

CAPÍTULO 11:

**Factores del nido relacionados con el comportamiento maternal en *Coprís Müller* (Coleoptera: Scarabaeinae)**

**Carmen Huerta**

Instituto de Ecología, A. C.  
Departamento de Biodiversidad y Ecología Animal.  
Apartado Postal 63,  
91000, Xalapa, Veracruz, México  
carmen.huerta@inecol.edu.mx

**& Sofía Anduaga**

Instituto de Ecología, A. C.  
Centro Regional Durango,  
Unidad Ecología y Recursos Naturales,  
Apartado postal 632,  
Km 5 Carretera Durango-Mazatlán esq.  
Bd. Los Remedios,  
34000, Durango, Durango, México

**Escarabajos, diversidad y conservación biológica. Ensayos en homenaje a Gonzalo Halffter**

Editores:

Mario Zunino & Antonio Melic

**Sociedad Entomológica**

**Aragonesa (S.E.A.)**

**Monografías 3er Cer Milenio**

**M3M, vol. 7 (2007)**

I.S.B.N. 978-84-935872-1-5

30 Noviembre 2007

pp: 143 – 148.

Información sobre la publicación:

[www.sea-entomologia.org](http://www.sea-entomologia.org)

## FACTORES DEL NIDO RELACIONADOS CON EL COMPORTAMIENTO MATERNAL EN *COPRIS MÜLLER* (COLEOPTERA: SCARABAEINAE)

Carmen Huerta & Sofía Anduaga

**Resumen:** Se estudia el comportamiento maternal desplegado por las hembras hacia bolas-nido sometidas a diferentes condiciones experimentales en dos especies de *Coprís Müller*. En ambas especies, las hembras detectaron la presencia de crías vivas o muertas dentro de las bolas. En *C. incertus* Say detectaron la presencia de bolas artificiales y la ausencia o presencia de crías tanto en bolas-nido verdaderas como en bolas-nido artificiales. El 80% de las hembras destruyeron las bolas vacías y el 20% las reutilizaron. Las hembras prefirieron de manera significativa cuidar las bolas nido que contenían larvas. En *C. klugi sierrensis* Matthews el 60% de las hembras destruyó las bolas-nido que contenían crías muertas y a partir de los restos de ellas, elaboraron nuevas bolas en donde volvieron a oviponer.

**Palabras clave:** *Coprís*, cuidado maternal, bolas - nido.

### **Nest factors related to maternal behaviour in *Coprís Müller* (Coleoptera: Scarabaeinae).**

**Abstract:** We studied the maternal behaviour of two species of *Coprís Müller* in experimental conditions, as regards the females' performances when manipulating the brood-balls. In both *C. incertus* Say and *C. klugi sierrensis* Matthews the females were aware of the presence of living or dead offspring into the balls. In the first species the females perceived the presence of artificial brood-balls, as well as the absence/presence of larvae in both natural and artificial balls. 80% of the individuals destroyed the empty balls, and 20% re-built it. The females clearly preferred to take care of the brood balls containing larvae. In the second species 60% of the females destroyed the brood-balls containing dead larvae, then re-built new ones utilizing the same material, and finally laid eggs into these latter.

**Key words:** *Coprís*, maternal care, brood-balls.

### **Facteurs du nid et comportement maternel chez *Coprís Müller* (Coleoptera: Scarabaeinae).**

**Résumé :** On a étudié le comportement maternel chez deux espèces, *C. incertus* Say et *C. klugi sierrensis* Matthews. Notamment, on a étudié en conditions expérimentales la manipulation des boules-nid. Chez les deux espèces, les femelles perçoivent la présence de larves vivantes ou mortes dans les boules. Chez la première les femelles reconnuent les boules artificielles, ainsi que l'absence/présence des larves, soit dans les boules naturelles, que dans les artificielles. Le 80% des femelles détruisent les boules vides et le 20 % les réutilisa. Les femelles dédièrent clairement plus de soins aux boules qui contenaient des larves. Chez la deuxième espèce le 60 % des femelles détruisent les boules contenant de larves mortes, avec le même matériel en formèrent de nouvelles, et enfin y pondirent.

