



Universidad Autónoma de Tlaxcala

Centro Tlaxcala de Biología de la Conducta
Posgrado en Ciencias Biológicas

Ciclo biológico de *Onthophagus lecontei*
(Coleoptera: Scarabaeinae) y uso de diferentes
recursos alimenticios bajo condiciones de
laboratorio

T E S I S

QUE PARA OBTENER EL GRADO ACADÉMICO DE
MAESTRO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS

P r e s e n t a

BIÓL. ANDRÉS GERMÁN GARCÍA

Codirectores: Dra. Lucrecia Arellano Gámez

Dra. Citlalli Castillo Guevara

Comité tutorial: Dr. Carlos Lara Rodríguez

Dra. Luz María del Carmen Huerta Crespo

Tlaxcala, Tlax. octubre, 2013

Apoyos financieros

Este trabajo de tesis se realizó en la Universidad Autónoma de Tlaxcala, Centro Tlaxcala Biología de la conducta UAT-UNAM, y Centro de Investigación en Ciencias Biológicas, gracias al apoyo financiero del Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACyT), con número de registro de becario 419868. El Posgrado en Ciencias Biológicas actualmente se encuentra registrado ante el Programa para el Fortalecimiento del Posgrado Nacional. Padrón Nacional de Posgrado (PNP).

También se agradece la beca recibida de auxiliar de investigación (2012-2013) por parte de la Secretaría de Investigación de la Universidad Autónoma de Tlaxcala. Esta investigación se realizó en las instalaciones del invernadero y Laboratorio de Biodiversidad del Centro de investigación en Ciencias Biológicas, bajo la dirección de la Dra. Citlalli Castillo Guevara y la Dra. Lucrecia Arellano Gámez de la Red de Ecoetología del Instituto de Ecología, A.C.

Agradecimientos

Este trabajo fue posible gracias a la colaboración y apoyo de varias personas e instituciones. Mi sincero agradecimiento a la Dra. Lucrecia Arellano Gámez, excelente directora de la tesis, por su paciencia y ser una parte importante en mi formación, así mismo a la Dra. Citlalli Castillo Guevara, gran codirectora, por su confianza, darme la oportunidad de colaborar y continuar aprendiendo. A los miembros del comité académico, Dra. Carmen Huerta Crespo, Dr. Carlos Lara Rodríguez y Dr. Carlos Chávez Zichinelli, por su ayuda, tiempo dedicado y sus valiosas aportaciones durante el desarrollo de esta investigación que conllevaron al mejoramiento de esta tesis. Al Posgrado del Centro Tlaxcala Biología de la Conducta, Universidad Autónoma de Tlaxcala. Al Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología CONACYT. Al Instituto de Ecología A.C. Xalapa. A Leonardo Ramos, María José Pérez, Jesús Pérez, Belgica Porras, Salvador Loranca, Altayra Quiroz, Armando Rodríguez y Aldo Cerón. A todos mis profesores que han contribuido en mi formación. A mis padres, hermanos y familiares que me apoyaron.

GRACIAS A TODOS

RESUMEN

Onthophagus lecontei (Coleoptera: Scarabaeinae) es una especie coprófaga, cavadora, que no presenta dimorfismo sexual y se alimenta de una gran variedad de excretas. Ni el ciclo biológico ni la especificidad en el uso de diferentes recursos alimenticios para la nidificación se habían descrito en esta especie, por lo que los objetivos de esta investigación fueron describir el ciclo biológico y evaluar el uso de tres tipos de excretas para su nidificación. Una vez descrito el ciclo biológico en condiciones de laboratorio, se evaluó el uso de recurso trófico a partir de individuos adultos recolectados en campo y se conformaron parejas al azar que se colocaron en terrarios. Cada pareja se asignó al azar a un tratamiento: 17 parejas con excretas de *Equus ferus caballus* (caballo), 22 con excretas de *Capra aegagrus hircus* (cabra) y 17 con excretas de *Silvilagus cunicularius* (conejo silvestre). Se evaluaron: número, peso y volumen de masas nido, número de individuos emergidos, tiempos por estadio preimaginal y tallas corporales (ancho del pronoto y longitud corporal) de los adultos.

El ciclo biológico de los individuos alimentados exclusivamente con excretas de cabra tuvo una duración de 53 ± 2 días ($n=26$), tiempo que comprende desde el periodo de pre-nidificación (alimentario), hasta la emergencia de nuevos imagos. El periodo larval fue de 22 ± 1.14 días ($n=26$), el periodo pupal de 11 ± 0.87 días ($n=26$) y se requirieron 4 ± 0.95 días ($n=26$) para que los imagos emergieran. Respecto al uso de recurso trófico, cuando se proporcionaron los tres tipos de excretas arriba mencionadas, se encontraron diferencias estadísticamente significativas entre tratamientos en el número de masas nido, peso y volumen de la masa nido, número de individuos emergidos; y en las tallas corporales de los imagos; resultando con mayor número de crías obtenidas, masas nido y tallas mayores los individuos criados con excretas de conejo silvestre. También hubo diferencias significativas entre los tratamientos respecto a la duración del periodo larval, periodo pupal, y en el tiempo que tardaron en emerger los adultos, siendo los individuos criados con excretas de conejo los que pasaron menor tiempo en cada uno de los estadios.

Los resultados de esta tesis muestran que la especie es capaz de alimentarse y nidificar con los tres tipos de excretas utilizadas, siendo más favorables para su desarrollo las excretas de conejo silvestre, lo cual sugiere la existencia de una íntima relación con este lepórido nativo y relaciones de carácter facultativo con los otros herbívoros domésticos introducidos al continente Americano.

Palabras clave: ciclo biológico, conejo silvestre, excretas, larva, nidificación, *Onthophagus lecontei*, pupa, recursos alimenticios.

ÍNDICE

1. INTRODUCCIÓN	15
2. ANTECEDENTES	18
3. JUSTIFICACIÓN	20
4. HIPÓTESIS	21
5. OBJETIVOS	21
5.1 Objetivo general.....	21
5.2 Objetivos específicos	21
6. METODOLOGÍA.....	22
6.1 Sitio de recolecta de escarabajos.....	22
6.2. Recolecta de individuos vivos	22
6.3 Montaje de terrarios	22
6.4 Descripción del ciclo biológico en condiciones de laboratorio	23
6.5 Uso del recurso trófico.....	23
6.6 Análisis fisicoquímicos.....	24
6.7 Análisis estadísticos.....	25
7. RESULTADOS	26
7.1 Ciclo biológico.....	26
7.1.2 Periodo alimenticio en adultos.....	26
7.1.3 Periodo reproductor	27
7.2 Nidificación	28
7.2.1 Arquitectura del nido	28
7.2.2 Masas nido	29
7.3 Experimento uso de recurso alimenticio.....	29
7.3.1 Número de masas nido.....	30
7.3.3 Número de larvas, pupas y adultos	31
7.3.4 Correlaciones entre dimensiones de las masas nido y las medidas morfométricas	31
7.3.5 Medidas morfométricas de los adultos	31
7.3.6 Tiempo de duración por estadio.....	32
7.4 Análisis fisicoquímicos de las excretas.....	33
8. DISCUSIÓN.....	34
8.1 Ciclo biológico.....	34
8.2 Uso del recurso trófico.....	35
8.2.1 Componentes físicos de las excretas.....	36
8.2.2 Componentes biológicos de las excretas.....	37
8.2.3 Componentes químicos de las excretas.....	39

8.3 Calidad de recurso y duración de estadios preimaginales.....	41
9. CONCLUSIONES	43
10. PERSPECTIVAS.....	44
11. REFERENCIAS	51

ÍNDICE DE FIGURAS

FIG. 1. TERRARIO UTILIZADO EN LA CRIANZA DE <i>O. LECONTEI</i> EN CONDICIONES DE LABORATORIO.....	23
FIG. 2. CICLO BIOLÓGICO DE <i>ONTHOPHAGUS LECONTEI</i> , EN CONDICIONES DE LABORATORIO.	26
FIG. 3. MACHO DE <i>O. LECONTEI</i> EXPLORANDO LA ZONA SUPERFICIAL DEL TERRARIO, DURANTE EL PERIODO DE ALIMENTACIÓN.....	27
FIG. 4. IMÁGENES DE TÚNELES PRIMARIOS Y SECUNDARIOS ELABORADOS POR <i>ONTHOPHAGUS LECONTEI</i> BAJO CONDICIONES DE LABORATORIO..	28
FIG. 5. MASAS NIDO ELABORADAS POR LAS HEMBRAS DE <i>O. LECONTEI</i> EN CONDICIONES DE LABORATORIO.....	29

ÍNDICE DE CUADROS

CUADRO 1. DIMENSIONES DE LAS MASAS NIDO ELABORADAS POR <i>ONTHOPHAGUS LECONTEI</i> EN CONDICIONES DE LABORATORIO DURANTE LA DESCRIPCIÓN DEL CICLO BIOLÓGICO.	45
CUADRO 2. NÚMERO Y MEDIDAS DE LAS MASAS NIDO DE <i>ONTHOPHAGUS LECONTEI</i> DURANTE EL EXPERIMENTO DE USO DEL RECURSO TRÓFICO EN CONDICIONES DE LABORATORIO.....	46
CUADRO 3. NÚMERO DE LARVAS, PUPAS Y ADULTOS, TIEMPOS POR ESTADIO Y MEDIDAS MORFOMÉTRICAS DE <i>ONTHOPHAGUS LECONTEI</i> EN EL EXPERIMENTO USO DEL RECURSO TRÓFICO EN CONDICIONES DE LABORATORIO.	47
CUADRO 4. CORRELACIONES ENTRE LAS MEDIDAS Y PESOS DE LAS MASAS NIDO DE <i>ONTHOPHAGUS LECONTEI</i> DE ACUERDO AL TIPO DE RECURSO UTILIZADO. LOS VALORES SIGNIFICATIVOS SE ENCUENTRAN EN NEGRITAS.	48
CUADRO 5. CORRELACIÓN ENTRE LAS DIMENSIONES DE LAS MASAS NIDO Y LAS TALLAS DE LOS ADULTOS EMERGIDOS DE <i>ONTHOPHAGUS LECONTEI</i> DE ACUERDO AL TIPO DE RECURSO UTILIZADO. LOS VALORES SIGNIFICATIVOS SE ENCUENTRAN EN NEGRITAS.	49
CUADRO 6. CANTIDAD DE MACROELEMENTOS ENCONTRADOS EN LOS TRES TIPOS DE EXCRETAS UTILIZADOS POR <i>O. LECONTEI</i> DURANTE EL EXPERIMENTO USO DEL RECURSO TRÓFICO.....	50

1. INTRODUCCIÓN

La subfamilia Scarabaeinae (Coleoptera: Scarabaeidae) constituye un gremio bien definido y agrupa a escarabajos típicamente consumidores de excrementos, aunque también incluye especies que se alimentan de carroña, frutos, hongos, y restos vegetales en descomposición (Halffter y Matthews 1966, Halffter y Halffter 1999, Favila y Halffter 1997, Anduaga 2000).

Los escarabajos coprófagos se pueden alimentar ocasionalmente de heces de aves y reptiles, pero comúnmente lo hacen con excretas de mamíferos silvestres y domésticos. Estos vínculos ecológicos entre escarabajos y mamíferos han sido relevantes en la formación y evolución de la estructura de la comunidad de escarabajos coprófagos durante al menos 40 millones de años (Howden y Young 1981, Cambefort 1991).

Es bien conocido que el género americano *Onthophagus* comprende el mayor número de asociaciones conocidas de escarabajos con mamíferos (ver Zunino y Halffter 2007). Existen registros de especies de *Onthophagus* asociados a madrigueras de mamíferos, como nidos de marmota *Cynomys ludovicianus* (Rodentia: Sciuridae), rata montera *Neotoma spp.* (Rodentia: Muridae), topo *Microtus spp.* (Rodentia: Muridae), tuza *Cratogeomys merriami*, *Thomomys umbrinus* (Rodentia: Geomyidae) y cacomixtle *Bassariscus spp.* (Carnivora: Procyonidae) (Delgado 1999). En México se ha registrado a *Onthophagus browni* y a *Copris macclevei*, junto con algunas especies de afodinos en madrigueras de rata silvestre *Neotoma albigula* (Rodentia: Muridae) en Durango (Anduaga 2007). *Onthophagus hippotamus* por su parte se ha encontrado en madrigueras de *Neotoma sp.* en Jalisco (Delgado 1999) y en nidos de tuza (Rodentia: Geomyidae) en Veracruz (Lobo y Halffter 1994).

