

MANUEL ALEJANDRO IX BALAM

FUNÇÃO DEFENSIVA DAS SECREÇÕES ABDOMINAIS DE  
*Deltochilum furcatum* (COLEOPTERA: SCARABAEIDAE)

Dissertação apresentada à Universidade Federal de Viçosa, como parte das exigências do Programa de Pós-Graduação em Entomologia, para obtenção do título de *Magister Scientiae*.

VIÇOSA  
MINAS GERAIS - BRASIL  
2014

Ficha catalográfica preparada pela Seção de Catalogação e  
Classificação da Biblioteca Central da UFV

T

Ix Balam, Manuel Alejandro, 1986-  
197f            Função defensiva das secreções abdominais de *Deltochilum*  
2014            *furcatum* (Coleoptera: Scarabaeidae) / Manuel Alejandro Ix  
                  Balam. – Viçosa, MG, 2014.  
                  xiii, 40f. : il. ; 29 cm.

Orientador: Maria Goreti de Almeida Oliveira.  
Dissertação (mestrado) - Universidade Federal de Viçosa.  
Inclui bibliografia.

1. Scarabaeinae. 2. Besouro rolator. 3. Defesa química.  
4. Secreções pigidiais e abdominais. I. Universidade Federal de  
Viçosa. Departamento de Entomologia. Programa de  
Pós-graduação em Entomologia. II. Título.

CDD 22. ed. 595.7649

MANUEL ALEJANDRO IX BALAM

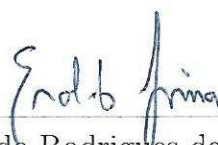
FUNÇÃO DEFENSIVA DAS SECREÇÕES ABDOMINAIS DE  
*Deltochilum furcatum* (COLEOPTERA: SCARABAEIDAE)

Dissertação apresentada à Universidade Federal de Viçosa, como parte das exigências do Programa de Pós-Graduação em Entomologia, para obtenção do título de *Magister Scientiae*.

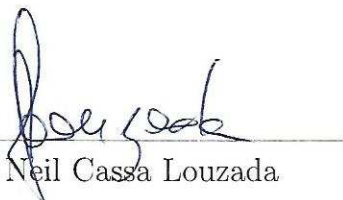
APROVADA: 18 de fevereiro de 2014.



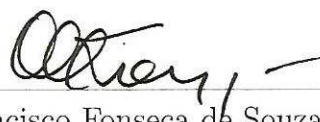
Camila Rocha da Silva



Eraldo Rodrigues de Lima  
(Coorientador)



Júlio Neil Cassa Louzada



Og Francisco Fonseca de Souza



Maria Goreti de Almeida Oliveira  
(Orientadora)

Dedico esta vitória  
à minha família e a  
meus avós por sempre  
acreditarem em mim

## Agradecimentos

À Organização dos Estados Americanos (OEA) e ao Grupo Coimbra de Universidades Brasileiras (GCUB) pela oportunidade de fazer o mestrado no Brasil.

Agradeço amplamente à Universidade Federal de Viçosa e ao programa de Entomologia pela oportunidade de cursar meu mestrado.

À professora Maria Goreti de Almeida Oliveira, pela amizade, por todo o apoio recebido desde a minha chegada ao Brasil, pela oportunidade de cursar o mestrado em Entomologia e por ter sempre acreditado em mim para fazer esta pesquisa.

Ao professor Eraldo Rodrigues de Lima pela amizade, pelas facilidades brindadas para fazer esta pesquisa no Laboratório de Semioquímicos e Comportamento de Insetos, por sua paciência e seus comentários e observações efetivas durante o decorrer deste trabalho.

Ao professor Julio Louzada pelo apoio e por sua paciência e comentários durante o início deste trabalho.

Ao professor Og de Souza por participar como membro da banca e pelo aconselhamento na confecção das correções finais desta tese.

À Camila Rocha da Silva por participar como membro da banca e pelo apoio e ajuda quando foi preciso.

Ao Hernane Dias Araújo e Antonio Costa, pela amizade e apoio em todos os momentos e a toda a galera do Laboratório de Semioquímicos e Comportamento de Insetos pela convivência sempre proveitosa e pela ajuda quando foi preciso.

À Carolina e o Eduardo do Laboratório de Enzimologia, Bioquímica de Proteínas e Peptídeos pelo apoio e ajuda quando foi preciso.

À Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior (CAPES), pelo apoio financeiro.

A minha família por todo o apoio que dedicaram a mim e por acreditarem que eu pudesse continuar meu caminho e a todos aqueles que de certa forma acreditam em mim.

O trabalho de campo não teria sido possível sem a ajuda e companheirismo de Alexander Huáman, Mauricio Estrada e sem o incentivo e ajuda constante da minha namorada, Anyela, que sempre acreditou em mim e me apoiou em todos os momentos durante os experimentos.

A meus amig@s Mayra Vélez, Fani Ruiz, Manuel Solís, Irina Morales pela amizade, apoio e ajuda quando foi preciso.

E por último, agradeço a todas aquelas pessoas que direta ou indiretamente me apoiaram e contribuíram na realização deste trabalho e eu não fiz menção: obrigado.

## **Biografia**

Manuel Alejandro Ix Balam, filho de Luis Amado Ix Pool e Natalia del Socorro Balam Chan, nasceu em Mérida, Yucatán, México, em 17 de fevereiro de 1986.

Em janeiro de 2010 graduou-se em Licenciatura em Biologia pelo Instituto Tecnológico de Conkal, Conkal, Yucatán, México.

Em fevereiro de 2012 iniciou o curso de Mestrado em Entomologia na Universidade Federal de Viçosa (UFV), Viçosa-MG, defendendo a dissertação em fevereiro de 2014.

## Conteúdo

	Página
<b>Lista de Figuras</b> . . . . .	<b>viii</b>
<b>Resumo</b> . . . . .	<b>x</b>
<b>Abstract</b> . . . . .	<b>xii</b>
<b>1 Introducción General</b> . . . . .	<b>1</b>
1.1 Relocalización . . . . .	1
1.2 Presiones selectivas asociadas a la defensa química en los Scarabaeinae . . . . .	2
1.3 Los escarabajos rodadores y la defensa química . . . . .	3
1.4 El sistema glandular en Scarabaeinae . . . . .	3
1.5 Defensa contra competidores . . . . .	4
<b>2 Referencias</b> . . . . .	<b>8</b>
<b>Efecto de las secreciones pigidiales de un escarabajo necrófago rodador (Coleoptera: Scarabaeinae) sobre la oviposición de <i>Lucilia cuprina</i> (Diptera: Calliphoridae)</b> . . . . .	<b>14</b>
<b>1 Introducción</b> . . . . .	<b>16</b>
<b>2 Metodología</b> . . . . .	<b>18</b>



2.1	Colecta y manutención de los insectos . . . . .	18
2.2	Extracción y colecta de secreción pigidial . . . . .	19
2.3	Bioensayos . . . . .	19
2.4	Análisis estadístico . . . . .	21
<b>3</b>	<b>Resultados . . . . .</b>	<b>22</b>
<b>4</b>	<b>Discusión . . . . .</b>	<b>29</b>
<b>5</b>	<b>Conclusiones generales . . . . .</b>	<b>34</b>
<b>6</b>	<b>Referencias . . . . .</b>	<b>35</b>

## Lista de Figuras

		Página
1	Principales tipos de canalículos encontrados por Pluot-Sigwalt (1995) en Scarabaeinae. Tipos: A-D, unidades glandulares dispersas; F, glándulas esternales de la hembra; G, glándulas esternales del macho y glándulas androides de hembras; H, glándulas pigidiales; <i>cc</i> , canal conductor; <i>cri</i> , canal receptor intercalar; <i>crt</i> , canal receptor terminal; <i>m</i> , manchón del canal receptor intercalar.	5
2	Número medio de huevos de <i>Lucilia cuprina</i> depositados en cada hora en bolas de carne de 3 g de peso. Las barras muestran el número medio de huevos, las barras de error indican los errores estándar. El coeficiente de correlación de Pearson mostró una asociación lineal significativa y moderada entre el número de huevos y el factor tiempo ( $r= 0.81$ , $p=0.0025$ ) y una asociación baja entre el número de huevos con la temperatura ( $r= 0.32$ , $p=0.333$ ) y humedad relativa ( $r= -0.45$ , $p=0.163$ ). . . . .	23
3	Número medio de masas de huevos depositados por <i>Lucilia cuprina</i> en bolas de carne de 3 g de peso que habían sido rodadas por machos (a) y hembras (b) de <i>Deltochilum furcatum</i> durante 24 horas en una arena experimental. Se encontraron diferencias significativas en cada tratamiento (ANOVA (a), $p = 0.036$ ; ANOVA (b), $p = 0.0038$ ). . . . .	24

- 4 Número medio de huevos depositados por *Lucilia cuprina* en bolas de carne de 3 g de peso que habían sido rodadas por machos (a) y hembras (b) de *Deltochilum furcatum* durante 24 horas en una arena experimental. Se encontraron diferencias significativas en cada tratamiento (ANOVA (a),  $p = 0.045$ ; ANOVA (b),  $p = 0.0019$ ). 25
- 5 Número medio de masas de huevos depositados por *Lucilia cuprina* en bolas de carne de 3 g de peso que fueron impregnadas con 20  $\mu\text{l}$  de secreción pigidial de machos (a) y hembras (b) de *Deltochilum furcatum*. La secreción del macho afectó el número de masas de huevos depositados por *L. cuprina* (ANOVA (a),  $p = 0.0361$ ; ANOVA (b),  $p = 1$ ). . . . . 26
- 6 Número medio de huevos de *Lucilia cuprina* depositados en bolas de carne de 3 g de peso que fueron impregnadas con 20  $\mu\text{l}$  de la secreción pigidial de machos (a) y hembras (b) de *Deltochilum furcatum*. No se encontraron diferencias significativas entre tratamientos (ANOVA (a),  $p = 0.511$ ; ANOVA (b),  $p = 0.916$ ). . 27
- 7 Número medio de masas de huevos depositados por *Lucilia cuprina* en bolas de carne de 3 g de peso que fueron impregnadas con 20  $\mu\text{l}$  de secreción pigidial de machos y hembras de *D. furcatum*. El efecto se evaluó bajo una situación de no selección del recurso para la oviposición, no encontrándose diferencias significativas entre tratamientos (ANOVA,  $p = 0.722$ ). . . . . 28

## Resumo

Ix Balam, Manuel Alejandro, M. Sc., Universidade Federal de Viçosa, fevereiro de 2014. **Função defensiva das secreções abdominais de *Deltochilum furcatum* (Coleoptera: Scarabaeidae)**. Orientadora: Maria Goreti de Almeida Oliveira. Coorientador: Eraldo Rodrigues de Lima.

Os besouros rola-dores da subfamília Scarabaeinae utilizam fezes e carcaças como fonte de alimento e para a reprodução. A natureza efêmera desses recursos dá origem a uma forte competição intra e interespecífica entre os organismos que os utilizam, de modo que rolar o alimento é um mecanismo de realocação do recurso para evitar a competição. Os principais concorrentes interespecíficos dos besouros rola-dores são os dípteros, incluindo os da família Calliphoridae. Para prevenir ataques de seu alimento por moscas, os besouros rola-dores podem cobrir a esfera com uma camada de terra. No entanto, isso parece não ser o único mecanismo, já que durante a rolagem podem secretar substâncias que impregnam na bola e que, possivelmente, agem como defesa química contra esses concorrentes. Assim, o presente estudo investigou o efeito de bolas de alimento roladas e das secreções pigidiaias produzidas pelo besouro rola-dor copro-necrófago *Deltochilum furcatum* sobre a oviposição de *Lucilia cuprina*, uma mosca com preferência de postura de ovos em carniça. Os resultados mostraram que, durante a rolagem do alimento, machos e fêmeas de *D. furcatum* impregnam substâncias à esfera de alimento que afeta significativamente a oviposição de *L. cuprina*. A secreção

pidial do macho apresentou um efeito dissuasório, afetando a oviposição de *L. cuprina* em comparação com a secreção pidial da fêmea. É possível que a secreção pidial aja em conjunto com outras secreções produzidas por *D. furcatum* atuando como alomônios na oviposição de *L. cuprina* e de outros possíveis competidores. Em situações onde não há escolha dos recursos para oviposição, *L. cuprina* não demonstra um efeito dissuasivo às secreções pidiais de machos e fêmeas de *D. furcatum*. Os resultados são discutidos no contexto do comportamento biológico dos besouros rola-dores e da possível utilização de secreções glandulares durante a nidificação.

