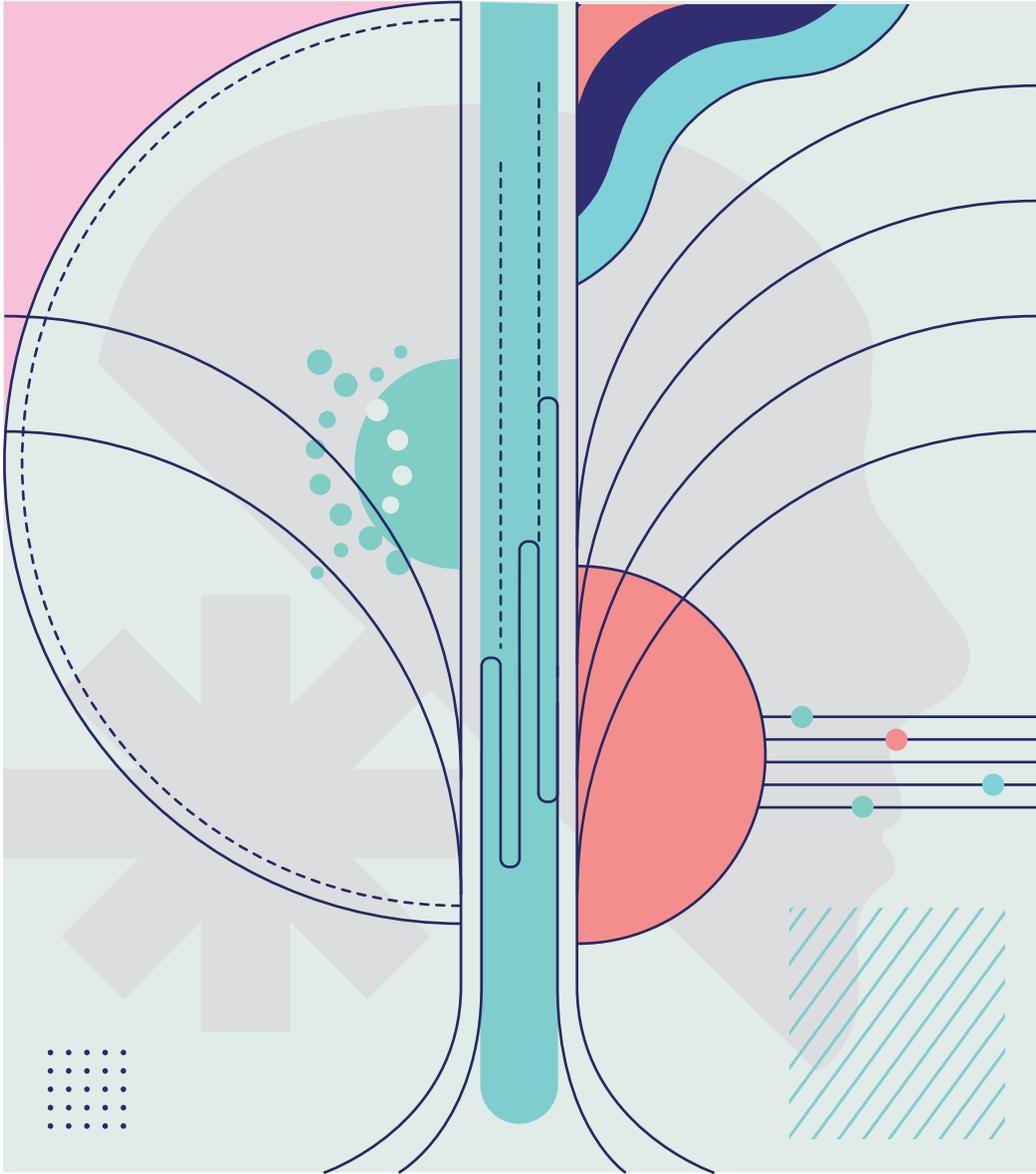


# Biología teórica, explicaciones y complejidad

Colección Complejidad y Salud, Vol. 8



José Luis Cómbita y Carlos Eduardo Maldonado (Comps.)

**BIEVEP**  
BIOLOGÍA EVOLUTIVA Y EPISTEMOLÓGICA  
FUNDACIÓN

**UNIVERSIDAD  
EL BOSQUE**  
Editorial



Colección Complejidad y Salud, Vol. 8

---

# **Biología teórica, explicaciones y complejidad**

---

© Universidad El Bosque  
© Editorial Universidad El Bosque  
© Fundación BIEVEP

Rectora: María Clara Rangel Galvis

*Biología teórica, explicaciones y complejidad*  
Colección *Complejidad y Salud*, Vol. 8

José Luis Cóbbita (Comp.)  
Carlos Eduardo Maldonado Castañeda (Comp.)  
Myriam Viviana Delgado Merchán  
Francesca Merlin  
Aimer Alonso Gutiérrez Díaz  
Rodrigo González Florián  
Andrés Mauricio Forero Cano  
Nelson Alfonso Gómez Cruz  
Luis Fernando Niño Vásquez  
Juan Pablo González Medina  
Gustavo Caponi  
Gabriel Vélez Cuartas  
Germán Mariano Gasparini  
Leopoldo Héctor Soibelzon  
Esteban Soibelzon  
Delfina Molina  
Jorge Ari Noriega  
Claudia Alejandra Medina Uribe  
Alfredo Pereira Júnior  
Vinícius Nunes Alves  
Luis Alejandro Gómez Barrera  
Francisco Osorio

Primera edición, diciembre de 2020  
ISBN: 978-958-739-220-3 (Impreso)  
ISBN: 978-958-739-221-0 (Digital)

Editor: Miller Alejandro Gallego Cataño  
Dirección gráfica y diseño: María Camila Prieto Abello  
Corrección de estilo: Liliana Ortiz Fonseca

Hecho en Bogotá D.C., Colombia  
Vicerrectoría de Investigaciones  
Editorial Universidad El Bosque  
Av. Cra. 9 n.º 131A-02, Bloque A. 6.º piso  
+57 (1) 648 9000, ext. 1395  
editorial@unbosque.edu.co  
www.investigaciones.unbosque.edu.co/editorial

Impresión: Image Print Limitada  
Abril de 2021

Todos los derechos reservados. Esta publicación no puede ser reproducida ni en su todo ni en sus partes, ni registrada en o transmitida por un sistema de recuperación de información, en ninguna forma ni por ningún medio, sea mecánico, fotoquímico, electrónico, magnético, electroóptico, por fotocopia o cualquier otro, sin el permiso previo por escrito de la Editorial Universidad El Bosque.

Universidad El Bosque | Vigilada Mineducación. Reconocimiento como universidad: Resolución n.º 327 del 5 de febrero de 1997, MEN. Reconocimiento de personería jurídica: Resolución 11153 del 4 de agosto de 1978, MEN. Reacreditación institucional de alta calidad: Resolución N.º 013172 del 17 de julio 2020, MEN.

576.82 M15b

Maldonado, Carlos Eduardo

Biología teórica, explicaciones y complejidad / Carlos Eduardo Maldonado, José Luis Cóbbita, Myriam Viviana Delgado Merchán, Francesca Merlin, Aimer Alonso Gutiérrez Díaz, Rodrigo González Florián, Andrés Mauricio Forero Cano, Nelson Alfonso Gómez Cruz, Luis Fernando Niño Vásquez, Juan Pablo González Medina, Gustavo Caponi, Gabriel Vélez Cuartas, Germán Mariano Gasparini, Leopoldo Héctor Soibelzon, Esteban Soibelzon, Delfina Molina, Jorge Ari Noriega, Claudia Alejandra Medina Uribe, Alfredo Pereira Júnior, Vinícius Nunes Alves, Luis Alejandro Gómez Barrera y Francisco Osorio -- Bogotá: Universidad El Bosque, 2021

768 p.; 16 x 24 cm -- (Colección Complejidad y Salud; Vol. 8)  
Incluye tabla de contenido, índices y referencias bibliográficas al terminar cada capítulo

ISBN: 9789587392203 (Impreso)  
ISBN: 9789587392210 (Digital)

1. Complejidad (Filosofía) 2. Evolución 3. Vida -- Origen  
4. Biología evolutiva 5. Evaluación ecológica (Biología) 6. Biología -- Investigaciones I. Cóbbita, José Luis II. Delgado Merchán, Myriam Viviana III. Merlin, Francesca IV. Gutiérrez Díaz, Aimer Alonso V. González Florián, Rodrigo VI. Forero Cano, Andrés Mauricio VII. Gómez Cruz, Nelson Alfonso VIII. Niño Vásquez, Luis Fernando IX. González Medina, Juan Pablo X. Caponi, Gustavo XI. Vélez Cuartas, Gabriel XII. Mariano Gasparini, Germán XIII. Soibelzon, Leopoldo Héctor XIV. Soibelzon, Esteban XV. Molina, Delfina XVI. Noriega, Jorge Ari XVII. Medina Uribe, Claudia Alejandra XVIII. Pereira Júnior, Alfredo XIX. Nunes Alves, Vinícius XX. Gómez Barrera, Luis Alejandro XXI. Osorio, Francisco XXII. Universidad El Bosque. Vicerrectoría de Investigaciones.

