

## NIDIFICACION Y ALIMENTACION EN *LIATONGUS RHINOCERULUS* (BATES) (COLEOPTERA: SCARABAEIDAE: SCARABAEINAE) \*

Soffa Anduaga <sup>1</sup> y Gonzalo Halffter <sup>2</sup>

<sup>1</sup> Instituto de Ecología A. C.

Apartado Postal 632. Durango, Dgo 34000. MEXICO

<sup>2</sup> Instituto de Ecología A. C.

Apartado Postal 63. Xalapa, Ver. 91000. MEXICO

### RESUMEN

Este estudio reúne los resultados de varios años de trabajo simultáneo de campo y laboratorio con *Liatongus rhinocerulus* (Bates) (Scarabaeidae: Scarabaeinae: Oniticellini). Se ha tratado de determinar las preferencias alimentarias del adulto y para la nidificación, así como el proceso de formación del nido y su estructura. En condiciones de laboratorio los escarabajos adultos comen tanto hongos en descomposición, como carroña, como excremento vacuno. También en el campo se les ha encontrado en estos tres tipos de alimento. Sin embargo, un seguimiento cuidadoso de las preferencias alimentarias a lo largo del año, continuado durante tres años en la Reserva de la Biosfera La Michililla situada en la Sierra Madre Occidental (Estado de Durango, México) muestran que cambian a lo largo del año ajustándose a la disponibilidad de los recursos tróficos. En las condiciones de La Michililla, el adulto de *L. rhinocerulus* emerge en julio con el inicio de la época de lluvias. Durante julio y agosto el escarabajo ataca hongos carnosos en estado de descomposición. El consumo de este alimento coincide con su abundancia en el bosque de pino-encino donde se colecta *L. rhinocerulus* en La Michililla. Después de dos meses de aprovechar un recurso abundante, en septiembre, coincidiendo con el fin de los hongos, *L. rhinocerulus* se captura principalmente en carroña.

\* Trabajo realizado en los Departamentos: "Reserva de la Biosfera La Michililla - Durango" y de "Ecología y Comportamiento Animal" del Instituto de Ecología, con el apoyo del Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACYT), México (Proyecto número 0338-N8107).

La especialización trófica de *L. rhinocerus* no excluye que algunos pocos ejemplares puedan encontrarse en los otros tipos de alimento entre julio y octubre. Los cambios de preferencia alimentaria no representan una variación tan importante como podría pensarse en una primera aproximación. En todos los alimentos lo que el adulto de *L. rhinocerus* consume (como parece que lo hace la mayoría de los Scarabaeinae adultos) son los jugos y fluidos pastosos, y especialmente los microorganismos que acompañan el proceso de putrefacción tanto en hongos, como en carroña, como en frutos carnosos en descomposición, como el excremento fresco. Es el tipo de alimentación al que Halffter y Matthews (1971) se refieren con el término de coprobionte. Por el contrario, la gran mayoría de las larvas de Scarabaeinae (pero no todas) consumen los restos secos del estiércol acumulado en masas y bolas-nido (alimentación celulosobionte). A pesar de haber mantenido en el laboratorio series de terrarios con *L. rhinocerus* a los que se proporcionó hongos y carroña, no se obtuvo nidificación más que en aquellos que se aprovisionaron con estiércol vacuno. Esta sucesión de preferencias alimentarias: hongos-carroña para los adultos, excremento para la nidificación o sea para las larvas, es una de las primeras observaciones bien documentadas que explican la captura en hongos, fruta en descomposición o en carroña de especies que supuestamente son sólo coprófagas (para la variación de alimentos en los Scarabaeinae véase Halffter y Matthews 1966; Hanski y Cambefort 1991).