Los *Onthophagus* utilizan los excrementos de los mamíferos para alimentarse y construir las masas nido que albergarán a los individuos durante su desarrollo (Halffter y Edmonds 1982). Por lo general, cada masa nido aloja a un solo individuo (Halffter y Edmonds 1982, Halffter 1997). Las larvas son incapaces de desplazarse fuera de la masa nido para conseguir alimento y se desarrollan en cámaras subterráneas que contienen una cantidad finita de recurso alimenticio proporcionado por sus padres para quienes en condiciones naturales, las excretas son recursos distribuidos de manera limitada en el tiempo y en el espacio. El desarrollo y término de cada estadio preimaginal requerirá entonces de la cantidad y calidad del recurso alimenticio proporcionado inicialmente por los padres (Moczek, 1998).

Las especies del género *Onthophagus*, al igual que los demás escarabajos, tienen un ciclo de vida con metamorfosis completa, donde la cantidad y la calidad del recurso utilizado tienden a influir tanto en el desarrollo larval, como en la morfología, el tamaño y el peso de los adultos. Cuando hay menor disponibilidad de alimento durante la metamorfosis, pueden desarrollarse adultos pequeños y/o con bajo peso. En contraste los individuos que han tenido recursos alimenticios en grandes cantidades y de calidad, presentan un mayor tamaño, además de un marcado crecimiento de otras estructuras tales como los cuernos en los machos. Esto les proporciona ventajas durante el proceso de selección sexual (Halffter y Edmonds 1982, Hanski y Camberfort 1991, Gullan y Cranston 2007, Simmons y Ridsdill-Smith 2011).

Respecto a la calidad, se sabe que es un factor que afecta la supervivencia de las larvas en escarabajos coprófagos (Owen y cols. 2006), y que una dieta de alta calidad permite además que los adultos puedan ser capaces de almacenar compuestos importantes para su metabolismo y desarrollo (Van der Horst y Ryan 2005) tales como lípidos, carbohidratos o proteínas.

En cuanto a la elección del tipo de recurso alimenticio, es comúnmente aceptado que los escarabajos adultos son atraídos por múltiples excretas de mamíferos carnívoros, omnívoros y herbívoros (AlHouty y AlMusalam 1997). La elección dependerá de su fisiología, que les permite tolerar una amplia gama de condiciones físico-químicas determinantes para cubrir sus necesidades de recursos específicos (Begon y cols. 2006).

Existen importantes diferencias físicas, químicas y de calidad entre la múltiple variedad de excretas aprovechadas por los escarabajos coprófagos (Gittings 1998). Su capacidad para elegir el tipo de excretas que consumirán está relacionada también con su disponibilidad y con el tipo de hábitat (Barbero y cols., 1999). Por ejemplo en los bosques tropicales de África, los escarabajos coprófagos muestran variados hábitos alimenticios (Walter 1983) y en los ambientes abiertos de ese continente, la presencia de una gran variedad de grandes carnívoros, junto con la presencia de mamíferos y aves carroñeras, deja una baja disponibilidad de cadáveres a los escarabajos, por lo tanto, estas especies generalmente restringen su gremio al estiércol de herbívoros y omnívoros (Martín-Piera y Lobo 1996).

Por otra parte, las especies europeas pueden alimentarse esporádicamente de excretas de carnívoros y omnívoros (Carpaneto y Fabbri 1983, Martín-Piera y Lobo 1996). Asimismo, en América del Norte los escarabajos coprófagos son atraídos por el estiércol de todo tipo de carnívoros, herbívoros y omnívoros (Gordon 1983). Mientras

que en Sudamérica en las selvas tropicales los Scarabaeinae se alimentan de frutos u hojas en fermentación, cadáveres, detritus, hongos, y por supuesto de una gran variedad de excretas de animales silvestres (Halfpter y Matthews 1966).

Las especies del género *Onthophagus* se caracterizan por tener una amplia valencia ecológica (Halfpter y cols. 1995), por lo que son capaces de colonizar una amplia variedad de hábitats y de alimentarse de recursos que se encuentran a su disposición en tiempo y espacio, tal como ocurre con *Onthophagus lecontei*, que es encontrado en bosques templados y bosques adyacentes a ellos (Morón 1993, 1996; Murillo 1997, Navarrete-Heredia y Galindo 1997, Arellano y Halfpter 2003, García de Jesús 2006, Anduaga y Huerta 2007, Arriaga 2010 y Arriaga y cols. 2012), matorral xerófilo y submontano y selva baja caducifolia (Morón y cols. 2000, Halfpter com. pers) y parece ser capaz de utilizar diversos tipos de excretas. Se ha recolectado abundantemente mediante colectas directas en excrementos de perro, caballo, ovejas, conejos y se ha sugerido que tiene una preferencia por el consumo de aquellas con bajo contenido de agua (J. Blackaller, L. Delgado y F. Vaz de Mello, com. pers.).

Arellano y cols. (2009) registraron por primera vez para Mesoamérica la asociación en campo entre un escarabajo y un lepórido: *O. lecontei* y el conejo montés *Sylvilagus cunicularius*. Dicho registro fue en el estado de Tlaxcala, en un fragmento de bosque de *Juniperus deppeana* del municipio de Ixtacuixtla, donde encontraron adultos de *O. lecontei*, además de huevos y larvas asociados a las letrinas del conejo montés. Sin embargo se desconocía si estas relaciones tróficas eran de carácter específico y/u obligado, así que este estudio sobre su ciclo biológico, la forma en que utiliza los recursos tróficos, y cuál de ellos es el más adecuado para su desarrollo biológico, revelará mayor información sobre aspectos ecológicos de su biología.

2. ANTECEDENTES

Para el género *Onthophagus* se han realizado estudios donde se describen diferentes aspectos de su desarrollo, biología, fisiología, comportamiento reproductor e interacciones con vertebrados. Halfpeter y Edmonds (1982) describieron los estados preimaginales, y las características del nido de *Digitonthophagus gazella*, que está compuesto por masas nido organizadas de manera lineal-racimosa, donde los adultos trabajan en pareja para proveer alimento a sus larvas, aunque sólo la hembra es la que construye el nido.

Por su parte, Huerta y cols. (2010) describieron el desarrollo preimaginal de *Onthophagus incensus* y obtuvieron dos generaciones criadas bajo condiciones de laboratorio.

Respecto a la abundancia del alimento, en estudios relacionados con el tamaño del cuerno en los machos de *Onthophagus acuminatus*, se observó que la longitud del cuerno y el tamaño del cuerpo se ven afectados significativamente por la cantidad de alimento destinado a las larvas, mostrando que estos atributos son más grandes en crías emergidas de masas nido grandes que en aquellas emergidas de masas nido pequeñas. El tamaño corporal y del cuerno en especies de escarabajos del estiércol con dimorfismo sexual está relacionado con el éxito reproductivo de las mismas (Emlen 1996).

Desde el punto de vista experimental, Shafiei y cols. (2001) encontraron que las larvas de *O. taurus*, al estar desprovistas de alimento, mostraron un grado de flexibilidad en la dinámica y variación del tiempo en el desarrollo larval, respondiendo a la iniciación de la metamorfosis de manera prematura. Al carecer de alimento llegaron a su estado adulto con una talla corporal menor a la talla de las poblaciones en campo.

En relación con la calidad del recurso alimenticio proporcionado por los padres, como son la cantidad y el contenido proteínico, se ha observado que con frecuencia estas propiedades influyen en el desarrollo y en la talla de sus crías, es decir a mayor cantidad y contenido proteico en el recurso, las tallas de los individuos criados son mayores (Lee y Peng 1981, 1982; Cook 1993; Hunt y Simmons 2000).

En lo que concierne a estudios sobre el desarrollo de *O. lecontei*, solo se ha encontrado un trabajo donde se estudia la organogénesis del aparato reproductor femenino en esta especie, en la cual se encontraron anomalías en el aparato reproductor de una hembra donde existía sólo el ovario izquierdo con una segunda ovariola rudimentaria atrofiada (Pluot 1979).

La asociación entre escarabajos del estiércol y vertebrados ha sido estudiada por diversos autores (ver síntesis en Zunino y Halffter 2007), sin embargo, la asociación escarabajos del estiércol y conejos ha sido documentada y estudiada en menor proporción (ver Ávila y cols. 1988; Galante y Cartagena 1999; Verdú y Galante 2004; Zunino y Halffter 2007; Arellano y cols. 2009) como ocurre con *O. lecontei*.

Existen registros fósiles que evidencian asociaciones entre *O. lecontei* y basureros de ratas *Neotoma sp.* Los basureros de este roedor consisten en el conjunto de objetos, que incluye plantas comestibles, espinas, restos de insectos, piedras pequeñas, y heces. Esos registros fósiles corresponden al Cuaternario Tardío (13,500-12,500 aap y 2-3,000 aap) y fueron encontrados en el sur del desierto de Chihuahua (Elias 1992, Elías y Van Devender 1992) y en los estados de Durango y Coahuila (Elias y cols. 1995).

3. JUSTIFICACIÓN

Existe escasa información acerca de la distribución de *O. lecontei* (ver Howden y Genier 2004), y sobre sus preferencias de hábitat, los ejemplares reportados en estudios faunísticos y taxonómicos son escasos. La mayor parte de los estudios publicados hablan de menos de cinco individuos y muchos de ellos fueron identificados de manera incorrecta hasta antes de la publicación del trabajo de Howden y Genier (2004).

Actualmente no se conocen estudios publicados que aporten información sobre aspectos de alimentación, nidificación, desarrollo y descripción del ciclo de vida de *Onthophagus lecontei*. Al mismo tiempo se desconoce si la especie es capaz de nidificar con los diferentes tipos de excretas en donde se le se ha capturado, la forma de utilizarlas y qué recurso alimenticio es el más adecuado para su desarrollo durante su ciclo biológico.

En este trabajo se describe el ciclo biológico de *O. lecontei* en condiciones de laboratorio. Además se lleva a cabo un análisis del uso del recurso trófico por esta especie considerando tres tipos de excretas para su nidificación: el proveniente de *Equus ferus caballus* (caballo), de *Capra aegragus hircus* (cabra) y de *S. cunicularius* (conejo silvestre). Lo anterior permitirá aportar información más precisa sobre la asociación que presenta *O. lecontei* con el conejo silvestre y otros herbívoros.

4. HIPÓTESIS

1.- Si *O. lecontei* es una especie generalista, será capaz de utilizar diferentes tipos de excretas (de caballo, cabra y conejo silvestre) para su alimentación y nidificación.

5. OBJETIVOS

5.1 Objetivo general

Describir el ciclo biológico y evaluar el uso de diferentes tipos de recursos por el escarabajo coprófago *Onthophagus lecontei* en su nidificación.

5.2 Objetivos específicos

- 1.- Obtener el tiempo de cada estadio preimaginal de *Onthophagus lecontei* en condiciones de laboratorio.
- 2.- Evaluar en *Onthophagus lecontei*, el uso de diferentes tipos de excretas (de caballo, cabra y conejo silvestre) para su nidificación.

6. METODOLOGÍA

6.1 Sitio de recolecta de escarabajos

La localidad de Cantona, está ubicada en el Estado de Puebla. Posee un clima templado subhúmedo, con lluvias en verano. Mantiene una temperatura media anual de 14° C y una precipitación media anual de 590 mm. La temporada de lluvias abarca los meses de abril a octubre, siendo agosto y septiembre los más lluviosos. Los valores máximos de precipitación van de 50 a 140 mm. Asimismo, la evaporación potencial media anual es de 1460 mm/año, mientras que la evapotranspiración potencial es de 472 mm/año (CNA 2002).

6.2. Recolecta de individuos vivos

En Cantona, durante los meses de junio y julio de 2012, se colocaron en forma lineal 12 trampas de caída, cebadas con excretas de cabra, con una separación de 25 metros entre sí. El trampeo fue complementado, recolectando los individuos directamente por debajo de excretas semifrescas de cabra y en el suelo, excavando a una profundidad de entre 3 a 10 cm. Posteriormente, los escarabajos se trasladaron al Laboratorio de Sistemática del Centro de Investigaciones en Ciencias Biológicas (UAT), para determinar la especie mediante claves taxonómicas; el sexo de los adultos se determinó evidenciando la presencia del número de carinas en el clípeo (el macho solo presenta una carina clipeal y la hembra posee dos), así como por las características de los esternitos abdominales.

