



Comportamiento reproductivo de coleópteros coprófagos (Coleoptera: Scarabaeidae) en condiciones de laboratorio

Reproductive behavior of dung beetles (Coleoptera: Scarabaeidae) in laboratory conditions

Estrella Cárdenas-Castro¹; Andrés Páez-Martínez²

¹ Bióloga, M.Sc. Facultad de Ciencias y Tecnologías, Universidad Santo Tomás. Bogotá D.C., Colombia, estrellacardenas@ustadistancia.edu.co.

² Biólogo, Ph.D. Departamento de Ciencias Básicas, Universidad de La Salle, Bogotá D.C. Colombia, apaez@unisalle.edu.co.

Citar: CÁRDENAS-CASTRO; PÁEZ-MARTÍNEZ. 2017. Comportamiento reproductivo de coleópteros coprófagos (Coleoptera: Scarabaeidae) en condiciones de laboratorio. 34(1):74-83. doi: <http://dx.doi.org/10.22267/rcia.173401.64>.

Recibido: Junio 22 de 2015.

Aceptado: Marzo 03 de 2017.

RESUMEN

Los coleópteros coprófagos tienen una valiosa función en el equilibrio ecológico de los agroecosistemas debido a su importancia en la limpieza de praderas y en la fertilidad del suelo. El objetivo de este estudio fue determinar el comportamiento reproductivo de coleópteros coprófagos en condiciones de laboratorio. Los escarabajos se recolectaron directamente de bostas en cinco fincas ganaderas del piedemonte de Casanare, Colombia. En el laboratorio se hizo la determinación taxonómica y el mantenimiento de varios ejemplares para observar su comportamiento, ciclo de vida y tasa de reproducción. Las especies encontradas fueron: *Ateuchus aeneomicans*, *Aphodius granarius*, *Aphodius* sp., *Dichotomius agenor*, *Dichotomius* sp. y *Digitonthophagus gazella*. Se logró mantener en el laboratorio únicamente la especie *A. aeneomicans*, de la cual se determinó su ciclo de vida. El tiempo desde huevo hasta adulto osciló entre 60 y 68 días; su tasa de reproducción se estimó en 0,21 individuos por semana. Durante seis meses de observación la población de *A. aeneomicans* se mantuvo constante; probablemente las condiciones de laboratorio no fueron las óptimas para su incremento poblacional.

Palabras clave: escarabajo coprófago, ciclo de vida, tasa reproductiva, finca ganadera, agroecosistema.

ABSTRACT

The dung beetles have a crucial role in the ecological balance in agroecosystems due to their importance in the cleaning of meadows and in soil fertility. The aim of this study was to determine the reproductive behavior of dung beetles in laboratory conditions. The beetles were collected directly from cow pats in five livestock farms in the Casanare foothills, Colombia. The maintenance, taxonomy, behavior, life cycle and reproduction rate were determined in the laboratory. The species found were: *Ateuchus aeneomicans*, *Aphodius granarius*, *Aphodius sp.*, *Dichotomius agenor*, *Dichotomius sp* and *Digitonthophagus gazella*. Only *A. aeneomicans* could be maintained, its life cycle from egg to adult ranged between 60 to 68 days, and the reproductive rate estimate was 0.21 individuals per week. During six months of observation, the population of *A. aeneomicans* did not increase. Probably laboratory conditions were not optimal.

Key words: dung beetles, life cycle, reproductive rate, livestock farm, agro ecosystem.

INTRODUCCIÓN

Los coleópteros coprófagos conocidos también como escarabajos estercoleros, son insectos benéficos que se alimentan principalmente de excretas. Pertenecen a la clase Insecta, Orden Coleoptera, Superfamilia Scarabaeoidea Latreille, 1802, Familias: Scarabaeidae Latreille 1802 y Geotrupidae Latreille, 1802 (Bouchard *et al.*, 2011). Se han clasificado más de 6000 especies de escarabajos coprófagos en todo el mundo (Medina *et al.*, 2001). En Colombia se han registrado aproximadamente 300 especies de las cuales 105 son de la subfamilia Scarabaeinae que habitan en la región de la Orinoquia (Medina y Pulido, 2009).

La determinación de los ciclos de vida de los insectos benéficos es importante para conocer los cambios en su crecimiento y desarrollo, conocer las condiciones ambientales y de alimento necesarias para asegurar un ciclo de vida completo y con buena sobrevivencia, con la finalidad de aplicarlos en prácticas de zoocría (Amat-García *et al.*, 2005). Según su comportamiento en la nidificación, los coleópteros coprófagos se han clasificado en tres categorías: los telecópridos o peloteros que forman pequeñas bolas de estiércol y las transportan rodando a un sitio diferente de la fuente de bosta donde excavan en el suelo y forman su nido para la

oviposición; los endocópridos construyen galerías dentro de la bosta y anidan dentro de la misma, y los paracópridos o cavadores construyen túneles en el suelo debajo de la bosta dentro de los cuales depositan el excremento para formar sus nidos de crianza (Martin-Piera, 1999; Basto-Estrella *et al.*, 2012). Dentro de cada bola de bosta, la hembra oviposita un huevo; al eclosionar la larva consumirá más o menos la mitad de la bola de bosta y el resto quedará incluido en el suelo. Esta dinámica en pareja se repite varias veces lo que asegura que una buena cantidad de bosta sea enterrada. Esta actividad genera formación de humus y nutrientes asimilables disponibles para las plantas (Basto-Estrella *et al.*, 2012). El estiércol del ganado en el momento de la deposición, contiene aproximadamente un 80% de agua. En peso seco, el estiércol bovino contiene aproximadamente 0,8% K, 0,4% Na, 2,4% Ca, 0,7% P, 0,8% Mg y entre 2,5 y 4,0% de nitrógeno (Floate, 2011).

