectes* ibéricos y norafricanos son normalmente coprófagos, pero durante el periodo de reproducción (octubre-diciembre) son activamente atraídos por las bellotas de roble que entierran y consumen, aunque otra parte está destinada para sus larvas (Verdú *et al.* 2010, Sánchez-Piñero *et al.* 2019).

Los escarabajos estercoleros, al manipular los excrementos durante los procesos de alimentación y reproducción asumen varias funciones clave en el funcionamiento de los ecosistemas, en particular en los pastizales que soportan una mayor o menor carga de ganado. Estas funciones incluyen la redistribución de nutrientes al suelo, la bioturbación del suelo, el crecimiento de las plantas y la dispersión secundaria de semillas (Losey y Vaughan 2006, Beynon *et al.* 2015). Muchas de esas funciones ecológicas dan lugar a importantes servicios ecosistémicos, definidos en la Evaluación de los Ecosistemas del Milenio (2005) y aclarados por Wallace (2007), como el control biológico de las plagas del ganado, la reducción de las emisiones de gases de efecto invernadero procedentes del ganado y la fertilización de los suelos (Nichols *et al.* 2008, Slade *et al.* 2016, Penttilä *et al.* 2013).

1. ORGANIZACIÓN DE LAS COMUNIDADES DE ESCARABAJOS ESTERCOLEROS

a. La compartición del espacio

La organización de las comunidades de escarabajos estercoleros en una región ecogeográfica determinada depende de muchos factores, principalmente del microclima, la estructura de la vegetación, las características del suelo y la abundancia y calidad de los recursos tróficos (Nealis 1977, Lumaret y Kirk 1987, Halfpeter *et al.* 1992, Osberg *et al.* 1994, Lumaret e Iborra 1996, Davis 1996). Los cambios en algunos de estos parámetros pueden afectar la composición y organización de las comunidades, la riqueza de

especies, la abundancia de individuos y la estructura de los gremios (Lumaret *et al.* 1992, Andresen 2005).

En cuanto a la estructura de la vegetación, en África tropical, la riqueza de especies es significativamente menor en los bosques que en la sabana, aunque las comunidades de escarabajos estercoleros son relativamente similares desde el punto de vista taxonómico (Cambefort y Walter 1991). Las grandes especies cavadoras son usualmente nocturnas, mientras que la mayoría de las rodadoras tienden a ser diurnas, y las cavadoras pequeñas son diurnas y nocturnas (Hanski y Cambefort 1991). Las especies rodadoras de Gymnopleurini y Sisyphini son más numerosas en la sabana, especialmente en número, mientras que las de Oniticellini, que no son rodadoras, son relativamente más abundantes en el bosque, donde al parecer tienen menos competencia con las especies cavadoras grandes. En los bosques tropicales de Asia Sudoriental, la gran mayoría de las especies cavadoras de escarabajos son principalmente diurnas, en contraste con lo que se conoce sobre las especies forestales en otras regiones tropicales, sobre todo en África y América (Hanski y Cambefort 1991).

La cubierta vegetal en los ecosistemas mediterráneos, en particular la tasa de cobertura de la vegetación arbustiva y arbórea, es uno de los principales parámetros estructurales que determinan las preferencias de hábitat de los escarabajos coprófagos y, por consiguiente, sus patrones de distribución (Lumaret y Kirk 1987, Galante *et al.* 1993, Numa *et al.* 2009). La vegetación tiene un efecto de filtro que limita la penetración de las especies de zonas abiertas en el sotobosque; cuando la cubierta arbórea supera un determinado umbral se presenta una disminución significativa del número de especies, siendo esta disminución tanto mayor cuanto más alto es el volumen del sotobosque (figuras 1 y 2). Sin embargo, bajo ciertas condiciones la apertura del sotobosque permite el paso de especies generalmente heliofílicas a los ambientes forestales (Galante *et al.* 1993).

En el caso de los sitios no abiertos, el efecto de filtro que representa la cobertura vegetal puede ser mitigado por la cantidad de recursos disponibles; la interacción entre la cobertura vegetal y la presencia de excrementos da lugar a una disminución más pronunciada del número de especies en ausencia de grandes mamíferos, lo que hace que estas comunidades forestales sean muy frágiles, ya que dependen directamente de la cantidad de recursos realmente disponibles (Kadiri *et al.* 1997). Las comunidades coprófagas asociadas a zonas de hábitats de escasos recursos tróficos se caracterizan por la presencia de especies codominantes, lo que da lugar a una gran equidad, mientras que las comunidades con recursos abundantes están dominadas por un pequeño número de especies, la mayoría de las cuales son raras y la equidad disminuye a medida que uno se acerca a las zonas con altos valores de recursos (Kadiri *et al.* 1997).

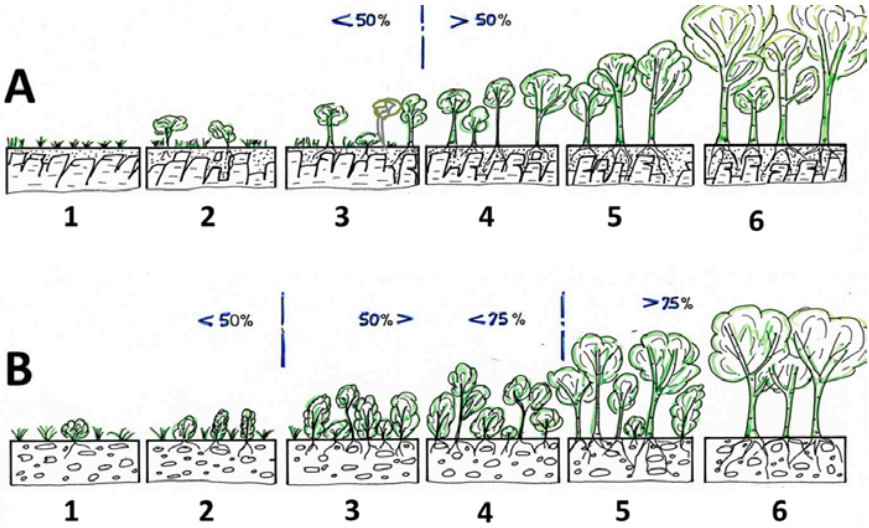


FIGURA 1. Gradiente de vegetación (estadios 1 a 6) en un matorral del sur de Francia (según Lumaret y Kirk 1987). A: suelos arcillosos sobre piedra caliza dura agrietada. Estadio 1: pasto bajo con *Brachypodium retusum* (Pers.) P. Beauv. Estadio 3: pasto invadido por arbustos de hojas persistentes (*Buxus* L.) y encinas jóvenes verdes (*Quercus ilex* L.). Estadio 6: bosque de encinas verdes. B: Suelos margosos sobre caliza pedernal. Estadio 1: pasto bajo con *Brachypodium phoenicoides* (L.) Roem. y Schult. y brezo (*Erica arborea* L.). Estadio 3: formación arbustiva densa y baja con una mezcla de brezo y roble (*Quercus pubescens* Willd.). Estadio 6: bosque claro de encinas pubescentes. Porcentaje de proyección del dosel en el suelo (tasa de cobertura): 25% - 50% - 75%.

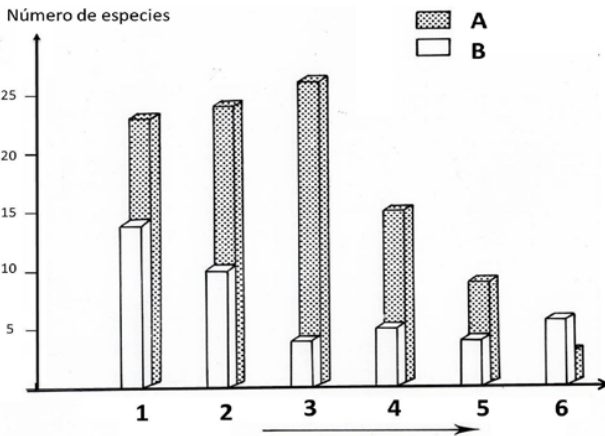


FIGURA 2. Número de especies en el gradiente de cierre de la vegetación (estadio 1 a 6). Para detalles de los estadios, ver leyenda de la Figura 1. A: suelos arcillosos sobre piedra caliza dura agrietada. B: suelos margosos sobre caliza pedernal.

En la mayoría de los bosques mediterráneos los recursos tróficos son más escasos, debido a la falta de grandes mamíferos, mientras que en los ecosistemas selváticos es muy probable que la pobreza en especies coprófagas especializadas tenga un origen antropogénico. En Europa, la domesticación del ganado que se remonta a unos 8 mil a 10 mil años antes del presente (Loftus *et al.* 1994) es concomitante con la progresiva tala de bosques en toda la cuenca del Mediterráneo. Esta apertura del medio ambiente es algo más reciente, se remonta a hace unos 5 mil años en Europa occidental y central (Mönkkönen y Welsh 1994).

Las sucesivas intervenciones humanas de deforestación, para la agricultura y la ganadería, han favorecido a las especies coprófagas más heliófilas, en detrimento de las especies más forestales, asimismo, favorecen a las especies dependientes de los excrementos de los grandes herbívoros (Martin-Piera y Lobo 1996). Hanski (1991) demostró en Europa septentrional y central, que de 75 especies de Aphodiinae sólo 7% eran típicamente forestales. Por el contrario, en el este de América del Norte, donde la acción antrópica es más reciente, de las 50 especies de Aphodiinae encontradas 40% son sólo de bosque, y de las 20 especies que son típicamente de medios abiertos, 12 de ellas han sido introducidas desde Europa, más o menos recientemente. Según Birks (1986) y Hanski (1991), el impacto del hombre sobre el medio ambiente en Europa, con el desarrollo de la ganadería después de centenas de años, ha sido uno de los factores esenciales que ha contribuido a seleccionar una fauna coprófaga de ambiente abierto, ya presente desde el retroceso de los glaciares en el Cuaternario. Por el contrario, en el este de América del Norte, la deforestación masiva de los bosques, y el establecimiento de grandes hatos ganaderos ha ocurrido en menos de dos siglos, tiempo muy corto para que las especies nativas hayan podido hacer frente a los cambios globales de la apertura del ambiente (Fincher 1981), debido probablemente a sus estrictas adaptaciones ecofisiológicas a las condiciones de los bosques (Landin 1961).

Es notorio que las especies introducidas, voluntaria o accidentalmente, en América del Norte, sean todas típicamente de hábitats abiertos y se hayan convertido en las más comunes en Canadá, donde Floate y Kadiri (2013) demostraron que de las 12 especies que forman las comunidades en las praderas nativas del sur de Alberta, ocho eran de origen europeo y en conjunto representaban 92% del número total de individuos.

b. El reparto de los recursos tróficos entre las especies

La eficiencia de los escarabajos coprófagos en la utilización del estiércol depende tanto del número de individuos como de su tamaño (Horgan 2001), lo cual está correlacionado con su biomasa individual (Lobo 1993). En una

comunidad determinada, las “especies dominantes” son aquellas que representan al menos 10% del número total, y 10% total de la biomasa de los individuos presentes en un momento dado de la época del año; las “especies satélites” son las que se encuentran en al menos 10% del número total y menos del 10% de la biomasa de individuos de la comunidad, o lo contrario. Es el caso de las especies pequeñas, que pueden estar representadas por muchos individuos (> 10% del total), pero realmente representan menos de 10% de la biomasa total de las especies presentes, o lo contrario, como sucede en el caso de especies grandes que numéricamente son < 10% del número total, pero que presentan una biomasa significativa > 10%. La tercera categoría es la de las “especies accesorias” la cuales representan menos de 10% del número total de individuos y menos de 10% de la biomasa total de individuos (Lumaret *et al.* 1992, Lumaret y Stiernet 1994).

Durante un periodo de tiempo determinado, las especies dominantes y satélites forman el grupo funcional de la comunidad, y juntas desempeñan un papel decisivo en el funcionamiento del ecosistema (Hanski 1982); frecuentemente son sólo de dos a cuatro especies en las regiones templadas, y representan más de 70% del número de individuos y/o de la biomasa en la comunidad (Tabla 2), pero esta proporción puede llegar a ser casi del 90% de dos o tres especies tomadas en conjunto (Lumaret y Stiernet 1994, Kadiri *et al.* 2014). En las regiones templadas y montañosas, donde el número de especies activas simultáneamente excede rara vez de unas 30, en un lugar determinado, sólo unas pocas de ellas se apropian de la mayor parte de los recursos tróficos durante el tiempo relativamente corto que los utilizan para la reproducción. De manera que distintas comunidades y grupos funcionales se suceden durante el periodo de reproducción de los escarabajos coprófagos, y las especies se alternan y cambian su estatus (dominante, satélite o accesorio), lo que les permite disponer de los recursos necesarios para reproducirse cuando se vuelven muy numerosas (Tabla 2).

Dentro de una determinada comunidad, la competencia por los recursos tróficos se reduce aún más, debido a que dentro de un mismo grupo funcional las especies del mismo gremio difieren con mayor frecuencia en tamaño (por ejemplo, los pequeños y grandes cavadores) o si el tamaño de las especies es comparable, pero pertenecen a diferentes gremios (por ejemplo, los rodadores y cavadores de tamaño comparable) (Hanski y Cambefort 1991, Lumaret *et al.* 1992). Así, durante el transcurso de un año, más de la mitad de las especies de un sitio adquieren el estatus de dominantes o de satélites. El número de las otras especies es siempre relativamente bajo, y los individuos utilizan los recursos residuales disponibles para reproducirse.

TABLA 2. Frecuencias relativas de las principales especies de escarabajos estercoleros que participan en grupos funcionales, de junio a septiembre, en una estación de los Alpes franceses (Bessans, altura 1750 m).

ESPECIES	JUNIO	JULIO	AGOSTO	SEPTIEMBRE
<i>Acrossus depressus</i> (Kugelann, 1792)	60.7	2.8	2.7	2.2
<i>Colobopterus erraticus</i> (Linnaeus, 1758)	10.8	25.8	5.1	4.2
<i>Esymus pusillus</i> (Herbst, 1789)	8.1	30.3	1.5	0.3
<i>Otophorus haemorrhoidalis</i> (Linnaeus, 1758)	3.0	16.8	10.6	2.4
<i>Amidorus obscurus</i> (Fabricius, 1792)	9.3	6.0	12.8	1.8
<i>Acrossus rufipes</i> (Linnaeus, 1758)	0.1	3.6	24.0	2.8
<i>Euheptaulacus carinatus</i> (Germar, 1824)	-	0.5	22.9	-
<i>Onthophagus fracticornis</i> (Preysler, 1790)	2.4	0.3	1.2	37.7
<i>Parammoecius corvinus</i> (Erichson, 1848)	0.8	0.8	2.0	21.7
<i>Aphodius fimetarius</i> (Linnaeus, 1758)	0.8	0.3	4.5	20.1
Otras especies	3.9	12.8	12.9	6.8
Total de especies	16	17	20	17
Total de individuos	2584	1615	4702	722

2. LAS FUNCIONES QUE REALIZAN LOS ESCARABAJOS ESTERCOLEROS EN EL ECOSISTEMA

Las funciones que efectúan los insectos coprófagos son muchas y muy variadas, como son el enterramiento de excrementos, la bioturbación del suelo, el crecimiento de vegetales, la dispersión secundaria de semillas, y también la polinización de ciertas plantas, participando así activamente en el funcionamiento de los ecosistemas.

a. El reciclaje de los excrementos y el ciclo de los nutrientes

Los vínculos entre los insectos coprófagos y los vertebrados son muy antiguos (Cambefort 1991b), las pruebas fósiles de nidos llenos de estiércol sugieren que los escarabajos coprófagos ya explotaban los excrementos de los dinosaurios en el periodo Cretácico, mucho antes de la diversificación de los mamíferos (Chin y Gill 1996, Gunter *et al.* 2016).

En los excrementos de los mamíferos, la composición, la textura, el contenido de agua, el volumen y el pH son muy variables, lo cual depende de la especie que los elimina y de su dieta. Las heces de los antílopes están relativamente secas en el momento de su expulsión, contienen 50-60% de agua, mientras que las heces de los grandes rumiantes y de los no rumiantes son más húmedas, generalmente con 75-80% de agua, pudiendo llegar hasta el 85-89% cuando su alimentación es muy rica en agua y con un bajo contenido de fibra (Holter 2016). Los excrementos de los caballos y de las vacas, herbívoros monogástricos y rumiantes, difieren en cuanto al contenido de nutrientes y fibra, de humedad y de compuestos orgánicos volátiles, lo que da lugar a diferencias entre su coprofauna (Tonelli *et al.* 2021).

Cuando un herbívoro ingiere vegetales, éstos son sometidos en su tracto digestivo a una intensa acción microbiana asociada a una importante acción química digestiva. Sin embargo, algunas sustancias resisten estos ataques microbianos, enzimáticos y químicos, y son liberadas en el momento de la defecación en una forma hidratada de estiércol llamada “boñiga”, en los rumiantes bovinos. Considerando el número diario de defecaciones, la masa de heces emitida y su composición físicoquímica, el estiércol representa un recurso orgánico y mineral nada despreciable para el suelo, además de que ocupa una superficie considerable. En un pastizal ganadero, sólo 40% de la energía procedente de la materia vegetal consumida por las vacas lecheras sirve para asegurar sus funciones metabólicas (respiración, crecimiento, etc.), el 60% restante, que es devuelto al pastizal, contiene 26% del nitrógeno ingerido (N), 66% del fósforo (P), 11% del potasio (K) y 77% del magnesio (Mg) (Hutton y Jury 1964, Lançon 1978).

Las heces de los herbívoros contienen fibras de lignocelulosa finamente molidas, sales minerales y una gran biomasa microbiana, viva y muerta, muy importante y proveniente en su mayoría del rumen. Parte del nitrógeno resituado en las evacuaciones se encuentra en forma bacteriana y puede representar hasta 20% de la materia orgánica de una boñiga. El número promedio de bacterias en una boñiga es de entre 5×10^9 y 3×10^{12} por gramo de materia seca (Stevenson y Dindal 1987). También se encuentran alrededor de 2×10^7 células de levadura por gramo de boñiga de vaca, 10^6 elementos micelares y 10^{10} actinomicetos por mililitro de estiércol de oveja. Los escarabajos coprófagos separan por filtración las fibras de otras partículas más pequeñas, como los microbios, consumen la biomasa microbiana y rechazan las fibras (Holter 2016).

Cuando los escarabajos coprófagos colonizan una boñiga la debilitan y la destruyen al excavar una densa red de galerías en el suelo donde almacenan el estiércol para su alimentación y reproducción (Figura 3), actividad durante la cual inoculan el estiércol con microorganismos del suelo y esporas de hon-



FIGURA 3. Residuos de una boñiga después de su explotación por los escarabajos coprófagos (Foto: John Feehan).

gos que llevan en sus cuerpos, y reemplazan la comunidad microbiana proveniente del rumen. Esta transferencia de microorganismos del suelo al estiércol es semejante a la que efectúan las lombrices de tierra, quienes juegan un papel importante en el transporte de inóculos bacterianos a través del suelo (Thorpe *et al.* 1996). Por lo tanto, las comunidades microbianas de boñigas cambian drásticamente de composición, en unas horas a unos días, para convertirse en comunidades semejantes a las del suelo (Verdú y Lobo com. pers.); la boñiga se convierte gradualmente en un anexo epigeo del suelo.

La transferencia vertical del estiércol conduce al enriquecimiento de los horizontes edáficos superficiales (Breymer 1974, Kalisz y Stone 1984) y a una estimulación secundaria de las poblaciones de microartrópodos del suelo, en particular de colémbolos y ácaros (Bertrand y Lumaret 1984). La mezcla que se produce durante el enterramiento del estiércol aumenta significativamente la proporción de bacterias/hifas micelares (Lussenhop *et al.* 1980), lo que favorece el desarrollo de bacterias formadoras de amoníaco (NH_3) que aceleran el reciclaje de la materia fecal y la circulación de nitrógeno en los ecosistemas de pastizales (Breymer *et al.* 1975, Loiseau *et al.* 1984). Gillard (1967) mostró que una boñiga de vaca depositada sobre la superficie del suelo perdía 80% de su nitrógeno por volatilización del amoníaco (NH_3), mientras que la actividad de enterramiento de las boñigas por

los escarabajos reducía de 5% a 15% la pérdida de NH_3 . Esto último mejora la fertilidad del suelo al aumentar el nitrógeno disponible para las plantas a través de la mineralización por microorganismos (Yokoyama *et al.* 1991a, b). La actividad de enterramiento del estiércol también da lugar a un aumento del pH y de la capacidad de intercambio catiónico del suelo (Bertone *et al.* 2006), y promueve indirectamente la descomposición de la hojarasca por los microorganismos del suelo (Tixier *et al.* 2015).

En ausencia de insectos coprófagos el estiércol no es sembrado completamente con los microorganismos edáficos y se seca de forma gradual, hasta convertirse en una masa compacta que puede permanecer en la superficie del suelo de varios meses a varios años, antes de desaparecer. Lumaret y Kadiri (1995) demostraron, en la región del Mediterráneo, que las boñigas de las cuales se habían excluido todos los escarabajos durante un mes, utilizando una gasa de malla de 1 mm de abertura, tardaron entre 1.7 y 2.2 veces más en desintegrarse completamente que las boñigas colonizadas de forma libre por insectos coprófagos. Holter (1979) también demostró que la exclusión selectiva de los colonizadores nocturnos (cubriendo las boñigas durante la noche en la primera semana) dio lugar a la reducción, a la mitad, de la tasa de desaparición observada en las boñigas libremente expuestas. Stanbrook y King (2022) repitieron este experimento en un clima subtropical (centro-sur de Florida, EUA), utilizaron un montaje experimental similar (acceso libre al estiércol; estiércol accesible a la fauna aérea, protegido de las fuertes lluvias; estiércol inaccesible a la fauna aérea y subterránea). Sus resultados concordaron con los encontrados en las situaciones anteriores, alrededor de 70% del estiércol desapareció después de tres meses, cuando el acceso al estiércol era libre, en contraste con el estiércol al que los insectos no tenían acceso, que se quedó en la superficie.

Merritt y Anderson (1977) demostraron en California que, en ausencia de escarabajos, el estiércol tardó más de tres años en desaparecer, mientras que, en Nueva Zelanda, donde estos escarabajos son escasos, las boñigas pueden permanecer en la superficie del suelo hasta 520 días (Weeda 1967) y en Japón, Nakamura (1976) encontró que el estiércol puede permanecer en la superficie de los pastizales durante 300-450 días.

b. La reducción de las emisiones de gases de efecto invernadero

La agricultura es una de las mayores fuentes antropogénicas de gases con efecto invernadero (GEI) y la ganadería es responsable de 23% de todas las emisiones relacionadas (Gerber *et al.* 2013, Smith *et al.* 2014). Sólo la producción lechera y de carne vacuna representan 60% de las emisiones totales

que produce la producción pecuaria, siendo los principales contribuyentes de la fermentación entérica aportada a los GEI (Reisinger y Clark 2018) y de los flujos y la gestión del estiércol (Tubiello *et al.* 2013). El estiércol del ganado depositado en la superficie del suelo es una fuente importante de emisiones de GEI (Holter 1991, 1997, Saggarr *et al.* 2004, Bellarby *et al.* 2013) debido a que desde la deposición del estiércol la fermentación promueve la metanogénesis del suelo (Cai *et al.* 2017). El dióxido de carbono (CO_2) proviene de la descomposición de la materia orgánica por microorganismos, el metano (CH_4) de las bacterias metanogénicas que crecen en condiciones anaerobias, el óxido nitroso (N_2O) de la nitrificación microbiana, y la desnitrificación y reducción de los nitritos por la oxidación del amoníaco (Oremland 1988, Moss *et al.* 2000, Kool *et al.* 2010, Penttilä *et al.* 2013). El CO_2 es el principal GEI que contribuye al calentamiento global, seguido por el CH_4 , cuyo enriquecimiento radiactivo es 34 veces mayor que el del CO_2 durante 100 años (Myhre *et al.* 2013) y tiene una eficiencia de calentamiento mucho mayor por molécula y por kilogramo.

Los escarabajos coprófagos (Scarabaeinae, Aphodiinae y Geotrupidae), al eliminar el estiércol depositado en los pastos de las praderas templadas y tropicales, ayudan a mitigar las emisiones de GEI al aumentar la captura de carbono (C); los escarabajos, al airear el estiércol pueden actuar directamente sobre los flujos del CH_4 , que se forma en condiciones anaeróbicas. Estudios experimentales han demostrado que las boñigas frescas emiten más CO_2 y menos CH_4 por día en presencia de estos insectos que en ausencia de ellos (Penttilä *et al.* 2013, Iwasa *et al.* 2015). Las evaluaciones realizadas en Finlandia, por Slade *et al.* (2016) mostraron que durante la temporada de pastoreo la presencia de los escarabajos redujo las emisiones medias diarias de CH_4 en 17%, en comparación a cuando no había escarabajos. Durante una temporada anual, teniendo en cuenta el periodo sin pastoreo, el efecto de los escarabajos sobre los flujos de CH_4 de los pastizales puede ser tan alto como de 21%. Además, redujeron ligeramente los flujos de N_2O de los pastos, en 5% durante la temporada de pastoreo y en 0.1% durante el año (Slade *et al.* 2016).

Si bien varias especies de escarabajos coprófagos juntas tienen un efecto significativo en la reducción de las emisiones de GEI, cada una de ellas contribuye de manera desigual a esa reducción. Piccini *et al.* (2017) demostraron que las especies más abundantes en una comunidad reducían el flujo total de CO_2 y el del N_2O , a pesar de que la actividad de algunas especies, como *Copris lunaris*, aumentaba el flujo de CH_4 debido a su estrategia de nidificación, que implica la construcción de grandes bolas nido. A pesar de esto, cuando los flujos de las diferentes moléculas se tradujeron en equivalentes de CO_2 , se encontró que el estiércol, en presencia de escarabajos, emitía menos GEI que las boñigas sin escarabajos, siendo las especies más

abundantes, en conjunto, las que proporcionaron la mayor reducción (-32%). En el sur de España, donde la diversidad de escarabajos coprófagos es alta, Verdú *et al.* (2020) midieron los flujos de CO₂ y CH₄ emitidos por diferentes mesocosmos de estiércol, “pobres” (con baja abundancia y biomasa de escarabajos) y “ricos” (con alta abundancia y biomasa de escarabajos), y en un mesocosmo de control. Estos autores encontraron que en los mesocosmos pobres y ricos las emisiones acumuladas de CO₂ fueron inferiores a las del control, de entre 23% y 52%, y las emisiones de CH₄ de entre 44% y 78%, respectivamente. Asimismo, los equivalentes de CO₂ fueron bajos, de 26% en los mesocosmos pobres y de 55% en los mesocosmos ricos.

Por otra parte, los antibióticos que se utilizan comúnmente para mejorar la salud y el crecimiento del ganado producen impactos ambientales no deseados, y en cascada, que se extienden más allá del animal blanco y alteran las emisiones de GEI. Después de tratar al ganado con un antibiótico de amplio espectro, como la tetraciclina, comúnmente utilizada en medicina veterinaria, Hammer *et al.* (2016) midieron los flujos de CO₂, CH₄ y N₂O en las boñigas de vaca, en mesocosmos colocados en el campo. Estos autores encontraron que el tratamiento con este antibiótico modificaba la microbiota intestinal del ganado, aumentando el flujo de metano de las heces. El tratamiento antibiótico modifica las interacciones entre las arqueas metanogénicas y las bacterias presentes en el rumen, dando como resultado la producción de más metano, e igualmente modifica la microbiota de los escarabajos que se alimentan de los excrementos del ganado tratado, aunque no se afecta el tamaño de las crías ni su tasa de supervivencia, como se conoce en *Teuchestes fossor* (Hammer *et al.* 2016).

En los escarabajos estercoleros, la microbiota intestinal alberga una comunidad microbiana distinta a la del estiércol. Esta microbiota juega un papel fundamental en la especialización de la alimentación de las especies (Ebert *et al.* 2021), incluso podría estar involucrada en la transición de un estadio larval al otro (Suárez-Moo *et al.* 2020). Se conoce que las comunidades intestinales de las larvas son más ricas en genes que participan en la degradación de la celulosa y la fijación de nitrógeno, comunidades que no son las mismas en los adultos (Shukla *et al.* 2016). Las larvas recién eclosionadas, de especies de Onthophagini, adquieren la microbiota del intestino de la madre a través del consumo de las secreciones fecales maternas (Estes *et al.* 2013, Schwab *et al.* 2016, Parker *et al.* 2019).

c. La bioturbación

La acción de los escarabajos coprófagos sobre la infiltración de agua, la escorrentía, la humedad, la micro y macroporosidad, y la erosión del suelo, ha

sido objeto de pocas investigaciones a profundidad, aunque el mantenimiento de estas propiedades hidrológicas es muy importante para el funcionamiento de los agroecosistemas en los que el pastoreo excesivo tiene efectos negativos sobre el suelo (Brown *et al.* 2010). La compactación del suelo debido a la presencia de ganado puede dar lugar a la alteración del drenaje superficial, al aumento de la densidad aparente, a la resistencia a la penetración, a la reducción de la porosidad y de las tasas de infiltración del agua, con la consiguiente reducción del rendimiento de los pastos y su posible abandono, especialmente en las regiones tropicales (Martínez y Zinck 2004).

Brown *et al.* (2010) demostraron que, después de 48 horas de actividad de los escarabajos en un suelo limo-arenoso, la tasa de infiltración aumentaba y permanecía en niveles significativamente más altos que en ausencia de los escarabajos, al menos durante seis meses. Además, la presencia de escarabajos coprófagos aumentó la porosidad de la capa superficial compuesta por una mezcla de humus y minerales (horizonte A), con una disminución de la densidad aparente en los primeros 10 cm de suelo, que es la principal zona de crecimiento de las raíces de las plantas. El aumento de la porosidad y de las tasas de infiltración es beneficioso para el crecimiento de las plantas, ya que facilita el aporte de agua y nutrientes a las raíces y la aireación del suelo (Snyman 2005). Esta acción también da como resultado niveles de humedad más altos, donde los escarabajos coprófagos no solo aumentan la porosidad, sino que también introducen materia orgánica con mayor capacidad de retención de humedad, como lo ha demostrado Gillard (1967). En otro estudio se confirmó que estos escarabajos redujeron significativamente la compactación del suelo en la superficie, dependiendo de su tamaño y de la profundidad de sus nidos, pero que no todas las especies tenían los mismos efectos (Manning *et al.* 2016).

La permeabilidad del suelo bajo el estiércol se midió considerando tres especies de escarabajos cavadores: *Copris ochus*, *C. tripartitus* y *Onthophagus lenzii*. Los resultados sugirieron que la actividad de enterramiento del estiércol de estas especies mejoró las características físicoquímicas del suelo y aumentó el valor nutritivo de las plantas. Sin embargo, sólo la actividad de la especie más grande (*C. ochus*) tuvo un efecto positivo significativo en la permeabilidad del suelo, y sólo a profundidades que no superaban los 10 cm (Bang *et al.* 2005). En otro estudio, realizado en Costa Rica, se demostró que los procesos asociados a la descomposición de las heces también desempeñan un papel en la reducción de la compactación de la superficie del suelo, en la capacidad de infiltración de agua y en el aumento de la porosidad drenante (Herrick y Lal 1995), a pesar de la baja actividad de los escarabajos coprófagos en el momento del experimento (Herrick y Lal 1996).



FIGURA 4. Trabajo de excavación de escarabajos cavadores debajo de una boñiga (Foto: John Feehan).

Durante la nidificación, los escarabajos coprófagos rodadores, pero sobre todo los cavadores, contribuyen de manera apreciable a la mezcla de los componentes del suelo al devolver a la superficie el suelo removido de las profundidades (Figura 4). En Florida, los túneles de *Peltotrupes youngi* Howden, 1955 (Geotrupidae) pueden tener varios metros de profundidad, y el material excavado que se lleva a la superficie contiene niveles significativamente más altos de P, Ca y Mg, en comparación con el suelo que se encuentra entre 0 y 10 cm. Esta tierra removida hacia la superficie puede representar varios cientos de kilogramos por hectárea al año (Kalisz y Stone 1984). El enterramiento de los excrementos y el transporte de la tierra a la superficie cambian la textura del suelo, mientras que los túneles pueden utilizarse como pasadizos de las raíces en un subsuelo generalmente denso (Figura 5).

Los túneles de las especies cavadoras suelen rellenarse parcialmente con tierra, para proteger a las larvas durante su desarrollo (Figura 6), como en el caso del geotrópido *Typhaeus typhoeus* (Brussaard 1983). Las galerías parcialmente llenas de esta especie tienen un diámetro de unos 14 mm y han sido encontradas hasta los 2 m de profundidad en el noroeste de Europa (Brussaard y Runia 1984). La comparación de la actividad de enterramiento, entre *Onitis philemon*, *Onitis virens* y *Onthophagus catta*, presentes en el mismo sitio y en la misma época del año, mostró que la competencia entre



FIGURA 5. Entradas a las galerías de nidificación de escarabajos cavadores debajo de una boñiga (Foto: John Feehan).