6.3 Montaje de terrarios

Con la finalidad de describir el ciclo biológico de *O. lecontei*, se formaron 30 parejas seleccionadas al azar que se mantuvieron en terrarios y se alimentaron con 10 g. *ad libitum* de excreta de cabra, o sea a satisfacción de los individuos. Los terrarios de material plástico semitransparente, tenían las siguientes características: una dimensión de 13 x 9 x 4 cm (alto, ancho, grosor), y una capa de 10 cm de profundidad de suelo estéril finamente cernido (Fig. 1.). Todos los terrarios se etiquetaron con una clave de control y se mantuvieron bajo condiciones de invernadero con un fotoperiodo de 12 h luz, 12 h oscuridad, temperatura media de 15.3 °C y humedad relativa del 77%. Condiciones similares a las que se presentan en Cantona, Puebla (CNA 2002).



Fig. 1. Terrario utilizado en la crianza de *O. lecontei* en condiciones de laboratorio.

6.4 Descripción del ciclo biológico en condiciones de laboratorio

Se revisaron individualmente los 30 terrarios, cuatro veces al día y una vez terminado el periodo de alimentación (alrededor de 12 días), únicamente dos veces por semana, dado que los individuos habían nidificado y las crías se encontraban en desarrollo. La descripción se inició desde el periodo de alimentación y finalizó hasta la emergencia de los nuevos adultos jóvenes, incluyendo fragmentación y acarreo de las excretas; la elaboración de galerías subterráneas, formación de las masas nido, oviposición, mantenimiento de las masas nido, estadios preimaginales y la emergencia en el laboratorio de los adultos jóvenes.

6.5 Uso del recurso trófico

Debido a que aparentemente *O. lecontei* tiene preferencias por excretas con bajo contenido hídrico, se evaluó experimentalmente el uso de diferentes tipos de excretas de este tipo para la nidificación. Se eligieron tres tipos de excretas: caballo, cabra y conejo silvestre (basándose en reportes anteriormente mencionados donde se ha registrado la especie de manera abundante). Se establecieron parejas (seleccionadas al azar), conformándose tres grupos. Cada pareja se colocó en terrarios individuales. El primer grupo se alimentó con excretas de caballo (17 terrarios), el segundo grupo con excretas de cabra (22 terrarios) y el tercer grupo con excretas de conejo silvestre (17 terrarios). A los tres grupos se les proporcionaron *ad libitum* (es decir a satisfacción) 10 g de cada tipo de excretas, que era cambiado por alimento fresco dos veces por semana, para evitar la contaminación por hongos. Las variables evaluadas fueron: el número de masas nido

elaboradas, las dimensiones de las masas nido, el número de larvas, pupas y adultos obtenidos, el tiempo de duración por cada estadio del ciclo de vida, el tiempo de emergencia de los imagos y la talla de los imagos emergidos en el laboratorio.

Una vez iniciada la elaboración de las masas nido, éstas se pesaron y midieron usando una balanza analítica Chio balance J-L 180 y un vernier Mitutoyo CD-6"CX. Posteriormente, las masas nido se pasaron a terrarios nodriza, con la finalidad de realizar el registro del tiempo de cada uno de los estadios preimaginales. También se registraron las medidas morfométricas de los individuos emergidos en laboratorio criados con cada una de las excretas (cabra, caballo, conejo) tomando en cuenta el ancho del pronoto. Se decidió tomar la longitud total del escarabajo (de la carina del pronoto hasta el pigidio) dado que *O. lecontei* no desarrolla cuernos. Los padres provenientes de campo fueron mantenidos con alimento y en terrarios separados, hasta su muerte.

6.6 Análisis fisicoquímicos

Con la finalidad de conocer la cantidad de macroelementos presentes en cada tipo de recurso trófico (excretas de caballo, cabra y conejo silvestre) en base seca, se realizaron análisis en un laboratorio particular certificado de nombre "Investigación Bioquímica y Microbiológica L.P.". Las muestras de las excretas fueron tomadas directamente en campo de las mismas fuentes de recurso con las que se alimentaron a los escarabajos durante su crianza. Se tomaron pequeñas porciones de cada tipo de excreta para obtener representatividad, hasta completar 60 gramos.

Se analizó la cantidad de N por el método de Kjeldahl (Greenfield y Southgate 1992), P por el método Spinreact (Farrell y Kaplan 1984), K por fotometría de llama (Apha 1992), carbohidratos solubles por la técnica de formación de furfurales con fenol (D'Ocon y cols. 1998), y los elementos traza por la técnica con extracción de acetato y solución Bray (Bray y Kurtz 1945).

6.7 Análisis estadísticos

Para evaluar posibles diferencias entre los tratamientos del experimento de uso del recurso, con relación al número de masas nido, número de individuos (larvas, pupas y adultos) y el tiempo de desarrollo para cada estadio (larva, pupa, emergencia) se aplicaron pruebas no paramétricas de Kruskal-Wallis. Una vez obtenidos los resultados se realizaron pruebas *post hoc* de Bonferroni/Dunn, para determinar diferencias entre tratamientos (Zar 1999).

Se hicieron correlaciones entre peso de las masas nido y ancho, largo y volumen de las masas nido, por tratamiento, para evaluar si existían relaciones entre las variables mencionadas (Zar 1999). También se llevaron a cabo correlaciones por tratamiento entre el peso de las masas nido y el ancho del pronoto y la longitud corporal de los individuos emergidos.

Para evaluar si existían diferencias significativas entre los tratamientos con respecto al peso de las masas nido, al ancho del pronoto y a la longitud corporal de los imagos emergidos en laboratorio, se realizó un ANOVA de una vía (Zar 1999).

En las masas nido se midieron el ancho (W), la longitud (L) y se utilizaron para calcular el volumen de cada masa nido, mediante la fórmula utilizada para cuerpos ovoides $V = [(\pi/6) (L) (W^2)]$, dado que el peso de las masas nido (elaboradas por cada tipo de excreta) solo nos indicaba la cantidad de agua presente en estas. Se realizó un ANOVA de una vía para evaluar posibles diferencias entre el tamaño de las masas nido (ancho, largo y volumen) y la talla (ancho del pronoto y longitud corporal) de los imagos emergidos en laboratorio entre los tratamientos (recursos alimenticios). Se realizaron pruebas de Tukey (*post hoc*), para determinar diferencias significativas entre tratamientos (Zar 1999). Los análisis se realizaron con el paquete estadístico StatView (Abacus Concepts 1996).

7. RESULTADOS

7.1 Ciclo biológico

El ciclo biológico de *Onthophagus lecontei* tuvo una duración de 53 ± 2 días ($n=26$), tiempo que comprende desde el periodo de pre-nidificación (alimentario), hasta la emergencia de nuevos imagos. Estos individuos fueron alimentados exclusivamente con excretas de cabra.

Bajo condiciones de laboratorio, el desarrollo preimaginal de la especie criada con excreta de cabra, desde larva de primer estadio hasta adulto se completa en 37 ± 2 días más $16 \text{ días} \pm 2$ de pre-nidificación ($n=26$). La duración del periodo larval es de 22 ± 1.14 días ($n=26$), del periodo pupal es de 11 ± 0.87 días ($n= 26$) y de 4 ± 0.95 días ($n=26$) más para la emergencia de nuevos individuos. En la Fig. 2. se esquematizan los estadios preimaginales.

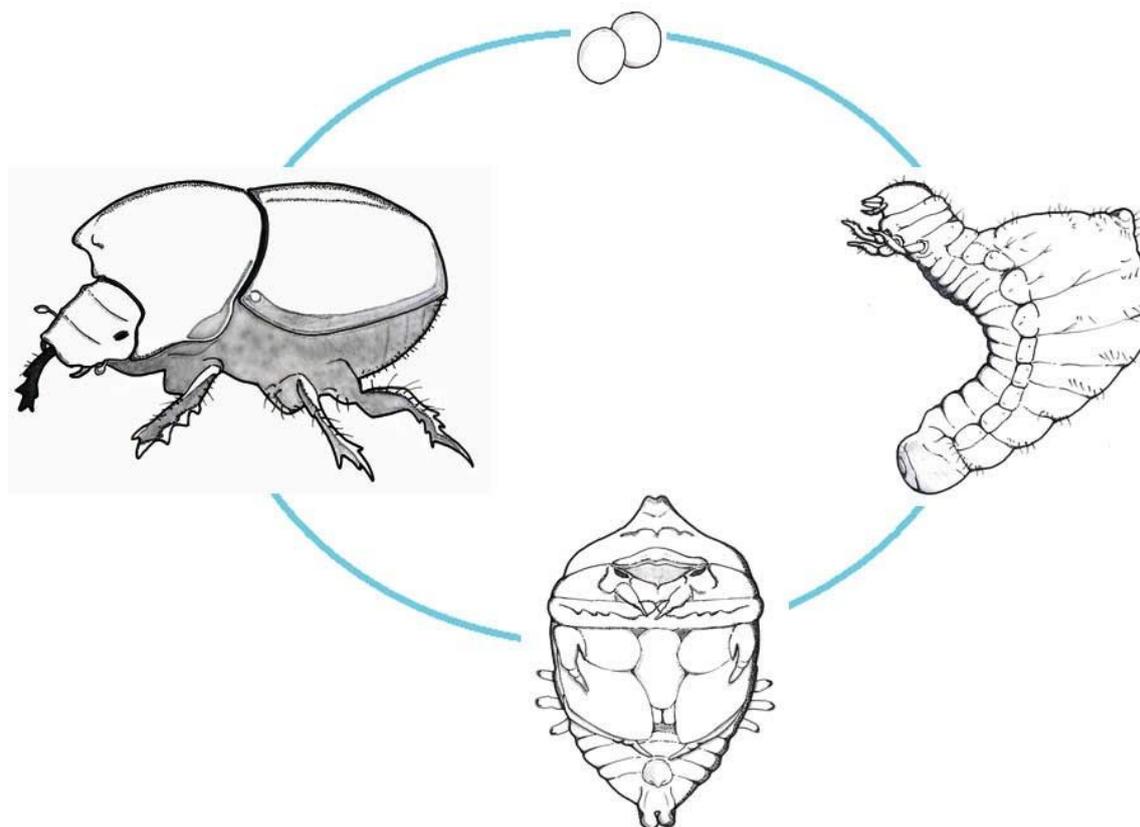


Fig. 2. Ciclo biológico de *Onthophagus lecontei*, en condiciones de laboratorio.

7.1.2 Periodo alimenticio en adultos

En individuos adultos provenientes de campo, el macho y la hembra cortaron el estiércol y pasaron la mayor parte del tiempo alimentándose debajo del mismo o en el interior de éste. Al macho se le observó con más frecuencia en la superficie del terrario, mientras

que a la hembra solo se le observó ocasionalmente. Los adultos elaboraron túneles por debajo del estiércol. Estos túneles eran del mismo diámetro del cuerpo de cada individuo, el macho colaboró en la elaboración de los túneles y acarreamiento del estiércol, además gran parte de los túneles se interconectaban y/o se bifurcaban, seguidos por una entrada principal situada a nivel de la superficie del suelo. El periodo de actividad de la especie se presentó entre las 12:00 y 15:00 h (n=26), horario en el que se les pudo observar ocasionalmente por arriba del estiércol además de explorar la zona (Fig. 3). La mayor parte del día la pasaban enterrados en los túneles.



Fig. 3. Macho de *O. lecontei* explorando la zona superficial del terrario, durante el periodo de alimentación.

7.1.3 Periodo reproductor

Este periodo se inició con la elaboración de la primera masa nido, al concluir el periodo de alimentación (12 ± 2 días, n=26). Durante esta etapa los individuos provenientes de campo incrementaron los cortes a las excretas y posteriormente los acarrearón a los túneles previamente formados. Se observó cópula en algunos individuos colectados en campo, antes de colocarlos en los terrarios, cuya duración en promedio fue de 17 ± 1.41 minutos, n=6. Además se pudo observar que el macho colabora en el aprovisionamiento del estiércol, acarreándolo hacia las paredes de los túneles primarios que posteriormente la hembra compactará, para formar la masa nido (n=10). La hembra de igual forma acarrea la excreta en los otros túneles primarios.