Los coleópteros coprófagos presentan funciones ecológicas valiosas para el equilibrio de los agroecosistemas debido a que son fundamentales en la limpieza de praderas al enterrar el estiércol y evitan que el área de pastoreo que contiene bosta sea rechazada por el ganado. A su vez incrementan la fertilidad del suelo reciclando la materia orgánica (Nichols *et al.*, 2008; Basto-Estrella *et al.*,

2012). Estudios recientes han demostrado que un ensamblaje de escarabajos coprófagos lograron enterrar hasta 22.259,9g de bosta bovina en 24 horas (Basto-Estrella *et al.*, 2016).

Adicionalmente, los coleópteros coprófagos actúan como control biológico de algunas plagas de la ganadería como *Haematobia irritans* (Linnaeus, 1758) y *Musca autumnalis* De Geer, 1776; puesto que reducen la disponibilidad de bosta y evitan de esta forma que estas moscas se reproduzcan en grandes poblaciones (Basto-Estrella *et al.*, 2012).

Por lo anterior, los escarabajos estercoleros representan un significativo beneficio económico, puesto que su actividad repercute en la sustentabilidad de los pastizales, en la productividad agropecuaria y en el equilibrio ecológico. Su ausencia en los hatos ganaderos implica una reducción notable en los rendimientos económicos (Basto-Estrella *et al.*, 2012).

Los depredadores de los escarabajos estercoleros son de tipo oportunista entre los cuales se encuentran: aves, mamíferos, anfibios y reptiles. Young (2015) registró a nivel mundial 409 especies de aves, 169 especies de mamíferos, 9 especies de reptiles y 23 especies de anfibios que son depredadores de coleópteros coprófagos. En Colombia, se ha reportado que varias especies de anuros que se alimentan de *D. gazella* (Blanco *et al.*, 2013).

En las últimas décadas se ha observado un creciente interés en la investigación por algunos productos veterinarios que puedan afectar la degradación del estiércol, entre los cuales se encuentran los que se aplican regularmente al ganado para controlar parásitos internos y ectoparásitos como garrapatas. Los piretroides y la Ivermectina han mostrado reducción en el número y especies de coleópteros estercoleros y por ende, repercusión en la degradación del estiércol en el suelo de las fincas ganaderas (Bianchin *et al.*, 1998; Floate *et al.*, 2002; To-var *et al.*, 2016).

El objetivo de este estudio fue determinar el comportamiento reproductivo en condiciones de laboratorio de especies de coleópteros coprófagos colectados en cinco fincas ganaderas del Piedemonte Casanareño.

MATERIALES Y MÉTODOS

La colecta de escarabajos estercoleros se realizó en cinco fincas ganaderas del departamento de Casanare al oriente de Colombia, localizadas así: Finca Berlín 5°11'30"LN y 72°32'5"LO municipio Aguazul, Finca Campo Alegre 5°21'37"LN y 72°14'26"LO, Cartagena 5°14'12"LN y 72°18'14"LO, La Arenosa 5°5'46"LN y 72°18'15"LO y Matapantano 5°19'30"LN y 72°18'2"LO del municipio Yopal.

Las muestras de coleópteros coprófagos se tomaron al azar y la captura se realizó directamente sobre la bosta fresca del ganado. Luego se colocaron los ejemplares colectados dentro de recipientes plásticos (16 x 13 x 12cm) provistos de un poco de suelo y bosta para el transporte al laboratorio.

En el laboratorio se analizaron los coleópteros coprófagos capturados para verificar su taxonomía; se utilizaron las claves de Medina y Lopera-Toro (2000) y Vaz-De-Melo *et al.* (2011) para reconocer los géneros y para determinar las especies se utilizaron las claves de Kohlmann (1996), Smith y Skelley (2007), Sarmiento-Garcés y Amat-García (2014) y la información sobre *D. gazella* de USDA, (2016).

Se introdujo una pareja de cada especie de coleópteros coprófagos por terrario para observar y analizar el tipo y longitud de las galerías que formaban para la cría, la cantidad de bosta enterrada y la descendencia. Las medidas de cada terrario fueron: 34 x 44 x 3cm. Como sustrato de los terrarios se empleó arena húmeda y 100g de bosta. Cada vez que se enterraban completamente los 100g de

bosta, se reemplazaban por otros 100g. La bosta se mantuvo en refrigeración a -24°C y antes de ser suministrada a los coleópteros se descongeló y se calentó a 20°C.