**Mots clé:** *Coprís*, soins maternels, boules - nid

### Introducción

La subsocialidad en los coleópteros se ha desarrollado en función de diferentes factores ambientales (Wilson, 1971; Halffter, 1982, 1997). En los escarabajos coprófagos (Coleoptera: Scarabaeidae: Scarabaeinae), el comportamiento en la nidificación deriva de sus hábitos alimentarios (Halffter y Matthews, 1966; Halffter, 1977, 1997; Halffter y Edmonds, 1982; Hanski y Cambefort, 1991) y el comportamiento subsocial se presenta con diferentes grados de complejidad en 67 especies pertenecientes a 13 géneros (Halffter, 1997).

*Copris* es uno de los géneros cuyo comportamiento de cuidados al nido es el mejor conocido (Fabre, 1897; Rommel, 1961, 1967; Halffter & Matthews, 1966; Huerta *et al.*, 1981; Halffter & Edmonds, 1982; Klemperer, 1982a, b, 1986; Tyndale-Biscoe, 1983, 1984; Anduaga *et al.*, 1987; Halffter *et al.*, 1996; Huerta & Halffter, 2000).

Terminada la oviposición, las hembras cuidan las bolas-nido durante todo el desarrollo preimaginal. El comportamiento de cuidado por parte de la hembra está relacionado con una serie de mecanismos internos como son los cambios fisiológicos propios en su organismo (Huerta *et al.*, 1981; Anduaga y Huerta, 1983; Anduaga *et al.*, 1987; Martínez *et al.*, 1996; Martínez y Huerta, 1997) y externos como la falta de alimento para ella dentro del nido, la presencia de las bolas-nido mismas y aquéllos estímulos que provienen de los huevos o larvas contenidos en su interior que permiten el desencadenamiento de los despliegues de cuidado (Klemperer, 1982a, b, 1986).

En este trabajo se analiza el efecto de la presencia de bolas-nido vacías y de bolas-nido verdaderas o artificiales conteniendo propágulos vivos o muertos sobre el comportamiento maternal en *Copris incertus* Say, especie bivoltina y en *Copris klugi sierrensis* Matthews, especie univoltina.

## Material y métodos

### 1. Colecta de ejemplares.

Los adultos de *C. incertus* se colectaron en un pastizal localizado en el km. 2,7 de la Antigua carretera Xalapa-Coatepec en el Estado de Veracruz, México, a una altura de 1.400 m s.n.m. durante varios años en los meses de mayo, junio y julio. *Copris klugi sierrensis* fue colectado en un pastizal ubicado en la zona de amortiguación de la Reserva de la biosfera "La Michilía", en la localidad denominada Minillas (Ejido San Juan de Michis, entre 23°25'929" N y 104°09'082"W), Estado de Durango, a una altitud de 2.300 m s.n.m. durante los meses de agosto y septiembre.

La colecta de ambas especies se hizo en forma directa bajo las boñigas de estiércol, cavando por debajo de éstas a una profundidad aproximada de 30 cm y abarcando el ancho de toda la boñiga.

### 2. Trabajo en Laboratorio

En ambas especies los adultos fueron sexados y se formaron parejas bisexuales seleccionando los individuos al azar. En el caso de *C. incertus* se trabajó con adultos emergidos en el laboratorio y en el caso de *C. klugi sierrensis*, con adultos provenientes del campo. En ambas especies se utilizó para los experimentos el mismo tipo de terrarios, consistentes en botes de plástico de 15 cm de diámetro por 18 cm de profundidad, cortados por la mitad de arriba a abajo y unidos con cinta adhesiva, para facilitar su apertura en las subsecuentes revisiones. Cada terrario se llenó con tierra proveniente de cada lugar de colecta hasta una altura de 15 cm. La tierra fue esterilizada con el fin de evitar cualquier perturbación a las bolas-nido por

organismos consumidores de estiércol. En cada terrario se colocó una pareja.