Fuente. SCDD 23ª ed. – Universidad El Bosque. Biblioteca Juan Roa Vásquez (Marzo de 2021) - RR

Colección Complejidad y Salud, Vol. 8

---

# Biología teórica, explicaciones y complejidad

---

José Luis Cómbita y Carlos Eduardo Maldonado (Comps.)



# Contenido

/ \_\_\_\_\_

**Parte I** \_\_\_\_\_

Cap. **1** \_\_\_\_\_

Cap. **2** \_\_\_\_\_

Cap. **3** \_\_\_\_\_

Cap. **4** \_\_\_\_\_

Cap. **5** \_\_\_\_\_

Cap. **6** \_\_\_\_\_

Cap. **7** \_\_\_\_\_

<b>Introducción</b>	3
Carlos Eduardo Maldonado Castañeda y José Luis Cómbita	
<b>Conceptos y problemas</b>	23
<b>Influencia del medio ambiente en la teoría de la evolución</b>	
José Luis Cómbita y Myriam Viviana Delgado Merchán	
	25
<b>Epigenetics and/as complexity</b>	
Carlos Eduardo Maldonado Castañeda	53
<b>Two epistemic traditions in epigenetics: A comparison</b>	
Francesca Merlin	73
<b>Crítica de la primacía ontológica de la herencia genética sobre la epigenética</b>	
Aimer Alonso Gutiérrez Díaz	99
<b>Extendiendo el concepto de herencia desde la emergencia de nuevos niveles de organización e individualidad biológica</b>	
Rodrigo González Florián	135
<b>Origen y evolución de la forma orgánica: mecanismos de cambio evolutivo mediados por plasticidad fenotípica</b>	
Andrés Mauricio Forero Cano	173
<b>Computación biológica: el estudio de la naturaleza computacional de los sistemas vivos</b>	
Nelson Alfonso Gómez Cruz y Luis Fernando Niño Vásquez	237

# Contenido

Cap. **8** \_\_\_\_\_

Cap. **9** \_\_\_\_\_

Cap. **10** \_\_\_\_\_

Cap. **11** \_\_\_\_\_

**Parte II** \_\_\_\_\_

Cap. **12** \_\_\_\_\_

Cap. **13** \_\_\_\_\_

Cap. **14** \_\_\_\_\_

---

**El lugar de la biomimesis en la intersección naturaleza-  
tecnología: delimitaciones y perspectivas de un “algo”  
en desarrollo**

Juan Pablo González Medina

297

---

**La forma del árbol de la vida: la metáfora de un proceso  
de transformación constante**

Juan Pablo González Medina

341

---

**¿Qué les pasa a los linajes?**

Gustavo Caponi

403

---

**Notas para una teoría primitiva del sentido**

Gabriel Vélez Cuartas

464

---

**Explicaciones y enfoques**

505

---

**El Gran Intercambio Biótico Americano (GIBA): un  
fenómeno biológico sin precedentes**

Germán Mariano Gasparini, Leopoldo Héctor Soibelzon y  
Esteban Soibelzon

507

---

**Los pecaríes (Cetartiodactyla, Mammalia) de América del  
Sur: aspectos sistemáticos, biogeográficos y ecológicos**

Germán Mariano Gasparini y Delfina Molina

565

---

**Darwin y los coleópteros: de *hobby* a pasión y de pasión a  
semilla inspiradora**

Jorge Ari Noriega

609

# Contenido

Cap. **15** \_\_\_\_\_

Cap. **16** \_\_\_\_\_

Cap. **17** \_\_\_\_\_

Cap. **18** \_\_\_\_\_

/ \_\_\_\_\_

/ \_\_\_\_\_

/ \_\_\_\_\_

<hr/>	<b>Cuidado parental y evolución del rasgo subsocial en los escarabajos de la subfamilia Scarabaeinae (Coleoptera)</b> Claudia Alejandra Medina Uribe	631
<hr/>	<b>Cognition and sentience in plants: A lesson from the astrocyte</b> Alfredo Pereira Júnior y Vinícius Nunes Alves	663
<hr/>	<b>El cáncer: una expresión de la complejidad de la vida</b> Luis Alejandro Gómez Barrera	679
<hr/>	<b>Las ciencias sociales miran a la biología</b> Francisco Osorio	707
<hr/>	<b>Los autores</b>	729
<hr/>	<b>Índice temático</b>	744
<hr/>	<b>Índice onomástico</b>	762

15

---

Claudia Alejandra Medina Uribe

---

**Cuidado parental  
y evolución del  
rasgo subsocial  
en los escarabajos  
de la subfamilia  
Scarabaeinae  
(Coleoptera)**

## 15.1 Introducción

El comportamiento social en animales es un tema fascinante que ha cautivado a muchos científicos y ha producido hallazgos fundamentales en la biología desde los tiempos de Darwin (Darwin, 1859; Wilson, 1975; West-Eberhard, 1975). En el rasgo social se pone de manifiesto la evolución cooperativa, lo que significa que hay beneficio mutuo antes que competencia. Esto evidencia otros niveles de evolución a los originalmente planteados por Darwin de selección natural individual. Desarrollada por E. O. Wilson, la teoría del comportamiento social se refiere a un nivel alto de organización, en la cual los adultos cuidan de sus crías, hay traslape de generaciones, los miembros están reunidos en castas estériles y forman colonias (Wilson, 1975). La eusocialidad es el nivel social más alto y en insectos ha evolucionado independientemente por lo menos 20 veces; en grupos de Hymenoptera: hormigas, avispas y abejas, apareció por primera vez en el Cretácico medio (Grimaldi y Engel, 2005).

Además del comportamiento social se han categorizado al menos siete términos para otros varios niveles de organización: subsocial, comunal, presocial, semisocial y otros (Costa y Fitzgerald, 2005). El comportamiento subsocial incluye el rasgo comportamental de cuidado de padres a sus descendientes. Sin embargo, no existe traslape de generaciones ni división en castas, que sí existe en el comportamiento completamente social. A pesar de que cuidados como la construcción de nidos, o el aseguramiento de alimento benefician el desarrollo de la descendencia, la subsocialidad se refiere solo a los cuidados después de la oviposición. El cuidado parental es una estrategia evolutiva de comportamiento en la que los padres invierten para una mejor eficacia biológica de su progenie; su eficiencia en contrarrestar con-

diciones difíciles para sus descendientes ha sido demostrada en cientos de casos de convergencia, a través de un vasto número de linajes (Tallamy, 1984). El cuidado parental es el comportamiento más extendido en diferentes niveles de organización social, tradicionalmente registrado en diferentes grupos de vertebrados y ha sido ampliamente estudiado en peces, aves y mamíferos (Balshine, 2012).