FIGURA 6. Organización de los nidos de escarabajos cavadores. Cada masa nido contiene un huevo (Foto: John Feehan).

estas especies se puede reducir debido a sus diferencias de tamaño, pero especialmente debido a las diferencias en el nivel de ocupación del subsuelo durante el enterramiento del estiércol destinado a sus crías (Mittal 1993). Mientras que *O. catta* nidifica principalmente en el horizonte superficial del suelo, a 9.3 ± 0.5 cm, con un diámetro de túnel de 0.6 cm, las otras dos especies entierran los excrementos a mayor profundidad y en dos niveles diferentes, *O. philemon* a 23 cm de profundidad, con un diámetro de túnel de unos 1.2 cm y *O. virens* a unos 31 cm de profundidad, con un diámetro de túnel de 1.5 cm (Mittal 1993). La profundidad de las galerías, sus diámetros y la cantidad de suelo excavado se correlacionan más frecuentemente con el tamaño de la especie (Lindquist 1933, Halffter y Edmonds 1982), aunque Edwards y Aschenborn (1987) demostraron que los *Onitis* de tamaño comparable excavaban sus nidos a profundidades muy diferentes: *O. aygulus* (Fabricius, 1781) lo hace a unos pocos centímetros y *Onitis caffer* hasta 1 m de profundidad, lo que implica que el tamaño del cuerpo no siempre está de en relación con la cantidad de tierra que se lleva a la superficie (Doube 2018, Cambefort y Hanski 1991).

d. El crecimiento de las plantas

El enterramiento de las heces de los vertebrados, que contienen cantidades considerables de nutrientes, acelera el desarrollo de las plantas y el rendimiento de los cultivos. Nichols *et al.* (2008) demostraron, experimentalmente, la relación existente entre el papel de los escarabajos coprófagos y la bioturbación, la movilización de nutrientes y el aumento de la biomasa vegetal, comparando con las aplicaciones de fertilizantes químicos. El enterramiento del estiércol, por parte de los insectos, da lugar a aumentos significativos en la altura de las plantas (Bornemissza y Williams 1970, Galbiati *et al.* 1995, Kabir *et al.* 1985), de la biomasa aérea (Rougon 1987, Bang *et al.* 2005, Lastro 2006), de la producción de granos (Rougon 1987, Kabir *et al.* 1985), de los niveles de proteínas (Macqueen y Beirne 1975) y del contenido de nitrógeno (Bang *et al.* 2005). Galbiati *et al.* (1995) también observaron que las actividades de los escarabajos coprófagos tenían efectos positivos (aunque inconsistentes) en el diámetro de las mazorcas de maíz y en la biomasa subterránea.

Miranda *et al.* (1998) llevaron a cabo un estudio de campo para evaluar la contribución del estiércol enterrado por *Digitonthophagus gazella* sobre el contenido de N y P del suelo, y la producción de *Brachiaria decumbens* (Stapf, 1919), gramínea tropical y subtropical ampliamente cultivada para la producción de forraje. Encontraron que el contenido total de N de las plantas fertilizadas, con boñigas enterradas por los insectos, fue ligeramente superior al del control, y de manera significativa sólo hasta la segunda cosecha.

Se observó una tendencia similar en el caso del P total de la planta, aunque en ambos casos la adición de fertilizante mineral dio como resultado una mayor producción.

De manera semejante Yamada *et al.* (2007), en Japón, realizaron dos experimentos de campo para evaluar los efectos de la densidad de tres especies de escarabajos en la descomposición de la boñiga de vaca, el contenido de nutrientes del suelo y el crecimiento de una planta forrajera, *Dactylis glomerata* L., 1753. Los resultados indicaron que los escarabajos promovieron la descomposición de las heces y la transferencia de nutrientes de las heces al suelo, al obtener un mayor crecimiento y mayor absorción de N y P por las plantas alrededor de las heces, y un crecimiento significativamente mayor en presencia de los escarabajos durante meses, aunque los efectos posteriores sobre el crecimiento de las plantas disminuyeron o desaparecieron en condiciones de campo. Asimismo, la influencia de la fauna coprófaga en la degradación de los excrementos del ganado y el desarrollo de una comunidad vegetal natural, fue estudiada en un páramo del norte de Italia por Borghesio *et al.* (1999), encontrando que la transferencia de estiércol de vaca por estos insectos tuvo un efecto significativo sobre el crecimiento de las plantas, al menos durante los dos años que duró el estudio (+ 29% a 31%).

También se realizaron experimentos de cultivo en macetas, para observar el efecto de la actividad de los escarabajos (Coprinae y Aphodiinae) sobre el crecimiento y el rendimiento de las plantas de trigo (Kabir *et al.* 1985). Estos autores colocaron estiércol fresco de vaca, en forma de boñiga, sobre el suelo en presencia o ausencia de escarabajos, o en la superficie del suelo en ausencia de escarabajos. Cuando el estiércol se utilizó por los escarabajos coprófagos, el crecimiento de las plantas aumentó significativamente en comparación con los tratamientos en los que los escarabajos estaban ausentes. El análisis del suelo mostró que la presencia de escarabajos aumentaba las cantidades de nitrógeno, azufre, fósforo y potasio disponible para las plantas (Kabir *et al.* 1985).

Al enterrar los excrementos, los escarabajos facilitan el establecimiento de plántulas de la gramínea Grama Azul (*Bouteloua gracilis* (Kunth) (Lag. ex Griffiths, 1912). Los experimentos realizados en invernaderos, en Wyoming, con *Canthon pilularius*, demostraron que las semillas de esta gramínea mezcladas con estiércol fresco de vaca sobrevivieron a la formación y enterramiento de las bolas nido por escarabajos, al desarrollo larvario dentro de la bola nido y a la emergencia de escarabajos adultos (Wicklow *et al.* 1984).

Para medir los efectos combinados de *Copris ochus*, *C. tripartitus* y *Onthophagus lenzii* sobre el crecimiento de diferentes especies de pastos presentes en una mezcla de *Dactylis glomerata* L., *Festuca arundinacea* Schreb., *Lolium perenne* L., *Medicago sativa* L. y *Poa pratensis* L., en un pastizal,

Bang *et al.* (2005), llevaron a cabo un experimento en el cual los tratamientos consistieron en estiércol de vaca con escarabajos, estiércol solo y controles sin boñigas ni escarabajos. Además, realizaron un experimento adicional en un invernadero con *L. perenne*. La presencia de las tres especies de escarabajos estuvo asociada a un mayor rendimiento de los pastos y a un mayor porcentaje de contenido de nitrógeno en las plantas, en comparación con los controles. En el invernadero, la presencia de *C. ochus* y *C. tripartitus* dio lugar a un aumento significativo en los niveles de proteína bruta en los brotes de *L. perenne*, y en los nutrientes totales digeribles en comparación con los controles. La digestibilidad, el peso seco y el valor nutritivo relativo de esta gramínea fue mayor cuando el estiércol fue enterrado por *O. lenzii*.

En otro estudio, se demostró que la actividad de *Onthophagus taurus* aumentó significativamente el rendimiento del pasto Sudán (*Sorghum × drummondii* (Nees ex. Steud.) Millsp. & Chase, 1903) y del pasto Ray (*Lolium multiflorum* Lam. 1779), dos gramíneas comunes en los pastos de Carolina del Norte (Lastro 2006). En Canadá, Macqueen y Beirne (1975), realizando un experimento con macetas demostraron que el contenido de proteína bruta de la gramínea hierba del trigo sin barba, *Pseudoroegneria spicata* (Pursh) Á. Löve, había aumentado hasta un 26% en presencia de escarabajos, en comparación con el tratamiento control de boñigas sin escarabajos.

Bornemissza y Williams (1970), en su estudio con *Onthophagus australis* para conocer el crecimiento del mijo japonés (*Echinochloa crus-galli* var. *frumentacea* (Roxb.) W.F. Wight), emplearon varios parámetros: presencia o ausencia de boñigas, presencia o ausencia de escarabajos, y la adición, o no, de fertilizante mineral. Encontraron que el enterramiento de estiércol por los escarabajos aumentó la disponibilidad de nutrientes para las plantas, con un aumento significativo del rendimiento del mijo japonés. Cuando se colocó estiércol solo en la superficie del suelo el rendimiento fue de 17.3 g y, en presencia de escarabjos de 31.3 g. Estos resultados fueron comunicados por Waterhouse (1974) en un artículo que promovía la introducción de escarabajos estercoleros, en Australia, para reducir el número de boñigas en los pastos.

En Niger, Rougon y Rougon-Chassary (1983) y Rougon (1987) realizaron experimentos similares utilizando un mijo local no seleccionado (*Pennisetum typhoides* Rich.). En esta región del Sahel, los suelos arenosos son particularmente pobres en elementos minerales asimilables, materia orgánica y compuestos húmicos. Las macetas utilizadas (llamadas canarias en África occidental) de 75 cm de altura y 40 cm de diámetro se enterraron en el suelo y se dividieron en tres lotes: canarias control rellenas sólo con tierra arenosa (lote 1), canarias con estiércol + mosquitero para evitar la introducción de insectos coprófagos (lote 2) y canarias con estiércol + insectos coprófagos (colonización libre, con nidificación de escarabajos

TABLA 3. Características de las plantas de mijo en el momento de la cosecha, en presencia o ausencia de escarabajos (según Rougon 1987).

CARACTERÍSTICAS	MIJO EN SUELO	MIJO + ESTIÉRCOL	MIJO + ESTIÉRCOL
	CONTROL (LOTE 1)	SIN ESCARABAJOS (LOTE 2)	+ ESCARABAJOS (LOTE 3)
Altura (cm)	55	78	152
Diámetro de la base del tallo principal (cm)	0.2	0.3	1.5
Diámetro medio de todos los tallos (cm)	0.1	0.2	0.8
Tamaño de espiga (cm)	7.0	8.0	20.2
Aspecto de espiga	Algunos granos abortados	Algunos granos esparcidos	Carnosa con granos maduros
Peso seco de espiga (g)	1.2	1.7	17.2
Aspecto de las raíces	Plumosas, finas	Plumosas, finas	Gruesas en la base
Tamaño de raíces (cm)	24.6	29.8	30.5
Diámetro de raíces (cm)	0.02	0.02	De 0.15 a 1 a 3

coprófagos) (lote 3). La actividad de los escarabajos aumentó significativamente el contenido de C, N, Na⁺, K⁺, Ca⁺⁺, Mg⁺⁺ y ácidos húmicos en el suelo (Rougon y Rougon-Chassary 1983). Al comienzo de la temporada de lluvias se sembró mijo en las canarias y 20 días después de la siembra se observó una diferencia de tamaño en las plantas en los diferentes lotes, el tamaño de los tallos del lote 3 (con escarabajos) fue del doble que el del lote control. En el momento de la formación de las espigas (de 100 a 110 días después de la siembra) los resultados obtenidos fueron muy significativos, a favor de la presencia de escarabajos para la fertilización del suelo (Tabla 3 y Figura 7).

e. La polinización

Las plantas atraen a sus polinizadores por medio de diferentes aromas, señales olfativas que son especialmente importantes por la noche, cuando las señales visuales se vuelven ineficaces (Dötterl *et al.* 2012, Schiestl y Dötterl 2012). Las flores de las aráceas emiten varios compuestos volátiles que atraen a los insectos, entre ellos el escatol, el indol y el cresol, componentes típicos de las heces de los animales (Kite *et al.* 1998). Moretto *et al.* (2019) examinaron la bibliografía sobre las especies o géneros de las diferentes familias de

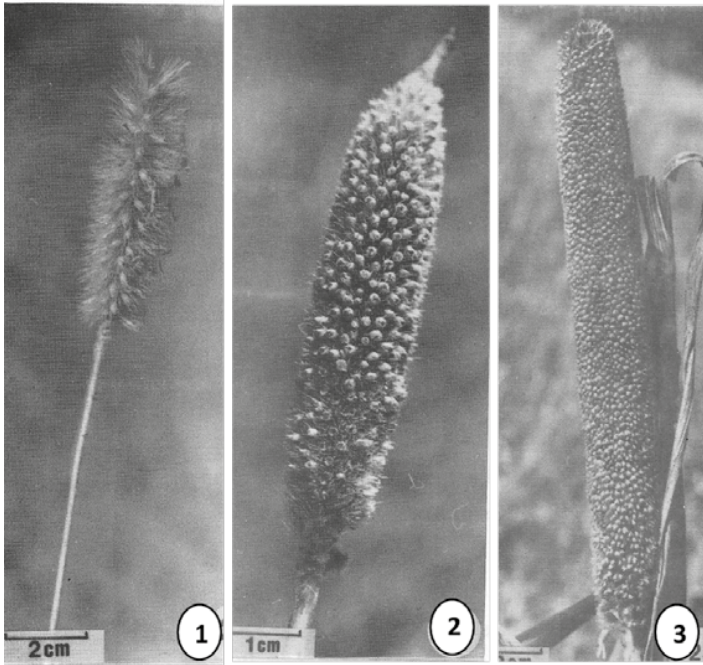


FIGURA 7. Tamaño de las espigas de mijo según los tipos de cultivo (lotes 1, 2 y 3) (Fotos: tomadas de Rougon 1987).

Scarabaeoidea: Cetoniidae, Melolonthidae, Dynastidae, Rutelidae, Hybosoridae, Aphodiinae y Scarabaeinae, que participan en la polinización de las aráceas, cuyos espádices emiten un fuerte olor a carne en descomposición. Muchas de esas especies son antofílicas o frugívoras, pero algunos representantes son saprófagos, necrófagos o típicamente coprófagos.

Varias especies de *Aphodius* (s.l.) Illiger, 1798 y *Oxyomus* Dejean, 1833, de Europa y del Medio Oriente, polinizan las inflorescencias de *Arum* Linnaeus, 1753 y *Biarum* Schott, 1832 (Ruiz 2009, Moretto *et al.* 2019). También se han citado especies de los géneros *Onthophagus* (s. l.) y *Caccobius* Thomson, 1859, como polinizadores regulares de las aráceas en la India, Taiwán, Europa y Medio Oriente (España, Montenegro, Líbano). En Taiwán, una especie del género *Paragymnopleurus* Shipp, 1897 poliniza las inflorescencias de *Amorphophallus henryi* N.E.Br. En Costa de Marfil, muchos insectos son atraídos por las inflorescencias de dos especies de *Amorphophallus*, entre ellos varias especies de Onthophagini de los géneros *Caccobius*, *Cleptocaccobius* Cambefort, 1984, *Furconthophagus* Zunino, 1979, *Hyalonthophagus* Palestrini y Giacone, 1988, y *Onthophagus sensu lato* Latreille, 1802 (en África subsahariana no hay especie de *O. sensu stricto*), y también

varias especies de Aphodiinae, así como de Hydrophilidae (género *Sphaeridium*) y Staphylinidae (Moretto *et al.* 2019).

En Malasia, Sakai e Inoue (1999) describieron la polinización obligatoria de *Orchidantha inquei* Nagamasu y Sakai, 1999 (Lowiaceae, Zingiberales) por cuatro especies del género *Onthophagus* (Nichols *et al.* 2008). Las flores, que tienen un olor parecido al de los excrementos, también fueron visitadas por *Paragymnopleurus* con casi la misma frecuencia que las especies de *Onthophagus*, pero los individuos de *Paragymnopleurus* rara vez llevaban polen, porque son demasiado grandes, lo que les impedía llegar a las anteras de los estambres que están en la parte más estrecha del interior de la corola de las flores.

f. La dispersión horizontal y vertical de las semillas

La dispersión y el enterramiento de las semillas de las plantas desempeñan un papel importante en la demografía de las especies vegetales. En el caso de las plantas endozoócoras, el proceso de dispersión suele constar de dos fases (diplocoría), cada una de las cuales implica un agente de dispersión diferente (Van der Wall y Longland 2004). Los vertebrados actúan como importantes agentes primarios de dispersión, ayudando a alejar las semillas de las inmediaciones de la planta madre, una zona de alta mortalidad de las plántulas. Las semillas de plantas herbáceas ingeridas por los grandes mamíferos herbívoros terminan en las heces, a menudo en una sola pila, lo que puede dar lugar al aumento de la densidad y competencia entre las plántulas, la propagación de patógenos y la depredación de las semillas (Niederhauser y Matlack 2017). Durante el tránsito intestinal, las semillas pueden ser afectadas, tanto física como químicamente, lo que da como resultado tasas de supervivencia en general más altas para las semillas duras y pequeñas (Myers *et al.* 2004, Moussie *et al.* 2005).

Los escarabajos coprófagos son agentes de dispersión secundarios. Ellos pueden reducir la densidad de las semillas al dispersarlas en distancias cortas y colocarlas lejos de los predadores, en microsítios que son más propicios para la germinación, como sus nidos pedotróficos (Van der Wall y Longland 2004, Feer *et al.* 2013). En principio, los escarabajos coprófagos no consumen semillas enterradas, excepto en los casos de los geotrópidos *Mycotrupes lethroides* (Westwood, 1837) en el sudeste de los Estados Unidos (Beucke y Choate 2009) y en varias especies del género *Thorectes* de la cuenca occidental del Mediterráneo, quienes transportan, entierran y consumen bellotas de roble (Verdú *et al.* 2007, 2011, Sánchez-Piñero *et al.* 2019).

En África occidental, el babuino, *Papio anubis* (Lesson, 1827) (Cercopithecidae), es un importante agente primario de dispersión (Kunz y Krell

2011), quien deja en sus deyecciones semillas intactas de al menos 19% de las 292 especies de plantas leñosas de la región (Kunz y Linsenmair 2008). En ese ecotono de bosque-sabana, 99 especies de escarabajos coprófagos comparten los excrementos de este babuino, incluyendo 76 especies pertenecientes a los gremios de rodadores y cavadores. En tal ecosistema, la dispersión de semillas a grandes distancias se ve facilitada por la abundancia de los escarabajos rodadores que participan en la dispersión de grandes semillas que, aparentemente, se confunden con bolas de estiércol (Kunz y Linsenmair 2008).

En las selvas tropicales, las semillas de muchas especies de árboles se dispersan en las heces de mamíferos frugívoros, como los coatíes o los monos (Feer 1999, Feer *et al.* 2013, Niederhauser y Matlack 2017). Los escarabajos rodadores, al hacer sus bolas con esas heces realizan una separación burda, excluyendo con mayor frecuencia las semillas grandes contenidas en los excrementos que entierran, ya que son más fáciles de eliminar que las semillas pequeñas. Enari y Sakamaki-Enari (2014) estudiaron la dispersión secundaria de semillas en Japón, sustituyendo las semillas por perlas marcadas de diferentes tamaños para cuantificar la frecuencia y la profundidad del enterramiento. Las perlas de todos los tamaños fueron enterradas en los niveles más profundos del suelo durante la primavera, más que en el verano, debido a la presencia de diferentes especies de escarabajos coprófagos a lo largo de las estaciones.

En la selva de Los Tuxtlas, México, la germinación de semillas de *Ficus yoponensis* Desv., que son manipuladas por los escarabajos rodadores, *Canthon femoralis* y *Canthon euryscelis* Bates, 1887, y una especie no rodadora, *Eurysternus mexicanus*, durante el proceso de nidificación con heces de los monos araña (*Ateles geoffroyi* Kuhl, 1820), fue analizada por Ribero Sarges (2010). Los resultados sugieren que la ingestión y la posterior dispersión de las semillas presentes en las heces de esos mamíferos incrementaron la germinación de las semillas de *Ficus*, y que las actividades de forrajeo y nidificación de los escarabajos coprófagos tuvieron un papel muy importante en la germinación, ya que ellos pueden transportar fácilmente las semillas a otros lugares, donde de forma eventual puedan germinar o quedar protegidas de los depredadores. Además, los frutos de *Ficus* son consumidos y utilizados para la nidificación por *Onthophagus rhinolophus*, lo que sugiere un mecanismo directo de dispersión de semillas de esta planta por los escarabajos.

En Perú, Andresen (1999) siguió el destino de las semillas de *Brosimum lactescens* (Moore) C. C. Berg (Moraceae) contenidas en los excrementos del mono araña *Ateles paniscus* (Linnaeus, 1758) y del mono aullador rojo *Alouatta seniculus* (Linnaeus, 1766). Encontró que los escarabajos coprófagos enterraron 41% de las semillas contenidas en los excrementos de estos

monos, y dependiendo de la profundidad a la que fueron enterradas escaparon a la detección de los roedores en porcentajes diferentes. De las semillas enterradas a 1 cm de profundidad, menos de 35% no se detectaron por los roedores, y de las enterradas a 3 cm y a 5 cm, 75% y 96% respectivamente, tampoco fueron detectadas.

En general, el porcentaje de semillas pequeñas enterradas por los escarabajos es mayor que el de las semillas grandes (Estrada y Coates-Estrada 1991, Andresen y Levey 2004, Feer *et al.* 2013), y la profundidad del enterramiento parece estar inversamente correlacionada con el tamaño de la semilla (Andresen 2002, Feer *et al.* 2013). En el estudio realizado en la Amazonía Central, se encontró que 40% de las semillas de 18 a 20 mm de largo fueron enterradas por escarabajos coprófagos (Andresen y Levey 2004), en Uganda 25% (Shepherd y Chapman 1998), en la Guayana Francesa 20% (Feer 1999), en México 13% (Estrada y Coates-Estrada 1991) y en Perú sólo 12% (Andresen 1999). Estos resultados se deben probablemente a la diferencia en la composición local de las comunidades de escarabajos coprófagos, con menos especies y de menor tamaño en México y Perú (Estrada y Coates-Estrada 1991, Estrada *et al.* 1993, Andresen 1999). El enterramiento de semillas, a gran profundidad, por los escarabajos puede tener un efecto negativo sobre la probabilidad de que surjan y se establezcan con éxito las plántulas (Andresen y Levey 2004, D'hondt *et al.* 2008), aunque es probable que estas semillas profundamente enterradas se incorporen al banco de semillas del suelo, algunas de las cuales pueden germinar más tarde (Estrada y Coates-Estrada 1991, Feer 1999, D'hondt *et al.* 2008).

En Sudáfrica, una planta parecida al junco, *Ceratocaryum argenteum* Nees ex Kunth (Restionaceae), tiene un método especial de dispersión de sus semillas, en el que interviene un escarabajo coprófago del gremio de los rodadores. Esta planta produce grandes nueces redondas que son similares en apariencia, olor y composición química, a los excrementos de los antílopes, especialmente del antílope bontebok *Damaliscus pygargus* (Pallas, 1767). El escarabajo *Epirinus flagellatus* (Fabricius, 1775) es fuertemente atraído por estas grandes semillas marrones y las rueda, enterrándolas en grupos, en cada nido, protegiéndolas así de la depredación de los roedores (Midgley *et al.* 2015) (Figura 8). Estas semillas son duras, no pueden ser explotadas por el escarabajo una vez enterradas y las abandona. Como *C. argenteum* no puede volver a crecer después de un incendio, esta planta depende totalmente del banco de semillas enterradas por los escarabajos en ese refugio contra el fuego. De esta manera, la planta utiliza la percepción sensorial, visual y olfativa de un escarabajo coprófago para dispersar y enterrar sus semillas, interacción planta-escarabajo que es engañosa, porque no hay una contraparte



FIGURA 8. *Epirinus flagellatus* rodando una semilla de *Ceratocaryum argenteum* (Foto: Jeremy Midgley).

para el insecto. Otro escarabajo rodador también es atraído por el olor de estas semillas, *Scarabaeus spretus* Zur Strassen, 1962, quien también rueda y entierra las semillas de *C. argenteum*, aunque este escarabajo emplea los excrementos del antílope eland común (*Taurotragus oryx* Pallas 1766), en lugar de las heces de otros antílopes (Midgley y White 2016).

g. El control de los parásitos internos en el ganado y su dispersión

La dependencia de los escarabajos coprófagos por las heces de los vertebrados entraña un contacto frecuente con sus parásitos y con interacciones positivas o negativas. En un artículo de revisión, Nichols y Gómez (2014) analizaron las finas relaciones entre los escarabajos estercoleros y los parásitos, así como los mecanismos subyacentes a la transmisión de los parásitos. Según el género, un solo nemátodo produce entre 100 y 10,000 huevos por día, que son eliminados en los excrementos, lo que da lugar a un alto grado de infestación de los pastos cuando las larvas emergen (Hansen y Perry 1994). La destrucción mecánica de los huevos, por trituración, y la rápida

transferencia del estiércol al suelo por parte de los escarabajos, pueden reducir el riesgo de transmisión del parásito, al disminuir la supervivencia y la aparición de las larvas, lo que a su vez reduce la tasa de contacto entre las larvas y los últimos hospederos (Bryan 1973, 1976, Fincher 1973, 1975).

La reducción de la tasa de supervivencia de un determinado parásito depende de la profundidad del enterramiento del estiércol, la que debe superar la distancia máxima de migración vertical de las larvas y, de esa manera la tasa de eclosión puede reducirse hasta en 88% (Sommer *et al.* 1992, Chirico *et al.* 2003) si los huevos de nemátodos se entierran a más de 10 cm de profundidad (Bryan y Kerr 1988). Lucker (1938) observó que el ascenso de las larvas de estróngilos hacia la superficie del suelo se reducía enormemente tras el enterramiento del estiércol a unos 22 cm, y que el grado de reducción dependía en gran medida del tipo de suelo y de la compactación, lo que puso en relieve el papel de grandes especies de escarabajos que cavan nidos profundos (Gregory *et al.* 2015).

Se dispone de poca información sobre la cantidad de excremento que cada escarabajo puede enterrar realmente en el suelo (Anduaga y Huerta 2007, Arellano *et al.* 2014, Ortega-Martínez *et al.* 2014) y sobre la cantidad de huevos de nemátodos que se manipulan en los excrementos utilizados (Fincher 1975). En México, en la región tropical húmeda de Veracruz, la abundancia de huevos de nemátodos en el estiércol de vaca puede ser 12 veces mayor en la estación de lluvias (59 ± 24.7 huevos por gramo de estiércol) que en la estación seca (5 ± 6.2 huevos por gramo) (Martínez *et al.* 2018). Cada individuo de la especie más abundante en esta región, *Euonitocellus intermedius*, entierra hasta 20 g de boñiga al día (Arellano *et al.* 2014), y los individuos sexualmente maduros entierran el doble de los que acaban de emerger (Martínez *et al.* 2018). Esto permite una buena aproximación de la acción de esta especie en los pastizales ganaderos de Veracruz.

La mayoría de los estudios en los que se han utilizado escarabajos estercoleros muestran una reducción sustancial del número de larvas de nemátodos en la superficie del suelo o en las plantas de los pastos. Ryan *et al.* (2011) evaluaron el efecto del enterramiento de los oocistos de *Cryptosporidium parvum* Tyzzer, 1912, presentes en la boñiga de vaca, por *Bubas bison*. La viabilidad de los oocistos en el estiércol enterrado fue de 10%, en comparación con 58% de los que estaban presentes en la boñiga que permanecía en la superficie. Bryan (1973) obtuvo el porcentaje de larvas de estróngilos que emergen del estiércol de vaca colonizado por *Digitonthophagus gazella*, en los pastos irrigados la reducción del porcentaje del número de larvas que emigran desde la boñiga fue de entre 50% y 84%, dependiendo del tamaño de la boñiga, mientras que, en los pastos no irrigados la reducción del número de larvas fue de 93%. Bryan (1976) también recogió masas nido, tres días

después de la introducción de *D. gazella* en la boñiga fresca. El estiércol control (sin escarabajos) contenía unas 100 mil larvas de nemátodos por cada 100 g de estiércol fresco, mientras que el estiércol enterrado en el suelo por los escarabajos coprófagos contenía sólo unas 800 larvas de nemátodos por cada 100 g de estiércol fresco, lo que representó una reducción de 99.5%. Popay y Marshall (1996) también demostraron que *Onthophagus posticus* Erichson, 1842 y *Onthophagus granulatus* reducían el número de larvas de nemátodos que emergían de los excrementos enterrados que originalmente contenían huevos. Otras especies, como *Planolinellus vittatus*, *Pseudagolius coloradensis*, *Aphodius fimetarius* y *Canthon practicola* LeConte, 1859, reducen el número de huevos de nemátodos de 24% a 90% en un periodo de 1 a 5 días (Bergstrom *et al.* 1976).

Para determinar si la reducción del número de parásitos se debía al enterramiento de los excrementos o al aplastamiento de los huevos de los parásitos por las piezas bucales de los escarabajos estercoleros, Miller *et al.* (1961) examinaron el contenido del tubo digestivo y las heces de varias especies de escarabajos estercoleros, después de haber ingerido heces humanas con quistes de protozoarios y huevos de helmintos viables, incluyendo *Ascaris lumbricoides* Linnaeus, 1758, *Necator americanus* (Stiles, 1902), *Trichuris trichiura* Linnaeus, 1771, *Entamoeba coli* (Grassi, 1879), *Endolimax nana* (Wenyon y O'connor, 1917) y *Giardia lamblia* Kofoid y Christiansen, 1915. El resultado fue que prácticamente no se recuperaron huevos, sólo unos pocos quistes en *Canthon pilularius* (Linnaeus, 1758) [citado como *Canthon laevis* Drury, 1770] y en *C. vigilans* LeConte, 1858, tampoco se encontraron larvas de *Ascaris* en *C. pilularius* tras la ingestión de huevos embrionados. En *Phanaeus vindex* y *Ph. igneus*, se recuperaron unos pocos huevos de *Ascaris*, huevos intactos y quistes de tricocéfalos, pero no había anquilostomas. Sólo *Dichotomius carolinus* (Linnaeus, 1767) [citado como *Pinotus carolinus* (Harold, 1869)], la especie más grande, contenía y excretaba regularmente los huevos ingeridos. Los huevos de áscaris recuperados a veces estaban aplastados, pero muchos provenientes de los intestinos de los escarabajos fueron viables cuando se incubaron; la destrucción de huevos y quistes de los parásitos se atribuyó a la acción de aplastamiento con las mandíbulas de los escarabajos coprófagos.

Dependiendo de la morfología de las piezas bucales de los escarabajos y del tamaño de los huevos de los parásitos, la probabilidad de destrucción de los huevos es diferente (Miller 1961). Las piezas bucales de *Canthon pilularius*, *C. vigilans* y *Phanaeus vindex* muelen casi 100 % de los huevos de anquilostomas presentes en las heces, mientras que la eficiencia de *Dichotomius carolinus* es menor (Miller *et al.* 1961). La diferencia se debe probablemente a que la morfología de las mandíbulas de *D. carolinus* no es igual a la

de las otras especies (Miller 1961). De manera similar, *Diastellopalpus quinquegens* Bates, 1888 redujo entre 70 y 90% la tasa de emergencia de las larvas de tercer estadio (L3) del nemátodo *Cooperia* sp., provenientes de boñigas de vaca que contenían los huevos de este parásito (Grønvold *et al.* 1992). El enterramiento del estiércol por *D. quinquegens* no aumenta el número de L3 del nemátodo en el suelo bajo el estiércol, lo que sugirió que la mayoría de los parásitos inicialmente presentes en el estiércol habían sido destruidos. Mathison y Ditrach (1999) estudiaron el destino de los oocistos de *Cryptosporidium parvum* Tyzzer, 1912 cuando fueron ingeridos por *Anoplotrupes stercorosus* (Geotrupidae), *Bodilopsis rufa* (Aphodiinae) y *Onthophagus fracticornis* (Scarabaeinae). En este caso, sólo se recuperó un limitado número de oocistos del cuerpo, del tracto intestinal y de las heces de estos escarabajos estercoleros, lo que demostró que la mayoría de los numerosos oocistos ingeridos se eliminaron durante el paso por el tractointestinal.

Melinopterus sphacelatus y *Agrilinus ater*, especies de Aphodiinae, reducen considerablemente la cantidad de esporangios producidos por *Pilobolus* Tode, 1784 (Mucorales: Pilobolaceae), hongo que se desarrolla en las heces de ovejas y en las bostas de caballos. Este hongo explosivo dispersa con fuerza los nemátodos mezclados con sus propias esporas, lo que contamina las hierbas circundantes (Biggane y Gormally 1994). *Teuchestes fossor* y *Acrossus luridus* (Aphodiinae) hacen lo mismo en la boñiga de vaca. Gormally (1993) sugirió que la ingestión de esporas o la perturbación del estiércol por los escarabajos disminuían la tasa de crecimiento y la producción de esporangios.

