

© 2018 Universidad Nacional Autónoma de México, Facultad de Estudios Superiores Zaragoza.

Este es un artículo Open Access bajo la licencia CC BY-NC-ND (<http://creativecommons.org/licenses/by-nc-nd/4.0/>).

TIP Revista Especializada en Ciencias Químico-Biológicas, 21(1): 24-33, 2018.

DOI: 10.1016/j.recqb.2017.08.003

INTERACCIONES ENTRE SEMILLAS Y ESCARABAJOS DEL ESTIÉRCOL (SCARABAEINAE) EN UN BOSQUE TROPICAL SECO

Julissa Ocampo-Castillo y Ellen Andresen*

Instituto de Investigaciones en Ecosistemas y Sustentabilidad, Universidad Nacional Autónoma de México, Antigua Carretera a Pátzcuaro #8701, Col. Ex Hacienda San José de la Huerta, Morelia, C.P. 58190, Michocán, México. E-mails: jlsscm@gmail.com, *andresen@iies.unam.mx

RESUMEN

Los escarabajos del estiércol (Scarabaeinae) son insectos importantes en muchos ecosistemas terrestres por sus funciones ecológicas, derivadas del comportamiento de remover las heces de vertebrados. Este grupo de insectos es particularmente abundante en los bosques tropicales (BT). Sus funciones ecológicas han sido principalmente estudiadas en los BT húmedos, existiendo poca información para los BT secos. Se realizaron experimentos de campo en la Estación de Biología de Chamela (Jalisco, México) durante la temporada de lluvias para cuantificar la remoción de heces por los escarabajos del estiércol y para evaluar sus interacciones con semillas durante la remoción de heces en un BT seco. A las 48 h la remoción de heces fue total; 71% de las semillas artificiales fueron enterradas entre 0.5 y 30 cm de profundidad, y el 29% quedaron sobre la superficie pero dispersadas horizontalmente entre 1 y 150 cm. El establecimiento de plántulas a partir del banco de semillas se vio favorecido por la presencia de heces y la actividad de los escarabajos del estiércol. Comparando nuestros resultados con aquellos obtenidos en bosques Neotropicales húmedos, concluimos que en el BT seco estudiado las funciones ecológicas de los Scarabaeinae en la época de lluvias son similares a lo registrado en BT húmedos.

Palabras Clave: banco de semillas, Chamela, dispersión de semillas, escarabajos coprófagos, funciones ecológicas, interacciones bióticas.

Interactions between seeds and dung beetles (Scarabaeinae) in a tropical dry forest

ABSTRACT

Dung beetles (Scarabaeinae) are important insects in many terrestrial ecosystems due to their ecological functions, which are a consequence of their dung-burying behavior. This insect group is particularly abundant in tropical forests (TF). Yet, their ecological functions have been studied more extensively in humid TF and little information is available for dry TF. We carried out field experiments in the Chamela Biological Station (Jalisco, México) during the rainy season to quantify dung removal by Scarabaeinae as well as the interactions with seeds that occur as a consequence of dung removal in a dry TF. After 48 h dung removal was complete; 71% of artificial seeds were buried between 0.5 and 30 cm of depth, and 29% remained on the surface but dispersed horizontally between 1 and 150 cm. The establishment of seedlings from the soil seed bank was enhanced by the presence of dung and the activity of dung beetles. Comparing our results with those obtained in humid neotropical forests we conclude that in the studied dry forest, during the rainy season, the ecological functions of Scarabaeinae are similar to those registered in humid TF.

Key Words: biotic interactions, Chamela, ecological functions, seed bank, seed dispersal.

INTRODUCCIÓN

En los ecosistemas terrestres, y principalmente en los bosques tropicales (BT), los escarabajos del estiércol (Coleoptera: Scarabaeinae), también conocidos como escarabajos estercoleros o coprófagos, son un grupo con alta abundancia y riqueza de especies (Hanski & Cambefort, 1991). Estos insectos usan la materia orgánica en descomposición, principalmente las heces de vertebrados, para alimentarse y reproducirse (Halffter & Edmonds, 1982). Dependiendo de su comportamiento de forrajeo y relocalización de la materia fecal, se dividen en tres grupos: (i) endocópridos o residentes, (ii) paracópridos o cavadores y (iii) telecópridos o rodadores. Los residentes se alimentan y ponen huevos directamente en las heces depositadas, mientras que los cavadores y rodadores hacen túneles subterráneos y construyen cámaras donde depositan la materia fecal. Los cavadores construyen los túneles debajo o a un lado de la deposición fecal, mientras que los rodadores mueven una porción de las heces rodándola a distancias que van desde pocos centímetros hasta varios metros, antes de enterrarla (Halffter & Edmonds, 1982). La remoción y relocalización de las heces por los escarabajos del estiércol tienen importantes consecuencias funcionales en los ecosistemas (Scholtz *et al.*, 2009).

Entre las funciones ecológicas que se les atribuyen a estos insectos se encuentran el reciclaje de nutrientes, la bioturbación del suelo, el control de parásitos y la dispersión de semillas, entre otras (Nichols *et al.*, 2008), constituyendo servicios ecosistémicos de muy alto valor económico (Beynon *et al.*, 2015). Así, por ejemplo, la remoción de heces en pastizales ganaderos tiene un valor anual estimado de 380 millones de dólares en EEUU (Losey & Vaughan, 2006) y hasta de 456 millones de dólares en el estado de Veracruz en México (López-Collado *et al.*, 2017).

Una de las funciones ecológicas de los Scarabaeinae que más se ha estudiado en los BT húmedos, es la dispersión secundaria de semillas defecadas por animales vertebrados (Andresen, 2005a; Andresen & Feer, 2005; Ponce-Santizo *et al.*, 2006; Culot *et al.*, 2009). Esta función ecológica de los Scarabaeinae incluye el movimiento horizontal y/o vertical de semillas que se encuentran inmersas en las heces de los vertebrados, y puede favorecer la supervivencia de las semillas, así como el establecimiento de plántulas (Andresen & Levey, 2004; Lawson *et al.*, 2012). Además, un estudio reciente en un BT húmedo mostró que la interacción entre los escarabajos del estiércol y las semillas no se limita a la dispersión secundaria (Santos-Heredia & Andresen, 2014); al construir túneles para enterrar las heces, los escarabajos excavan gran cantidad de suelo (Braga *et al.*, 2013) y al hacerlo mueven de manera ascendente las semillas que se encuentran en el banco de semillas subterráneo (Santos-Heredia & Andresen, 2014). También se observó en ese estudio que la relocalización de las semillas enterradas se asocia con un aumento en el establecimiento de plántulas.