## Abstract

Ix Balam, Manuel Alejandro, M. Sc., Universidade Federal de Viçosa, february of 2014. **Defensive function of abdominal secretions of *Deltochilum furcatum* (Coleoptera: Scarabaeidae)**. Adviser: Maria Goreti de Almeida Oliveira. Co-adviser: Eraldo Rodrigues de Lima.

The dung beetle, from the subfamily Scarabaeinae, use feces and carrion as a food source and for their breeding. The ephemeral nature of these resources creates a strong intra and interspecific competition between species that use them. The rolling of dung is a mechanism to relocate food and hence avoid competition. The main interspecific competitors of the roller beetles are flies, including those belonging to the Calliphoridae family. To prevent attack of their food by flies, the dung beetles can cover the ball with a layer of soil. However, this does not seem to be the only mechanism, since when scrolling the ball they may secrete substances that impregnate the ball and possibly act as chemical defense against these competitors. Thus, the present study investigated the effect of rolled food balls and pygidial secretions produced by the copro-necrophagous beetle *Deltochilum furcatum* on oviposition of *Lucilia cuprina*, a fly with high preference to oviposit in carrion. The results showed that, when the food ball is rolled, females and males of *D. furcatum* impregnate substances to the ball of food that significantly affects *L. cuprina* oviposition. The male pygidial secretion presented a greater dissuasive effect on *L. cuprina* compared to the female pygidial secretion. It is possible that

the pygidial secretion acts together with other secretions produced by *D. furcatum* as allomones in the oviposition of *L. cuprina* and other potential competitors. In situations where there is no possibilities of resource selection for oviposition, the pygidiales secretions of males and females of *D. furcatum* show no dissuasive effects on *L. cuprina*. The results are discussed in the context of the biological behavior of dung beetles and the possibility of using glandular secretions during nesting.

# 1 Introducción General

Los escarabajos coprófagos son un gremio de la familia Scarabaeidae, subfamilia Scarabaeinae, que comparten características morfológicas, ecológicas y de comportamiento particulares (Halffter, 1991). A nivel mundial se conocen alrededor de 6,000 especies agrupadas en 240 géneros, de las cuales unas 1,200 especies en 70 géneros han sido descritas para la región neotropical (Medina *et al.*, 2001; Noriega *et al.*, 2009), y aproximadamente 618 especies en 49 géneros han sido descritas para Brasil (Vaz-de Mello, 2000). Los Scarabaeinae son conocidos como de escarabajos del estiércol, escarabajos coprófagos o escarabajos rodadores debido a que utilizan el excremento y la carroña como fuente de alimentación y para la reproducción (Halffter & Matthews, 1966; Halffter *et al.*, 1982; Scholtz *et al.*, 2009). Su importancia y funciones ecológicas en los ecosistemas tropicales ha sido bien documentada (Halffter *et al.*, 1982; Nichols *et al.*, 2008), siendo recomendados como un grupo indicador de la calidad ambiental (Halffter *et al.*, 1992; Halffter & Favila, 1993; Favila & Halffter, 1997; Mcgeoch *et al.*, 2002).

## 1.1 Relocalización

El excremento y la carroña son recursos nutricionalmente ricos que almacenan energía potencialmente disponible a los Scarabaeinae (Hanski, 1987; Hanski & Cambefort, 1991; Galante & Marcos-García, 1997), no entanto, al no presentar previsibilidad temporal y espacial de aparición los vuelve un recurso efímero siendo su presencia muy discontinua en el ambiente y perdiendo rápidamente sus características nutritivas como consecuencia de su desecación y descomposición, lo que favorece la agregación y una fuerte competencia intra e interespecífica entre los organismos que utilizan estos



recursos (Halffter, 1977; Hanski & Cambefort, 1991). Un claro ejemplo de la fuerte competencia por el alimento se presenta en África, en la cual durante la época de lluvias pueden ser atraídos hasta 4,000 escarabajos a medio litro de estiércol fresco de elefante en 15 min y 1.5 kg de estiércol puede ser removido en dos horas por cerca de 16,000 escarabajos con una biomasa total de 0.5 kg (Hanski, 1987).

La respuesta adaptativa de los Scarabaeinae a esta fuerte competencia fue la relocalización rápida del estiércol o carroña a sitios seguros, ya sea para su alimentación o nidificación (Halffter *et al.*, 1982; Favila, 2001b). Existen dos formas de relocalización (Halffter & Matthews, 1966; Halffter *et al.*, 1982): (1) guardar el excremento en una galería excavada debajo o a un lado de la fuente de alimentación (escarabajos cavadores) o (2) cortar un fragmento del alimento en forma de bola y rodarlo a cierta distancia de la fuente original (escarabajos rodadores).

## **1.2 Presiones selectivas asociadas a la defensa química en los Scarabaeinae**

Las estrategias de relocalización hicieron del excremento y la carroña recursos más estables y predecibles en el tiempo y en el espacio, pero generaron diferentes adaptaciones morfológicas y de comportamiento entre las especies cavadoras y rodadoras (Halffter *et al.*, 1982). Rodar una bola de alimento implica la inversión de tiempo, de energía adicional y la exposición de los escarabajos a depredadores y competidores, además de la contaminación de la bola por microorganismos del suelo (Favila, 2001b), asociado a esto, las hembras de Scarabaeinae presentan solamente un ovario que produce un total de huevos por hembra muy reducido, generalmente menos de 20 (Halffter & Matthews, 1966; Halffter *et al.*, 1982). Estos factores constituyen presiones selectivas para el desarrollo de mecanismos químicos de protección a la progenie y de defensa contra depredadores y competidores (Favila, 2001b).

### 1.3 Los escarabajos rodadores y la defensa química

Los escarabajos rodadores presentan glándulas exócrinas en diferentes partes del cuerpo y que no están presentes en las especies cavadoras, la presencia de estas glándulas está claramente asociado a su comportamiento (Pluot-Sigwalt, 1988, 1991, 1995). De manera común, el rodaje de una bola de alimento se realiza en la posición de empuje (Halffter & Matthews, 1966), en la cual el escarabajo apoya las patas medias y posteriores sobre la bola, impulsándose en el suelo con las patas anteriores; este comportamiento origina un contacto frecuente de la bola con la región abdominal y pigidial, regiones donde se han descrito una compleja variedad de glándulas (Pluot-Sigwalt, 1982, 1983, 1991).

Las secreciones de las glándulas abdominales y pigidiales se han relacionado al comportamiento reproductor y nidificador, secretando compuestos que se piensa atraen a la hembra a corta y larga distancia y con la impregnación a la bola de sustancias que afectan el crecimiento de hongos y de bacterias, así como de sustancias que repelen larvas de dípteros y el ataque de hormigas (Bellés & Favila, 1983; Pluot-Sigwalt, 1988; Favila & Díaz, 1996; Favila, 2001b; Cortez & Favila, 2007; Cortez *et al.*, 2012). Las glándulas abdominales están inactivas en los adultos inmaduros sexualmente, periodo durante el cual su prioridad es la alimentación, y sólo se activan cuando el comportamiento reproductivo comienza (Scholtz *et al.*, 2009).

### 1.4 El sistema glandular en Scarabaeinae

Pluot-Sigwalt (1982, 1983, 1986, 1988a, 1988b, 1989, 1991, 1995) describió los tipos de glándulas en los Scarabaeinae a partir de las glándulas con canalículos, las más frecuentes en los insectos. Los canalículos están dispersos por todo el cuerpo y están formados de tres partes: el canal conductor, el canal receptor intercalar (rodeado de una expansión cuticular en forma de

filamentos) y el canal receptor terminal. Pluot-Sigwalt (1995) clasificó los canalículos más frecuentes en Scarabaeinae de la siguiente forma (Figura 1):

- *Unidades glandulares dispersas (tipo A-D)*. Las cuales se encuentran distribuidas en todo el tegumento.
- *Glándulas esternales (tipos F y G)*. Situadas en los esternitos de la región abdominal, las cuales presentan dimorfismo sexual. Se reconocen las glándulas esternales de la hembra (F) y las glándulas del macho (G). Adicionalmente se presentan glándulas androides (tipo G) parecidas a las de los machos, pero presentes sólo en las hembras.
- *Glándulas marginales*. Se localizan en los márgenes del cuerpo y están presentes en ambos sexos, no hay un tipo constante de canalículos.
- *Glándulas pigidiales (tipo H)*. Se encuentran situadas en el reborde lateral del pigidio.

## 1.5 Defensa contra competidores

En los trópicos, los principales competidores interespecíficos de los escarabajos coprófagos son los dípteros (Calliphoridae, Phoridae, Muscidae, entre otros) que compiten por el excremento y la carroña para la puesta y desarrollo de sus larvas (Martín-Piera, 2000; Remedios *et al.*, 2012), sin embargo, si los escarabajos llegan primero al estiércol las moscas no utilizan el recurso (Favila, 2001b).

Los escarabajos del estiércol pueden enterrar o rodar el estiércol o carroña tan rápido que las moscas tienen pocas posibilidades de reproducirse (Hanski, 1987). Para prevenir el ataque del alimento por competidores los Scarabaeinae pueden cubrir la bola con una delgada capa de tierra (Favila & Díaz, 1996), sin embargo, eso parece no ser el único mecanismo ya que algunas especies de Scarabaeinae pueden secretar compuestos en el abdomen que repelen larvas de moscas (Bellés & Favila, 1983).

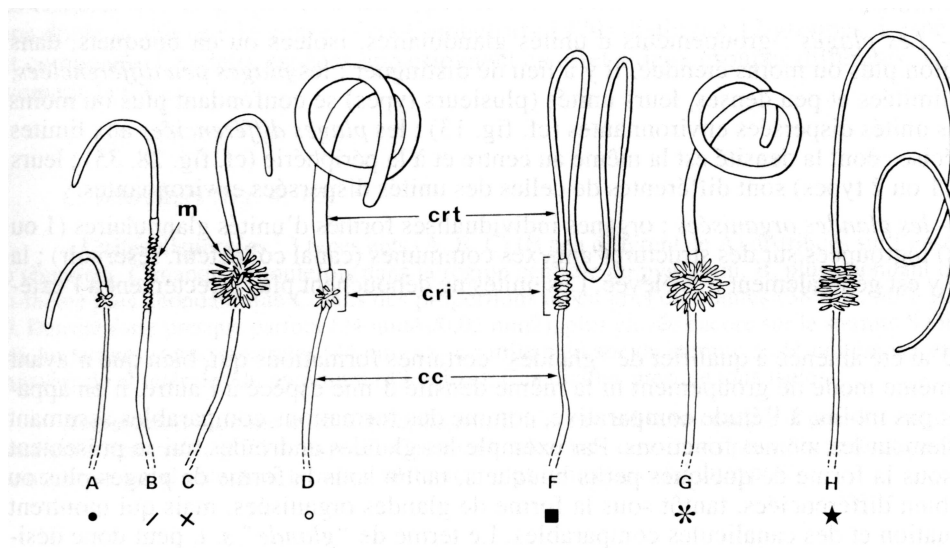


Figura 1: Principales tipos de canaliculos encontrados por Pluot-Sigwalt (1995) en Scarabaeinae. Tipos: A-D, unidades glandulares dispersas; F, glándulas externas de la hembra; G, glándulas externas del macho y glándulas andróicas de hembras; H, glándulas pigdiales; *cc*, canal conductor; *cri*, canal receptor intercalar; *crt*, canal receptor terminal; *m*, manchón del canal receptor intercalar.