Al pasar de un excremento a otro, los escarabajos coprófagos también pueden propagar parásitos (Bílý *et al.* 1978). Los nemátodos de la familia Spirocercidae requieren un huésped intermediario y pueden infectar a varias especies de escarabajos coprófagos, quienes albergan en su cavidad corporal larvas de tercer estadio del parásito. En Dubai, *Scarabaeus cristatus* Fabricius, 1775, parece ser el principal huésped intermediario de *Physocephalus dromedarii* (Mushkambarova, 1968), nemátodo parásito del dromedario (*Camelus dromedarius* Linnaeus, 1758) (Schuster *et al.* 2016). En Turkmenistán *Scarabaeus sacer* Linnaeus, 1758, sirve como principal huésped intermediario de *Physocephalus*, pero otras especies como *Copris hispanus*, *Gymnopleurus aciculatus* Gebler, 1841, *G. mopsus* Pallas, 1781, *G. coriarius* Herbst, 1798, *Chironitis hungaricus* Herbst, 1798, *Onitis humerosus* Pallas, 1771, *Onthophagus marginalis* Gebler, 1817 y varias especies de *Aphodius*, también pueden serlo, pero con baja prevalencia y menor carga del parásito (Mushkambarova 1967, Mushkambarova y Dobrynin 1972).

También es conocido que los huevos de *Taenia saginata* Goeze, 1782, fueron viables en las heces de *Onitis* sp. y *Heliocopris* sp. durante al menos cuatro días y que algunos huevos intactos eran eliminados hasta diez días

después de su ingestión (Mutinga y Madel 1981). Varias especies de escarabajos coprófagos también sirven de huéspedes intermediarios de *Streptopharagus pigmentatus* Linstow, 1897, nemátodo que infecta a *Macaca fuscata* (Blyth, 1875) en Japón. Entre esas especies figuran *Geotrupes laevistriatus* Motschulsky, 1858, *Onthophagus atripennis* Waterhouse, 1875 y *Onthophagus ater* Waterhouse, 1875 (Machida *et al.* 1978, Boze *et al.* 2012).

h. El control de las poblaciones de moscas

Las heces frescas de los mamíferos, recurso importante para los escarabajos coprófagos, también lo es para especies de varias familias de moscas, algunas de las cuales son especies hematófagas que se desarrollan en boñigas de vaca (Nichols *et al.* 2008). Se trata principalmente de *Musca autumnalis* De Geer 1776, *M. vetustissima* Walker, 1849 en Australia (bushfly), *H. irritans irritans* (Linnaeus, 1758), *H. irritans exigua* De Meijere, 1903, especie muy extendida en ese país y, *Haematobia thirouxi potans* (Bezzi, 1907), que parasita el ganado en África. La distribución de estas especies es cosmopolita, se extiende desde las regiones boreales y los pastizales de las latitudes septentrionales y meridionales hasta los trópicos. La proliferación de estas moscas reduce la productividad del ganado (Haufe 1987) y la calidad de las pieles de los animales, debido a las repetidas picaduras (Guglielmone *et al.* 1999), lo que representa una importante pérdida económica para los ganaderos (Byford *et al.* 1992).

La colonización de las deyecciones por moscas se produce según una serie de etapas que siguen la edad de la boñiga, con la llegada escalonada de estos insectos (Hammer 1941, Mohr 1943, Laurence 1954). Las moscas llegan muy rápidamente sobre el estiércol fresco, seguidas poco después por los escarabajos estercoleros. Las moscas de los cuernos (*Haematobia irritans*), que normalmente se colocan en la espalda y los flancos del ganado, pueden colonizar el estiércol a los pocos segundos de su deposición (McLintock y Depner 1954). La colonización por parte de las moscas adultas disminuye tras la formación de una corteza en la superficie del estiércol, lo cual disminuye la liberación de los productos químicos volátiles atractivos (Floate 2011). La estrategia de oviposición de las moscas varía de una especie a otra, lo que explica los diferentes resultados obtenidos en las relaciones entre moscas y escarabajos estercoleros. *Haematobia irritans exigua* pone huevos muy rápidamente, ya sea de forma individual o en pequeños grupos, a los lados y bajo los excrementos frescos, y la puesta de huevos se completa a los pocos minutos después de la deposición del estiércol. Por el contrario, *Musca vetustissima* pone todos sus huevos en un solo grupo, y como varias hembras pueden poner en el mismo espacio, grupos de varios cientos de huevos son

depositados en la periferia del estiércol y/o en grietas de la superficie del estiércol (Hugues *et al.* 1972, Walker y Doube 1984).

La relación entre los escarabajos estercoleros y las moscas es compleja. Las larvas de los escarabajos que se desarrollan en las boñigas de vaca pueden tener un efecto negativo sobre la supervivencia de las larvas de mosca al destruir sus huevos (Wu y Sun 2010), por lo que los escarabajos evitan poner huevos en presencia de una alta densidad de larvas de mosca (Hirschberger y Degro 1996). Nichols *et al.* (2008) revisaron con detalle la literatura sobre las relaciones entre las moscas y los escarabajos del estiércol. Encontraron que la supervivencia de las moscas tiende a disminuir debido a la competencia asimétrica por los recursos tróficos y al daño mecánico de sus huevos por los escarabajos. El impacto relativo de esas actividades está modulado por varios factores, entre ellos la calidad del estiércol según la estación del año, la abundancia de escarabajos estercoleros, su periodo de actividad, su estrategia de nidificación y, especialmente, el tiempo de llegada a la boñiga. Los escarabajos estercoleros afectan la supervivencia de los estadios inmaduros de las moscas de dos maneras: en primer lugar, triturando el estiércol, lo que sumerge los huevos y hace que se ahoguen, o exponiéndolos al aire libre y se secan; en segundo lugar, privando a las larvas de alimento con el enterramiento del estiércol.

Bornemissza (1970) y Hugues *et al.* (1978) demostraron que la mortalidad de *Musca vetustissima* (que deposita sus huevos en racimos) vinculada a la acción de *Digitonthophagus gazella* era mayor en el estadio de huevo que en la fase larval, y la supervivencia de los huevos de *Haematobia irritans irritans* (quien deposita huevos dispersos) resultó ser poco afectada por la actividad de los escarabajos. La susceptibilidad de los huevos a ahogarse en el estiércol líquido fresco fue estudiada por Walker y Doube (1984) en *H. irritans irritans* y *M. vetustissima*. En estas especies la edad de los huevos en el momento de la inmersión en el estiércol y la duración de la inmersión afectan su supervivencia, los huevos de *H. irritans irritans* pueden tolerar periodos de inmersión más largos que los de *M. vetustissima*. Además, los huevos casi eclosionados de *H. irritans irritans* se desarrollan y eclosionan en el estiércol líquido, mientras que los huevos de *M. vetustissima* son incapaces de eclosionar en ese medio, independientemente de su edad en el momento de la inmersión.

Ridsdill-Smith *et al.* (1986) estudiaron la tasa de aparición de *M. vetustissima* en función de la calidad del estiércol y la densidad de *Onthophagus binodis*. Los escarabajos estercoleros afectan más la supervivencia de las moscas en los excrementos de verano, que son más pobres en nutrientes, que en los de primavera, que son más ricos porque proceden de la vegetación en crecimiento. Por otro lado, las moscas afectan la producción de masas nido

de los escarabajos coprófagos, así como el tiempo que pasan los escarabajos en la boñiga. Se han realizado experimentos de laboratorio para evaluar la influencia de *Onthophagus taurus* y *Onitis alexis* sobre las larvas de *Musca autumnalis*, cuando estas especies se desarrollan juntas (Moon *et al.* 1980). Los resultados mostraron que cuanto más temprano estas dos especies colonizan el estiércol, más se ve afectada la supervivencia de *M. autumnalis*. El aumento de la densidad de *O. taurus*, de diferentes edades (individuos inmaduros o maduros), disminuyó la supervivencia de las larvas de mosca y el tamaño de los adultos emergentes. Además, la supervivencia de las larvas de mosca fue independiente de la densidad de *O. alexis* tenerales, pero bastante dependiente de la densidad de los escarabajos maduros, diferencia que está relacionada con la cantidad de excremento enterrado por los escarabajos en las dos edades.

Por último, cabe señalar que los escarabajos estercoleros afectan indirectamente a las poblaciones de moscas, debido a los numerosos ácaros foréticos que llevan en sus cuerpos, quienes consumen grandes cantidades de huevos y larvas jóvenes de moscas cuando son suficientemente abundantes (Wallace *et al.* 1979, Krantz 1998, Glida *et al.* 2003) (Figura 9).

i. La foresis y el transporte de ácaros reguladores de nemátodos y moscas

La dispersión de los excrementos y su duración efímera favorecen a las especies coprófilas, que pueden localizarlos rápidamente a distancia. La mayoría de estas especies lo logran mediante un vuelo dirigido, en respuesta a las señales volátiles de las heces (Dormont *et al.* 2004). Los organismos con capacidad más limitada para moverse, y/o que no tienen alas para lograr el mismo objetivo, pueden ser transportados por un portador, fenómeno conocido como foresis (Floate 2011) (Figura 9). La rápida degradación del estiércol, por la pérdida de agua y sus compuestos volátiles atractivos, y el aumento de la corteza superficial de la boñiga obliga a los ácaros coprófilos Macrochelidae (Acari: Mesostigmata), a buscar asociaciones con insectos coprófilos como los escarabajos y las moscas del estiércol (Niogret *et al.* 2004). La especie forética se adhiere a su huésped cuando el sustrato en el que se ha desarrollado comienza a degradarse, y tan pronto como llega a un nuevo hábitat o sustrato más propicio para su desarrollo abandona a su portador. El vínculo entre el insecto y el ácaro permite a este último mantener la continuidad en su nicho ecológico (Niogret *et al.* 2004, 2006a).

Muchas especies de ácaros Macrochelidae se desarrollan en boñigas frescas, donde se alimentan de huevos y larvas de moscas, y de nemátodos parásitos que se encuentran en los excrementos (Tyndale-Biscoe y Wallace



FIGURA 9. Ácaros foréticos transportados por un escarabajo coprófago (Foto: Warwick McNamara).

1981, Krantz 1962, 1983) (Figura 10). Esta predación favorece indirectamente a los escarabajos estercoleros en su competencia con las moscas por el mismo recurso trófico (Hughes *et al.* 1978, Wallace y Tyndale-Biscoe 1983, Cicolani 1992). Las asociaciones entre los escarabajos estercoleros y los ácaros se han estudiado principalmente en el contexto de los programas de control biológico de los parásitos del ganado (Wallace y Holm 1984). Las especies de ácaros del género *Macrocheles* Latreille, 1829, son transportadas por las especies africanas *Digitonthophagus gazella* y *Euoniticellus intermedius*, especies que se importaron a Australia para enterrar el estiércol del ganado y reducir las poblaciones de moscas (Wallace *et al.* 1979, Wallace 1986, Halliday 1990, 2000). En ese país, estos ácaros son depredadores eficaces de los huevos de las moscas *M. vetustissima* y *H. irritans exigua* (Tyndale-Biscoe y Wallace 1981, Doube *et al.* 1986, Halliday y Holm 1987, Perotti 2001).

Algunos escarabajos estercoleros son buenos transportadores de ácaros, mientras que otros son poco atractivos y desempeñan una función reducida en su dispersión (Niogret *et al.* 2004, 2006b). Por ejemplo, *Macrocheles perglaber* Filipponi y Pegazzano, 1962, es un ácaro que selecciona sus posibles transportadores, lo que podría explicar las diferencias observadas en la



FIGURA 10. Ácaros Macrochelidae (cafés) alimentándose de huevos de moscas (blancos) (Foto: Warwick McNamara).

carga forética de los escarabajos según el número medio de ácaros transportados, por individuo, en condiciones de campo (Glida y Bertrand 2002). Las especies especializadas de ácaros macroquélidos utilizan sólo un pequeño número de transportadores, con un comportamiento similar, por ejemplo, *Macrocheles saceri* Costa, 1967 es exclusivamente forético de especies del género *Scarabaeus sensu stricto* (Krantz 1991, Niogret *et al.* 2010), mientras que los compuestos químicos cuticulares de otros escarabajos tienen un efecto repelente, como es el caso de los compuestos liberados por *Scarabaeus laticollis* (Niogret *et al.* 2018).

También se han descrito varias especies de *Macrocheles* endémicas de México, que están más estrechamente vinculadas a las especies del género *Phanaeus* (Arriaga-Jiménez *et al.* 2014). La fuerza del vínculo entre los ácaros y su huésped varía dependiendo de las sustancias semioquímicas de la cutícula liberadas por el huésped, que desempeñan un papel kairomonal en el comportamiento de búsqueda de los ácaros foréticos. Los macroquélidos no son los únicos ácaros que usan escarabajos coprófagos para dispersarse, también las deutoninfas de los ácaros de la familia Uropodidae se encuentran frecuentemente adheridas a los cuerpos de Aphodiinae, Scarabaeinae y Geotrupidae, y también de Hydrophilidae e Histeridae (Bajerlein 2011, Bajerlein y Witaliński 2014).

También existen moscas foréticas. Niogret y Lumaret (2009) demostraron en la mosca *Ceroptera rufitarsis* (Meigen, 1830) que las señales visuales, y en particular el movimiento, eran muy importantes en la elección final de su transportador. Los escarabajos rodadores activos llevan muchos más dípteros que los individuos que descansan o los que comen en la boñiga. Cuando los escarabajos se inmovilizan, la mayoría de las moscas que transportan los dejan para unirse a otros escarabajos cercanos que están activos. La frecuencia de copulación de las moscas aumenta cuando están sobre el cuerpo del escarabajo en actividad, formando la bola de excremento (Roháček 1998, Sivinski *et al.* 1999). Cuando los escarabajos ruedan el excremento y lo colocan en una cámara de nidificación, la mosca *C. rufitarsis* pone huevos en la superficie de la bola, al mismo tiempo los ácaros macroquélidos también son transportados por el escarabajo hasta la misma cámara. Los ácaros ejercen una presión de predación sobre los huevos de la mosca, regulando así las poblaciones de dípteros (Niogret 2007).

j. Los servicios ecosistémicos ofrecidos por los escarabajos coprófagos

El concepto de servicios ecosistémicos definido en la Evaluación de los Ecosistemas del Milenio (2005), considera las contribuciones directas e indirectas de los ecosistemas brindadas para el bienestar de los humanos, quienes usan o se apropian de sus funciones o de sus contribuciones (de Groot *et al.* 2010, Elmqvist *et al.* 2010), y a menudo se hacen evaluaciones económicas de los servicios prestados para el hombre (DEFRA 2007, Costanza *et al.* 1997, Pascual *et al.* 2010).

Los escarabajos coprófagos realizan varias funciones clave en el funcionamiento de los ecosistemas. Si bien la eliminación del estiércol de la superficie de los pastos tiene el beneficio directo de permitir el crecimiento continuo del pasto en los pastizales, los servicios de apoyo relacionados con la eliminación del estiércol tienen considerables beneficios para la sustentabilidad de los agroecosistemas (Beynon *et al.* 2015, Nichols *et al.* 2008). Entre estos beneficios se incluyen un aumento de la mineralización del nitrógeno orgánico contenido en el estiércol (Gillard 1967, Yokoyama *et al.* 1991a), mejores propiedades hidrológicas del suelo (Brown *et al.* 2010), menor transmisión de parásitos gastrointestinales (Gregory *et al.* 2015) y reducción de los flujos de gases de efecto invernadero (Penttilä *et al.* 2013).

Estas funciones ecosistémicas que están entrelazadas de manera secuencial (Nervo *et al.* 2017), prestan servicios que benefician a los humanos, particularmente en la agricultura y sobre todo en la ganadería, pero también benefician a sectores menos considerados como la explotación minera. En

Sudáfrica, se ha probado que la acción de los escarabajos estercoleros ha ayudado a rehabilitar las tierras recuperadas después de la extracción de carbón. Estas tierras tienen un potencial agrícola muy limitado debido a su baja fertilidad, tienen un insuficiente contenido de materia orgánica y pobres propiedades físicas, químicas y microbiológicas. El esparcimiento de boñigas en presencia de escarabajos coprófagos redujo la compactación de estos suelos y mejoró su fertilidad en un lapso de seis meses (Badenhorst *et al.* 2018).

Varios trabajos de síntesis han tratado de hacer una evaluación económica de esos servicios a nivel nacional o continental (Losey y Vaughan 2006, Nichols *et al.* 2008, Manning *et al.* 2016, Milotić *et al.* 2017, Doube 2018). Fincher (1981) fue uno de los pioneros en proponer una evaluación económica de los servicios prestados por los escarabajos coprófagos. Su investigación tenía por objetivo introducir en los Estados Unidos de América especies exóticas de escarabajos estercoleros para complementar la acción de las poblaciones nativas, pero sin competir con ellas, con el fin de ayudar a equilibrar los ecosistemas de pastizal de ese país. El mayor uso de fertilizantes y de variedades forrajeras más productivas había permitido aumentar el rendimiento de los forrajes, así como la capacidad de carga de los animales por unidad de pastizal, pero las poblaciones de escarabajos no aumentaban al mismo ritmo. Fincher (1981) calculó que el valor económico de los escarabajos coprófagos en los ecosistemas de pastizal en Estados Unidos era de aproximadamente 2 mil millones de dólares anuales, tomando en cuenta la disminución de la superficie de los pastos cubierta de estiércol, la reducción de la volatilización del nitrógeno que disminuía el uso de fertilizantes con nitrógeno para fertilizar los pastos y la reducción de la presión de los parásitos sobre los animales, que disminuía el uso de medicamentos veterinarios.

Losey y Vaughan (2006) realizaron un cálculo más refinado utilizando los datos de Anderson *et al.* (1984) para estimar la persistencia de las boñigas en los pastos, los datos de Gillard (1967) sobre los aportes de nitrógeno procedentes del estiércol y los datos de Fincher (1981) sobre las pérdidas de la productividad debida a la presencia de parásitos internos y externos en el ganado. De esa manera, estimaron que el valor de los servicios ecosistémicos proporcionados por los escarabajos coprófagos en los Estados Unidos, era de 380 millones de dólares anuales. En Inglaterra, Beynon *et al.* (2012) estimaron que, si las boñigas no se reciclaran rápidamente, más de 4.8% de la superficie total de pastizales permanentes se retirarían de la producción cada año. Los beneficios para los ecosistemas asociados con la actividad de los escarabajos coprófagos, en el Reino Unido, se estimaron en aproximadamente 367 millones de libras esterlinas al año (Beynon *et al.* 2015). En México se realizó un estudio similar, utilizando un modelo estocástico-dinámico, para evaluar la contribución de los escarabajos coprófagos a la produc-

ción de leche y carne en los pastizales tropicales de Veracruz (López-Collado *et al.* 2017). La contribución económica de los escarabajos coprófagos, en este estado mexicano, se estimó entre 140 y 455 millones de dólares americanos anuales, siendo la contribución más importante la del mantenimiento de zonas limpias (71.4%), seguida de la incorporación de nitrógeno como fertilizante (28.3%).

La importancia de estos servicios está ilustrada por el éxito de la introducción de escarabajos estercoleros en Australia para tratar los excrementos del ganado importado a ese continente desde 1788 (Losey y Vaughan 2006). Las numerosas especies de escarabajos coprófagos nativos de Australia han coevolucionado con los marsupiales, como los canguros y los wombats (marsupiales de la familia Vombatidae), quienes producen pequeñas bolitas de estiércol, duras, secas y fibrosas, por lo que aprovechan poco las voluminosas boñigas de vaca, más ricas en agua y de diferente composición. De modo que los pastos de todo el país se cubrieron gradualmente con estiércol que se descomponía muy lentamente (Bornemissza 1976). La acumulación de estiércol en el suelo australiano dio lugar a la multiplicación de dos importantes moscas hematófagas dañinas para el ganado que se reproducen en las boñigas frescas: *Musca vetustissima* (mosca del búfalo) en el sur de Australia (Ridsdill-Smith y Edwards 2011) y *Haematobia irritans exigua* (mosca de los cuernos) en el norte de Australia (Doubé 1986).

El primer programa nacional de introducción de escarabajos coprófagos, en Australia, iniciado en 1965 por George Bornemissza, permitió establecer con éxito 23 especies (Edwards 2007), principalmente en el norte y el sur de Australia, donde las moscas constituían importantes problemas económicos y sanitarios (Doubé y Marshall 2014, Doubé 2018). Otras dos especies de origen mediterráneo fueron introducidas a partir de 2012 (Wright *et al.* 2015), antes de la aplicación, en 2017, de un nuevo programa nacional de más de 20 millones de dólares australianos (AUD) por cinco años (Dung Beetle Ecosystem Engineers Project). Este proyecto está subvencionado por el gobierno federal, más financiamientos privados, como Meat & Livestock Australia (MLA), de organismos como la CSIRO (Commonwealth Scientific and Industrial Research Organisation) y de varias universidades australianas (<http://www.dungbeetles.com.au/>).

Un problema similar existió en Nueva Zelanda, donde las poblaciones nativas de escarabajos coprófagos (15 especies, en su mayoría forestales) no pudieron eliminar de manera eficaz las grandes cantidades de estiércol producidas por el ganado doméstico introducido. Se estimó que el estiércol del ganado cubría 745 hectareas de pastos cada día, y que hasta 5% de los pastos estaban afectados permanentemente con los mismos problemas de moscas que en Australia, lo que estuvo asociado a la pérdida de producción de leche

y carne, a la muerte del ganado, al desarrollo de la resistencia a los parásitos y a los altos costos de mano de obra asociados al tratamiento de los animales (Dymock 1993). La primera introducción intencional de un escarabajo cavador en Nueva Zelanda fue en 1956, con *Copris incertus*, especie de origen mexicano. Más recientemente, Nueva Zelanda ha considerado la introducción de otras 11 especies de escarabajos coprófagos capaces de tratar eficazmente los excrementos en los pastizales ganaderos (ERMA Nueva Zelanda 2011).

La introducción de los escarabajos estercoleros, como medio de control biológico de las poblaciones de moscas, se usó por primera vez en Hawái, contra *Haematobia irritans irritans*. En este país se introdujeron y liberaron 29 especies de escarabajos coprófagos, de las cuales 10 se establecieron (Funasaki 1988). Estas especies han contribuido a reducir las poblaciones de moscas de los cuernos y otras especies de dípteros que se reproducen en pastizales abiertos. En un experimento realizado en 1966, se registró una reducción de 96% en el número de moscas, en el estiércol donde estaban presentes los escarabajos coprófagos, comparando con aquellos donde los escarabajos estaban ausentes (Bornemissza 1976).

Otros países que practican la ganadería a gran escala, como los Estados Unidos de América y Brasil, también se han beneficiado con la importación de escarabajos coprófagos, cuando sus propias especies nativas eran demasiado bajas en número o estaban mal adaptadas al uso de cantidades demasiado grandes de estiércol del ganado. Algunas especies fueron provistas a los países mencionados por el programa de investigación australiano (Waterhouse 1974). América del Norte tiene una fauna de escarabajos coprófagos menos diversa y abundante de lo que cabría esperar, dado el gran número de mamíferos herbívoros que han ocupado esa región (Fincher 1981). De las 87 especies de escarabajos estercoleros de Norteamérica, hasta el norte del Río Bravo, sólo 10 especies son capaces de enterrar cantidades significativas de heces, y sólo tres especies tienen una amplia distribución (Fincher 1981). Dos especies exóticas de escarabajos coprófagos se liberaron accidentalmente, y otras cinco, de las seis especies introducidas deliberadamente, se establecieron (Fincher 1986, Dymock 1993). *Euoniticellus intermedius* (especie de origen africano, introducida inicialmente en Australia) se liberó en 1978 en California, en 1979 en Texas y en 1984 en Georgia (Fincher 1981, 1986, Wood y Kaufman 2008). Esta especie llegó espontáneamente al centro-norte de México en 1992, al noroeste de México en 1994 (Montes de Oca y Halffter 1998) y después hasta Costa Rica (Solís y Kohlmann 2012). *Digitonthophagus gazella* (otra especie de origen africano) se ha propagado de manera similar desde los Estados Unidos hasta Centroamérica. Hoy en día estas dos especies se encuentran entre los escarabajos coprófagos más comunes y abundantes en los pastizales mexicanos, principalmente en las

zonas tropicales, donde su actividad de enterramiento de boñigas de vaca es relevante (Flota-Bañuelos *et al.* 2012, Martínez *et al.* 2017). Además, *D. gazella* se introdujo voluntariamente en Brasil en 1990, lo que tuvo un impacto negativo en la abundancia de la mayoría de las especies nativas (Filho *et al.* 2018).

Estos servicios ecosistémicos pueden verse afectados por la alteración y transformación de los ecosistemas (Losey y Vaughan 2006). La pérdida de recursos tróficos especializados, debido a la disminución de la fauna silvestre, puede afectar a las poblaciones de escarabajos coprófagos. Por ejemplo, la región de Los Tuxtlas, localizada al sur de Veracruz, México, se ha visto gravemente transformada por la actividad humana desde los años de 1960, debido a la destrucción y fragmentación de las selvas tropicales y al aislamiento de parcelas forestales. Estos cambios han ocasionado una reducción en el número de mamíferos de los bosques, incluidos los monos aulladores que podrían extinguirse localmente (Estrada *et al.* 1999). Los excrementos de dichos mamíferos constituyen un importante recurso trófico utilizado por los escarabajos como alimento, para la puesta de huevos y la alimentación de sus larvas. Estrada *et al.* (1999) demostraron que, la riqueza y abundancia de escarabajos estercoleros era significativamente mayor en los fragmentos de bosque ocupados por monos aulladores en comparación con los sitios sin monos. Esto puede tener efectos negativos en los procesos de regeneración de los bosques, ya que algunas especies de escarabajos coprófagos, que tienen una fuerte atracción por el estiércol de los monos, son importantes agentes secundarios de dispersión de las semillas de varias especies de árboles (Estrada *et al.* 1993, Estrada y Coates-Estrada 1991).

3. CONCLUSIONES

Los escarabajos coprófagos son un grupo de insectos que, debido a su tipo de alimentación y de reproducción, desempeñan importantes funciones en todos los ecosistemas terrestres. Estas funciones están relacionadas principalmente con el ciclo de los nutrientes, a través de la eliminación de excrementos, la bioturbación del suelo, el crecimiento de las plantas, la dispersión secundaria de las semillas y el control de plagas. Estas funciones dan lugar a muchos servicios ecosistémicos, cuyo valor puede estimarse en varios cientos de millones de dólares anuales, en cada uno de los países en los que se han realizado estudios económicos (Fincher 1981, Beynon *et al.* 2015, Losey y Vaughan 2006), lo que ha llevado a varios países del mundo a introducir escarabajos coprófagos en sus pastizales para eliminar los excrementos y

controlar los parásitos del ganado, especialmente las moscas (Doube 2018), con el riesgo de competir con las especies autóctonas.

Sin embargo, para estos servicios ecosistémicos no siempre se toma en cuenta su verdadero valor y los escarabajos coprófagos tienen que hacer frente a limitaciones ambientales cada vez más fuertes, como son la pérdida de sus hábitats, la alteración de la calidad de sus recursos alimentarios (Nichols *et al.* 2007) y su exposición a diversos plaguicidas y algunos medicamentos veterinarios que se utilizan para controlar los parásitos del ganado, conservando sus propiedades cuando se excretan en las heces de los animales (Wall y Strong 1987, McKellar 1997, Floate *et al.* 2005, Hempel *et al.* 2006, Lumaret *et al.* 2012, 2022, Capítulo 8 de este libro). La alta mortalidad de los escarabajos estercoleros en presencia de algunas de estas moléculas, provoca una disminución en su número, lo que se traduce en una ralentización de los procesos de reciclaje de los excrementos (Wall y Strong 1987) y una reducción de la superficie útil de los pastos (Waterhouse 1974).

La disminución o la extinción local de los escarabajos estercoleros podría tener importantes consecuencias, a corto y largo plazo, sobre el mantenimiento de los procesos ecosistémicos descritos anteriormente (Nichols *et al.* 2008, Lumaret *et al.* 2022). Por tal motivo, la conservación de estos escarabajos para el mantenimiento de los servicios ecosistémicos debería ser un objetivo prioritario en la gestión de los pastizales.

Bibliografía

- Anderson, J. R., Merritt, R. W. & Loomis, E. C. 1984. The insect-free cattle dropping and its relationship to increased dung fouling of rangeland pastures. *Journal of Economic Entomology*, 77, 133-141.
- Andresen, E. 1999. Seed dispersal by monkeys and the fate of dispersed seeds in a Peruvian rain forest. *Biotropica*, 31, 145-158.
- Andresen, E. 2002. Dung beetles in a Central Amazonian rainforest and their ecological role as secondary seed dispersers. *Ecological Entomology*, 27, 257-270.
- Andresen, E. 2005. Effects of season and vegetation type on community organization of dung beetles in a tropical dry forest. *Biotropica*, 37(2), 291-300.
- Andresen, E. & Levey, D. J. 2004. Effects of dung and seed size on secondary dispersal, seed predation, and seedling establishment of rain forest trees. *Oecologia*, 139, 45-54.
- 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 Zoológica Mexicana*, 80, 119-130.
- Anduaga, S. & Huerta, C. 2007. Importance of dung incorporation activity by three species of coprophagous beetle (Coleoptera: Scarabaeidae: Scarabaeinae) macrofauna in pastureland on “La Michilia” Biosphere Reserve in Durango, Mexico. *Community and Ecosystem Ecology*, 36(3), 555-559.