7.2 Nidificación

7.2.1 Arquitectura del nido

De acuerdo a lo observado, el patrón de nidificación que presenta *Onthophagus lecontei* corresponde al patrón I propuesto por Halffter y Edmonds (1982). La pareja elaboró de uno a cuatro túneles por debajo del recurso alimenticio, estos se interconectaban mediante bifurcaciones. La elaboración de galerías fue llevada a cabo mediante la participación del macho y la hembra. Estas redes de túneles se constituían por dos tipos: primario y secundario (Fig. 4). Los de tipo primario, son aquellos en los que se hallan pequeñas fracciones de estiércol cortadas y depositadas por las paredes de estos. Los de tipo secundario, son aquellos en los que no se notaron restos de estiércol. Los túneles secundarios podrían funcionar como ductos de ventilación que permiten la oxigenación de las galerías principales donde se hallan las masas nido con los individuos en desarrollo así como una distribución homogénea de la humedad en el suelo (Halffter y Edmonds 1982).

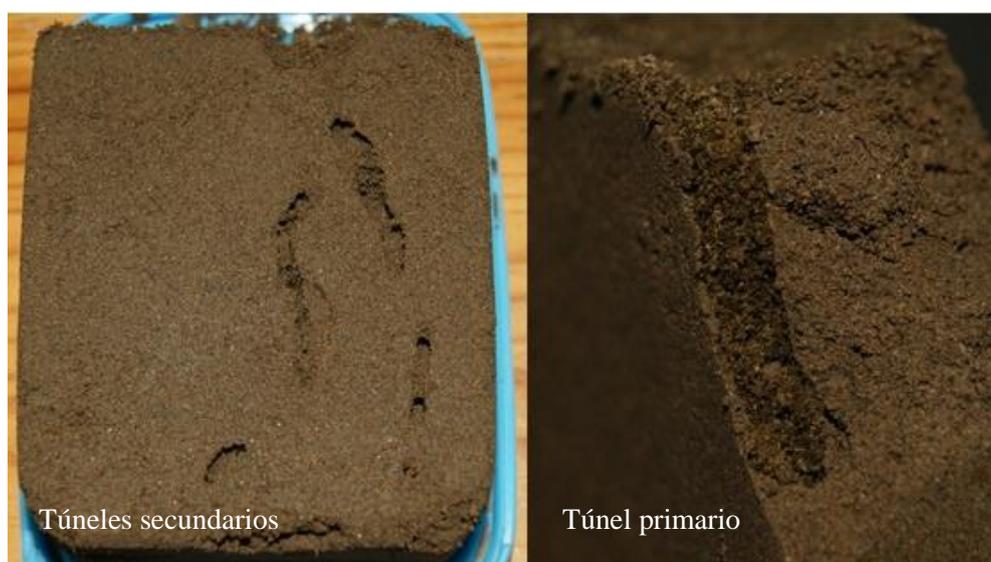


Fig. 4. Imágenes de túneles primarios y secundarios elaborados por *Onthophagus lecontei* bajo condiciones de laboratorio. Nótese que en el túnel primario se observa estiércol alrededor de las paredes para su posterior compactación.

7.2.2 Masas nido

Las masas nido se encontraron a una profundidad entre 5 y 8 cm. ($\bar{x} = 6.85, \pm 0.85$ cm, $n=81$). Son colocadas de manera vertical e inclinada y poseen una forma ovoide. Todas las masas nido observadas en el laboratorio alojaron un solo huevo ($n=81$) (Fig. 5).



Fig. 5. Masas nido elaboradas por las hembras de *O. lecontei* en condiciones de laboratorio.

Respecto a la cantidad de masas nido elaboradas durante el periodo reproductor los especímenes hicieron entre una y siete ($\bar{x} = 3.50, \pm 1.74, n=26$). Las dimensiones de las masas nido (ancho, longitud, volumen y peso) se muestran en el Cuadro 1. Solo se observó la eclosión de dos larvas, el proceso tardó dos días para que eclosionaran del huevo.

7.3 Experimento uso de recurso alimenticio

En el experimento que se realizó, *O. lecontei* fue capaz de aprovechar los tres tipos de excretas usados, En todos los tratamientos se observó el mismo comportamiento de alimentación y nidificación característica del Patrón I propuesto por Halffter y Edmonds (1982): 1) construcción de masas nido, 2) oviposición de un solo huevo por masa nido, 3) desarrollo de tres estadios larvales y estadio pupal y 4) emergencia de los adultos. Sin embargo cada variable evaluada en el experimento uso del recurso presentó variaciones, los resultados se muestran en los Cuadros 2 y 3.

7.3.1 Número de masas nido

El número de masas nido elaboradas por pareja varió desde una a siete por terrario, los valores promedio se muestran en el Cuadro 2. Al comparar el número de masas nido por tratamiento se obtuvieron diferencias importantes entre los tres tratamientos (Kruskal Wallis, $H = 8.58$, $P = 0.014$), pues fueron significativamente diferentes el número de masas nido elaboradas con excretas de cabra en contraste con las masas nido elaboradas con excretas de conejo (Bonferroni/Dunn, $P = 0.006$). También fueron significativamente distintas aquellas masas nido elaboradas con excretas de caballo con respecto a las elaboradas con excretas de conejo (Bonferroni/Dunn, $P = 0.04$); siendo el tratamiento con excretas de conejo en el que se observó la mayor cantidad de masas nido

7.3.2 Peso y dimensiones de las masas nido

El peso y dimensiones promedio de las masas nido (peso, ancho, largo y volumen) se muestran en el Cuadro 3. Se encontraron diferencias significativas entre los diferentes tratamientos en la variable peso de las masas nido (ANOVA $F_{2,78} = 51.82$, $P < 0.0001$). Esto se relaciona con las diferencias encontradas entre los tratamientos donde se usaron excretas de cabra y caballo (Tukey, $P < 0.05$) y entre aquellos con excretas de cabra y conejo (Tukey, $P < 0.05$), resultando con mayor peso las masas nido elaboradas con excretas de cabra, seguidas por las elaboradas con excretas de caballo y por último las de conejo, donde la cantidad de humedad es la más baja en comparación a las de caballo y cabra.

El análisis del ancho de las masas nido indicó que existen diferencias significativas entre tratamientos (ANOVA $F_{2,78} = 4.78$, $P = 0.01$) principalmente entre los anchos de las masas nido elaboradas con excretas de cabra y conejo (Tukey, $P < 0.05$).

En cuanto a la longitud de las masas nido, se encontraron diferencias significativas entre los tratamientos (ANOVA $F_{2,78} = 18.07$, $P < 0.0001$), pues las longitudes de las masas nido hechas con excretas de caballo son distintas a las longitudes de las masas nido elaboradas con excretas de conejo (Tukey, $P < 0.05$), al igual que las longitudes de las masas nido formadas con excretas de cabra y conejo, (Tukey, $P < 0.05$).

Respecto al volumen de las masas nido, el análisis reveló diferencias estadísticamente significativas (ANOVA $F_{2,78} = 26.813$, $P < 0.0001$) entre tratamientos. Las pruebas *post hoc* determinaron que hay diferencias significativas entre las masas

elaboradas con excretas de caballo y las masas elaboradas con excretas de conejo (Tukey, $P < 0.05$). También hubo diferencias significativas entre las masas elaboradas con excretas de cabra y las elaboradas con excretas de conejo (Tukey, $P < 0.05$) y entre las masas elaboradas con excretas de caballo y cabra (Tukey, $P = 0.05$). Los valores promedio (Cuadro 2) indican que las masas nido elaboradas con excretas de conejo silvestre son las de menor volumen.

7.3.3 Número de larvas, pupas y adultos

Los resultados del número de individuos que pasaron del estado larval al pupal y posteriormente al estado adulto, bajo condiciones de laboratorio y criados con diferentes tipos de recursos tróficos, se muestran en el Cuadro 3.

Al comparar el número de individuos en estadio larval producidos por cada uno de los tratamientos, se obtuvieron diferencias significativas entre ellos (Kruskal Wallis, $H = 7.90$, $P = 0.02$). El número de individuos mantenidos con excretas de caballo fue significativamente diferente que el número de individuos mantenidos con excretas de conejo (Bonferroni/Dunn, $P = 0.0009$). Se encontraron diferencias significativas entre el número de individuos mantenidos con excretas de cabra y con conejo (Bonferroni/Dunn, $P = 0.010$); siendo el tratamiento excretas de conejo silvestre el que generó mayor número de larvas y pupas.

También se encontraron diferencias significativas en el número de individuos producidos por tratamiento (Kruskal Wallis, $H = 7.27$, $P = 0.026$), habiendo diferencias entre los tratamientos excreta de caballo y conejo (Bonferroni/Dunn, $P = 0.0018$) y los mantenidos con excreta de cabra y conejo (Bonferroni/Dunn, $P = 0.018$); siendo el tratamiento excreta de conejo silvestre el que generó al mayor número de adultos jóvenes.

7.3.4 Correlaciones entre dimensiones de las masas nido y las medidas morfométricas

Los análisis de correlación indicaron que las masas nido más pesadas no generaron individuos de tallas mayores, sin embargo las masas nido más voluminosas generaron individuos de tallas mayores en los tres tratamientos. Los valores obtenidos en los análisis se muestran en los Cuadros 4 y 5.

7.3.5 Medidas morfométricas de los adultos

Los valores promedios de las medidas morfométricas de los adultos de *O. lecontei* se muestran en el Cuadro 3. Estadísticamente, se encontraron diferencias significativas en el

ancho del pronoto (ANOVA $F_{2,72} = 5.461$, $P = 0.006$) entre los individuos emergidos, según su alimentación. Los individuos mantenidos con excretas de conejo silvestre eran más anchos que los mantenidos con excretas de cabra (Tukey, $P = <0.05$).

En cuanto a la longitud de los imagos emergidos en el laboratorio, se encontraron diferencias estadísticamente significativas entre los tres tratamientos (ANOVA $F_{2,72} = 4.693$, $P = 0.012$), siendo más largos corporalmente los individuos criados con excretas de conejo silvestre que los individuos criados con excretas de cabra (Tukey, $P = < 0.05$).

7.3.6 Tiempo de duración por estadio

Se registró bajo condiciones de laboratorio, el tiempo de duración de cada estadio del ciclo preimaginal de *O. lecontei* (huevo, larva, pupa) y el tiempo que tardaron en emerger los imagos según el tipo de excreta evaluado (cabra, caballo y conejo silvestre) durante el uso del recurso trófico. Los valores promedio se muestran en el Cuadro 3. Se encontraron diferencias significativas entre los tratamientos respecto al tiempo de desarrollo larval (Kruskall-Wallis, $H= 12.08$, $P = 0.002$). Hubo diferencias importantes en la duración del periodo larval entre los individuos criados con excretas de caballo y cabra (Bonferroni/Dunn, $P = 0.015$) y, entre los individuos criados con excreta de conejo silvestre y cabra (Bonferroni/Dunn, $P = 0.0005$), siendo los individuos criados con excretas de conejo silvestre los que pasaron menor tiempo en el estadio de larva.

En cuanto a la duración del periodo pupal se encontraron diferencias significativas entre los tratamientos (Kruskall-Wallis, $H= 6.340$ $P=0.042$), donde los individuos mantenidos con excretas de caballo y cabra tuvieron periodos pupales marcadamente diferentes (Bonferroni/Dunn, $P = 0.037$). También los individuos mantenidos con excretas de cabra y conejo silvestre (Bonferroni/Dunn, $P = 0.025$) tuvieron periodos pupales marcadamente diferentes siendo nuevamente los individuos criados con excretas de conejo silvestre los que duraron menor tiempo en estadio pupal.

Respecto al tiempo que tardaron los individuos en emerger a la superficie, como imagos, los resultados muestran que hay diferencias significativas entre los tratamientos (Kruskall-Wallis, $H= 7.119$, $P= 0.028$). Estas diferencias se presentaron principalmente entre los individuos criados con excretas de cabra y conejo silvestre (Bonferroni/Dunn P

= 0.011), siendo los individuos criados con excretas de conejo los que emergen en menor tiempo.