Existe una competencia evidente entre rodadores copro-necrófagos y Califóridos (Bellés & Favila, 1983). Una de las especies de Calliphoridae más ampliamente distribuida a nivel mundial, y especialmente en regiones de Brasil, es *Lucilia cuprina* (Fernandes *et al.*, 2003; Silva, 2011), especie con alta preferencia por la carroña para la oviposición (d'Almeida & De Mello, 1996) y cuyas larvas son de importancia médica y veterinaria al causar miasis primaria en el ganado, principalmente en ovinos, y en el hombre (Mariconi *et al.*, 1999; Stevens & Wallman, 2006; Quesada-Lobo *et al.*, 2012).

Las hembras de *L. cuprina* depositan sus huevos directamente sobre el cuerpo del animal sin necesidad de heridas previas y siendo sus larvas parásitos facultativos pudiéndose desarrollar tanto en carroña como en excrementos, recursos que al ser buscados por los adultos para la oviposición los convierte en vectores mecánicos de microorganismos patógenos, siendo los adultos un problema de salud pública (Mariconi *et al.*, 1999; Fernandes *et al.*, 2003). Evidentemente, *L. cuprina* constituye un competidor para los escarabajos que se alimentan de excrementos y de carroña.

Por otra parte, tenemos que en la Mata atlántica del Sudeste de Brasil se distribuye de forma abundante el escarabajo copro-necrófago rodador *Deltochilum* (*Parahyboma*) *furcatum* Laporte (1840), el cual es atraído por la carroña siendo considerada una especie de importancia forense y pudiendo variar su actividad con los cambios del hábitat y disponibilidad del alimento aprovechando otros recursos como los excrementos (Hernández, 2002; Falqueto *et al.*, 2005; Almeida & Mise, 2009; Hernández & Vaz-de Mello, 2009; Lopes *et al.*, 2011).

Las especies de *Deltochilum* forman bolas nido relativamente muy grandes si se comparan con bolas nido hechas por otras especies de Scarabaeinae (Cartwright, 1949; Howden, 1952; Favila, 2001a). Rodar una gran bola de alimento a base de carroña constituye un alimento atractivo para las moscas que buscan un sustrato para la oviposición, esto lleva a considerar que las especies de *Deltochilum*, como lo es *D. furcatum*, han desarrollado algún tipo de mecanismo que les permite disuadir a estos competidores. Observaciones

hechas en laboratorio muestran que *D. furcatum* libera una secreción pigidial con un olor fuerte y desagradable al ser molestado, consideramos que esta sustancia tiene el mismo efecto que las secreciones abdominales encontradas por Bellés & Favila (1983) en un escarabajo rodador necrófago, afectando la preferencia de oviposición de *L. cuprina*.

Con base a lo anterior, el presente trabajo evaluó el efecto de las secreciones pigidiales del escarabajo copro-necrófago rodador *D. furcatum* sobre la oviposición del competidor potencial *L. cuprina*. Los resultados de este estudio permitirán ampliar el conocimiento de la ecología química de los scarabaeinae, especialmente el de las defensas químicas, permitiéndonos entender parte de su comportamiento biológico al integrar los resultados con su ecología, evolución, entre otros. Por otra parte, los compuestos defensivos de estas especies pueden constituir la base para la búsqueda y síntesis de nuevas sustancias susceptibles de ser explotadas industrialmente con potencial utilidad en la repelencia de vectores de enfermedades y de otras moscas de importancia agropecuaria.

## 2 Referencias

- Almeida, L. M. & Mise, K. M. (2009). Diagnosis and key of the main families and species of South American Coleoptera of forensic importance. *Revista Brasileira de Entomologia*, 53(2), 227–244.
- Bellés, X. & Favila, M. (1983). Protection chimique du nid chez *Canthon cyanellus cyanellus* LeConte (Col. Scarabaeidae). *Bulletin de la Société entomologique de France*, 88, 602–607.
- Cartwright, O. (1949). The Egg-Ball of *Deltochilum gibbosum* (Fab.). *The Coleopterists Bulletin*, 3, 38–38.
- Cortez, V. & Favila, M. (2007). Actividad antifúngica del ácido 4-metoxi fenilacético producido en las glándulas esternales de machos del escarabajo roedor *Canthon cyanellus cyanellus* (Coleoptera Scarabaeinae). *Entomología Mexicana*, 6, 355–359.
- Cortez, V.; Favila, M. E.; Verdú, J. R. & Ortiz, A. J. (2012). Behavioral and antennal electrophysiological responses of a predator ant to the pygidial gland secretions of two species of Neotropical dung roller beetles. *Chemoecology*, 22, 29–38.
- d'Almeida, J. M. & De Mello, R. P. (1996). Comportamento de dípteros muscóides frente a substratos de oviposição, em laboratório, no Rio de Janeiro, RJ, Brasil. *Memórias Instituto Oswaldo Cruz*, 91, 131–136.
- Falqueto, S. A.; Vaz-de Mello, F. Z. & Schoereder, J. H. (2005). Are fungivorous Scarabaeidae less specialist? *Ecología Austral*, 15, 17–22.

- Favila, M. (2001a). Ecología química en escarabajos coprófagos y necrófagos de la subfamilia Scarabaeinae. *Relaciones químicas entre organismos: Aspectos básicos y perspectivas de su aplicación*. Editorial Plaza y Valdés, SA de CV, 541–580.
- Favila, M. (2001b). Historia de vida y comportamiento de un escarabajo necrófago: *Canthon cyanellus cyanellus* LeConte (Coleoptera: Scarabaeinae). *Folia Entomológica Mexicana*, 40, 245–278.
- Favila, M. E. & Díaz, A. (1996). *Canthon cyanellus cyanellus* LeConte (Coleoptera: Scarabaeidae) makes a nest in the field with several brood balls. *The Coleopterists' Bulletin*, 50, 52–60.
- Favila, M. E. & Halffter, G. (1997). The use of indicator groups for measuring biodiversity as related to community structure and function. *Acta Zoologica Mexicana*, 72, 1–25.
- Fernandes, F. M.; Lapola, D. M.; Neregato, R.; Carvalho, M. & Von Zuben, C. J. (2003). Curva de sobrevivência e estimativa de entropia em *Lucilia cuprina* (Diptera, Calliphoridae). *Iheringia, Série Zoologia*, 93, 319–324.
- Galante, E. & Marcos-García, M. (1997). Detritívoros Coprófagos y Necrófagos. *Los Artrópodos y el Hombre. Sociedad Aragonesa de Entomología. Zaragoza*, 20, 57–64.
- Halffter, G. (1977). Evolution of nidification in the Scarabaeinae (Coleoptera, Scarabaeidae). *Quaestiones Entomologicae*, 13, 231–253.
- Halffter, G. (1991). Historical and ecological factors determining the geographical distribution of beetles (Coleoptera: Scarabidae: Scarabaeinae). *Folia Entomológica Mexicana*, 82, 195–238.
- Halffter, G.; Edmonds, W. D. *et al.* (1982). The nesting behavior of dung beetles (Scarabaeinae). An ecological and evolutive approach. *Instituto de Ecología, A.C.*, 167 p.



- Halffter, G. & Favila, M. (1993). The Scarabaeinae (Insecta: Coleoptera) an animal group for analyzing, inventorying and monitoring biodiversity in tropical rainforest and modified landscapes. *Biology International*, 27, 15–21.
- Halffter, G.; Favila, M. & Halffter, V. (1992). A comparative study of the structure of the scarab guild in Mexican tropical rain forests and derived ecosystems. *Folia Entomológica Mexicana*, 84, 131–156.
- Halffter, G. & Matthews, E. G. (1966). The natural history of dung beetles of the subfamily Scarabaeinae (Coleoptera, Scarabaeidae). *Folia Entomológica Mexicana*, 12-14, 312 p.
- Hanski, I. (1987). Nutritional ecology of dung-and carrion-feeding insects. *Nutritional ecology of insects, mites, stidery and related invertebrates: An Overview NY*, 1016, 837–884.
- Hanski, I. & Cambefort, Y. (1991). Competition in dung beetles. *Dung beetle ecology. Princeton University Press, Princeton*, 305–329.
- Hernández, M. I. M. (2002). The night and day of dung beetles (Coleoptera, Scarabaeidae) in the Serra do Japi, Brazil: elytra colour related to daily activity. *Revista Brasileira de Entomologia*, 46, 597–600.
- Hernández, M. I. M. & Vaz-de Mello, F. Z. (2009). Seasonal and spatial species richness variation of dung beetle (Coleoptera, Scarabaeidae *s. str.*) in the Atlantic Forest of southeastern Brazil. *Revista Brasileira de Entomologia*, 53, 607–613.
- Howden, H. (1952). Biology of *Deltochilum gibbosum* (Fab.) with a description of the larva. *The Coleopterists Bulletin*, 6, 53–57.
- Lopes, J.; Korasaki, V.; Catelli, L. L.; Marçal, V. V. & Nunes, M. P. B. (2011). A comparison of dung beetle assemblage structure (Coleoptera:

- Scarabaeidae: Scarabaeinae) between an Atlantic forest fragment and adjacent abandoned pasture in Paraná, Brazil. *Zoologia (Curitiba)*, 28, 72–79.
- Mariconi, F. d. A. M.; Guimarães, J. H. & Berti Filho, E. (1999). *A mosca doméstica e algumas outras moscas nocivas*. FEALQ.
- Martín-Piera, F. (2000). Familia scarabaeidae. *F. Martín-Piera & JI López-Colón. Coleoptera, Scarabaeoidea I. Museo Nacional de Ciencias Naturales, Consejo Superior de Investigaciones Científicas. Madrid*, 207–432.
- McGeoch, M. A.; Van Rensburg, B. J. & Botes, A. (2002). The verification and application of bioindicators: a case study of dung beetles in a savanna ecosystem. *Journal of Applied Ecology*, 39, 661–672.
- Medina, C. A.; Lopera, A.; Vítolo, A. & Gill, B. (2001). Escarabajos coprófagos (Coleoptera: Scarabaeidae: Scarabaeinae) de Colombia. *Biota Colombiana*, 2, 131–144.
- Nichols, E.; Spector, S.; Louzada, J.; Larsen, T.; Amezcua, S. & Favila, M. (2008). Ecological functions and ecosystem services provided by Scarabaeinae dung beetles. *Biological Conservation*, 141, 1461–1474.
- Noriega, J.; Fagua, G.; Acosta, A.; Fagua, G. & Zapata, A. (2009). Monitoreo de escarabajos coprófagos (Coleoptera: Scarabaeidae) en la región neotropical. *Técnicas de campo en ambientes tropicales: Manual para el monitoreo en ecosistemas acuáticos y artrópodos terrestres. Unidad de Ecología y Sistemática-UNESIS, Pontificia Universidad Javeriana, Bogotá*, 165–188.
- Pluot-Sigwalt, D. (1982). Diversité et dimorphisme sexuel de glandes tégumentaires abdominales chez les Coléoptères Scarabaeidae. *Comptes rendus des seances de l'Academie des Sciences. Serie III. Sciences de la Vie*, 294, 945–948.

Pluot-Sigwalt, D. (1983). Les glandes tégumentaires des Coléoptères Scarabaeidae: répartition des glandes sternales et pygidiales dans la famille. *Bulletin de la Société Entomologique de France*, 88, 597–602.