- Arellano, L., Cruz-Rosales, M. & Huerta, C. 2014. *El estiércol, material de desecho, de provecho y algo más*. Instituto de Ecología, A. C. Xalapa, México. 40 pp.
- Arriaga-Jiménez, A., Roy, L., Lumaret, J.-P. & Bertrand, M. 2014. Phoretic Mexican macrochelids on high altitude ecosystems (Acari, Mesostigmata). *Bulletin de la Société entomologique de France*, 119(3), 363-380.
- Badenhorst, J., Dabrowski, J., Scholtz, C. H. & Truter, W. F. 2018. Dung beetle activity improves herbaceous plant growth and soil properties on confinements simulating reclaimed mined land in South Africa. *Applied Soil Ecology*, 132, 53-59.
- Bajerlein, D. 2011. Seasonal abundance and infestation of deutonymphs of *Uropoda orbicularis* (Müller, 1776) (Acari: Mesostigmata) phoretic on coprophilous beetles (Scarabaeidae, Geotrupidae, Aphodiidae, Hydrophilidae, Histeridae). *International Journal of Acarology*, 37(3), 216-227. DOI: 10.1080/01647954.2010.505579.
- Bajerlein, D. & Witaliński, W. 2014. Localization and density of phoretic deutonymphs of the mite *Uropoda orbicularis* (Parasitiformes: Mesostigmata) on *Aphodius* beetles (Aphodiidae) affect pedicel length. *Naturwissenschaften*, 101, 265-272. DOI: 10.1007/s00114-014-1150-x.
- Bang, H. S., Lee, J.-H., Kwon, O. S., Na, Y. E., Jang, Y. S. & Kim, W. H. 2005. Effects of paracoprid dung beetles (Coleoptera: Scarabaeidae) on the growth of pasture herbage and on the underlying soil. *Applied Soil Ecology*, 29(2), 165-171.
- Bedoussac, L., Favila, M. E. & López, R. M. 2007. Defensive volatile secretions of two diplopod species attract the carrion ball roller scarab *Canthon morsei* (Coleoptera: Scarabaeidae). *Chemoecology*, 17, 163-167.
- Bellarby, J., Tirado, R., Leip, A., Weiss, F., Lesschens, J. P. & Smith, P. 2013. Livestock greenhouse gas emissions and mitigation potential in Europe. *Global Change Biology*, 29, 3-18.
- Bergstrom, R. C., Maki, L. R. & Werner, B. A. 1976. Small dung beetles as biological control agents: laboratory studies of beetle action on trichostrongylid eggs in sheep and cattle feces. *Proceedings of the Helminthological Society of Washington*, 43(2), 171-174.
- Bertone, M. A., Green, J. T., Washburn, S. P., Poore, M. H. & Watson, D. W. 2006. The contribution of tunneling dung beetles to pasture soil nutrition. *Forage and Grazinglands*, 4(1), 1-12. DOI: 10.1094/FG-2006-0711-02-RS.
- Bertrand, M. & Lumaret, J.-P. 1984. Réactions des populations de microarthropodes à l'enfouissement des fèces de mouton par les insectes Scarabaeidae en milieux à fortes contraintes. *Pedobiologia*, 27, 51-66.
- Beucke, K. & Choate, P. 2009. Notes on the feeding behavior of *Mycotrupes lethroides* (Westwood) (Coleoptera: Geotrupidae), a flightless North American beetle. *The Coleopterists Bulletin*, 63, 228-229.
- Beynon, S. A., Peck, M., Mann, D. J. & Lewis, O. T. 2012. Consequences of alternative and conventional endoparasite control in cattle for dung-associated invertebrates and ecosystem functioning. *Agriculture, Ecosystems and Environment*, 162, 36-44.
- Beynon, S. A., Wainwright, W. A. & Christie, M. 2015. The application of an ecosystem services framework to estimate the economic value of dung beetles

- to the UK cattle industry. *Ecological Entomology*, 40 (1), 124-135. DOI: 10.1111/een.12240.
- Biggane, R. P. J. & Gormally, M. J. 1994. The effect of dung beetle activity on the discharge of *Pilobolus* (Fungi, Mucorales) sporangia in cattle, sheep and horse faeces. *Entomophaga*, 39(1), 95-98. DOI: 10.1007/BF02373498.
- Bílý, S., Stěrba, J. & Dyková, I. 1978. Results of an artificial feeding of eggs of *Taenia saginata* Goeze, 1782, to various beetle species. *Folia Parasitologica (Praha)*, 25(3), 257-260.
- Birks, H. J. B. 1986. Late-Quaternary biotic changes in terrestrial and lacustrine environments, with particular reference to North-West Europe. Pp. 39-56. In: Berglund B. E. (Ed.). *Handbook of Holocene Palaeoecology and Palaeohydrology*. Wiley. Nueva York, EUA.
- Borghesio, L., Luzzatto, M. & Palestrini, C. 1999. Interactions between dung, plants and the dung fauna in a heathland in northern Italy. *Pedobiologia*, 43, 97-109.
- Borgmeier, T. 1937. *Canthon dives* Harold (Col. Copridae), predator das femeas de *Atta laevigata* Smith (Hym. Formicidae). *Revista de Entomología*, 7(1), 117-118.
- Bornemissza, G. F. 1970. Insectary studies on the control of dung breeding flies by the activity of the dung beetle, *Onthophagus gazella* F. (Coleoptera: Scarabaeinae). *Journal of the Australian Entomological Society*, 9, 31-41.
- Bornemissza, G. F. 1971. Mycetophagous breeding in the Australian dung beetle, *Onthophagus dunningi*. *Pedobiologia*, 11, 133-142.
- Bornemissza, G. F. 1976. The Australian dung beetle project 1965-75. *Australian Meat Research Committee Review*, 30, 1-30.
- Bornemissza, G. F. & Williams, C. H. 1970. An effect of dung beetle activity on plant yield. *Pedobiologia*, 10, 1-7.
- Boze, B. G. V., Hernández, A. D., Huffman, M. A. & Moore, J. 2012. Parasites and dung beetles as ecosystem engineers in a forest ecosystem. *Journal of Insect Behavior*, 25, 352-361. DOI: 10.1007/s10905-011-9305-5.
- 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. *Polish Journal of Ecology*, 22(3-4), 617-634.
- Breymeyer, A., Jakubczyk, H. & Olechowicz, E. 1975. Influence of coprophagous arthropods on microorganisms in sheep faeces. Laboratory investigation. *Bulletin of the Polish Academy of Sciences*, 23, 257-262.
- Brown, J., Scholtz, C. H., Janeau, J.-L., Grellier, S. & Podwojewski, P. 2010. Dung beetles (Coleoptera: Scarabaeidae) can improve soil hydrological properties. *Applied Soil Ecology*, 46(1), 9-16. DOI: 10.1016/j.apsoil.2010.05.010.
- Brühl, C. & Krell, F.-T. 2003. Finding a rare resource: Bornean Scarabaeoidea (Coleoptera) attracted by defensive secretions of Diplopoda. *The Coleopterists Bulletin*, 57(1), 51-55.
- Brussaard, L. 1983. Reproductive behaviour and development of the dung beetle *Typhaeus typhoeus* (Coleoptera, Geotrupidae). *Tijdschrift voor Entomologie*, 126(10), 203-231.
- Brussaard, L. & Runia, L. T. 1984. Recent and ancient traces of scarab beetle activity in sandy soils of the Netherlands. *Geoderma*, 34(3-4), 229-250.

- Bryan, R. P. 1973. The effects of dung beetle activity on the numbers of parasitic gastrointestinal helminth larvae recovered from pasture samples. *Australian Journal of Agricultural Research*, 24, 161-168.
- Bryan, R. P. 1976. The effects of dung beetle, *Onthophagus gazella*, on the ecology of the infective larvae of gastrointestinal nematodes of cattle. *Australian Journal of Agricultural Research*, 27(4), 567-574. DOI: 10.1071/AR9760567.
- Bryan, R. P. & Kerr, J. D. 1988. The grazing behavior of cattle in relation to the sampling of infective nematode larvae on pasture. *Veterinary Parasitology*, 30, 73-82.
- Byford, R. L., Craig, M. E. & Crosby, B. L. 1992. A review of ectoparasites and their effect on cattle production. *Journal of Animal Science*, 70, 597-602.
- Cai, Y., Chang, S. X. & Cheng, Y. 2017. Greenhouse gas emissions from excreta patches of grazing animals and their mitigation strategies. *Earth-Science Reviews*, 171, 44-57.
- Cambefort, Y. 1991a. From saprophagy to coprophagy. Pp. 22-35. In: Hanski, I. & Cambefort, Y. (Eds.). *Dung Beetle Ecology*. Princeton University Press. Princeton, Nueva Jersey, EUA.
- Cambefort, Y. 1991b. Biogeography and evolution. Pp. 51-67. In: Hanski, I. & Cambefort, Y. (Eds.). *Dung Beetle Ecology*. Princeton University Press. Princeton, Nueva Jersey, EUA.
- Cambefort, Y. & Hanski, I. 1991. Dung beetle population biology. Pp. 36-50. In: Hanski I. & Cambefort Y. (Eds.). *Dung Beetle Ecology*. Princeton University Press. Princeton, Nueva Jersey, EUA.
- Cambefort, Y. & Walter, P. 1991. Dung beetles in tropical forests in Africa. Pp. 198-210. In: Hanski I. & Cambefort Y. (Eds.). *Dung Beetle Ecology*. Princeton University Press. Princeton, Nueva Jersey, EUA.
- Cano, E. B. 1998. *Deltochilum valgum acropyge* Bates (Coleoptera: Scarabaeidae: Scarabaeinae): habits and distribution. *The Coleopterists Bulletin*, 52, 174-178.
- Chin, K. & Gill, B. D. 1996. Dinosaurs, dung beetles and conifers: participants in the Cretaceous food web. *Palaios*, 11, 280-285. DOI: 10.2307/3515235.
- Chirico, J., Wiktelius, S. & Waller, P. J. 2003. Dung beetle activity and the development of trichostrongylid eggs into infective larvae in cattle faeces. *Veterinary Parasitology*, 118, 157-163.
- Cicolani, B. 1992. Macrochelid mites (Acari: Mesostigmata) occurring in animal droppings in the pasture ecosystem in central Italy. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, 40(1-4), 47-60.
- Costanza, R., d'Arge, R., de Groot, R., Farber, S., Grasso, M., Hannon, B., Limburg, K., Naeem, S., O'Neill, R. V., Paruelo, J., Raskin, R. G., Sutton, P. & van den Belt, M. 1997. The value of the world's ecosystem services and natural capital. *Nature*, 387(6630), 253-260.
- D'hondt, B., Bossuyt, B., Hoffmann, M. & Bonte, D. 2008. Dung beetles as secondary seed dispersers in a temperate grassland. *Basic and Applied Ecology*, 9, 542-549.
- Davis, A. L. V. 1996. Community organization of dung beetles (Coleoptera: Scarabaeidae): Differences in body size and functional group structure between habitats. *African Journal of Ecology*, 34, 258-275.

- de Groot, R., Fisher, B., Christie, M., Aronson, J., Braat, L., Haines-Young, R., Gowdy, J., Maltby, E., Neuville, A., Polasky, S., Portela, R. & Ring, I. 2010. Integrating the ecological and economic dimensions in biodiversity and ecosystem service valuation. Pp. 9-40. In: Kumar, P. (Ed.). *The economics of ecosystems and biodiversity: Ecological and economic foundations*. Earthscan. Londres, Inglaterra.
- DEFRA, 2007. *An Introductory Guide to Valuing Ecosystem Services*. Defra Publications, UK Government. Londres, Inglaterra. 66 pp.
- Dormont, L., Epinat, L. & Lumaret, J.-P. 2004. Trophic preferences mediated by olfactory cues in dung beetles colonizing cattle and horse dung. *Environmental Entomology*, 33(2), 370-377.
- Dötterl, S., David, A., Boland, W., Silberbauer-Gottsberger, I. & Gottsberger, G. 2012. Evidence for behavioral attractiveness of methoxylated aromatics in a Dynastid scarab beetle pollinated Araceae. *Journal of Chemical Ecology*, 38, 1539-1543. DOI: 10.1007/s10886-012-0210-y.
- Doube, B. M. 1986. Biological control of the buffalo fly in Australia: The potential of the southern African dung fauna. Pp. 16-34. In: Patterson, R.S. & Rutz, D. A. (Eds.). *Biological control of muscoid flies*. Miscellaneous Publications of the Entomological Society of America, vol. 61. College Park, Maryland, EUA.
- Doube, B. M. 2018. Ecosystem services provided by dung beetles in Australia. *Basic and Applied Ecology*, 26, 35-49. DOI: 10.1016/j.baae.2017.09.008.
- Doube, B. M. & Marshall, T. 2014. *Dung down under: Dung beetles for Australia*. Dung Beetle Solutions. Adelaide, Australia. 116 pp.
- Doube, B. M., Macqueen, A. & Huxham, K. A. 1986. Aspects of predatory activity of *Macrocheles peregrinus* (Acarini: Macrochelidae) on two species of *Haematobia* fly (Diptera: Muscidae). Pp. 132-141. In: Patterson, R.S. & Rutz, D. A. (Eds.). *Biological control of muscoid flies*. Miscellaneous Publications of the Entomological Society of America, Vol. 61. College Park, Maryland, EUA.
- Dussault, A. C. 2019. Functional biodiversity and the concept of ecological function. Pp. 297-316. In: Casetta, E., Marques da Silva, J. & Vecchi, D. (Eds.). *From assessing to conserving biodiversity. Conceptual and practical challenges*. History, Philosophy and Theory of the Life Sciences, vol. 24. Springer Open. Dordrecht, Países Bajos.
- Dymock, J. J. 1993. A case for the introduction of additional dung-burying beetles (Coleoptera: Scarabaeidae) into New Zealand. *New Zealand Journal of Agricultural Research*, 36(1), 163-171. DOI: 10.1080/00288233.1993.10427498.
- Ebert, K. M., Monteith, G. B., Menéndez, R. & Merritt D. J. 2019. Bait preferences of Australian dung beetles (Coleoptera: Scarabaeidae) in tropical and subtropical Queensland forests. *Austral Entomology*, 58 (4), 772-782.
- Ebert, K. M., Arnold W. G., Ebert, P. R. & Merritt, D. J. 2021. Hindgut microbiota reflects different digestive strategies in dung beetles (Coleoptera: Scarabaeidae: Scarabaeinae). *Applied and Environmental Microbiology*, 87:e02100-20. DOI:10.1128/AEM.02100-20.
- Edwards, P. 2007. *Introduced dung beetles in Australia 1967-2007. Current status and future directions*. Landcare Australia, Dung Beetles for Landcare Farming Committee, The Orica Community Foundation. Australia. 66 pp.

- Edwards, P. B. & Aschenborn, H. H. 1987. Patterns of nesting and dung burial on *Onitis* dung beetles: Implications for pasture productivity and fly control. *Journal of Applied Ecology*, 24(3), 837-851. DOI: 10.2307/2403984.
- Elmqvist, T., Maltby, E., Barker, T., Mortimer, M., Perrings, C., Aronson, J., de Groot, R.S., Fitter, A., Mace, G., Norberg, J., Sousa Pinto, I. & Ring, I. 2010. Biodiversity, ecosystems and ecosystem services. Pp. 41-112. In: Kumar, P. (Ed.). *The economics of ecosystems and biodiversity: Ecological and economic foundations*. Earthscan. Londres, Inglaterra.
- Emich, G. 1884. Die Metamorphose des *Lethrus apterus*. *Mathematische und Wissenschaftliche Berichte aus Ungarn*, 2, 184-188.
- Enari, H. & Sakamaki-Enari, H. 2014. Synergistic effects of primates and dung beetles on soil seed accumulation in snow regions. *Ecological Research*, 29, 653-660. DOI: 10.1007/s11284-014-1152-3.
- ERMA Nueva Zelanda, 2011. New Zealand Evaluation & Review Report: ERMA200599. Application to release 11 species of dung beetle to overcome the many adverse effects caused by animal dung in New Zealand pastures. Disponible In: <https://www.epa.govt.nz/database-search/hsno-application-register/view/ERMA200599>.
- Estes, A. M., Hearn, D. J., Snell-Rood, E. C., Feindler, M., Feeser, K., Abebe, T., Dunning Hotopp, J. C. & Moczek, A. P. 2013. Brood ball-mediated transmission of microbiome members in the dung beetle, *Onthophagus taurus* (Coleoptera: Scarabaeidae). *PLoS ONE*, 8(11), e79061. DOI:10.1371/journal.pone.0079061.
- Estrada, A. & Coates-Estrada, R. 1991. Howling monkeys (*Alouatta palliata*), dung beetles (Scarabaeidae) and seed dispersal: ecological interactions in the tropical rain forest of Los Tuxtlas, Veracruz, Mexico. *Journal of Tropical Ecology*, 7, 459-474.
- Estrada, A., Anzures, A. & Coates-Estrada, R. 1999. Tropical rain forest fragmentation, howler monkeys (*Alouatta palliata*) and dung beetles at Los Tuxtlas, Mexico. *American Journal of Primatology*, 48, 253-262.
- Estrada, A., Halffter, G., Coates-Estrada, R. & Meritt, D. A. 1993. Dung beetles attracted to mammalian herbivore (*Alouatta palliata*) and omnivore (*Nasua narica*) dung in the tropical rain forest of Los Tuxtlas, Mexico. *Journal of Tropical Ecology*, 9, 45-54.
- Evaluación de los Ecosistemas del Milenio. 2005. *Ecosystems and Human Well-being: Synthesis*. Island Press. Washington, D.C. EUA. 137 pp.
- Feer, F. 1999. Effects of dung beetles (Scarabaeidae) on seeds dispersed by howler monkeys (*Alouatta seniculus*) in the French Guianan rain forest. *Journal of Tropical Ecology*, 15, 1-14.
- Feer, F., Ponge, J. F., Jouard, S. & Gómez, D. 2013. Monkey and dung beetle activities influence soil seed bank structure. *Ecological Research*, 28(1), 93-102. DOI: 10.1007/s11284-012-1006-9.
- Filho, W. M., Flechtmann, C. A. H., Godoy, W. A. C. & Bjornstad, O. N. 2018. The impact of the introduced *Digitonthophagus gazella* on a native dung beetle community in Brazil during 26 years. *Biological Invasions*, 20, 963-979.
- Fincher, G. T. 1973. Dung beetles as biological control agents for gastrointestinal parasites of livestock. *Journal of Parasitology*, 59, 396-399.
- Fincher, G. T. 1975. Effects of dung beetle activity on number of nematode parasites acquired by grazing cattle. *Journal of Parasitology*, 61, 759-762.

- Fincher, G. T. 1981. The potential value of dung beetles in pasture ecosystems. *Journal of the Georgia Entomological Society*, 16, 316-333.
- Fincher, G. T. 1986. Importation, colonization, and release of dung-burying scarabs. Pp. 69-76. In: Patterson, R.S. & Rutz, D. A. (Eds.). *Biological control of muscoid flies*. Miscellaneous Publications of the Entomological Society of America, vol. 61. College Park, Maryland, EUA.
- Floate, K. D. 2011. Arthropods in cattle dung on Canada's grasslands. Pp. 71-88. In: Floate, K. D. (Ed.). *Arthropods of Canadian Grasslands, vol. 2: Inhabitants of a Changing Landscape*. Biological Survey of Canada. Ottawa, Canadá. DOI: 10.3752/9780968932155.ch4.
- Floate, K. D. & Kadiri, N. 2013. Dung beetles (Coleoptera: Scarabaeidae) associated with cattle dung on native grasslands of southern Alberta, Canada. *The Canadian Entomologist*, 145, 647-654.
- Floate, K. D., Wardhaugh, K. G., Boxall, A. B. A. & Sherratt, N. 2005. Faecal residues of veterinary parasiticides: non-target effects in the pasture environment. *Annual Review of Entomology*, 50, 153-179.
- Flota-Bañuelos, C., López-Collado, J., Vargas-Mendoza, M., Fajersson, P., González-Hernández, H. & Martínez, M. I. 2012. Efecto de la ivermectina en la dinámica espacio-temporal de escarabajos estercoleros en Veracruz, México. *Tropical and Subtropical Agroecosystems*, 15, 227-239.
- Forgie, S. A., Grebennikov, V. V. & Scholtz, C. H. 2002. Revision of *Sceliages* Westwood, a millipede-eating genus of southern African dung beetles (Coleoptera: Scarabaeidae). *Invertebrate Systematics*, 16(6), 931-955.
- Funasaki, G. Y., Lai, P. Y., Nakahara, L. M., Beardsley, J. W. & Ota, A. K. 1988. A review of biological control introductions in Hawaii: 1890 to 1985. *Proceedings of the Hawaiian Entomological Society*, 28, 105-160.
- Galante, E., Mena, J. & Lumbreras, C. J. 1993. Study of the spatio-temporal distribution in a coprophagous community in a Mediterranean holm-oak ecosystem (Coleoptera: Scarabaeoidea: Scarabaeidae: Geotrupidae). *Elytron*, 7, 87-97.
- Galbiati, C., Bensi, C., Conceição, C. H. C., Florcovski, J. L., Calafiori, M. H. & Tobias, A. C. T. 1995. Estudo comparativo entre besouros do esterco *Dichotomius analypticus* (Mann, 1829). *Ecossistema*, 20, 109-118.
- Gerber, P. J., Steinfeld, H., Henderson, B., Mottet, A., Opio, C., Dijkman, J., Faluccci, A. & Tempio, G. 2013. *Tackling climate change through livestock - A global assessment of emissions and mitigation opportunities*. Food and Agriculture Organization of the United Nations (FAO). Roma, Italia. 139 pp.
- Gill, B. D. 1991. Dung beetles in Tropical American forests. Pp. 211-229. In: Hanski I. & Cambefort Y. (Eds.). *Dung Beetle Ecology*. Princeton University Press. Princeton, Nueva Jersey, EUA.
- Gillard, P., 1967. Coprophagous beetles in pasture ecosystems. *The Journal of the Australian Institute of Agricultural Science*, 33, 30-37.
- Glida, H. & Bertrand, M. 2002. The occurrence of *Macrocheles* mites (Acari: Macrochelidae) in relation to the activity of dung beetles. A field study in Southern France. Pp. 235-242. In: Bernini, F., Nannelli, R., Nuzzacci, G. & De Lillo, E. (Eds.). *Acarid Phylogeny and Evolution. Adaptations in Mites and Ticks*. Kluwer Academic Publishers, Dordrecht, Países Bajos.
- Glida, H., Bertrand, M. & Peyrusse, V. 2003. A limiting factor in the abundance of predatory phoretic mites (Acari: Macrochelidae): the seasonal abundance of

- their phorionts (dung beetles) in southern France. *Canadian Journal of Zoology*, 81(12), 2066-2072. DOI: 10.1139/z03-199.
- Gormally, M. J., 1993. The effect of dung beetle activity on the discharge of *Pilobus sporangia* in cattle faeces. *Medical and Veterinary Entomology*, 7(2), 197-198. DOI: 10.1111/j.1365-2915.1993.tb00675.x.
- Gregory, N., Gómez, A., Oliveira, T. M. F. & Nichols, E. 2015. Big dung beetles dig deeper: Trait-based consequences for faecal parasite transmission. *International Journal for Parasitology*, 45(2-3), 101-105. DOI: 10.1016/j.ijpara.2014.10.006.
- Grønbold, J., Sommer, C., Holter, P. & Nansen, P. 1992. Reduced splash dispersal of bovine parasitic nematodes from cow pats by the dung beetle *Diastellopalpus quinque-dens*. *Journal of Parasitology*, 78(5), 845-848.
- Guglielmone, A. A., Gimeno, E., Idiart, J., Fisher, W. F., Volpogni, M. M., Quaino, O., Anziani, O. S., Flores, S. G. & Warnke, O. 1999. Skin lesions and cattle hide damage from *Haematobia irritans* infestations in cattle. *Medical and Veterinary Entomology*, 13, 323-328.
- Gunter, N. L., Weir, T. A., Slipinski, A., Bocak, L. & Cameron, S. L. 2016. If dung beetles (Scarabaeidae: Scarabaeinae) arose in association with Dinosaurs, did they also suffer a mass co-extinction at the K-Pg boundary? *PLoS ONE*, 11(5), e0153570. DOI: 10.1371/journal.pone.0153570.
- Halffter, G. & Edmonds, W. D. 1982. *The nesting behavior of dung beetles (Scarabaeinae). An ecological and evolutive approach*. Instituto de Ecología, A. C., Publicación 10. Ciudad de México, México. 176 pp.
- Halffter, G. & Halffter, V. 2009. Why and where coprophagous beetles (Coleoptera: Scarabaeinae) eat seeds, fruits or vegetable detritus. *Boletín Sociedad Entomológica Aragonesa*, 45, 1-22.
- Halffter, G. & Matthews, E. G. 1966. The natural history of dung beetles of the subfamily Scarabaeinae (Coleoptera: Scarabaeidae). *Folia Entomológica Mexicana*, 12-14, 1-312.
- Halffter, G., Favila, M. & Halffter, V. 1992. A comparative study of the structure of the scarab guild in Mexican tropical rain forest and derived ecosystems. *Folia Entomológica Mexicana*, 84, 131-156.
- Halliday, R. B. 1990. Mites of the *Macrocheles muscaedomesticae* group in Australia (Acarina: Macrochelidae). *Invertebrate Taxonomy*, 3, 407-430.
- Halliday, R. B. 2000. The Australian species of *Macrocheles*. *Invertebrate Taxonomy*, 14, 173-326.
- Halliday, R. B. & Holm, E. 1987. Mites of the family Macrochelidae as predators of two species of dung-breeding pest flies. *Entomophaga*, 32(4), 333-338.
- Hammer, O. 1941. Biological and ecological investigations on flies associated with pasturing cattle and their excrement. *Videnskabelige Meddelelser, Dansk Naturhistorisk Forening*, 105, 1-257.
- Hammer, T. J., Fierer, N., Hardwick, B., Simojoki, A., Slade, E., Taponen, J., Viljanen, H. & Roslin, T. 2016. Treating cattle with antibiotics affects greenhouse gas emissions, and microbiota in dung and dung beetles. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 283, 20160150. DOI: 10.1098/rspb.2016.0150.

- Hansen, J. & Perry, B. 1994. *The epidemiology, diagnosis and control of helminth parasites of ruminants*. International Laboratory for Research on Animal Diseases. Nairobi/FAO. Roma, Italia. 171 pp.
- Hanski, I. 1982. Dynamics of regional distribution: the core and satellite species hypothesis. *Oikos*, 38, 210-221.
- Hanski, I. 1991. North temperate dung beetles. Pp. 75-96. In: Hanski, I. & Cambefort, Y. (Eds.). *Dung Beetle Ecology*. Princeton University Press. Princeton, Nueva Jersey, EUA.
- Hanski, I. & Cambefort, Y. 1991. Resource partitioning. Pp. 330-349. In: Hanski, I. & Cambefort, Y. (Eds.). *Dung Beetle Ecology*. Princeton University Press. Princeton, Nueva Jersey, EUA.
- Haufe, W. O. 1987. Host-parasite interaction of blood feeding dipterans in health and productivity of mammals. *International Journal of Parasitology*, 17, 607-614.
- Hempel, H., Scheffczyk, A., Schallnaß, H. J., Lumaret, J.-P., Alvinerie, M. & Römbke, J. 2006. Toxicity of four veterinary parasiticides on larvae of the dung beetle *Aphodius constans* in the laboratory. *Environmental Toxicology and Chemistry*, 25, 3155-3163.
- Herrick, J. E. & Lal, R. 1995. Soil physical property changes during dung decomposition in a tropical pasture. *Soil Science Society of America Journal*, 59(3), 908-912.
- Herrick, J. E. & Lal, R. 1996. Dung decomposition and pedoturbation in a seasonally dry tropical pasture. *Biology and Fertility of Soils*, 23(2), 177-181.
- Hertel, F. & Colli, G. R. 1998. The use of leaf-cutter ants, *Atta laevigata* (Smith) (Hymenoptera: Formicidae), as a substrate for oviposition by the dung beetle *Canthon virens* Mannerheim (Coleoptera: Scarabaeidae) in Central Brazil. *The Coleopterists Bulletin*, 52, 105-108.
- Hirschberger, P. & Degro, H. N. 1996. Oviposition of the dung beetle *Aphodius ater* in relation to the abundance of yellow dung fly larvae (*Scatophaga stercoraria*). *Ecological Entomology*, 21(4), 352-357.
- Holter, P. 1979. Effect of dung beetles (*Aphodius* spp.) and earthworms on the disappearance of cattle dung. *Oikos*, 32, 393-402.
- Holter, P. 1991. Concentration of oxygen, carbon dioxide and methane in the air within dung pats. *Pedobiologia*, 35, 381-386.
- Holter, P. 1997. Methane emissions from Danish cattle dung pats in the field. *Soil Biology and Biochemistry*, 29, 31-37.
- Holter, P. 2004. Dung feeding in hydrophilid, geotrupid and scarabaeid beetles: examples of parallel evolution. *European Journal of Entomology*, 101(3), 365-372.
- Holter, P. 2016. Herbivore dung as food for dung beetles: elementary coprology for entomologists. *Ecological Entomology*, 41, 367-377. DOI: 10.1111/een.12316.
- Horgan, F. G. 2001. Burial of bovine dung by coprophagous beetles (Coleoptera: Scarabaeidae) from horse and cow grazing sites in El Salvador. *European Journal of Soil Biology*, 37, 103-111.
- Hugues, R. D., Greenham, P. M., Tyndale-Biscoe, M. & Walker, J. M. 1972. A synopsis of observations on the biology of the Australian bush fly (*Musca*

- vetustissima* Walker). *Journal of the Australian Entomological Society*, 11, 311-331.
- Hugues, R. D., Tyndale-Biscoe, M. & Walker, J. M. 1978. Effects of introduced dung beetles (Coleoptera: Scarabaeidae) on the breeding and abundance of the Australian bush fly, *Musca vetustissima* Walker (Diptera: Muscidae). *Bulletin of Entomological Research*, 68, 361-372.
- Hutton, J. B. & Jury, K. E. 1964. Studies of the nutritive value of NZ dairy pastures. III. The comparative value of various feed faeces relationship in herbage intake studies with dairy cattle. *New Zealand Journal of Agricultural Research*, 7(4), 583-595. DOI: 10.1080/00288233.1964.10416385.
- Iwasa, M., Moki, Y. & Takahashi, J. 2015. Effects of the activity of coprophagous insects on greenhouse gas emissions from cattle dung pats and changes in amounts of nitrogen, carbon, and energy. *Environmental Entomology*, 44(1), 106-113. DOI: 10.1093/ee/nvu023.
- Janssens, A. 1954. Contribution à l'étude des coléoptères Lamellicornes. xvii. Description d'une nouvelle et curieuse espèce d'*Onthophagus* du Parc National de l'Upemba et considérations sur l'évolution de la convergence de certains Coléoptères Scarabaeinae. Pp. 971-976. In: Institut royal des Sciences naturelles de Belgique: Volume jubilaire Victor Van Straelen, 2 [Zoologie].
- Janssens, A. 1960. *Faune de Belgique. Insectes Coléoptères Lamellicornes*. Institut royal des Sciences naturelles de Belgique, Bruxelles. 411 pp.
- Kabir, S. M. H., Howlader, A. J. & Begum, J. 1985. Effect of dung beetle activities on the growth and yield of wheat plants. *Bangladesh Journal of Agricultural Research*, 10(1), 49-55.
- Kadiri, N., Lobo, J. M. & Lumaret, J.-P. 1997. Conséquences de l'interaction entre préférences pour l'habitat et quantité de ressources trophiques sur les communautés d'insectes coprophages (Coleoptera: Scarabaeoidea). *Acta Oecologica*, 18(2), 107-119.
- Kadiri, N., Lumaret, J.-P. & Floate, K. D. 2014. Functional diversity and seasonal activity of dung beetles (Coleoptera: Scarabaeoidea) on native grasslands in southern Alberta, Canada. *The Canadian Entomologist*, 146(3), 291-305. <http://dx.doi.org/10.4039/tce.2013.75>.
- Kalisz, P. J. & Stone, E. L. 1984. Soil mixing by scarab beetles and pocket gophers in north-central Florida. *Soil Science Society of America Journal*, 48(1), 169-172. DOI: 10.2136/sssaj1984.03615995004800010031x.
- Kite, G., Hettterscheid, W., Lewis, M., Boyce, P., Ollerton, J., Cocklin, E., Diaz, A. & Simmonds, M. 1998. Inflorescence odours and pollinators of *Arum* and *Amorphophallus* (Araceae). Pp. 295-315. In: Owens, S. & Rudall, P. (Eds.). *Reproductive biology in systematics, conservation, and economic botany*. Royal Botanic Gardens, Kew. Richmond, Inglaterra.
- Kool, D. M., Wrage, N., Zechmeister-Boltenstern, S., Pfeffer, M., Brus, D., Oenema, O. & Van Groenigen, J.-W. 2010. Nitrifier denitrification can be a source of N₂O from soil: a revised approach to the dual-isotope labelling method. *European Journal of Soil Science*, 61(5), 759-772. DOI: 10.1111/j.1365-2389.2010.01270.x.

- Kosztolányi, A., Nagy, N., Kovács, T. & Barta, Z. 2015. Predominant female care in the beetle *Lethrus apterus* with supposedly biparental care. *Entomological Science*, 18(2), 292-294.
- Krantz, G. W. 1962. A review of the family Macrochelidae Vitzthum, 1930 (Acarina: Mesostigmata). *Acarologia*, 4, 143-173.
- Krantz, G. W. 1983. Mites as biological control agents of dung-breeding flies, with special reference to the Macrochelidae. Pp. 91-98. In: Hoy, M. A., Cunningham, G. L. & Knutson, L. (Eds.). *Biological Control of Pests by Mites*. Special Publication no. 3304, University of California. California, EUA.
- Krantz, G. W. 1991. Nature of the association between *pisentii* group mites (Acari: Macrochelidae: *Macrocheles*) and dung beetles of the genus *Scarabaeus* (Coleoptera: Scarabaeidae) in Southern France. *Acarologia*, 32, 3-11.
- Krantz, G. W. 1998. Reflections on the biology, morphology and ecology of the Macrochelidae. *Experimental and Applied Acarology*, 22, 125-137.
- Kunz, B. K. & Krell, F.-T. 2011. Habitat differences in dung beetle assemblages in an African savanna-forest ecotone: implications for secondary seed dispersal. *Integrative Zoology*, 6, 81-96. DOI: 10.1111/j.1749-4877.2011.00240.x.
- Kunz, B. K & Linsenmair, K. E. 2008. The role of the olive baboon (*Papio anubis*, Cercopithecidae) as seed disperser in a savanna-forest mosaic of West Africa. *Journal of Tropical Ecology*, 24, 235-46.
- Lançon, J. 1978. Les restitutions du bétail au pâturage et leurs effets. *Fourrages*, 75, 55-88.
- Landin, B. O. 1961. Ecological studies of dung beetles. *Opuscula Entomologica (Supplementum)*, 19, 1-228.
- Larsen, T. H., Lopera, A., Forsyth, A. & Génier, F. 2009. From coprophagy to predation: a dung beetle that kills millipedes. *Biology Letters*, 5, 152-155.
- Lastro, E., 2006. *Dung beetles (Coleoptera: Scarabaeidae and Geotrupidae) in North Carolina pasture ecosystems*. MS Degree Thesis, Entomology. North Carolina State University, Raleigh, Carolina del Norte, EUA. 121 pp. In: <http://www.lib.ncsu.edu/resolver/1840.16/1498>.
- Laurence, B. R. 1954. The larval inhabitants of cow pats. *Journal of Animal Ecology*, 23, 234-260.
- Lindquist, A. W. 1933. Amounts of dung buried and soil excavated by certain Coprini (Scarabaeidae). *Journal of the Kansas Entomological Society*, 6(4), 109-125.
- Lobo, J. M. 1993. Estimation of dung beetle biomass (Coleoptera: Scarabaeoidea). *European Journal of Entomology*, 90, 235-238.
- Loftus, R. T., MacHug, D. E., Bradley, D., Sharp, P.M. & Cunningham, P. 1994. Evidence for two independent domestications of cattle. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 91, 2757-2761.
- Loiseau, P., Jauneau, A. & Ricou, G. 1984. Etudes sur le recyclage dans l'écosystème prairial. I. Influence de la conduite du pâturage sur l'activité biologique des pelouses montagnardes. *Acta Oecologica-Oecologia Applicata*, 5(1), 23-41.
- López-Collado, J., Cruz-Rosales, M., Vilaboa-Arroniz, J., Martínez, M. I. & González-Hernández, H. 2017. Contribution of dung beetles to cattle productivity in the tropics: A stochastic-dynamic modeling approach. *Agricultural Systems*, 155, 78-87. DOI: 10.1016/j.agsy.2017.05.001. imres:2000119.