7.4 Análisis fisicoquímicos de las excretas.

Se encontraron variaciones en los macroelementos (N, P, K, C) y elementos traza analizados en los tres tipos de excretas (g/kg). Los valores obtenidos se muestran en el Cuadro 6. Las excretas de cabra tuvieron los valores más altos de nitrógeno, seguidas por las de conejo. En fósforo, las excretas de caballo poseen los valores más altos y las excretas de conejo y cabra se asemejan; lo mismo para carbohidratos. En potasio, las excretas de conejo fueron las más bajas en valores, pero en cantidad de cenizas se asemejaron a las excretas de cabra. Al evaluar el porcentaje de humedad y de proteína cruda, la excreta de caballo fue la más húmeda, seguida por la excreta de cabra y en tercer lugar la excreta de conejo, que es la que presenta un menor contenido hídrico.

8. DISCUSIÓN

8.1 Ciclo biológico

Las observaciones realizadas revelan que *O. lecontei* presenta el Patrón I de nidificación, concordando con lo descrito por Halffter y Edmonds (1982). Tal como lo es característico en los *Onthophagini*, la estructura del nido está compuesta por redes de galerías principales y secundarias, que inician desde la fuente del recurso trófico.

Las horas de alimentación o de actividad exploratoria en las que se le observó a *O. lecontei* (machos y hembras) en laboratorio, concuerdan con las horas de actividad que la especie presenta en campo, pues en condiciones naturales se le pudo observar volando, alimentándose y colonizando excretas durante su recolecta entre las 11:00 y 15:00 horas en días soleados, por lo que podemos decir que la especie presenta hábitos diurnos y los picos de actividad para la alimentación, búsqueda de pareja, y cópula se mantienen iguales bajo condiciones de laboratorio.

Respecto a la nidificación, *O. lecontei* elabora en promedio 3.5 masas nido, depositando un solo huevo en cada una de ellas. Los resultados de nuestras observaciones respecto a la fase de nidificación se asemejan a los obtenidos en otras especies, como lo reportado para *O. incensus* (Huerta y cols. 2010) donde la media muestral fue de 3 ± 2 nidificaciones bajo condiciones de laboratorio, mientras que *Digitontophagus gazella*, (Rougon y Rougon 1980) puede elaborar, un promedio de 11 masas nido y cada hembra pone en promedio 10 ± 2 huevos. Una hembra de esta especie puede poner entre 80 y 90 huevos en su vida (Martínez y Cañas 2011).

En relación con la profundidad a la que se encontraron las masas nido de *O. lecontei* ésta osciló entre 5 y 8 cm. Resultados similares se reportaron en *O. incensus*, donde la profundidad promedio de las masas nido es de 7.1 cm. (Huerta y cols. 2010). Semejanzas en la profundidad de las masas nido también se encuentran en otras especies como en *O. binodis* en Australia (Barkhouse y Ridsdill-Smith 1986) *D. gazella* y *O. bonasus* (Fincher y Hunter III 1989) donde la profundidad de las masas nido registrada en campo fue similar a la reportada bajo condiciones de laboratorio, también para *Onthophagus medorensis* en Norteamérica (Hunter III y cols. 1991). En esta última especie las observaciones solo fueron hechas en campo.

El desarrollo preimaginal de *O. lecontei* de larva de primer estadio hasta la emergencia de imago se realiza en 37 días. Este tiempo de duración es un tanto semejante a lo encontrado por Huerta y cols. (2010) en *O. incensus* que presentó una media de 38

días desde huevo hasta imago, bajo condiciones de laboratorio. Mientras que *D. gazella* requiere de alrededor de 41 días (Rougon y Rougon 1980) y para *O. medorensis* se requieren alrededor de 45.9 días para su desarrollo (Hunter III y cols. 1991) que va de huevo hasta imago. La variación en el tiempo de desarrollo preimaginal entre *O. lecontei* y las especies mencionadas puede deberse a las adaptaciones que cada especie presenta ante su hábitat. *O. incensus*, por ejemplo, tuvo sus picos de emergencia en diferentes momentos en localidades de la misma región (centro de Veracruz, México) (Arellano 1992).

La duración del periodo larval de *O. lecontei* fue de 22 ± 1.14 días, tiempo semejante al reportado en *O. incensus* que también fue de 22 días aproximadamente (Huerta y cols. 2010). En *D. gazella* el periodo larval tiene una duración aproximada de 26 días (Rougon y Rougon 1980). Para *O. medorensis* este periodo corresponde a 27 días (Hunter III y cols. 1991) y para *O. batesi* es de 36 días (Halfpter y Edmonds 1982).

Con respecto al comportamiento larval de *O. lecontei*, se observó que las larvas del tercer estadio pueden reparar daños en la cámara larval. Este comportamiento también se ha descrito para varias especies europeas de *Onthophagus*, como estrategia de supervivencia (ver Klemperer 1981).

En cuanto al periodo pupal de *O. lecontei*, el tiempo de duración en este estadio fue de 11 ± 0.87 días. Vale la pena mencionar que no se encontraron trabajos y/o descripciones de los periodos y observaciones hechas durante el periodo pupal, tal vez debido a los problemas o dificultades metodológicas por lo que no pudimos contrastar este resultado.

8.2 Uso del recurso trófico

Nuestra hipótesis inicial fue que si *Onthophagus lecontei* es una especie generalista, sería capaz de utilizar diferentes tipos de excretas (de caballo, cabra y conejo silvestre) para su nidificación. Esto concuerda con nuestros resultados, pero ¿qué tan generalista es esta especie? ¿Qué características diferencian a estas excretas y esto como influye en las variables que medimos?

Cada una de las excretas utilizadas en el experimento uso del recurso trófico, posee distintas propiedades de carácter físico, biológico y químico, lo cual sugiere que la especie las aprovecha de una manera relativamente distinta. Estas características en conjunto representan los componentes clave en la calidad de un recurso trófico.

En este estudio controlamos la cantidad de excretas que se colocaron en los terrarios, de tal manera, que siempre contuvieran la misma cantidad de alimento. En esta sección discutiremos entonces lo referente a las implicaciones de la calidad nutrimental y tipo de excretas en el desarrollo y éxito reproductivo de *O. lecontei*.

8.2.1 Componentes físicos de las excretas

La mayor parte de las excretas están constituidas por agua, hidratos de carbono, proteínas, grasas, sustancias inorgánicas y detritus celulares. Los Scarabaeinae adultos pueden ingerir partículas alimenticias de entre 4 y 85 μ , que pueden incluir los jugos del excremento, los microorganismos de la excreta, además de, restos de células epiteliales, mientras que las larvas, que poseen piezas bucales no modificadas (como los adultos), pueden ingerir y posteriormente digerir, en sus cámaras digestivas, la fibra vegetal de los excrementos proporcionados por los padres, además de una gran cantidad de microorganismos (Holter y cols. 2002, Holter y Scholtz 2005).

En *O. lecontei* el material para la alimentación de las larvas fue proporcionado por los padres de acuerdo a las excretas usadas en los experimentos en el laboratorio, pues los individuos fueron expuestos a recursos elegidos por el investigador (excretas de caballo, cabra, conejo silvestre). Cada tipo de excretas tenía diferentes tamaños y diámetros en sus fibras vegetales originales, (antes de ser desmenuzadas por los padres) (Verdú y Galante 2004). En condiciones naturales creemos que la especie utiliza los recursos tróficos disponibles en el ambiente para alimentarse y nidificar tal como lo fue comprobado bajo condiciones de laboratorio.

La variabilidad presentada en las dimensiones de las masas nido (ancho, longitud y volumen) puede estar relacionada principalmente con el tamaño y diámetro de las fibras vegetales presentes en cada uno de los recursos evaluados y usados por la especie, tal es el caso de la excreta de caballo, donde se obtuvieron las masas nido con mayor volumen y que posee fibras vegetales de mayores dimensiones en comparación con las excretas de cabra y conejo.

Aunado a lo anterior, el recurso trófico al ser desmenuzado y compactado por los padres atraviesa por cambios físicos, como la disminución de tamaño en la fibra vegetal (Verdú y Galante 2004). Posiblemente estos cambios sean importantes si se toma en cuenta la superficie de contacto presente en cada una de las excretas. Es decir, una mayor superficie de contacto (partículas pequeñas) acelera la velocidad de las reacciones químicas. De esta manera el tamaño de la partícula puede influir en el establecimiento de

la microbiota. Tomando en cuenta el tamaño de la fibra vegetal, las excretas de conejo tendrían una mayor superficie de contacto seguidas por la excretas de cabra, mientras que la excretas de caballo serían las que tendrían una menor superficie de contacto.

A pesar del bajo contenido hídrico que presentan las excretas usadas en nuestro experimento (caballo 70%, cabra 63%, conejo silvestre 58%), en comparación con otras (como las de vaca por ejemplo con 80%), su bajo porcentaje de humedad no impidió que fueran utilizadas para la alimentación y nidificación de *O. lecontei*, pues esta especie se encuentra aparentemente bien adaptada para su consumo.

De las tres excretas disponibles, el porcentaje de humedad más bajo se encontró en las excretas de conejo (58.80 %). Sin embargo al ser enterradas en el suelo, es posible que sus niveles de humedad se incrementen.

8.2.2 Componentes biológicos de las excretas

La coprofagia en Scarabaeinae es considerada un tipo de especialización de la saprofagia, el tipo de alimentación más antigua en este grupo de coleópteros (Halffter y Matthews 1966). Los escarabajos saprófagos consumen detritos, compuestos de materia orgánica en descomposición y hongos (con importantes fracciones de microorganismos) ricos en nutrientes, con alto contenido bacteriano, abundantes y complejos carbohidratos (derivados de los restos vegetales), así como vitaminas y minerales.

Generalmente en especies de escarabajos coprófagos, el recurso trófico pasa por procesos de fermentación. Un notable caso es el descrito para el género *Copris*, que lleva a cabo la fermentación del alimento almacenado previo a la formación de las bolas nido (Huerta y cols. 1981).

Hay que destacar, que en todos los casos documentados en los que distintos recursos son utilizados para la nidificación (semillas, frutas o materiales vegetales) está presente un rumen externo, como un proceso previo involucrado en el aprovechamiento del recurso (es decir, fuera del cuerpo del escarabajo). El rumen inicial se forma al acumular el alimento. En la primera etapa de preparación de las bolas o masas nido, la microbiota es sembrada con la participación de los padres al tener contacto con los excrementos, que fermentan la comida, por lo que es más fácil la manipulación del recurso, que incluso es más rico en microorganismos que el material original. El segundo rumen externo, se forma en cada bola o masa nido durante el desarrollo larval y el tercer rumen se constituye por la cámara de fermentación en el intestino de larvas. Todo este proceso produce un material con alto contenido en microorganismos, lo que significa que

la larva es realmente micrófaga (Halffter y Halffter 2009). Por lo tanto, la microbiota de cada tipo de excreta (en este caso de caballo, cabra y conejo silvestre) es potencialmente un constituyente importante de la calidad del recurso trófico y por lo tanto puede ser traducida como un factor de nutrición. Inferimos que existen importantes diferencias de microbiota en cada tipo de excreta evaluada y una dinámica distinta en la ecología microbiana, lo cual sugiere que el proceso de mineralización de la materia vegetal incorporada al metabolismo de *O. lecontei* se realizó exclusivamente durante los estadios larvales.

Además se sabe que el intestino de las larvas de Scarabaeinae posee una cámara de fermentación, la cual contiene microorganismos asociados, capaces de digerir la celulosa proveniente de las excretas de herbívoros estrictos, lo cual plantea que la cámara de fermentación sea una adaptación al tipo de dieta (Halffter y Matthews 1966).

En el periodo larval se realizan procesos metabólicos que influyen de manera importante en el crecimiento de los escarabajos. Por ejemplo, la mayor parte del crecimiento de las larvas de *O. taurus* se produce durante el tercer estadio larval (Emlen y Nijhout 1999), pues los individuos de esta especie pasan alrededor del 70% de su período de crecimiento en ese estadio y aumentan su peso inicial en aproximadamente un 500% tras haber incorporado la energía proveniente de la materia metabólica (ver Moczek 1999).