Las condiciones ambientales dentro del laboratorio fueron las siguientes: temperatura mínima $21,4 \pm 0,5^\circ\text{C}$, temperatura máxima $24,3 \pm 0,4^\circ\text{C}$, humedad relativa mínima $48,4 \pm 3\%$, humedad relativa máxima $68,6 \pm 1,9\%$ los cuales fueron medidas con un Termohigrómetro Traceable Control Company. La temperatura de la arena húmeda de los terrarios fue de $24,7 \pm 0,8^\circ\text{C}$ y se midió con un termómetro de suelos.

En el laboratorio se hizo un seguimiento por parejas separadas en terrarios durante 14 días, para determinar la cantidad de bosta enterrada y la longitud de los túneles.

Se realizaron observaciones y registros diarios durante seis meses para hacer un estimativo de la sobrevivencia y la determinación del ciclo de vida en condiciones de laboratorio.

La tasa intrínseca de crecimiento poblacional se estimó siguiendo a Rockwood (2006), a partir de la ecuación $N_t = N_0 e^{rt}$; donde N_t =tamaño de la población en un tiempo t , N_0 = tamaño de la población inicial, t =tiempo en semanas, e =base de los logaritmos naturales y r = tasa intrínseca de crecimiento poblacional.

De la ecuación anterior se despejó la tasa intrínseca de crecimiento poblacional de la siguiente forma:

$$r = \frac{\ln N_t - \ln N_0}{t}$$

Donde, $\ln$ =logaritmo natural.

RESULTADOS Y DISCUSIÓN

Se encontraron seis especies de coleópteros coprófagos: *Ateuchus aeneomicans*, *Aphodius granarius*, *Aphodius* sp, *Dichotomius agenor*, *Dichotomius* sp y *Digitonthophagus gazella*.

***Ateuchus aeneomicans* Harold, 1868.** Según González-Alvarado y Medina (2015) esta tiene una amplia distribución en Colombia. Se ha encontrado en los departamentos de Sucre, Antioquia, Caldas y Meta. Se encontró en una bosta reposada de bovinos dentro de un bosque de galería en la finca Berlín del municipio de Aguazul, Casanare a 290 msnm. Se colectaron 16 adultos y se llevaron al laboratorio para observar su comportamiento y obtener datos de su ciclo de vida.

En el laboratorio los adultos de *A. aeneomicans* pasan varios días en parejas cavando túneles y enterrando estiércol para hacer sus nidos. A los 30 días se revisaron las galerías construidas, las cuales midieron entre 4 y 14cm de longitud.

En cada nido una hembra de *A. aeneomicans*. colocó un solo huevo de color ámbar de 2mm de largo por 1,5mm de ancho (Figura 1A). Cuando la larva emergió, empezó a alimentarse del estiércol acumulado alrededor de su nido, tuvo poca movilidad y tomó una forma de V durante todo su desarrollo (Figura 1B). Se observó que, después de un mes de desarrollo, la larva empezó a regurgitar una sustancia de color oscuro (producto de su alimentación) para formar una cámara ovalada, dentro de la cual, se formó una pupa de color amarillo pálido de aproximadamente 6mm de largo por 4mm de ancho (Figura 1C). Los adultos presentaron una coloración negra. Externamente, no se diferenciaron el macho de la hembra y su tamaño fue de alrededor de 1,2 y 1,3mm de largo (Figura 1D).