- Losey, J. E. & Vaughan, M. 2006. The economic value of ecological services provided by insects. *Bioscience*, 56, 311-323.
- Lucker, J. T. 1938. Vertical migration, distribution, and survival of infective horse strongyle larvae developing in faeces buried in different soils. *Journal of Agricultural Research*, 57(5), 335-348.
- Lumaret, J.-P. 1980. *Les Bousiers*. Collection Faune et Flore, Balland, Paris, Francia. 130 pp.
- Lumaret, J.-P., Errouissi, F., Floate, K., Römbke, J. & Wardhaugh, K. 2012. A review on the toxicity and non-target effects of macrocyclic lactones in terrestrial and aquatic environments. *Current Pharmaceutical Biotechnology*, 13(6), 1004-1060. DOI: 10.2174/138920112800399257.
- Lumaret, J.-P. & Iborra, O. 1996. Separation of trophic niches by dung beetles (Coleoptera, Scarabaeoidea) in overlapping habitats. *Pedobiologia*, 40, 392-404.
- Lumaret, J.-P. & Kadiri, N. 1995. The influence of the first wave of colonizing insects on cattle dung dispersal. *Pedobiologia*, 39, 506-507.
- Lumaret, J.-P., Kadiri, N. & Bertrand, M. 1992. Changes in resources: Consequences for the dynamics of dung beetle communities. *Journal of Applied Ecology*, 29, 349-356.
- Lumaret, J.-P., Kadiri, N., Martínez-M, I. 2022. The Global Decline of Dung Beetles. Pp. 553-562. In: DellaSala, D.A., Goldstein, M.I. (Eds.), *Imperiled: The Encyclopedia of Conservation*, vol. 3. Elsevier. <https://dx.doi.org/10.1016/B978-0-12-821139-7.00018-0>.
- Lumaret, J.-P. & Kirk, A. 1987. Ecology of dung beetles in the French Mediterranean region (Coleoptera: Scarabaeinae). *Acta Zoológica Mexicana (n.s.)*, 24, 1-55.
- Lumaret, J.-P. & Stiernet, N. 1994. Adaptation and evolutive strategies of dung beetles in high mountains (Coleoptera, Scarabaeoidea). *Ecologie*, 25(2), 79-86.
- Lussenhop, J., Kumar, R., Wicklow, D. T. & Elloyd, J. E. 1980. Insect effects on bacteria and fungi in cattle dung. *Oikos*, 34, 54-58.
- Machida, M., Araki, J., Koyama, T., Kumada, M., Horii, Y., Imada, I., Takasaka, M., Honjo, S., Matsubayashi, K. & Tiba, T. 1978. The life cycle of *Streptopharagus pigmentatus* (Nematoda, Spiruroidea) from the Japanese monkey. *Bulletin of the National Museum of Nature and Science, Series A (Zoology)*, 4(1), 1-9.
- Macqueen, A. & Beirne, B. P. 1975. Effects of cattle dung and dung beetle activity on growth of beardless wheatgrass in British Columbia. *Canadian Journal of Plant Science*, 55, 961-967.
- Manning, P., Slade, E. M., Beynon, S. A. & Lewis, O. T. 2016. Functionally rich dung beetle assemblages are required to provide multiple ecosystem services. *Agriculture, Ecosystems and Environment*, 218, 87-94.
- Martínez, L. J. & Zinck, J. A. 2004. Temporal variation of soil compaction and deterioration of soil quality in pasture areas of Colombian Amazonia. *Soil & Tillage Research*, 75, 3-18. DOI: 10.1016/j.still.2002.12.001.
- Martínez, M. I., Flota-Bañuelos, C., González-Tokman, D. & Ortiz-Zayas, M. R. 2018. Dung and gastrointestinal nematode eggs buried by *Euoniticellus intermedius* (Reiche) (Coleoptera: Scarabaeidae: Scarabaeinae). *The Coleopterists Bulletin*, 72(1), 188-194. DOI: 10.1649/0010-065X-72.1.188.

- Martínez, M. I., Ramírez-Hernández, A. & Lumaret, J.-P. 2017. Medicinas veterinarias, plaguicidas, y los escarabajos del estiércol en la zona tropical de Palma Sola, Veracruz, México. *Southwestern Entomologist*, 42(2), 563-574.
- Martin-Piera, F. & Lobo, J.M. 1996. A comparative discussion of trophic preferences in dung beetle communities. *Miscel-lània Zoològica*, 19(1), 13-31.
- Mathison, B. & Ditrich, O. 1999. The fate of *Cryptosporidium parvum* oocysts ingested by dung beetles and their role in the dissemination of cryptosporidiosis. *Journal of Parasitology*, 85, 678-681.
- McKellar, Q. A. 1997. Ecotoxicology and residues of anthelmintic compounds. *Veterinary Parasitology*, 72(3-4), 413-435.
- McLintock, J. & Depner, K. R. 1954. A review of the life-history and habits of the horn fly, *Siphona irritans* (L.) (Diptera: Muscidae). *The Canadian Entomologist*, 86, 20-33.
- Merritt, R. W. & Anderson, J. R. 1977. The effect of different pasture and rangeland ecosystems on the annual dynamics of insects in cattle droppings. *Hilgardia*, 45(2), 31-71.
- Midgley, J. J. & White, J. D. M. 2016. Two dung beetle species that disperse mimetic seeds both feed on eland dung. *South African Journal of Science*, 112(7-8), 133-135. DOI: 10.17159/sajs.2016/20160114.
- Midgley, J. J., White, J. D. M., Johnson, S. D. & Bronner, G. N. 2015. Faecal mimicry by seeds ensures dispersal by dung beetles. *Nature Plants*, 1, 15141. DOI: 10.1038/nplants.2015.141.
- Miller, A. 1961. The mouth parts and digestive tract of adult dung beetles (Coleoptera: Scarabaeidae), with reference to the ingestion of helminth eggs. *The Journal of Parasitology*, 47(5), 735-744.
- Miller, A., Chi-Rodríguez, E. & Nichols, R. L. 1961. The fate of helminth eggs and protozoan cysts in human feces ingested by dung beetles (Coleoptera: Scarabaeidae). *The American Journal of Tropical Medicine and Hygiene*, 10, 748-754. DOI: 10.4269/ajtmh.1961.10.748.
- Milotić, T., Quidé, S., Van Loo, T. & Hoffmann, M. 2017. Linking functional group richness and ecosystem functions of dung beetles: an experimental quantification. *Oecologia*, 183, 177-190. DOI: 10.1007/s00442-016-3756-5.
- Miranda, C. H. B., Santos, J. C. C. & Bianchin, I. 1998. Contribuição de *Onthophagus gazella* à melhoria da fertilidade do solo pelo enterrio de massa fecal bovina fresca. *Revista Brasileira Zootecnia*, 27(5), 681-685.
- Mittal, I., 1993. Natural manuring and soil conditioning by dung beetles. *Tropical Ecology*, 34(2), 150-159.
- Mohr, C. O. 1943. Cattle droppings as ecological units. *Ecological Monographs*, 131, 275-298.
- Mönkkönen, M. & Welsh, D. A. 1994. A biogeographical hypothesis on the effects of human caused landscape changes on the forest bird communities of Europe and North America. *Annales Zoologici Fennici*, 31, 61-70.
- Monteith, G. B. & Storey, R. I. 1981. The biology of *Cephalodesmius*, a genus of dung beetles wich synthesizes "dung" from plant material (Coleoptera: Scarabaeidae: Scarabaeinae). *Memoirs of Queensland Museum*, 20(2), 253-277.

- Montes de Oca, E. & Halffter, G. 1998. Invasion of Mexico by two dung beetles previously introduced into the United States. *Studies on Neotropical Fauna and Environment*, 33, 37-45.
- Moon, R. D., Loomis, E. C. & Anderson, J. R. 1980. Influence of two species of dung beetles on larvae of face fly. *Environmental Entomology*, 9, 607-612.
- Moretto, P., Cosson, B., Krell, F.-T. & Aristophanous, M. 2019. Pollination of *Amorphophallus barthlottii* and *A. abyssinicus* subsp. *akeassii* (Araceae) by dung beetles (Insecta: Coleoptera: Scarabaeoidea). *Catharsius La Revue*, 18, 19-36.
- Moss, A. R., Jouany, J.-P. & Newbold, J. 2000. Methane production by ruminants: its contribution to global warming. *Annales de Zootechnie*, 49(3), 231-253. DOI: 10.1051/animres:2000119.
- Mouissie, A. M., van der Veen, C. E. J., Veen, G. F. & van Diggelen, R. 2005. Ecological correlates of seed survival after ingestion by fallow deer. *Functional Ecology*, 19, 284-290.
- Mushkambarova, M. G. 1967. *Scarab beetles in the lower reach of the rivers Murgab and Tedzen as intermediate hosts for helminths* [In Russian]. PhD Thesis, Turkmenistán Agricultural Institute. Asjabad, Turkmenistán. 68 pp.
- Mushkambarova, M. G. & Dobrynin, M. I. 1972. Materials on physocephalosis of the one humped camel in Turkmenistan [in Russian]. *Izvestiya Akademii Nauk Turkmenskoi SSR Seriya Biologicheskikh Nauk*, 4, 62-67.
- Mutinga, M. J. & Madel, G. 1981. The role of coprophagous beetles in the dissemination of taeniasis in Kenya. *Insect Science and its Application*, 1(4), 379-382. DOI: 10.1017/S1742758400000710.
- Myers, J. A., Vellend, M., Gardescu, S. & Marks, P. L. 2004. Seed dispersal by white-tailed deer: implications for long-distance dispersal, invasion, and migration of plants in eastern North America. *Oecologia*, 139, 35-44.
- Myhre, G., Shindell, D., Bréon, F.-M., Collins, W., Fuglestedt, J., Huang, J., Koch, D., Lamarque, J.-F., Lee, D., Mendoza, B., Nakajima, T., Robock, A., Stephens, G., Takemura, T. & Zhang, H. 2013. Anthropogenic and natural radiative forcing. Pp. 659-740. In: Stocker, T. F., Qin, D., Plattner, G.-K., Tignor, M., Allen, S. K., Boschung, J., Nauels, A., Xia, Y., Bex, V. & Midgley, P. M. (Eds.). *Climate Change 2013: The Physical Science Basis. Contribution of Working Group 1 to the Fifth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change*. Cambridge University Press. Cambridge, Inglaterra y Nueva York, EUA.
- Nakamura, Y. 1976. Decomposition of organic materials and soil fauna in pasture. IV. Disappearance of cow dung and succession of the associated soil microarthropods. *Pedobiologia*, 16, 243-257.
- Nealis, V. G. 1977. Habitat associations and community analysis of south Texas dung beetles (Coleoptera: Scarabaeinae). *Canadian Journal of Zoology*, 55, 138-147.
- Nervo, B., Caprio, E., Celi, L., Lonati, M., Lombardi, G., Falsone, G., Iussig, G., Palestini, C., Said-Pullicino, D. & Rolando, A. 2017. Ecological functions provided by dung beetles are interlinked across space and time: evidence from 15N isotope tracing. *Ecology*, 98(2), 433-446.

- Nichols, E. & Gómez, A., 2014. Dung beetles and the epidemiology of parasitic nematodes: patterns, mechanisms and questions. *Parasitology*, 141(5), 614-623.
- Nichols, E., Larsen, T., Spector, S., Davis, A.L., Escobar, F., Favila, M., Vulinec, K. & the Scarabaeinae Research Network. 2007. Global dung beetle response to tropical forest modification and fragmentation: A quantitative literature review and meta-analysis. *Biological Conservation*, 137, 1-19.
- Nichols, E., Spector, S., Louzada, J., Larsen, T., Amezcuita, S., Favila, M. E. & The Scarabaeinae Research Network. 2008. Ecological functions and ecosystem services provided by Scarabaeinae dung beetles. *Biological Conservation*, 141, 1461-1474.
- Niederhauser, E. C. & Matlack, G. R. 2017. Secondary dispersal of forest herb seeds from raccoon dung: contrasting service by multiple vectors. *Plant Ecology*, 218, 1135-1147. DOI: 10.1007/s11258-017-0748-4.
- Niogret, J. 2007. *Interactions multipolaires entre coléoptères, acariens et diptères: stratégies de dispersion pour l'utilisation de ressources trophiques éphémères*. PhD dissertation. Biologie des populations et écologie. Université Paul Valéry Montpellier III, Montpellier, Francia.
- Niogret, J. & Lumaret, J.-P. 2009. Identification of the cues used in the host finding behavior during the phoretic association *Ceroptera rufitarsis* (Diptera: Sphaeroceridae) and dung beetles (Coleoptera: Scarabaeidae). *Journal of Insect Behavior*, 22, 464-472. DOI: 10.1007/s10905-009-9185-0.
- Niogret, J., Bertrand, M., Glida, H. & Lumaret, J.-P. 2004. Dung or beetles that is the question. Olfactory sensitivity, a significant trait of life of the phoretic mite *Macrocheles perglaber* (Acari: Mesostigmata: Macrochelidae). *Phytophaga (Palermo)*, 14, 215-222.
- Niogret, J., Lumaret, J.-P. & Bertrand, M. 2006a. Review of the phoretic association between coprophilous insects and macrochelid mites (Acari: Mesostigmata) in France. *Elytron*, 20, 99-121.
- Niogret, J., Lumaret, J.-P. & Bertrand, M. 2006b. Semiochemicals mediating host-finding behaviour in the phoretic association between *Macrocheles saceri* (Acari: Mesostigmata) and *Scarabaeus* species (Coleoptera: Scarabaeidae). *Chemoecology*, 16, 129-134. DOI: 10.1007/s00049-006-0338-8.
- Niogret, J., Lumaret, J.-P. & Bertrand, M. 2010. Generalist and specialist strategies in macrochelid mites (Acari: Mesostigmata) phoretically associated with dung beetles (Coleoptera: Scarabaeidae). Pp. 343-347. In: Sabelis, M. & Bruin, J. (Eds.). *Trends in Acarology*. Springer Open. Dordrecht, Países Bajos.
- Niogret, J., Lumaret, J.-P. & Bertrand, M. 2018. Comparison of the cuticular profiles of several dung beetles used as host carriers by the phoretic mite *Macrocheles saceri* (Acari: Mesostigmata). *Natural Volatiles and Essential Oils*, 4(1), 8-13.
- Numa, C., Verdú, J. R., Sánchez, A. & Galante, E. 2009. Effect of landscape structure on the spatial distribution of Mediterranean dung beetle diversity. *Diversity and Distributions*, 15, 489-501.
- Oremland, R. S. 1988. Biogeochemistry of methanogenic bacteria. Pp. 641-705. In: Zehnder, A. J. B. (Ed.). *Biology of anaerobic microorganisms*. John Wiley & Sons. Nueva York, EUA.
- Ortega-Martínez, C. E., Moreno, G., Sánchez-Rojas, G. & Barragán, F. 2014. The role of *Canthon humectus hidalgoensis* (Bates) (Coleoptera: Scarabaeidae) in

- dung removal from a cattle pasture. *The Coleopterists Bulletin*, 68(4), 656-658.
- Osberg, D. C., Doube, B. M. & Hanrahan, S. A. 1994. Habitat specificity in African dung beetles: The effect of soil type on the survival of dung beetle immatures (Coleoptera Scarabaeidae). *Tropical Zoology*, 7(1), 1-10. DOI: 10.1080/03946975.1994.10539236.
- Parker, E. S., Dury, G. J. & Moczek, A. P. 2019. Transgenerational developmental effects of species-specific, maternally transmitted microbiota in *Onthophagus* dung beetles. *Ecological Entomology*, 44, 274-282. DOI: 10.1111/een.12703.
- Pascual, U., Muradian, R., Brander, L., Gómez-Baggethun, E., Martín-López, B. & Verma, M. 2010. The economics of valuing ecosystem services and biodiversity. Chapter 5, Pp. 1-133. In: Kumar, P. (Ed.). *The economics of ecosystems and biodiversity: Ecological and economic foundations*. Earthscan. Londres, Inglaterra y Washington, EUA.
- Paulian, R. 1988. *Biologie des Coléoptères*. Lechevalier édit., Paris, Francia. 719 pp.
- Paulian, R., Lumaret, J.-P. & Monteith, G. B. 1983. La larve du genre *Cephalodesmius* Westwood (Col. Scarabaeidae). *Bulletin de la Société entomologique de France*, 88, 635-648.
- Penttilä, A., Slade, E. M., Simojoki, A., Riutta, T., Minkkinen, K. & Roslin, T. 2013. Quantifying beetle-mediated effects on gas fluxes from dung pats. *PLoS ONE*, 8, e71454.
- Perotti, A. 2001. Prey location and predation rates of predatory mites (Acari: Macrochelidae) on immature stages of pest flies (Diptera: Muscidae). *Systematic and Applied Acarology*, 6(1), 27-33. DOI: 10.11158/saa.6.1.5.
- Piccini, I., Arnieri, F., Caprio, E., Nervo, B., Pelissetti, S., Palestrini, C., Roslin, T. & Rolando, A. 2017. Greenhouse gas emissions from dung pats vary with dung beetle species and with assemblage composition. *PLoS ONE* 12(7), e0178077. DOI: 10.1371/journal.pone.0178077.
- Popay, A. & Marshall, S. 1996. The effect of the dung beetles *Onthophagus posticus* and *Onthophagus granulatus* on survival of parasitic nematodes in sheep dung. *AgResearch report for MRDC Project*, number 96PR 36/1.1, 5 pp.
- Reisinger, A. & Clark, H. 2018. How much do direct livestock emissions actually contribute to global warming? *Global Change Biology*, 24(4), 1749-1761.
- Ribeiro Sarges, R. M. 2010. *Efecto de los mamíferos frugívoros y de los escarabajos del estiércol (Coleoptera: Scarabaeidae) en los procesos de remoción y germinación de semillas de tres especies de Ficus (Pharmacosyceae) de la selva de Los Tuxtlas, México*. Tesis doctoral, Universidad de Alicante (España). 170 pp.
- Ridsdill-Smith, T. J. & Edwards, P. B. 2011. Biological control: Ecosystem functions provided by dung beetles. Pp. 245-266. In: Simmons, L. W. & Ridsdill-Smith, T. J. (Eds.). *Ecology and evolution of dung beetles*. Wiley-Blackwell. Chichester, Inglaterra.
- Ridsdill-Smith, T. J., Hayles, L. & Palmer, M. J. 1986. Competition between the bush fly and a dung beetle in dung of differing characteristics. *Entomologia Experimentalis et Applicata*, 41(1), 83-90. DOI: 10.1111/j.1570-7458.1986.tb02176.x.

- Roháček, J. 1998. Family Sphaeroceridae. Pp 463-496. In: Papp, L. & Darvas, B. (Eds.). *Contributions to a Manual of Palaearctic Diptera*, vol. 3. Science Herald. Budapest, Hungría.
- Rosa, M. E., Kiss, J., Barta, Z. & Kosztolányi, A. 2019. Size-dependent investment in tusk length, testis size and sperm length in a biparental geotrupid beetle. *Journal of Zoology*, 309, 106-113.
- Rougon, D. 1987. *Coléoptères coprophiles en zone sahélienne: étude biocénétique, comportement nidificateur, intervention dans le recyclage de la matière organique du sol*. Thèse d'Etat, Université d'Orléans. Orleans, Francia. 325 pp.
- Rougon, D. & Rougon-Chassary, C. 1983. Nidification des Scarabaeidae et cleptoparasitisme des Aphodiidae en zone sahélienne (Niger). Leur rôle dans la fertilisation des sols sableux [Col.]. *Bulletin de la Société entomologique de France*, 88(7-8), 496-513.
- Ruiz, J. L., 2009. Contribución al conocimiento de los insectos polinizadores potenciales y visitantes de Araceae en los Pirineos (Huesca y Lérida) y el Macizo Cazorla-Segura (Jaén, España) (Insecta). *Boletín de la Sociedad Entomológica Aragonesa (S.E.A.)*, 45, 415-418.
- Ryan, U., Yang, R., Gordon, C. & Doube, B. 2011. Effect of dung burial by the dung beetle *Bubas bison* on numbers and viability of *Cryptosporidium* oocysts in cattle dung. *Experimental Parasitology*, 129, 1-4.
- Saggar, S., Bolan, N. S., Bhandral, R., Hedley, C. B. & Luo, J. 2004. A review of emissions of methane, ammonia, and nitrous oxide from animal excreta deposition and farm effluent application in grazed pastures. *New Zealand Journal of Agricultural Research*, 47, 513-544.
- Sakai, S. & Inoue, T. 1999. A new pollination system: dung-beetle pollination discovered in *Orchidantha inouei* (Labiaceae, Zingiberales) in Sarawak, Malaysia. *American Journal of Botany*, 86(1), 56-61.
- Sánchez-Hernández, G., Agustín-Sánchez, J., Bueno-Villegas, J. & Gómez, B. 2019. Utilizando un recurso inusual: escarabajos del estiércol atraídos a milpiés (Diplopoda: Spirobolida). *Revista Peruana de Biología*, 26(4), 499-502.
- Sánchez-Piñero, F., Verdú, J. R., Lobo, J. M. & Ruiz, L. 2019. Use of *Quercus* acorns and leaf litter by North African *Thorectes* species (Coleoptera: Scarabaeoidea: Geotrupidae). *African Entomology*, 27(1), 10-17.
- Schiestl, F. P. & Dötterl, S. 2012. The evolution of floral scent and olfactory preferences in pollinators: coevolution or pre-existing bias? *Evolution*, 66(7), 2042-2055. DOI: 10.1111/j.1558-5646.2012.01593.x.
- Schmitt, T., Krell, F.-T. & Linsenmair, K. E. 2004. Quinone mixture as attractant for necrophagous dung beetles specialized on dead millipedes. *Journal of Chemical Ecology*, 30(4), 731-740.
- Schuster, R. K., Sivakumar, S., Ismail, A. A. & Baumann, M. P. O. 2016. *Scarabaeus cristatus* (Coleoptera: Scarabaeidae) as intermediate host of *Physocephalus dromedarii* (Nematoda: Spirocercidae) - A contribution to the epidemiology of camel physocephalidosis. *Parasitology Research*, 115, 1161-1166. DOI: 10.1007/s00436-015-4850-z.
- Shepherd, V. E. & Chapman, C.A. 1998. Dung beetles as secondary seed dispersers: impact on seed predation and germination. *Journal of Tropical Ecology*, 14, 19-215.

- Schwab, D. B., Riggs, H. E., Newton, I. L. G. & Moczek, A. P. 2016. Developmental and ecological benefits of the maternally transmitted microbiota in a dung beetle. *The American Naturalist*, 188, 679- 692. DOI: 10.1086/688926.
- Shukla, S. P., Sanders, J. G., Byrne, M. J. & Pierce, N. E. 2016. Gut microbiota of dung beetles correspond to dietary specializations of adults and larvae. *Molecular Ecology*, 25(24), 6092-6106. DOI: 10.1111/mec.13901.
- Sivinski, J., Marshall, S. & Petersson, E. 1999. Kleptoparasitism and phoresy in the Diptera. *Florida Entomologist*, 82, 179-197.
- Slade, E. M., Riutta, T., Roslin, T. & Tuomisto, H. L. 2016. The role of dung beetles in reducing greenhouse gas emissions from cattle farming. *Scientific Reports*, 6, 18140. DOI: 10.1038/srep18140.
- Smith, P., Bustamante, M., Ahammad, H., Clark, H., Dong, H., Elsidig, E. A., Haberl, H., Harper, R., House, J., Jafari, M., Masera, O., Mbow, C., Ravindranath, N. H., Rice, C. W., Robledo-Abad, C., Romanovskaya, A., Sperling, F. & Tubiello, F. 2014. Agriculture, Forestry and Other Land Use (AFOLU). Pp. 811-824. In: Edenhofer, O., Pichs-Madruga, R., Sokona, Y., Farahani, E., Kadner, S., Seyboth, K., Adler, A., Baum, I., Brunner, S., Eickemeier, P., Kriemann, B., Savolainen, J., Schlömer, S., von Stechow, C., Zwickel, T. & Minx, J. C. (Eds.). *Climate Change 2014: Mitigation of Climate Change. Contribution of Working Group III to the Fifth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change*. Cambridge University Press. Cambridge, Inglaterra y Nueva York, EUA.
- Snyman, H. A. 2005. Rangeland degradation in a semi-arid South Africa - I: Influence on seasonal root distribution, root/shoot ratios and water-use efficiency. *Journal of Arid Environments*, 60(3), 457-481.
- Solís, A. & Kohlmann, B. 2012. Checklist and distribution atlas of the Scarabaeinae (Coleoptera: Scarabaeidae) of Costa Rica. *Zootaxa*, 3482, 1-32.
- Sommer, C., Steffansen, B., Nielsen, B. O., Jensen, V., Jespersen, K. M., Springborg, J. B. & Nansen, P. 1992. Ivermectin excreted in cattle dung after subcutaneous injection or pour-on treatment: concentrations and impact on dung fauna. *Bulletin of Entomological Research*, 82, 257-264.
- Stanbrook, R. & King, J. 2022. Dung beetle community composition affects dung turnover in subtropical US grasslands. *Ecology and Evolution*, 12:e8660. DOI: 10.1002/ece3.8660.
- Stevenson, B. G. & Dindal, D. L. 1987. Functional ecology of coprophagous insects: a review. *Pedobiologia*, 30, 285-298.
- Suárez-Moo, P., Cruz-Rosales, M., Ibarra-Laclette, E., Desgarenes, D., Huerta, C. & Lamelas, A. 2020. Diversity and composition of the gut microbiota in the developmental stages of the dung beetle *Copris incertus* Say (Coleoptera, Scarabaeidae). *Frontiers in Microbiology*, 11, 1698. DOI: 10.3389/fmicb.2020.01698.
- Thorpe, I. S., Prosser, J. I., Glover, L. A. & Killham, K. 1996. The role of the earthworm *Lumbricus terrestris* in the transport of bacterial inocula through soil. *Biology and Fertility of Soils*, 23(2), 132-139.
- Tixier, T., Bloor, J. M. G. & Lumaret, J.-P. 2015. Species-specific effects of dung beetle abundance on dung removal and leaf litter decomposition. *Acta Oecologica*, 69, 31-34.

- Tonelli, M. 2021. Some considerations on the terminology applied to dung beetle functional groups. *Ecological Entomology*, 46, 772-776. DOI: 10.1111/een.13017.
- Tonelli, M., Giménez Gómez, V. C., Verdú, J. R., Casanoves, F. & Zunino, M. 2021. Dung beetle assemblages attracted to cow and horse dung: The importance of mouthpart traits, body size, and nesting behavior in the community assembly process. *Life*, 11, 873. DOI: 10.3390/life1109.
- Tubiello, F. N., Salvatore, M., Rossi, S., Ferrara, A., Fitton, N. & Smith, P. 2013. The FAOSTAT database of greenhouse gas emissions from agriculture. *Environmental Research Letters*, 8(1), 015009. DOI: 10.1088/1748-9326/8/1/015009.
- Tyndale-Biscoe, M. & Wallace, M. M. H. 1981. Arthropod-induced mortality in immature stages of the bush fly, *Musca vetustissima* Walker (Diptera: Muscidae). *Bulletin of Entomological Research*, 71(4), 681-690.
- Vander Wall, S. B. & Longland, W. S. 2004. Diplochory: are two seed dispersers better than one? *Trends in Ecology & Evolution*, 19(3), 155-161.
- Verdú, J. R., Casas, J. L., Lobo, J.M. & Numa, C. 2010. Dung beetles eat acorns to increase their ovarian development and thermal tolerance. *PLoS ONE*, 5(4), e10114. DOI: 10.1371/journal.pone.0010114.
- Verdú, J. R., Lobo, J. M., Numa, C., Pérez-Ramos, I. M., Galante, E. & Marañón, T. 2007. Acorn preference by the dung beetle, *Thorectes lusitanicus*, under laboratory and field conditions. *Animal Behavior*, 74, 1697-1704.
- Verdú, J. R., Numa, C., Lobo, J. M. & Pérez-Ramos, I. M. 2011. Acorn preference under field and laboratory conditions by two flightless Iberian dung beetle species (*Thorectes baraudi* and *Jekelius nitidus*): implications for recruitment and management of oak forests in Central Spain. *Ecological Entomology*, 36, 104-110.
- Verdú, J. R., Sánchez-Piñero, F., Lobo, J. M. & Cortez, V. 2020. Evaluating long-term ivermectin use and the role of dung beetles in reducing short-term CH₄ and CO₂ emissions from livestock faeces: a mesocosm design under Mediterranean conditions. *Ecological Entomology*, 45(1), 109-120. DOI: 10.1111/een.12777.
- Walker, J. M. & Doube, B. M. 1984. Susceptibility to drowning of eggs of the dung breeding flies *Haematobia irritans exigua* and *Musca vetustissima* (Dipt., Muscidae) in relation to dung beetle activity. *Zeitschrift für Angewandte Entomologie*, 98(1-5), 518-527. DOI: 10.1111/j.1439-0418.1984.tb02744.x.
- Wall, R. & Strong, L. 1987. Environmental consequences of treating cattle with the antiparasitic drug ivermectin. *Nature*, 327, 418-421. DOI: 10.1038/327418a0.
- Wallace, K. J. 2007. Classification of ecosystem services: Problems and solutions. *Biological Conservation*, 139, 235-246.
- Wallace, M. M. H. 1986. Some macrochelid mites (Acari: Mesostigmata) associated with Australian dung beetles (Coleoptera: Scarabaeidae). *Acarologia*, 27, 3-15.
- Wallace, M. M. H. & Holm, E. 1984. Competition between species of predatory mites in the cow-dung pad. *Acarologia*, 5, 581-584.
- Wallace, M. M. H. & Tyndale-Biscoe, M. 1983. Attempts to measure the influence of dung beetle (Coleoptera: Scarabaeidae) on the field mortality of the bush fly *Musca vetustissima* Walker (Diptera: Muscidae) in the south-eastern Australia. *Bulletin of Entomological Research*, 73(1), 33-44.

- Wallace, M. M. H., Tyndale-Biscoe, M. & Holm, E., 1979. The influence of *Macrocheles glaber* on the breeding of the Australian bush fly, *Musca vetustissima*, in cow dung. Pp. 217-222. In: Rodríguez, J. G. (Ed.). *Recent advance in Acarology*, vol. 2. Academic Press. Nueva York, EUA.
- Waterhouse, D. F. 1974. The biological control of dung. *Scientific American*, 230, 100-109.
- Weeda, W. C. 1967. The effect of cattle dung patches on pasture growth, botanical composition, and pasture utilization. *New Zealand Journal of Agricultural Research*, 10, 150-159.
- Wicklow, D. T., Kumar, R. & Lloyd, J. E. 1984. Germination of Blue Grama seeds buried by dung beetles (Coleoptera: Scarabaeidae). *Environmental Entomology*, 13(3), 878-881. DOI: 10.1093/ee/13.3.878.
- Wood, L. A. & Kaufman, P. E. 2008. *Euoniticellus intermedius* (Coleoptera: Scarabaeidae: Scarabaeinae: Tribe Coprini): its presence and relative abundance in cattle pastures in northcentral Florida. *Florida Entomologist*, 91, 128-130.
- Wright, J., Gleeson, P. & Robinson, F. 2015. *Importation of 2 winter-spring active dung beetles for southern Australia*. B.ERM.0213 Final Report, Meat & Livestock Australia Limited. North Sydney, Australia. 72 pp.
- Wu, X. & Sun, S. 2010. The roles of beetles and flies in yak dung removal in an alpine meadow of eastern Qinghai-Tibetan Plateau. *Ecoscience*, 17(2), 146-155.
- Yamada, D., Imura, O., Shi, K. & Shibuya, T. 2007. Effect of tunneler dung beetles on cattle dung decomposition, soil nutrients and herbage growth. *Grassland Science*, 53, 121-129. DOI: 10.1111/j.1744-697X.2007.00082.x.
- Yokoyama, K., Hideaki, K. & Hirofumi, T. 1991a. Paracoprid dung beetles and gaseous loss of nitrogen from cow dung. *Soil Biology & Biochemistry*, 23(7), 643-647.
- Yokoyama, K., Kai, H., Koga, T. & Aibe, T. 1991b. Nitrogen mineralization and microbial populations in cow dung, dung balls and underlying soil affected by paracoprid dung beetles. *Soil Biology & Biochemistry*, 23(7), 649-653.
- Zunino, M. 2017. Sobre el régimen alimenticio de *Sisyphus schaefferi* (Linnaeus) (Coleoptera: Scarabaeidae: Sisyphini) [On the trophic regimen of *Sisyphus schaefferi* (Linnaeus) (Coleoptera: Scarabaeidae: Sisyphini)]. *Dugesiana*, 24 (1), 25-29.