Las parejas de *C. incertus* fueron mantenidas en un insectario con condiciones controladas (temperatura media anual de 19°C; 70% de humedad relativa y fotoperiodo de 12 a 13 horas en verano y 10 a 11 horas en invierno) en la ciudad de Xalapa.

Las parejas de *C. klugi sierrensis* se mantuvieron en un insectario en la Ciudad de Durango, en condiciones naturales sujetas a las fluctuaciones medioambientales externas (temperatura de 20°C con una fluctuación de  $6 \pm 8^\circ\text{C}$ , 40% de humedad relativa y un fotoperiodo de 13 a 14 h). Como alimento, a ambas especies se les proporcionó excremento vacuno. La cantidad de estiércol para cada pareja fue de 100 gramos para la primera especie y 150 gramos para la segunda. Se colocó alimento fresco después de cada revisión que se realizó cada 10 - 15 días hasta el momento de iniciada la nidificación.

En *C. incertus* se estableció una serie testigo en la cual las revisiones se hicieron cada 10 días para registrar el comportamiento de la pareja. Una vez establecido el nido, se hizo la revisión de los nidos para contar el número de bolas elaboradas en cada uno de ellos y abrieron todas las bolas-nido conteniendo huevo, se volvieron a cerrar inmediatamente y se colocaron nuevamente en la cámara-nido junto con la hembra (n = 10). En *C. klugi sierrensis* la serie testigo fue establecida con el objeto de registrar la presencia de la hembra en la cámara nido y su comportamiento a lo largo de toda la etapa de cuidados (n = 15).

### 3. Series Experimentales

*Copris incertus*: Se realizaron cinco series experimentales para observar si la hembra continuaba el comportamiento de cuidado, destruía ó abandonaba el nido.

#### a) Efecto de las bolas-nido vacías.

Se extrajeron huevo y/o larva de 1er. estadio dejando todas las bolas-nido vacías en la cámara-nido junto con la hembra (n = 10 nidos).

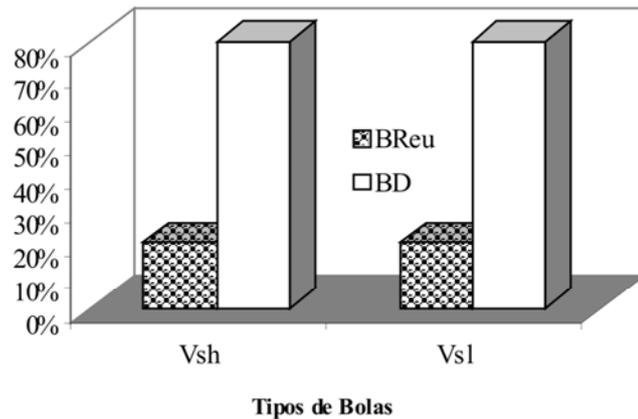
#### b) Efecto de las bolas-nido artificiales con propágulos vivos ó muertos.

Para la elaboración de las bolas-nido artificiales, el estiércol se dejó en refrigeración una semana para evitar la proliferación de hongos y se esperó hasta que alcanzara una consistencia más sólida y un punto de fermentación semejante al de las bolas originales, lo que permitió que fuera más manipulable. Tomando como base el peso promedio y el tamaño de las bolas-nido originales, se hicieron ovoides muy parecidos a los elaborados por la hembra.