En comparación con lo que se ha investigado en los BT húmedos, son muy pocos los estudios realizados sobre la interacción entre semillas y escarabajos en los BT secos. Sin embargo, sí es conocido que en BT secos, sobre todo aquellos donde la estacionalidad de la precipitación es muy marcada, la abundancia y riqueza de escarabajos estercoleros suelen ser menores a las reportadas en BT húmedos (Andresen, 2005b). También es conocido que ciertos atributos de las comunidades de Scarabaeinae, como la riqueza y la biomasa, se relacionan directamente con la magnitud de las funciones que realizan en los ecosistemas (Slade *et al.*, 2011; Dangles *et al.*, 2012; Braga *et al.*, 2013). No obstante, se desconoce si las diferencias entre BT húmedos y secos con respecto a los atributos de las comunidades de escarabajos se relacionan con diferencias en las funciones ecológicas desempeñadas por este grupo de insectos en ambos tipos de BT.

El presente estudio tuvo como principal objetivo evaluar las funciones ecológicas de los Scarabaeinae que se derivan de su interacción con semillas en un BT seco, y comparar los resultados con los registros que se tienen de los BT más húmedos. Para abordar este objetivo se plantearon las siguientes preguntas: (i) ¿Qué proporción de materia fecal es removida por los escarabajos del estiércol? (ii) ¿Qué proporción de semillas presentes en las heces son dispersadas horizontal y/o verticalmente por los escarabajos del estiércol, y cuáles son las distancias de dispersión vertical y horizontal? (iii) ¿La actividad de los escarabajos del estiércol aumenta el establecimiento de plántulas a partir del banco de semillas? (iv) ¿Las magnitudes de las funciones ecológicas desempeñadas por los Scarabaeinae en el BT seco son similares a las registradas en los BT más húmedos?

MATERIAL Y MÉTODOS

Sitio de estudio

Esta investigación se realizó en la Estación de Biología Chamela (EBCh; 19°29'-19°34'N y 104°58'-105°04'W), la cual tiene una extensión de 3,319 ha. El clima es cálido subhúmedo con lluvias en verano (AW₀I); la temperatura media anual es de 24.6°C y la precipitación media anual de 731 mm con una época seca muy marcada entre noviembre y junio (Ayala, 2016). El estudio se realizó en la temporada de lluvias, entre julio y septiembre del 2014. No se trabajó en la época seca porque durante ese periodo la abundancia de los escarabajos del estiércol es muy baja y la mayoría de las especies no están activas (Andresen, 2005b).

La vegetación en la EBCh está compuesta principalmente por BT caducifolio o selva baja y BT subcaducifolio o selva mediana, los cuales difieren por sus características fenológicas y estructurales (Bullock & Solís-Magallanes, 1990). La selva mediana es de extensión mucho más restringida que la selva baja, encontrándose en tiras angostas en los suelos profundos a lo largo de arroyos temporales (Balvanera *et al.*, 2002). Este

trabajo se llevó a cabo en la selva mediana porque es donde se ha reportado mayor abundancia de escarabajos estercoleros (Andresen, 2005b). En un estudio sobre las comunidades de Scarabaeinae en la selva baja y la selva mediana de la EBCh se obtuvo un total de 13 y 15 especies, respectivamente, con más de dos veces el número de individuos en la selva mediana con respecto a la selva baja (Andresen, 2005b).

Remoción de heces y dispersión secundaria de semillas

Para llevar a cabo todos los experimentos se usaron heces frescas de cerdo (del mismo día) a manera de 'heces modelo' de vertebrado herbívoro/omnívoro. Se trabajó en tres sitios de la selva mediana localizados a lo largo del arroyo principal de la EBCh (Arroyo Zarco) y separados entre sí por 425 m, para asegurar su independencia. En cada uno de ellos se estableció un transecto a lo largo del cual se colocaron bolitas de heces

conteniendo una cuenta de plástico a manera de semilla artificial. El uso de cuentas de plástico ha demostrado ser un método efectivo para cuantificar la dispersión secundaria de semillas por escarabajos coprófagos (Andresen, 2002a). No existe una preferencia de remoción entre semillas artificiales y semillas reales (Koike *et al.*, 2012); además, las cuentas de plástico tienen la ventaja de no ser removidas por los roedores (Andresen, 2002a). Se sabe que las semillas más pequeñas tienen mayor probabilidad de ser dispersadas por los Scarabaeinae que las de mayor tamaño (Andresen & Feer, 2005), por lo que se trabajó con cuentas de dos tamaños (Fig. 1A): chicas (3 mm de diámetro y 0.08 g de peso) y grandes (7 mm de diámetro y 0.3 g de peso). Para poder registrar el movimiento de las cuentas, a cada una se le ató un hilo resistente (tipo zapatero) de 50 cm de largo. El otro extremo del hilo se dejó libre (Fig. 1B).



Figura 1. Detalles del experimento realizado para cuantificar la remoción de las heces y la dispersión de semillas. A. Cuentas plásticas chicas y grandes colocadas dentro de bolitas de heces a manera de semillas artificiales; B. Cuenta marcada con un hilo para facilitar su seguimiento. C. Escarabajos del estiércol atraídos a las porciones de heces frescas de 10 g; D. Túnel construido para enterrar las heces y cuentas.

En cada transecto se colocaron 25 bolitas de 10 g de heces, cada una con una cuenta chica. Hubo una distancia de 10 m entre bolitas, y todas las bolitas de los tres sitios se colocaron el mismo día, a partir de las 16:00 h. Después de transcurridas 24 h se revisaron todas las bolitas y se registró si la materia fecal había sido removida de forma total, parcial, o no, repitiendo el procedimiento a las 48 h y registrando el destino de cada cuenta. Los destinos fueron: (a) cuenta no dispersada (cuando la cuenta quedaba sobre la superficie del suelo en la posición original), (b) cuenta enterrada, (c) cuenta sobre la superficie, pero dispersada horizontalmente y (d) cuenta perdida. Las cuentas enterradas se extrajeron y se midió la profundidad de entierro con una varilla graduada (con precisión de 1 cm, excepto cuando la cuenta fue parcialmente enterrada, en cuyo caso se le asignó una profundidad de 0.5 cm). Asimismo, para todas las cuentas movidas (enterradas y no enterradas) se midió la distancia de movimiento horizontal (con precisión de 1 cm) con respecto a la posición original marcada con una banderilla (Fig. 1C,D).

Tres días después de la última revisión de las cuentas chicas, se usaron los mismos transectos para repetir el experimento, pero esta vez con las cuentas grandes. Todo fue repetido 5 veces durante el periodo de estudio (julio–septiembre), dejando pasar un mínimo de 2 semanas entre cada repetición temporal. El total de bolitas colocadas en cada uno de los tres sitios fue de 250 (125 con cuentas chicas y 125 con cuentas grandes). Para el análisis estadístico, los sitios fueron las unidades de muestreo ($N = 3$).