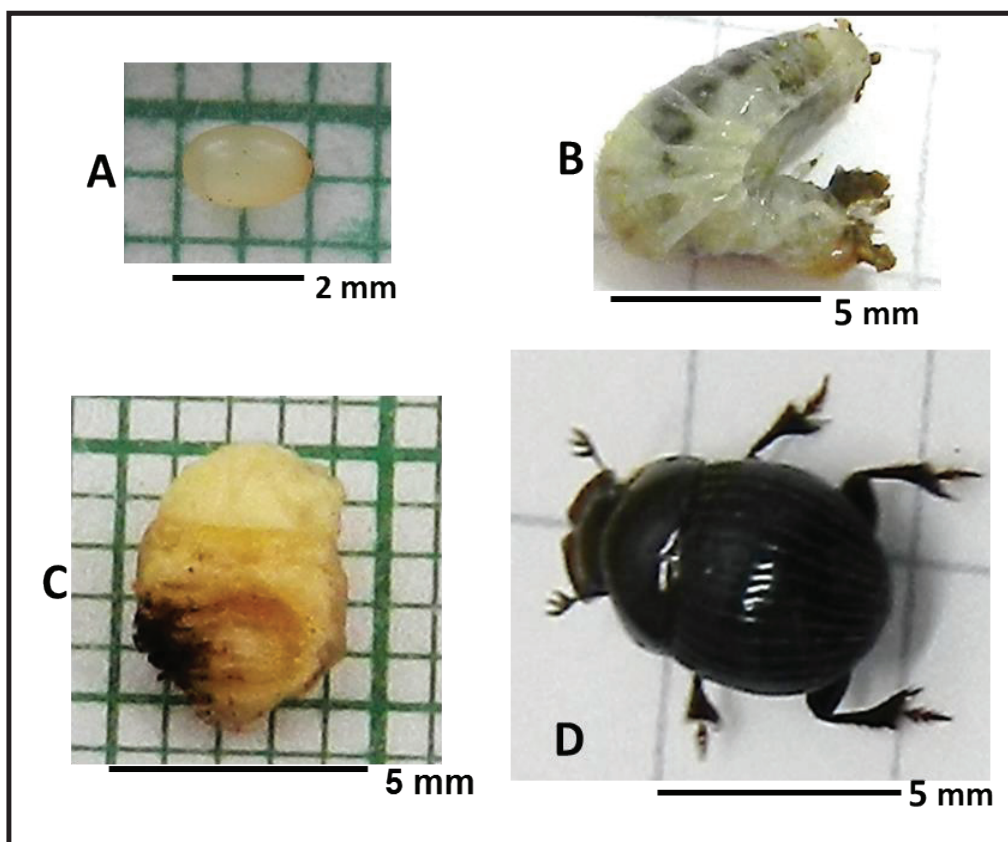


Figura 1. Estadios de desarrollo de la especie *Ateuchus aeneomicans* obtenidos en el laboratorio. A: Huevo, B: Larva último estadio, C: Pupa y D: Adulto. Fotografías de los autores.

Ciclo de vida. El desarrollo de la especie *A. aeneomicans* desde huevo a adulto en condiciones de laboratorio osciló entre 60 y 68 días. Los estadios de huevo y larva juntos duraron entre 35 y 38 días y el estadio de pupa entre 25 y 30 días (Figura 2). El adulto al emerger presentó una coloración café claro la cual se fue oscureciendo hasta adquirir su coloración negro brillante. Los adultos presentaron una longevidad de aproximadamente tres meses con superposición de generaciones.

Tasa intrínseca de incremento poblacional. A los 30 días de mantenimiento *A. aeneomicans* en el laboratorio se encontraron 37 individuos, de los cuales 16 eran adultos y 21 larvas. La tasa intrínseca de incremento poblacional

estimada para este espacio de tiempo fue de 0,21 individuos por semana.

No se logró determinar el número de huevos que oviposita una hembra durante su vida, solo se logró observar que cada hembra coloca un huevo por nido. Pese a lo anterior, durante seis meses de observación, la población de *A. aeneomicans* no logró incrementarse, dado que las condiciones de laboratorio no fueron las más favorables para su crecimiento poblacional.

***Aphodius (Calamosternus) granarius* (Linnaeus, 1767) y *Aphodius* sp.** Según Smith y Skelley (2007), la especie *Aphodius (Calamosternus) granarius* es polífaga, cosmopolita originaria de Europa y África e introducida en América del Sur.

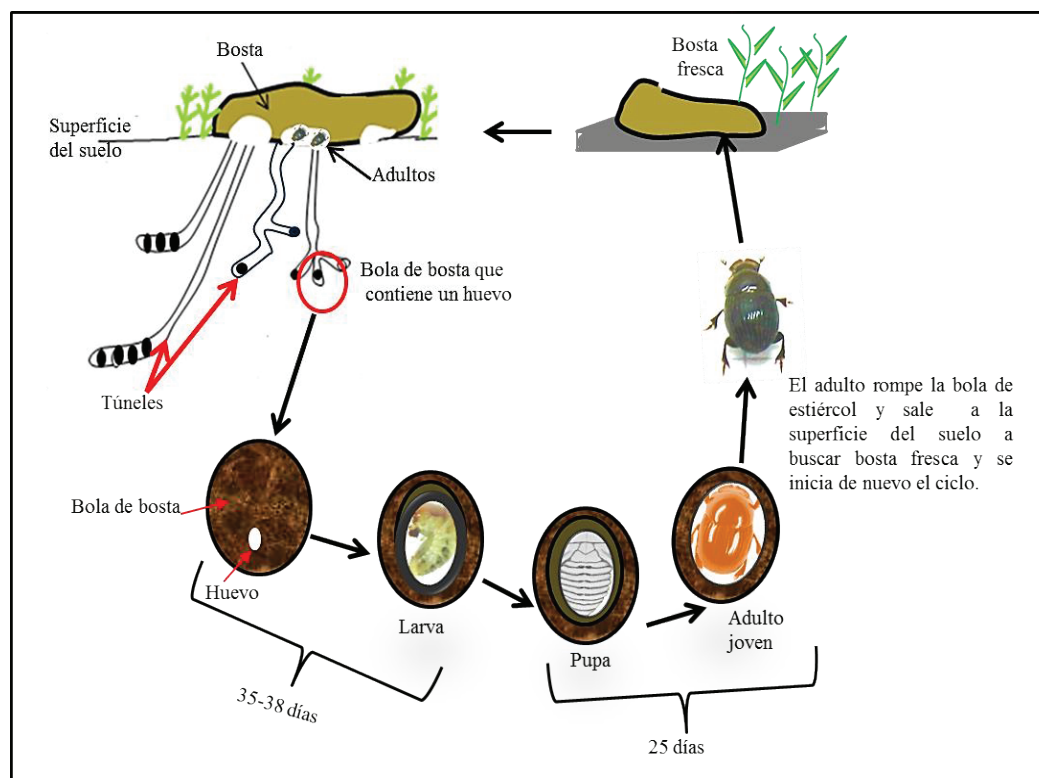


Figura 2. Esquema del proceso del ciclo de vida de *Ateuchus aeneomicans* obtenido en condiciones de laboratorio. Esquema de los autores.