Nuestras observaciones dan al consumo sucesivo de distintos alimentos un valor ecológico oportunista. El nido de *L. rhinocerus* se inicia en septiembre. Corresponde a un nido compuesto, con varias masas-nido que forma en las galerías secundarias (3 a 5) verdaderas "salchichas". En una galería puede haber una a tres masas-nido sin ninguna separación física entre ellas. Esto corresponde al nivel más primitivo de nido compuesto dentro del Patrón I de nidificación de los Scarabaeinae, según el esquema propuesto por Halffter y Matthews (1966, véase también Halffter 1977, Halffter y Edmonds 1982). Este nivel tan primitivo sólo se conoce de otro Oniticellini *L. monstrosus* (Bates). En *L. rhinocerus* la cópula tiene lugar a la entrada de la galería principal previamente excavada, pero aún no aprovisionada. El nido consiste en una galería vertical principal excavada por debajo de la fuente de alimento y de tres a cinco galerías secundarias. El macho participa en el aprovisionamiento del nido desde la superficie, cortando pequeños fragmentos de estiércol que recibe la hembra con las partes anteriores a la entrada de la galería principal. La hembra acumula estos fragmentos formando las masas-nido, en la parte proximal (o superior) de cada masa-nido el huevo es puesto dentro de una celdilla alisada y tapizada con excremento de la hembra, después de lo cual se inicia la formación de la siguiente masa-nido en la misma galería. El nido comprende en promedio de 6 a 7 masas-nido. Durante el desarrollo larvario el alimento acumulado por la madre va siendo consumido de arriba hacia abajo. La larva de tercer estadio prepara el cocón pupal en la parte más distal de su masa-nido, de forma tal que entre cocón y cocón en la misma galería queda un espacio vacío correspondiente al alimento

consumido por la larva durante su desarrollo. En el texto se dan los tiempos y su desarrollo de las distintas etapas de *L. rhinocerus*.

**Palabras Clave:** *Liatongus*, Scarabaeinae, Etología, Nidificación, Micetofagia.

### ABSTRACT

This study is comprised of the results of several years of simultaneous field and laboratory research on *Liatongus rhinocerus* (Bates) (Scarabaeidae: Scarabaeinae: Oniticellini). Our objective was to determine preferences of the adult with respect to feeding and nidification, and to determine the process of nest formation, as well as the structure of the latter. Under laboratory conditions, adult beetles eat decomposing mushrooms, carrion and cow dung. These beetles have also been found eating these three types of food in the field. Nevertheless, after carefully following the feeding preferences of this species throughout the year, over three years in the La Michilía Biosphere Reserve, located in the Sierra Madre Occidental mountain range (Durango State, Mexico), we found that preferences change over the year, according to the availability of trophic resources. Under the conditions at La Michilía, adult *L. rhinocerus* emerge in July at the beginning of the rainy season. During July and August the beetle attacks fleshy mushrooms that are decomposing. The consumption of these mushrooms occurs when they are most abundant in the oak-pine forest where *L. rhinocerus* is collected in La Michilía. After two months of utilizing this abundant resource, in September, as the mushrooms become more scarce, *L. rhinocerus* is principally caught on carrion. Trophic specialization by *L. rhinocerus* does not preclude a few specimens being found on other types of food between July and October. Changes in feeding preference are not as important a variation as they might appear at first glance. In all food types, it is the juices, pasty fluids and especially the microorganisms that accompany the process of putrefaction in mushrooms, carrion and fresh dung that adult *L. rhinocerus*, and apparently the majority of Scarabaeinae adults, consume. This type of feeding is referred to by Halffter and Matthews (1971) as coprobionte feeding. On the other hand, the majority of Scarabaeinae larvae (but not all) consume the dried remains of dung in masses and nest balls (celullobionte feeding). In spite of having maintained a series of terraria with *L. rhinocerus* fed on mushrooms and carrion in the laboratory, nidification was only achieved in those provided with cattle dung. This succession of feeding preferences: mushroom and carrion for adults, excrement for nidification, i.e. for larvae, is one of the first well documented observations which explain the capture of species, which are supposedly coprophagous, on mushrooms, decomposing fruit or carrion (for variation in food resource in Scarabaeinae see Halffter and Matthews 1966; Hanski and Cambefort 1991).