Efecto de la actividad de los escarabajos del estiércol sobre el establecimiento de plántulas a partir del banco de semillas

Se llevó a cabo un experimento en el que se manipularon la presencia de heces y el acceso de los escarabajos estercoleros. Se construyeron exclusiones con baldes de plástico a los que se les había previamente retirado el fondo, formándose un cilindro con cada balde. Cada uno de los cilindros fue enterrado entre 5 y 10 cm en el suelo del bosque, abarcando un área circular de 0.17 m². En el mes de junio se colocaron 96 cilindros, dispuestos en tríos ($N = 32$ tríos o bloques), con una distancia máxima de 0.5 m entre cilindros de cada trío y una distancia mínima de 30 m entre tríos. Todas las plántulas que se encontraban en el área del suelo abarcada por cada cilindro fueron retiradas. Cada cilindro de un trío fue asignado aleatoriamente a uno de tres tratamientos: (i) con 50 g de heces y actividad de escarabajos del estiércol (+H+E), (ii) con 50 g de heces, pero sin actividad de escarabajos (+H–E), y (iii) el tratamiento testigo, es decir sin heces ni escarabajos (–H–E).

El primer tratamiento (+H+E) fue dispuesto primero, colocando 50 g de heces frescas sobre el suelo dentro del cilindro. Después de 2 ó 3 días, cuando la totalidad de las heces de este cilindro habían sido enterradas por los escarabajos del estiércol, se

colocaron los 50 g de heces en el segundo tratamiento (+H–E). Los cilindros fueron cubiertos con tul resistente para evitar la entrada tanto de escarabajos como de nuevas semillas y la acción de los animales herbívoros en los tres tratamientos. Cada cilindro fue revisado una vez al mes durante 3 meses (agosto a octubre) para registrar el establecimiento de plántulas. En las revisiones de agosto y septiembre sólo se contaron las plántulas que emergieron en cada cilindro. En el mes de octubre, con la ayuda de un experto en la identificación de especies de plántulas, se contaron e identificaron las plántulas al menor nivel taxonómico posible, o a nivel de morfo-especie.

Comparación con estudios en los BT más húmedos

Se llevó a cabo una revisión de la literatura de estudios Neotropicales que hubieran cuantificado alguna de las funciones ecológicas de los Scarabaeinae medidas en la presente investigación y se elaboró un cuadro comparativo. Se incluyeron únicamente resultados obtenidos con metodologías similares a las utilizadas en este trabajo (e.g. tamaños similares de las semillas y de las porciones de heces).

Análisis estadístico de los datos

Para el análisis estadístico de los datos de remoción de heces y dispersión secundaria de semillas cada sitio fue una unidad de muestreo ($N = 3$). Para cada sitio se obtuvo un dato promedio por variable, calculado a partir de las cinco repeticiones temporales. Las variables de respuesta fueron: % de bolitas con remoción total de heces, % de cuentas enterradas, % de cuentas sobre la superficie con movimiento horizontal, profundidad de entierro o distancia de movimiento vertical y distancia de movimiento horizontal. Los porcentajes de cuentas dispersadas horizontal o verticalmente fueron calculados sobre el total de cuentas no perdidas. La distancia de movimiento horizontal se calculó para: (a) todas las cuentas con movimiento horizontal (enterradas y no enterradas), (b) cuentas sobre la superficie con movimiento horizontal y (c) cuentas enterradas con movimiento horizontal [nótese que al juntar las categorías (b) y (c) se obtiene la categoría (a)]. Se calculó el promedio y la desviación estándar para cada variable. Los valores de las variables expresadas en proporción fueron transformadas sumándoles el valor 1 y luego aplicando la transformación angular (arcoseno de la raíz cuadrada de la proporción). Para examinar el efecto del tamaño de las cuentas en los porcentajes y distancias de dispersión, se llevaron a cabo ANOVA's de bloque, donde cada sitio fue considerado un bloque, y el factor fijo fue el tamaño de las cuentas (chicas vs. grandes). Al no encontrarse efecto del tamaño de las cuentas (ver Resultados) se reunieron los datos de ambas categorías y se hizo otro ANOVA de bloques, para comparar las distancias horizontales de dispersión para cuentas enterradas vs. cuentas sobre la superficie.

Para los datos de establecimiento de plántulas, debido al bajo número de plántulas que se registraron, se juntaron los datos de las tres revisiones (agosto, septiembre y octubre).

Sin embargo, debido a que no se marcaron las plántulas para darles seguimiento individual, el número de plántulas que se usó en los análisis fue un estimado mínimo con base en el número más alto de plántulas observado en cada cilindro en una de las revisiones. Por ejemplo, si en un cilindro se registró 1 plántula en agosto, 2 plántulas en septiembre, y 1 plántula en octubre, el número que se usó en el análisis fue 2 plántulas (asumiendo de manera conservadora que las plántulas observadas en agosto y octubre fueron los mismos individuos registrados en septiembre). De esta manera, para cada cilindro, se obtuvo un dato, correspondiente al mínimo número de plántulas establecidas en un periodo de 4 meses (a partir del inicio del experimento en julio). Los datos se transformaron mediante ‘raíz cuadrada ($y+1$)’, y fueron analizados con un ANOVA de bloques, donde cada bloque lo constituyó un trío de cilindros ($N = 32$).

RESULTADOS

Remoción de heces y dispersión de semillas

La remoción de las heces fue muy alta en las primeras 24 horas y total a las 48 h (24 h: $98.6 \pm 1.05\%$; 48 h: $99.9 \pm 0.25\%$, respectivamente; aquí y en el resto del texto se reportan promedios ± 1 desviación estándar, excepto cuando se indique diferente).

Del total de semillas artificiales usadas en todo el estudio, solamente 6% de las cuentas chicas y 4% de las cuentas grandes se perdieron. Considerando únicamente las cuentas no perdidas, se encontró que la mayoría de las semillas artificiales fueron enterradas por los escarabajos estercoleros (cuentas chicas: $71.1 \pm 10.25\%$, grandes: $71.6 \pm 16.46\%$), y el resto quedó sobre la superficie (chicas: $28.9 \pm 11.53\%$, grandes: $28.4 \pm 12.88\%$). El tamaño de las cuentas no tuvo efecto sobre el porcentaje de semillas enterradas ($F_{1,2} = 0.116$, $P = 0.765$). Todas las cuentas, enterradas o sobre la superficie, fueron dispersadas horizontalmente por lo menos 1 cm, con respecto a su posición original.

