

RELEVAMIENTO DE LOS COLEÓPTEROS COPROFILOS Y NECRÓFILOS DE SIERRA DE MINAS, URUGUAY (INSECTA: COLEOPTERA)

Patricia González-Vainer y Enrique Morelli

Sección Entomología, Dpto. de Biología Animal, Facultad de Ciencias, Iguá 4225 CP 11400
Montevideo, Uruguay. vainer@fcien.edu.uy

RESUMEN

Se presenta la lista de especies de coleópteros coprófilos y necrófilos recolectados en Sierra de Minas, Uruguay. Se incluye información acerca de la distribución geográfica conocida de las especies, la asociación con el hábitat, las abundancias absolutas y relativas y la determinación del o los grupos funcionales a los que pertenece cada especie. El muestreo se realizó durante 12 meses consecutivos, colocándose trampas de caída con cebo en bosques serranos, ribereños, praderas y pinares. Se recolectaron 11.750 individuos pertenecientes a 12 familias, 32 géneros y 58 morfoespecies. Se registraron por primera vez para Uruguay: las familias *Corylophidae* LeConte y *Ptiliidae* Erichson; las subfamilias *Leiodinae* Fleming con la tribu *Leiodini* Lacordaire, y *Cholevinae* Kirby de la familia *Leiodidae*; la subfamilia *Scaphidiinae* Latreille y los géneros *Bryoporus* Kraatz, *Dysanellus* Bernhauer, *Heterothops* Stephens, *Palaminus* Erichson, *Quedius* Stephens, y *Rolla* Blackwelder de la familia *Staphylinidae*. Se trata del primer estudio de la coleopterofauna coprófila y necrófila realizado en un paisaje de serranía de Uruguay.

PALABRAS CLAVE: coleópteros coprófilos, coleópteros necrófilos, Uruguay

ABSTRACT

Coprophilous and necrophilous coleoptera of Sierra de Minas, Uruguay.

A list of species of coprophilous and necrophilous beetles collected in Sierra de Minas, Uruguay is given. It includes information about the known geographical distribution of the species, the association with the habitat, the absolute and relative abundance, and indication of functional groups to which each species belong. The sampling was conducted during 12 consecutive months, placing baited pitfall traps in mountain forests, riparian forest, pine forests and pastures. Eleven thousand seven hundred and fifty individuals were collected belonging to 12 families, 32 genera and 58 morphospecies. The following taxa were first recorded for Uruguay: *Corylophidae* LeConte and *Ptiliidae* Erichson; *Leiodinae* Fleming with the tribe *Leiodini* Lacordaire and *Cholevinae* Kirby (Leiodidae); *Scaphidiinae* Latreille (Staphylinidae) and the genera *Bryoporus* Kraatz, *Dysanellus* Bernhauer, *Heterothops* Stephens, *Palaminus* Erichson, *Quedius* Stephens and *Rolla* Blackwelder (Staphylinidae). This is the first study of copro-necrophilous beetles conducted in a mountainous landscape of Uruguay.

KEYWORDS: coprophilous coleopteran, necrophilous coleopteran, Uruguay.

INTRODUCCIÓN

El orden Coleoptera es el grupo taxonómico con mayor riqueza de especies dentro del reino animal, representando la quinta parte de todos los organismos vivos conocidos (Wilson, 1998). Dentro del orden, los coleópteros coprófilos y necrófilos son importantes componentes de los ecosistemas terrestres. Las especies detritívoras son las principales responsables de la trituración inicial y enterramiento de las excretas y cadáveres, causando la redistribución del detritus y estimulando la acción descomponedora de hongos y bacterias (Stevenson & Dindal, 1987). Las especies predadoras se alimentan principalmente de huevos y larvas de dípteros detritívoros, influyendo directamente en las tasas de reciclamiento de la materia orgánica muerta (Hanski, 1991). Los coleópteros coprófilos y necrófilos han sido propuestos para ser utilizados como indicadores de biodiversidad y de disturbios ambientales por reunir una serie de características importantes: especialización de hábitat y respuesta a la heterogeneidad de hábitat a pequeña escala (Niemela *et al.* 1996); importancia en el funcionamiento de los ecosistemas (ciclo de nutrientes y dispersión de semillas (Ponce-Santizo *et al.*, 2006); susceptibilidad a un muestreo estandarizado y cuantificable (Larsen & Forsyth, 2005); amplia distribución geográfica con comunidades multiespecíficas (Spector, 2006); respuestas graduadas frente a distintos factores ecológicos o disturbios antropogénicos (Quintero & Roslin, 2005); y por último, reflejan niveles de riqueza y endemismos de taxones correlacionados (Moritz *et al.* 2001; Carpaneto *et al.*, 2005; Pineda, 2005).

El objetivo de este trabajo es presentar, a manera de inventario, la lista de especies de coleópteros coprófilos y necrófilos presentes en un área de la Sierra de Minas, llevando a cabo los siguientes pasos: 1) la determinación taxonómica de las especies con la recopilación de datos acerca de su distribución conocida; 2) la determinación de los hábitats asociados y de las abundancias absolutas y relativas y 3) la determinación del o los grupos funcionales a los que pertenece cada especie.

La Sierra de Minas integra el Sistema de Serranías del Este de Uruguay, ubicándose en el extremo sur del Departamento de Lavalleja. Esta zona es considerada de alta relevancia ecológica, con un alto grado de naturalidad y bajo grado de antropización (Brazeiro *et al.*, 2008). Se caracteriza por la distribución en mosaico de diversos ecosistemas nativos (bosque y matorral serranos, praderas, pedregales y bosques ribereños) y una alta riqueza faunística y florística (Evia & Gudynas, 2000; Grela, 2004; Brazeiro *et al.*, 2008). Por otra parte, los suelos del área de serranías en general han sido declarados de aptitud forestal y en los últimos 20 años se han desarrollado cultivos forestales de pino y eucalipto, aunque esta actividad es incipiente aún en la zona. Las áreas forestadas son reducidas (MGAP - DIEA, 2003) y ocupan mayormente los sitios que tradicionalmente correspondían a praderas (Evia & Gudynas, 2000). Teniendo en cuenta la importancia de los coleópteros coprófilos y necrófilos en el funcionamiento de los ecosistemas terrestres y como potenciales bioindicadores ecológicos, ambientales y de riqueza de otros taxa, el conocimiento sobre la distribución espacial de dichas especies y su selección de hábitat podría ser utilizado como una herramienta útil y necesaria a efectos de implementar medidas de conservación y manejo de la zona.