Ceratophyus martinezi

Capítulo 8

LOS ESCARABAJOS ESTERCOLEROS Y LAS ALTERACIONES AMBIENTALES: RIESGOS, AMENAZAS Y RESILIENCIA DE LOS ECOSISTEMAS

JEAN-PIERRE LUMARET, NASSERA KADIRI E IMELDA MARTÍNEZ M.

Trabajos recientes han demostrado que la biodiversidad de los insectos está amenazada en todo el mundo, pero de manera muy desigual (Sánchez-Bayo y Wyckhuys 2019). La disminución de especies silvestres se presenta en la mayoría de los países densamente poblados, como gran parte de Europa, pero también en Asia, América del Norte y el Neotrópico (Wagner 2019, 2020). Por ejemplo, comparando la abundancia y distribución de los escarabajos rodadores de los géneros *Scarabaeus* y *Gymnopleurus*, entre la primera y la segunda mitad del siglo XX, se encontró que en España estas especies mantuvieron su número hasta alrededor de 1950, después de lo cual disminuyeron considerablemente. Diez de las once especies de rodadores que existen en España mostraron una disminución significativa del número relativo de individuos durante la segunda mitad del siglo XX, y sus áreas de distribución se redujeron de 48% a 29% (Lobo 2001).

Según Sánchez-Bayo y Wyckhuys (2019) y Lumaret *et al.* (2022), los principales factores de la disminución de los insectos son la pérdida de hábitat, debido en particular al desarrollo de la agricultura intensiva, la contaminación relacionada principalmente con el uso de medicamentos y plaguicidas, y la introducción de especies invasoras que compiten con las especies locales y el cambio climático.

Los escarabajos coprófagos no han escapado a estas perturbaciones, a pesar de que se trata de un grupo de insectos que contribuyen de manera importante a mantener la integridad de los ecosistemas debido a las múltiples funciones que desempeñan, incluyendo el reciclaje de los excrementos animales, el ciclo de los nutrientes, la bioturbación del suelo, la dispersión secundaria de las semillas y el control de los parásitos internos y externos del ganado (Capítulo 7). Estos servicios ecosistémicos de gran valor económico pueden verse alterados por cambios, a escala local y regional, que pueden modificar la riqueza y la complejidad de las interacciones bióticas.

1. LAS ALTERACIONES EN EL MEDIO AMBIENTE

En los últimos 50 o 60 años, los sistemas de producción animal han experimentado profundos cambios en todo el mundo, debido al aumento en el consumo de carne impulsado por varias razones: el crecimiento demográfico y el aumento de los ingresos, la adopción de nuevas tecnologías de producción y canales de comercialización, el crecimiento de la población humana, y el urbano, sin precedentes, lo que ha tenido un impacto significativo en las tendencias de consumo de alimentos, en general, y en la demanda de productos de origen animal, en particular (FAO 2009, Pingali y McCullough 2010, Thornton 2010).

Estos cambios han sido acompañados con la intensificación e industrialización de los sistemas pecuarios, mientras que el pastoreo extensivo ha persistido sólo en zonas marginales, como las regiones montañosas y áridas (Reid *et al.* 2010, Bernués *et al.* 2011), o en algunos países. Por otro lado, la preocupación de los ganaderos por aumentar la producción, la mayor densidad de ganado y los imperativos en materia de inocuidad, de los alimentos y de la salud pública, han provocado un creciente empleo de medicamentos veterinarios en los sistemas intensivos y extensivos de la producción agropecuaria, en los últimos decenios.

2. EFECTOS DE LOS MEDICAMENTOS VETERINARIOS APLICADOS AL GANADO

Los medicamentos veterinarios más empleados a nivel mundial para la producción ganadera son los desparasitantes y los antibióticos.

a. Los desparasitantes veterinarios

El control del parasitismo en el ganado requiere del uso de medicamentos veterinarios que se administran por vía oral, tópica (*pour-on*) o inyectada. El desarrollo de los antihelmínticos contra un espectro cada vez más amplio de patógenos específicos de los rumiantes y los animales monogástricos ha proporcionado opciones eficaces y económicas para el tratamiento y el control de las enfermedades parasitarias. La mayoría de las moléculas utilizadas y/o sus metabolitos se eliminan en los excrementos de los animales tratados, afectando a todos los organismos que los emplean para su alimentación y/o su reproducción. Además, a medida que se ha ampliado el espectro de actividad de los agentes de control de plagas, también ha aumentado su potencial de acción sobre los organismos a los que no estaban destinados (McKellar 1997). No todas las moléculas antiparasitarias que se encuentran en el estiércol del ganado son tóxicas para los insectos coprófagos, como, por ejemplo los bencimidazoles (albendazol, cambendazol, fenbendazol, mebendazol, oxfendazol), la niclosamida, la asociación tiabendazol-rafoxanida (Blume *et al.* 1976, Lumaret 1986, Strong *et al.* 1996, Wardhaugh *et al.* 2001a) y el levamisol que se elimina principalmente en la orina (Blume *et al.* 1976).

Por el contrario, muchas moléculas antiparasitarias tienen una importante actividad insecticida, principalmente las avermectinas (ivermectina, eprinomectina, doramectina) y las milbemicinas (moxidectina) que son endectocidas que actúan sobre los parásitos internos y externos de los animales (Lumaret *et al.* 2012, Jacobs y Scholtz 2015), los piretroides (alfa-cipermetrina, flumetrina, cipermetrina, deltametrina, cialotrina, permetrina, fenvalerato) (Bianchin *et al.* 1992, 1997, Lumaret y Errouissi 2002, Floate *et al.* 2005) y los compuestos organofosforados como el diclorvos (Lumaret 1986) (Figura 1). Las formulaciones de cumafos (tiofosfato), diclorvos y fenotiazina afectan negativamente la supervivencia y la reproducción de los escarabajos del estiércol, incluso después de varios días de aplicar el tratamiento al ganado (Blume *et al.* 1976), además los residuos de diclorvos retrasan la degradación de los excrementos (Lumaret 1986).

Otras moléculas, como el diflubenzurón, presentes en las deyecciones del ganado, son tóxicas para *Digitonthophagus gazella* y *Sisyphus rubrus* (Fincher 1991). El diflubenzurón, un inhibidor del crecimiento de los insectos, actúa sobre la síntesis de quitina y se encuentra en cantidades considerables en las deyecciones, sin alterarse, y en cantidades variables según el animal. Después de la administración oral, al ganado y a los cerdos, se excreta entre 70% y 85% de la dosis administrada, y alrededor de 5% en la orina. En las ovejas, la excreción por la orina y las heces se distribuye por igual (Opdycke 1976, Ivie 1978, WHO 1995, Tasheva 1996). En la actualidad, esta molécula ya no se utiliza para

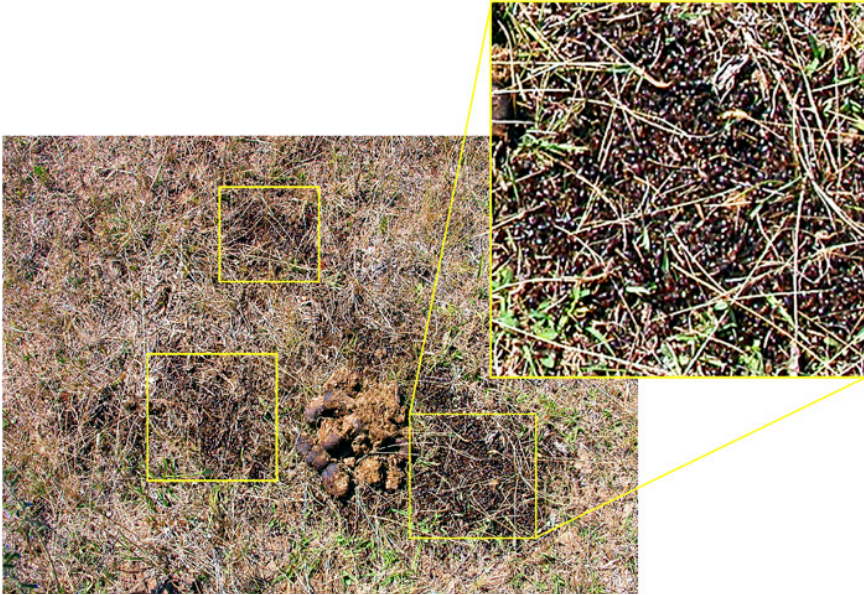


FIGURA 1. Excremento de caballo tratado con diclorvos, rodeado por los restos de miles de escarabajos estercoleros muertos que fueron atraídos (Foto: John Feehan). Los cuadros sobre la foto muestran los sitios donde hay más escarabajos; uno de los sitios está amplificado para mostrar los cadáveres.

tratar al ganado, sólo se usa como aerosol, en paredes y suelos, contra otros insectos como las moscas que se encuentran en en los establos, y ha sido clasificada como un plaguicida restringido en EUA.

Los compuestos organofosforados son particularmente tóxicos para los insectos. Durante el decenio de 1980, el uso rutinario de diclorvos (prohibido en Francia en 2012) para tratar a los caballos contra los ascaris, provocó la destrucción masiva de un gran número de escarabajos coprófagos (Figura 1), y casi ocasionó la erradicación local de ciertas especies como *Scarabaeus semipunctatus* en el sur de Francia (Lobo *et al.* 2001), además de una disminución muy significativa de la tasa de degradación de los excrementos de los caballos tratados (Lumaret 1986).

Las lactonas macrocíclicas (avermectinas y milbemicinas) y los piretroides (principalmente deltametrina y cipermetrina), tienen un impacto negativo en los escarabajos estercoleros y otros insectos que se desarrollan en los excrementos de los animales (Lumaret *et al.* 1993, Kruger *et al.* 1999, Floate *et al.* 2005, Adler *et al.* 2016, Nieman *et al.* 2018). La redistribución de estas moléculas entre los compartimentos del ecosistema puede dar lugar a efectos tóxicos durante un periodo más largo y a una escala espacial mayor, si se comparan con las que no tienen esas propiedades (Lumaret y Kadiri 2018).

Los antihelmínticos sistémicos, como la ivermectina y los productos emparentados, se administran comúnmente al ganado en todo el mundo, y la eliminación por vía fecal se escalona a lo largo del tiempo, aproximadamente durante un mes, con un pico alto de excreción durante la primera semana, y sus metabolitos pueden permanecer durante mucho tiempo en el estiércol. En el campo, la ivermectina puede encontrarse en el estiércol seco hasta un año o más después de su deposición (Wohde *et al.* 2016). En el caso de las formulaciones de liberación prolongada, como el bolo de ivermectina o la formulación inyectable subcutánea de eprinomectina, la liberación dura varias semanas o incluso meses, produciendo efectos negativos continuos muy importantes en la fauna coprófaga, siendo particularmente sensibles las larvas (Errouissi *et al.* 2001, Wardhaugh *et al.* 2001a, Nieman *et al.* 2018).

En el ganado bovino, al menos 95% de la ivermectina aplicada se excreta en las heces sin haberse metabolizado (Halley *et al.* 1989). La excreción máxima en las boñigas se presenta al segundo día después del tratamiento de los animales, 62% se excreta durante los primeros siete días (Steel 1993) y se sigue excretando durante varias semanas (González-Canga *et al.* 2009). Durante los primeros 30 días después del tratamiento a un bovino, las boñigas contienen suficiente principio activo para actuar sobre el desarrollo larvario de los escarabajos estercoleros. En el caso de *Euoniticellus intermedius*, la mortalidad larvaria es de cerca de 50%, cuando la concentración de ivermectina en la boñiga corresponde a los valores de excreción registrados dos semanas después del tratamiento de los bovinos (Martínez *et al.* 2017b) (Figura 2). La ivermectina, incluso en dosis muy bajas, altera la morfología del ovario en *Euoniticellus intermedius* y suspende la vitelogénesis, lo que provoca la reabsorción de ovocitos y la disminución de la fecundidad (Cruz Rosales *et al.* 2012, Martínez *et al.* 2017 b, 2018). En *Onthophagus landolti* y en *Digitonthophagus gazella*, también se observa una disminución en la fecundidad, cuando la ivermectina está presente en el estiércol (Pérez-Cogollo *et al.* 2015, 2017, Rodríguez-Vivas *et al.* 2020).

Esta molécula se acumula en los diferentes órganos de los escarabajos, particularmente en el cuerpo graso, que desempeña un papel esencial en el almacenamiento y el metabolismo de los nutrientes en todos los insectos. El cuerpo graso es un órgano altamente dinámico, en él se sintetizan los ácidos grasos y las proteínas que se encuentran en la hemolinfa, las previtelogeninas necesarias para la síntesis del vitelo del huevo que constituye las reservas de energía utilizadas por los embriones durante su desarrollo (Verdú *et al.* 2020a), entre otros numerosos metabolitos necesarios fisiológicamente durante toda la vida de un insecto.

En ensayos de laboratorio, las hembras adultas de *Onthophagus similis*, colectadas en el campo y expuestas a la ivermectina a 1 ppm durante un

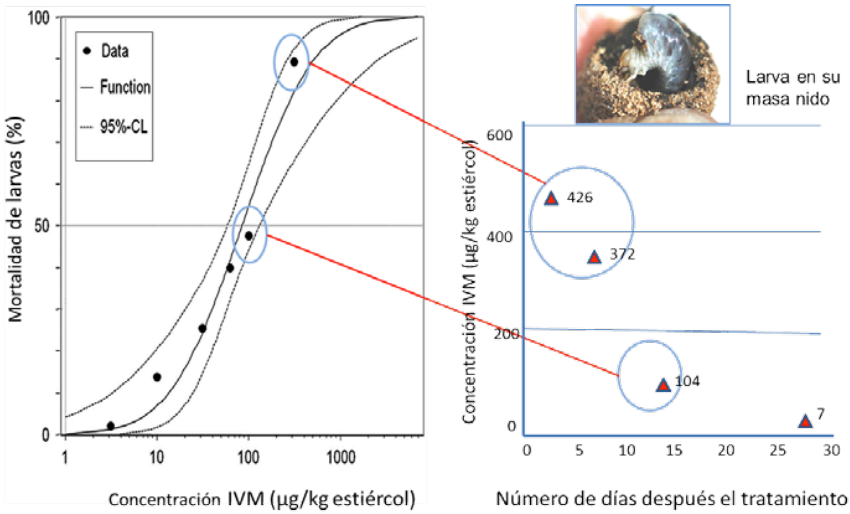


FIGURA 2. Efecto del aumento de la concentración de ivermectina ($\mu\text{g IVM/kg}$ de peso fresco de estiércol) en la mortalidad de las larvas de *Euoniticellus intermedius* (95% CL, límites de confianza inferiores y superiores de 95%). Estos datos se comparan con la dinámica de eliminación temporal de la IVM en los excrementos del ganado tratado con una formulación pour-on ($500 \mu\text{g IVM/kg}$ de peso vivo) (Lumaret *et al.* 2007, Martínez *et al.* 2017).

periodo de tres semanas, tuvieron ovocitos más pequeños, menos cuerpo graso y una movilidad reducida en comparación con los individuos control (Weaving *et al.* 2020). Un estudio complementario realizado en 23 hatos de ganado del suroeste de Inglaterra, a principios de verano, mostró que en los hatos en los que no se utilizaban lactonas macrocíclicas o piretroides, 25% de las hembras de *O. similis* estaban maduras, mientras que en los hatos que utilizaban piretroides sólo 1% de las hembras estaban maduras, y en los que utilizaban lactonas macrocíclicas no se encontraron hembras maduras. La asociación entre el uso de lactonas macrocíclicas y de piretroides, y la reducción del esfuerzo reproductivo de esta especie, sugiere que es probable que el uso de estos químicos sea ecológicamente perjudicial para el ecosistema (Weaving *et al.* 2020).

La sensibilidad a la ivermectina varía según las especies (Ishikawa e Iwasa 2020). En *Copris acutidens* Motschulsky 1860, la tasa de supervivencia de los adultos y el número de bolas nido producidas por las hembras se redujeron significativamente cuando el estiércol fue obtenido a los 3 y 7 días después del tratamiento del ganado, y la tasa de emergencia de adultos se redujo cuando las larvas consumieron estiércol recolectado hasta 14 días después del tratamiento. En *Onthophagus bivertex* Heyden 1887 y *O. lenzii*,

al parecer la ivermectina no tuvo ningún efecto sobre la supervivencia de los adultos o en su actividad de alimentación, pero el número de masas nido elaboradas con boñigas obtenidas a los 3 y 7 días después del tratamiento, era significativamente menor que el obtenido con boñigas libres de ivermectina. En *Copris ochus* y *C. acutidens*, aunque los adultos pudieron hacer nidos y abastecerlos de estiércol, muy pocas larvas fueron realmente capaces de completar su desarrollo cuando consumieron estiércol de animales tratados hasta tres semanas antes. En *C. ochus*, la mortalidad fue de 84% en presencia de ivermectina y 11% en ausencia de ella, y en *C. acutidens* la mortalidad fue de 94% y al menos de 4% sin ivermectina, respectivamente (Iwasa *et al.* 2007).

Otros estudios han demostrado que la ivermectina aumentaba la mortalidad en los adultos recién emergidos cuando consumían los excrementos de los animales tratados. En adultos de *Copris hispanus* recién emergidos, alimentados con boñiga de animales tratados (con una inyección de 200 μg de ivermectina/kg de peso corporal), se observó 90% de mortalidad al emplear el estiércol recogido al segundo y tercer día después de la inyección, y 27% de mortalidad con el estiércol recogido el día 16 después del tratamiento. También se registró una mortalidad sustancial en los adultos recién emergidos de *Onitis belial*. Cuando las hembras maduras de *C. hispanus* que estaban oviponiendo se alimentaron con estiércol recogido el tercer día después del tratamiento, no se registraron efectos letales, pero sí se retardó el desarrollo ovárico y hubo una reducción de la tasa de puesta de huevos (Wardhaugh y Rodríguez-Menéndez 1988). Mientras que en *Phelotrupes auratus auratus* (Motschulsky 1858) (Geotrupidae), la ivermectina no tuvo un efecto significativo sobre la supervivencia de los adultos, la oviposición, la actividad de alimentación o la supervivencia de las larvas (hasta del tercer estadio), cuando se alimentaron de estiércol obtenido tres días después del tratamiento de los animales (Ishikawa e Iwasa 2020).

Por lo tanto, estos efectos nocivos de la ivermectina y otros medicamentos veterinarios, pueden afectar de manera importante algunas funciones básicas de los ecosistemas proporcionadas por los escarabajos estercoleros, como el reciclaje del estiércol y la circulación de nutrientes en los pastos (Verdú *et al.* 2018a, 2019), pero también la cantidad de gases de efecto invernadero (CH_4 y CO_2) liberados por el estiércol del ganado (Verdú *et al.* 2020b).

La moxidectina, lactona macrocíclica perteneciente a una familia vecina de la ivermectina, también tiene efectos sobre los escarabajos estercoleros dependiendo de su concentración en el estiércol (Rodríguez-Vivas *et al.* 2019b). El estiércol de vacas tratadas con moxidectina (MOX) al 1% y al 10%, no tuvo efectos letales en adultos de *Onthophagus landolti*. La fecundidad

(masas de nido construidas) no se vio afectada con MOX-1% a los cinco días del tratamiento, en cambio con MOX-10% se observó un efecto negativo sobre la fecundidad a los 5 y 14 días del tratamiento, los escarabajos construyeron menos masas nido. También se observó un patrón similar en la supervivencia, con el tratamiento de MOX-1% los resultados no se diferenciaron del control, pero con el tratamiento de MOX-10% se redujo la tasa de emergencia de imagos (Rodríguez-Vivas *et al.* 2019b).

Las lactonas macrocíclicas no son atractivas por sí mismas para los escarabajos estercoleros, sin embargo, muchos estudios indican que existe una atracción significativa hacia las heces de animales tratados, aunque otros estudios indican la ausencia de esa atracción preferencial, o muestran que la atracción puede variar entre especies o las estaciones del año (Holter *et al.* 1993, Lumaret *et al.* 1993, Floate 1998, 2007, Rodríguez-Vivas *et al.* 2019a, 2020, Finch *et al.* 2020). Esta atracción preferencial podría deberse simplemente a un cambio en la flora intestinal de los bovinos después del tratamiento, o a un cambio en la composición del estiércol debido a la eliminación de parásitos cuya lisis podría liberar compuestos volátiles más atractivos. Además, durante los pocos días que siguen a la administración de ivermectina al ganado, en los animales intensamente parasitados se observa un aumento de la concentración de ciertos aminoácidos en el estiércol, como los ácidos glutámico y aspártico, así como de histidina, metionina, alanina, valina y leucina (Bernal *et al.* 1994). Estos resultados muestran que efectivamente los tratamientos influyen en la colonización de los excrementos del ganado bovino tratado, con un posible efecto “bola de nieve”, por el que la atracción diferencial puede aumentar la probabilidad de que los adultos depositen sus huevos en las heces que son particularmente tóxicas para su descendencia (Finch *et al.* 2020).

Numerosos estudios han demostrado de forma clara el impacto negativo de los residuos de endectocidas en los escarabajos coprófagos, tanto en Scarabaeinae (Sommer y Nielsen 1992, Krüger y Scholtz 1997, Dadour *et al.* 2000, Wardhaugh *et al.* 2001b, Lumaret *et al.* 2012) como en Aphodiinae (O’Hea *et al.* 2010, Finch *et al.* 2020), lo que llevó a la Organización de Cooperación y Desarrollo Económicos (OCDE) a elegir a *Agrilinus constans* como una especie modelo para evaluar la toxicidad de los residuos de desparasitantes en los organismos que se reproducen en las heces (Hempel *et al.* 2006, Römbke *et al.* 2007, OCDE 2010).

No todas las lactonas macrocíclicas tienen la misma toxicidad para los insectos que se reproducen en las boñigas. La evaluación de su toxicidad realizada por Floate (2006) mostró el siguiente orden: doramectina > ivermectina \approx eprinomectina \gg moxidectina. En los dípteros coprófagos que se desarrollan en las heces (Muscidae, Scathophagidae y Sepsidae), la moxi-

dectina es unas 10 veces menos tóxica en términos absolutos que la ivermectina (Blanckenhorn *et al.* 2013). En el caso de los escarabajos coprófagos, un estudio comparativo demostró que la mortalidad de las larvas de *Aphodius* spp. era mayor en boñigas de ganado tratado con ivermectina hasta siete días después del tratamiento, que en boñigas de ganado tratado con moxidectina (Strong y Wall 1994). Otros estudios indican que la presencia de ivermectina en las boñigas afecta al desarrollo de *Digitonthophagus gazella* y *Euoniticellus intermedius*, mientras que la presencia de moxidectina en las boñigas no afecta la puesta de huevos ni la aparición de adultos con las dosis que se utilizan habitualmente para tratar el ganado (Fincher y Wang 1992, Martínez *et al.* 2017b, 2018).

Los estudios realizados por Verdú *et al.* (2015, 2018b, 2019) sobre *Scarabaeus cicatricosus* apoyan estos datos. Al comparar la respuesta sensorial de las antenas (efecto subletal) y la ataxia irreversible de los músculos somáticos (efecto preletal) de los individuos de esta especie expuestos a diferentes concentraciones de estas dos moléculas, Verdú *et al.* (2018b) demostraron que la ivermectina era seis veces más tóxica que la moxidectina para los escarabajos adultos. La ivermectina al actuar sobre el sistema GABA (ácido gamma-aminobutírico) y los canales de iones glutamato, afectó directamente el sistema sensorial y el locomotor de *S. cicatricosus*, lo cual provocó una parálisis muscular debida a la inhibición de la transmisión neuromuscular, y en consecuencia impidió realizar las actividades biológicas básicas como la capacidad de localizar los excrementos, la locomoción y las interacciones con el medio ambiente (Verdú *et al.* 2015).

En Europa Central (República Checa) donde se estudiaron 15 lugares con el tratamiento rutinario de ivermectina y 11 sin ningún tratamiento, los resultados obtenidos mostraron que las parcelas tratadas con ivermectina tenían una riqueza de especies menor de 35% y una abundancia menor de 44% (Ambrožová *et al.* 2021). Desde el punto de vista funcional, el uso de la ivermectina redujo significativamente la biomasa de los escarabajos que más contribuyen a la eliminación del estiércol.

b. Los antibióticos veterinarios

Los antibióticos veterinarios también son utilizados comúnmente por los ganaderos con fines terapéuticos, pero también para prevenir enfermedades o para favorecer el crecimiento de los animales (Aust *et al.* 2008). Estas moléculas, cuyo uso se calcula en decenas de miles de toneladas cada año en el mundo (Wang y Tang 2010), se eliminan en gran medida en las heces y luego se diseminan en el medio ambiente, donde pueden ser una de las razones de la resistencia de los microorganismos a los antibióticos (Tasho y Cho

2016, Martin-Laurent *et al.* 2019). Después del tratamiento con antibióticos al ganado, la reestructuración de su microbiota intestinal puede alterar las propiedades nutricionales, químicas y microbiológicas de los excrementos, y estos afectar la microbiota de los escarabajos estercoleros que albergan una comunidad microbiana distinta de la del estiércol que consumen (Hammer *et al.* 2016). Por ejemplo, la tetraciclina modifica la flora intestinal en el rumen del ganado, lo que da lugar a una mayor producción de metano por parte de los animales tratados (Capítulo 7).

En los Scarabaeinae, especialmente en muchas especies de *Onthophagus*, las larvas recién eclosionadas, que se encuentran en el interior de la masa nido, adquieren los simbioses intestinales maternos por transmisión vertical directa al consumir los excrementos depositados por la madre en un pequeño pedestal sobre el que adhieren el huevo (Estes *et al.*, 2013, Parker *et al.* 2019) (Figura 3). En *Euoniticellus* y en *Copris*, la transmisión de la microbiota se lleva a cabo a través de una simple película de heces maternas que adhiere al huevo en el fondo de la cámara dentro de la bola nido (Schwab *et al.* 2016). Las larvas de *Onthophagus*, a lo largo de su desarrollo se alimentan, defecan y luego regresan su propio excremento al interior de la masa nido, lo cual dispersa y mezcla los microorganismos transmitidos por la madre. Esta transmisión de la microbiota mejora tanto el crecimiento como la rapidez del desarrollo de las larvas.



FIGURA 3. Huevo de *Onthophagus* sp. en la cámara de puesta de la masa nido, adherido al pedestal de excrementos maternos. (Foto: John Feehan).

La microbiota de cada especie es relativamente específica (Suárez-Moo *et al.* 2020). El intercambio experimental del pedestal materno de *Onthophagus sagittarius* (Fabricius, 1775) a *Digitonthophagus gazella* reduce el crecimiento, afecta la supervivencia y retrasa el tiempo de desarrollo en esta especie (Parker *et al.* 2019). La microbiota se transmite en parte por herencia materna, pero la presencia de otras especies en las comunidades locales de escarabajos coprófagos tiende a promover los intercambios de microorganismos entre especies (transmisión horizontal), especialmente cuando las especies se transfieren de un continente a otro, o cuando una especie extiende naturalmente su área de distribución, como es el caso de *Onthophagus taurus*, que fue transferido deliberadamente de Europa a Australia e introducido accidentalmente en América del Norte (Parker *et al.* 2020).

Dada la importancia de los microorganismos simbióticos en el desarrollo de los escarabajos coprófagos, es de suponer que la presencia de antibióticos en los excrementos del ganado podría afectar el desempeño de los escarabajos y sus funciones en el ecosistema. Sobre este tema hay poca información, los resultados disponibles se refieren solo a la tetraciclina y a una sola especie. En *Teuchestes fossor* (Hammer *et al.* 2016) aparentemente este antibiótico no afectó el tamaño, la reproducción o la supervivencia de los escarabajos ni el peso de las larvas. Sin embargo, no se sabe si la hembra de esta especie añade sus propios excrementos al alimento de sus larvas o a la superficie de sus huevos, como lo hacen los Coprinae (Zunino y Barbero 1990).

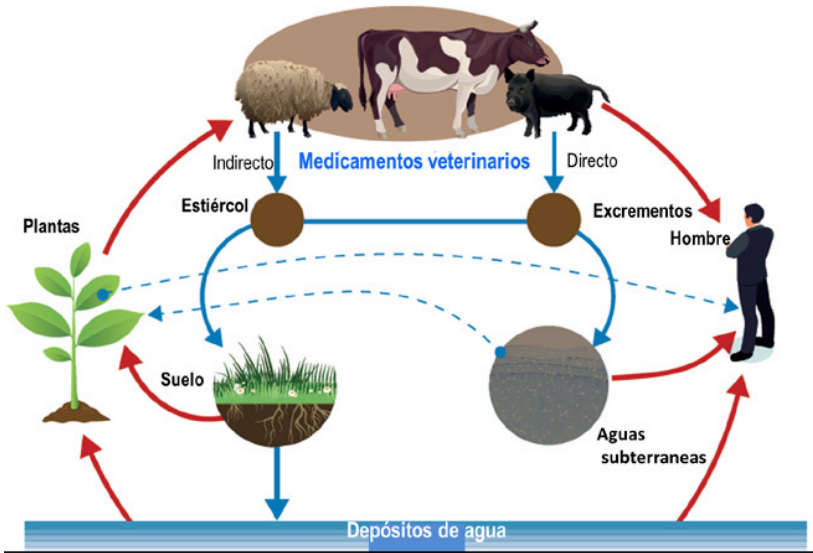


FIGURA 4. Transferencia de los medicamentos veterinarios a través de los diferentes compartimentos del ecosistema. Esquema modificado de Tasho y Cho (2016) y Lumaret y Kadiri (2018).

Los residuos de medicamentos que se liberan en el medio ambiente perturban la estructura de las comunidades coprófagas y afectan indirectamente los servicios ecológicos que prestan al ecosistema, en particular la degradación de los excrementos (Verdú *et al.* 2018a) y estos residuos también contaminan las masas de agua y la fauna acuática. Al conservar sus propiedades insecticidas durante varios días o semanas después del tratamiento de los animales, estas moléculas o sus metabolitos se acumulan en el medio ambiente y en todos los organismos vivos (Galtier *et al.* 2002, Verdú *et al.* 2020a) (Figura 4).

3. EFECTOS DE LOS PLAGUICIDAS APLICADOS A LOS PASTOS

Los medicamentos veterinarios y los agroquímicos se encuentran entre los principales responsables de la drástica disminución de los escarabajos estercoleros en todo el mundo (Sánchez-Bayo y Wyckhuys 2019). Muchos estudios indican que los herbicidas pueden tener efectos indirectos sobre los invertebrados al actuar sobre la estructura de la vegetación, lo que modifica el microhábitat y crea condiciones desfavorables para los insectos (Prosser *et al.* 2016).

El uso de herbicidas se ha convertido en una práctica muy común en las zonas ganaderas, donde son utilizados para evitar el crecimiento excesivo de malezas en los pastizales, favorecer el crecimiento de las gramíneas que son consumidas principalmente por el ganado y así aumentar la producción de ganado. En muchos pastizales mexicanos, hasta hace unos años las malezas eran eliminadas manualmente por los campesinos en asociación con la quema anual de los pastizales. Desde hace varios años este tipo de control ha sido sustituido por el uso de herbicidas, con consecuencias para la fauna coprófaga, ya que sus residuos se encuentran en el estiércol del ganado (Martínez y Lumaret 2006, Martínez *et al.* 2000). Entre los herbicidas más utilizados se encuentran el ácido 2,4-diclorofenoxiacético (2,4-D), el ácido 4-amino-3,5,6-tricloropicolónico (picloram), el ácido 4-amino-3,6-dicloropicolónico (aminopirralida) y el glifosato, que es el más ecotóxico y no ha sido estudiado. Los efectos del 2,4-D en los invertebrados todavía son poco conocidos, pero se ha sugerido que puede reducir la fecundidad y la supervivencia de los estadios juveniles. Martínez *et al.* (2001) correlacionaron el uso de una formulación comercial de [2,4-D + picloram] con la disminución de las poblaciones de *Ataenius apicalis* Hinton, 1936 y *A. sculptor* Harold, 1868 (Eupariinae) que nidifican en la boñiga, así como con la disminución de la fecundidad del telecóprido *Canthon c. cyanellus*.