Las distancias de dispersión vertical (profundidad de entierro) variaron entre un mínimo de 0.5 cm y un máximo de 30 cm; la mediana fue de 6.3 cm (Fig. 2A). No se detectó una diferencia significativa en la profundidad promedio de entierro de las semillas según su tamaño (chicas: 9.3 ± 7.56 y grandes 8.0 ± 4.30 cm; $F_{1,2} = 1.003$, $P = 0.426$). Las distancias de movimiento horizontal variaron entre un mínimo de 1 cm y un máximo de 150 cm; la mediana fue de 15 cm (Fig. 2B). Tampoco hubo diferencias en los promedios para los tamaños (chicas: 16.30 ± 5.10 y grandes: 15.06 ± 5.55 ; $F_{1,2} = 12.980$, $P = 0.069$). Entre el 18 y el 21% de las semillas artificiales fueron movidas horizontalmente a distancias ≥ 50 cm (chicas: $20.8 \pm 11.53\%$ y grandes: $17.87 \pm 12.88\%$). Se observó una diferencia significativa entre las distancias horizontales promedio de semillas que fueron enterradas vs. las que se quedaron sobre la superficie ($F_{1,2} = 255.35$, $P = 0.003$) siendo menor para las enterradas (8 cm) que para las de la superficie (37 cm).

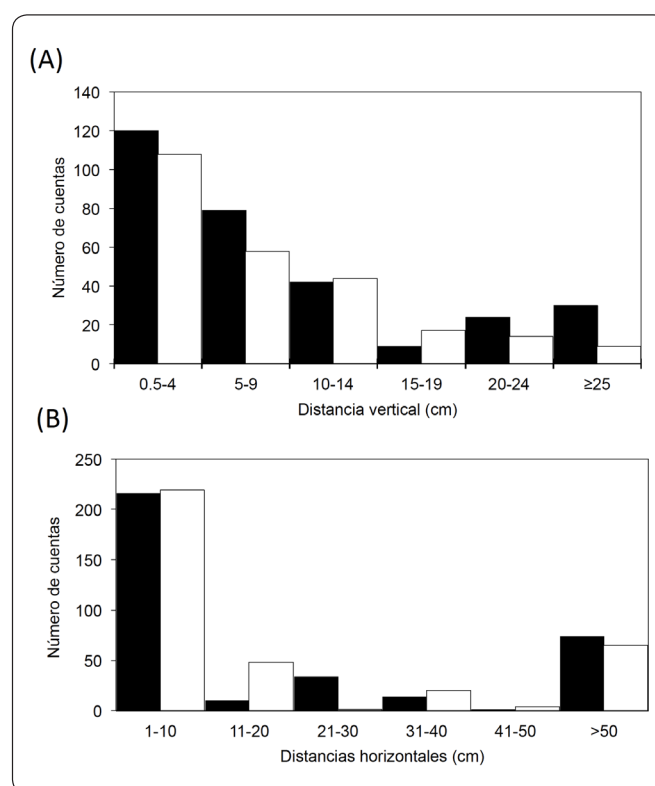


Figura 2. Distribución de frecuencias de las distancias de dispersión vertical y horizontal (A y B) respectivamente, para semillas artificiales chicas (barras negras) y grandes (barras blancas).

Efecto de la actividad de los escarabajos sobre el establecimiento de plántulas a partir del banco de semillas

El número promedio de plántulas establecidas entre agosto y octubre en cada cilindro (0.17 m^2) fue afectado significativamente por los tratamientos ($F_{2,62} = 5.938$, $P = 0.004$; Fig. 3). La prueba *a posteriori* de Tukey, evidenció que solo los tratamientos +H+E y -H-E fueron diferentes entre sí ($P = 0.003$). En particular, se encontró que en los cilindros en los que se habían colocado 50 g de heces y se había permitido la entrada de escarabajos, el número de plántulas establecidas fue mayor que en los cilindros control (sin heces ni escarabajos). El tratamiento con heces, pero sin escarabajos (+H-E) tuvo valores intermedios para el número de plántulas, siendo estadísticamente similar a los otros dos tratamientos (+H-E vs. -H-E: $P = 0.097$; +H-E vs. +H+E: $P = 0.394$; Fig. 3). El número de especies de plántulas registrados (en los tres tratamientos) en el último mes de seguimiento (octubre) fue de 17, pertenecientes a cuatro formas de crecimiento (hierbas, arbustos, lianas y árboles) y con síndromes de dispersión biótico y abiótico (Ocampo Castillo, 2017).

Comparación con estudios en BT más húmedos

Se encontraron 11 estudios publicados para bosques Neotropicales, en los que se usaron metodologías similares a las usadas en el presente estudio para medir la remoción de las

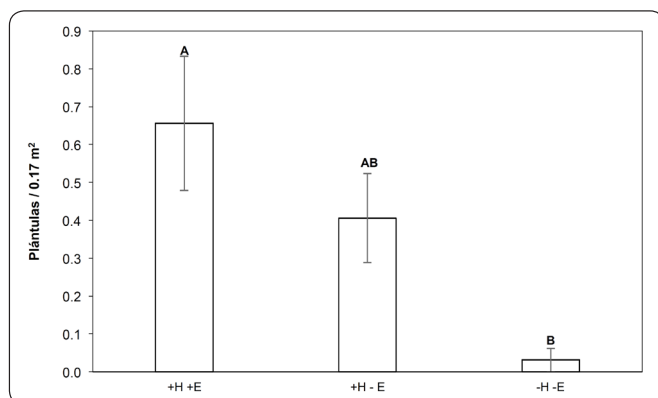


Figura 3. Número promedio de plántulas establecidas en parcelitas de 0.17 m² en tres tratamientos: con 50 g de heces y actividad de escarabajos estercoleros (+H+E); con 50 g de heces, pero sin actividad de escarabajos (+H-E); sin heces ni escarabajos (-H-E). Letras diferentes sobre las barras indican diferencias significativas. Las barras de error corresponden a ± 1 error estándar.

heces y/o la dispersión secundaria de semillas por escarabajos del estiércol (Cuadro I). Uno de estos estudios correspondió a un bosque semidecíduo (precipitación media anual de 1,350 mm) mientras que todos los demás fueron bosques tropicales húmedos o lluviosos (precipitación > 2,000 mm). También se incluyeron en el cuadro comparativo los datos no publicados de un estudio que se llevó a cabo al mismo tiempo que el presente pero en la selva baja de Chamela (Cuadro I). En términos generales se observó que las magnitudes de las funciones ecológicas desempeñadas por los Scarabaeinae en la selva mediana de Chamela durante la época de lluvias, no son menores a los valores reportados en los BT más húmedos (Cuadro I).

La remoción de las heces en la mayoría de los casos es >90% después de 48 horas. Las dos excepciones a este patrón se presentaron en la selva baja de Chamela (68%) y para un fragmento de bosque húmedo en Colombia (76%). En términos de la dispersión secundaria de semillas la variación que se ve en los resultados de los diferentes estudios es muy amplia para las tres variables (% semillas enterradas, distancia de dispersión vertical, distancia de dispersión horizontal). Sin embargo, se puede observar que para los porcentajes de semillas enterradas por los escarabajos los valores registrados en el presente estudio (71 y 72%) figuran entre los más altos reportados en la literatura. Para la selva baja de Chamela, en cambio, usando exactamente la misma metodología durante el mismo periodo, los valores registrados para el porcentaje de semillas enterradas fueron de tan solo 32 y 46% para semillas artificiales de 3 y 7 mm, respectivamente (Cuadro I).