Our observations demonstrate that the successive consumption of different foods has an opportunistic ecological value. Preparation of the nest of *L. rhinocerus* is begun in September. The nest is compound (Fig. 1), with various nest-masses which, in the

secondary galleries (3 to 5), form true "link sausages". In one gallery there may be from one to three nest-masses, with no physical separation between them. This corresponds to the most primitive type of compound nest within nidification Pattern I for the Scarabaeinae, following the scheme proposed by Halffter and Matthews, 1966 (see also Halffter 1977 and Halffter and Edmonds 1982). This primitive nesting pattern is also known to be used by another Oniticellini beetle, *L. monstrosus* (Bates). In *L. rhinocerus* copulation occurs at the entrance of the previously excavated, but still unprovisioned, main gallery. The male participates in nest provisioning from the surface, cutting small fragments of dung which the female receives with her anterior legs at the entrance to the principle gallery. The female accumulates these fragments, forming the nest masses. The egg is deposited in a cell in the proximal (or superior) part of each nest mass which has been lined with the female's excrement. After this the female starts preparing the next nest-mass in the same gallery. The nest is comprised of an average of 6 to 7 nest masses. During larval development the food that was accumulated by the female is consumed from the top of the nest-mass to its bottom. The third stage larva prepares the pupal cocoon (Fig. 2) in the most distal part of the nest mass, such that between the cocoons there is an empty space corresponding to the food consumed by the larva during its development and a plug of dry dung. Development time for the distinct larval stages of *L. rhinocerus* are provided in the text.

**Key Words:** *Liatongus*, Scarabaeinae, Behavior, Nidification, Mycetophagy.

## INTRODUCCION

En 1982, Halffter y Edmonds publican una síntesis y revisión de lo que se conocía hasta ese momento sobre nidificación de Oniticellini, una de las tribus de escarabajos cavadores de la subfamilia Scarabaeinae. En el mismo libro, Cambefort (1982) presenta el primer esquema sobre evolución de la nidificación en la tribu y Rougon y Rougon (1982a) una primera aproximación a la influencia de las condiciones ecológicas en la arquitectura del nido de *Euoniticellus intermedius* (Reiche). En 1982 se sabía que los Oniticellini muestran una variada y compleja evolución de la nidificación. Desde nidos que corresponden al nivel primitivo general de los Scarabaeinae cavadores (Patrón I de Halffter y Matthews) se separan tres tendencias evolutivas, en dos de las cuales se llega a cuidados del nido por la madre (nivel subsocial). Dentro de este esquema y dentro del Patrón I, el género *Liatongus* presenta nidos compuestos (con varias masas-nido).

*L. monstrosus* (Bates) especie cuya nidificación se conoce bien (véase Halffter y Edmonds, 1982) forma uno de los nidos compuestos más primitivos que se conocen, en el que incluso no se presenta separación entre masas-nido de una misma galería. Por otra parte, esta especie hace el cocón pupal más elaborado descrito hasta el momento en Scarabaeinae.

En el propio 1982 y después, han aparecido varios trabajos sobre nidificación de Oniticellini. Rougon y Rougon (1982b) describen los nidos de *Oniticellus formosus* Chevrolat y de *Euoniticellus intermedius* (Reiche). Cambefort y Lumaret (1983) describen las larvas de varios géneros de Oniticellini e incluyen una serie de observaciones sobre nidificación. De *Liatongus* señalan (repetiendo lo ya dicho por Cambefort, 1982) que *L. fulvostriatus* d'Orbigny y *L. sjostedti* (Felsche) tienen una nidificación de "tipo onthophagien" con nido compuesto por varias masas-nido. Es decir, el mismo tipo de nido conocido para *Liatongus militaris* (Laporte) (véase Halffter y Edmonds, 1982). Cambefort y Lumaret (1983), repiten y consolidan en su argumentación las propuestas sobre evolución de la nidificación en los Oniticellini hechas por Cambefort el año anterior. En el mismo año, Klemperer (1983) publica un interesante trabajo sobre la nidificación de *Oniticellus cinctus* (Fabricius). Lumaret y Moretto (1983) describen la nidificación de *Oniticellus rhadamistus*. F. Blume (1984) vuelve a estudiar el nido de *Euoniticellus intermedius* (Reiche). Por último, Davis (1989) describe cuidadosamente las nidificaciones de *Oniticellus egregius* Klug, *O. planatus* Laporte y *O. formosus* Chevrolat ya estudiadas en su tesis doctoral (1977). El conjunto de publicaciones antes reseñado ratifica lo publicado y sintetizado en 1982 y amplía en forma muy importante el conocimiento sobre los Oniticellini con comportamiento subsocial. De 1982 a la fecha no ha habido nuevos aportes al conocimiento de la nidificación en *Liatongus*.