En insectos tropicales el cuidado parental es un vasto mundo de conocimiento por descubrir; se ha registrado en por lo menos 50 familias y se conoce que al menos 13 órdenes de insectos han desarrollado algún tipo de cuidado parental después de la oviposición (Tallamy y Wood, 1986; Costa, 2006). Se sabe que, en insectos, esta estrategia ha evolucionado independientemente en numerosos grupos, y en general, está relacionada con ambientes difíciles, extremos, únicos, o sobre recursos alimenticios altamente efímeros o competitivos. Una pregunta crucial y que ha motivado el desarrollo de este capítulo es: ¿cuál fue el motor para el desarrollo de estrategias evolutivas que desembocaron en el cuidado parental en escarabajos Scarabaeinae? Se presenta información, a modo de revisión, sobre el cuidado parental y el comportamiento subsocial desarrollado en escarabajos del grupo comúnmente conocidos como “escarabajos coprófagos” de la subfamilia Scarabaeinae.

## 15.2 Escarabajos, coleópteros de la subfamilia Scarabaeinae

La subfamilia Scarabaeinae es un grupo natural, monofilético, soportado por caracteres morfológicos específicos (Philips *et al.*, 2004; Monaghan, *et al.*, 2007), y es un grupo biológica y ecológi-

camente bien definido (Hanski y Cambefort, 1991). La característica principal de los escarabajos Scarabaeinae es su alimentación y nidificación a partir de materia orgánica en descomposición, que incluye principalmente excremento, carroña, material vegetal, hojas, madera y frutos, además de hongos, y, en algunos casos, el uso de partes y exudados de animales (Halffter y Matthews, 1966; Browne y Scholtz, 1999). Este grupo de escarabajos se conoce comúnmente como coprófagos, necrófagos o carroñeros. Sin embargo, dada la diversidad de recursos alimenticios que explotan y su importante función ecológica, deben ser llamados en un sentido más amplio como escarabajos biorrecicladores.

Al igual que los polinizadores, que han ganado mucho reconocimiento por su aporte fundamental al hombre, por el servicio de la polinización, este grupo de escarabajos aporta varios servicios en la categoría de soporte, regulación y cultura, de los muy conocidos y valorados servicios ecosistémicos (MEA 2003; ver resumen en tabla 1). Este grupo de insectos aporta invaluable bienes sobre todo a la actividad ganadera; se calcula que las funciones ecológicas de estos insectos pueden reducir costos entre 380 y 480 millones de dólares al año, al fertilizar pastos, eliminar moscas y otros parásitos, además de favorecer la salud del suelo, según estudios realizados en Norteamérica (Losey y Vaughan, 2006) y en el Reino Unido (Beynon, *et al.*, 2015). Por la estrecha asociación y dependencia de presencia de vertebrados en hábitats naturales, este grupo de escarabajos ha sido además valorado por su condición de indicadores de la salud de los ecosistemas (Halffter y Favila, 1993).

Es precisamente el desarrollo del rasgo subsocial, dado en un cuidado parental de su progenie, además de su capacidad de explotar variados recursos alimenticios y vivir en diferentes tipos

*Tabla 1.* Función ecológica de escarabajos Scarabaeinae representada en servicios ecosistémicos

<b>Servicio ecosistémico</b>	<b>Definición</b>	<b>Función ecológica escarabajos Scarabaeinae</b>	<b>Beneficios</b>
Regulación	Regulación del clima	Estabilidad climática, reducción de gases CH <sub>4</sub> , N <sub>2</sub> O, CO <sub>2</sub>	Mitigación a cambio climático
	Control de plagas	Control de moscas del ganado y parásitos gastrointestinales	Reducción de costos de drogas veterinarias, mayor producción de carne y leche
	Control de inundaciones	Bioturbación	
Soporte	Formación y conservación de suelos	Bioturbación	Regulación de agua, evita inundaciones
	Ciclado de nutrientes	Lixiviación de nutrientes, fertilización	Reducción de costos en fertilización de pasturas
Cultural	Salidas culturales, inspiración, arte, espiritualidad	Fuente de alimento para aves y anfibios	Biodiversidad, recreación, ecoturismo

*Fuente:* elaboración propia.

de hábitats, lo que ha favorecido el éxito evolutivo de este grupo, que cuenta con cerca de 6.500 especies distribuidas en todos los continentes (Schoolmeester, 2019).

### 15.3 Cuidado parental

Entre los factores que han influido en la evolución del cuidado parental están tanto la depredación como las diferentes condiciones ambientales difíciles, lo que ha llevado a la especialización de los organismos para asegurar la sobrevivencia de los descendientes. En el caso de los escarabajos coprófagos, más que proteger de los depredadores, ha sido asegurar que un alimento que es efímero, sujeto a la descomposición, sea de alguna manera resguardado y esté disponible para la alimentación y el desarrollo de la larva, lo que ha sido la motivación de la bola nido (Halfpter y Matthews, 1966).

Se cree que en los Scarabaeinae la nidificación evolucionó y está asociada con el hábito alimenticio. El hipotético ancestral hábito alimenticio de esta subfamilia es saprófago y detritívoro (Krell, 2006), mientras que el hábito coprófago es un comportamiento derivado que se extendió en la subfamilia favorecido por la radiación de mamíferos ungulados y su provisión de excremento en las sabanas africanas (Hanski y Cambefort, 1991; Browne y Scholtz, 1999). Tanto el excremento como la carroña, que son las fuentes de alimento más comunes en la subfamilia, son fuentes efímeras, azarosamente distribuidas y a su vez altamente competidas. Asegurar disponibilidad de esta porción de alimento para sus descendientes llevó a una gran diversidad de variaciones del comportamiento reproductivo y a múltiples estrategias de nidificación que se han desarrollado en la subfamilia, desde incipientes

hasta muy elaboradas, que son únicas en el mundo de los insectos y que han contribuido indudablemente a su inigualable éxito biológico (Halffter y Edmonds, 1982).

Una característica fisiológica única de la subfamilia es la reducción de ovarios y ovariolas; las hembras tienen un ovario con una sola ovariola (Halffter y Edmonds, 1982), a diferencia de otros grupos de Scarabaeoidea que presentan desde dos ovarios con dos ovariolas, como es el caso de especies de Passallidae (Castillo y Ritcher, 1973; Cruz y Castillo, 2008); en la familia Melolonthidae (Martínez-Morales y Morón, 2015) lo común es dos ovarios con seis ovariolas, y en la familia Lucanidae (Ritcher y Baker, 1974) dos ovarios con 12 ovariolas. Esta reducción en el aparato reproductor está ligada a su comportamiento reproductivo, y más específicamente a su habilidad de hacer nidos y aprovisionarlos con alimento para su progenie. Existe mucha variabilidad en el comportamiento reproductivo, desde los que forman su bola nido dentro de la misma masa de alimento –conocidos como endocópridos (residentes)–, hasta los que entierran porciones del mismo alimento inmediatamente debajo de la masa principal, paracópridos (cavadores), o los que mueven o ruedan bolas del alimento lejos de la masa principal, conocidos como telecóprios (rodadores) (Bornemissza, 1976).

## **15.4 Historias de amor: generalidades del comportamiento reproductivo**

Los escarabajos Scarabaeinae forman parejas por periodos cortos o largos, dependiendo de la cooperación del macho en la cría. Sus encuentros son en la fuente de alimento, ya sea excremento, ca-

roña u otro, y se ha confirmado su efectiva comunicación química a través de feromonas en la atracción sexual (Tribe, 1975). En la subfamilia se reconoce la presencia de glándulas tegumentarias que secretan feromonas; algunas ubicadas en el aparato bucal y en el pigidio, con lo que se ha confirmado que tienen una comunicación química desarrollada (Vuts *et al.*, 2014). La comunicación química no se usa solo para el encuentro de pareja, sino que estos coleópteros también secretan sustancias que funcionan como antibióticos o repelentes, que las usan para proteger la bola nido, y también se ha comprobado que existe una comunicación química con la larva, hay intercambio de sustancias químicas a través del canal poroso de aireación que tiene la bola nido (Klemplerer, 1986). Además en este grupo se presenta comunicación auditiva, y se ha comprobado que algunas especies producen sonidos por medio de estridulaciones, friccionando partes del cuerpo, y así se mantiene una comunicación entre la larva y la hembra dentro del nido (Halffter y Matthews, 1966), comportamiento estudiado ampliamente en la familia Geotrupidae (Palestrini *et al.*, 1990).