La presencia de una mezcla de [2,4-D + picloram] en la boñiga puede no tener efectos negativos en otras especies, como en *Euoniticellus intermedius* (González-Tokman *et al.* 2017), pero en el caso de *Digitonthophagus gazella*, tiene efectos negativos tanto en el tamaño de la hembra como en el contenido de ácidos grasos en los machos (Villada-Bedoya *et al.* 2019). Otros dos herbicidas, el propaquizafop (un herbicida sistémico absorbido por el follaje o las raíces) y el oxadiazon (un herbicida de contacto), cuando se pulverizan y se mezclan con boñiga fresca, a dosis recomendadas por el fabricante, dan lugar a una mortalidad del 100% en *Scarabaeus sacer* (L.) (Hanafy y El-Sayed 2012). En otros invertebrados, como las abejas (Morton *et al.* 1972), las larvas de la mariquita *Coleomegilla maculata* (De Geer, 1775) (Freydier y Lundgren, 2016) y las termitas que comen las gramíneas (Ejorah *et al.* 2020) se han notificado efectos tóxicos del 2,4-D.

El uso de herbicidas, y la ivermectina en las áreas ganaderas, tiene serias repercusiones sobre las respuestas fisiológicas y la condición individual en *Copris incertus*, *Euoniticellus intermedius* y *Digitonthophagus gazella* (Villada-Bedoya *et al.* 2019, Villada-Bedoya *et al.* 2021). Además, tienen efectos diferentes según el sexo y la especie, lo que altera la selección sexual, la reproducción y la dinámica de las poblaciones (Villada-Bedoya 2022).

4. EFECTOS DE LOS CAMBIOS EN EL ENTORNO Y EN LAS PRÁCTICAS DE PASTOREO

Los escarabajos estercoleros se enfrentan a múltiples presiones, en gran parte relacionadas con los cambios cada vez más importantes en su entorno y en las prácticas de manejo ganadero, lo que limita sus recursos tróficos, principalmente.

a. Efecto de los cambios en el entorno y la limitación de recursos tróficos

La distribución de especies que observamos actualmente es el resultado de una historia reciente que ha determinado las interacciones entre los escarabajos coprófagos y los mamíferos que producen las heces. Esta situación varía según las regiones biogeográficas de la Tierra y los biomas considerados, por un lado, están los entornos muy abiertos en los que la ganadería extensiva original ha sido sustituida a menudo por grandes cultivos agrícolas que han provocado una escasez de recursos tróficos para los escarabajos, como en las estepas de Eurasia, las praderas americanas y las pampas en

Sudamérica; y por otro lado, la deforestación y quema cada vez mayor de los entornos originalmente forestales, como los bosques tropicales de África y Asia sudoriental o las selvas neotropicales, ricos en variedad de mamíferos que albergan una fauna coprófaga diversa y especializada, para ser sustituidas por cultivos agrícolas industriales o por una ganadería extensiva.

En Eurasia, se ubican 66% de las estepas del mundo, entornos que han sido profundamente transformados por la agricultura. La estepa euroasiática se extiende desde Hungría, a través de Kazajstán y Asia central, hasta Siberia oriental, Mongolia y el norte de China. Son esencialmente ambientes muy abiertos, casi sin ningún bosque, sólo se encuentran algunos bosques de galería en depresiones y bosques en montañas (Footitt y Adler 2017). En la mayor parte de esos países, la estepa original casi ha desaparecido, con excepción de unos pocos fragmentos residuales, excepto en el norte de Xinjiang (China) y en Mongolia, donde todavía existen grandes zonas de estepa.

En estos entornos semiáridos, caracterizados por una continentalidad extrema, con precipitaciones reducidas e irregulares y fuertes vientos, los *Aphodius* y *Onthophagus* dominan en gran medida las comunidades de escarabajos coprófagos (Nikolajev 1988, Puntsagdulam 1974, 1979, Akhmetova y Frolov 2014). En este entorno, algunos *Aphodius* están casi exclusivamente asociados con los nidos subterráneos de las ardillas terrestres y las marmotas. En las estepas de Eurasia, las ardillas de tierra o sousliks del género *Spermophilus*, son hospederos obligatorios de varias especies de estos escarabajos que se alimentan de los excrementos presentes en sus madrigueras. Las amenazas a las poblaciones de estas ardillas terrestres debido a los cambios en el uso de la tierra y el desarrollo de la agricultura intensiva, particularmente en las estepas europeas, tienen repercusiones predecibles sobre estos escarabajos que dependen de ellas (Carpaneto *et al.* 2011). También se conocen otras especies de estos escarabajos que están asociados a las madrigueras, especialmente de roedores (Ziani y Gudenzi 2006, 2007, 2009, Zunino y Halffter 2007, Ziani y Moradi Gharakhloo 2010).

El estudio de la diversidad genética y la filogeografía de las poblaciones de *Gymnopleurus mopsus* ha permitido medir la influencia de las presiones de selección ejercidas sobre un escarabajo estercolero y, de manera más general, comprender mejor las causas de las contracciones y expansiones de las especies. *Gymnopleurus mopsus* se distribuye desde Europa hasta Corea. Es una especie generalista que puede explotar una amplia gama de excrementos, pero esto no le impide estar amenazada actualmente en ambos extremos de su área de distribución, como en Italia (Carpaneto *et al.* 2007) y en la Península Ibérica, donde sus poblaciones han disminuido considerablemente (Lobo 2001), o en la Península de Corea, donde la especie ha sido declarada regionalmente extinta (Kim 1998, Bayartogtokh *et al.* 2012) aun-

que era común hasta mediados del decenio de 1960 (Paik 1976). Esta especie sigue siendo muy común en Mongolia, donde es típica de los hábitats estépico, semidesérticos y desérticos, donde principalmente pastan el ganado vacuno, ovino y caprino.

Basándose en la tasa de mutaciones genéticas (reloj molecular) de *Gymnopleurus mopsus*, Kang *et al.* (2018) demostraron que esta especie parece ser originaria de Mongolia y que su fase de expansión es bastante reciente, de hace unos 2,500 años. Lo que coincidiría con la domesticación del ganado en esta región del mundo que ha proporcionado a estos escarabajos coprófagos importantes cantidades de nuevos recursos. El cambio en la dieta de *G. mopsus*, a partir de excrementos dispersos y escasos de animales salvajes con los que se alimentaba anteriormente, para utilizar las boñigas más ricas y voluminosas durante la domesticación del ganado en Mongolia, puede explicar el crecimiento demográfico de esta especie. La población actual de ganado bovino en este sitio es el resultado de la hibridación con poblaciones de yak silvestres desde hace unos 7,300 años y probablemente ha habido una rápida expansión demográfica en los últimos 3,600 años. De manera general, se considera que la domesticación del ganado en el noreste de Asia tuvo lugar hace 4,000 o 5,000 años (Ajmone-Marsan *et al.* 2010), lo que representa un punto de inflexión en la historia de las poblaciones humanas, y también en las poblaciones de *G. mopsus*, cuya estructura genética parece seguir las rutas de la trashumancia del ganado (Kang *et al.* 2018).

Gymnopleurus mopsus no es la única especie coprófaga cuya distribución parece estar estrechamente vinculada a la historia evolutiva de los mamíferos y a los recursos que éstos producen, tal es el caso de las especies endémicas de Madagascar del género *Helictopleurus* d'Orbigny, 1905. Un estudio basado en la filogenia molecular de las especies más comunes de este género indica que el origen de la tribu Helictopleurini se remontaría a un periodo entre 37 y 23 millones de años, y que las principales radiaciones evolutivas dentro de la tribu se producirían al mismo tiempo que las principales radiaciones de los lemures (Wirta *et al.* 2008). En Madagascar, la mayoría de las especies de *Helictopleurus* viven en los bosques, pero cuatro de las 65 especies existentes dejaron el bosque y se trasladaron a hábitats abiertos tras la introducción del ganado, en los últimos 1500 años. Esto les permitió ampliar considerablemente su área de distribución, a diferencia de las otras especies que permanecieron en el bosque, algunas de las cuales probablemente en la actualidad están en peligro de extinción como resultado de la destrucción masiva de los bosques en este país (Wirta *et al.* 2008).

En el caso de *Helictopleurus neoamplicollis* Krell, 2000 y *H. marsyas* (Olivier, 1789), el cambio de excrementos de lémur al estiércol de ganado, debió tener lugar en una reducida zona geográfica antes de que su área de

distribución se extendiera rápidamente, como lo demuestran los análisis de las secuencias mitocondriales de la primera subunidad del citocromo oxidasa (COI) de estas especies (Hanski *et al.* 2008). En *Helictopleurus quadripunctatus* (Olivier, 1789), el cambio de dieta se habría producido de forma más gradual, permaneciendo algo más diversificada. La diversidad genética de estas tres especies, que originalmente eran residentes de los bosques, es bastante menor que la de las otras docenas de especies de *Helictopleurus* que se quedaron en los bosques, y que tienen una dieta más diversificada pero una distribución restringida (Hanski *et al.* 2008, Wirta *et al.* 2008). En este caso, parece ser que el paso a un nuevo recurso muy abundante, como el estiércol, ha podido atenuar la competencia interespecífica que obstaculiza la extensión del área de distribución de las especies forestales.

Otro ejemplo de la rápida expansión de los escarabajos coprófagos es la colonización de la región de las Praderas del Canadá por varias especies exóticas, debido a la presencia de boñigas muy abundantes que no fueron utilizadas suficientemente por las especies nativas, dejando un nicho trófico casi desocupado, utilizado por especies alóctonas invasoras (Floate y Kadiri 2013). *Chilothorax distinctus*, *Colobopterus erraticus* y *Onthophagus nuchicornis*, especies originarias de Europa, han dominado a las comunidades de escarabajos de estiércol durante los últimos decenios, y de manera semejante la llegada de *Onthophagus taurus*, también originaria de Europa, que ha subido de Estados Unidos de América podría en el futuro completar este esquema (Floate *et al.* 2017).

Si las causas de la expansión de ciertas especies se deben a la oportunidad de acceder a nuevos recursos o a un nicho ecológico, poco o nada explotado en su hábitat, las causas de la contracción de las áreas de distribución son numerosas y suelen estar vinculadas a la desaparición de sus hábitats o a la reducción de sus recursos tróficos habituales. Las especies forestales tienden a menudo a tener una baja tolerancia a las grandes variaciones de las condiciones ambientales, y la pérdida de sus refugios térmicos, asociados a la simplificación del paisaje les impide a menudo colonizar los entornos abiertos adyacentes, aunque los abundantes recursos tróficos estén disponibles (Howden y Nealis 1975, Peck y Forsyth 1982, Nummelin y Hanski 1989).

En los trópicos, la destrucción de las selvas para tener más áreas de pastoreo ha dado lugar a un cambio drástico en la organización de las comunidades coprófagas, se encuentran menos especies en general y muy pocas especies forestales. En estos entornos abiertos existen una alta tasa de sustitución de especies (Martínez *et al.* 2017a), distribuciones de abundancia significativamente alteradas y un menor tamaño medio de las especies presentes en comparación con los bosques intactos (Nichols *et al.* 2007). La

deforestación de las selvas tropicales se acompaña muy a menudo de la disminución o incluso de la desaparición de los mamíferos forestales, que provoca un efecto de cascada de cambios en la calidad y la disponibilidad de los recursos tróficos (Nichols *et al.* 2009, Frizzas *et al.* 2020). Un ejemplo bien documentado en las selvas húmedas neotropicales es la reducción del número de monos aulladores o incluso su desaparición, tras la destrucción o el aislamiento de fragmentos residuales de la selva, lo que ha dado lugar a una disminución de la riqueza y la abundancia de los escarabajos estercoleros (Estrada *et al.* 1999). La magnitud de la perturbación depende del tamaño de los fragmentos y de su posición en la matriz del paisaje, que podría permitir una recolonización posterior más o menos fácil (Audino *et al.* 2014, Sullivan *et al.* 2018). Dada la magnitud de la deforestación en grandes áreas del Amazonas y otras regiones tropicales, y considerando la alta especificidad de este hábitat, la supervivencia de la fauna de escarabajos estercoleros asociada a la selva tropical está dramáticamente amenazada (Lumaret *et al.* 2022).

Sin embargo, en las regiones tropicales, donde las tasas de extinción local son altas como resultado de la pérdida o la fragmentación del hábitat, los bosques secundarios pueden afortunadamente sustentar muchas especies forestales, mientras que los pastos y claros adyacentes en general sustentan menos especies, con pocas especies forestales (Nichols *et al.* 2007). Estos ambientes abiertos en la matriz forestal son utilizados principalmente por sólo unas pocas especies coprófagas generalistas. La explotación forestal crea una amplia red de vías de acceso dentro del bosque, cuya influencia directa sobrepasa ampliamente el límite de estas vías (Edwards *et al.* 2017). Las especies de mayor tamaño, especialmente las cavadoras, son las más afectadas y reaccionan más que otros grupos funcionales de escarabajos coprófagos, pero también los otros grupos se ven influidos por los cambios en su microhábitat.

El estudio de Shahabuddin *et al.* (2010) indica que la organización de las comunidades de escarabajos coprófagos depende en gran medida del tipo de hábitat. En Indonesia, estos autores estudiaron un gradiente de apertura que iba desde los bosques tropicales naturales, pero talados, hasta las zonas abiertas de la periferia de los bosques, pasando por varios tipos intermedios de sistemas agroforestales caracterizados por una intensidad de manejo diferente. La riqueza y abundancia de especies y su biomasa disminuyen cuando se pasa de un bosque natural a un entorno abierto. También se confirmó que las especies más grandes parecen ser más sensibles a la perturbación del hábitat que las más pequeñas, y que la proporción de especies más grandes y más pequeñas disminuye con la intensidad de la perturbación.

b. Efecto de los cambios en las prácticas de pastoreo

Tomando en cuenta la interacción entre las variables locales y regionales, en América del Sur, Guerra Alonso *et al.* (2020) compararon la respuesta de los escarabajos coprófagos a las presiones antropogénicas, especialmente en la gestión del ganado, en dos regiones húmedas: el Chaco húmedo y el Bosque Atlántico, y en una región seca: el Chaco seco. En las dos regiones húmedas, la diversidad era similar en el bosque nativo, independientemente de la presencia de ganado, pero difería de manera notable en los pastos abiertos. En cambio, en el Chaco seco, las diferencias entre el bosque nativo y las zonas abiertas eran menos evidentes. La estructura de la vegetación parece ser una determinante importante de la riqueza de especies, mientras que el clima regional determina las diferencias en la composición de las comunidades coprófagas. En los sistemas secos las especies parecen ser más generalistas en sus requerimientos y son más tolerantes a la apertura del medio ambiente, en cambio, en los ecosistemas húmedos el impacto del ganado vinculado a la apertura del medio ambiente parece ser más importante (Guerra Alonso *et al.* 2020).

La importancia de la matriz del paisaje parece ser decisiva cuando se trata de entornos menos boscosos y con un clima regional bastante seco, como es el caso de la región Mediterránea. Numa *et al.* (2009) estudiaron la composición y la organización de las comunidades de escarabajos en parcelas de hábitats anidados, unos en otros (parcelas de bosque incluidas en una matriz de paisaje abierto o viceversa, hábitats abiertos contenidos en una matriz forestal) y demostraron que las comunidades de escarabajos tendían a ser más similares a las de la matriz del paisaje dominante donde estaban integrados, que al mismo tipo de hábitat de otros paisajes. En Europa, aunque la fauna de los escarabajos coprófagos depende, en su mayor parte, de entornos abiertos o semiabiertos debido a una larga historia humana que ha conformado los paisajes dominantes, los recientes cambios en el hábitat y sobre todo de las prácticas de pastoreo han sido perjudiciales para las especies coprófagas (Barbero 1999).

La agricultura tradicional se ha asociado durante mucho tiempo con alguna forma de pastoreo, y los animales domésticos podían utilizarse tanto para la tracción animal como para la producción de leche y carne. Casi todas las granjas tenían algo de ganado, incluso pequeño, sobre todo de ovejas y cabras que a menudo pastaban en los bordes de las parcelas menos utilizadas para la producción agrícola. Esto contribuyó durante siglos al mantenimiento de una rica fauna de escarabajos coprófagos, cuyas poblaciones permanecieron en gran medida interconectadas en todo un territorio (Biström *et al.* 1991). El abandono de las prácticas agrícolas y ganaderas tradicionales

representa actualmente una amenaza importante para la biodiversidad en las zonas donde la heterogeneidad de los hábitats y la biodiversidad estuvieron mantenidas y moldeadas durante mucho tiempo (Rey-Benayas *et al.* 2007, Stoate *et al.* 2009). Este abandono, que implica la disminución del pastoreo extensivo, ha llevado a una reducción en la cantidad de estiércol disponible para los escarabajos estercoleros. Paradójicamente, la intensificación del pastoreo también tiene un impacto negativo en las comunidades de estos escarabajos al reducir la diversidad y afectar la estructura de sus comunidades debido a la disminución del número de las especies más grandes, que desempeñan un papel importante en la rápida eliminación del estiércol en el ecosistema (Jankielsohn *et al.* 2001, Negro *et al.* 2011).

Con el declive de este modelo agrícola, los monocultivos extensivos sustituyeron a las pequeñas parcelas de cultivos mixtos que antes eran comunes, y la transformación de la ganadería, al abandonar el pastoreo al aire libre durante una gran parte del año y generalizar el uso de tratamientos químicos para control de plagas, afectaron a las poblaciones de escarabajos coprófagos. Esto concierne a toda Europa, hasta Finlandia, donde las vacas que antes se criaban en pastos forestales se crían ahora, principalmente, en zonas abiertas e incluso en establos durante todo el año. En Finlandia ha disminuido el número de ovejas que solían criarse en los pastos más pobres, lo que condujo al enrarecimiento de muchas especies a partir de la década de 1960, y cuatro especies de *Onthophagus*, así como de *Melinopterus sphaelatus*, se extinguieron casi por completo; es probable que ahora ya estén extintas (Biström *et al.* 1991).

Todas las perturbaciones causadas por cambios en las prácticas ganaderas o por las alteraciones del hábitat dan lugar a cambios en la composición de las comunidades de escarabajos del estiércol, con la posible pérdida de especies, lo que plantea la cuestión de la relación entre la diversidad biológica y el funcionamiento del ecosistema. Manning *et al.* (2017) demostraron que el aumento en la riqueza de especies no se tradujo en el aumento del reciclaje de las deyecciones del ganado, mientras que, a la inversa, la disminución de la riqueza en especies tenía consecuencias limitadas sobre la eliminación de las deyecciones (Manning y Cutler 2018). Sin embargo, esto no significa que una mayor diversidad de escarabajos estercoleros no pueda beneficiar el funcionamiento del ecosistema, por ejemplo, en el caso de perturbaciones debidas a la presencia de residuos químicos tóxicos en las boñigas, después del tratamiento del ganado, las comunidades con alta diversidad pueden ser más resilientes, porque reúnen especies de diferentes sensibilidades, lo que puede no ser el caso de las comunidades con baja diversidad (Beynon *et al.* 2012).

En la región mediterránea, Lumaret *et al.* (1992) estudiaron las consecuencias del cambio en la práctica del pastoreo sobre la biodiversidad. En

sitios que habían sido pastoreados por ovejas durante décadas, se compararon dos sitios vecinos, uno de los cuales seguía siendo pastoreado por ovejas y el otro en el que las ovejas fueron sustituidas por ganado vacuno. Después de cinco años, la cantidad de estiércol disponible en el sitio con ganado vacuno se había multiplicado por tres, el número de escarabajos se multiplicó por tres y la biomasa fue multiplicada por 2.5, comparando con el sitio con ovejas. La organización de las comunidades entre los dos sitios, a lo largo de cinco años, mostró que hubo más especies grandes en el sitio con ganado vacuno y no hubo pérdida de especies, que en el que tenía ovejas. Tal reajuste de efectivos muestra el interés de la presencia de muchas especies de diferentes gremios en un mismo sitio. En una comunidad, aunque sólo unas pocas especies utilicen la mayor parte de los recursos disponibles, en un momento dado, dejando a las otras especies sólo un pequeño remanente disponible, cuando las condiciones cambian las relaciones entre las especies se pueden revertir; así, una especie dominante en un determinado sistema puede llegar a ser minoritaria cuando las condiciones de los recursos cambian. La presencia de muchas especies asegura que el ecosistema disponga de una reserva de funcionamiento que amortigüe los efectos de las perturbaciones (Lumaret *et al.* 1992).

5. CONCLUSIONES

Los escarabajos coprófagos realizan muchas funciones en los ecosistemas, entre ellas el reciclaje del estiércol para aumentar la productividad primaria, la bioturbación del suelo, la reducción de las plagas del ganado y la dispersión secundaria de semillas. Estos insectos, cada vez más, se enfrentan a perturbaciones en su entorno debido a los rápidos cambios en la ganadería y la agricultura, que utilizan cada vez más pesticidas y medicamentos para aumentar la producción, y se están homogeneizando los paisajes.

La necesidad de disponer de nuevas superficies de cultivo, a menudo conduce a la destrucción de los bosques y las selvas tropicales para dar paso a los cultivos industriales o a la ganadería extensiva. La mayoría de las especies forestales de estas regiones, que son las más frágiles, tienen dificultades para encontrar su lugar en estos nuevos hábitats, tanto más cuanto a menudo compiten en estos entornos pioneros con unas pocas especies generalistas bien adaptadas a las condiciones de los entornos abiertos; por ejemplo, *Digitonthophagus gazella* y *Euoniticellus intermedius*, cuya área de distribución sigue ampliándose favorecida por las introducciones de estas especies por el hombre (Isaza-López *et al.* 2015, Floate *et al.* 2017, Latha *et al.* 2016). En estos hábitats altamente modificados, las comunidades de escarabajos ester-

coleros son pobres, con altas tasas de rotación de especies, distribuciones de abundancia significativamente alteradas y un tamaño individual medio inferior al que se encuentra en los bosques intactos (Nichols *et al.* 2007).

La disminución masiva de los escarabajos estercoleros en Europa se inició en el decenio de 1960 y continuó en los decenios siguientes. Estas disminuciones se correlacionan con la reducción local de las superficies de pastos, el uso generalizado de químicos ecotóxicos encontrados en los excrementos y el paso de ganado en libertad al estabulado, del cual los excrementos ya no están disponibles para los escarabajos (Sánchez-Bayo *et al.* 2019).

En los lugares donde se ha practicado el pastoreo durante muchos años, su abandono pudo ser perjudicial para el funcionamiento del ecosistema de pastizales. A corto plazo, puede tratarse de un problema menor en las zonas abandonadas, donde cantidades pequeñas de excrementos son producidas por animales salvajes (Tonelli *et al.* 2018), aunque sean insuficientes y de calidad inferior a las producidas por el ganado (Jay-Robert *et al.* 2008).

La continuidad del pastoreo, a lo largo de muchos años, es esencial para mantener en buenas condiciones las comunidades de escarabajos coprófagos. La colonización de nuevos pastizales o la restauración de hábitats llevará tiempo y pasarán décadas antes de que grandes especies especialistas puedan colonizar zonas previamente abandonadas durante mucho tiempo (Buse *et al.* 2015), lo que puede causar problemas cuando se necesite reintroducir ganado o cambiar las prácticas, con una vuelta a una agricultura menos industrial o a la agricultura orgánica.

Bibliografía

- Adler, N., Bachmann, J., Blankenhorn, W. U., Floate, K. D., Jensen, J. & Römbke, J. 2016. Effects of ivermectin application on the diversity and function of dung and soil fauna: Regulatory and scientific background information. *Environmental Toxicology and Chemistry*, 35(8), 1914-1923.
- Ajmone-Marsan, P., García, J. F. & Lenstra, J. A. 2010. On the origin of cattle: How aurochs became cattle and colonized the World. *Evolutionary Anthropology*, 19(4), 148-157.
- Akhmetova, L. A. & Frolov, A. V. 2014. A review of the Scarab beetle Tribe Aphodiini (Coleoptera, Scarabaeidae) of the Fauna of Russia. *Entomological Review*, 94(6), 846-879. [Original Russian Text: Akhmetova, L. A., Frolov, A. V. 2014, *Entomologicheskoe Obozrenie*, 93(2), 403-447].
- Ambrožová, L., Sládeček, F. X. J., Zítek, T., Perlík, M., Kozel, P., Jirků, M., Čížek, L. 2021. Lasting decrease in functionality and richness: Effects of ivermectin use on dung beetle communities. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, 321, 107634. DOI: 10.1016/j.agee.2021.107634.
- Audino, L. D., Louzada, J. & Comita, L. 2014. Dung beetles as indicators of tropical forest restoration success: Is it possible to recover species and functional

- diversity? *Biological Conservation*, 169, 248-257. DOI: 10.1016/j.biocon.2013.11.023.
- Aust, M. O, Godlinski, F., Travis, G. R., Hao, X., McAllister, T. A., Leinweber, P. & Thiele-Bruhn, S. 2008. Distribution of sulfamethazine, chlortetracycline and tylosin in manure and soil of Canadian feedlots after subtherapeutic use in cattle. *Environmental Pollution*, 156, 1243-1251.
- Barbero, E., Palestrini, C. & Rolando, A. 1999. Dung beetle conservation: effects of habitat and resource selection (Coleoptera: Scarabaeoidea). *Journal of Insect Conservation*, 3, 75-84. DOI: 10.1023/A:1009609826831.
- Bayartogtokh, B., Kim, J. I. & Bae, Y. J. 2012. Lamellicorn beetles (Coleoptera: Scarabaeoidea) in Korea and Mongolia. *Entomological Research*, 42, 211-218.
- Bernal, J. L., Del Nozal, M. J., Salas, M., Galante, E. & Lumaret, J.-P. 1994. HPLC determination of residual ivermectin in cattle dung following subcutaneous injection. *Journal of Liquid Chromatography*, 17(11), 2429-2444.
- Bernués, A., Ruiz, R., Olaizola, A., Villalba, D. & Casasús, I. 2011. Sustainability of pasture-based livestock farming systems in the European Mediterranean context: Synergies and trade-offs. *Livestock Science*, 139, 44-57.
- Beynon, S. A., Mann, D. J., Slade, E. M. & Lewis, O., 2012. Species-rich dung beetle communities buffer ecosystem services in perturbed agro-ecosystems. *Journal of Applied Ecology*, 49, 1365-1372. DOI: 10.1111/j.1365-2664.2012.02210.x.
- Bianchin, I, Homer, M. R., Gomes, A. & Koller, W. W. 1992. Efeito de alguns carrapaticidas/insecticidas sobre *Onthophagus gazella*. *Centro Nacional de Pesquisa de Gado de Corte*, CT-45, 1-7.
- Bianchin, I, Alves, R. G. O. & Koller, W. W. 1997. Efeito de alguns carrapaticidas/insecticidas de aspersao sobre os adultos de *Onthophagus gazella* F. *Ecossistema*, 22, 116-119.
- Biström, O., Silfverberg, H. & Rutanen, I. 1991. Abundance and distribution of coprophilous Histerini (Histeridae) and *Onthophagus* and *Aphodius* (Scarabaeidae) in Finland (Coleoptera). *Entomologica Fennica*, 2, 53-66. DOI: 10.33338/ef.83536.
- Blanckenhorn, W. A., Puniamoorthy, N., Scheffczyk, A. & Römbke, J. 2013. Evaluation of eco-toxicological effects of the parasiticide moxidectin in comparison to ivermectin in 11 species of dung flies. *Ecotoxicology and Environmental Safety*, 89, 15-20.
- Blume, R. R., Younger, R. L., Aga, A. & Myers, C. J. 1976. Effects of residues of certain anthelmintics in bovine manure on *Onthophagus gazella*, a non-target organism, *The Southwestern Entomologist*, 1(2), 100-103.
- Buse, J., Ślachta, M., Sladeczek, F. X. J., Pung, M., Wagner, T. & Entling, M. H. 2015. Relative importance of pasture size and grazing continuity for the long-term conservation of European dung beetles. *Biological Conservation*, 187, 112-119.
- Carpaneto, G. M., Mazziotta, A. & Valerio, L. 2007. Inferring species decline from collection records: roller dung beetles in Italy (Coleoptera, Scarabaeidae). *Diversity and Distributions*, 13, 903-919.
- Carpaneto, G. M., Mazziotta, A., Pittino, R. & Luiselli, L. 2011. Exploring co-extinction correlates: the effects of habitat, biogeography and

- anthropogenic factors on ground squirrels-dung beetles associations. *Biodiversity and Conservation*, 20, 3059-3076. DOI: 10.1007/s10531-011-0162-5.
- Cruz Rosales, M., Martínez, M. I., López-Collado, J., Vargas-Mendoza, M., González-Hernández, H. & Fajersson, P. 2012. Effect of ivermectin on the survival and fecundity of *Euoniticellus intermedius* (Coleoptera: Scarabaeidae). *Revista de Biología Tropical International / Journal of Tropical Biology*, 60, 333-345.
- Dadour, I., Cook, D. & Hennessy, D. 2000. Reproduction and survival of the dung beetle *Onthophagus binodis* (Coleoptera: Scarabaeidae) exposed to abamectin and doramectin residues in cattle dung. *Environmental Entomology*, 29, 1116-1122.
- Edwards, F. A., Finan, J., Graham, L. K., Larsen, T. H., Wilcove, D. S., Hsu, W. W., Chey, V. K. & Hamer, K. C. 2017. The impact of logging roads on dung beetle assemblages in a tropical rainforest reserve. *Biological Conservation*, 205, 85-92. DOI: 10.1016/j.biocon.2016.11.011.
- Ejomah, A. J., Uyi, O. O. & Ekaye, S.-O. 2020. Exposure of the African mound building termite, *Macrotermes bellicosus* workers to commercially formulated 2,4-D and atrazine caused high mortality and impaired locomotor response. *PLoS ONE*, 15(3), e0230664. DOI: 10.1371/journal.pone.0230664.
- Errouissi, F., Alvinerie, M., Galtier, P., Kerboeuf, D. & Lumaret, J.-P. 2001. The negative effects of the residues of ivermectin in cattle dung using a sustained-release bolus on *Aphodius constans* (Duft.) (Coleoptera: Aphodiidae). *Veterinary Research*, 32, 421-427.
- Estes, A. M., Hearn, D. J., Snell-Rood, E. C., Feindler, M., Feeser, K., Abebe, T., Dunning Hotopp, J. C. & Moczek, A. P. 2013. Brood ball-mediated transmission of microbiome members in the dung beetle, *Onthophagus taurus* (Coleoptera: Scarabaeidae). *PLoS ONE* 8:e79061.
- Estrada, A., Anzures, A. & Coates-Estrada, R. 1999. Tropical rain forest fragmentation, howler monkeys (*Alouatta palliata*) and dung beetles at Los Tuxtlas, Mexico. *American Journal of Primatology*, 48, 253-262.
- FAO. 2009. *The state of Food and Agriculture. Livestock in the balance*. FAO, Rome. 180 pp.
- Finch, D., Schofield, H., Floate, K. D., Kubasiewicz, L. M. & Mathews, F. 2020. Implications of endectocide residues on the survival of Aphodiine dung beetles: A meta-analysis. *Environmental Toxicology and Chemistry*, 39(4), 863-872. DOI: 10.1002/etc.4671.
- Fincher, G. T. 1991. Sustained-release bolus for horn fly (Diptera: Muscidae) control: effects of methoprene and diflubenzuron on some non target species. *Environmental Entomology*, 20(1), 77-82. DOI: 10.1093/ee/20.1.77.
- Fincher, G. T. & Wang, G. T. 1992. Injectable moxidectin for cattle: effects on two species of dung-burying beetles. *Southwestern Entomologist*, 17(4), 303-306.
- Floate, K. D. 1998. Does a repellent effect contribute to reduced levels of insect activity in dung from cattle treated with ivermectin? *Bulletin of Entomological Research*, 88(3), 291-297.
- Floate, K. D., Wardhaugh, K. G., Boxall, A. B. A. & Sherratt, N. 2005. Faecal residues of veterinary parasiticides: non-target effects in the pasture environment. *Annual Review of Entomology*, 50, 153-179.