Concretamente de *Liatongus rhinocerulus* se ha descrito la cópula (Halffter y Edmonds 1982: 116). En este estudio describimos la nidificación de *Liatongus rhinocerulus*, así como una serie de

observaciones de campo y laboratorio sobre su alimentación y la utilización que hace de hongos en putrefacción, carroña y estiércol vacuno para consumo del adulto y de la larva.

## MATERIAL Y METODOS

**El escarabajo.** El género *Liatongus* tiene su mayor diversificación en el Viejo Mundo. En América encontramos tres especies cuya distribución geográfica corresponde al Patrón de Dispersión Paleoamericano-Relicto (véase Halffter, 1976). *Liatongus rhinocerulus* (Bates) se encuentra en las montañas mexicanas de la Sierra Madre Occidental (Estado de Durango), Sierra Madre del Sur (Estados de Jalisco y Guerrero) y Sistema Volcánico Transversal (Estados de Michoacán, México, Morelos y Veracruz), en bosques de pino-encino y mesófilos de montaña, a altitudes medias: entre 1500 y 2700 msnm (Morón y Deloya, 1991; datos originales no publicados).

El trabajo de campo se realizó en la Reserva de la Biosfera La Michilía, Estado de Durango, en la Sierra Madre Occidental. Esta reserva está ampliamente descrita en Gadsden y Reyes-Castillo (1991) y en otros artículos dedicados a la entomofauna de la reserva La Michilía en el número especial de *Folia Entomológica Mexicana* (No. 81, 1991).

**Cría en el laboratorio.** Ejemplares capturados en La Michilía en hongos, en agosto 1987, se colocaron en el laboratorio en botes cilíndricos de plástico de 15 cm de diámetro y 18 cm de altura, con una capa de tierra de 13 cm. La tierra procedía del área de captura. Las condiciones ambientales del laboratorio (Ciudad de Durango), especialmente su oscilación anual, son semejantes a las del área de procedencia.

Se establecieron tres series de terrarios, cada uno de ellos con dos hembras y un macho. Se colocaron dos hembras para evitar problemas con infertilidad o muerte, teniendo la capacidad de distinguir los nidos

correspondientes a cada hembra. La primera serie (diez terrarios) se proveyó con el hongo *Agaricus bisporus* (Lange) Imbach, proveniente de cultivo comercial. La segunda (cinco terrarios) con carroña (carne molida en descomposición incipiente). Y la tercera (cinco terrarios) con excremento vacuno. El objetivo perseguido con estos terrarios era determinar el alimento usado por los adultos (en el campo fueron encontrados en los tres tipos de alimentos), el alimento escogido para la nidificación y la estructura y proceso de preparación del nido.

Ya conocidas las preferencias de alimento para la nidificación, en una segunda etapa de trabajo se estableció una cuarta serie, esta vez de 15 terrarios, cada uno con una pareja bisexual, proveyéndolos de estiércol. Mientras se realizaban los trabajos de laboratorio, se procedió a un muestreo continuo en la zona de estudio utilizando cinco necrotampas NTP-80 según el modelo de Morón y Terrón (1984). Estas trampas se colocaron en un transecto lineal, con una distancia de 100 m entre cada una de ellas. Se mantuvieron en forma permanente de abril 1987 a junio 1988, recogiendo el contenido y reemplazando el cebo mensualmente.