En un esquema general, una secuencia reproductiva en los Scarabaeinae incluye: localización de la fuente de alimento, establecimiento de la pareja, construcción del nido, aprovisionamiento del nido con el recurso alimenticio, formación de una o varias bolas nido, oviposición y cuidado parental temporal o completa del ciclo, por uno o ambos sexos (Halffter y Edmonds, 1982).

La fecundidad en hembras de Scarabaeinae es baja aun en especies pequeñas, y muy reducida en especies de gran tamaño. Una de las especies de mayor tamaño dentro de la subfamilia, la especie icónica de la conservación en Sudáfrica, *Circellium bacchus* Fabricius 1781, tiene una distribución muy restringida

en el sur del continente y depende del excremento de elefante para su reproducción, por lo que ha sido propuesta como especie sombrilla e importante como especie de alto valor en conservación (Kryger *et al.*, 2006). Esta especie presenta un único evento reproductivo por año y una sola bola nido, con un alto grado de cuidado parental por parte de la hembra, que acompaña su cría durante los cinco a seis meses que dura el desarrollo de larva y pupa (Kryger *et al.*, 2006). En otras especies, generalmente pequeñas, la duración del ciclo de vida varía entre 38 y 60 días, con dos o tres ciclos de reproducción en el año, como se ha registrado en varias especies de *Onthophagus* (Huerta *et al.*, 2010; Arellano *et al.*, 2015).

Un aspecto interesante en el grupo es la relación entre la fisiología reproductiva y el cuidado parental; a medida que la hembra cuida de su progenie, el desarrollo de la ovariola es inhibido y los oocitos presentes en el vitelario son reabsorbidos. Este comportamiento ha sido ampliamente documentado en el género *Copris* (Huerta *et al.*, 2003). Esta relación fisiológica también sucede en los machos, como ha sido estudiado en la especie *Canthon cyanellus* Leconte, 1859; durante el cuidado parental tanto el ovario como los folículos testiculares se degeneran (Benítez y Martínez, 1982).

Como se mencionó antes, una división importante dentro de la subfamilia Scarabaeinae son los hábitos que han agrupado estos escarabajos en gremios ecológicamente importantes de residentes, cavadores y rodadores. Aunque esta división no es soportada filogenéticamente (Philips *et al.*, 2004), la división de cavadores y rodadores es muy usada tanto en la interpretación de análisis de resultados ecológicos como en estudios de compe-

tencia; así mismo estos gremios son relevantes en el momento de describir las variaciones del comportamiento reproductivo y de relocalización del alimento.

## 15.5 Nidificación en escarabajos residentes: el caso de *Eurysternus*

El género *Eurysternus* Dalman, 1824 tiene un excepcional comportamiento reproductivo, que difiere en varios aspectos del resto de Scarabaeinae y corresponde al patrón VI de nidificación, establecido por Halffter y Edmonds (1982). Las especies de *Eurysternus* son coprófagas y se alimentan directamente de la fuente de alimento; no hay relocalización del excremento, no lo entierran como los cavadores ni ruedan la bola como los rodadores, por lo que son considerados endocópridos o residentes. Los *Eurysternus* tienen periodos largos de alimentación antes de la reproducción, mientras alcanzan la maduración sexual (Huerta *et al.*, 2003). La reproducción en este género comienza con lo que Huerta *et al.* (2003) denominaron “ceremonia nupcial” (*nuptial feast*), y es cuando la hembra elabora las bolas que servirán de alimento a las larvas, ocurre la cópula y la oviposición. La hembra protege las bolas con una capa gruesa de tierra que las separa del suelo y les sirve de protección, y en algunas especies se ha observado cuidado parental después de la oviposición (Huerta *et al.*, 2005).

Se ha comprobado que la elaboración de bolas por parte de la hembra está asociada con la reproducción, pues hembras sin la presencia de machos no elaboran bolas. Un comportamiento extraño observado en especies de este género criadas en laboratorio es la destrucción de las bolas nido y la muerte y alimentación por

parte de machos y hembras de los inmaduros. Este comportamiento que se observó solo en nidos provisionales y nunca en los nidos definitivos, es lo que los autores denominaron como “infanticidio” (Huerta *et al.*, 2003). No se conoce cómo es el comportamiento de esta especie en condiciones naturales, pues las observaciones del comportamiento de *Eurysternus* se han adelantado en crías experimentales en laboratorio. Es posible que en un escenario de mayor competencia por el recurso la frecuencia de nidos provisionales se establezca (Huerta y Martínez, 2008).

Dentro de los *Eurysternus*, la especie *E. foedus* presenta una nidificación diferente; la hembra de esta especie tiene un comportamiento parecido a los escarabajos cavadores de tipo III: prepara un “pastel” en el que deposita el huevo y cuida del desarrollo de la larva con la participación del macho. Aunque esta especie no elabora bolas nido como el resto de especies de *Eurysternus*, sí presenta cuidado después de la oviposición (Huerta *et al.*, 2005).

## 15.6 Nidificación y cuidado parental en escarabajos cavadores

Halfpeter y Edmonds (1982) dividieron el comportamiento reproductivo de los cavadores en tres patrones diferentes: el patrón I es el más incipiente y más generalizado dentro de la subfamilia; en muchos casos forman una masa en forma de salchicha o bola, en la que se pone el huevo y la larva se desarrolla (Scholtz *et al.*, 2009). En el patrón II se presenta la excavación de una primera cámara de reproducción, y el patrón III es el más elaborado. En el proceso de nidificación es frecuente la formación de una masa

—que algunos autores denominan “pastel”— en la que los adultos agregan sus propios excrementos para incorporar bacterias y microorganismos que serán usados por las larvas (Halffter y Edmonds, 1982).

En el patrón 1, la larva se alimenta en una masa de alimentación, la cámara de ovoposición, donde la hembra pone el huevo, no está aislada, no hay una bola nido definida y no hay cuidado durante el desarrollo de la larva. Especies de varias tribus presentan este tipo de nidificación, y ha sido documentado en especies de los géneros *Onthophagus* Latreille, 1802; *Canthidium*, Erichson, 1847; *Ateuchus* Weber, 1801; *Scatimus* Erichson, 1847; *Drepanocerus* Goodey, 1953; y *Chironitis* Lansberge, 1872, entre otros (Halffter y Edmonds, 1982). Un ejemplo de este patrón de nidificación es bien conocido para la especie *Attavicinus monstruosus* (Bates, 1886), la cual nidifica a partir de detritos provenientes de los basureros de los nidos de la hormiga cortadora *Atta mexicana* (Halffter y Edmonds, 1982).

Las hembras de esta especie son más ornamentadas que los machos en el pronoto, algo inusual en la subfamilia; al parecer estos ornamentos sirven para defender el nido de competidores que viven asociados con los nidos de hormigas (Philips y Bell, 2008). La nidificación de esta especie —detalladamente descrita en Halffter y Edmonds (1982)— es llevada a cabo por la hembra, que construye un túnel principal con varias ramificaciones ciegas al final, y en cada una de estas empaca los detritos y construye una incipiente cámara de ovoposición, pone un huevo, compacta otros 10 cm de detritos y pone el siguiente, así un nido terminado es una masa cilíndrica de detritos compactados con huevos dispuestos cada 10 cm aproximadamente. Aunque las hembras de esta especie no cuidan las bolas nido en sus fases posteriores,

como ocurre en otros patrones de nidificación, la preparación de la galería, el aprovisionamiento y la ovoposición aislada son una forma incipiente de cuidado parental.

En el patrón II, la larva se desarrolla en una bola nido, la cual es recubierta con una capa de suelo, hay cámara de oviposición separada, el nido puede ser simple o compuesto, arreglado en hilera o en cámaras separadas (Halffter y Edmonds, 1982). El recubrimiento de la bola nido permite que la larva esté aislada de parásitos y cleptoparásitos, y generalmente hay cuidado parental, que puede ser temporal, solo en los primeros instars de desarrollo de la larva. Sin embargo, en ensayos de cría en laboratorio se ha detectado que, para algunas especies, cuando se retira la hembra, en la fase de pupa es cuando existe la mayor mortalidad dentro del nido (Halffter y Matthews, 1966).