DISCUSIÓN

Este estudio representa uno de los pocos trabajos que han cuantificado funciones ecológicas de los escarabajos del estiércol en un BT seco. Dado que la riqueza y abundancia de este tipo de

escarabajos en los BT secos suelen ser menores a las reportadas en los BT húmedos y lluviosos (Andresen, 2005b, 2008), se pensó que los valores de las funciones desempeñadas por este taxón también podrían ser menores en los BT secos. En términos generales no se encontró evidencia a favor de esta hipótesis, ya que, aunque la riqueza y abundancia de los Scarabaeinae son menores en Chamela con respecto a los de BT húmedos, la remoción de heces y la dispersión de semillas tuvieron valores comparables a los reportados en los BT húmedos (Cuadro I). Es importante recalcar que este trabajo se llevó a cabo en la época de lluvias, una temporada durante la cual los BT secos son funcionalmente más semejantes a los húmedos. De hacerse una comparación tomando en cuenta un ciclo anual, y ya que en los meses de sequía en Chamela la gran mayoría de las especies de escarabajos del estiércol permanecen totalmente inactivas (Andresen, 2005b), este BT seco pudiera haber mostrado valores promedio mucho más bajos para las funciones de los Scarabaeinae. Sin embargo esto no discrepa con la idea de que algún atributo de la comunidad de escarabajos estercoleros (e.g. biomasa) se asocia positivamente con la cantidad de función ecológica registrada.

También es importante mencionar que la presente investigación se enfocó en la selva mediana, es decir, en un ambiente que mantiene mayor humedad en el suelo, y cuya vegetación es, durante todo el año, estructural y funcionalmente más similar a un BT más húmedo. En Chamela se ha visto que durante la época lluviosa, dos de las especies dominantes y grandes (≥ 15 mm) de Scarabaeinae (*Deltochilum gibbosum* Bates 1887 y *Dichotomius amplipollis* Harold 1869) son más abundantes en la selva mediana que en la selva baja (Andresen, 2005b; 2008). Asimismo, en la época seca, sólo en la selva mediana algunas especies de Scarabaeinae mantienen cierta actividad (Andresen, 2005b).

Remoción de heces

La remoción de heces fue casi total (98.6%) a las 24 h. La mayoría de las funciones ecológicas que realizan los escarabajos del estiércol se derivan del enterramiento de heces. Por esta relación, y debido a que la remoción de heces es relativamente fácil de medir, se evalúa más frecuentemente que otras funciones. Sin embargo, algunos estudios han reportado que la remoción de heces no siempre se correlaciona de manera clara, ni lineal, con otras funciones que realizan los escarabajos estercoleros, como la dispersión de semillas (Braga *et al.*, 2013; Nichols *et al.*, 2013). Es interesante notar que en la selva baja de Chamela, la remoción de heces registrada en un estudio paralelo al nuestro fue de tan solo 68% (Gámez-Yáñez & Andresen, datos no publicados), uno de los valores más bajos registrados para la región Neotropical (Cuadro I).

Dispersión secundaria de semillas

Los escarabajos del estiércol pueden mover las semillas que están mezcladas con las heces, tanto horizontal como

Remoción de heces				Dispersión de semillas						
Horas	Gramos	Tipo	Rem. (%)	Tamaño (mm)	Enterradas (%)	Vertical (cm)	Horizontal (cm)	País	pp (mm)	Fuentes
48	10	cerdo	100	3/7	71/72	9/8	29/28	México	748 SM*	Presente estudio
48	10	cerdo	68	3/7	32/46	11/11	11/20	México	748 SB**	(Gámez- Yáñez & Andresen, datos sin publicar)
48	5	<i>Alouatta Ateles</i>	100	10	20 (<i>Alouatta</i>) 4 (<i>Ateles</i>)	6	14	Guatemala	1,350	(Ponce-Santizo <i>et al.</i> , 2006)
48	10	<i>Alouatta Ateles</i>		7	68 (<i>Alouatta</i>) 53 (<i>Ateles</i>)	3	11	Colombia	2,072	(Santos-Heredia <i>et al.</i> , 2010)
24	10	<i>Alouatta</i>	100	18	48	5	8	Brasil	2,186	(Andresen, 2001)
24	10	<i>Alouatta</i>	95	4/6/8	49/41/5	4/2/1	6-17	Brasil	2,186	(Andresen, 2002a)
24	10	<i>Alouatta</i>	100	8	51	4		Brasil	2,186	(Andresen, 2002b)
24	10	<i>Alouatta</i>	100	5/8/11	55/58/54	3-8	17	Brasil	2,186	(Andresen & Levey, 2004)
3.2		<i>Lagothrix</i>	100	3/10	20/0	3	36	Colombia	2,217	(Laverde <i>et al.</i> , 2002)
72	10	<i>Alouatta Lagothrix</i>	76	8/14	59/29	0.5-6	9/7	Colombia	2,448	(Santos-Heredia <i>et al.</i> , 2011)
24	50	<i>Alouatta</i>	94	4-13	13-80	2-28		Guayana Francesa	2,880	(Feer, 1999)
12	1.4	<i>Saguinus</i>	94	8-25	24	4	7	Perú	3,000	(Culot <i>et al.</i> , 2009)
2.5	20	<i>Alouatta</i>	100	2-7	52	1-12	120	México	4,500	(Estrada & Coates-Estrada, 1991)

* Selva Mediana de Chamela. ** Selva Baja de Chamela, datos de un estudio llevado a cabo simultáneamente con el actual.

Cuadro I. Revisión de investigaciones en la región Neotropical, que reportan valores para la remoción de heces y la dispersión secundaria de semillas por escarabajos del estiércol en bosques tropicales conservados. Las dos primeras hileras representan datos para el bosque seco de la región de Chamela. Las entradas en el cuadro están ordenadas de acuerdo a la precipitación media anual (columna 'pp'). 'Horas' se refiere al número de horas durante el cual se midió la remoción de heces; 'Gramos' se refiere a la cantidad de heces usadas en las unidades sobre las que se midió la remoción de heces; 'Tipo' se refiere a la especie animal de la que se obtuvo la materia fecal, con excepción de las heces de cerdo, todas las demás especies animales son géneros de primates; 'Rem.' es el porcentaje de heces removidas; 'Tamaño' se refiere al diámetro mayor de la cuenta o semilla usada para medir la dispersión de semillas; 'Enterradas' es el porcentaje de semillas enterradas; 'Vertical', es la profundidad promedio a la que fueron enterradas las semillas; 'Horizontal', es la distancia promedio de movimiento horizontal de las semillas. Datos múltiples para diferentes tamaños de semillas usadas en un mismo estudio se separan con una raya diagonal.

verticalmente. Al moverlas verticalmente disminuye la probabilidad de que sean encontradas y depredadas por animales granívoros, como roedores y hormigas (e.g. Santos-Heredia *et al.*, 2010). En muchos casos esto aumenta la probabilidad del establecimiento de plántulas (Andresen, 2001; Andresen & Levey, 2004; Culot *et al.*, 2015).