En distintos momentos, durante el tiempo de realización de este trabajo (1987-1989), así como antes y después, los autores han realizado muestreos simultáneos en hongos, excremento vacuno y carroña buscando *L. rhinocerulus*. Estos muestreos se han completado con numerosas capturas utilizando trampas cebadas con los alimentos antes señalados.

## RESULTADOS Y DISCUSION

**Alimentación del adulto.** Desde hace años (Halffter 1964; Halffter y Matthews 1966) se sabe que los adultos de *L. rhinocerulus* pueden capturarse en excremento y en pequeños cadáveres, pero sobre todo en hongos en putrefacción. Las citas de capturas en hongos son numerosas, entre las últimas Morón y Deloya (1991), Navarrete-Heredia (1991). Durante repetidos años en La Michilía hemos capturados este escarabajo en los tres tipos de alimento.

En las condiciones de La Michilfa, *L. rhinocerus* ataca hongos de talla media, carnosos, generalmente Agaricales como *Amanita caesarea* (Scop.: Fr.) Grev., *A. muscaria* (L.: Fr.) Hooker, *Boletus pinophilus*, *B. edulis* Bull.: Fr., *Lactarius* sp., *Russula* sp. y *Ramaria* sp. El ataque del escarabajo puede presentarse desde el inicio del proceso de descomposición del cuerpo fructífero del hongo, consumiendo indistintamente el estípite, el himenio o el pileo. Se observa una notable preferencia por los hongos en plena descomposición, cuando tienen el aspecto de una masa viscosa semilíquida. La preferencia hacia los hongos es marcadísima en el período verano-época de lluvias. Como indicación señalemos que entre el 20 y el 24 de julio 1988 se colectaron 303 ejemplares en 20 hongos en descomposición y sólo 2 ejemplares en 65 boñigas. En esta misma estación del año, en 15 trampas cebadas con estiércol fresco sólo se capturaron 2 ejemplares. La preferencia por los hongos coincide con su máxima presencia en las condiciones de La Michilfa. Tenemos toda la evidencia para suponer que los dos primeros meses después de la emergencia (julio-agosto) el adulto consume en forma muy prioritaria hongos en putrefacción. Sin embargo, es posible encontrar algún ejemplar en estiércol vacuno o en carroña. Hay que señalar que lo que consume el adulto en estiércol, carroña y hongos en putrefacción es posiblemente muy similar, ya que la alimentación se basa principalmente en jugos y microorganismos. Este tipo de alimentación sería el denominado coprobionte por Halffter y Matthews (1971).

A partir del mes de septiembre dejaron de verse hongos en el área de trabajo de campo. Durante la última etapa de la actividad de los adultos en superficie (septiembre-octubre) aumenta la proporción de individuos que se capturan en las necrotrampas (cebadas con carroña). Entre el 10 de septiembre y el 17 de octubre se capturaron 50 ejemplares en este tipo de trampas de un total de 72 colectados de agosto a noviembre. Estos resultados coinciden con los resultados de Morón y Deloya (1991) que señalan para sus capturas con necrotrampas un pico muy definido en septiembre (55 ejemplares de un total anual de 89).