El III es el patrón de nidificación más complejo dentro de los cavadores; la hembra prepara un nido, lo aprovisiona con excremento con el cual forma un “pastel”, que es enriquecido con excremento de los padres, lo que proporciona microorganismos indispensables para la alimentación de las larvas (Halffter, 1997; Huertas *et al.*, 2003). De este pastel, como ha sido observado en varias especies de *Copris* Müller 1764, la hembra moldea las bolas nido, que generalmente tienen forma de pera, y son protegidas químicamente para inhibir hongos, y hay cuidado parental hasta la eclosión del nuevo adulto. Este patrón, como ya se mencionó, ha sido ampliamente estudiado en laboratorio para *Copris*, por Huerta *et al.* (1981, 2003). En esta especie la pareja se mantiene mientras se aprovisiona el nido y se hace el pastel, luego el macho abandona el nido y la hembra continúa el cuidado de la progenie hasta que eclosionan los nuevos adultos (Huerta *et al.*, 1981). Para especies de *Copris* (*C. incertus* Say 1835 y *C. klugi* Harold,

1869) se pudo comprobar que las hembras detectan la actividad de la larva o pupa dentro de las bolas. En los experimentos en que las bolas contenían huevos, larvas o pupas muertas, las hembras dejaron de cuidarlas; su comportamiento en algunos casos fue destruir las bolas nido, algunas usaron los restos para hacer nuevas bolas y poner nuevos huevos, y en otros casos el nido fue abandonado por ellas (Huerta y Andagua, 2007).

## 15.7 Nidificación y cuidado parental en escarabajos rodadores

La característica principal de comportamiento en los escarabajos rodadores es que forman una bola perfectamente esférica con el alimento, la cual es rodada y enterrada distante de la fuente original. Las especies rodadoras exhiben gran destreza en la elaboración rápida de la bola a partir de diferentes tipos de recursos: varios tipos de heces, animales muertos (carroña), detritos y hasta con hojas o material vegetal, como es el caso de *Cephalodesmius* Westwood, 1841.

Dentro de las especies coprófagas se han observado comportamientos particulares: las especies del género *Canthon* Hoffmannsegg, 1817, forman la bola juntando con sus patas anteriores el excremento disperso que los monos aulladores del género *Alouatta* (Estrada y Coates-Estrada, 1999) dejan sobre las hojas. Después de formar la bola, el escarabajo la rueda sobre la superficie de la hoja y se deja caer al suelo agarrado de ella; este comportamiento ha sido observado en *Canthon* del grupo *politus* en la Reserva Nacional Forestal Bosque de Yotoco (Colombia) y en *Canthon angustatus* Harold, 1867, en la Isla de Barro Colorado (Panamá) (observación personal de la autora).

Dentro de las especies típicamente carroñeras, se tienen observaciones detalladas en *C. cyanellus* y *C. quinquemaculatus* Castelnau, 1840, especies que se ha logrado criar en laboratorio con pescado fresco (Favila, 1993; Halffter *et al.*, 2013). Estas especies tienen dientes clipeales que les permiten cortar pedazos del animal y formar la bola, que al hacerla rodar se compacta con el suelo que se adhiere.

Generalmente las primeras bolas que hacen los escarabajos son de alimentación, y cuando alcanzan la madurez sexual perfeccionan las bolas más grandes y las destinan a la reproducción (Halffter *et al.*, 2013). En algunas especies del género *Canthon* es común observar –tanto en campo como en laboratorio– individuos haciendo bolas una y otra vez, y muchas de estas quedan abandonadas, como si el escarabajo ensayara el procedimiento para *al momento de nidificación hacer la bola perfecta* (observación personal de la autora).

En este grupo la nidificación se hace superficial, o bajo el suelo, pero en galerías poco profundas existe cooperación de machos en la elaboración de la bola, y en algunos casos cuidado de la bola nido por ambos sexos. Los nidos pueden ser simples, con una sola bola nido, o compuestos (Halffter y Edmonds, 1982). Hay muchas variaciones a este patrón general y diferencias con los cavadores, en que los nidos son menos elaborados y menos profundos, pero hay más cuidado por parte de los padres.

En muchas especies la bola es elaborada por macho y hembra y rodada en conjunto; el macho muestra más esfuerzo, y en muchos casos es quien empuja y entierra la bola. Durante este proceso la pareja copula repetidas veces y es la hembra quien perfecciona las bolas nido (Halffter *et al.*, 2013). Una característica en este grupo es la presencia de un sistema de glándulas que producen compuestos químicos y semioquímicos, que son

impregnados a la bola durante el rodaje, para proteger la bola de reproducción y el nido (Halffter *et al.*, 2013). El par de glándulas pigidiales se localizan ventralmente en el último segmento del abdomen (Plout-Sigwalt, 1982), cerca a la apertura del pigidio, y es por donde secretan las sustancias químicas, que tienen fuerte olor y *las cuales tienen* diferencias en sus componentes moleculares entre especies distintas. Se ha percibido que el olor emitido por la sustancia en especies distintas, así sean próximas, es diferente y sirve para diferenciar especies muy cercanas y parecidas morfológicamente (datos de la autora sin publicar).

En especies de los géneros africanos *Kheper* Janssens, 1940 y *Scarabaeus* Linnaeus, 1758 se ha observado el ofrecimiento prenupcial, que es cuando el macho prepara una bola para la hembra, la cual ella consume mientras copulan. Como la hembra no nidifica inmediatamente, el macho deja paquetes de espermatozoides que pueden ser usados en posteriores posturas (Halffter *et al.*, 2013). Especies del género *Kheper* producen uno o dos huevos por año y la hembra cuida la descendencia por varios meses (Burger *et al.*, 2008).

En muchas especies de rodadores se ha observado la cooperación de ambos sexos tanto en la elaboración de la bola como en el rodaje. Al rodar la bola los machos pueden hacer mayor esfuerzo y la hembra ir sobre la bola, además ambos sexos se enfrentan y pelean por defender la bola de posibles intentos de robo.

En algunas especies de *Canthon* se ha registrado cuidado parental por ambos sexos (Hanski y Cambefort, 1991).

Un caso particular de cuidado subsocial particular es el que se presenta en las especies australianas del género *Cephalodesmus*, detalladamente estudiado por Monteith y Storey (1981). Estas especies nidifican a partir de hojas y es necesario un rumen

que ayuda a transformar el material vegetal, en algo similar a excremento y digerible para los escarabajos. Este comportamiento se puede comparar con el de las hormigas cortadoras, que cultivan un hongo sobre material vegetal para la alimentación de la colonia. Un aspecto novedoso del comportamiento en este género es el prolongado cuidado parental por parte de ambos sexos, y el continuo aprovisionamiento de hojas por parte del macho, hasta que la larva entra en fase de pupa (Montheith y Storey, 1981; Dalgleish y Elgar, 2005).

## 15.8 Discusión

La supervivencia y el éxito evolutivo de las especies biológicas depende de factores como disponibilidad de alimento, refugio y éxito reproductivo, siendo este último un factor indispensable en la persistencia de la especie y una fuerza importante en la evolución de estrategias de sobrevivencia (Badii *et al.*, 2013). En insectos, y en grupos de invertebrados en general, el patrón reproductivo más frecuente es la estrategia tipo “r”, en la cual la hembra produce muchos huevos que no reciben cuidados y se dejan indefensos, a diferencia es la estrategia “k”, en la que los padres invierten en cuidados de los estados inmaduros y hay claramente una menor descendencia (Pianka, 1970). Los escarabajos Scarabaeinae son uno de los grupos de insectos en los cuales se ha desarrollado una estrategia “k” y un comportamiento subsocial, con una fuerte tendencia evolutiva hacia el cuidado parental, que ha contribuido al éxito ecológico del grupo.