En la finca Berlín se recolectaron ejemplares adultos y larvas de *Aphodius (Calamosternus) granarius* y de *Aphodius* sp. (Figuras 3 y 4). Los adultos de ambas especies presentan una coloración café oscuro y su tamaño varía entre 3,5 y 4mm.



Figura 3. *Aphodius (Calamosternus) granarius*.

En campo, se observó una buena cantidad de larvas de estas dos especies dentro de la bosta; sin embargo, en condiciones de laboratorio no lograron continuar con el desarrollo y no sobrevivieron.



Figura 4. *Aphodius* sp.

***Dichotomius agenor* Harold, 1869 y *Dichotomius* sp.** Estos ejemplares son similares en apariencia y presentan una coloración negra y su tamaño osciló entre 15 y 20mm (Figura 5 A y B). Se colectaron en las fincas ganaderas Campo Alegre, La Arenosa, Cartagena y Berlín. Ambas especies son paracrópidas (cavadoras) y se encontraron compartiendo el mismo hábitat en las bostas examinadas.

Según Kohlmann y Solis (1997) la especie *D. agenor*, tiene amplia distribución en Costa Rica, Panamá y Colombia. En Colombia se ha reportado su presencia en los departamentos de: Guajira, Cundinamarca, Meta, Huila, Boyacá, Bolívar, Caquetá y Norte de Santander (Sarmiento-Garcés y Amat-García, 2014) y en toda la costa Atlántica (Noriega *et al.*, 2013).

Durante 14 días se observaron en el laboratorio 11 parejas de dos especies para determinar la cantidad de bosta enterrada. No se discriminó la cantidad por especie, puesto que el tiempo de consumo de estiércol fue muy similar. En el tiempo de observación, los 22 individuos de estas dos especies enterraron 1800g de bosta. En promedio cada individuo enterró 5,84g de bosta por día. Además, éstas dos especies formaron galerías en los terrarios entre 4 y 17cm de longitud.

Después de tres meses de mantenimiento en los terrarios del laboratorio, se examinó con cuidado cada galería y no se encontraron ni huevos ni larvas. Esto indica que las condiciones de los terrarios no fueron las adecuadas para la oviposición de estas dos especies. Después de seis meses, los individuos empezaron a morir.

Las especies de *Dichotomius* encontradas en las fincas fueron de gran tamaño y se observó en el laboratorio que son muy eficientes para enterrar estiércol; sin embargo, es probable que tengan ciclos de vida muy largos y tasas reproductivas bajas. Si esto es así, no serían buenos candidatos para cría masiva.

Depredadores. En la finca La Arenosa, se encontraron varias madrigueras donde anida el búho *Athene cunicularia* Molina, 1782. En la entrada de cada cueva se observaron excretas secas con una gran cantidad de exoesqueletos de *Dichotomius* sp. Según, Smith y Conway (2007) el macho de *A. cunicularia* acumula a la entrada de su madriguera excretas bovinas para atraer presas para alimentar a la hembra que anida y a sus polluelos. Lo cual sugiere, que esta ave es un potencial depredador de este género de coleópteros en el área de estudio.

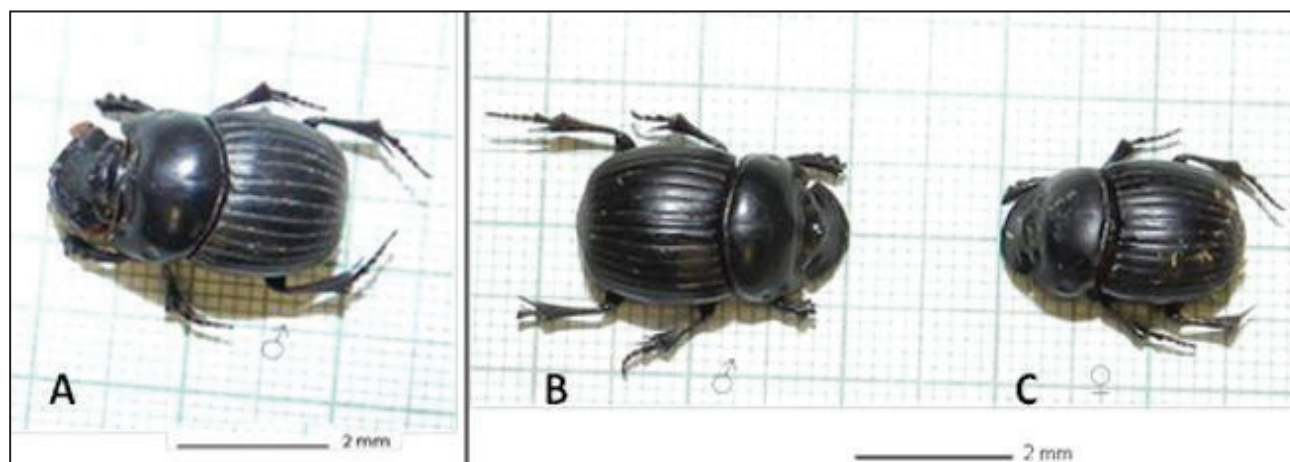


Figura 5. A. Macho de *Dichotomius agenor*, B. Macho de *Dichotomius* sp. C. Hembra de *Dichotomius* sp.