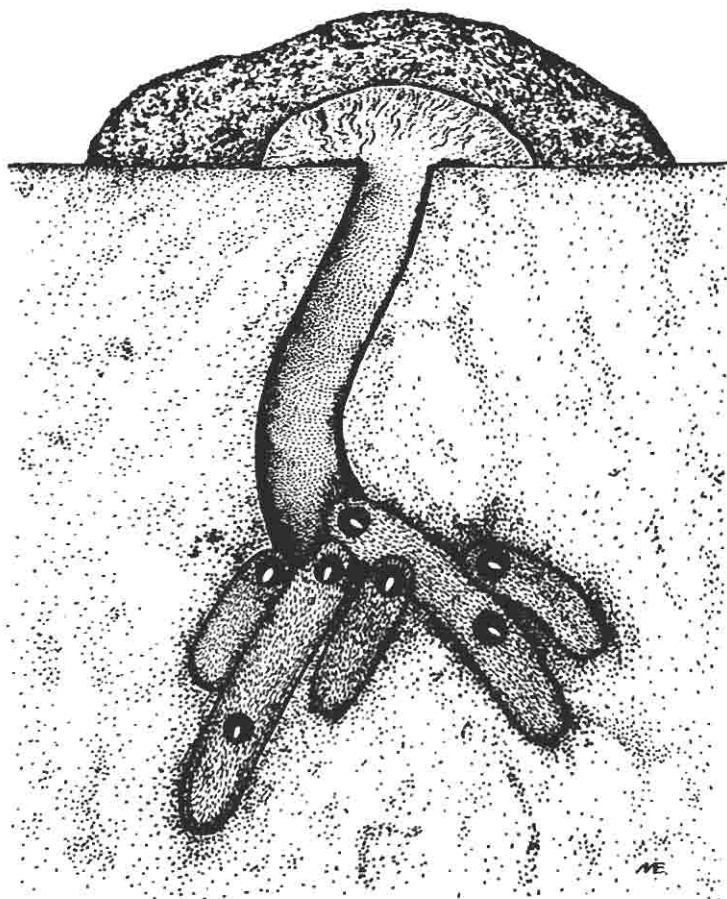


Figura 1

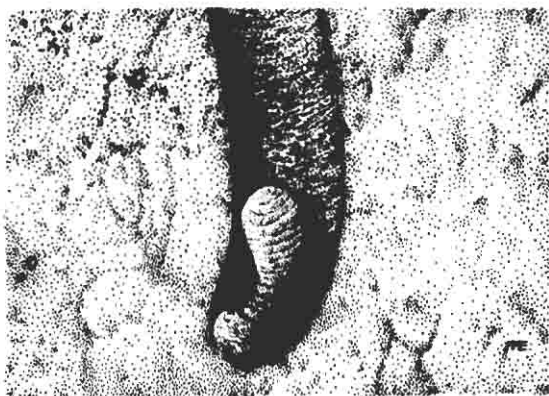
Nido compuesto de *Liatongus rhinocerulus*. El nido dibujado comprende cinco ramas secundarias, dos de ellas con dos masas nido. Nótese que no hay ninguna barrera separando las masas nido. Las celdas conteniendo huevos o larvas de primer estadio están en el extremo proximal de cada masa nido.

Compound nest of *Liatongus rhinocerulus*. The nest drawn here is comprised of five secondary branches/tunnels, two of which have two nest masses. The cells/chambers containing eggs or first instar larvae are located at the proximal extreme of each nest mass.

En el laboratorio los adultos consumieron tanto los hongos, como la carroña o el estiércol vacuno, iniciando el ataque en el contacto del alimento con el suelo. En ocasiones se encontraron galerías verticales (30 a 45 mm de longitud x 7 mm de diámetro) con alimento acumulado formando verdaderas salchichas. Se trata de galerías de alimentación del adulto.

**Nidificación.** A pesar de que se mantuvieron series de terrarios con los tres tipos de alimentos señalados en "Materiales y Métodos", sólo se logró la nidificación en los terrarios a los que se proporcionó estiércol vacuno. Nuestras observaciones al respecto son muy claras. Sin embargo tenemos una observación preliminar señalada en Halffter y Edmonds (1982: 68) de una masa-nido de *L. rhinocerulus* hecha a partir de hongos en descomposición.