Uno de los eventos más icónicos en la evolución de la subfamilia Scarabaeinae fue la capacidad de usar las heces de

vertebrados como fuente de alimento. A veces es incierto hasta qué punto la densidad de excremento de reptiles, dinosaurios o mamíferos llegó a ser lo suficientemente grande como para actuar en la selección de especializaciones al uso de este recurso por parte de este grupo de escarabajos. Desde el punto de vista biogeográfico se ha sugerido un origen para este grupo de coleópteros en el Mesozoico, seguido de una fuerte radiación durante el Cenozoico, posiblemente en respuesta al aumento de tamaño y la diversidad del tipo de excremento de mamíferos en África y lo que fue Gondwana, territorio de radiación de la subfamilia (Hanski y Cambefort, 1991).

Existen interrogantes sobre si el cuidado parental y la subsocialidad en los Scarabaeinae se desarrollaron asociados con el inicio de la coprofagia, si fue este cambio el que promovió los patrones de nidificación que ya conocemos, o si este comportamiento se dio antes, después, o paralelamente al desarrollo de esta especialización alimenticia (Martín y López, 2000). Cambefort (1991) propone que se desarrolló primero la nidificación y posteriormente vino el cambio de dieta. Se ha reportado la elaboración de nidos en escarabajos saprófagos de las subfamilias Geotrupinae y Scarabaeinae (Martín y López 2000), y, como se ha mencionado antes, se sabe de muchos ejemplos de Scarabaeinae que nidifican a partir de otras fuentes de alimento diferentes al excremento. Algunos grupos se alimentan de hongos, otros son frugívoros, necrófagos o depredadores, incluso en los que se han vuelto cortadores de hojas (caso *Cephalodesmius*), en todos estos grupos existe comportamiento de nidificación, lo que lleva a pensar que este comportamiento sea ancestral en el grupo y estuvo antes del florecimiento de la coprofagia (Jones, 2017).

También es posible que escarabajos típicamente coprófagos hayan cambiado a otras fuentes alimenticias (Jones, 2017). El comportamiento subsocial ha evolucionado en la subfamilia independientemente en diferentes grupos, sin una relación filogenética, lo que muestra que ha respondido a diferentes presiones de selección a lo largo de su historia evolutiva (Halffter, 1997). El comportamiento de nidificación ha tenido muchas ventajas para este grupo de escarabajos y les ha permitido asegurar el recurso alimenticio para el desarrollo de su descendencia lejos de los competidores; el cuidado de su nido les asegura además extender ese cuidado y asegurar así el desarrollo exitoso de la progenie. Así, el nido y el cuidado parental han sido una ventaja evolutiva que este grupo ha capitalizado muy bien (Jones, 2017).

Otros grupos de artrópodos usan este mismo tipo de recurso alimenticio, como por ejemplo las moscas de la familia Sarcophagidae, que aparecieron en la Tierra hace 260 millones de años; seguramente su historia evolutiva ha coincidido con la de los Scarabaeinos. Ambos grupos –moscas y escarabajos– son exitosos y abundantes en ecosistemas tropicales, con dos estrategias reproductivas opuestas: las moscas con abundantes posturas de huevos sin ningún cuidado parental, y los escarabajos con una estrategia reproductiva opuesta, han convivido por millones de años en la Tierra.

Las diferentes estrategias de relocalización del recurso alimenticio y la variada nidificación de los escarabajos Scarabaeinae en el suelo, con diferentes tipos de galerías, a diferentes profundidades, y en variadas formas, le ha conferido al grupo muchas posibilidades y estrategias de disminuir competencia además dentro de sus mismos congéneres.

A pesar de que se ha avanzado y se conoce el comportamiento reproductivo y de nidificación de un gran número de especies dentro de la subfamilia, para muchas especies es aún desconocido si existe cuidado parental y comportamiento subsocial. Se sabe que algunos grupos de cavadores no tienen cuidado parental, y que este sí es más generalizado en los rodadores, pero aún faltan más observaciones e investigación en el grupo.

## **15.9 Contexto y realidad de los escarabajos Scarabaeinae en Colombia**

Actualmente los insectos están sufriendo una crisis de extinción masiva que no se había registrado en la historia de la Tierra; recientemente se ha reportado la disminución de poblaciones de insectos globalmente (Lister y García, 2018; Sánchez y Wyckhuys, 2019). Para insectos polinizadores, en especial abejas, se ha documentado ampliamente la disminución de poblaciones por el efecto de insecticidas neonicotinoides (Woodcock *et al.*, 2017). Los escarabajos Scarabaeinae no están exentos, y están abocados a la pérdida y disminución de sus poblaciones por la pérdida y disminución de bosques naturales y por el uso generalizado de drogas veterinarias, especialmente del grupo de las ivermectinas (Verdú *et al.*, 2015, 2018). En diferentes estudios se ha comprobado que estos químicos afectan la capacidad olfatoria, locomotora y sensorial, e interrumpen el funcionamiento fisiológico de la reproducción (Verdú *et al.*, 2015). Las múltiples funciones ecológicas traducidas en servicios ecosistémicos de control de plagas, fertilización de pasturas y bioturbación del suelo, disminuyen en

sistemas productivos ganaderos, con la caída de poblaciones de escarabajos, dejando pérdidas económicas, degradación de suelo, extinciones locales de especies y pérdida de biodiversidad (Lobo, 2001; Verdú *et al.*, 2018). A pesar de las recientes alarmas, los Gobiernos en Latinoamérica no están tomando las medidas necesarias y no existe en el país una normativa que regule el uso de estas drogas y proteja esta fauna benéfica.

Otra realidad para Colombia es el desconocimiento de los ciclos biológicos de la mayoría de las especies de Scarabaeinae, lo que limita avanzar en la investigación en ecotoxicidad, como por ejemplo poder hacer evaluaciones en crías experimentales, el efecto de drogas veterinarias en la fisiología y el funcionamiento de las especies para poder establecer dosis mínimas y regulación nacional en el uso de estos productos químicos.

Recientemente en Colombia se han impulsado iniciativas de ganadería de forma sostenible y amigable con el ambiente, y es así como se ha promovido el establecimiento de sistemas alternativos de ganadería como la regenerativa y los sistemas silvopastoriles (Uribe *et al.*, 2011). Estas estrategias promueven una ganadería menos extensiva, que involucra pasturas con cercas vivas, uso de especies arbóreas forrajeras y fragmentos de bosque natural o en regeneración dentro del sistema ganadero. Estos proyectos están usando escarabajos Scarabaeinae como indicadores de biodiversidad y de la salud del suelo de estos sistemas (Montoya *et al.*, 2015; Giraldo *et al.*, 2018). Sin embargo, es imperativo que se profundice en el estudio reproductivo y la historia natural de los escarabajos Scarabaeinae. Conocer los patrones de nidificación y los ciclos reproductivos, además de las interacciones y la comunicación de adultos y larvas dentro del nido, entre otros aspectos, no solo aportarían a un mejor conocimiento sobre la

historia evolutiva del grupo, sino que además esta información se podría aprovechar en beneficio de un sector productivo importante para Colombia, como es la ganadería, renglón que más aporta al producto interno bruto del país.

## 15.10 Literatura citada

- Arellano, L., Castillo, C., Huerta, C., García, A. y Lara, C. (2015). Effect of using different types of animal dung for feeding and nesting by the dung beetle *Onthophagus lecontei* (Coleoptera: Scarabaeinae). *Canadian Journal of Zoology*, *93*, 337-343.
- Badii, M.H., Rodríguez, H., Cerna, E., Ochoa, Y., Landeros, J. y Valenzuela, J. (2013). Life history strategies. *Daena: International Journal of Good Conscience*. *8*(1)94-102.
- Balshine, S. (2012). Patterns of parental care in vertebrates. En Nick J., R.P.T. Smiseth y M. Kölliker (Eds.), *The Evolution of Parental Care* (págs. 62-78). Oxford University Press.
- Benitez, J. y M. Martínez. (1982). Análisis del proceso de degeneración testicular en *Canthon cyanellus* Leconte (Coleoptera: Scarabaeinae). *Folia Entomológica Mexicana*, *54*, 55-56.
- Beynon, S., Wainwright, A. y Michael, C. (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*(Suppl. 1), 124-135.
- Bornemissza, G. (1976). The Australian dung beetle project 1965-1975. *Australian Meat Research Committee Review*, *30*, 1-30.
- Browne, J. y Scholtz, C. (1999). A phylogeny of the families of Scarabaeoidea (Coleoptera). *Systematic Entomology*, *24*, 51-84.
- Burger, B., Petersen, W., Ewig, B., Neuhaus, J., Tribe, G. y Burger, W. (2008). Semiochemicals of the Scarabaeinae - VIII. Identification of active constituents of the abdominal sex-attracting secretion of the male dung beetle, *Kheper*