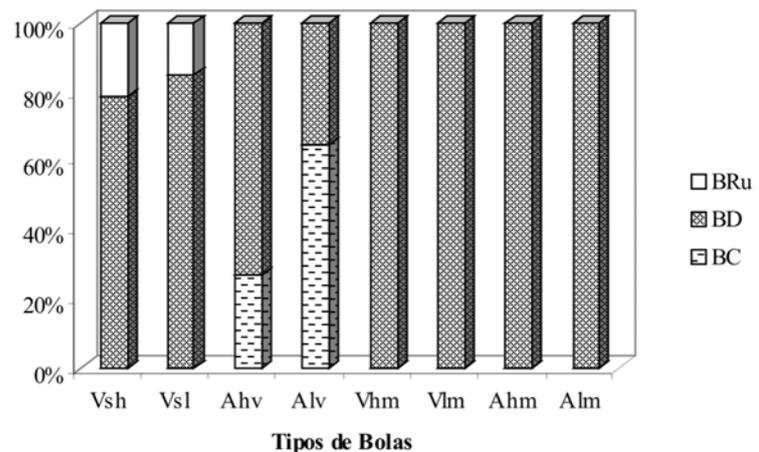
**b1.** Los huevos y/o L<sub>1</sub> se extrajeron de sus bolas-nido originales y se colocaron en bolas-nido artificiales las cuales se colocaron nuevamente en la cámara-nido junto con la hembra (n=10).

**b2.** Los huevos y/o L<sub>1</sub> se extrajeron de sus bolas-nido originales y se sacrificaron mediante congelación. Posteriormente se colocaron en bolas-nido artificiales dentro de la cámara nido junto con la hembra (n=10).

**Fig. 1.** Porcentaje de nidos en donde las bolas verdaderas vacías fueron destruidas (BD) o re-usadas (BReu) por las hembras de *C. incertus* Say. Vsh, bolas verdaderas sin huevo; Vsl, bolas verdaderas sin larvas de primer estadio.



**Fig. 2.** Porcentaje de bolas-nido destruidas (BD), cuidadas (BC) y re-usadas-cuidadas (BRu) por las hembras de *C. incertus* según el tipo de bolas-nido experimentales. Vsh, verdaderas sin huevo; Vsl, verdaderas sin L1; Ahv, artificiales con huevo vivo; Alv, artificiales con L1 viva; Vhm, verdaderas con huevo muerto; Vlm, verdaderas con L1 muerta; Ahm, artificiales con huevo muerto y Alm, artificiales con L1 muerta. N= 10 nidos de cada serie experimental.



c) Efecto de las bolas-nido originales con propágulos muertos.

Huevos y/o L<sub>1</sub> se extrajeron de sus bolas-nido originales, se sacrificaron por congelación y se colocaron nuevamente en sus bolas-nido originales dentro de la cámara-nido junto con la hembra (n=10).

*Copris klugi sierrensis*: se realizaron cinco series experimentales en donde se congelaron durante 24 horas todas las bolas-nido contenidas en las cámaras-nido a lo largo del desarrollo preimaginal (huevo a pupa). Antes de volver a colocar las bolas nido en su respectiva cámara-nido y terrario correspondiente, se dejaron descongelar a la temperatura ambiente alrededor de 3 a 4 horas. El total de terrarios fue de 30.

Serie 1: Se congelaron las bolas-nido conteniendo huevo y larva de 1er. estadio (n= 5).

Serie 2: Se congelaron las bolas-nido conteniendo larva de 2o. estadio (n= 7).

Serie 3: Se congelaron las bolas-nido conteniendo larva de 3er. estadio (n= 6).

Serie 4: Se congelaron las bolas-nido conteniendo prepupas (n= 7).

Serie 5: Se congelaron las bolas-nido conteniendo pupas (n= 5).

#### 4. Análisis estadísticos

Los resultados obtenidos en cada serie se contrastaron con la serie testigo mediante la prueba de  $\chi^2$  para saber si había diferencia significativa entre las series. La prueba de probabilidad exacta de Fisher se utilizó para saber si había diferencia significativa entre la

proporción de bolas cuidadas, destruidas y re-usadas que contenían diferentes estadios larvario en las diferentes series (Zar, 1996).

## Resultados

### *Copris incertus*

En cuanto a la presencia y contacto con las bolas-nido con o sin huevos y/o larvas de primer estadio, los resultados mostraron que cuando se extrajeron los propágulos de las bolas-nido y éstas quedaron vacías, en el 80% de los casos (8/10) las hembras destruyeron todas las bolas que se encontraban dentro del nido y lo abandonaron y en el 20% restante (2/10) la mayoría de las bolas fueron reutilizadas por las hembras y se presentó una nueva puesta (Fig. 1). La destrucción de las bolas se efectuó al tercer día de haberse dejado vacías.