Finalmente, se puede decir que si las larvas son consideradas como micrófagas (Halffter y Halffter 2009), el recurso microbiológico que se desarrolla en cada uno de los distintos procesos de aprovechamiento de nutrientes por los *O. lecontei* debería ser considerado como una parte elemental en el constituyente de su dieta.

8.2.3 Componentes químicos de las excretas

La cantidad de macroelementos presentes en las heces de los herbívoros se encuentra directamente relacionada con la composición de su dieta y la parte no asimilable de los alimentos ingeridos que posteriormente son excretados. En este apartado trataremos de relacionar los macroelementos encontrados en cada tipo de excreta con las variables medidas en cuanto al ciclo biológico y al éxito reproductivo de los individuos de *Onthophagus lecontei*.

Un aspecto importante a considerar en la transformación de la materia orgánica vegetal es la relación C:N pues se ha establecido que el C y el N son elementos clave durante los procesos de humificación y mineralización de la materia orgánica. Si durante la humificación la materia orgánica posee una alta cantidad de N y una baja cantidad de C, el N se transformará en amoníaco, impidiendo una adecuada actividad biológica por parte de los microorganismos (Stevenson, 1986; Siquiera y Franco, 1988). La excreta pierde entonces el 15% de su nitrógeno por volatilización y si no es enterrada por los escarabajos ese porcentaje de volatilización puede aumentar, llegando hasta el 80% del mismo (Cruz-Rosales 2011); mientras que por el contrario si hay una elevada proporción de C y baja cantidad de N, la tasa de descomposición de la materia orgánica disminuye drásticamente y la mineralización se ralentiza, es decir el proceso se vuelve lento (Stevenson, 1986).

Nuestros resultados de los análisis químicos de las excretas muestran variaciones en todos los elementos medidos, cada excreta posee particularidades en su composición elemental. La excreta de cabra usada en nuestro experimento posee un alto contenido en N (15.40 g/kg) en comparación a la cantidad de C (6.35 g/kg). En contraste, en las excretas de caballo y conejo silvestre, la relación C-N resulta ser más homogénea: en la excreta de caballo el N tiene valores de 8.58 g/kg, y en C 8.93 g/kg, mientras que en el conejo silvestre los valores de N son de 10.10 g/kg y en C de 7.70 g/kg. Es decir, si existe un equilibrio entre los macroelementos como el C y N, y por ende una dinámica microbiana, dicho complejo mejorará la calidad de la dieta consumida y mayor podría ser el tamaño de los adultos, como en los individuos criados con excretas de conejo silvestre en los que se obtuvieron tallas mayores en comparación con los individuos criados con los otros recursos tróficos.

Aunque el pH de los diferentes tipos de excretas no fue medido en nuestro este estudio, podemos decir que, como resultado de la humificación durante los procesos de descomposición de la materia orgánica vegetal, las excretas en general aumentaron su

acidez, lo que pudiera influir en la dinámica ecológica microbiana de cada tipo de excretas evaluadas y en disponibilidad de nutrimentos para las larvas.

Respecto al P, K y cenizas (Mn, Fe, Ni, Cu, Mg, Zn, Mo) contenidos en las excretas, los resultados mostraron que las excretas de caballo presentan 8.05 g/kg en P, y que este valor es mucho mayor en comparación con los encontrados en las excretas de cabra que contienen 2.27 g/kg y las de conejo silvestre que contienen 1.92 g/kg. Este elemento pudo influir en la velocidad de mineralización y humificación de la materia orgánica vegetal, haciendo que ambos procesos se ralentizaran conllevando a una menor volatilización del N. Asimismo se ha comprobado que el nitrógeno gaseoso (volátil) desprendido de las excretas, también interviene en la formación de proteínas pues este elemento se fija directamente en los tractos digestivos de las larvas de los escarabajos coprófagos, incrementándose la concentración de aminoácidos totales. (Rougon y cols 1990).

En relación con el K se obtuvo nuevamente que las excretas de caballo contienen las mayores cantidades (5.43 g/kg), seguidas por las excretas de cabra (4.52 g/kg) y por las excretas de conejo en tercer lugar (1.26 g/kg). Se sabe que el K en insectos es participe en procesos como la osmorregulación y la contracción muscular (Rupert y Barnes 1996), así podemos decir que la amplitud de las cantidades de este elemento fueron suficientes para cubrir las necesidades de los individuos de *O. lecontei* durante el desarrollo. Sólo las cantidades de cenizas presentes en las excretas de caballo son bajas en comparación con las cantidades encontradas en las excretas de cabra y conejo. Podemos concluir entonces que bajo condiciones de laboratorio, la cantidad de elementos presentes en los tres tipos de excretas fue suficiente para que los individuos concluyeran su desarrollo biológico

Por otra parte, en cada una de las excretas usadas en nuestros experimentos se encontraron diferentes constituyentes, por ejemplo: en las excretas de caballo solo estuvieron presentes fibras vegetales. Para el caso de las excretas de cabra, encontramos algunas semillas y el resto se componía de fibras vegetales, aunque se ha reportado que las cabras (*Capra hircus*) son eficientes dispersores de semillas (Leher y Tisdale 1956; Santos y cols. 1999). Seguramente los componentes que conforman la dieta en caballos y cabras provienen de su área de pastoreo y limitan la diversidad de componentes en su dieta. En lo que concierne a las excretas de conejo, pudimos observar la presencia de distintos tipos de semillas, algunas de estas semillas correspondían a *Juniperus deppena* (sabino). Este dato ya se había reportado para *Sylvilagus cunicularius*, proponiendo a este

lepórido como un potencial dispersor de estas semillas (Lezama-Delgado 2007). Los cotiledones de *J. deppeana* encontrados en las excretas del conejo silvestre junto con otras semillas más, probablemente complementaron la dieta de *O. lecontei* con otros nutrimentos como el almidón y los ácidos grasos.

8.3 Calidad de recurso y duración de estadios preimaginales

Respecto a los tiempos de duración de cada estadio preimaginal de *O. lecontei*, se obtuvieron variaciones según el tipo de recurso con el que fueron criados los escarabajos, pues la calidad de estos recursos es un factor clave en la regulación de su desarrollo (Moczek 1998).

Varios grupos de insectos en estado larval han desarrollado evolutivamente mecanismos biológicos que les permiten responder a la calidad de su nutrición. Si esta es inadecuada, retrasan su desarrollo de manera progresiva hasta que sean conseguidos los suficientes recursos para completarlo (Blakley 1981; Mieczysława y Szolajska 1995; Nijhout 1999). En los experimentos con *O. lecontei*, los individuos criados con excretas de conejo silvestre pasaron menor tiempo por cada estadio, y por lo tanto, se obtuvieron adultos emergentes en menor tiempo que en los individuos criados con los otros tipos de excretas, siendo los individuos criados con excretas de cabra los que pasaron mayor tiempo por cada uno de los estadios, lo que parece reflejar una mayor calidad nutritiva en individuos criados con excretas de conejo.

Las larvas de *O. lecontei* fueron criadas con recursos finitos contenidos respectivamente en las masas nido, nuestros resultados indicaron que las masas nido elaboradas con excretas de conejo silvestre de menor volumen, criaron individuos de tallas mayores. En comparación con las masas nido de mayor volumen elaboradas con excretas de cabra y caballo, donde se registró la emergencia de individuos con menor tamaño. También debemos tomar en cuenta que las larvas de los *Onthophagus* tienen que hacer frente a una gama sustancial e imprevisible de entornos nutricionales bajo condiciones naturales. Por tanto, parece que la flexibilidad en el tiempo registrada en larvas y pupas puede ser una adaptación que permita a cada individuo llegar a la edad adulta, y por lo tanto mantener la posibilidad de reproducirse.

Referente a la calidad nutrimental y la cantidad de alimento es bien conocido que estas cualidades del recurso trófico determinan el tamaño corporal de los escarabajos coprófagos adultos (Moczek y Emlen 1999, Emlen y cols. 2007). Estudios llevados a cabo sobre todo en *O. taurus* han demostrado que la cantidad de alimento disponible para

las larvas, proveniente de la masa nido, determina el tamaño corporal del adulto, afectando potencialmente el crecimiento y desarrollo larvario (Moczek 1998). En nuestro trabajo, los individuos criados con excretas de conejo obtuvieron las medidas morfométricas mayores (ancho del pronoto y longitud corporal) al emerger de masas nido más voluminosas. Nuestros resultados sugieren que la calidad del recurso trófico determinan el tamaño corporal de los individuos.

Como se ha mencionado con anterioridad se sabe que las condiciones del alimento durante el periodo larval son determinantes en el tamaño de los adultos (Emlen 1994, Moczek y Emlen 1999). Durante el estadio larval el acceso al alimento permite condiciones de mayor crecimiento en biomasa en la pupa y en los adultos. Los individuos que han tenido recursos alimenticios en grandes cantidades y de calidad, presentan un mayor tamaño y desarrollo de algunas estructuras (el cuerno, por ejemplo). Estos atributos les proporcionan ventajas durante el proceso de selección sexual, incrementando el éxito reproductivo por parte de estos individuos (Halfpter y Edmonds, 1982; Hanski y Camberfort, 1991; Gullan y Cranston, 2007; Simmons y Ridsdill-Smith 2011).

Un tamaño pequeño, debido a una menor disponibilidad de alimento larval, o a una baja calidad de ese recurso, probablemente reduce la fecundidad en las hembras (Hunt & Simmons 2000). En *O. lecontei* se obtuvieron variaciones de tamaños de acuerdo al recurso con el que se criaron. La presencia de caracteres como el de la amplitud corporal, pudieran traducirse en diversas ventajas como: mayor fecundidad en hembras, mayor almacenamiento de energía, y ventajas durante el combate cuerpo a cuerpo y/o defensa de recursos (espacio, alimento, pareja).

Finalmente, el origen de las excretas usadas como alimento o para la nidificación parece influir en el éxito reproductivo de *O. lecontei*. De acuerdo con nuestros resultados, se pueden establecer interacciones con excretas de herbívoros introducidos (en este caso cabra y caballo), sin embargo estas interacciones representan para la especie un costo en el éxito reproductivo (menor cantidad de masas nido, menor número de individuos criados, mayor duración por estadio) y también en tallas corporales menores, en comparación con el conejo silvestre (*Sylvilagus cunicularius*), especie endémica de México, donde se presentó el mayor éxito reproductivo (mayor número de masas nido, mayor número de individuos criados, menor tiempo por estadio) y los individuos fueron de tallas mayores.

9. CONCLUSIONES

En este trabajo de investigación hemos demostrado que *O. lecontei* es una especie capaz de utilizar los distintos recursos alimenticios los cuales fueron evaluados experimentalmente: excretas de caballo (*Equus ferus caballus*), cabra (*Capra aegragus hircus*), y conejo silvestre (*Sylvilagus cunicularius*); no solo para alimentarse, sino también para llevar a cabo la crianza de su progenie.

La excreta de conejo silvestre (*S. cunicularius*) influyó directamente en el ciclo biológico de *O. lecontei*, proporcionándole ventajas. Ya que la calidad de este recurso trófico fue un factor clave que se tradujo en la disminución de tiempo por estadio, una alta capacidad reproductiva (mayor número de masas nido y adultos emergidos) y mayores tallas corporales de los adultos emergidos.

O. lecontei puede ser considerada una especie generalista, sin embargo al usar excretas de herbívoros domésticos e introducidos (de cabra y caballo) la especie enfrenta un costo en el éxito reproductivo y tamaño corporal, en comparación con el uso de excretas nativas del conejo silvestre *S. cunicularius* donde el éxito reproductivo es mayor, al igual que las tallas corporales. Por lo que, *O. lecontei* se encuentra mayormente adaptado para llevar a cabo el uso de este recurso trófico.