MATERIALES Y MÉTODOS

Área de estudio

El área de estudio se ubicó en la Sierra de Minas (Departamento de Lavalleja), en el

extremo sur del Sistema de Serranías del Este. Comprende una extensión aproximada de 10 km², a la altura del km. 104 al 111 de la ruta 81 (34°30'59" S, 55°22'07" W a 34°30'54" S, 55°19'53" W). En esta zona se encuentran el cerro Mirador de 370 m de altura y otras elevaciones menores no identificadas, cuyas laderas orientales descienden suavemente hacia el arroyo Mataojo. Dentro del área, los muestreos se realizaron en cuatro ecosistemas característicos del paisaje de serranía, con dos réplicas para cada uno de ellos: el bosque serrano, el bosque ribereño, el pinar y la pradera.

Los bosques serranos son extensos, sobre suelos franco limosos, con vegetación densa de arbustos y árboles de hasta 3 m de altura de diversas especies como *Colletia paradoxa*, *Berberis laurina*, *Scutia buxifolia*, *Celtis spinosa*, *Lithraea brasiliensis*, *Rapanea ferruginea*, *Myrcianthes cisplatensis*, *Blepharocalyx tweediei*, con helechos y epífitas asociados (Muñoz *et al.*, 1993). El bosque ribereño es una franja de 5 a 7 m de ancho, con suelo franco limoso uliginoso, con una vegetación densa conformada por arbustos y árboles de hasta 6 m de altura. Los dos fragmentos de pradera estudiados, adyacentes al bosque ribereño, con suelos arcillo limosos y uliginosos y una extensión aproximada de 1 ha, están constituidos principalmente por pasturas estivales y malezas subarbustivas como *Baccharis trimera*, *Eupatorium buniifolium*, y *Eryngium paniculatum* siendo utilizadas para el pastoreo de ganado bovino. Las dos plantaciones de *Pinus elliotti*, de 12 años, con una extensión de 1 ha, fueron plantados sobre la matriz de pradera; son utilizados como refugio para el ganado bovino, presentando sobre la superficie del suelo una gran acumulación de estiércol.

Método de muestreo

En cada sitio se colocaron al azar 6 trampas de caída con cebo: 3 coprotrampas, con estiércol vacuno fresco y 3 necrotrampas, con carroña (hígado vacuno); se utilizaron 150 cc de formol al 10 % con unas gotas de detergente como conservante en cada trampa. Las coprotrampas estaban constituidas por un recipiente plástico de 12 cm de diámetro y 10 cm de altura, el cual se enterraba a ras del suelo, colocando encima una malla metálica de 5 cm de luz que sostenía 250 g de estiércol vacuno envuelto en gaza. Las necrotrampas consistían en dos recipientes unidos, cerrados y comunicados entre sí. En el inferior se colocaba el líquido conservante y en el superior el cebo de carroña. Este último tenía una perforación en la tapa que permitía la entrada de los insectos, y perforaciones en el fondo que permitían la caída de los mismos en el líquido conservador. Fueron enterradas a ras del suelo y protegidas con una malla metálica. El muestreo se realizó mensualmente durante un año (mayo 2002 a abril 2003) y las trampas permanecían durante una semana.

Las familias se identificaron de acuerdo a White (1983) y Arnett & Thomas (2001 y 2002). Los géneros y especies se determinaron utilizando como referencia la Colección Entomológica de la Facultad de Ciencias. En los casos en que no se disponía de material de referencia se enviaron ejemplares para su identificación a especialistas extranjeros en los grupos respectivos. La identificación de las especies de Trogidae se realizó de acuerdo a Scholtz (1990). En los casos que no se pudo lograr la identificación a nivel de género y especie, se utilizó la denominación Gen. sp. con un número correlativo dentro de cada familia. Los datos de distribución de géneros y especies se tomaron preferentemente de catálogos y revisiones recientes y de estudios específicos regionales (Tabla I). Sin embargo, para algunas familias el catálogo de distribución más completo continúa siendo el de Blackwelder (1944) para la región Neotropical, y el de Monné (1970) para Uruguay. En algunos casos, los datos de distribución se refirieron a la descripción original y a registros puntuales

de las especies, cuando es la única información publicada disponible. La ubicación de las especies en los grupos tróficos correspondientes se realizó de acuerdo a la información bibliográfica: Halffter & Edmonds (1982), White (1983), Smith (1986), Hanski (1991) y Arnett & Thomas (2001 y 2002).

Tabla I.- Lista de especies de coleópteros copro-necrófilos recolectados en Sierra de Minas, Departamento de Lavalleja, Uruguay. La distribución geográfica conocida para cada especie se indica por país para la región Neotropical y en general para otras regiones. Cuando no se ha determinado la especie se indica la distribución para el taxón conocido inmediatamente superior. Los nuevos registros para Uruguay se indican con (*).

Taxón	Distribución (en Neotrópico; otras regiones)	Distribución en Uruguay (Dptos.)	Referencias
Familia Scarabaeidae			
Subfamilia Scarabaeinae			
<i>Ateuchus robustus</i> (Harold, 1868)	ar br ur	la mo sj	(como <i>Choeridium</i>) Blackwelder, 1944; Monné, 1970
<i>Canthidium moestum</i> Harold, 1867	ar br ur	la mo	Monné, 1970; Mathison <i>et al.</i> , 2001
<i>Trichillum morellii</i> Verdú & Galante, 1997	ur	la ro	Verdú & Galante, 1997; Vaz de Mello, 2003
<i>Uroxys terminalis</i> Waterhouse, 1891	br ur	la	Waterhouse, 1891; González-Vainer <i>et al.</i> , 2005
<i>Onthophagus hirculus</i> Mannerheim, 1829	ar bo br co pa ur	ca co fl du la rno sj ta	Martínez, 1959; Medina <i>et al.</i> , 2001
<i>Coprophanaeus milon</i> Blanchard 1846	ar br pa ur	ca co du la mo	Blackwelder, 1944; Monné, 1970
<i>Canthon bispinus</i> Germar, 1824	ar br pa ur	du la mo	Canziani, 2003; Martínez, 1959; Monné, 1970
<i>Canthon lividum</i> Blanchard, 1846	ar br pa ur	cl du fl la mo	Canziani, 2003; Martínez, 1959; Morelli <i>et al.</i> , 2002
<i>Canthon muticum</i> Harold 1867	ar br co pa ur	du fl la	Canziani, 2003; Martínez, 1959; Medina <i>et al.</i> , 2001; Morelli <i>et al.</i> , 2002
<i>Deltochillum elevatum</i> Castelnau, 1840	ar br ur	la	Martínez, 1959; Monné, 1970
Familia Aphodiidae			
Subfamilia Euparinae			
<i>Ataenius perforatus</i> Harold, 1867	br gu me pn ur	du la	Blackwelder, 1944; González <i>et al.</i> , 2003
<i>Ataenius platensis</i> Blanchard, 1843	ar br ur	co du fl la rn	Blackwelder, 1944; Canziani, 2003; Morelli <i>et al.</i> , 2002
<i>Ataenius</i> sp.	gondwanica		Stebnicka, 2001
Subfamilia Aphodiinae			
<i>Aphodius lividus</i> Olivier, 1789	neo nea pal	todo el país (introducida)	Blackwelder, 1944 ; Monné, 1970
<i>Aphodius</i> sp.	cosmopolita		Ratcliffe <i>et al.</i> , 2002
Familia Trogidae			
<i>Polynoncus aeger</i> Guérin-Meneville, 1844	ar br ch pe ur	todo el país	Monné, 1970; Scholtz, 1990
<i>Polynoncus patriciae</i> Pittino, 1987	ar ur	la	Scholtz, 1990
<i>Polynoncus pilularius</i> Germar, 1824	ar br pa pe ur	todos	Monné, 1970; Scholtz, 1990
Familia Hydrophilidae			
Subfamilia Sphaeridiinae			
<i>Cercyon</i> sp.	cosmopolita	ca la mo	Van Tassell, 2001; Monné, 1970
Familia Histeridae			
Subfamilia Histerinae			
<i>Hister</i> sp.	cosmopolita	cl la mo rn	Kovarik & Caterino, 2001; Monné, 1970
<i>Phelister</i> sp. 1			
<i>Phelister</i> sp. 2	nea neo	ca la mo rn	Kovarik & Caterino, 2001; Monné, 1970
*Familia Ptiliidae			
Gen. sp.	cosmopolita	la	Hall, 2001
Familia Leiodidae			
*Subfamilia Leiodinae			
* Tribu Leiodini	neo nea pal	la	Peck, 2001
Gen. sp.			