***Digitonthophagus gazella* Fabricius, 1787.** Según Nichols *et al.* (2008) es una especie originaria de la región Africana, su tamaño oscila entre 10 y 13mm. Es una especie introducida en las Américas y está ampliamente distribuida desde Canadá hasta Argentina. En Colombia tiene amplia distribución. Se ha encontrado en los departamentos de Atlántico, Magdalena, Sucre, Antioquia, Casanare, Cundinamarca, Meta y Vichada (Noriega *et al.*, 2006; Rivera y Wolff, 2007; Noriega *et al.*, 2011; González-Alvarado y Medina, 2015).

Actualmente, ha surgido una inquietud con respecto al nombre de esta especie de coleóptero. Génier y Davis (2017) realizaron un estudio comparativo de dos ejemplares tipo: *Scarabaeus catta* y *Scarabaeus gazella* Fabricius, 1787 y concluyeron que estos dos especímenes son una sola especie; puesto que *S. catta* corresponde a la hembra y *S. gazella* corresponde al macho de la misma especie. Por esta razón, realizaron una solicitud ante la "International Commission of Zoological Nomenclature" caso 3722, para cambiar la denominación de la especie *D. gazella* (Fabricius, 1787) por *Scarabaeus gazella* Fabricius, 1787; para dar cumplimiento al principio de prioridad, según el código de Nomenclatura Zoológica. No obstante, recomiendan

seguir utilizando en nombre *D. gazella* mientras se resuelve el caso.

La especie *D. gazella* (Figura 6A) se encontró en bostas de bovinos en las cinco fincas ganaderas del estudio. De esta especie se recolectaron seis individuos para hacer su análisis en el laboratorio.

En un lapso de 56 días cuatro individuos enterraron 160g de bosta. En promedio cada individuo enterró 2,85g de bosta por día. Esta especie construye galerías entre 17 y 36cm de longitud (Figura 6B).

Después de dos meses de mantenimiento en los terrarios, se examinaron las galerías con longitud aproximada de 36cm y se encontraron dos larvas, las cuales no lograron pasar al estadio de pupa en las condiciones de los terrarios.

La gran longitud de las galerías de *D. gazella* para la oviposición y la crianza parece ser una estrategia de expansión territorial y de supervivencia en campo. De otra parte, dada su habilidad para enterrar estiércol, es una especie promisoría para el mejoramiento de los suelos y la limpieza de las praderas.

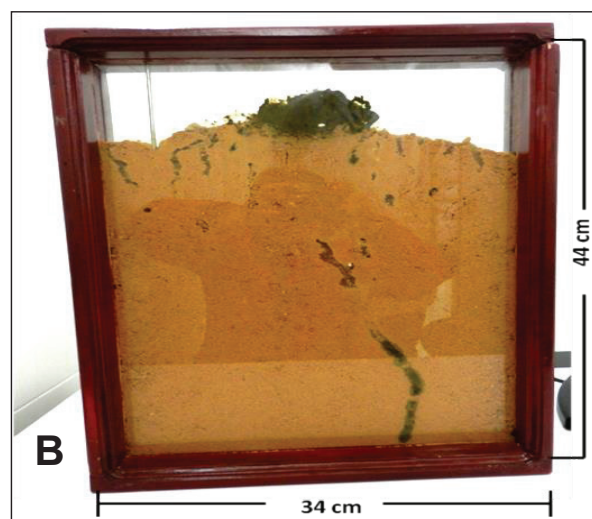
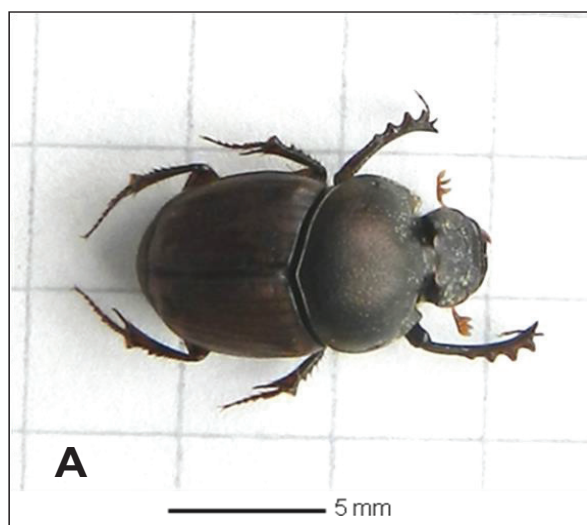


Figura 6. A. *Digitonthophagus gazella*. B. Galerías formadas en el terrario por esta especie.

Depredadores. Según Noriega *et al.* (2011) *D. gazella* ha invadido gran parte de Colombia en los últimos 15 años; no obstante, se han encontrado depredadores importantes de esta especie. Según Blanco *et al.* (2013) en Colombia esta especie es consumida por las siguientes especies de anuros: *Hypsiboas pugnax*, *Rhinella humboldti*, *Rhinella marina*, *Leptodactylus fragilis*, *Leptodactylus fuscus*, *Leptodactylus bolivianus*, *Engystomops pustulosus* y *Pleurodema brachyops*.