10. PERSPECTIVAS

Esta tesis provee un marco de referencia para estudios posteriores sobre el uso de los recursos tróficos en los Scarabaeinae, así como su papel en el comportamiento y éxito reproductivo de los individuos. Sugerimos que futuros trabajos desarrollen investigación en esta línea, enfocándose a temas como:

- 1.- Evaluar factores que puedan influir en los periodos de actividad y del desarrollo biológico de los escarabajos coprófagos poniendo énfasis en: la evaluación de cambios en temperaturas y humedad.
- 2.- Realizar estudios de la microbiota presente en las excretas ya que podrían aportar información sobre su participación mutualista o antagonista en el tracto digestivo de los estados preimaginales de los escarabajos.
- 3.- Evaluar el efecto de otros recursos tróficos usando excretas de perro, ardilla, humano y cacomixtle, que no son herbívoros estrictos como los que se usaron en esta investigación, con la finalidad de describir el desarrollo de *O. lecontei* utilizando el mismo modelo de experimentación.
- 4.- Analizar el contenido de ácidos grasos en las excretas provenientes de distintas dietas (herbívoros, carnívoros y omnívoros) y realizar disecciones en *O. lecontei* para llevar a cabo la medición del cuerpo graso, como un indicativo adicional de la calidad del recurso y su influencia en la reproducción.
- 5.- Evaluar la elección del recurso por parte de la especie mediante un experimento de cafetería, es decir colocar distintos tipos de excretas (herbívoros, carnívoros y omnívoros) durante un tiempo determinado, en un ambiente controlado para que los individuos elijan algún tipo de recurso y se evalúe cómo influye la elección en su éxito reproductivo.
- 6.- Replicar el experimento uso del recurso utilizando la técnica de isotopos estables para evaluar finamente el aprovechamiento nutricional de cada recurso por *O. lecontei*.
7. Realizar estudios de comportamiento en campo para corroborar pautas observadas ocasionalmente en los individuos de *O. lecontei*.

Cuadro 1. Dimensiones de las masas nido elaboradas por *Onthophagus lecontei* en condiciones de laboratorio durante la descripción del ciclo biológico (n=81).

Dimensiones de las masas nido	Valores promedio (\bar{x})	Desviación estándar
Ancho (mm)	23.14	0.91
Longitud (mm)	23.47	1.52
Volumen (mm ³)	28.44	4.21
Peso (g)	0.69	0.20

Cuadro 2. Número y medidas de las masas nido de *Onthophagus lecontei* durante el experimento de uso del recurso trófico en condiciones de laboratorio.

Variable/Tratamiento	<i>C. aegagrus hircus</i> (cabra)			<i>E. ferus caballus</i> (caballo)			<i>S. cunicularius</i> (conejo silvestre)		
	\bar{x}	DE	N	\bar{x}	DE	N	\bar{x}	DE	n
No. de masas nido	2.75	1.76	12	2.50	0.57	10	4.70	1.26	10
Peso de masas nido (g)	0.88	0.17	31	0.63	0.09	10	0.55	0.10	40
Ancho de masas nido (mm.)	23.18	1.21	31	23.13	0.52	10	23.11	0.55	40
Longitud de masas nido (mm.)	23.54	1.66	31	23.59	0.97	10	23.38	0.96	40
Volumen masas nido (mm ³)	28.57	1.76	31	28.58	1.59	10	28.30	1.58	40

Cuadro 3. Número de larvas, pupas y adultos, tiempos por estadio y medidas morfométricas de *Onthophagus lecontei* en el experimento uso del recurso trófico en condiciones de laboratorio.

Tratamiento	<i>C. aegagrus hircus</i> (cabra)			<i>E. ferus caballus</i> (caballo)			<i>S. cunicularius</i> (conejo silvestre)		
	x, ¯	DE	N	x, ¯	DE	n	x, ¯	DE	n
No. de larvas y pupas	1.19	1.40	21	0.59	1.22	17	2.77	2.58	17
No. de adultos	1.10	1.33	21	0.53	1.17	17	2.47	2.45	17
Tiempo larval (días)	22.66	1.07	12	22.50	0.57	4	21.10	0.70	10
Tiempo pupal (días)	11.50	0.90	12	10.50	0.57	4	10.70	0.64	10
Emergencia (días)	4.50	0.79	12	3.50	0.57	4	3.50	0.57	10
Ancho del pronoto (mm)	3.26	0.17	23	3.34	0.29	8	3.45	0.22	44
Longitud corporal (mm)	4.82	0.34	23	4.90	0.47	8	5.09	0.32	44

Cuadro 4. Correlaciones entre las medidas y pesos de las masas nido de *Onthophagus lecontei* de acuerdo al tipo de recurso utilizado. Los valores significativos se encuentran en negritas.

Tipo de excreta		n	Correlación	Valor de z	Valor de P
<i>C. aegagrus hircus</i> (cabra)	peso-ancho	31	0.24	1.32	0.186
	peso-longitud	31	0.07	0.37	0.707
	peso-volumen	31	0.28	1.56	0.117
	ancho - longitud	31	-0.53	-3.12	0.002
	ancho - volumen	31	-0.23	1.28	0.199
	longitud-volumen	31	0.69	4.56	<.0001
<i>E. ferus caballus</i> (caballo)	peso-ancho	10	0.53	1.56	1.118
	peso-longitud	10	0.24	0.64	0.517
	peso-volumen	10	0.39	1.09	0.272
	ancho - longitud	10	0.47	1.37	0.170
	ancho - volumen	10	0.75	2.62	0.009
	longitud-volumen	10	0.93	4.47	<.0001
<i>S. cunicularius</i> (conejo silvestre)	peso-ancho	40	0.67	4.92	<.0001
	peso-longitud	40	0.38	2.46	0.014
	peso-volumen	40	0.58	3.84	<.0001
	ancho - longitud	40	0.42	2.77	0.006
	ancho - volumen	40	0.74	5.86	<.0001
	longitud-volumen	40	0.92	9.69	<.0001

Cuadro 5. Correlación entre las dimensiones de las masas nido y las tallas de los adultos emergidos de *Onthophagus lecontei* de acuerdo al tipo de recurso utilizado. Los valores significativos se encuentran en negritas.

Tipo de excreta		n	Correlación	Valor de z	Valor de P
<i>C. aegagrus hircus</i> (cabra)	peso-ancho	23	-0.16	-0.73	0.47
	peso-longitud	23	-0.03	-0.017	0.86
	ancho-longitud	23	-0.87	6.09	<0.0001
<i>E. ferus caballus</i> (caballo)	peso-ancho	8	-0.32	-0.74	0.46
	peso-longitud	8	-0.03	-0.07	0.94
	ancho-longitud	8	0.80	2.50	0.01
<i>S. cunicularius</i> (conejo silvestre)	peso-ancho	40	0.14	0.90	0.37
	peso-longitud	40	0.10	0.66	0.51
	ancho-longitud	40	0.89	8.70	<0.0001

Cuadro 6. Cantidad de macroelementos encontrados en los tres tipos de excretas utilizados por *O. lecontei* durante el experimento uso del recurso trófico.

Parámetro	<i>E. ferus caballus</i> (caballo)	<i>C. aegagrus hircus</i> (cabra)	<i>S. cunicularius</i> (conejo silvestre)
Humedad (%)	70.90	63.80	58.80
Nitrógeno total (g/kg)	8.58	15.40	10.10
Fosforo (g/kg)	8.05	2.27	1.92
Potasio (g/kg)	5.43	4.52	1.26
Cenizas (g/kg)	34.9	85.80	72.00
Carbohidratos solubles (g/kg)	8.93	6.35	7.70
Proteína cruda (%)	5.40	9.60	6.30

11. REFERENCIAS

- Abacus Concepts Inc. 1996. *STATVIEW Abacus Concepts, Inc.*, Berkeley, California, USA.
- AlHouty W y AlMusalam F. 1997. Dung preference of the dung beetle *Scarabaeus cristatus* Fab (Coleoptera-Scarabaeidae) from Kuwait. *Journal of Arid Environments* 35: 511–516.
- 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: 119-30.
- Anduaga S. 2007. Nuevos registros de escarabajos coprófagos (Coleoptera: Scarabaeidae) en detritus de madrigueras de *Neotoma albigula* Hartley (Rodenti: Muridae). *Acta Zoológica Mexicana* 23: 143-144.
- Anduaga S y 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, México. *Environmental entomology* 36(3): 555-559.
- Apha W. 1992. K. D-Flame Photometric Methods. Standard Methods for the Examination of Water and Wastewater. American Public Health Association. 18th edition. USA, Washington.
- Arellano L. 1992. *Distribución y Abundancia de Scarabaeidae y Silphidae (Insecta: Coleoptera) en un transecto altitudinal en el Estado de Veracruz*. Tesis Profesional. Facultad de Ciencias. UNAM. México. pp. 139.
- Arellano L. y Halffter G. 2003. Gamma diversity: Derived from and a Determinant of Alpha Diversity and Beta Diversity. An analysis of three tropical landscapes. *Acta Zoológica Mexicana* (n.s.) 90: 27-76.
- Arellano L, Martínez AJ, Lezama-Delgado E y Zunino M. 2009. Dung beetles (Coleoptera: Scarabaeinae) in rabbit dung heaps first report for Mesoamerica. *The Coleopterists Bulletin* 63: 101-104.
- Arriaga A. 2010. *Distribución geográfica y riqueza de escarabajos copronecrófagos (Scarabaeoidea) en el sureste seco del Altiplano Mexicano*. Tesis de Maestría en Ciencias. Instituto de Ecología A. C. Xalapa, Ver. pp.76.
- Arriaga A, Halffter G y Moreno C. 2012. Biogeographical affinities and species richness of copronecrophagous beetles (Scarabaeoidea) in the southeastern Mexican High Plateau. *Revista Mexicana de Biodiversidad* 83: 519-529.
- Ávila JM, Sandoval Schmidt P y Sánchez-Pinero JF. 1988. Contribution to the knowledge of the dung Scarabaeoidea (Coleoptera) from rabbit droppings in the province of Granada (Spain). *Elytron* 2: 41-50.
- Barbero E, Palestrini C y Rolando A. 1999. Dung beetle conservation: effects of habitat and resource selection (Coleoptera: Scarabaeoidea). *Journal of insect Conservation* 3: 75-84.

Barkhouse J y Ridsdill-Smith TJ. 1986. Effect of soil moisture on brood ball production by *Onthophagus binodis* Thunberg and *Euoniticellus intermedius* (Reiche) (Coleoptera: Scarabaeinae). *Journal of the Australian Entomological Society* 25: 75-78.

Begon M, Townsend CR y Harper JL. 2006. *Fundamentos em Ecologia*. 2a ed. Porto Alegre: Artmed.

Blakley N. 1981. Life history significance of size-triggered metamorphosis in milkweed bugs (*Oncopeltus*). *Ecology* 62: 57-64.

Bray RH, y Kurtz LT. 1945. Determination of total, organic and available form of phosphorus in soil. *Soil Science* 59: 360-361.

Cambefort Y. 1991. From Saprophagy to Coprophagy. In: Hansky I. y Cambefort Y, (eds.) *Dung Beetle Ecology*. Princeton University Press, Princeton, NJ. pp. 22-35.

Carpaneto GM y Fabbri M. 1984. Coleotteri Scarabaeidae e Aphodiidae associati agli escrementi dell'Orso Marsicano (*Ursus arctos marsicanus* Altobello) nel Parco Nazionale d'Abruzzo (Coleoptera). *Bollettino dell'Associazione Romana di Entomologia*, 38(1983): 31-45.

Cook DF. 1993. Influence of adult body size and the male pronotal horn on phenotypic variation in *Onthophagus binodis* Thunberg (Coleoptera:Scarabaeidae). *Australian Journal of Entomology* 32: 45-50.

Cruz Rosales M. 2011. Contribución de los escarabajos estercoleros a la productividad ganadera en Veracruz. Tesis Doctoral Colegio de postgraduados, México. pp 94.

Delgado L. 1999. Una nueva especie de *Onthophagus* asociada a madrigueras de mamíferos, con nuevos registros para otros Scarabaeinae mexicanos (Coleoptera: Scarabaeidae). *Dugesiana* 6: 33-39.

D'Ocon MC, García MJ y Vicente JC. 1998. Estudio general del metabolismo de los hidratos de carbono. En D'Ocon MC, García MJ, Vicente JC (eds): *Fundamentos y Técnicas de Análisis Bioquímico*, 1ª Ed. Edit. Paraninfo. Madrid, España. pp. 53-72.

Elias SA. 1992. Late Quaternary zoogeography of the Chihuahuan Desert insect fauna, based on fossil records from packrat middens. *Journal of Biogeography* 19: 285-297.

Elias SA y Van Devender T. 1992. Insect fossil evidence of late Quaternary environments in the northern Chihuahuan desert of Texas and New Mexico: Comparison with the Paleobotanical Record. *The Southwestern Naturalist* 37: 101-116.