Pluot-Sigwalt, D. (1986). Les glandes tégumentaires des coléoptères Scarabaeidae: structure et diversité des canalicules. In: *Annales de la Société Entomologique de France*. Société entomologique de France, vol. 22, pp. 163–182.

Pluot-Sigwalt, D. (1988a). Données sur l'activité et le rôle de quelques glandes tégumentaires, sternales, pygidiales et autres, chez deux espèces de *Canthon*.(Col. Scarabaeidae). *Bulletin de la Société Entomologique de France*, 93, 89–98.

Pluot-Sigwalt, D. (1988b). Le système des glandes tegumentaires des Scarabaeidae rouleurs, particulièrement chez deux espèces de *Canthon* (Coleoptera). *Folia Entomológica Mexicana*, 74, 79–108.

Pluot-Sigwalt, D. (1989). Présence de glandes thoraciques métasternales chez les mâles d'*Anachalcos* (Coleoptera: Scarabaeidae). In: *Annales de la Société Entomologique de France*. Société entomologique de France, vol. 25, pp. 473–480.

Pluot-Sigwalt, D. (1991). Le système glandulaire abdominal des coléoptères coprophages Scarabaeidae: ses tendances évolutives et ses relations avec la nidification. In: *Annales de la Société Entomologique de France*. Société entomologique de France, vol. 27, pp. 205–229.

Pluot-Sigwalt, D. (1995). La diversité du système des glandes tégumentaires abdominales des scarabaeidae (*S. STR.*)(Coleoptera): morphologie et répartition des structures cuticulaires. In: *Annales de la Société Entomologique de France*. Société entomologique de France, vol. 31, pp. 295–348.

- Quesada-Lobo, L.; Troyo, A. & Calderón-Arguedas, Ó. (2012). Primer reporte de miasis hospitalaria por *Lucilia cuprina* (Diptera: Calliphoridae) en Costa Rica. *Biomédica*, 32, 485–489.
- Remedios, M.; Martínez, M. & González-Vainer, P. (2012). Estudio preliminar de los dípteros asociados a cebos de estiércol y carroña en un bosque serrano de Sierra de Minas, Uruguay. *Acta Zoológica Mexicana*, 28, 378–390.
- Scholtz, C. H.; Davis, A. L. V. & Kryger, U. (2009). *Evolutionary biology and conservation of dung beetles*. Pensoft Pub.
- Silva, G. (2011). Ecología populacional de *Lucilia cuprina* (Wiedemann, 1830) (Diptera, Calliphoridae): aspectos do desenvolvimento em diferentes densidades larvais e seus efeitos sobre os adultos resultantes. *Dissertação (mestrado)-Universidade Estadual Paulista*, 59 p.
- Stevens, J. R. & Wallman, J. F. (2006). The evolution of myiasis in humans and other animals in the Old and New Worlds (part I): phylogenetic analyses. *Trends in Parasitology*, 22, 129–136.
- Vaz-de Mello, F. Z. (2000). Estado actual de conocimiento dos Scarabaeidae s. str. (Coleoptera: Scarabaeoidea) do Brasil. In: *Proyecto Iberoamericano de Biogeografía y Entomología Sistemática: PRIBES 2000: trabajos del 1er taller iberoamericano de entomología sistemática*. Sociedad Entomológica Aragonesa, SEA, pp. 183–195.

**Efecto de las secreciones pigidiales de  
*Deltochilum furcatum* (Coleoptera:  
Scarabaeinae) sobre la oviposición de *Lucilia  
cuprina* (Diptera: Calliphoridae)**

Manuel A. Ix-Balam<sup>1</sup>, Maria Goreti de Almeida Oliveira<sup>1</sup>, Julio Louzada<sup>2</sup>,  
Eraldo Rodrigues de Lima<sup>1</sup>.

---

<sup>1</sup>Departamento de Entomologia, Universidade Federal de Viçosa, Viçosa-MG, Brasil.

<sup>2</sup>Departamento de Biologia, Universidade Federal de Lavras, Lavras-MG, Brasil.

## Resumen

Los escarabajos de la subfamilia Scarabaeinae utilizan el excremento y la carroña como fuente de alimentación y para la reproducción. El carácter efímero de estos recursos origina una fuerte competencia intra e interespecífica entre los organismos que los utilizan, por lo que rodar el alimento constituye un mecanismo de relocalización para evitar la competencia. Los principales competidores interespecíficos de los escarabajos rodadores son los dípteros, entre ellos los califóridos (Calliphoridae). Para prevenir el ataque del alimento por moscas los escarabajos rodadores pueden cubrir la bola con una capa de tierra, no obstante eso parece no ser el único mecanismo ya que durante el rodaje pueden secretar sustancias que impregnan a la bola y que posiblemente actúan en la defensa química contra estos competidores. Bajo lo anterior, el presente trabajo investigó el efecto de bolas de alimento rodadas y de las secreciones pigidiales producidas por el escarabajo rodador copro-necrófago *Deltochilum furcatum* sobre la oviposición de *Lucilia cuprina*, una mosca con alta preferencia por la carroña para la puesta de huevos. Los resultados mostraron que durante el rodaje del alimento machos y hembras *D. furcatum* impregnan sustancias a la bola de alimento que afecta significativamente la oviposición de *L. cuprina*. La secreción pigidial del macho presentó un efecto disuasorio afectando la puesta de huevos de *L. cuprina* en comparación con la secreción pigidial de la hembra. Consideramos que la secreción pigidial actúa en conjunto con otras secreciones producidas por *D. furcatum* actuando como alomonas en la oviposición de *L. cuprina* y de otros potenciales competidores. En situaciones donde no existe selección del recurso para la oviposición, *L. cuprina* no muestra un efecto disuasivo a las secreciones pigidiales de machos y hembras de *D. furcatum*. Los resultados son discutidos en el contexto del comportamiento biológico de los escarabajos rodadores y de la posible utilización de las secreciones glandulares durante la nidificación.

## 1 Introducción

Los escarabajos coprófagos (subfamilia Scarabaeinae) son un grupo que utilizan el estiércol y la carroña como fuente de alimentación y para la reproducción (Halffter & Matthews, 1966; Halffter *et al.*, 1982; Scholtz *et al.*, 2009), no obstante la naturaleza efímera de estos recursos los vuelve impredecibles en el tiempo y en el espacio lo que favorece la agregación y una fuerte competencia intra e interespecífica entre los organismos que los utilizan (Halffter, 1977; Hanski & Cambefort, 1991).

Para reducir esta competencia, los Scarabaeinae pueden trasladar un fragmento del alimento a lugares seguros, ya sea para la alimentación o nidificación. Este mecanismo es conocido como de relocalización del alimento (Halffter & Matthews, 1966; Halffter *et al.*, 1982) y básicamente consiste en guardar el excremento en una galería excavada debajo o a un lado de la fuente de alimentación (especies cavadoras) o cortar un fragmento del alimento en forma de bola y rodarlo a cierta distancia de la fuente original para después ser enterrado (especies rodadoras).

Las estrategias de relocalización hacen más estable el alimento, pero han originado distintas presiones selectivas entre las especies cavadoras y rodadoras (Halffter *et al.*, 1982). Rodar un fragmento de alimento involucra la inversión de tiempo, de energía adicional, contaminación de la bola con microorganismos del suelo, así como la exposición del escarabajo a depredadores y competidores (Favila, 2001b).

Los principales insectos competidores interespecíficos de los Scarabaeinae son los dípteros, como califóridos e múscidos (Bellés & Favila, 1983; Martín-Piera, 2000). Entre las especies de Calliphoridae ampliamente distribuidas en Brasil se destaca *Lucilia cuprina* (Fernandes *et al.*, 2003; Silva, 2011), la cual

presenta una alta preferencia por la carroña para la oviposición (d'Almeida & De Mello, 1996), al mismo tiempo de que sus larvas, al ser parásitos facultativos, pueden desarrollarse en los excrementos (Mariconi *et al.*, 1999; Fernandes *et al.*, 2003). Estas características hacen de *L. cuprina* un competidor potencial para los escarabajos rodadores, cuyas bolas de alimento a base de excremento o carroña pueden constituir recursos atractivos para estas moscas durante la búsqueda de substratos para la oviposición y desarrollo de sus larvas.

Para prevenir el ataque del alimento por moscas, los escarabajos rodadores pueden cubrir la bola con una capa de tierra (Favila & Díaz, 1996), no obstante eso parece no ser el único mecanismo ya que los rodadores presentan una diversidad de glándulas exócrinas distribuidas en diferentes partes del cuerpo las cuales no están presentes en las especies cavadoras (Pluot-Sigwalt, 1988, 1991, 1995), y cuyas secreciones se han relacionado, entre otras cosas, a la defensa química de la bola de alimento (Bellés & Favila, 1983; Cortez & Favila, 2007; Cortez *et al.*, 2012; Favila *et al.*, 2012).

Observaciones hechas en laboratorio muestran que el escarabajo copronecrófago rodador *Deltochilum furcatum* Laporte (1840), especie común de la Mata atlántica del Sudeste de Brasil y abundantemente atraído por la carroña (Hernández, 2002; Falqueto *et al.*, 2005; Almeida & Mise, 2009; Hernández & Vaz-de Mello, 2009; Lopes *et al.*, 2011), libera una secreción pigidial con un olor fuerte y desagradable al ser molestado, esta sustancia posiblemente es impregnada a la bola de alimento durante el rodaje como un mecanismo para disuadir la oviposición de competidores potenciales como lo es *L. cuprina*.

Con base a lo anterior, el objetivo del presente trabajo fue evaluar el efecto que ejerce el rodaje del alimento y de las secreciones pigidiales de *D. furcatum* sobre la oviposición de *L. cuprina*, en situaciones de elección y no elección del recurso para la oviposición. Nuestra hipótesis es que bolas rodadas y bolas impregnadas con la secreción pigidial de *D. furcatum* serán menos atractivas para la oviposición de *L. cuprina*.



## 2 Metodología

### 2.1 Colecta y manutención de los insectos

A partir de carne en descomposición expuesta al aire libre en la Universidade Federal de Viçosa (UFV), MG, Brasil, se colectaron larvas de tercer instar de *L. cuprina* para establecer una colonia de cría. Obtenidos los adultos, estos fueron criados en una jaula de 20 Lts., siendo alimentados con miel y agua en algodón y ocasionalmente con sangre como fuente de proteínas para la formación de huevos. Para la oviposición de las hembras, de 10 a 14 días después de la eclosión de los adultos, se colocaron pequeños trozos de carne dentro de la jaula. Los huevos obtenidos fueron puestos en recipientes plásticos de 250 ml conteniendo algodón con leche en polvo disuelto en agua como fuente de alimento para los tres instares larvales (Pinilla *et al.*, 2010). Las pupas obtenidas fueron colocadas dentro de jaulas separadas para la emergencia de los adultos. Todo el ciclo biológico se estableció en condiciones controladas ( $27 \pm 1^\circ\text{C}$ , 55 % HR, fotoperiodo 12L:12N) utilizando una cámara incubadora.

La colecta de *D. furcatum* se realizó en un fragmento de selva estacional semidecidual ( $20^\circ45'22''\text{S}/42^\circ51'44''\text{W}$ ) (IBGE, 1992), dominio de la Mata Atlántica, en la Universidade Federal de Viçosa (UFV), en Viçosa, MG, Brasil, entre abril-mayo y octubre de 2013 utilizando trampas de caída tipo *pitfall* cebadas con sardina. Los individuos colectados fueron separados por sexo y criados a temperatura ambiente en recipientes plásticos de 1000 ml con substrato de suelo, siendo alimentados con pedazos de carne o sardina en intervalos de 8-10 días. Como fuente de humedad se adicionó un tubo conteniendo 10 ml de agua.