Comparando los resultados en este experimento con los de la serie testigo, donde los nidos contenían bolas con propágulos vivos, se observó una clara diferencia significativa en cuanto a la destrucción de bolas ( $\chi^2 = 55,60$ , gl 1,  $P < 0,05$ ), ya que en esta serie las hembras no destruyeron ninguna bola nido.

Cuando los huevos fueron cambiados a bolas artificiales, en 60% de los casos (6 de 10) se observó que las hembras destruyeron todas las bolas que se encontraban en los nidos y en el 40% restante (4 de 10) cuidaron algunas o todas las bolas-nido. Los resultados se invirtieron cuando en lugar de huevos se colocaron larvas de primer estadio en las bolas artifi-

ciales, de tal manera que en 60% de los casos todas las bolas que se encontraban en los nidos fueron cuidadas y en el 40% fueron destruidas (Tabla I).

**Tabla I. Porcentaje de nidos en los que todas las bolas fueron cuidadas ó destruidas por las hembras de *C. incertus* según el tipo de bolas-nido experimentales en cada uno de ellos. Se analizaron un total de 10 nidos de cada serie experimental.**

Tipo de bolas	Nidos	
	Cuidados	Destruídos
Artificiales con huevos vivos	40%	60%
Artificiales con L <sub>1</sub> vivas	60%	40%
Verdaderas con huevos muertos	0%	100%
Verdaderas con L <sub>1</sub> muertas	0%	100%
Artificiales con huevos muertos	0%	100%
Artificiales con L <sub>1</sub> muertas	0%	100%

En términos de cuidado, se encontró que las bolas artificiales que contenían huevos fueron más susceptibles de ser destruidas que las bolas artificiales con larvas de primer estadio (Prueba exacta de Fisher,  $P < 0,05$ ).

Cuando los propágulos muertos se colocaron en bolas artificiales y/o bolas verdaderas, se obtuvo el 100% de destrucción por parte de la hembra de todas las bolas que se encontraban dentro de los nidos (Tabla I).

Algunas de las bolas verdaderas de donde se extrajeron los propágulos (huevos o L1) fueron reusadas es decir las hembras volvieron a oviponer y permanecieron cuidadas durante todo el desarrollo larval (Fig. 2).

Tanto los huevos como las larvas de primer estadio colocados en bolas-nido artificiales que fueron cuidadas, alcanzaron el segundo estadio larval, pero la supervivencia de pupa a adultos disminuyó ligeramente (Fig. 3).

### *Copris klugi sierrensis*

Cuando las bolas-nido contenían huevos y larvas de primer estadio muertos por congelación, el 60% de las hembras destruyó las bolas-nido y a partir de los restos de ellas, elaboraron nuevas bolas en donde volvieron a oviponer. En el 40% restante, las hembras abandonaron los nidos, 20% de estas hembras destruyeron las bolas nido y posteriormente abandonaron la cámara-nido (Fig. 4).

En la serie en donde las bolas-nido congeladas contenían larvas de segundo estadio, en el 57% de los casos las hembras destruyeron las bolas-nido y con los restos de ella volvieron a elaborar nuevas bolas-nido en donde volvieron a ovipositar. En el 28% destruyeron y abandonaron el nido y el 15% restante, las hembras abandonaron los nidos sin destruirlos (Fig. 4).

En 50% de los nidos cuyas bolas-nido fueron congeladas cuando contenían larvas de tercer estadio, las hembras destruyeron las bolas ocupando de nuevo el estiércol para hacer nuevas bolas-nido y volver a oviponer; en el otro 50% las bolas fueron destruidas y los nidos abandonados (Fig. 4).