CONCLUSIONES

Solo *A. aeneomicans*, logró sobrevivir lo suficiente en condiciones de laboratorio para obtener datos sobre su ciclo de vida y estimar su tasa intrínseca de crecimiento poblacional.

La especie *D. gazella* fue la que mostró capacidad para enterrar estiércol a gran profundidad, lo cual hace que esta especie sea importante en el mejoramiento de los suelos de las praderas.

Las especies del género *Dichotomius* fueron las que mostraron mayor capacidad para enterrar estiércol por individuo, sin embargo las galerías que formaron no sobrepasaron los 17cm.

AGRADECIMIENTOS

Al Ministerio de Agricultura y Desarrollo Rural de Colombia, a la Universidad de La Salle y al Comité Departamental de Ganaderos de Casanare por la financiación del proyecto "Determinación del impacto ambiental de dos sistemas silvopastoriles de producción de recursos forrajeros y de praderas tradicionales destinados al mantenimiento de bovinos productores de carne en el Piedemonte Casanareño, código 2008MARD-3511" y del cual hizo parte este artículo.

REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS

AMAT-GARCÍA, G.; GASCA, H.J.; AMAT, E. 2005. Guía para la cría de escarabajos. Fundación Natura, Universidad Nacional de Colombia. Bogotá, Colombia. Bancoideas Impresores. 80 p.

BASTO-ESTRELLA, G.S.; RODRIGUEZ-VIVAS, R.I.; DELFIN-GONZALEZ, H.; REYES-NOVELO, E. 2012. Escarabajos estercoleros (Coleoptera: Scarabaeidae: Scarabaeinae) de ranchos ganaderos de Yucatán, México. *Rev. Mex. Biodiv.* 83(2):380 - 386.

BASTO-ESTRELLA, G.S.; RODRÍGUEZ-VIVAS, R.I.; DELFÍN-GONZÁLEZ, H.; NAVARRO-ALBERTO, J.A.; FAVILA, M.A.; REYES-NOVELO, E. 2016. Dung removal by dung beetles (Coleoptera: Scarabaeidae) and macrocyclic lactone use on cattle ranches of Yucatan, Mexico. *Rev. Biol. Trop.* 64(3):945 - 954.

BIANCHIN, I.; ALVES, R.G.O.; KOLLER, W.W. 1998. Efeito de Carrapaticidas/Inseticidas "Pour-on" Sobre Adultos do Besouro Coprófago Africano *Onthophagus gazella* Fabr. (Coleoptera: Scarabaeidae). *An. Soc. Entomol. Brasil.* 27(2):275 - 279.

BLANCO, A.; NAVARRO, K.; SOLÍS, C.; GUTIÉRREZ, L.C.; BONILLA, M.A. 2013. Anuros del bosque seco tropical (Caribe Colombiano) ingieren al escarabajo exótico *Digitonthophagus gazella* (Scarabaeinae: Onthophagini). *Entomotrópica.* 28(3):227 - 232.

BOUCHARD, P.; BOUSQUET, Y.; DAVIES, A.E.; ALONSO-ZARAZAGA, M.A.; LAWRENCE, J.F.; LYAL, C.H.C.; NEWTON, A.F.; REID, C.A.M.; SCHMITT, M.; ŚLIPÍŃSKI, S.A.; SMITH, A.B.T. 2011. Family-group names in Coleoptera (Insecta). *ZooKeys.* 88:1 - 972. doi:10.3897/zookeys.88.807.

FLOATE, K.D. 2011. Arthropods in Cattle Dung on Canada's Grasslands. p. 71-88. In: Arthropods of Canadian Grasslands (Volume 2): Inhabitants of a Changing Landscape. Edited by K. D. Floate. Biological Survey of Canada. doi:10.3752/9780968932155.ch4.

FLOATE, K.D.; COLWELL, D.D.; FOX, A.S. 2002. Reductions of non-pest insects in dung of cattle treated with endectocides: a comparison of four products. *Bulletin of Entomological Research.* 92:471 - 481. doi:10.1079/BER2002201

GÉNIER, F.; DAVIS, A.L.V. 2017. *Digitonthophagus gazella* auctorum: an unfortunate case of mistaken identity for a widely introduced species (Coleoptera: Scarabaeidae: Scarabaeinae: Onthophagini). *Zootaxa.* 4221(4):497 - 500. <https://doi.org/10.11646/zootaxa.4221.4.8>.

GONZÁLEZ-ALVARADO, A.; MEDINA, C. A. 2015. Listado de especies de escarabajos coprófagos (Coleoptera: Scarabaeidae: Scarabaeinae) de bosque seco de Colombia. *Biota Colombiana* 16(1):36 - 44.