## 2.2 Extracción y colecta de secreción pigidial

Durante este proceso los escarabajos fueron mantenidos en las mismas condiciones de humedad y temperatura que *L. cuprina*, utilizando bandejas Berço de 16 cavidades (P.S Natural 0.70 mm) con tapa (PVC Cristal 0.40 mm) y aserrín húmedo como substrato el cual fue cambiado semanalmente. El tipo de bandeja utilizado facilita la manipulación y observación individual de *D. furcatum* e maximiza la cantidad de espacio requerido. Por otra parte, el substrato a base de aserrín mantiene "limpios" a los escarabajos, otros substratos como suelo y materia orgánica una vez humedecidos tienden a impregnarse en el cuerpo del insecto (específicamente en la región del pigidio), contaminando y dificultando la obtención del material albo.

Los Scarabaeinae liberan la secreción pigidial al ser molestados o atacados por enemigos naturales (Favila, 2001b; Cortez *et al.*, 2012), por lo que la extracción se realizó golpeando suavemente la parte dorsal del insecto, siendo absorbida la secreción mediante tubos capilares de vidrio (Micron Glass-tubo capilar para Micro-Hematócrito sin heparina). Las muestras se concentraron en base al sexo del insecto (macho, hembra) en tubos con inserto de vidrio de 200  $\mu$ l y se conservaron a  $-6^{\circ}\text{C}$  en un freezer para su posterior utilización en los bioensayos. Todo el proceso de extracción y colecta se realizó bajo un microscopio estereoscopio (Leica EZ4).

## 2.3 Bioensayos

Para determinar el horario de oviposición de *L. cuprina*, durante la fotofase del día (7-18 h) y utilizando jaulas de PVC de 1 m<sup>3</sup> revestidas con organza, fueron colocadas en cada jaula 10 parejas de *L. cuprina* de edad conocida ( $13 \pm 1$  día de edad) y aptas para la oviposición, 24 h después, fue colocada una bola de carne de 3 g la cual fue revisada cada hora para contar el número de huevos presentes. El bioensayo se realizó a temperatura ambiente con un total de 16 repeticiones.

La evaluación del efecto del rodaje del alimento y de las secreciones pigidiales de *D. furcatum* sobre la oviposición de *L. cuprina* se realizó en una sala de cría utilizando jaulas de 0.5 m<sup>3</sup> revestidas con organza, cada jaula presentaba 40 parejas de *L. cuprina* de edad conocida y aptas para la oviposición, se utilizaron siempre los mismos individuos de *L. cuprina* en cada bioensayo. Bolas de carne de 3 g de peso fueron expuestas a las moscas por un periodo de cuatro horas. Las situaciones evaluadas fueron a partir de un panorama de selección y no selección del recurso para la oviposición por parte de *L. cuprina*, ya que es durante este periodo cuando las moscas compiten con los escarabajos coprófagos en busca del recurso óptimo (excremento o carroña) para colocar sus huevos y que permita el desarrollo de sus larvas (Martín-Piera, 2000). Se evaluaron tres situaciones:

(1) efecto que generan bolas de carne rodadas y no rodadas por machos y hembras de *D. furcatum* sobre la oviposición de *L. cuprina* en un panorama de selección del recurso para la oviposición. Para ello, machos y hembras de *D. furcatum* fueron puestos de forma individual en una arena formada de un recipiente plástico de 1000 ml con papel filtro en el fondo, seguidamente fue colocada una bola de carne por un periodo de 24 horas para ser rodada por los escarabajos. Como testigo se utilizaron bolas de carne bajo las mismas condiciones descritas anteriormente excepto que no fueron rodadas por los escarabajos. Después del tiempo establecido, una bola rodada y una bola control fueron colocadas al azar dentro de una jaula conteniendo parejas de *L. cuprina*. Una vez transcurrido el tiempo de exposición, las bolas fueron retiradas de la jaula para contar el número de masas y huevos presentes. El experimento se realizó utilizando dos jaulas y seis y siete repeticiones fueron efectuadas para cada bola rodada por machos y hembras, en cada repetición siempre se utilizaron diferentes escarabajos para rodar las bolas de carne.

(2) efecto que generan bolas de carne impregnadas y no impregnadas con la secreción pigidial de machos y hembras de *D. furcatum* sobre la oviposición de *L. cuprina* en un panorama de selección del recurso para la oviposición. Utilizando una micropipeta, dos bolas de carne fueron impregnadas con 20

$\mu\text{l}$  de la secreción pigidial del macho, como control se utilizaron dos bolas de carne sin secreción pigidial. Bolas impregnadas y bolas control fueron colocadas al azar dentro de una jaula conteniendo parejas de *L. cuprina*. Esta misma metodología fue realizada para las bolas impregnadas con la secreción pigidial de la hembra. Después del tiempo de exposición, las bolas fueron retiradas de las jaulas para contar el número de masas y huevos presentes. Para cada experimento (secreción pigidial-macho, secreción pigidial-hembra) fueron realizadas siete repeticiones.

(3) efecto que generan bolas de carne impregnadas con la secreción pigidial de machos y hembras de *D. furcatum* sobre la oviposición de *L. cuprina* en un panorama sin selección del recurso para la oviposición. Utilizando una micropipeta fueron impregnados  $20 \mu\text{l}$  de la secreción pigidial del macho o de la hembra a una bola de carne, como control se utilizó una bola de carne sin secreción pigidial. Cada bola de carne fue colocada individualmente y al azar en una jaula conteniendo parejas de *L. cuprina*. Después del tiempo de exposición, las bolas fueron retiradas de las jaulas para contar el número de masas de huevos presentes. Se realizaron siete repeticiones para cada tratamiento (secreción pigidial macho-hembra y control).

## 2.4 Análisis estadístico

Se realizó la correlación de Pearson para conocer potenciales relaciones entre el número de huevos depositados por *L. cuprina* con la temperatura, humedad relativa y el tiempo. Los resultados del efecto del rodaje del alimento y de las secreciones pigidiales fueron analizados mediante ANOVA de una vía utilizando el programa estadístico R versión 3.0.2 (R Development Core Team, 2013).

### 3 Resultados

*Lucilia cuprina* inició la oviposición después de las 12 hrs teniendo su mayor actividad durante las últimas horas de la fotofase (14-18 hrs), no se registraron oviposiciones después de las 18 hrs (Figura 2). Se encontró una asociación lineal significativa y moderada entre la media del número de huevos y el factor tiempo ( $r= 0.81$ ,  $p=0.0025$ ) y una asociación baja entre el número de huevos con la temperatura ( $r= 0.32$ ,  $p=0.333$ ) y humedad relativa ( $r= -0.45$ ,  $p=0.163$ ).

La evaluación del efecto del rodaje del alimento por machos y hembras de *D. furcatum* mostró que este comportamiento genera un efecto disuasivo que afecta la oviposición de *L. cuprina*, registrándose un número significativamente menor de masas de huevos en las bolas rodadas por *D. furcatum* en comparación con las bolas control (Figura 3) [ANOVA (a),  $p = 0.036$ ; ANOVA (b),  $p = 0.0038$ ]. Así mismo el número medio de huevos depositados también fue menor en las bolas rodadas (Figura 4) [ANOVA (a),  $p = 0.045$ ; ANOVA (b),  $p = 0.0019$ ].

En la evaluación del efecto de las secreciones pigidiales, las bolas de alimento impregnadas con la secreción pigidial del macho presentaron un menor número de masas de huevos de *L. cuprina* en comparación con las bolas control (Figura 5a)(ANOVA,  $p = 0.0361$ ), aunque el número promedio de huevos fue similar a los depositados en el control (ANOVA,  $p = 0.511$ ) (Figura 6a). Por otra parte, la secreción pigidial de la hembra no afectó la oviposición de *L. cuprina* (número medio de masas de huevos: ANOVA,  $p = 1$ ; número medio de huevos: ANOVA,  $p = 0.916$ ) (Figura 5b y 6b).

En un panorama sin selección del recurso para la oviposición, no se encontraron diferencias significativas entre el número de masas de huevos de-

positados por *L. cuprina* en bolas de alimento impregnadas con la secreción pigdial de machos y hembras de *D. furcatum* y bolas control (ANOVA,  $p = 0.722$ ) (Figura 7).

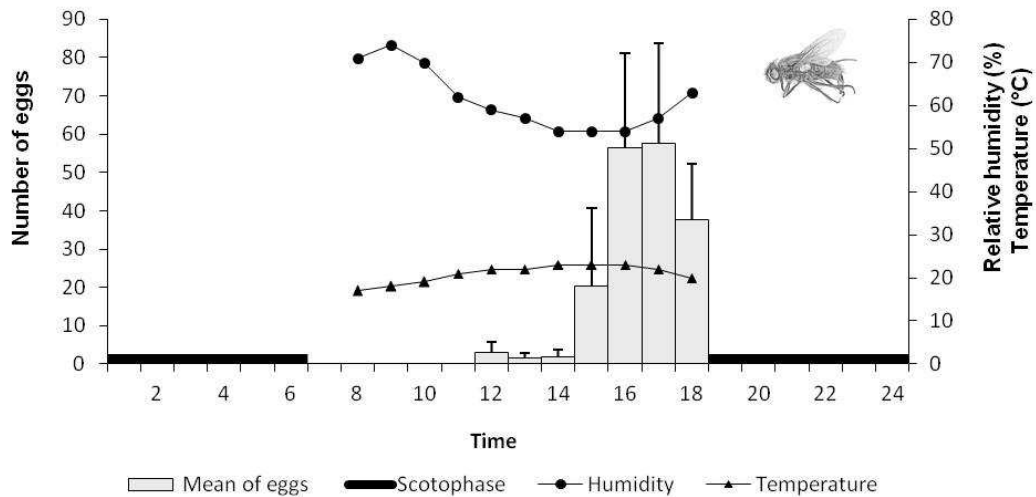


Figura 2: Número medio de huevos de *Lucilia cuprina* depositados en cada hora en bolas de carne de 3 g de peso. Las barras muestran el número medio de huevos, las barras de error indican los errores estándar. El coeficiente de correlación de Pearson mostró una asociación lineal significativa y moderada entre el número de huevos y el factor tiempo ( $r = 0.81$ ,  $p = 0.0025$ ) y una asociación baja entre el número de huevos con la temperatura ( $r = 0.32$ ,  $p = 0.333$ ) y humedad relativa ( $r = -0.45$ ,  $p = 0.163$ ).