En los casos en donde las bolas-nido congeladas contenían prepupas o pupas, la destrucción de las bolas y el re-uso disminuyó significativamente respecto a lo sucedido cuando las bolas contenían huevos o larvas ( $\chi^2 = 34,2$ , gl 1,  $P < 0,005$ ). La mayoría de las hembras abandonaron el nido sin destruir las bolas y las que permanecieron en la cámara no destruyeron las bolas, pero tampoco las cuidaron (Fig. 4).

### Discusión

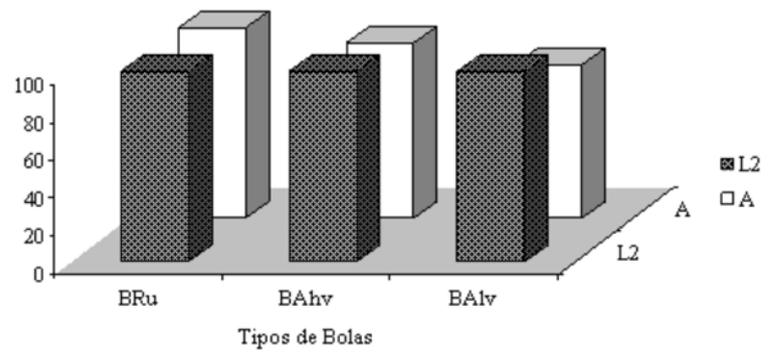
De acuerdo con los resultados obtenidos en *C. incertus*, la presencia de las bolas-nido *per se* dentro de la cámara-nido, no desencadena despliegues de cuidado por parte de la hembra. Tanto en *C. incertus* como en *C. klugi sierrensis* las hembras desplegaron comportamientos antagónicos tanto hacia las bolas vacías (en la primera especie) como hacia las que contenían propágulos muertos (ambas especies) y tendieron en la mayoría de los casos a destruir y abandonar el nido, aunque también algunas de las hembras aprovecharon las bolas vacías o bien los restos de estiércol que quedaron en la cámara después de la destrucción para rehacer nuevas bolas y volver a oviponer, sobre todo durante las primeras etapas de proceso de nidificación. Las nuevas bolas, una vez conteniendo huevos, fueron cuidadas durante todo el desarrollo preimaginal.

En *C. incertus* la presencia de huevos vivos en las bolas artificiales contribuyó de alguna manera para estimular los despliegues comportamentales de cuidado por parte de las hembras, aunque más bien fue la presencia de las larvas vivas la que preferentemente estimuló el comportamiento maternal, independientemente de que éstas se encontraran en bolas-nidos elaboradas por la hembra o en bolas artificiales. Por lo que respecta a *C. klugi sierrensis*, las hembras percibieron claramente que las crías estaban muertas, independientemente de la etapa de desarrollo en que se encontraban en el momento de ser congeladas las bolas-nido. La destrucción de las bolas y el re-uso del estiércol fueron los comportamientos más frecuentes en los casos en que las bolas-nido contenían huevos o larvas. Aunque algunas de las hembras permanecieron en el nido cuando las bolas contenían prepupas y pupas, no podemos decir que las hembras las hayan cuidado, pues mostraban signos de abandono.