- bonelli*, using gas chromatography with flame ionization and electroantennographic detection in parallel. *Journal Chromatography A*, 1186, 245-253.
- Cambefort, Y. (1991). From saprophagy to coprophagy. En Hanski, I., Y. Cambefort (Eds.), *Dung Beetle Ecology* (págs. 22-35). Princeton: Princeton University Press.
- Castillo, P. y Ritcher, P. (1973). Ovariole number in Passalidae (Coleoptera). *Proceedings of the Entomological Society of Washington*, 75(4), 478-479.
- Costa, J. y Fitzgerald, T. (1996). Developments in social terminology: semantic battles in a conceptual war. *Trends in Ecology and Evolution*, 11(7), 285-289.
- Costa, J. y Fitzgerald, T. (2005). Social terminology revisited: where are we ten years later? *Annales Zoologici Fennici*, 42, 559-564.
- Costa, J. (2006). *The Other Insect Societies*. Cambridge: Harvard University Press.
- Cruz, R. y Castillo, M. (2008). Morfología del aparato reproductor en *Odontotaenius striatopunctatus* (Percheron, 1835) (Coleoptera: Passalidae). *Acta Zoológica Mexicana*, (n.s.) 24(2), 23-38.
- Dalgleish, E. y Elgar, M. (2005). Breeding ecology of the rainforest dung beetle *Cephalodesmius armiger* (Scarabaeidae) in Tooloom National Park. *Australian Journal of Zoology*, 53, 95-102.
- Darwin, C. (1859). *On the Origin of Species*. Londres: Murray.
- Estrada, A. y Coates, R. (1999). Tropical rain forest fragmentation, howler monkeys (*Alouatta palliata*), and dung beetles at los Tuxtlas, Mexico. *American Journal of Primatology*, 48, 253-262.

- Favila, M. (1991). Some ecological factors affecting the life-style of *Canthon cyanellus cyanellus* (Coleoptera Scarabaeidae): an experimental approach. *Ethology Ecology & Evolution*, 5, 319-328.
- Favila, M. (2001). Ecología química en escarabajos coprófagos y necrófagos de la subfamilia Scarabaeinae. En Anaya, A., F. Espinosa-García y R. Cruz-Ortega (Eds.), *Relaciones químicas entre organismos: Aspectos básicos y perspectivas de su aplicación* (pags. 541-580). México: Instituto de Ecología, UNAM y Editorial Plaza y Valdés.
- Favila, M. (2001). Historia de vida y comportamiento de un escarabajo necrófago: *Canthon cyanellus cyanellus* Leconte (Coleoptera: Scarabaeinae). *Folia Entomológica Mexicana*, 40(2), 245-278.
- Favila, M. y Halffter, G. (1997). The use of indicator groups for measuring biodiversity as related to community structure and function. *Acta Zoológica Mexicana (n.s.)*, 72, 1-25.
- Giraldo, C., Montoya, S. y Escobar, F. (2018). *Escarabajos del estiércol en paisajes ganaderos de Colombia*. Cali: Fundación CIPAV.
- González, P. y Morelli, E. (1998). Estados preimaginales, nidificación y fenología de *Canthidium (E.) moestum* Harold, 1867 (Coleoptera: Scarabaeidae: Coprini). *Acta Zoológica Mexicana*, (NS), 73, 155-165.
- Grimaldi, D. y Engel, M. (2005). *Evolution of the insects*. Cambridge: Cambridge University Press.
- Halffter, G. y Edmonds, D. (1982). *The nesting behavior of dung beetles (Scarabaeinae). An ecological and evolutive approach*. México D. F.: Instituto de Ecología.

- Halffter, G. y Matthews, E. (1966). The natural history of dung beetles of the subfamily Scarabaeinae (Coleoptera, Scarabaeidae). *Folia Entomológica Mexicana*, 12-14, 1-32.
- Halffter, G. y Matthews E. (1966). The natural history of dung beetles of the subfamily Scarabaeinae (Coleoptera, Scarabaeidae). *Folia Entomológica Mexicana*, 12-14, 1-312.
- Halffter, G. y 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. (1997). Subsocial behavior in Scarabaeinae beetles. En Choe, J.C. y B.J. Crespi (Eds), *The Evolution of Social Behaviour in Insects and Arachnids* (págs. 237-259). Cambridge: Cambridge University Press.
- Halffter, G., Cortez, V., Gómez, E., Rueda, C., Ciales, W. y Verdú, J. (2013). *A Review of subsocial behavior in Scarabaeinae rollers (Insecta: Coleoptera): an evolutionary approach*. Zaragoza: Monografías del Tercer Milenio.
- Halffter, G., Huerta, C. y López, J. (1996). Parental care and offspring survival in *Copris incertus* Say, a subsocial beetle (Coleoptera, Scarabaeidae, Scarabaeinae). *Animal Behaviour*, 52, 133-139.
- Hanski, I. y Cambefort, Y. (1991). *Dung Beetles Ecology*. Princeton: Princeton University Press.
- Huerta, C. y Halffter, G. (2000). Factores involucrados en el comportamiento subsocial de *Copris* (Col.: Scarabaeidae: Scarabaeinae). *Folia Entomológica Mexicana*, 108, 95-120.
- Huerta, C. y Martínez, I. (2008). Morphological changes in reproductive organs and neuroendocrine centers related to nesting, mating, and larvicide behavior in *Eurysternus*

- mexicanus* Harold (Scarabaeinae: Eurysternini). *The Coleopterists Bulletin*, 62(1), 123-132.
- Huerta, C. y Andagua, S. (2007). Factores del nido relacionados con el comportamiento maternal en *Copris* Müller (Coleoptera: Scarabaeinae). En Zunino M. y A. Melic (Eds.), *Escarabajos, diversidad y conservación biológica: Ensayos en homenaje a Gonzalo Halffter*, vol. 7 (págs. 143-148). Zaragoza: Monografías del Tercer Milenio.
- Huerta, C., Halffter, G. y Halffter, V. (2005). Nidification in *Eurysternus foedus* Guérin-Méneville: Its relationship to other dung beetle nesting patterns (Coleoptera: Scarabaeidae, Scarabaeinae). *Folia Entomológica Mexicana*, 44(1), 75-84.
- Huerta, C., Halffter, G., Halffter V. y López R. (2003). Comparative analysis of reproductive and nesting behavior in several species of *Eurysternus* Dalman (Coleoptera: Scarabaeinae: Eurysternini). *Acta Zoológica Mexicana*, 88, 1-41.
- Huerta, C., Martínez, I. y García, M. (2010). Preimaginal development of *Onthophagus incensus* Say, 1835 (Coleoptera: Scarabaeidae: Scarabaeinae). *Coleopterists Bulletin*, 64, 365-371.
- Huerta, C., Anduaga, S. y Halffter, G. (1981). Relaciones entre nidificación y ovario en *Copris* (Coleoptera, Scarabaeidae, Scarabaeinae). *Folia Entomológica Mexicana*, 47, 139-170.
- Jones, R. (2017). Call of nature: The secret life of dung. UK: *Pelagic Publishing*.
- Klemperer, H. (1986). Life history and parental behavior of a dung beetle from neotropical rainforest, *Copris laeviceps* (Coleoptera: Scarabaeidae). *Journal of Zoology*, 209, 319-326.
- Krell, F. (2006). Fossil record and evolution of Scarabaeoidea (Coleoptera: Polyphaga). *Coleopterist Bulletin*, 60, 120-143.