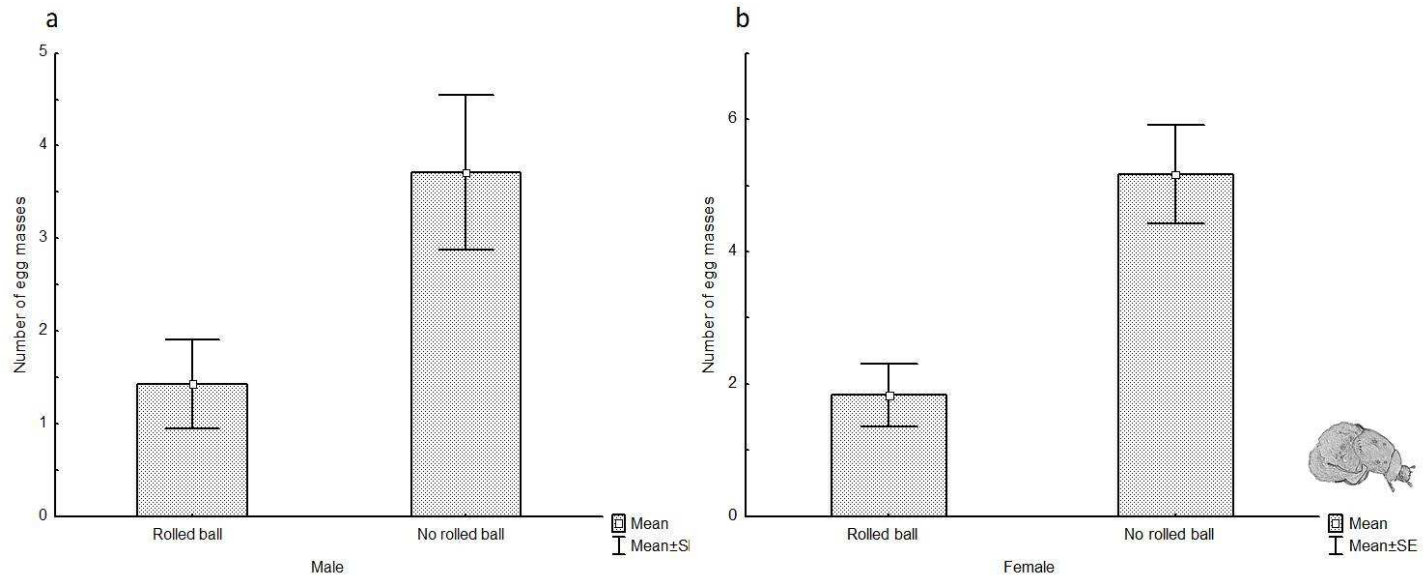


Figura 3: Número medio de masas de huevos depositados por *Lucilia cuprina* en bolas de carne de 3 g de peso que habían sido rodadas por machos (a) y hembras (b) de *Deltochilum furcatum* durante 24 horas en una arena experimental. Se encontraron diferencias significativas en cada tratamiento (ANOVA (a),  $p = 0.036$ ; ANOVA (b),  $p = 0.0038$ ).

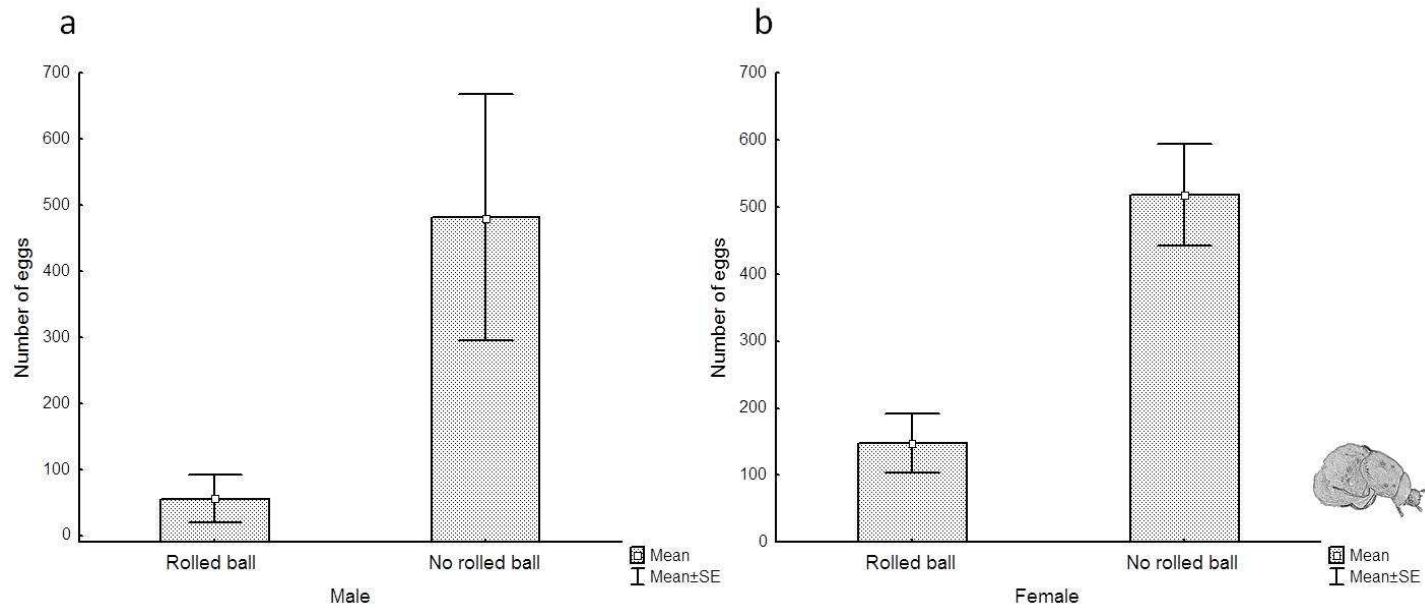


Figura 4: Número medio de huevos depositados por *Lucilia cuprina* en bolas de carne de 3 g de peso que habían sido rodadas por machos (a) y hembras (b) de *Deltochilum furcatum* durante 24 horas en una arena experimental. Se encontraron diferencias significativas en cada tratamiento (ANOVA (a),  $p = 0.045$ ; ANOVA (b),  $p = 0.0019$ ).



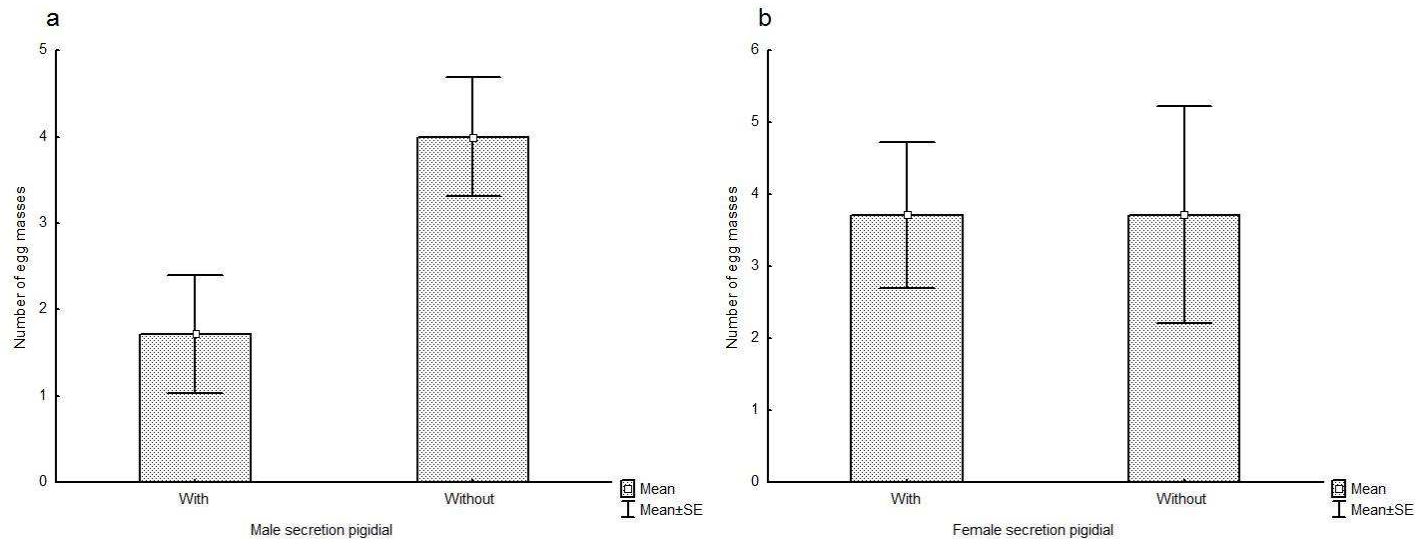


Figura 5: Número medio de masas de huevos depositados por *Lucilia cuprina* en bolas de carne de 3 g de peso que fueron impregnadas con 20  $\mu\text{l}$  de secreción pigdial de machos (a) y hembras (b) de *Deltochilum furcatum*. La secreción del macho afectó el número de masas de huevos depositados por *L. cuprina* (ANOVA (a),  $p = 0.0361$ ; ANOVA (b),  $p = 1$ ).

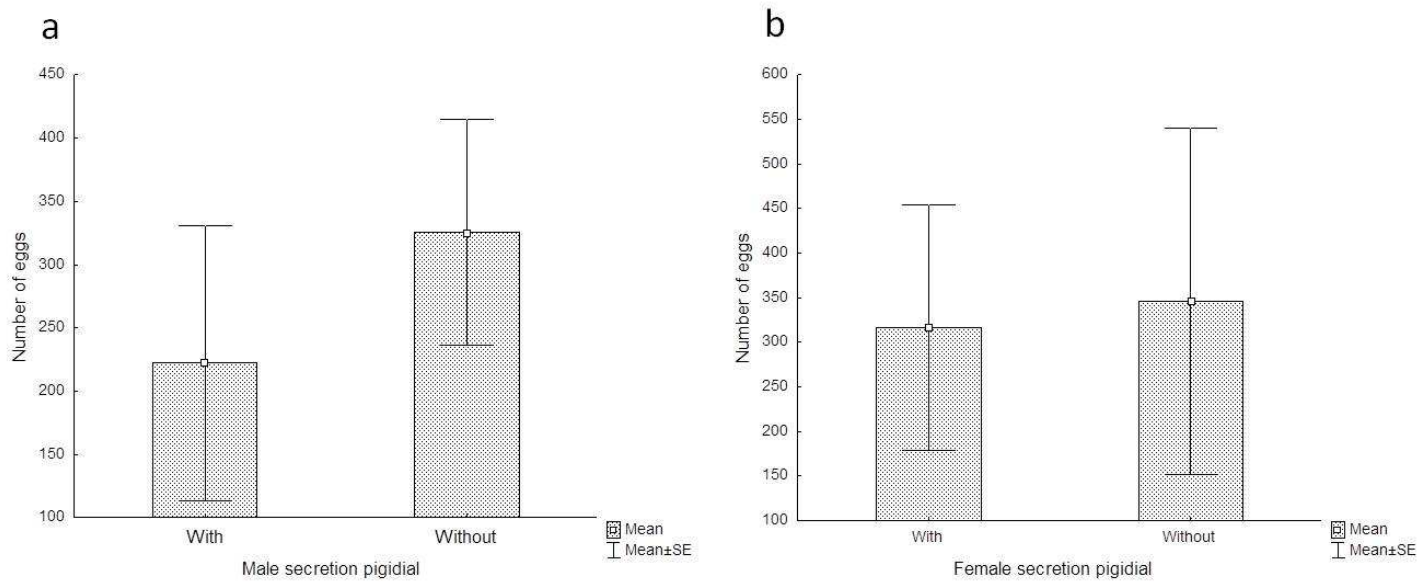


Figura 6: Número medio de huevos de *Lucilia cuprina* depositados en bolas de carne de 3 g de peso que fueron impregnadas con 20  $\mu$ l de la secreción pigidial de machos (a) y hembras (b) de *Deltochilum furcatum*. No se encontraron diferencias significativas entre tratamientos (ANOVA (a),  $p = 0.511$ ; ANOVA (b),  $p = 0.916$ ).