Tabla I.- (continuación)

*Subfamilia Cholevinae			
Gen. Sp.	neo nea pal	la	Peck, 2001
Familia Siphidae			
Subfamilia Siphinae			
<i>Oxelytrum discicolle</i> Brullé, 1840	neo	la ri	Achaval <i>et al.</i> , 1998; Peck & Anderson, 1985
<i>Oxelytrum erythrurum</i> (Blanchard, 1840)	ar bo br pa pe ur	ca la ma mo	Peck & Anderson, 1985
Familia Staphylinidae			
Subfamilia Oxytelinae			
<i>Anotylus</i> sp.	cosmopolita	ca la mo	Monné, 1970; Newton <i>et al.</i> 2001
<i>Osorius</i> sp.	cosmopolita	la mo sj	Monné, 1970; Newton <i>et al.</i> 2001
Subfamilia Paederinae			
<i>Rugilus</i> sp.	cosmopolita	la mo sj	Monné, 1970; Newton <i>et al.</i> 2001
<i>Pinophilus</i> sp.	neo nea afr ori	la	Newton <i>et al.</i> 2001
* <i>Palaminus</i> sp.	neo nea afr ori pac	la	Herman, 2003
Subfamilia Staphylininae			
* <i>Dysanellus</i> sp.	ar br co me ur	la	Blackwelder, 1944; Navarrete-Heredia <i>et al.</i> , 2002; Newton <i>et al.</i> , 2005
<i>Neohypnus</i> sp.	neo; nea	la ma mo	Newton <i>et al.</i> , 2001; Monné, 1970 (como <i>Xantholinus</i>)
* <i>Lithochardes</i> sp.	neo; nea	la	Newton <i>et al.</i> , 2005
* <i>Heterothops</i> sp.	cosmopolita	la	Newton <i>et al.</i> , 2001
<i>Philonthus bonariensis</i> Bernhauer, 1909	ar ur	la mo	Chani & Posse, 2004
<i>Philonthus flavolimbatus</i> Erichson 1840	ar bo br co gu me ni pe pa pn ur ve; nea	la mo sj	Chani & Posse, 2004; Newton <i>et al.</i> , 2005
<i>Philonthus longicornis</i> Stephens, 1832	ar ch co cu me pe ur; afr aus nea ori pac pal	cl mo la	Chani & Posse, 2004; Newton <i>et al.</i> , 2005
<i>Platydracus scabrosus</i> Curtis, 1843	ar br ur	todo el país	(como <i>Staphylinus</i>) Blackwelder, 1944; Monné, 1970
* <i>Quedius</i> sp.	cosmopolita	la	Newton <i>et al.</i> , 2001
* <i>Rolla</i> sp.	ar co ur	la	Newton <i>et al.</i> , 2005
Subfamilia Tachiporinae			
* <i>Bryoporus</i> sp.	ar br ch co cu guia ja pan me; afr nea pal	la	Blackwelder, 1944; Newton <i>et al.</i> , 2001
Subfamilia Aleocharinae			
<i>Aleochara</i> spp.	cosmopolita	la mo	Monné, 1970; Newton <i>et al.</i> , 2005
<i>Atheta</i> spp.	cosmopolita	la mo	Monné, 1970; Newton <i>et al.</i> , 2005
Familia Nitidulidae			
Subfamilia Nitidulinae			
<i>Lobiopa</i> sp.1	nea neo	mo sa la	Habeck, 2002; Monné, 1970
<i>Lobiopa</i> sp.2			
<i>Lobiopa</i> sp.3			
Gen. sp.			
Familia Cryptophagidae			
Gen. sp.	cosmopolita	la mo	Paulian, 1988; Monné, 1970
*Familia Corylophidae			
Gen. sp.	cosmopolita	la	Paulian, 1988

Abreviaturas: **Afr** Afrotropical; **ar** Argentina; **aus** Australiana; **bo** Bolivia; **br** Brasil; **Ca** Canelones; **ch** Chile; **cl** Cerro Largo; **co** Colonia; **cu** Cuba; **du** Durazno; **fl** Florida; **gu** Guatemala; **ja** Jamaica; **la** Lavalleja; **ma** Maldonado; **me** México; **mo** Montevideo; **nea** Néartica; **neo** Neotropical; **ni** Nicaragua; **ori** Oriental; **pa** Paraguay; **pac** Pacífica; **pal** Paleártica; **pn** Panamá; **pe** Perú; **ri** Rivera; **rn** Río Negro; **ro** Rocha; **sa** Salto; **sj** San José; **ta** Tacuarembó; **ur** Uruguay; **ve** Venezuela.

RESULTADOS

Se recolectaron un total de 11.750 individuos pertenecientes a 12 familias, 32 géneros y 58 morfoespecies. Se identificaron 22 taxones a nivel de especie y 27 a nivel de género. En la Tabla I se presenta la lista completa de las especies de coleópteros copro-necrófilos con su ubicación taxonómica y distribución geográfica conocida.