La cópula ha sido brevemente descrita por Halffter y Edmonds (1982). Ocurre a la entrada de una galería previamente excavada pero aún no aprovisionada. El nido consiste en una galería vertical "principal" excavada por debajo de la fuente de alimento y de 3 a 5 galerías "secundarias" (Figura 1). Cada galería secundaria contiene de una a tres masas-nido, sin una separación entre ellas. La falta de separación entre las masas-nido es un carácter muy primitivo dentro del Patrón I de nidificación de Scarabaeinae. Obliga a un aprovisionamiento en exceso en relación a las necesidades de la larva. El nido en conjunto contiene de 6 a 7 masas-nido. El progresivo aumento en el aislamiento y protección externa de la masa-nido es el principal fenómeno evolutivo en los Scarabaeinae incluidos en el Patrón I. En un nido compuesto subterráneo el primer avance evolutivo dentro de este Patrón es una separación con tierra entre cada una de las masas-nido que se encuentran en una misma galería. La no separación entre las masas-nido se ha encontrado excepcionalmente. Uno de los pocos casos publicados corresponde a la otra especie de *Liatongus* de México: *L. monstrosus* (véase Halffter y Edmonds 1982; Anduaga, Halffter y Halffter 1976; Halffter 1977).



2



Figura 2

Cocón pupal de *Liatongus rhinocerus*. En el dibujo superior está el cocón situado en el extremo distal de una galería secundaria del nido. El dibujo inferior es un detalle. La larva madura de tercer estadio ha preparado el cocón con su excremento, iniciando el proceso con la base de sujeción. Tanto la base, como el cocón propiamente dicho, están formados por sucesivos depósitos de excremento dispuestos en forma concéntrica con ayuda de las piezas bucales, hasta cerrar el techo del cocón. Este cocón, con el de *L. monstrosus* son dentro de los Scarabaeinae los más elaborados hechos por la propia larva.

The pupal cocoon of *Liatongus rhinocerus*. The upper drawing shows the cocoon located in the distal extreme of one of the nest's secondary galleries. The lower drawing is an enlargement. The nature, third instar larvae has prepared the cocoon with its excrement beginning the process with the fastening of the base. Both the base and the cocoon itself are formed by sucesively depositing excrement in a concentric pattern, with the aid of the mouth parts, until the roof of the cocoon is sealed. This cocoon and that of *L. monstrosus*, are the most elaborate made by the larvae itself within Scarabaeinae.

El macho participa en el aprovisionamiento del nido desde la superficie, aportando pequeños fragmentos de estiércol que recibe la hembra con las patas anteriores a la entrada de la galería principal. La hembra acumula estos fragmentos en las masas-nido. Cada masa-nido tiene una longitud que oscila entre 40 y 45 mm. En la parte proximal (o superior) el huevo es ovipuesto dentro de una celdilla aislada y tapizada de excremento de la hembra, después de la cual se inicia la formación de la siguiente masa-nido en la misma galería.

Durante el desarrollo larvario el alimento acumulado va siendo consumido de arriba hacia abajo. La larva de tercer estadio prepara el cocón pupal (Figura 2) en la parte más distal de su masa-nido, de forma tal que entre cocón y cocón en una misma galería queda un espacio vacío correspondiente al alimento consumido por la larva en su desarrollo, más un tapón de estiércol seco.

En las condiciones de La Michilía, *Liatongus rhinocerus* es univoltino. En el laboratorio cada hembra prepara un nido compuesto. El proceso de nidificación se inicia a principios de septiembre, cuando en el campo desaparecen los hongos y los adultos cambian a régimen principalmente necrofágico. La eclosión de la larva de primer estadio tiene lugar 10 días después de la oviposición (en promedio). El desarrollo larval de primer a tercer estadio es rápido, en promedio 30 días. En enero las larvas maduras de tercer estadio preparan el cocón pupal (Figura 2). El período pupal dura hasta junio (coincidiendo con el invierno frío y la primavera seca en las condiciones de campo). La emergencia del nuevo adulto tiene lugar en julio, coincidiendo con las lluvias y la aparición de los hongos.

#### AGRADECIMIENTOS

Agradecemos al Biól. Manuel Escamilla Báez del Instituto de Ecología, Xalapa, los dibujos que ilustran este trabajo.