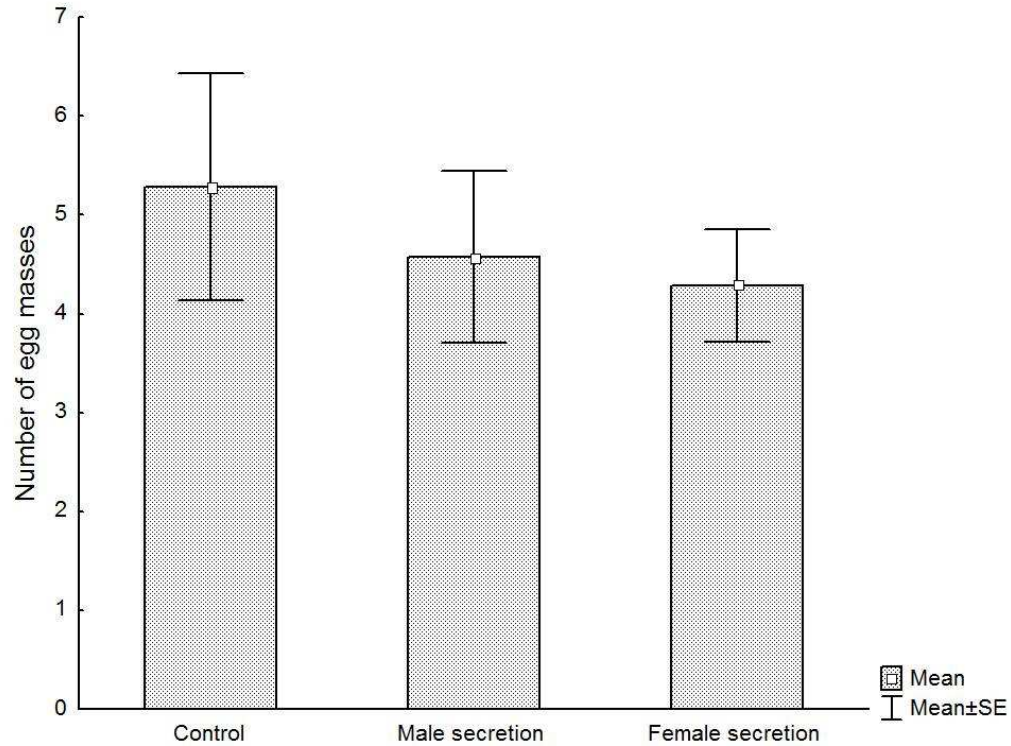


Figura 7: Número medio de masas de huevos depositados por *Lucilia cuprina* en bolas de carne de 3 g de peso que fueron impregnadas con 20  $\mu$ l de secreción pigdial de machos y hembras de *D. furcatum*. El efecto se evaluó bajo una situación de no selección del recurso para la oviposición, no encontrándose diferencias significativas entre tratamientos (ANOVA,  $p = 0.722$ ).

## 4 Discusión

Al igual que en otras especies de Calliphoridae, la fluctuación poblacional de *L. cuprina* es influenciado por la temperatura (Vianna *et al.*, 2004; Pinto *et al.*, 2009), aunque esta variable ambiental parece no estar asociada a su actividad de oviposición. Durante la cría de *L. cuprina* se observó que a temperatura ambiente los huevos pueden tardar en eclosionar hasta 12 horas, y en algunos casos este proceso se extendió hasta 20 horas. Si consideramos que la temperatura influye en el desarrollo larval y que las especies de Calliphoridae muy difícilmente consiguen ovipositar durante la noche (Faucherre *et al.*, 1999; Baldrige *et al.*, 2006; Amendt *et al.*, 2008; Zurawski *et al.*, 2009), colocar los huevos durante las últimas horas de la fotofase puede ser una estrategia que da tiempo suficiente para las larvas emerger en la fuente de alimento durante las primeras horas del día, estando más activas para la alimentación conforme aumenta la temperatura del ambiente colonizando de esta forma el alimento y evitando la competencia larval con otras especies necrófagas que ovipositan durante el día. Muy posiblemente la oviposición también dependa de otros factores que no fueron considerados en este trabajo (cantidad y calidad del alimento, estado del desarrollo ovárico para la formación de huevos, efecto de la temperatura del día en la deshidratación de los huevos).

El comportamiento de rodar el alimento por machos y hembras de *D. furcatum* parece generar un efecto disuasorio más efectivo en la oviposición de *L. cuprina* en comparación con el efecto por sí solo de las secreciones pigidiales, no registrándose efecto repulsivo alguno en las secreciones pigidiales de la hembra. Esto lleva a considerar que durante el rodaje tanto el macho como la hembra estarían secretando sustancias en otras partes del cuerpo e

impregnándolas a la bola de alimento, las cuales actuarían en conjunto con la secreción pigidial con un efecto de alomonas.

Para rodar el alimento los escarabajos rodadores apoyan las pastas medias y posteriores sobre la bola y se impulsa en el suelo con las patas anteriores, este comportamiento origina un contacto frecuente de la bola con la región abdominal y pigidial (Halffter & Matthews, 1966). Pluot-Sigwalt (1995) describió el sistema glandular abdominal de cuatro especies de *Deltochilum* y señaló la presencia atípica de glándulas pigidiales en comparación con otras especies de Scarabaeinae, que cuando presentes ocupan los bordes laterales de la superficie aumentando su densidad de manera constante desde el cuarto esternito al pigidio, aunque desconociendo la función biológica que desempeñan estas glándulas.

En otras especies de rodadores necrófagos como *Canthon cyanellus cyanellus* los machos pueden secretar sustancias en el séptimo esternito abdominal con propiedades repulsivas sobre larvas de Calliphora (Bellés & Favila, 1983). De igual forma, durante el proceso de construcción de la bola, el escarabajo utiliza el clipeo para cortar el alimento y la región bucal, en donde también se han encontrado glándulas exocrinas como la glándula mandibular (Pluot-Sigwalt, 1989), localizado en la base de la mandíbula, que puede secretar compuestos como: ácido fenilacético, ácido benzoico y ácido bencilmalónico (Favila, 2001b). El ácido fenilacético y el ácido benzoico ha sido encontrado en otros coleópteros necrófagos como *Nicrophorus vespilloides* (Silphidae) con propiedades antifúngicas y antibacteriales que ayudan a la preservación de la carroña (Degenkolb *et al.*, 2011). También se han encontrado glándulas exocrinas en las patas, específicamente en las tibias y en el trocanter, que se cree están asociadas a la impregnación de la bola con sustancias atractivas (feromonas) y/o de defensa (Favila, 2001b).

La discrepancia en el efecto de las secreciones pigidiales de la hembra y del macho en *D. furcatum* sobre la oviposición de *L. cuprina* es equiparable a lo observado en otras especies de Scarabaeinae, donde los productos de las secreciones pigidiales difieren entre sexos (Bellés & Favila, 1983; Favila,

2001b). Esta diferencia parece estar asociada al comportamiento nidificador de las especies.

Los Scarabaeinae pueden construir una bola nido sin cuidado a la progenie hasta nidos complejos formados por varias bolas nido y con comportamientos de cuidado parental a las crías (Halffter, 1977; Halffter *et al.*, 1982), en este último caso es el macho quien generalmente tiene el papel más activo durante el corte y rodaje de la bola para la nidificación, elaborando, rodando y enterrando la bola para luego aparearse con la hembra y donde después del apareamiento el macho puede regresar nuevamente a la fuente de alimento para formar y transportar otras bolas de alimento para la hembra (Halffter *et al.*, 1983; Favila, 2001a). Este comportamiento expone más frecuentemente a los machos a estar en contacto con sus competidores, constituyendo una presión selectiva para desarrollar secreciones glandulares con efectos repelentes o disuasorios más activos que el que pueden generar las hembras, tal como lo señalado por Bellés y Favila (1983) quienes observaron que bolas de carne rodadas por machos de *C. cyanellus cyanellus* presentaban un efecto repulsivo sobre larvas de mosca del género *Calliphora* más efectivo que las bolas de alimento rodadas por las hembras.

La secreción pigidial de la hembra de *D. furcatum* puede estar estrechamente asociada al proceso de nidificación y conservación del alimento para el desarrollo larval, ya que durante el rodaje del alimento este se contamina con hongos y bacterias del suelo (Favila, 2001b). En la nidificación con cuidado parental la hembra, y en ocasiones el macho, permanece en el nido días o semanas cuidando y retocando las bolas nido hasta que las larvas llegan al tercer estadio de desarrollo, (Favila, 2001a), si la hembra es retirada durante este proceso las bolas nido pueden contaminarse con hongos (Favila, 1993). En otros grupos de coleópteros necrófagos con cuidado parental como en *Nicrophorus nepalensis* (Silphidae) la hembra secreta sustancias anales que inhiben el desarrollo del hongos *Trichoderma* sp. en cadáveres de una forma más eficaz que las sustancias anales secretadas por los machos (Hwang

& Lin, 2013), asociado a esto, las hembras de *D. furcatum* liberan una mayor cantidad de sustancia pigdial en comparación con los machos, la cual puede ser secretada junto con sus excrementos.

Los *Deltochilum* conforman uno de los géneros más grandes y complejos de la tribu Canthonini, con cerca de 80 especies y nueve subgéneros (Lane, 1946) y con una dependencia directa por el excremento y la carroña de grandes mamíferos, siendo típicamente rodadoras de estos recursos (Howden & Young, 1981), y perteneciendo al patrón IV de nidificación (Halffter, 1977), donde las hembras moldean y relocalizan bolas nido de forma individual, las cuales presentan una fuerte cubierta de tierra y son abandonadas sin cuidado parental en la superficie entre la hojarasca o enterradas a muy escasa profundidad (Halffter, 2003). Estas bolas nido son relativamente muy grandes si se comparan con bolas nido hechos por otras especies de escarabajos rodadores (Cartwright, 1949; Howden, 1952; Favila, 2001a), por lo que conservar sus características óptimas para el desarrollo de la larva involucra la secreción de compuestos que permitan conservar el alimento.

El modo de nidificación en los *Deltochilum* es similar al de *Canthon femoralis* donde la hembra construye una sola bola nido en cada nidificación y la abandona una vez concluida su construcción, indicando que sus compuestos químicos son más estables a lo largo del tiempo en comparación con las especies con cuidado parental y que a su vez están involucrados en la conservación del alimento (Favila *et al.*, 2012), esto nos lleva a suponer que los compuestos impregnados durante el rodaje pueden ser más estables a lo largo del tiempo que las secreciones pigdiales. Las propiedades de volatilidad de las secreciones pigdiales posiblemente estén asociadas con otras funciones biológicas como puede ser la de posibles moléculas señalizadoras entre escarabajos y moscas debido a que seguramente son percibidas rápida y eficientemente, lo que permitiría disuadir el ataque de estos competidores.

La oviposición similar por parte de *L. cuprina* en bolas de carne con y sin secreción pigdial en una situación de no escoria del recurso para la

puesta de huevos refleja la alta preferencia de esta especie por la carroña para la oviposición (d'Almeida & De Mello, 1996), aprovechándola antes de que esta pierda sus características nutricionales afectando su éxito reproductivo, además de su tolerancia a recursos alimenticios en condiciones diversas lo que la ha convertido en una especie cosmopolita.

Los resultados de este estudio indican claramente la importancia del rodaje y de las secreciones de compuestos en los escarabajos rodadores, especialmente en un grupo tan complejo como lo es *Deltochilum*, como mecanismos de defensa química para evitar el ataque de competidores interespecíficos como lo son las moscas. Aún faltan mucho trabajo por delante en la ecología química de los Scarabaeinae, especialmente el de las secreciones glandulares exócrinas y su asociación con la historia natural del grupo. Este trabajo evaluó moscas competidoras, aunque no se descarta la posibilidad de que las secreciones glandulares, especialmente las abdominales y pigidiales, puedan tener efectos sobre otros competidores interespecíficos como lo son los nematodos asociados a la carroña, los cuales pueden vivir en incontables números en las distintas capas superficiales del suelo.

Por último, cabe resaltar que el efecto presentando contra la oviposición de *L. cuprina*, una mosca cosmopolita y de amplia importancia médica y veterinaria para el hombre, puede constituir la base para la búsqueda y síntesis de nuevas sustancias a partir de los compuestos defensivos de los Scarabaeinae y con potencial utilidad en la repelencia de vectores de enfermedades y de otras moscas de importancia agropecuaria.



## 5 Conclusiones generales

La oviposición de *L. cuprina* durante las últimas horas de la fotofase puede constituir un mecanismo de colonización de recursos alimentarios evitando la competencia larval con otras especies necrófagas.

Durante el rodaje del alimento, machos y hembras de *D. furcatum* estarían impregnando sustancias en la bola que actúan como alomonas, disuadiendo la oviposición de *L. cuprina* al disminuir la cantidad de masas y huevos puestos.