Los siguientes taxa se registraron por primera vez en Uruguay: a) familia *Corylophidae* LeConte; b) familia *Ptiliidae* Erichson; c) subfamilia *Leiodinae* Fleming con la tribu *Leiodini* Lacordaire y subfamilia *Cholevinae* Kirby (*Leiodidae*); d) géneros *Bryoporus* Kraatz, *Dysanellus* Bernhauer, *Heterothops* Stephens, *Palaminus* Erichson, *Quedius* Stephens, y *Rolla* Blackwelder (*Staphylinidae*).

Análisis faunístico

De las 12 familias encontradas, cinco de ellas representaron el 95% del total de individuos recolectados. La familia más abundante fue *Aphodiidae* (43%), seguida de *Staphylinidae* (20%), *Scarabaeidae* (15%), *Histeridae* (13%) y *Nitidulidae* (5%). La abundancia de las familias restantes no superó el 2% (Tabla II). *Staphylinidae* fue la familia de mayor riqueza con 25 especies, representando el 43% de la riqueza total. Le siguieron *Scarabaeidae* con 10 especies (17%), *Aphodiidae* con 5 (9%), y *Trogidae* e *Histeridae*, ambas con 3 (7%). Las otras familias solo estuvieron representadas por una o dos especies.

El bosque serrano y el ribereño fueron los ecosistemas con mayor número de familias representadas (11 y 10 respectivamente), mientras que en el pinar y la pradera se encontraron nueve y siete familias, respectivamente. El bosque serrano también presentó la mayor riqueza de especies (42) frente a los demás ecosistemas, los cuales presentaron 33 especies.

La gran mayoría de las familias fueron más abundantes en el bosque serrano que en el resto de los ecosistemas, con abundancias relativas mayores al 40% (Tabla II). Las familias *Nitidulidae* y *Cryptophagidae* (micetófagas y saprófagas) fueron más abundantes en el bosque ribereño, probablemente por ser el ambiente más húmedo, mientras que las familias coprófagas *Aphodiidae* e *Hydrophilidae* presentaron mayor número de ejemplares en el pinar, debido posiblemente a la gran acumulación de excrementos bovinos (Tabla II).

La especie más abundante fue el afódido coprófago *Ataenius perforatus*, que representó el 41% del total de individuos recolectados. Le siguieron el histérido predador *Hister* sp. 1 (12%), el escarabeido copro-necrófago *Uroxys terminalis* (9%) y los estafilinídos predadores del género *Aleochara* (8%) y *Philonthus longicornis* (5%). Cada una de las restantes especies no superaron el 4 % del total recolectado durante todo el período de estudio (Tabla II).

Asociación con el hábitat

Especies exclusivas de pradera: *Canthidium moestum*, *Trichillum morellii*, *Coprophanaeus milon*, *Canthon bispinus*, *Canthon muticum*, *Anotylus* sp. 3, *Osorius* sp., *Philonthus bonariensis*, *Lithocharodes* sp. y *Platydracus scabrosus* (Tabla III).

Especies exclusivas de bosque: *Uroxys terminalis*, *Ataenius perforatus*, *Cercyon* sp., *Hister* sp., *Cholevinae* Gen. sp., *Anotylus* sp. 1, *Anotylus* sp. 2, *Pinophilus* sp. 2, *Rolla*, sp., *Philonthus longicornis*, *Lobiopa* sp. 1 y *Lobiopa* sp. 2 (Tabla III).

Tabla II.- Abundancias absolutas (nº de individuos) y relativas (%) de las especies de coleópteros copro-necrófilos de Sierra de Minas por ecosistema y para la zona general de estudio. BS: Bosque serrano; BR: bosque ribereño; PRA: pradera; BP: pinar).

Especie	Abundancia absoluta (nº individuos)					Abundancia relativa (%)				
	BS	BR	PRA	BP	TOTAL	BS	BR	PRA	BP	TOTAL
Scarabaeidae	745	99	238	664	1,746	20.7	7.4	55.3	10.4	14.90
<i>Ateuchus robustus</i>	6	3	67	188	264	0.2	0.2	15.6	2.9	2.25
<i>Canthidium moestum</i>	0	0	15	0	15	0	0	3.3	0	0.13
<i>Trichillum morellii</i>	0	0	2	0	2	0	0	0.5	0	0.02
<i>Uroxys terminalis</i>	670	43	0	352	1,065	18.6	3.2	0	5.5	9.06
<i>Coprophanaeus milon</i>	0	0	1	0	1	0	0	0.2	0	0.01
<i>Onthophagus hirculus</i>	13	45	103	76	237	0.4	3.4	24.0	1.2	2.02
<i>Canthon bispinus</i>	0	0	1	0	1	0	0	0.2	0	0.01
<i>Canthon lividum</i>	33	2	5	46	86	0.9	0.2	1.2	0.7	0.73
<i>Canthon muticum</i>	0	0	3	0	3	0	0	0.7	0	0.03
<i>Deltochillum elevatum</i>	22	6	42	2	72	0.6	0.5	9.8	0	0.61
Aphodiidae	477	137	70	4395	5,079	13.3	10.3	16.3	68.8	43.20
<i>Ataenius platensis</i>	0	8	44	9	61	0.3	0.6	10.2	0.1	0.60
<i>Ataenius perforatus</i>	346	125	11	4,284	4,766	9.6	9.4	2.6	67.0	40.56
<i>Ataenius</i> sp.	9	0	2	64	75	0.3	0	0.5	1.0	0.64
<i>Aphodius lividus</i>	2	0	4	4	10	0.1	0	0.9	0.1	0.09
<i>Aphodius</i> sp.	119	0	0	0	119	3.2	0	0	0	1.01
Trogidae	43	11	5	7	66	1.2	0.8	1.2	0.1	0.60
<i>Polynoncus aeger</i>	3	1	3	2	9	0.1	0.1	0.7	0	0.08
<i>Polynoncus patriciae</i>	19	0	0	0	19	0.5	0	0	0	0.16
<i>Polynoncus pilularius</i>	21	10	2	5	38	0.6	0.8	0.5	0.1	0.32
Hydrophilidae	3	4	0	30	37	0.1	0.3	0	0.5	0.30
<i>Cercyon</i> sp.	3	4	0	30	37	0.0	0.1	0.2	0	0.01
Histeridae	862	132	25	494	1,513	24.0	9.9	5.8	7.7	12.90
<i>Hister</i> sp.1	803	107	0	436	1,346	22.3	8.0	0.2	6.8	11.46
<i>Phelister</i> sp.1	46	13	13	35	107	1.3	1.0	3.0	0.5	0.91
<i>Phelister</i> sp.2	13	12	12	23	60	0.4	0.9	2.8	0.4	0.51
Ptiliidae	3	0	0	0	3	0.1	0	0	0	0.03
Gen. Sp.	3	0	0	0	3	0.1	0	0	0	0.03
Leiodidae	106	70	0	32	208	3.0	5.3	0	0.5	1.80
Gen. sp. 1	105	70	0	32	207	2.9	5.3	0	0.5	1.76
Gen. sp. 2	1	0	0	0	1	0.0	0	0	0	0.01
Silphidae	106	70	23	6	205	3.0	5.3	5.3	0.1	1.70
<i>Oxelytrum discicolle</i>	40	23	2	1	66	1.1	1.7	0.5	0	0.56
<i>Oxelytrum erythrurum</i>	66	47	21	5	139	1.8	3.5	4.9	0.1	1.18
Staphylinidae	1172	524	75	607	2,378	32.6	39.3	17.4	9.5	20.20
<i>Anotylus</i> sp.1	102	0	0	26	128	2.8	0	0	0.4	1.09
<i>Anotylus</i> sp.2	7	0	0	11	18	0.2	0	0	0.2	0.15
<i>Anotylus</i> sp.3	0	0	1	0	1	0	0	0.2	0	0.01
<i>Anotylus</i> sp.4	0	0	0	2	2	0	0	0	0	0.02
<i>Osorius</i> sp.	0	0	2	0	2	0	0	0.5	0	0.02
<i>Palaminus</i> sp.	1	0	0	0	1	0	0	0	0	0.01
<i>Pinophilus</i> sp.1	2	1	0	0	3	0.1	0.1	0	0	0.03
<i>Pinophilus</i> sp. 2	0	0	3	2	5	0	0	0.7	0	0.04
<i>Pinophilini</i> Gen. sp.	6	2	0	22	30	0.2	0.2	0	0.3	0.26
<i>Rugilus</i> sp.	1	5	5	15	26	0	0.4	1.2	0.2	0.22
<i>Dysanellus</i> sp.	0	1	0	0	1	0	0.1	0	0	0.01