- Kryger, U., Cole, K., Tukker R. y Scholtz C. (2006). Biology and ecology of *Circellium bacchus* (Fabricius 1781) (Coleoptera, Scarabaeidae), a South African dung beetle of conservation concern. *Tropical Zoology*, 19, 185-207.
- Lister, B. y García, A. (2018). Climate-driven declines in arthropod abundance restructure a rainforest food web. *Proceedings of the National Academy of Science*, 115(44), 1-10.
- Lobo, J. (2001). Decline of roller dung beetles (Scarabaeinae) populations in the Iberian Peninsula during the 20th century. *Biology Conservation*, 97(1), 43-50.
- Losey, J. y Vaughan, M. (2006). The economic value of ecological services provided by insects. *Bioscience*, 56(4), 311-323.
- Martínez, I. y Morón, M. (2015). Los sistemas reproductivos de Melolonthinae, Rutelinae, y Dynastinae (Coleoptera, Scarabaeoidea, Melolonthidae). *Southwestern Entomology*, 40(2), 369-385.
- Martín, F. y López, J. (2000). *Coleoptera, Scarabaeoidea I*. En Ramos, M.A. et al. (Eds), *Fauna Ibérica*, vol. 14. Madrid: Consejo Superior de Investigaciones Científicas. Museo Nacional de Ciencias Naturales.
- Millennium Ecosystem Assessment (MEA). (2003). *Ecosystem and human well-being: A framework for assessment*. Washington. D. C.: Island. Press.
- Monaghan, M., Inward, D., Hunt, T. y Vogler A. (2007). A molecular phylogenetic analysis of the Scarabaeinae (dung beetles). *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 45, 674-692.
- Monteith, G. y Storey, R. (1981). The biology of *Cephalodesmius* a genus of dung beetles which synthesizes 'dung' from plant material (Coleoptera: Scarabaeidae: Scarabaeinae). *Memoirs of the Queensland Museum*, 20, 253-71.

- Montoya, S., Giraldo, C., Montoya, J., Chara, J., Escobar, F. y Calle, Z. (2015). Land sharing vs. land sparing in the dry Caribbean lowlands: A dung beetles' perspective. *Applied Soil Ecology*, 98, 204-2012.
- Nichols, E., Spector, S., Louzada, J., Larsen, T., Amezcuita, S., Favila, M. y Network T. (2008). Ecological functions and ecosystem services provided by Scarabaeinae dung beetles. *Biological Conservation*, 141(6), 1461-1474.
- Palestrini, C., Zunino, M. y Zucchelli M. (1990). Sound production in the larvae of *Geotrupes spiniger* (Marshall) (Coleoptera: Geotrupidae). *Bioacoustics*, 2, 209-2016.
- Philips, T. y Bell, K. (2008). *Attavicinus*, a new generic name for the myrmecophilous dung beetle *Liatongus monstrous* (Scarabaeidae: Scarabaeinae). *The Coleopterists Bulletin*, 62(1), 67-81.
- Philips, T., Pretorius, E. y Scholtz C. (2004). A phylogenetic analysis of dung beetles (Scarabaeinae: Scarabaeidae): unrolling an evolutionary history. *Invertebrate Systematics*, 18, 53-88.
- Pianka, E. (1970). On r and K selection. *American Naturalist*, 104(940), 592-597.
- Pluot, D. (1982). Diversité et dimorphisme sexuel de glandes tégmentaires abdominales chez les Coléoptères Scarabaeidae. Comptes rendus des séances de l'Académie des sciences. Série 3, *Sciences de la Vie*, 294, 945-948.
- Ritcher, P. y Baker C. (1974). Ovariole numbers in Scarabaeoidea (Coleoptera: Lucanidae, Passalidae, Scarabaeidae). *Proceedings Entomological Society of Washington*, 76(4), 480-494.
- Sánchez, F. y Wyckhuys K. (2019). Worldwide decline of the entomofauna: A review of its drivers. *Biological Conservation*, 232, 8-27.

- Scholtz, C., Davis, A. y Kryger, U. (2009). *Evolutionary biology and conservation of dung beetles*. Sofia-Moscow: Pensoft.
- Schoolmeesters, P. (2019). Scarabs: World Scarabaeidae Database (version Oct 2018). En: Roskov, Y., G. Ower, T. Orrell, D. Nicolson, N. Bailly, P.M. Kirk, T. Bourgoin, R.E. DeWalt, W. Decock, E. Nieuwerkerken, J. van, Zarucchi, L. Penev (eds.), Species 2000 & ITIS Catalogue of Life, 20th February 2019. Digital resource at [www.catalogueoflife.org/col](http://www.catalogueoflife.org/col). Species 2000: Naturalis, Leiden, the Netherlands.
- Tallamy, D. y Wood T. (1986). Convergence patterns in subsocial insects. *Annual Review of Entomology*, 31, 369-390.
- Tallamy, D. (1984). Insects parental care. *BioScience*, 34(1), 20-24.
- Tribe, G. (1975). Pheromone release by dung beetles (Coleoptera; Scarabaeidae). *South African Journal of Science*, 71, 277-278.
- Uribe, F., Zuluaga, A., Valencia, L., Murgueitio, E., Zapata A. *et al.* (2011). *Establecimiento y manejo de sistemas silvopastoriles. Manual 1, Proyecto Ganadería Colombiana Sostenible*. Bogotá: GEF, Banco Mundial, Fedegan, Cipav, Fondo Acción, TNC.
- Verdú, J.R., Cortez, V., Ortiz, A.J., González-Rodríguez, E., Martínez-Pinna, J., Lumaret, J.P. y Sánchez-Piñero, F. (2015). Low doses of ivermectin cause sensory and locomotor disorders in dung beetles. *Scientific Reports*, 5, 13912.
- Verdú, J.R., Lobo, J.M., Sánchez-Piñero, F. *et al.* (2018). Ivermectin residues disrupt dung beetle diversity, soil properties and ecosystem functioning: An interdisciplinary field study. *Science of the Total Environment*, 618, 219–228.

- Vuts, J., Imrei, Z., Birkett, M., Pickett J., Woodcock, C. y Tóth, M. (2014). Semiochemistry of the Scarabaeoidea. *Journal of Chemistry and Ecology*, 40, 190-210.
- West, M. (1975). The evolution of social behavior by kin selection. *The Quarterly Review of Biology*, 50(1), 1-33.
- Wilson, E. (1975). *Sociobiology: the new synthesis*. Cambridge, MA: Belknap Press.
- Woodcock, B., Bullock, J., Shore, R., Heard, M., Pereira, M. *et al.* (2017). Country-specific effects of neonicotinoid pesticides on honey bees and wild bees. *Science*, 356, 1393-1395.

De manera atávica, los biólogos trabajan en laboratorios, hacen trabajo de campo, se especializan en plantas o en insectos, por ejemplo, y ampliamente, hacen ciencia experimental y aplicada. En Colombia y en el mundo hay muy pocos biólogos teóricos y teóricos de la biología; por ejemplo, filósofos de la biología, o biólogos que trabajen en torno a diversas cuestiones de orden teórico y metateórico tales como el origen y la naturaleza de la vida, las relaciones entre naturaleza y cultura, los vínculos entre vida natural y vida artificial. Este libro recoge trabajos de profesores e investigadores de Francia, Brasil, Argentina, Chile y Colombia, con un propósito distintivo: el avance en la biología teórica desde diversas aristas. No existe un libro semejante en español, con tal variedad y profundidad de temas, análisis y reflexiones, todos, con un sólido estado del arte. La apuesta de los editores es esta: la Biología ha de ser entendida como la base material para la comprensión de la naturaleza, la sociedad, el mundo y los seres humanos.

In an atavistic way, biologists work in laboratories, do field work, specialize in plants or insects, for example, and extensively do experimental and applied science. In Colombia and in the world, there are very few theoretical biologists and theorists of biology; for example, philosophers of biology, or biologists working around various theoretical and meta-theoretical questions such as the origin and nature of life, the relationships between nature and culture, the links between natural life and artificial life. This book collects works of professors and researchers from France, Brazil, Argentina, Chile and Colombia, with a distinctive purpose: the advance in theoretical biology from different angles. There is no such book in Spanish, with such a variety and depth of topics, analysis and reflections, all with a solid state of the art. The editors' bet is this: Biology has to be understood as the material basis for the understanding of nature, society, the world and human beings.