- Floate, K. D. 2006. Endectocide use in cattle and fecal residues: environmental effects in Canada. *The Canadian Journal of Veterinary Research*, 70, 1-10.
- Floate, K. D. 2007. Endectocide residues affect insect attraction to dung from treated cattle: implications for toxicity tests. *Medical and Veterinary Entomology*, 21, 312-322.
- Floate, K. D. & Kadiri, N. 2013. Dung beetles (Coleoptera: Scarabaeidae) associated with cattle dung on native grasslands of southern Alberta, Canada. *The Canadian Entomologist*, 145(6), 647-654.
- Floate, K. D., Watson, D. W., Weiss, R. M. & Olfert, O. 2017. Bioclimatic analyses for the distributions of *Onthophagus nuchicornis*, *Onthophagus taurus*, and *Digitonthophagus gazella* (Coleoptera: Scarabaeidae) in North America. *The Canadian Entomologist*, 149(4), 504-524.
- Footitt, R. G. & Adler, P. H. (eds.) 2017. *Insect Biodiversity: Science and Society*. Volume 1, 2nd edition. Wiley-Blackwell, Oxford, UK. DOI: 10.1002/9781118945568.
- Freydier, L. & Lundgren, J. G. 2016. Unintended effects of the herbicides 2,4-D and dicamba on lady beetles. *Ecotoxicology*, 25(6), 1270-1277. DOI: 10.1007/s10646-016-1680-4.
- Frizzas, M. R., Batista, J. L. F. L., Rocha, M. V. C & Oliveira C. M. 2020. Diversity of Scarabaeinae (Coleoptera: Scarabaeidae) in an urban fragment of Cerrado in Central Brazil. *European Journal of Entomology*, 117, 273-281. DOI: 10.14411/eje.2020.031.
- Galtier, P., Alvinerie, M., Berny, P., Fournier, J.-C., Kerboeuf, D., Lumaret, J.-P. & Mougin, C. 2002. Evaluation de l'impact éco-toxicologique résultant de l'usage de médicaments antiparasitaires en élevage extensif. 2ème Séminaire d'Ecotoxicologie de l'INRA, Sep 2002, Antibes, France. In : <https://hal.archives-ouvertes.fr/hal-01600135>.
- González-Canga, A., Prieto, A. M. S., Liébana, M. J. D., Martínez, N. F., Vega, M. S. & Vieitez, J. J. G. 2009. The pharmacokinetics and metabolism of ivermectin in domestic animal species. *The Veterinary Journal*, 179, 25-37.
- González-Tokman, D., Martínez, M. I., Farrera, A., Ortiz-Zayas, M. R. & Lumaret, J.-P. 2017. Effects of an herbicide on physiology, morphology, and fitness of the dung beetle *Euoniticellus intermedius* (Coleoptera: Scarabaeidae). *Environmental Toxicology and Chemistry*, 36, 96-102.
- Guerra Alonso, C. B., Zurita, G. A. & Bellocq, M. I. 2020. Dung beetles response to livestock management in three different regional contexts. *Scientific Reports*, 10, 3702. DOI: 10.1038/s41598-020-60575-5.
- Halley, B. A., Nessel, R. J. & Lu, A. Y. H. 1989. Environmental aspects of ivermectin usage in livestock: general considerations. Pp. 162-172. In: Campbell, W. C., *Ivermectin and abamectin*. Springer, New York, EUA.
- Hammer, T. J., Fierer, N., Hardwick, B., Simojoki, A., Slade, E., Taponen, J., Viljanen, H. & Roslin, T. 2016. Treating cattle with antibiotics affects greenhouse gas emissions, and microbiota in dung and dung beetles. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 283, 20160150. DOI: 10.1098/rspb.2016.0150.
- Hanafy, H. E. M. & El-Sayed, W. 2012. Soil nutrient as affected by activity of dung beetles, *Scarabaeus sacer* (Coleoptera: Scarabaeidae) and toxicity of certain herbicides on beetles. *Journal of Applied Sciences Research*, 8(8), 4752-4758.

- Hanski, I., Wirta, H., Nyman, T. & Rahagalala, P. 2008. Resource shifts in Malagasy dung beetles: contrasting processes revealed by dissimilar spatial genetic patterns. *Ecology Letters*, 11(11), 1208-1215.
- Hempel, H., Scheffczyk, A., Schallnaß, H. J., Lumaret, J.-P., Alvinerie, M. & Römbke, J. 2006. Toxicity of four veterinary parasiticides on larvae of the dung beetle *Aphodius constans* in the laboratory. *Environmental Toxicology and Chemistry*, 25, 3155-3163.
- Holter, P., Sommer, C., Grønvold, J. & Madsen, M. 1993. Effects of ivermectin treatment on the attraction of dung beetles (Coleoptera: Scarabaeidae and Hydrophilidae) to cow pats. *Bulletin of Entomological Research*, 83, 53-58.
- Howden, H. F. & Nealis, V. G. 1975. Effects of clearing in a tropical rain forest on the composition of the coprophagous scarab beetles fauna (Coleoptera). *Biotropica*, 7(2), 77-83. DOI: 10.2307/2989750.
- Ivie, G. W. 1978. Fate of diflubenzuron in cattle and sheep. *Journal of Agricultural and Food Chemistry*, 26(1), 81-89.
- Isaza-López, L. M., Montoya-Molina, S., Giraldo-Echeverry, C., León-González, J., González-Alvarado, A. & Montoya-Lerma, J. 2015. Nuevos registros del escarabajo indoafricano *Digitonthophagus gazella* (Fabricius 1787) (Coleoptera: Scarabaeinae) en Colombia. *Biota Colombiana*, 16(1), 45-53.
- Ishikawa, I. & Iwasa, M. 2020. Toxicological effect of ivermectin on the survival, reproduction, and feeding activity of four species of dung beetles (Coleoptera: Scarabaeidae and Geotrupidae) in Japan. *Bulletin of Entomological Research*, 110, 106-114. DOI: 10.1017/S0007485319000385.
- Iwasa, M., Maruo, T., Ueda, M. & Yamashita, N. 2007. Adverse effects of ivermectin on the dung beetles, *Caccobius jessoensis* Harold, and rare species, *Copris ochus* Motschulsky and *Copris acutidens* Motschulsky (Coleoptera: Scarabaeidae), in Japan. *Bulletin of Entomological Research*, 97, 619-625. DOI: 10.1017/S0007485307005329.
- Jacobs, C. T. & Scholtz, C. H. 2015. A review on the effect of macrocyclic lactones on dung-dwelling insects: Toxicity of macrocyclic lactones to dung beetles. *Onderstepoort Journal of Veterinary Research*, 82(1), 858. DOI: 10.4102/ojvr.v82i1.858.
- Jankielsohn, A., Scholtz, C. H. & Louw, S. V. D. M. 2001. Effects of habitat transformation on dung beetle assemblages: A comparison between a South African nature reserve and neighboring farms. *Environmental Entomology*, 30, 474-483.
- Jay-Robert, P., Niogret, J., Errouissi, F., Labarussias, M., Paoletti, E., Vázquez Luis, M. & Lumaret, J.-P. 2008. Relative efficiency of extensive grazing vs. wild ungulates management for dung beetle conservation in a heterogeneous landscape from Southern Europe (Scarabaeinae, Aphodiinae, Geotrupinae). *Biological Conservation*, 141, 2879-2887.
- Kang, J. H., Lim, C. S., Park, S. H., Seok, S. W., Yoon, T. J., Bayartogtokh, B. & Bae, Y. J. 2018. Historical domestication-driven population expansion of the dung beetle *Gymnopleurus mopsus* (Coleoptera: Scarabaeidae) from its last refuge in Mongolia. *Scientific Reports*, 8, 3963. DOI: 10.1038/s41598-018-22182-3.
- Kim, J. I. 1998. Decreasing state of Coleoptera population in Korea. *Journal of Korean Biota*, 3, 351-361.

- Krüger, K., Lukhele, O. M. & Scholtz, C. H. 1999. Survival and reproduction of *Euoniticellus intermedius* (Coleoptera: Scarabaeidae) in dung following application of cypermethrin and flumethrin pour-ons to cattle. *Bulletin of Entomological Research*, 89(6), 543-548.
- Krüger, K. & Scholtz, C. H. 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.
- Latha, T., Huang, P.-Y., Pérez, G. A. & Paquiul, I. O. 2016. Dung beetle assemblage in a protected area of Belize: A study on the consequence of forest fragmentation and isolation. *Journal of Entomology and Zoology Studies*, 4(1), 457-463.
- Lobo, J. M. 2001. Decline of roller dung beetle (Scarabaeinae) populations in the Iberian Peninsula during the 20th century. *Biological Conservation*, 97(1), 43-50.
- Lobo, J. M., Lumaret, J.-P. & Jay-Robert, P. 2001. Diversity, distinctiveness and conservation status of the Mediterranean coastal dung beetle assemblage in the Regional Natural Park of the Camargue (France). *Diversity and Distributions*, 7, 257-270. DOI: 10.1046/j.1366-9516.2001.00122.x.
- Lumaret, J.-P. 1986. Toxicité de certains anthelminthiques vis-à-vis des insectes coprophages et conséquences sur la disparition des excréments de la surface du sol. *Acta Oecologica, Oecologia applicata*, 7, 313-324.
- Lumaret, J.-P., Alvinerie, M., Hempel, H., Schallnass, H.-J., Claret, D. & Römbke, J. 2007. New screening test to predict the potential impact of ivermectin-contaminated cattle dung on dung beetles. *Veterinary Research*, 38, 15-24.
- Lumaret, J.-P., Kadiri, N. & Bertrand, M. 1992. Changes in resources: consequences for the dynamics of dung beetle communities. *Journal of Applied Ecology*, 29(2), 349-356. DOI: 10.2307/2404504.
- Lumaret, J.-P., Galante, E., Lumbreras, C., Mena, C., Bertrand, M., Bernal, J. L., Cooper, J. F., Kadiri, N. & Crowe, D. 1993. Field effects of ivermectin residues on dung beetles. *Journal of Applied Ecology*, 30(3), 428-436.
- Lumaret, J.-P. & Errouissi, F. 2002. Use of anthelmintics in herbivores and evaluation of risks for the non target fauna of pastures. *Veterinary Research*, 33(5), 547-562.
- Lumaret, J.-P., Errouissi, F., Floate, K., Römbke, J. & Wardhaugh, K. 2012. A review on the toxicity and non-target effects of macrocyclic lactones in terrestrial and aquatic environments. *Current Pharmaceutical Biotechnology*, 13(6), 1004-1060. DOI: 10.2174/138920112800399257.
- Lumaret, J.-P. & Kadiri, N. 2018. Les médicaments vétérinaires et leurs résidus: quels risques pour les organismes non cibles et le fonctionnement des écosystèmes? *Bulletin des GTV, Hors Série 2018 "Gestion du parasitisme: nouveaux enjeux, nouveaux défis"*. Pp. 93-100.
- Lumaret, J.-P., Kadiri, N., Martínez-M, I. 2022. The Global Decline of Dung Beetles. Pp. 553-562. In: DellaSala, D.A., Goldstein, M.I. (Eds.), *Imperiled: The Encyclopedia of Conservation*, vol. 3. Elsevier. <https://dx.doi.org/10.1016/B978-0-12-821139-7.00018-0>.
- Manning, P., Slade, E. M., Beynon, S. A. & Lewis, O. T. 2017. Effect of dung beetle species richness and chemical perturbation on multiple ecosystem functions. *Ecological Entomology*, 42(5), 577-586. DOI: 10.1111/een.12421.

- Manning, P. & Cutler, G. C. 2018. Ecosystem functioning is more strongly impaired by reducing dung beetle abundance than by reducing species richness. *Agriculture, Ecosystems and Environment*, 264, 9-14. DOI: 10.1016/j.agee.2018.05.002.
- Martínez, M. I., Cruz, M. R. & Lumaret, J.-P. 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 Zoológica Mexicana (n.s.)*, 80, 185-196.
- Martínez, M. I., Lumaret, J.-P. & Cruz, M. R. 2001. Suspected side effects of an herbicide on dung beetle populations (Coleoptera: Scarabaeidae). *Comptes Rendus de l'Académie des Sciences, Series III - Sciences de la Vie, Life Sciences*, 324, 989-994.
- Martínez, M. I. & Lumaret, J.-P. 2006. Las prácticas agropecuarias y sus consecuencias en la entomofauna y el entorno ambiental. *Folia Entomológica Mexicana*, 45(1), 57-68.
- Martínez, M. I., Ramírez-Hernández, A. & Lumaret, J.-P. 2017a. Medicinas veterinarias, plaguicidas y los escarabajos del estiércol en la zona tropical de Palma Sola, Veracruz, México. *Southwestern Entomologist*, 42(2), 563-574.
- Martínez, M. I., Lumaret, J.-P., Ortiz Zayas, R. & Kadiri, N. 2017b. The effects of sublethal and lethal doses of ivermectin on the reproductive physiology and larval development of the dung beetle *Euoniticellus intermedius* (Coleoptera: Scarabaeidae). *The Canadian Entomologist*, 149(4), 461-472.
- Martínez, M. I., Kadiri, N., Gil Pérez, Y. & Lumaret, J.-P. 2018. Trans-generational and within-generational effects of two macrocyclic lactones on tunneller and dweller dung beetles (Coleoptera: Scarabaeidae): a case study. *The Canadian Entomologist*, 150(5), 610–621. DOI: 10.4039/tce.2018.35.
- Martin-Laurent, F., Topp, E., Billet, L., Batisson, I., Malandain, C., Besse-Hoggan, P., Morin, S., Artigas, J., Bonnineau, C., Kergoat, L., Devers-Lamrani, M. & Pesce, S. 2019. Environmental risk assessment of antibiotics in agroecosystems: Ecotoxicological effects on aquatic microbial communities and dissemination of antimicrobial resistances and antibiotic biodegradation potential along the soil-water continuum. *Environmental Science and Pollution Research*, 26, 18930-18937. DOI: 10.1007/s11356-019-05122-0.
- McKellar, Q. A. 1997. Ecotoxicology and residues of anthelmintic compounds. *Veterinary Parasitology*, 72(3-4), 413-435.
- Morton, H. L., Moffett, J. O. & MacDonald, R. H. 1972. Toxicity of herbicides to newly emerged honey bees. *Environmental Entomology*, 1, 102-104.
- Negro, M., Rolando, A. & Palestrini, C. 2011. The impact of overgrazing on dung beetle diversity in the Italian Maritime Alps. *Environmental Entomology*, 40(5), 1081-1092.
- Nichols, E., Larsen, T., Spector, S., Davis, A. L., Escobar, F., Favila, M., Vulinec, K. & The Scarabaeinae Research Network. 2007. Global dung beetle response to tropical forest modification and fragmentation: A quantitative literature review and meta-analysis. *Biological Conservation*, 137(1), 1-19.
- Nichols, E., Gardner, T. A., Peres, C. A., Spector, S. & The Scarabaeinae Research Network. 2009. Co-declining mammals and dung beetles: An impending ecological cascade. *Oikos*, 118, 481-487. DOI: 10.1111/j.1600-0706.2009.17268.x.

- Nieman C. C., Floate, K. D., Düring, R. A., Heinrich, A. P., Young, D. K. & Schaefer, D. M. 2018. Eprinomectin from a sustained release formulation adversely affected dung breeding insects. *PLoS ONE* 13(8): e0201074. DOI: 10.1371/journal.pone.0201074.
- Nikolajev, G. V. 1988. *Lamellicorn Beetles of Khazakhstan and Middle Asia*. Science, Kazakhstan, Alma-Ata.
- Numa, C., Verdú, J. R., Sánchez, A. & Galante, E. 2009. Effect of landscape structure on the spatial distribution of Mediterranean dung beetle diversity. *Diversity and Distributions*, 15, 489-501.
- Nummelin, M. & Hanski, I. 1989. Dung beetles of the Kibala Forest, Uganda: comparison between virgin and managed forest. *Journal of Tropical Ecology*, 5, 349-352.
- O'Hea, N. M., Kirwan, L., Giller, P. A. & Finn, J. A. 2010. Lethal and sub-lethal effects of ivermectin on north temperate dung beetles, *Aphodius ater* and *Aphodius rufipes* (Coleoptera: Scarabaeidae). *Insect Conservation and Diversity*, 3, 24-33.
- OECD (Organisation for Economic Co-operation and Development). 2010. Guidance document on the determination of the toxicity of a test chemical to the dung beetle *Aphodius constans*. *Series on Testing and Assessment: Ecotoxicity Testing*, no. 122. ENV/JM/MONO(2010)13. Paris, France.
- Opdycke, J. C. 1976. *Metabolism and fate of diflubenzuron in chickens and swine*. University of Maryland, Faculty of the Graduate School (PhD Thesis).
- Paik, W. H. 1976. Biology of the dung beetles in Korea. *College of Agriculture Bulletin, Seoul National University*, 1, 153-194.
- Parker, E. S., Dury, G. J. & Moczek, A. P. 2019. Transgenerational developmental effects of species-specific, maternally transmitted microbiota in *Onthophagus* dung beetles. *Ecological Entomology*, 44(2), 274-282. DOI: 10.1111/een.12703.
- Parker, E. S., Newton, I. L. G. & Moczek, A. P. 2020. (My microbiome) would walk 10,000 miles: maintenance and turnover of microbial communities in introduced dung beetles. *Microbial Ecology*, 80(2), 435-446. DOI: 10.1007/s00248-020-01514-9.
- Peck, S. B. & Forsyth, A. 1982. Composition, structure and competitive behaviour in a guild of Ecuadorian rain forest dung beetles (Coleoptera: Scarabaeidae). *Canadian Journal of Zoology*, 60, 1624-1634.
- Pérez-Cogollo, L. C., Rodríguez-Vivas, R. I., Delfín-González, H., Reyes-Novelo, E. & Ojeda-Chi, M. 2015. Lethal and sublethal effects of ivermectin on *Onthophagus landolti* (Coleoptera: Scarabaeidae). *Environmental Entomology*, 44(6), 1634-1640.
- Pérez-Cogollo, L. C., Rodríguez-Vivas, R. I., Reyes-Novelo, E., Delfín-González, H. & Muñoz-Rodríguez, D. 2017. Survival and reproduction of *Onthophagus landolti* (Coleoptera: Scarabaeidae) exposed to ivermectin residues in cattle dung. *Bulletin of Entomological Research*, 107, 118-125.
- Pingali, P. & McCullough, E. 2010. Drivers of change in global agriculture and livestock systems. Pp. 5-10. In: Steinfeld, H., Mooney, H. A., Schneider, F. & Neville, L. E. (eds.): *Livestock in a changing landscape. Vol. I. Drivers, consequences, and responses*. Island Press, Washington, D.C.
- Prosser, R. S., Anderson, J. C., Hanson, M. L., Solomon, K. R. & Sibley, P. K. 2016. Indirect effects of herbicides on biota in terrestrial edge-of-field habitats: A

- critical review of the literature. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, 232, 59-72.
- Puntsagdulam, J. 1974. Contribution to the fauna of lamellicorn beetles (Coleoptera, Scarabaeidae) in Mongolia. *Insects of Mongolia*, 2, 123-143. Leningrad.
- Puntsagdulam, J. 1979. New data on lamellicorn beetles (Coleoptera, Scarabaeidae) of Mongolia. *Insects of Mongolia*, 6, 82-89. Leningrad.
- Reid, R. S., Bedelian, C., Said, M. Y., Russel, L., Kruska, R., Mauricio, M., Castel, V., Olson, J. & Thornton, P. K. 2010. Global livestock impacts on biodiversity. Pp. 111-137. In: Steinfeld, H., Mooney, H. A., Schneider, F. & Neville, L. E. (Eds.): *Livestock in a changing landscape. Vol. I. Drivers, consequences, and responses*. Island Press, Washington, D.C.
- Rey-Benayas, J. M., Martins, A., Nicolau, J. M. & Schulz, J. J. 2007. Abandonment of agricultural land: An overview of drivers and consequences. *CAB Reviews: Perspectives in Agriculture, Veterinary Science, Nutrition and Natural Resources*, 2(057), 1-14. DOI: 10.1079/PAVSNNR20072057.
- Rodríguez-Vivas, R., Basto-Estrella, G. S., Reyes-Novelo E., Pérez-Cogollo, L. C., Arcila-Fuentes, W., Ojeda-Chi, M. & Martínez, M. I. 2019a. *Onthophagus landolti* and *Canthon indigaceus chevrolati* (Coleoptera: Scarabaeinae) are attracted to the feces of ivermectin-treated cattle in the Mexican tropics. *Revista de Biología Tropical*, 67(1), 254-265.
- Rodríguez-Vivas, R., I., Basto-Estrella, G. S., Reyes-Novelo E., Arcila-Fuentes, W., Ojeda-Chi, M., Trinidad-Martínez, I. & Martínez, M. I. 2019b. Sub-lethal effects of moxidectin on the Neotropical dung beetle *Onthophagus landolti* Harold (Coleoptera: Scarabaeinae). *Journal of Asia-Pacific Entomology*, 22, 239-242. DOI: 10.1016/j.aspen.2019.01.005.
- Rodríguez-Vivas, R. I., Basto-Estrella, G. S., Reyes-Novelo, E., Arceo-Moran, A. A., Arcila-Fuentes, W. R., Ojeda-Chi, M. M. & Martínez, M. I. 2020. Evaluation of the attraction, lethal and sublethal effects of the faeces of ivermectin-treated cattle on the dung beetle *Digitonthophagus gazella* (Coleoptera: Scarabaeidae). *Austral Entomology*, 59, 368-374. DOI: 10.1111/aen.12450.
- Römbke, J., Hempel, H., Scheffczyk, A., Schallnaß, H.-J., Alvinerie, M. & Lumaret, J.-P. 2007. Environmental risk assessment of veterinary pharmaceuticals: Development of a standard laboratory test with the dung beetle *Aphodius constans*. *Chemosphere*, 70, 57-64.
- Sánchez-Bayo, F. & Wyckhuys, K. A. G. 2019. Worldwide decline of the entomofauna: A review of its drivers. *Biological Conservation*, 232, 8-27. DOI: 10.1016/j.biocon.2019.01.020.
- Schwab, D. B., Riggs, H. E., Newton, I. L. G. & Moczek, A. P. 2016. Developmental and ecological benefits of the maternally transmitted microbiota in a dung beetle. *The American Naturalist*, 188(6), 679-692.
- Shahabuddin Hidayat, P., Manuwoto, S., Noerdjito, W. A., Tschartnke, T. & Schulze, C. H. 2010. Diversity and body size of dung beetles attracted to different dung types along a tropical land-use gradient in Sulawesi, Indonesia. *Journal of Tropical Ecology*, 26, 53-65.
- Sommer, C. & Nielsen, B. O. 1992. Larvae of the dung beetle *Onthophagus gazella* F. (Col., Scarabaeidae) exposed to lethal and sublethal ivermectin concentrations. *Journal of Applied Entomology*, 114, 502-509.

- Steel, J. W. 1993. Pharmacokinetics and metabolism of avermectins in livestock. *Veterinary Parasitology*, 48, 45-57.
- Stoate, C., Báldi, A., Beja, P., Boatman, N. D., Herzon, I., van Doorn, A., de Snoo, G. R., Rakosy, L. & Ramwell, C. 2009. Ecological impacts of early 21st century agricultural change in Europe. A review. *Journal of Environmental Management*, 91, 22-46.
- Strong, L. & Wall, R. 1994. Effects of ivermectin and moxidectin on the insects of cattle dung. *Bulletin of Entomological Research*, 84, 403-410. DOI: 10.1017/S0007485300032533.
- Strong, L., Wall, R., Woolford, A. & Djeddour, D. 1996. The effect of faecally excreted ivermectin and fenbendazole on the insect colonisation of cattle dung following the oral administration of sustained-release boluses. *Veterinary Parasitology*, 62(3-4), 253-266.
- Suárez-Moo, P., Cruz-Rosales, M., Ibarra-Laclette, E., Desgarenes, D., Huerta, C. & Lamelas, A. 2020. Diversity and composition of the gut microbiota in the developmental stages of the dung beetle *Copris incertus* Say (Coleoptera, Scarabaeidae). *Frontiers in Microbiology*, 11, 1698. DOI: 10.3389/fmicb.2020.01698.
- Sullivan, C. D., Slade, E. M., Bai, M., Shi, K. & Riordan, P. 2018. Evidence of forest restoration success and the conservation value of community-owned forests in Southwest China using dung beetles as indicators. *PLoS ONE*, 13(11): e0204764. DOI: 10.1371/journal.pone.0204764.
- Tasheva, M. 1996. *Environmental Health Criteria 184; Diflubenzuron*. World Health Organization, Geneva. In: <http://www.inchem.org/documents/ehc/ehc/ehc184.htm>.
- Tasho, R. P. & Cho, J. Y. 2016. Veterinary antibiotics in animal waste, its distribution in soil and uptake by plants: A review. *Science of the Total Environment*, 563-564, 366-376. DOI: 10.1016/j.scitotenv.2016.04.140.
- Tonelli, M., Verdú, J. R. & Zunino, M. 2018. Effects of the progressive abandonment of grazing on dung beetle biodiversity: body size matters. *Biodiversity and Conservation*, 27, 189-204.
- Thornton, P. K. 2010. Livestock production: recent trends, future prospects. *Philosophical Transaction of the Royal Society B*, 365, 2853-2867. DOI: 10.1098/rstb.2010.0134.
- Verdú, J. R., Cortez, V., Martínez-Pinna, J., Ortiz A. J., Lumaret, J.-P., Lobo, J. M., Sánchez-Piñero, F. & Numa, C. 2018b. First assessment of the comparative toxicity of ivermectin and moxidectin in adult dung beetles: Sub-lethal symptoms and pre-lethal consequences. *Scientific Reports*, 8, 14885. DOI: 10.1038/s41598-018-33241-0
- Verdú, J. R., Cortez, V., Martínez-Pinna, J., Ortiz A. J., Lumaret, J.-P., Lobo, J. M., Sánchez-Piñero, F. & Numa, C. 2019. Author Correction: First assessment of the comparative toxicity of ivermectin and moxidectin in adult dung beetles: Sub-lethal symptoms and pre-lethal consequences. *Scientific Reports*, 9, 7845. DOI : 10.1038/s41598-019-43806-2.
- Verdú, J. R., Cortez, V., Ortiz, A. J., Lumaret, J.-P., Lobo, J. M. & Sánchez-Piñero, F. 2020a. Biomagnification and body distribution of ivermectin in dung beetles. *Scientific Reports*, 10, 9073. DOI: 10.1038/s41598-020-66063-0.
- Verdú, J. R., Sánchez-Piñero, F., Lobo, J. M. & Cortez, V. 2020b. Evaluating long-term ivermectin use and the role of dung beetles in reducing short-term CH₄

- and CO₂ emissions from livestock faeces: a mesocosm design under Mediterranean conditions. *Ecological Entomology*, 45(1), 109-120. DOI: 10.1111/een.12777.
- Villada-Bedoya, S. 2022. *Condición corporal, selección sexual y respuestas fisiológicas de los escarabajos del estiércol mediadas por la exposición subletal a pesticidas agrícolas*. Tesis doctoral. Instituto de Ecología, A. C. Xalapa, Ver. México. 152 pp.
- Villada-Bedoya, S., Chávez-Ríos, J. R., Montoya, B., Castelán, F., Córdoba-Aguilar, A., Escobar, F. & González-Tokman, D. 2021. Heat shock proteins and antioxidants as mechanisms of response to ivermectin in dung beetle *Euoniticellus intermedius*. *Chemosphere*, 269, 128707. DOI: 10.1016/j.chemosphere.2020.128707.
- Villada-Bedoya, S., Córdoba-Aguilar, A., Escobar, F., Martínez, M. I. & González-Tokman, D. 2019. Dung beetle body condition: A tool for disturbance evaluation in contaminated pastures. *Environmental Toxicology and Chemistry*, 38(11), 2392-2404.
- Wagner, D. L. 2019. Global insect decline: comments on Sánchez-Bayo and Wyckhuys (2019). *Biological Conservation*, 233, 334-335.
- Wagner, D. L. 2020. Insect declines in the Anthropocene. *Annual Review of Entomology*, 65, 457-480.
- Wang, M. & Tang, J. C. 2010. Research of antibiotics pollution in soil environments and its ecological toxicity. *Journal of Agriculture and Environmental Sciences*, 29, 261-266 (suppl).
- Wardhaugh, K. G. & Rodríguez-Menéndez, H. 1988. The effects of the antiparasitic drug, ivermectin, on the development and survival of the dung-breeding fly, *Orthelia cornicina* (F) and the scarabaeine dung beetles, *Copris hispanus* L., *Bubas bubalus* (Olivier) and *Onitis belial* (F). *Journal of Applied Entomology*, 106, 381-389.
- Wardhaugh, K. G., Holter, P. & Longstaff, B. C. 2001a. The development and survival of three species of coprophagous insect after feeding of the faeces of sheep treated with controlled-release formulations of ivermectin or albendazole. *Australian Veterinary Journal*, 79, 125-132.
- Wardhaugh, K. G., Longstaff, B. C. & Morton, R. 2001b. A comparison of the development and survival of the dung beetle, *Onthophagus taurus* (Schreb.) when fed on the faeces of cattle treated with pour-on formulations of eprinomectin or moxidectin. *Veterinary Parasitology*, 99, 155-168.
- Weaving, H., Sands, B. & Wall, R. 2020. Reproductive sublethal effects of macrocyclic lactones and synthetic pyrethroids on the dung beetle *Onthophagus similis*. *Bulletin of Entomological Research*, 110(2), 195-200. DOI: 10.1017/S0007485319000567.
- WHO. 1995. *Diflufenzuron Health and Safety Guide 99. Environmental Health Criteria 184; Diflufenzuron*. United Nations Environment Programme, World Health Organization, International Labour Organisation, Genève. In: <https://wedocs.unep.org/20.500.11822/29649>.
- Wirta, H., Orsini, L. & Hanski, I. 2008. An old adaptive radiation of forest dung beetles in Madagascar. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 47, 1076-1089.
- Wohde, M., Blanckenhorn, W. U., Floate, K., Lahr J., Lumaret, J.-P., Roembke, J., Scheffczyk, A., Tixier, T. & Düring, R. A. 2016. Analysis and dissipation of

- the antiparasitic agent ivermectin in cattle dung under different field conditions. *Environmental Toxicology and Chemistry*, 35(8), 1924-1933.
- Ziani, S. & Gudenzi, I. 2006. Studies on Palearctic *Onthophagus* associated with burrows of small mammals. I. *O. furciceps*, *O. kindermanni*, *O. vitulus* and closely related species (Coleoptera Scarabaeidae). *Bollettino della Società Entomologica Italiana*, 138(3), 207-248.
- Ziani, S. & Gudenzi, I. 2007. Studies on Palearctic *Onthophagus* associated with burrows of small mammals. II. *O. semicornis* and closely related species (Coleoptera: Scarabaeidae: Onthophaginae). *Folia Heyrovskyana, Series A*, 15(2), 89-114.
- Ziani, S. & Gudenzi, I. 2009. Studies on Palearctic *Onthophagus* associated with burrows of small mammals. III. *O. aerarius* and closely related species (Coleoptera Scarabaeidae). *Bollettino della Società Entomologica Italiana*, 141(1), 29-44.
- Ziani, S. & Moradi Gharakhloo, M. 2010. Studies on Palearctic *Onthophagus* associated with burrows of small mammals. IV. A new Iranian species belonging to the *furciceps* group (Coleoptera, Scarabaeidae, Onthophagini). In: Ratcliffe, B. & Krell, F.-T. (Eds.): *Current advances in Scarabaeoidea research*. *ZooKeys*, 34, 33-40. DOI: 10.3897/zookeys.34.272.
- Zunino, M. & Barbero, E. 1990. Food relocation and the reproductive biology of *Aphodius fossor* (L.) (Coleoptera, Scarabaeidae, Aphodiinae). *Ethology Ecology & Evolution*, 2(3), 334. DOI: 10.1080/08927014.1990.9525480.
- Zunino, M. & Halffter, G. 2007. The association of *Onthophagus* Latreille, 1802 beetles (Coleoptera: Scarabaeinae) with vertebrate burrows and caves. *Elytron*, 21, 17-55.



Los escarabajos del estiércol han atraído a muchos investigadores en el mundo debido a su biología tan atractiva y a su importancia en los ecosistemas de pastizales ganaderos. Diversos autores han condensado en varios libros los estudios efectuados sobre estos insectos. Desde 1879, Jean-Henri Fabre inició el estudio del comportamiento de estos insectos, descrito muchas veces en los *Souvenirs Entomologiques*. Posteriormente Gonzalo Halffter y Eric G. Matthews (1966) publicaron el libro *The natural history of dung beetles of the subfamily Scarabaeinae*, al que le siguió *The Nesting Behavior of the Dung Beetles (Scarabaeinae). An ecological and evolutive approach*, publicado por G. Halffter y W. David Edmonds (1982). Posteriormente se editaron el de *Dung Beetle Ecology* (1991) por Ilkka Hanski y Yves Cambefort, el de *Evolutionary Biology and Conservation of Dung Beetles* de Clarke H. Scholtz, Adrian Davis y Ute Kryger (2009) y el de *Ecology and Evolution of Dung Beetles* de Leigh W. Simmons y James Ridsdill-Smith (2011). En el presente libro se ha recopilado la mayor cantidad posible de información publicada sobre los aspectos más importantes de la biología reproductiva y su regulación ambiental y fisiológica de los escarabajos estercoleros. En los primeros cuatro capítulos se describe el comportamiento reproductor, los sistemas reproductivos de las hembras y de los machos, el desarrollo preimaginal y el desarrollo imaginal. En los dos siguientes capítulos se abordan la regulación ambiental y fisiológica de la reproducción, y la comunicación química. En los dos capítulos finales se tratan las funciones y los servicios ecosistémicos que brindan estos escarabajos, y los riesgos y las amenazas que representan para ellos las alteraciones del medio ambiente.



9 788409 481484