Tabla II.- (continuación)

<i>Neohypnus</i> sp.	0	2	5	2	9	0	0.2	1.2	0	0.08
<i>Lithocarades</i> sp.	0	0	1	0	1	0	0	0.2	0	0.01
<i>Platydracus scabrosus</i>	0	0	7	0	7	0	0	1.6	0	0.06
<i>Quedius</i> sp.	17	0	0	0	17	0.5	0	0	0	0.14
<i>Rolla</i> sp.	197	111	0	100	408	5.5	8.3	0	1.6	3.47
<i>Philontus bonaeriensis</i>	0	0	4	0	4	0	0	0.9	0	0.03
<i>Philontus flavolimbatus</i>	0	5	8	7	20	0	0.4	1.9	0.1	0.17
<i>Philontus longicornis</i>	118	162	1	259	540	3.3	12.2	0.2	4.1	4.60
<i>Heterothrops</i> sp.	14	1	0	0	15	0.4	0.1	0	0	0.13
<i>Bryoporus</i> sp.	4	0	0	0	4	0.1	0	0	0	0.03
<i>Aleochara</i> spp.	634	206	25	122	987	17.6	15.5	5.8	1.9	8.40
<i>Atheta</i> spp.	66	28	10	39	143	1.8	2.1	2.3	0.6	1.22
<i>Falagriini</i> Gen.sp.	1	0	3	0	4	0	0	0.7	0	0.03
<i>Scaphidiinae</i> Gen.sp.	2	0	0	0	2	0.1	0	0	0	0.02
Nitidulidae	72	266	2	191	531	2.0	20.0	0.5	3.0	4.50
<i>Lobiopa</i> sp. 1	34	129	2	127	292	0.9	9.68	0.5	2.0	2.49
<i>Lobiopa</i> sp. 2	25	53	0	62	140	0.7	4.0	0	1.0	1.19
<i>Lobiopa</i> sp. 3	13	83	0	0	96	0.4	6.2	0	0	0.82
Gen. Sp.	0	1	0	2	3	0	0.1	0	0	0.03
Cryptophagidae	0	19	0	0	19	0	1.4	0	0	0.16
Gen. Sp.	0	19	0	0	19	0	1.4	0	0	0.16
Corylophidae	4	0	0	0	4	0.1	0	0	0	0.03
Gen. Sp.	4	0	0	0	4	0.1	0	0	0	0.03
Total 3,597		1,332	430	6,391	11,750		100	100	100	100

Especies ubiqüistas: *Ateuchus robustus*, *Onthophagus hirculus*, *Canthon lividum*, *Ataenius platensis*, *Polynoncus aeger*, *Polynoncus pilularius*, *Phelister* sp. 1 y *Phelister* sp 2, *Oxelytron discicolle*, *Oxelytron erythrurum* y *Rugilus* sp. (Tabla III).

DISCUSIÓN

Las familias coprófilas y necrófilas encontradas en este estudio, son concordantes con las recolectadas en otros estudios de distintas regiones (Finn *et al.*, 1999; Escobar, 2000; Gibbs & Stanton, 2001; Cejudo-Espinosa & Deloya, 2005; Ganco & Marinoni, 2006).

Las familias y subfamilias citadas por primera vez para Uruguay, *Corylophidae*, *Ptillidae*, *Leiodinae* y *Cholevinae* (*Leiodidae*) y *Scaphidiinae* (*Staphylinidae*) contienen varias especies registradas en Brasil y Argentina (Blackwelder, 1944), por lo cual su presencia era previsible. Lo mismo ocurre con los géneros de *Staphylinidae* *Bryoporus*, *Heterothrops*, *Palaminus* y *Quedius*, que son cosmopolitas y están representados por numerosas especies (Newton *et al.*, 2001; Herman, 2003). Sin embargo, los géneros *Rolla* y *Dysanellus* son inusuales, ya que del primero sólo se conocen tres especies en la región andina de Colombia, Perú y Chile (Newton & Thayer, 2003; Newton *et al.*, 2005), y del segundo sólo se conocen tres especies en el norte de Argentina y Brasil, y algunas no identificadas en México y Colombia (Blackwelder, 1944; Navarrete-Heredia *et al.*, 2002; Newton *et al.*, 2005). Ambos se encontraron exclusivamente en los ambientes de bosque. Muchos de estos nuevos registros se deben, por un lado, a que éste constituye el primer

Tabla III.- Distribución de las especies de coleópteros coprófilos y necrófilos en los grupos tróficos y ecosistemas estudiados (C: coprófago; N: necrófago; S: saprófago; P: predador; +++: n = 90%; ++: 10% < n < 90%; +: n = 10%; -: ausencia).