Elias SA, Van Devender T y De Baca R. 1995. Insect fossil evidence of Late Glacial and Holocene Environments in the Bolson de Mapimi, Chihuahuan Desert, Mexico: Comparisons with the Paleobotanical Record. *Palaos* 10: 454-464.

Emlen DJ. 1994. Environmental control of horn length dimorphism in the beetle *Onthophagus acuminatus* (Coleoptera:Scarabaeidae). *Proceedings of the Royal Society of London B* 256: 131-136.

- Emlen DJ. 1996. Artificial selection on horn length-body size allometry in the horned beetle *Onthophagus acuminatus* (Coleoptera: Scarabaeidae). *Evolution* 50 (3): 1219-1230.
- Emlen DJ, Lavine LC y Ewen-Campen B. 2007. On the origin and evolutionary diversification of beetle horns. *Proceedings of the National Academy of Science USA* 104: 8661–8668.
- Emlen DJ y Nijhout HF. 1999. Hormonal control of male horn length dimorphism in the dung beetle *Onthophagus taurus* (Coleoptera: Scarabaeidae). *Journal of Insect Physiology* 45: 45-53.
- Farrell EC y Kaplan A. 1984. Phosphorus Clin Chem. The C.V. Mosby Co. St. Louis. Toronto, Princeton. pp. 1072-1074.
- Favila M y Halffter G. 1997. The use of indicator groups for measuring biodiversity as related to community structure and function. *Acta Zoológica Mexicana* 72: 1-25.
- Fincher GT y Hunter III JS. 1989. Overwintering studies on *Onthophagus gazella* (F.) and *Onthophagus bonasus* (F.) in two different textural classes of soil in east-central Texas. *Southwest. Entomology* 14: 133-138.
- Galante E y Cartagena C. 1999. Comparison of Mediterranean dung beetles (Coleoptera: Scarabaeoidea) in cattle and rabbit dung. *Environmental Entomology* 28: 420-424.
- García de Jesús S. 2006. *Estudio faunístico de Coleoptera Lamellicornia de la región La Malinche, Tlaxcala, México*. Tesis de licenciatura. Escuela de Biología, Benemérita Universidad Autónoma de Puebla, Puebla, México pp 46-48.
- Gittings T. 1998. Resource quality and the colonization and succession of coprophagous dung beetles. *Ecography* 21: 581–592.
- Gordon RD. 1983. Studies on the genus *Aphodius* of the United States and Canada (Coleoptera: Scarabaeidae). VII. Food and habits; distribution; key to eastern species. *Proceedings of the Entomological Society of Washington* 85(4): 633-652.
- Greenfield H y Southgate DAT. 1992. *Food composition data: production, management and use*. Barking, UK, Elsevier Science Publishers.
- Gullan PJ y Cranston PS. *The Insects: An Outline of Entomology*, 4th Edition. Hoboken, NJ: Wiley-Blackwell, 2007.
- Halffter G, ME Favila y L Arellano. 1995. Spatial Distribution of three groups of Coleoptera along an altitudinal transect in the Mexican Transition Zone and its biogeographical implications. *Elytron*, IX: 151-185.

Halffter G. 1997. Subsocial behavior in Scarabaeinae beetles. In: Choe-Jae. C.A. y Crespi-Bernard. J. (eds.). *The Evolution of Social Behavior in Insects and Arachnids*: 237-259. Cambridge University Press.

Halffter G y Edmonds WD. 1982. The Nesting Behavior of dung beetles (Scarabaeinae). An ecological and evolutive approach. Publicación No. 10. Instituto de Ecología. México. D. F. pp.76.

Halffter G y 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 y Matthews EG. 1966. *The natural history of dung beetles of the subfamily Scarabaeinae (Coleoptera, Scarabaeidae)*. Medical Books, Palermo, Italy. pp.313.

Hanski I y Camberfort Y. 1991. *Dung Beetle Ecology*. Princeton University Press, Princeton, NJ.

Holter P, Scholtz CH y Wardhaugh KG. 2002. Dung feeding in adult scarabaeines (tunnellers and endocoprids): even large dung beetles eat small particles. *Ecological Entomology* 27: 169–176.

Holter P y Scholtz CH. 2005. Are ball-rolling (Scarabaeini, Gymnopleurini, Sisyphini) and tunnelling scarabaeine dung beetles equally choosy about the size of ingested dung particles? *Ecological Entomology* 30: 700–705.

Howden H y Génier F. 2004. Seven new species of *Onthophagus* Latreille from Mexico and the United States (Coleoptera: Scarabaeidae, Scarabaeinae). *Fabrerias* 29 (1): 53-76.

Howden HF y Young OP. 1981. Panamanian Scarabaeinae. *Contribution to the American Entomological Institute* (Ann Arbor) 18: 1–204.

Huerta C, Anduaga S y Halffter G. 1981. Relaciones entre nidificación y ovario en *Copris* (Coleoptera: Scarabaeinae). *Folia Entomológica Mexicana* 47: 139-170.

Huerta C, Martínez I y García-Hernández M. 2010. Preimaginal Development of *Onthophagus incensus* Say, 1835 (Coleoptera: Scarabaeidae: Scarabaeinae), *The Coleopterist Bulletin* 64: 365-371.

Hunt J y Simmons LW. 2000. Maternal and paternal effects on offspring phenotype in the dung beetle *Onthophagus taurus*. *Evolution* 54: 936-941.

Hunter III JS, Fincher GT y Lancaster JL. 1991. Observations on the life history of *Onthophagus medorensis*. *Southwestern Entomology*. 16: 205-213.

Klemperer HG. 1981. Nest construction and larval behavior of *Bubas bison* (L.) and *Bubas bubalus* (Oliv.) (Coleoptera, Scarabaeidae). *Ecological Entomology* 6:23-33.

Lee J M. y Peng YS. 1981. Influence of adult size of *Onthophagus gazella* on manure pat degradation and progeny size. *Environmental Entomology* 10: 625-630.

- Lee J M. y Peng YS. 1982. Influence of manure availability and nesting density on the progeny size of *Onthophagus gazella*. *Environmental Entomology* 11: 38-41.
- Leher WP y Tisdale EW. 1956. Effect of sheep and rabbit digestion on the viability of some range plant seeds. *Journal of Range Management* 9: 118-122.
- Lezama-Delgado E. 2007. *Dispersión espacio-temporal de semillas de Juniperus deppeana por el conejo montés Sylvilagus cunicularius en un fragmento de bosque de sabinos en Ixtacuixtla, Tlaxcala*. Tesis de maestría, Universidad Autónoma de Tlaxcala. pp. 50.
- Lobo MJ y Halfpeter G. 1994. Relaciones entre escarabajos (Coleoptera: Scarabaeidae) y nidos de tuza (Rodentia, Geomyidae): implicaciones biológicas y biogeográficas. *Acta Zoológica Mexicana* 62: 1-9.
- Martín-Piera F y Lobo JM. 1996. A comparative discussion of trophic preferences in dung beetle communities. *Miscellanea Zoologica*, 19: 13-31.
- Martínez NJ y Cañas LM. 2011. Coleópteros coprófagos (Scarabaeidae: Scarabaeinae) en un fragmento de bosque seco tropical en el departamento del Atlántico, Colombia. *Boletín del Museo de Entomología de la Universidad del Valle* 11: 21-30.
- Mieczysława B y Szolajska E. 1995. Starvation effects on the endocrine control of metamorphosis in the small wax moth, *Galeria mellonella* (Lepidoptera: Pyralidae). *Entomologia Generalis* 19: 225-237.
- Moczek AP. 1998. Horn polyphenism in the beetle *Onthophagus taurus*: larval diet quality and plasticity in parental investment determine adult body size and male horn morphology. *Behavioral Ecology* 9: 636-641.
- Moczek AP. 1999. Facultative paternal investment in the polyphenic beetle *Onthophagus taurus*: the role of male morphology and social context. *Behavior Ecology* 10: 641-647.
- Moczek AP y Emlen DJ. 1999. Proximate determination of male horn dimorphism in the beetle *Onthophagus taurus* (Coleoptera: Scarabaeidae). *Journal of Evolutionary Biology* 12: 27-37.
- Morón MA. 1993. *Catálogo de tipos depositados en la colección M. A. Morón, Xalapa, Veracruz, México (MXAL) (Insecta, Coleoptera, Lamellicornia)*. Publicación especial de la Sociedad Mexicana de Entomología, A.C. y la Sociedad Veracruzana de Zoología, A.C. Xalapa México.
- Morón MA. 1996. Scarabaeidae (Coleoptera). En: J. Llorente-Bousquets, A. N. García-Aldrete y E. González-Soriano (Eds.). *Biodiversidad, Taxonomía y Biogeografía de Artrópodos de México: Hacia una síntesis de su conocimiento*. CONABIO y UNAM, México.
- Morón MA, Aragón A, Tapia-Rojas A y Rojas-García R. 2000. Coleoptera Lamellicornia de La Sierra del Tentzo, Puebla, México. *Acta Zoológica Mexicana*. 79:77-102.

Murillo ME. 1997. Patrones de actividad de la comunidad de escarabajos coprófagos (Coleoptera: Scarabaeidae) en la Reserva de la Biosfera “La Michilía”, Durango, México. BAdisertación, Tecnológico de Durango, Durango, México.

Navarrete-Heredia JL y Galindo Miranda E. 1997. Escarabajos asociados a Basidiomycetes en San José de los Laureles, Morelos, México. (Coleoptera: Scarabaeidae). *Folia Entomológica Mexicana* 99: 1-16.

Nijhout HF. 1999. Hormonal control in larval development and evolution-insects. In: The Origin and Evolution of Larval Forms. B. K. Hall and M. H. Wake (eds). Academic Press, San Diego. pp. 217-254.

Owen WK, Lloyd JE, Legg DE y Kumar R. 2006. Endocoprid activity of *Aphodius fossor* (Coleoptera: Scarabaeidae) related to bovine dung decomposition in a mixed grass prairie. *Journal of Economic Entomology* 99: 2210–2215.

Pluot D. 1979: Évolution régressive des ovarioles chez les Coléoptères Scarabaeinae. *Annales de la Société Entomologique de France* 15: 575-588.

Rougon C y Rougon D. 1980. Contribution á la biologie des Coléoptères coprophages en région sahéenne. Étude du développement d'*Onthophagus gazelle* (Coleoptera:Scarabaeidae). *Physiological Entomology* 26:173-180.

Rougon D, Rougon C y Levieux 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 : 217-223.

Ruppert E y Barnes RD. 1996. *Zoología dos Invertebrados*. 6ª. Editorial Mc. Graw-Hill Interamericana. México, DF, 504-599.

Santos T, Talleria JL yVirgos E. 1999. Dispersal of Spanish juniper *Juniper thurifera* by birds and mammals in fragmented landscape. *Ecography* 22:193-204.

Shafiei M, Moczeck AP y Nijhout HF. 2001. Food availability controls the onset of metamorphosis in the dung beetle *Onthophagus taurus* (Coleoptera: Scarabeidae). *Physiological Entomology* 26: 173-180.

Simmons LW y Ridsdill-Smith TJ. 2011. Ecology and Evolution of Dung Beetles. Blackwell Publishing Ltd., U. K., pp. 368.

Siqueira JO y Franco AA. 1988. Biotecnologia do Solo. Fundamento e Perspectivas. Ministerio de Educação. Brasil. pp. 235.

Stevenson FJ. 1986. Cycles of Soil. Carbon, Nitrogen, Phosphorus, Sulphur, Micronutrients. New York, Wiley. pp. 380.

Van der Horst DJ y Ryan RO 2005. Lipid transport. In: Comprehensive Molecular Insect Science, Gilbert L, Latrou IK, Gill SS (eds), Vol. 4. Elsevier, Amsterdam. pp. 225–246.

Verdú JR, y 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.

Walter P. 1983. La parte de la necrophagie dans le régime alimentaire des scarabéides coprophages afro-tropicaux. *Bulletin de la Société zoologique de France*. 26: 91–109.

Zar J. 1999. *Biostatistical Analysis*. Fourth edition. Prentice Hall. New Jersey. U.S.A.

Zunino M y Halffter G. 2007. The association of *Onthophagus* Latreille, 1802 beetles (Coleoptera: Scarabaeinae) with vertebrate burrows and caves. *Elytron* 21:17-55.