El porcentaje de semillas enterradas por los escarabajos del estiércol en los BT húmedos es muy variable, con valores entre 5% y 80% para semillas de tamaños similares a los utilizados en este estudio (Cuadro I). En el presente trabajo la gran mayoría (71%) de las semillas artificiales fueron enterradas. Sin embargo, al comparar nuestros resultados con aquellos obtenidos durante los mismos meses por Gámez-Yáñez & Andresen (datos no publicados) para la selva baja de Chamela, vemos que en este

último tipo de vegetación un porcentaje menor de cuentas fueron enterradas (33 y 46% de cuentas chicas y grandes, respectivamente). Esto posiblemente esté relacionado con las diferencias en las comunidades de Scarabaeinae en las selvas baja y mediana, en particular con la mayor abundancia de escarabajos grandes (≥ 15 mm) en la selva mediana (Andresen, 2005b), debido a que son funcionalmente más eficientes (Larsen *et al.*, 2005; Slade *et al.*, 2007).

El tamaño de los escarabajos, en combinación con el tamaño de las semillas, tiene una estrecha relación con la probabilidad de dispersión vertical, porque para estos insectos las semillas son "contaminantes" de la materia fecal (Andresen, 2002a). Por lo tanto, a menor tamaño de las semillas defecadas, y a mayor tamaño de los escarabajos atraídos a una defecación,

mayor la probabilidad de que las semillas sean enterradas (Andresen & Feer, 2005). Sin embargo, en nuestra investigación encontramos que el tamaño de las semillas usadas (3 mm vs. 7 mm) no tuvo un efecto significativo sobre las variables de dispersión de semillas. Pensamos que este resultado se debe a que son los escarabajos grandes mencionados anteriormente, los que están interactuando con las heces en mayor frecuencia, y que, dado su tamaño corporal (≥ 15 mm), las cuentas de 7 mm están por debajo del umbral de tamaño de las semillas que excluyen activamente al momento de procesar la materia fecal.

Otro aspecto importante de la dispersión secundaria de semillas, desde el punto de vista de las plantas, es la profundidad de entierro. Se ha visto que al aumentar la profundidad de entierro aumenta la probabilidad de supervivencia de las semillas, pero disminuye la probabilidad de emergencia de la plántula (Andresen & Feer, 2005). Se ha sugerido que la profundidad de entierro ideal para que una semilla reciba el beneficio de defensa sin que se vea negativamente afectada la emergencia de plántulas, es entre 1 y 5 cm (Andresen, 2005a; Andresen & Feer, 2005). En nuestro estudio las profundidades de entierro variaron entre 0.5 cm y 30 cm, pero el 80% de las semillas fueron enterradas a profundidades ≤ 10 cm, y el 41% estuvieron a profundidades ≤ 5 cm.

La dispersión horizontal de las semillas por los escarabajos estercoleros también otorga beneficios a las plantas (Lawson *et al.*, 2012), pero este aspecto ha sido menos estudiado. Aunque las distancias promedio de dispersión horizontal por los Scarabaeinae no son muy grandes (generalmente < 1 m; Andresen, 2005a), ayudan a disminuir la agregación espacial de las semillas defecadas y por lo tanto los efectos densodependientes negativos, como la competencia intra- e interespecífica, o el ataque por herbívoros y patógenos (Lawson *et al.*, 2012). En el presente estudio todas las semillas artificiales registraron dispersión horizontal de por lo menos 1 cm, con una distancia promedio de 16 cm. Sin embargo, la distribución de frecuencias de las distancias fue asimétrica a la derecha, registrándose distancias de hasta 150 cm, en coincidencia con algunos estudios previos en los BT más húmedos (Cuadro I), aunque en algunos casos se han registrado distancias de hasta 5 m (Estrada & Coates-Estrada, 1991).

Finalmente, nuestro estudio es el primero en cuantificar la diferencia en la distancia de dispersión horizontal para semillas enterradas vs. no enterradas. En particular, se encontró que las semillas enterradas eran movidas a menores distancias horizontales (8 cm en promedio), mientras que las semillas que quedaron en la superficie se encontraban a mayores distancias (37 cm en promedio). La dispersión a mayores distancias horizontales se les atribuye a los escarabajos rodadores (Laverde *et al.*, 2002). Asimismo, se ha visto que los escarabajos rodadores tienden a enterrar un menor porcentaje

de semillas cuando se les compara con escarabajos cavadores del mismo tamaño corporal (Estrada & Coates-Estrada, 1991; Andresen & Feer, 2005). Por sus diferencias de comportamiento durante la relocalización de la materia fecal, los rodadores tienden a ser más “selectivos” con la porción de excremento que entierran, por lo que justo antes de enterrar las bolas de heces, frecuentemente excluyen las semillas contenidas en ellas (Andresen & Feer, 2005). Como consecuencia, las semillas quedan sobre la superficie del suelo, pero a mayores distancias horizontales con respecto al sitio de deposición inicial de la materia fecal.

Establecimiento de plántulas a partir del banco de semillas

Entre las fases de dispersión y germinación, las semillas pasan un tiempo más o menos largo sobre o bajo la superficie del suelo, conformando el banco de semillas, el cual juega un papel importante en la regeneración de la vegetación (Thompson, 2000). Las semillas de longevidad corta, como es el caso de la mayoría de las especies del BT, deben encontrar rápidamente las condiciones microclimáticas que permitan su germinación o de lo contrario mueren (Garwood, 1989). Además, se ha demostrado que la viabilidad de las semillas en el BT, así como la probabilidad de que emerjan como plántulas tras germinar, disminuyen notablemente al aumentar la profundidad de enterramiento (Dalling *et al.*, 1994; Pouvelle *et al.*, 2009). Los escarabajos cavadores, al excavar túneles para enterrar la materia fecal, remueven suelo de estratos profundos, llevándolo a la superficie (Braga *et al.*, 2013) y como consecuencia afectan la estructura y dinámica del banco de semillas (Feer *et al.*, 2013; Santos-Heredia & Andresen, 2014). Por ejemplo, en áreas del bosque tropical en las que los escarabajos del estiércol presentan mayor actividad, el banco de semillas subterráneo es más abundante y más diverso (Feer *et al.*, 2013). Además, al construir túneles y excavar suelo para enterrar la materia fecal, los escarabajos cavadores provocan el movimiento ascendente de semillas que habían sido enterradas previamente por mecanismos bióticos o abióticos. Estos movimientos parecen favorecer el establecimiento de plántulas (Santos-Heredia & Andresen, 2014).