Especie	Grupo trófico	Bosque serrano	Bosque ribereño	Pradera	Pinar
Scarabaeidae					
<i>Ateuchus robustus</i>	C	+	+	++	++
<i>Canthidium moestum</i>	C-N	-	-	+++	-
<i>Trichillum morellii</i>	C	-	-	+++	-
<i>Uroxys terminalis</i>	C-N	++	+	-	++
<i>Onthophagus hirculus</i>	C	+	++	++	++
<i>Coprophanaeus milon</i>	N	-	-	+++	-
<i>Canthon bispinus</i>	N	-	-	+++	-
<i>C. lividum</i>	N	++	+	+	++
<i>C. muticum</i>	C-N	-	-	+++	-
<i>Deltochillum elevatum</i>	N	++	+	++	-
Aphodiidae					
<i>Ataenius perforatus</i>	C	+	+	-	+++
<i>A. platenensis</i>	C	++	++	++	++
<i>Ataenius</i> sp.	C	++	-	+	++
<i>Aphodius lividus</i>	C	+	-	++	++
<i>Aphodius</i> sp.	C	+++	-	-	-
Trogidae					
<i>Polynoncus aeger</i>	N	++	++	++	++
<i>P. patriciae</i>					
<i>P. pilularius</i>	N	++	++	+	++
Hydrophilidae					
<i>Cercyon</i> sp.	C	+	++	-	++
Histeridae					
<i>Hister</i> sp.	P	++	+	-	++
<i>Phelister</i> sp. 1	P	++	++	++	++
<i>Phelister</i> sp. 2	P	++	++	++	++
Ptiliidae					
Gen. sp.	S	+++	-	-	-
Leiodidae					
<i>Cholevinae</i> Gen. sp.	S	++	++	-	++
<i>Leiodinae</i> Gen. sp.	S	+++	-	-	-
Silphidae					
<i>Oxelytron discicolle</i>	N	++	++	+	+
<i>O. erythrurum</i>	N	++	++	++	+
Staphylinidae					
<i>Anotylus</i> sp. 1	C	++	+	-	++
<i>Anotylus</i> sp. 2	C	++	-	-	++
<i>Anotylus</i> sp. 3	C	-	-	+++	-
<i>Anotylus</i> sp. 4	C	-	-	-	+++
<i>Osorius</i> sp.	P	-	-	+++	-
<i>Palaminus</i> sp.	P	+++	-	-	-
<i>Pinophilus</i> sp. 1	P	++	++	-	-
<i>Pinophilus</i> sp. 2	P	-	++	-	++
<i>Rugilus</i> sp.	P	++	++	++	++
<i>Dysanellus</i> sp.	P	-	+++	-	-
<i>Lithocarodes</i> sp.	P	-	-	+++	-
<i>Platydracus scabrosus</i>	P	-	-	+++	-

Tabla III.- (continuación)

<i>Quedius</i> sp.	P	+++	-	-	-
<i>Neohypnus</i> sp.	P	-	++	++	++
<i>Rolla</i> sp.	P	++	++	-	++
<i>Philontus bonariensis</i>	P	-	-	+++	-
<i>P. flavolimbatus</i>	P	-	++	++	++
<i>P. longicornis</i>	P	++	++	-	++
<i>Heterothops</i> sp.	P	+++	+	-	-
<i>Bryoporus</i> sp.	P	+++	-	-	-
<i>Aleochara</i> spp.	P	++	++	+	++
<i>Atheta</i> spp.	P	++	++	+	++
<i>Falagriini</i> Gen.sp.	P	++	-	++	-
<i>Scaphidiinae</i> Gen. sp.	P	+++	-	-	-
Nitidulidae					
<i>Lobiopa</i> sp. 1	S	++	++	-	++
<i>Lobiopa</i> sp. 2	S	++	++	-	++
<i>Lobiopa</i> sp. 3	S	++	++	-	-
Cryptophagidae					
Gen. sp.	S	-	+++	-	-
Corylophidae					
Gen. sp.	S	+++	-	-	-

relevamiento que se realiza en el país abarcando el conjunto de las asociaciones de coleópteros coprófilos y necrófilos, y por otra parte, al hecho de que estos grupos han sido escasamente estudiados en forma sistemática en nuestro país y en la región. También es la primera vez que un trabajo de este tipo se realiza en un paisaje de serranías de Uruguay, y en bosques nativos, encontrándose especies de Scarabaeoidea hasta ahora propios de esta zona, como los escarabeidos *Uroxys terminalis* y *Deltochillum elevatum* y los afódidos *Aphodius* sp. y *Ataenius* sp. Otras especies de Scarabaeoidea que son comunes en ecosistemas de pradera del centro y sur del país estuvieron ausentes o fueron muy poco abundantes, como *Canthidium moestum*, *Onthophagus hirculus*, *Canthon bispinus*, *Ataenius platensis* y *Aphodius lividus* (Canziani, 2003; Morelli *et al.*, 2002).

Todas las especies encontradas exclusivamente en la pradera, y algunas de las encontradas en los bosques nativos, presentaron abundancias menores a los 10 ejemplares, por lo que no se puede determinar si solamente aprovechan dichos ambientes. Por otra parte, la abundancia extremadamente alta de otras especies en los ambientes de bosques, tales como *Uroxys terminalis*, *Cercyon* sp., *Rolla* sp., *Hister* sp., *Lobiopa* sp. 2, *Leiodidae* Gen. sp. 1, *Anotylus* sp. 1 y *Anotylus* sp. 2, *Pinophilini* Gen. sp., *Quedius* sp. y *Philontus longicornis*, permite aseverar que son propias de dichos ambientes, así como *Aphodius* sp. y *Polynoncus patriciae* son exclusivas del bosque serrano, y *Cryptophagidae* Gen sp. es característica del bosque ribereño.

Las dificultades presentadas para la identificación de la mayoría de las especies encontradas en este estudio se deben, por un lado, al escaso material de referencia disponible en las colecciones entomológicas de Uruguay, pero también a la escasez de estudios sistemáticos en varias familias de coleópteros, no sólo en el país, sino en toda la región Neotropical. En lo que respecta al conocimiento sobre la distribución de las especies del orden Coleoptera, el catálogo de Blackwelder (1944), que recoge cerca de 50.000 especies neotropicales, sigue siendo la única fuente de información disponible para algunas familias y/o géneros. Para unas pocas familias se puede obtener información de inventarios más recientes, de regiones políticas puntuales del

Neotrópico, como los de Scarabaeidae para Argentina (Martínez, 1959) y Colombia (Medina *et al.*, 2001), y los de Staphylinidae para Perú (Asenjo, 2004), Chile, sur de Argentina (Newton & Thayer, 2003), México (Navarrete-Heredia *et al.*, 2002) y Colombia (Newton *et al.*, 2005).