## LITERATURA CITADA

- Anduaga, S., V. Halffter y G. Halffter. 1976. Etograma de *Liatongus monstrosus* (Bates) (Coleoptera, Scarabaeidae). *Folia Entomol. Mexicana* 36: 48-49.
- Blume, R.R. 1984. *Euoniticellus intermedius* (Coleoptera: Scarabaeidae): Description of adults and immatures and biology of adults. *Environ. Entomol.*, 13(4): 1064-1068.
- Cambefort, Y. 1982. Nidification behavior of Old World Oniticellini (Coleoptera: Scarabaeidae), pp. 141-145. In Halffter, G. y W. D. Edmonds, *The Nesting Behavior of Dung Beetles (Scarabaeinae): An Ecological and Evolutive Approach*. 176 págs. Instituto de Ecología, México.
- Cambefort, Y. y J.P. Lumaret. 1983. Nidification et larves des Oniticellini afro-tropicaux. *Bull. Soc. ent. France*, 88: 542-569.
- Davis, A.L.V. 1977. The endocoprid dung beetles of southern Africa. M. Sc. Thesis. Rhodes University, Grahamstown.
- Davis, A.L.V. 1989. Nesting of Afrotropical *Oniticellus* (Coleoptera, Scarabaeidae) and its evolutionary trend from soil to dung. *Ecological Entomology*, 14: 11-21.
- Gadsden, H. y P. Reyes-Castillo. 1991. Caracteres del ambiente físico y biológico de la Reserva de la Biosfera "La Michilila", Durango, México. *Folia Entomol. Mex.* 81: 1-19.
- Halffter, G. 1976. Distribución de los insectos en la Zona de Transición Mexicana. Relaciones con la entomofauna de Norteamérica. *Folia Entomol. Mex.* 35: 1-64.
- Halffter, G. 1977. Evolution of nidification in the Scarabaeinae. *Quaestiones Entomologicae*, 13: 231-253.
- Halffter, G. y W.D. Edmonds. 1982. The nesting behavior of dung beetles (Scarabaeinae) An ecological and evolutive approach. *Publs. Instituto de Ecología, México*. 10. 176 págs.
- Halffter, G. y E.G. Matthews. 1966. The natural history of dung beetles of the subfamily Scarabaeinae. *Folia Entomol. Mex.*, 12-14: 1-312.
- Halffter, G. y E.G. Matthews. 1971. The natural history of dung beetles: A supplement on associated biota. *Rev. Lat. Amer. Microbiol.* 13: 147-164.
- Klemperer, H.G. 1983. Subsocial behavior in *Oniticellus cinctus* (Coleoptera, Scarabaeidae): effect of the brood on parental care and oviposition. *Physiological Entomology*, 8: 393-402.
- Lumaret, J.P. y P. Moretto. 1983. Contribution a l'étude des Oniticellini. Nidification et morphologie larvaire d' *Oniticellus rhadamistus* (F.) (Col. Scarabaeidae) et considérations sur la position taxonomique de cette espèce. *Annls. Soc. ent. Fr.* (N.S.), 19(3): 311-316.
- Morón, M.A. y C. Deloya. 1991. Los coleópteros Lamellicornios de la reserva de la biosfera "La Michilila", Durango, México. *Folia Entomol. Mex.*, 81: 255-256.
- Morón, M.A. y R. Terrón. 1984. Distribución altitudinal y estacional de los insectos necrófilos en la Sierra Norte de Hidalgo, México. *Acta Zool. Mex.* 3: 1-47.

- Navarrete-Heredia, J.L.** 1991. Análisis preliminar de los coleópteros micetocolos de Basidiomycetes de San José de los Laureles, Mor., México. *Resúmenes XXVI Congreso Nacional de Entomología*. pp. 412-413.
- Rougon, D. y C. Rougon.** 1982a. Nesting strategies of three species of coprophagous Scarabaeinae in the Sahel region of Niger, pp. 147-150. In Halffter G. y W.D. Edmonds, *The Nesting Behavior of Dung Beetles (Scarabaeinae): An Ecological and Evolutive Approach*. 176 págs. Instituto de Ecología, México.
- Rougon, D. y C. Rougon.** 1982b. Le comportement nidificateur des Coléoptères Scarabaeinae Oniticellini en zone sahélienne. *Bull. Soc. ent. France*, 87(7-8): 272-279.