En el presente estudio se encontró un mayor número promedio de plántulas establecidas en parcelas experimentales donde hubo heces y actividad de escarabajos (+H+E), en comparación con parcelas en las que no se colocaron heces, y donde, por consecuencia, tampoco hubo actividad de escarabajos (–H–E). Las parcelas con heces, pero sin actividad de escarabajos (+H–E) tuvieron un número intermedio de plántulas, pero este valor no difirió estadísticamente de los otros dos tratamientos. Al comparar nuestros resultados con los de Santos-Heredia & Andresen (2014), vemos que para la comparación entre los tratamientos +H+E y –H–E la conclusión fue la misma. Con respecto al tercer tratamiento (+H–E) es importante mencionar que el estudio de Santos-Heredia & Andresen (2014) no lo incluyó.

El hecho de no encontrar diferencias significativas entre los tratamientos +H+E y +H-E, podría deberse a un bajo poder estadístico por el reducido número de plántulas establecidas durante el periodo de estudio. Alternativamente, es posible que la presencia de heces favorezca el establecimiento de plántulas por otros mecanismos. Por ejemplo, podría ser que las heces promuevan la actividad de otros invertebrados del suelo (e.g. termitas; Freymann *et al.*, 2008), o que la fertilización del suelo por las heces promueva la germinación (Warr *et al.*, 1993). Será necesario realizar más experimentos de este tipo para finalmente dilucidar el papel que juegan los escarabajos del estiércol en facilitar el establecimiento de plántulas a partir del banco de semillas.

CONCLUSIONES

Los escarabajos del estiércol son muy sensibles a cambios en la vegetación (Halffter & Arellano, 2002), así como a cambios en la fauna de vertebrados que les provee de su principal recurso alimenticio (Andresen & Laurance, 2007; Nichols *et al.*, 2009). Además, el hecho de que la captura de estos insectos sea metodológicamente sencilla y económica, de que su taxonomía sea relativamente bien conocida, y de que desempeñan importantes funciones ecosistémicas, los convierten en un taxón modelo ideal para estudios ecológicos básicos y aplicados (Halffter & Favila, 1993; Nichols & Gardner, 2011). Además de cuantificar atributos de las comunidades de estos insectos, es cada vez más frecuente que también se midan empíricamente una o más de sus funciones ecológicas, como las derivadas de las interacciones de los Scarabaeinae con semillas. La interacción de los escarabajos del estiércol con semillas defecadas y con semillas del banco de semillas afecta de manera importante la dinámica de regeneración de plantas en los BT tanto húmedos como secos.

AGRADECIMIENTOS

Agradecemos a la Estación de Biología Chamela (UNAM) y al Instituto de Investigaciones en Ecosistemas y Sustentabilidad (UNAM) por el apoyo logístico. El proyecto fue financiado por la UNAM (presupuesto operativo de Ellen Andresen) y SEP-CONACYT (proyecto 2010-152884 otorgado a Ellen Andresen). A Felipe Arreola, Francisco Mora y Sofía Gámez Yáñez por su apoyo en campo. A Eduardo Mendoza, Leonel Toledo, Carlos Tena y dos revisores anónimos por sus sugerencias para mejorar versiones previas del manuscrito.

REFERENCIAS

Andresen, E. (2001). Effects of dung presence, dung amount and secondary dispersal by dung beetles on the fate of *Micropholis guyanensis* (Sapotaceae) seeds in Central Amazonia. *Journal of Tropical Ecology*, **17**: 67–78.

Andresen, E. (2002a). Dung beetles in a Central Amazonian rainforest and their ecological role as secondary seed dispersers. *Ecological Entomology*, **27**: 257–270.

Andresen, E. (2002b). Primary seed dispersal by red howler monkeys

and the effect of defecation patterns on the fate of dispersed seeds. *Biotropica*, **34**: 261–272.

Andresen, E. (2005a). Effects of season and vegetation type on community organization of dung beetles in a tropical dry forest. *Biotropica*, **37**: 291–300.

Andresen, E. (2005b). Interacción entre primates, semillas y escarabajos coprófagos en bosques húmedos tropicales: un caso de diplocoria. *Universidad y Ciencia*, **2**: 73–84.

Andresen, E. (2008). Short-term temporal variability in the abundance of tropical dung beetles. *Insect Conservation and Diversity*, **1**: 120–124.

Andresen, E. & Feer, F. (2005). The role of dung beetles as secondary seed dispersers and their effect on plant regeneration in tropical rainforests. En: Forget, P.-M., J.E. Lambert, P.E. Hulme, and S.B. Vander Wall (eds.). Seed fate: predation, dispersal and seedling establishment. CABI, Reino Unido. pp. 431–449.

Andresen, E. & Laurance, S.G.W. (2007). Possible indirect effects of mammal hunting on dung beetle assemblages in Panamá. *Biotropica*, **39**: 141–146.

Andresen, E. & Levey, D.J. (2004). Effects of dung and seed size on secondary dispersal, seed predation, and seedling establishment of rain forest trees. *Oecologia*, **139**: 45–54.

Ayala, R. Estación de Biología Chamela IBUNAM. Datos climáticos históricos. Sitio desarrollado por. <http://www.ibiologia.unam.mx/ebchamela/>, última consulta: 7 de mayo del 2016.

Balvanera, P., Lott, E., Segura, G., Siebe, C. & Islas, A. (2002). Patterns of β -diversity in a Mexican tropical dry forest. *Journal of Vegetation Science*, **13**: 145–158.

Beynon, S.A., Wainwright, W.A. & Christie, M. (2015). The application of an ecosystem services framework to estimate the economic value of dung beetles to the U.K. cattle industry. *Ecological Entomology*, **40**: 124–135.

Braga, R.F., Korasaki, V., Andresen, E. & Louzada, J. (2013). Dung beetle community and functions along a habitat-disturbance gradient in the Amazon: a rapid assessment of ecological functions associated to biodiversity. *PLoS ONE*, **8**(2): e57786. DOI:10.1371/journal.pone.0057786.

Bullock, S.H. & Solís-Magallanes, J.A. (1990). Phenology of canopy trees of a tropical deciduous forest in Mexico. *Biotropica*, **22**: 22–35.

Culot, L., Huynen, M.-C., Gérard, P. & Heymann, E.W. (2009). Short-term post-dispersal fate of seeds defecated by two small primate species (*Saguinus mystax* and *Saguinus fuscicollis*) in the Amazonian forest of Peru. *Journal of Tropical Ecology*, **25**: 229–238.

Culot, L., Huynen, M.-C. & Heymann, E.W. (2015). Partitioning the relative contribution of phase and two-phase seed dispersal when evaluating seed dispersal effectiveness. *Methods in Ecology and Evolution*, **6**: 178–186.

Dalling, J.W., Swaine, M.D. & Garwood, N.C. (1994). Effect of soil depth on seedling emergence in tropical soil seed-bank investigations. *Functional Ecology*, **9**: 119–121.