La revisión bibliográfica realizada para este trabajo pone en evidencia el bajo grado de conocimiento de la coleopterofauna Neotropical y la necesidad de estudios taxonómicos y de revisiones de grupos tan amplios y complejos como los Staphylinidae, y de aquellas familias que, probablemente por el pequeño tamaño de sus especies y las dificultades de su recolección, han sido menos abordadas, como Leoididae, Corylophidae, Cryptophagidae, Nitidulidae y Ptillidae.

AGRADECIMIENTOS

A todos los especialistas que aceptaron identificar varios de los ejemplares recolectados en este trabajo: Dra. Mariana Chani, Instituto Superior de Entomología, Tucumán, Argentina (Staphylinidae); Dr. Al Newton, Field Museum of Natural History, Chicago (Staphylinidae) y Dr. Fernando Vaz de Mello, Universidade Federal de Lavras, MG, Brasil (Scarabaeidae).

BIBLIOGRAFÍA

- Achaval, F., C. Brusa, V. Fernández y M. Martínez. 1998. Cuenca Superior del Arroyo Lunarejo. Ministerio de Vivienda, Ordenamiento Territorial y Medio Ambiente y UICN, Montevideo. 161 pp.
- Arnett, R. H. & M. C. Thomas. 2001. American Beetles. Vol. 1. CRC Press, Boca Ratón Florida. 443 pp.
- Arnett, R. H. & M. C. Thomas. 2002. American Beetles. Vol. 2. CRC Press, Boca Ratón, Florida. 884pp.
- Asenjo, A. 2004. Lista preliminar de las especies de Staphylinidae (Coleoptera) registradas para Perú. Revista Peruana de Entomología 44: 55-64.
- Blackwelder, R. E. 1944. Checklist of the coleopterous insects of Mexico, Central America, the West Indies, and South America. Part 2. Smithsonian Institution Washington D.C.: 190-341.
- Brazeiro, A., M. Achkar, A. Canavero, C. Fagúndez, E. González, I. Grela, F. Lezama, R. Maneyro, L. Barthesagy, A. Camargo, S. Carreira, B. Costa, D. Núñez, I. da Rosa y C. Toranza. 2008. Prioridades geográficas para la conservación de la Biodiversidad terrestre de Uruguay. Resumen Ejecutivo. Proyecto PDT 32-26. 48 pp.
- Canziani, C. 2003. Estudio ecológico de tres taxocenosis de coleópteros Scarabaeoidea (Coleoptera). Tesis de Maestría. Universidad de la República, Facultad de Ciencias, PEDECIBA, Montevideo. 256 pp.
- Carpaneto, G. M., A. Mazzuotta y E. Piattella. 2005. Changes in food resources and conservation of scarab beetles: from sheep to dog dung in a green urban area of Rome (Coleoptera, Scarabaeoidea). Biological Conservation 123: 547-556.
- Cejudo-Espinosa, E. & C. Deloya. 2005. Coleoptera necrófilos del bosque de *Pinus hartwegii* del Nevado de Toluca, México. Folia Entomológica Mexicana 44: 67-73.
- Chani-Posse, M. 2004. Eight Argentinean species of dung inhabiting *Philontus Stephens* (Coleoptera, Staphylinidae). Studies on Neotropical Fauna and Environment 39: 217-232.
- Escobar, F. 2000. Diversidad de coleópteros coprófagos (Scarabaeidae: Scarabaeinae) en un

- mosaico de hábitats en la Reserva Natural Nukak, Guaviare, Colombia). *Acta Zoológica Mexicana* (n.s.) 79: 103-121.
- Evia, G. y E. Gudynas. 2000. *Ecología del Paisaje en Uruguay*. DINAMA y Junta de Andalucía. 173 pp.
- Finn, J. A., T. Gittings y P. S. Giller. 1999. Spatial and temporal variation in species composition of dung beetle assemblages in Southern Ireland. *Ecological Entomology* 24: 24-36.
- Ganho, N. G. y R. C. Marinoni. 2006. A variabilidade espacial das famílias de Coleoptera (Insecta) entre fragmentos de Floresta Ombrófila Mista Montana (Bioma Araucária) e plantação de *Pinus elliottii* Engelmann, no Parque Ecológico Vivat Floresta, Tijucas do Sul, Paraná, Brasil. *Revista Brasileira de Zoologia* 23: 1159-1167.
- Gibbs, J. P. y E. J. Stanton. 2001. Habitat fragmentation and arthropod community change: carrion beetles, phoretic mites and flies. *Ecological Applications* 11: 79-85.
- González Vainer, P., E. Morelli & C. Canziani. 2003. Biología y estados inmaduros de *Ataenius perforatus* Harold, 1867 (Coleoptera: Scarabaeidae: Aphodiinae). En G. Onore, P. Reyes-Castillo y M. Zunino (Eds.). *Escarabeidos de Latinoamérica. Monografías Tercer Milenio*, vol. 3., pp. 67-74. Sociedad Entomológica Aragonesa (SEA), Zaragoza.
- González Vainer, P., E. Morelli y L. Baruffaldi. 2005. First report of *Uroxys terminalis* Waterhouse, 1891 (Coleoptera: Scarabaeidae) in Uruguay, with brief descriptions of male and female. *Elytron* 19: 37-42.
- Grela, I. 2004. Geografía florística de las especies arbóreas de Uruguay. Tesis de maestría. Universidad de la República, Facultad de Ciencias, PEDECIBA, Montevideo. 97 pp.
- Habeck, D. H. 2002. *Nitidulidae* Latreille, 1802. En R. H. Arnett y M. C. Thomas (Eds.). *American Beetles* Vol. 2, pp. 311-315. CRC Press LLC, Boca Raton, Florida.
- Halfpter, G. y D. Edmonds. 1982. The Nesting Behavior of Dung Beetles (Scarabaeinae). An Ecological and Evolutive Approach. Instituto de Ecología, México. D.F. 176 pp.
- Hall, W. E. 2001. *Ptiliidae* Erichson, 1845. En R. H. Arnett, M.C. Thomas (Eds.) *American Beetles*, Vol. 1., pp. 233-246. CRC Press LLC, Boca Raton, Florida.
- Hanski, I. 1991. The dung insect community. En I. Hanski e Y. Cambefort (Eds.) *Dung beetles ecology*, pp. 5-21. Princeton University Press, Princeton.
- Herman, L. H. 2003. Nomenclatural Changes in the Paederinae (Coleoptera: Staphylinidae). *American Museum Novitates* 3416: 1-28.
- Kovarik, P. y M. Caterino. 2001. *Histeridae* Gyllenhal, 1808. En R. H. Arnett y M.C. Thomas (Eds.). *American Beetles*, Vol. 1, pp: 213-232. CRC Press LLC, Boca Raton, Florida.
- Larsen T. H. y A. Forsyth. 2005. Trap spacing and transect design for dung beetle biodiversity studies. *Biotropica* 37: 322-325.
- Martínez, A. 1959. Catálogo de los Scarabaeidae argentinos (Coleoptera). *Revista del Museo Argentino de Ciencias Naturales "Bernardino Rivadavia"*, Ciencias Zoológicas 5: 1-126.
- Mathison, B. A., H. A. Bezdek y P. Schoolmessters. 2001. Worldwide Checklist of the tribes and genera of Aegialiinae, Aphodiinae, Termitotroginae, Aulonocneminae, Scarabaeinae, and Coprinae (Coleoptera: Scarabaeoidea: Scarabaeidae) [on line]. Disponible en : <http://www.coleoptera.org./p735.htm>
- Medina, C. A., A. Lopera-Toro, A. Vitolo y B. Gill. 2001. Escarabajos coprófagos (Coleoptera: Scarabaeidae: Scarabaeinae) de Colombia. *Biota Colombiana* 2: 131-144.
- MGAP - DIEA. 2003. La actividad forestal a través del censo agropecuario. Disponible en: www.mgap.gub.uy/diea/rubros/forestacion
- Monné, M. 1970. Fauna de los coleópteros del Uruguay. Tesis Inédita. Universidad de la