- KOHLMANN, B. 1996. The Costa Rican species of *Ateuchus* (Coleoptera: Scarabaeidae). *Revista de Biología Tropical*. 44(3):177 - 191.
- KOHLMANN, B.; SOLIS, A. 1997. El género *Dichotomius* (Coleoptera: Scarabaeidae) en Costa Rica. *Giornale Italiano di Entomologia*. 8:343 - 382.
- MARTÍN-PIERA, F. 1999. Apuntes sobre Biodiversidad y Conservación de Insectos: Dilemas, Ficciones y ¿Soluciones?. ARACNET Boletín Electrónico de Entomología. En: <http://sea-entomologia.org/aracnet/2/biodiv/index.html>; consulta: marzo, 2017.
- MEDINA, C.A.; LOPERA-TORO, A. 2000. Clave ilustrada para la identificación de géneros de Escarabajos Coprófagos (Coleoptera: Scarabaeinae) de Colombia. *Caldasia*. 22(2):299 - 315.
- MEDINA, C.A.; PULIDO, L.A. 2009. Escarabajos coprófagos (Coleoptera: Scarabaeinae) de la Orinoquia colombiana. *Biota Colombiana*. 10(1y2):55 - 62.
- MEDINA, C.A.; LOPERA-TORO, A.; VITOLO, A.; GILL, B. 2001. Escarabajos coprófagos (Coleoptera: Scarabaeidae: Scarabaeinae) de Colombia. *Biota Colombiana*. 2(2):131 - 144.
- NICHOLS, E.; SPECTOR, S.; LOUZADA, J.; LARSEN, T.; AMEZQUITA, S.M.; FAVILA, M.E. 2008. Ecological functions and ecosystem services provided by Scarabaeinae dung beetles. *Biological Conservation*. 141:1461 - 1474. <http://dx.doi.org/10.1016/j.biocon.2008.04.011>
- NORIEGA, J.A.; MORENO J.; OTAVO, S. 2011. Quince años del arribo del escarabajo coprófago *Digitonthophagus gazella* (Fabricius, 1787) (Coleoptera: Scarabaeidae) a Colombia: proceso de invasión y posibles efectos de su establecimiento. *Biota Colombiana* 12(2):35 - 44.
- NORIEGA, J.A.; SOLIS, C.; GARCIA, H. G.; MURILLO-RAMOS, L.; RENJIFO, J.M.; OLARTE, J.E. 2013. Sinopsis de los escarabajos coprófagos (Coleoptera: Scarabaeinae) del caribe colombiano. *Caldasia*. 35(2):465 - 477.
- NORIEGA, J.A.; SOLIS, C.; QUINTERO, I.; PÉREZ, L.G.; GARCIA, H. G.; OSPINO D.A. 2006. Registro continental de *Digitonthophagus gazella* (Coleoptera: Scarabaeidae) en Colombia. *Caldasia*. 28(2):379 - 381.
- ROCKWOOD, L.L. 2006. Introduction to Population Ecology. First published by Blackwell Publishing Ltd. 353 p.
- RIVERA, C.; WOLFF, M. 2007. *Digitonthophagus gazella* (Coleoptera: Scarabaeidae): distribución en América y dos nuevos registros para Colombia. *Revista Colombiana de Entomología*. 33 (2):190 - 192.
- SARMIENTO-GARCÉS, R.; AMAT-GARCÍA, G. 2014. Escarabajos del género *Dichotomius* Hope 1838 (Scarabaeidae: Scarabaeinae) en Colombia. Universidad Nacional de Colombia, Instituto de Ciencias Naturales. 134 p. En: https://www.researchgate.net/publication/267337698_Escarabajos_del_genero_Dichotomius_Hope_1838_Scarabaeidae_Scarabaeinae_en_Colombia; consulta: marzo, 2015.
- SMITH, A.B.T.; SKELLEY, P.E. 2007. A review of the Aphodiinae (Coleoptera: Scarabaeidae) of southern South America. *Zootaxa*. 1458:1 - 80.
- SMITH, M.D.; CONWAY, C.J. 2007. Use of mammal manure by nesting burrowing owls: a test of four functional hypotheses. *Animal Behaviour*. 73:65 - 73. doi:10.1016/j.anbehav.2006.05.012.
- TOVAR, H.L.; NORIEGA, J.A.; CARABALLO, P. 2016. Efecto de la ivermectina sobre la estructura del ensamble de escarabajos coprófagos (Coleoptera: Scarabaeidae: Aphodiinae-Scarabaeinae) en las sabanas colombianas de la región Caribe. *Actualidades Biológicas*. 38 (105):157 - 166. doi: 10.17533/udea.acbi.v38n105a03.
- USDA. UNITED STATES DEPARTMENT OF AGRICULTURE 2016. Hawaiian Scarab ID. *Digitonthophagus gazella*. In: <http://idtools.org/id/beetles/scarab/factsheet.php?name=15187>; consulta: mayo, 2015.
- VAZ-DE-MELO, F.Z.; EDMONDS, W.D.; OCAMPO, F.C.; SCHOOLMEESTERS, P. 2011. A multilingual key to the genera and subgenera of the subfamily Scarabaeinae of the New World (Coleoptera: Scarabaeidae). *Zootaxa* 2854:1 - 73. In: <http://www.mapress.com/zootaxa/2011/f/zt02854p073.pdf>; consulta: marzo, 2015.
- YOUNG, O.P. 2015. Predation on Dung Beetles (Coleoptera: Scarabaeidae): A Literature Review. *Transactions of the American Entomological Society*. 141:111 - 155. doi: <http://dx.doi.org/10.3157/061.141.0110>.