Dangles, O., Carpio, C. & Woodward, G. (2012). Size-dependent species removal impairs ecosystem functioning in a large-scale tropical field experiment. *Ecology*, **93**: 2615–2625.

Estrada, A. & Coates-Estrada, R. (1991). Howler monkeys (*Alouatta palliata*), dung beetles (Scarabaeidae) and seed dispersal: ecological interactions in the tropical rain forest of Los Tuxtlas, Mexico. *Journal of Tropical Ecology*, **7**: 459–474.

- Feer, F. (1999). Effects of dung beetles (Scarabaeidae) on seeds dispersed by howler monkeys (*Alouatta seniculus*) in the French Guianan rain forest. *Journal of Tropical Ecology*, **15**: 129–142.
- Feer, F., Ponge, J.F., Jouard, S. & Gómez, D. (2013). Monkey and dung beetle activities influence soil seed bank structure. *Ecological Research*, **28**: 93–102.
- Freyman, B.P., Buitenwerf, R., Desouza, O & Olf, H. (2008). The importance of termites (Isoptera) for the recycling of herbivore dung in tropical ecosystems: a review. *European Journal of Entomology*, **105**: 165–173.
- Garwood, N.C. (1989). Tropical soil seed banks: a review. *En*: Leck, M., V.T. Parker y R. Simpson (eds.). *Ecology of soil seed banks*. Academic Press, EEUU. pp.149-209.
- Halffter, G. & Arellano, L. (2002). Response of dung beetle diversity to human-induced changes in a tropical landscape. *Biotropica*, **34**: 144–154.
- Halffter, G. & Edmonds, W.D. (1982). The nesting behavior of dung beetles (Scarabaeinae): An ecological and evolutive approach. *Man and the Biosphere Program UNESCO, México*. 177 pp.
- Halffter, G. & Favila, M.E. (1993). The Scarabaeinae an animal group for analysing, inventorying and monitoring biodiversity in tropical rainforest and modified landscapes. *Biology International*, **27**: 15–21.
- Hanski, I. & Cambefort, Y. (1991). *Dung beetle ecology*. Princeton University Press, EEUU. 463 pp.
- Koike, S., Morimoto, H., Kozakai, C., Arimoto, I., Soga, M., Yamasaki, K. & Koganezawa, M. (2012). The role of dung beetles as a secondary seed disperser after dispersal by frugivore mammals in a temperate deciduous forest. *Acta Oecologica*, **41**: 74–81.
- Larsen, T., Williams, N.M. & Kremen, C. (2005). Extinction order and altered community structure rapidly disrupt ecosystem functioning. *Ecology Letters*, **8**: 538–547.
- Laverde, L.J., Castellanos, M.C. & Stevenson, P. (2002). Dispersión secundaria de semillas por escarabajos coprófagos (Scarabaeidae) a partir de heces de churucos (*Lagothrix lagothricha*) en el parque nacional Tinigua, Colombia. *Universitas Scientiarum*, **7**: 17–29.
- Lawson, C.R., Mann, D.J. & Lewis, O.T. (2012). Dung beetles reduce clustering of tropical tree seedlings. *Biotropica*, **44**: 271–275.
- López-Collado, J., Cruz-Rosales, M., Vilaboa-Arroniz, J., Martínez-Morales, I., & González-Hernández, H. (2017). Contribution of dung beetles to cattle productivity in the tropics: A stochastic-dynamic modeling approach. *Agricultural Systems*, **155**: 78–87.
- Losey, J.E. & Vaughan, M. (2006). The economic value of ecological services provided by insects. *BioScience*, **56**: 311–323.
- Nichols, E. & Gardner, T.A. (2011). Dung beetles as a candidate study taxon in applied biodiversity conservation research. *En*: Simmons, L.W. & J. Ridsdill-Smith (eds.). *Dung beetle ecology and evolution*. Wiley-Blackwell, Reino Unido. pp. 267–293.
- Nichols, E., Gardner, T.A. & Peres, C.A. (2009). Spector y ScarabNet. 2009. Co-declining mammals and dung beetles: an impending ecological cascade. *Oikos*, **118**: 481–487.
- Nichols, E., Spector, S., Louzada, J., Larsen, T., Amezcuita, S. & Favila, M.E. (2008). Ecological functions and ecosystem services provided by Scarabaeinae dung beetles. *Biological Conservation*, **141**: 1461–1474.
- Ocampo Castillo, J. (2017). Movimiento de semillas por escarabajos coprófagos (Coleoptera: Scarabaeinae) en un bosque tropical seco de México. Tesis. Facultad de Biología, Universidad Michoacana de San Nicolás de Hidalgo, México. 58 pp.
- Ponce-Santizo, G., Andresen, E., Cano, E. & Cuarón, A.D. (2006). Dispersión primaria de semillas por primates y dispersión secundaria por escarabajos coprófagos en Tikal, Guatemala. *Biotropica*, **38**: 390–397.
- Pouville, S., Jouard, S., Feer, F., Tully, T. & Ponge, J.-F. (2009). The latrine effect: impact of howler monkeys on the distribution of small seeds in a tropical rain-forest soil. *Journal of Tropical Ecology*, **25**: 239–248.
- Santos-Heredia, C. & Andresen, E. (2014). Upward movement of buried seeds: another ecological role of dung beetles promoting seedling establishment. *Journal of Tropical Ecology*, **30**: 409–417.
- Santos-Heredia, C., Andresen, E. & Stevenson, P. (2011). Secondary seed dispersal by dung beetles in an Amazonian forest fragment of Colombia: influence of dung type and edge effect. *Integrative Zoology*, **6**: 399–408.
- Santos-Heredia, C., Andresen, E. & Zárate, D.A. (2010). Secondary seed dispersal by dung beetles in a Colombian rain forest: effects of dung type and defecation pattern on seed fate. *Journal of Tropical Ecology*, **26**: 355–364.
- Scholtz, C.H., Davis, A.L.V. & Kryger, U. (2009). *Evolutionary biology and conservation of dung beetles*. Pensoft, Bulgaria. 566 pp.
- Slade, E. M., Mann, D.J. & Lewis, O.T. (2011). Biodiversity and ecosystem function of tropical forest dung beetles under contrasting logging regimes. *Biological Conservation*, **144**: 166–174.
- Slade, E.M., Mann, D.J., Villanueva, J.F. & Lewis, O.T. (2007). Experimental evidence for the effects of dung beetle functional group richness and composition on ecosystem function in a tropical forest. *Journal of Animal Ecology*, **76**: 1094–1104.
- Thompson, K. (2000). The functional ecology of seed banks. *En*: Fenner, M. (ed.). *Seeds: The ecology of regeneration in plant communities*. CABI, Reino Unido. pp. 85–111.
- Warr, J.S., Thompson, K. & Martin, K. (1993). Seed banks as a neglected area of biogeographic research: a review of literature and sampling techniques. *Progress in Physical Geography*, **17**: 329–347.