- República, Facultad de Agronomía, Montevideo. 216 pp.
- Morelli, E., P. González-Vainer y A. Baz. 2002. Coprophagous beetles in Uruguayan prairies: Abundance, diversity and seasonal occurrence. *Studies of Neotropical Fauna and Environment* 37: 53-57.
- Moritz, C., K. S. Richardson, S. Ferrier y G. Monteith. 2001. Biogeographical concordance and efficiency of taxon indicators for establishing conservation priority in a tropical rainforest biota. *Proceedings of the Royal Society of London, Series B*, 268: 1875-1881.
- Muñoz, J., P. Ross y P. Cracco. 1993. Flora indígena del Uruguay. Editorial Agropecuaria Hemisferio Sur, Montevideo. 284 pp.
- Navarrete-Heredia, J., A. Newton, M. Thayer, J. S. Ashe y D. S. Chandler. 2002. Guía de los Staphylinidae (Coleoptera) de México. CONABIO y Universidad de Guadalajara, México D.F. 401 pp.
- Newton, A., C. Gutiérrez-Chacón y D. S. Chandler. 2005. Checklist of the Staphylinidae of Colombia. *Biota Colombiana* 6: 1-72.
- Newton, A. F. y M. K. Thayer. 2003. Catalog of austral species of Staphylinidae and other Staphylinoidea [online]. Chicago: Field Museum of Natural History. Disponible en: http://www.fieldmuseum.org/peet_staph/db_1b.html
- Newton, A., M. Thayer, J. S. Ashe y D. Chandler. 2001. Family Staphylinidae Latreille, 1802. En R. H. Arnett y M. C. Thomas (Eds.) *American Beetles*, Vol. 1, pp. 272-418. CRC Press LLC, Boca Raton, Florida.
- Niemela, J., Y. Haila y P. Puntilla. 1996. The importance of small- scale heterogeneity in boreal forests: variation in diversity in forest-floor invertebrates the across succession gradient. *Ecography* 199: 352-368.
- Paulian R. 1988. *Biologie des Coléopères*. Éditions Lechevalier, Paris. 719 pp.
- Peck, S. G. 2001. Leiodidae Fleming, 1821. En R. H. Arnett y M. C. Thomas (Eds.) *American Beetles*, Vol. 1, pp. 251-258. CRC Press LLC, Boca Raton, Florida.
- Peck, S. & R. Anderson. 1985. Taxonomy, Phylogeny and biogeography of the carrion beetles of Latin America (Coleoptera, Silphidae). *Quaestiones Entomologicae* 21: 247-317.
- Pineda, E., C. Moreno, F. Escobar y G. Halffter. 2005. Frog, bat and dung beetle diversity in the cloud forest and coffee agroecosystems of Veracruz, México. *Conservation Biology* 19: 400-410.
- Ponce-Santizo, G., E. Andresen, E. Cano y A. D. Cuarón. 2006. Dispersión primaria de semillas por primates y dispersión secundaria por escarabajos coprófagos en Tikal, Guatemala. *Biotropica* 38: 390-397.
- Quintero, I. y T. Roslin. 2005. Rapid recovery of dung beetle communities following habitat fragmentation in Central Amazonia. *Ecology* 86: 3303-3311.
- Ratcliffe, B. C., M. L. Jameson y A. B. Smith. 2002. Scarabaeidae Latreille 1802. En R. H. Arnett y M. C. Thomas (Eds.) *American Beetles* Vol. 2, pp. 39-81. CRC Press, Boca Ratón, Florida. 884pp.
- Scholtz, C. H. 1990. Revision of the Trogidae of South America (Coleoptera: Scarabaeoidea). *Journal of Natural History* 24: 1391-1456.
- Smith, K. G. 1986. A manual of Forensic Entomology. The Trustees of the British Museum (Natural History), London. 205 pp.
- Spector, S. 2006. Scarabaeinae dung beetles (Coleoptera: Scarabaeidae: Scarabaeinae): an invertebrate focal taxon for biodiversity research and conservation. *The Coleopterists Bulletin* 5: 71-83.

- Stevenson, B. y D. Dindal. 1987. Functional ecology of coprophagous insects: a review. *Pedobiología* 30: 285-298.
- Stebnicka, Z. T. 2001. Aphodiinae (Insecta: Coleoptera: Scarabaeidae). **Fauna of New Zealand 42.** Manaaki Whenua Press, New Zealand. 62 pp.
- Van Tassell, D. 2001. Hydrophilidae Latreille, 1802. En R. H. Arnett y M. Thomas (Eds.) *American Beetles* Vol. 1, pp. 187-208. CRC Press, Boca Raton, Florida.
- Vaz de Mello, F. Z. 2003. Species formerly in the genera *Trichillum* Harold, 1868 and *Pedaridium* Harold 1868 (Coleoptera: Scarabaeidae). Universidade Federal de Lavras. Minas Gerais, Brasil. 266pp.
- Verdú, J. & E. Galante. 1997. New *Trichillum* Harold (Coleoptera: Scarabaeidae) from Uruguay. *The Coleopterists Bulletin* 51: 93-98.
- Waterhouse, C. O. 1891. New Scarabaeidae in the British Museum: a fourth contribution. *Annals and Magazine of Natural History, Series 6*, 7: 348-363.
- White, R. E. 1983. A field guide to the beetles of North America. Houghton Mifflin Company, Boston. 368 pp.
- Wilson, E. 1998. La diversidad de la vida. Crítica, Grupo Grijalbo-Mondadori, Barcelona. 411 pp.