La secreción pigidial del macho afecta la oviposición de *L. cuprina* de una forma más eficaz a la secreción pigidial de la hembra, esto posiblemente como resultado de papel ecológico que puede desempeñar cada sexo durante la nidificación, secretando la hembra compuestos pigidiales que posiblemente están más asociados a la preservación de la bola nido para el desarrollo de la larva.

Consideramos que la secreción pigidial actúa en conjunto con otras secreciones producidas en el cuerpo de *D. furcatum* y que afectan la oviposición de *L. cuprina*, asimismo, los volátiles de las secreciones pigidiales posiblemente intervienen como moléculas señalizadoras entre escarabajos y moscas.

En situaciones sin selección del recurso para la puesta de huevos, la oviposición de *L. cuprina* no es afectada por las secreciones pigidiales de machos y hembras de *D. furcatum*, indicando su adaptación para colonizar recursos alimenticios en condiciones diversas lo que la ha convertido en una especie cosmopolita.

## 6 Referencias

- Almeida, L. M. & Mise, K. M. (2009). Diagnosis and key of the main families and species of South American Coleoptera of forensic importance. *Revista Brasileira de Entomologia*, 53(2), 227–244.
- Amendt, J.; Zehner, R. & Reckel, F. (2008). The nocturnal oviposition behaviour of blowflies (Diptera: Calliphoridae) in Central Europe and its forensic implications. *Forensic Science International*, 175, 61–64.
- Baldrige, R. S.; Wallace, S. G. & Kirkpatrick, R. (2006). Investigation of Nocturnal Oviposition by Necrophilous Flies in Central Texas. *Journal of Forensic Sciences*, 51, 125–126.
- Bellés, X. & Favila, M. (1983). Protection chimique du nid chez *Canthon cyanellus cyanellus* LeConte (Col. Scarabaeidae). *Bulletin de la Société entomologique de France*, 88, 602–607.
- Cartwright, O. (1949). The Egg-Ball of *Deltochilum gibbosum* (Fab.). *The Coleopterists Bulletin*, 3, 38–38.
- Cortez, V. & Favila, M. (2007). Actividad antifúngica del ácido 4-metoxi fenilacético producido en las glándulas esternales de machos del escarabajo roedor *Canthon cyanellus cyanellus* (Coleoptera Scarabaeinae). *Entomología Mexicana*, 6, 355–359.
- Cortez, V.; Favila, M. E.; Verdú, J. R. & Ortiz, A. J. (2012). Behavioral and antennal electrophysiological responses of a predator ant to the pygidial gland secretions of two species of Neotropical dung roller beetles. *Chemoecology*, 22, 29–38.

d'Almeida, J. M. & De Mello, R. P. (1996). Comportamento de dípteros muscóides frente a substratos de oviposição, em laboratório, no Rio de Janeiro, RJ, Brasil. *Memórias Instituto Oswaldo Cruz*, 91, 131–136.

Degenkolb, T.; Düring, R.-A. & Vilcinskas, A. (2011). Secondary metabolites released by the burying beetle *Nicrophorus vespilloides*: chemical analyses and possible ecological functions. *Journal of Chemical Ecology*, 37, 724–735.

Falqueto, S. A.; Vaz-de Mello, F. Z. & Schoereder, J. H. (2005). Are fungivorous Scarabaeidae less specialist? *Ecología Austral*, 15, 17–22.

Faucherre, J.; Cherix, D. & Wyss, C. (1999). Behavior of *Calliphora vicina* (Diptera, Calliphoridae) under extreme conditions. *Journal of Insect Behavior*, 12, 687–690.

Favila, M. (2001a). Ecología química en escarabajos coprófagos y necrófagos de la subfamilia Scarabaeinae. *Relaciones químicas entre organismos: Aspectos básicos y perspectivas de su aplicación. Editorial Plaza y Valdés, SA de CV*, 541–580.

Favila, M. (2001b). Historia de vida y comportamiento de un escarabajo necrófago: *Canthon cyanellus cyanellus* LeConte (Coleoptera: Scarabaeinae). *Folia Entomológica Mexicana*, 40, 245–278.

Favila, M.; Ortiz-Domínguez, M.; Chamorro-Florescano, I. & Cortez-Gallardo, V. (2012). Comunicación química y comportamiento reproductor de los escarabajos rodadores del estiércol (Scarabaeinae: Scarabaeini): aspectos ecológicos y evolutivos, y sus posibles aplicaciones. *Temas Selectos en Ecología Química de Insectos*, 141–164.

Favila, M. E. (1993). Some ecological factors affecting the life-style of *Canthon cyanellus cyanellus* (Coleoptera Scarabaeidae): an experimental approach. *Ethology Ecology & Evolution*, 5, 319–328.

- Favila, M. E. & Díaz, A. (1996). *Canthon cyanellus cyanellus* LeConte (Coleoptera: Scarabaeidae) makes a nest in the field with several brood balls. *The Coleopterists' Bulletin*, 50, 52–60.
- Fernandes, F. M.; Lapola, D. M.; Neregato, R.; Carvalho, M. & Von Zuben, C. J. (2003). Curva de sobrevivência e estimativa de entropia em *Lucilia cuprina* (Diptera, Calliphoridae). *Iheringia, Série Zoologia*, 93, 319–324.
- Halffter, G. (1977). Evolution of nidification in the Scarabaeinae (Coleoptera, Scarabaeidae). *Quaestiones Entomologicae*, 13, 231–253.
- Halffter, G. (2003). Tribu Scarabaeini. *Atlas de los escarabajos de México. Coleoptera: Lamellicornia*, 2, 21–43.
- Halffter, G.; Edmonds, W. D. *et al.* (1982). The nesting behavior of dung beetles (Scarabaeinae). An ecological and evolutive approach. *Instituto de Ecología, A.C.*, 167 p.
- Halffter, G.; Halffter, V. & Huerta, C. (1983). Comportement sexuel et nidification chez *Canthon cyanellus cyanellus* LeConte [Col. Scarabaeidae]. *Bulletin de la Société Entomologique de France*, 88, 585–596.
- Halffter, G. & Matthews, E. G. (1966). The natural history of dung beetles of the subfamily Scarabaeinae (Coleoptera, Scarabaeidae). *Folia Entomologica Mexicana*, 12-14, 312 p.
- Hanski, I. & Cambefort, Y. (1991). Competition in dung beetles. *Dung beetle ecology. Princeton University Press, Princeton*, 305–329.
- Hernández, M. I. M. (2002). The night and day of dung beetles (Coleoptera, Scarabaeidae) in the Serra do Japi, Brazil: elytra colour related to daily activity. *Revista Brasileira de Entomologia*, 46, 597–600.

- Hernández, M. I. M. & Vaz-de Mello, F. Z. (2009). Seasonal and spatial species richness variation of dung beetle (Coleoptera, Scarabaeidae *s. str.*) in the Atlantic Forest of southeastern Brazil. *Revista Brasileira de Entomologia*, 53, 607–613.
- Howden, H. (1952). Biology of *Deltochilum gibbosum* (Fab.) with a description of the larva. *The Coleopterists Bulletin*, 6, 53–57.
- Howden, H. F. & Young, O. P. (1981). Panamanian Scarabaeinae: taxonomy, distribution, and habits (Coleoptera, Scarabaeidae)[New taxa]. *Contributions of the American Entomological Institute (USA)*. v. 18 (1).
- Hwang, W. & Lin, H.-M. (2013). Carcass Fungistasis of the Burying Beetle *Nicrophorus nepalensis* Hope (Coleoptera: Silphidae). *Psyche: A Journal of Entomology*, 2013, 1–2.
- IBGE (1992). Manual Técnico da Vegetação Brasileira (Manuais Técnicos em Geociências no 1). *Fundação Instituto Brasileiro de Geografia e Estatística (IBGE)*, Rio de Janeiro, Brasil.
- Lane, F. (1946). Sobre os tipos e a sinonímia de alguns Canthonini (Col. Scarabaeidae). *Papéis avulsos do Departamento de Zoologia*, 7, 171–179.
- Lopes, J.; Korasaki, V.; Catelli, L. L.; Marçal, V. V. & Nunes, M. P. B. (2011). A comparison of dung beetle assemblage structure (Coleoptera: Scarabaeidae: Scarabaeinae) between an Atlantic forest fragment and adjacent abandoned pasture in Paraná, Brazil. *Zoologia (Curitiba)*, 28, 72–79.
- Mariconi, F. d. A. M.; Guimarães, J. H. & Berti Filho, E. (1999). *A mosca doméstica e algumas outras moscas nocivas*. FEALQ.
- Martín-Piera, F. (2000). Familia scarabaeidae. *F. Martín-Piera & JI López-Colón. Coleoptera, Scarabaeoidea I. Museo Nacional de Ciencias Naturales, Consejo Superior de Investigaciones Científicas. Madrid*, 207–432.

Pinilla, T.; Acuña, Y.; Cortes, D.; Díaz, A.; Segura, A. & Bello, F. J. (2010). Características del ciclo biológico de *Lucilia sericata* (Meigen, 1826)(Diptera: Calliphoridae) sobre dietas diferentes. *Revista UDC A Actualidad & Divulgación Científica*, 13, 153–161.

Pinto, D. M.; Costa, J. H.; Felchicher, F.; Bernardi, E.; Zimmer, C. & Ribeiro, P. (2009). Flutuação populacional de (*Lucilia cuprina*)(Diptera: Calliphoridae), em criação de suínos e gado leiteiro, no Sul do Rio Grande do Sul, Brasil. *Anais dos Eventos XVIII Congresso de Iniciação Científica-XI Encontro de Pós-Graduação*.

Pluot-Sigwalt, D. (1988). Le systeme des glandes tegumentaires des Scarabaeidae rouleurs, particulierement chez deux especies de *Canthon* (Coleoptera). *Folia Entomológica Mexicana*, 74, 79–108.

Pluot-Sigwalt, D. (1989). Présence de glandes thoraciques métasternales chez les mâles d'*Anachalcos* (Coleoptera: Scarabaeidae). In: *Annales de la Société Entomologique de France*. Société entomologique de France, vol. 25, pp. 473–480.

Pluot-Sigwalt, D. (1991). Le système glandulaire abdominal des coléoptères coprophages Scarabaeidae: ses tendances évolutives et ses relations avec la nidification. In: *Annales de la Société Entomologique de France*. Société entomologique de France, vol. 27, pp. 205–229.

Pluot-Sigwalt, D. (1995). La diversité du système des glandes tégumentaires abdominales des scarabaeidae (*S. STR.*)(Coleoptera): morphologie et répartition des structures cuticulaires. In: *Annales de la Société Entomologique de France*. Société entomologique de France, vol. 31, pp. 295–348.

R Development Core Team (2013). *R: A Language and Environment for Statistical Computing*. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria.

Scholtz, C. H.; Davis, A. L. V. & Kryger, U. (2009). *Evolutionary biology and conservation of dung beetles*. Pensoft Pub.

Silva, G. (2011). Ecologia populacional de *Lucilia cuprina* (Wiedemann, 1830) (Diptera, Calliphoridae): aspectos do desenvolvimento em diferentes densidades larvais e seus efeitos sobre os adultos resultantes. *Dissertação (mestrado)-Universidade Estadual Paulista*, 59 p.

Vianna, E. E. S.; Costa, P. R. P.; Fernandes, A. L. & Ribeiro, P. B. (2004). Abundância e flutuação populacional das espécies de *Chrysomya* (Diptera, Calliphoridae) em Pelotas, Rio Grande do Sul, Brasil. *Iheringia, Série Zoologia*, 94, 231–234.

Zurawski, K. N.; Benbow, M. E.; Miller, J. R. & Merritt, R. W. (2009). Examination of nocturnal blow fly (Diptera: Calliphoridae) oviposition on pig carcasses in mid-Michigan. *Journal of Medical Entomology*, 46, 671–679.