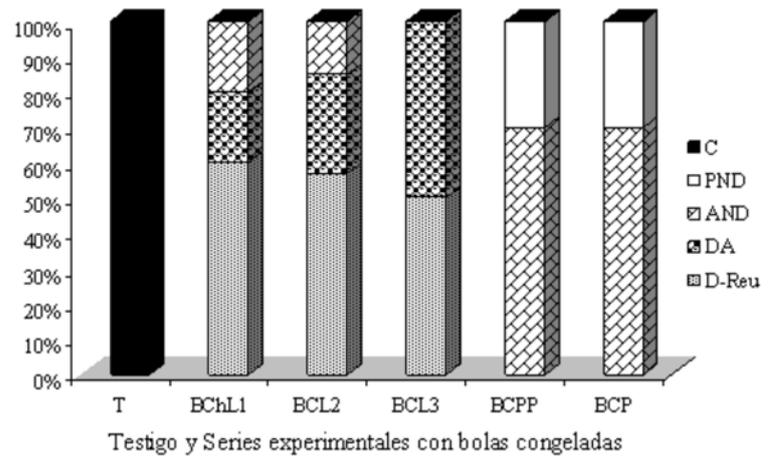
### Agradecimiento

Las autoras del presente trabajo deseamos agradecer al Dr. Gonzalo Halffter Salas en este su 75 Aniversario de vida, todas sus enseñanzas a lo largo de más de veinticinco años que colaboramos con él, primero como sus alumnas y luego como sus colaboradoras directas. A la M. en C. María del Rosario López Hernández por su ayuda en el trabajo de campo y laboratorio en Xalapa y al Sr. José Medina por su valioso apoyo en el trabajo de campo en la Reserva de la Biosfera "La Michilía"

**Fig. 3.** Porcentaje de supervivencia de L<sub>2</sub> y adultos de *C. incertus* según el tipo de bolas-nido experimentales. (n), número de bolas-nido.



**Fig. 4.** Porcentaje de nidos de *Copris klugi sierrensis* en donde la hembra permaneció sin cuidar las bolas (PND); en donde las bolas-nido fueron cuidadas (C); destruidas y abandonadas (DA); abandonadas sin destruir (AND) y destruidas y el estiércol reusado (D-Reu).



## Referencias bibliográficas

- Anduaga, S., G. Halffter & C. Huerta. 1987. Adaptaciones ecológicas de la reproducción en *Copris* (Coleoptera: Scarabaeidae, Scarabaeinae). *Boll. Mus. Reg. Sci. nat. Torino*. 5(1): 45-65.
- Anduaga, S. & C. Huerta. 1983. Factores que inducen la reabsorción ovárica en *Copris armatus* Harold (Coleoptera, Scarabaeidae, Scarabaeinae). *Folia Entomol. Mex.* 56: 53-73.
- Fabre, J. H. 1897. *Souvenirs entomologiques* V. París, Delagrave. 103-150 pp.
- Halffter, G. 1982. Evolved relation between reproductive and subsocial behaviors in Coleoptera. En: *The Biology of Social Insects*. pp 164-169. Westview Press, Boulder, Colorado.
- Halffter, G. 1977. Subsocial behavior in Scarabaeinae beetles. En: *The Evolution of Social Behavior in Insects and Arachnids*. J. Choe & B. Crespi (eds), Princeton University Press. 541 pp.
- Halffter, G. & D. W. Edmonds. 1982. *The nesting behavior of dung beetles (Scarabaeinae)*. An ecological and evolutive approach México: Instituto de Ecología. 176 pp.
- Halffter, G. & E. G. Matthews. 1966. The natural history of dung beetles of the subfamily Scarabaeinae (Coleoptera, Scarabaeidae). *Folia Entomol. Mex.* 12-14: 1-312.
- Halffter, G., C. Huerta & J. López Portillo. 1996. Parental care and offspring survival in *Copris incertus* Say, a subsocial beetle (Coleoptera, Scarabaeidae, Scarabaeinae). *Anim. Behav.* 52: 133-139.
- Hanski, I. & Y. Cambefort. 1991. *Dung Beetles Ecology*. Princeton University Press. 481 pp.
- Huerta, C., S. Anduaga & G. Halffter. 1981. Relaciones entre nidificación y ovario en *Copris* (Coleoptera, Scarabaeidae, Scarabaeinae). *Folia Entomol. Mex.* 47: 139-170.
- Huerta, C. & G. Halffter. 2000. Factores involucrados en el comportamiento subsocial de *Copris* (Coleoptera: Scarabaeidae: Scarabaeinae). *Folia Entomol. Mex.* 108: 95-120
- Klemperer, H. G. 1982a. Normal and atypical nesting behaviour of *Copris lunaris* (L.): comparison with related species (Coleoptera, Scarabaeidae). *Ecological Entomology*. 7: 69-83.
- Klemperer, H. G. 1982b. Parental behaviour in *Copris lunaris* (L.) (Coleoptera, Scarabaeidae): effect of brood on parental care and oviposition. *Physiological Entomology*. 8: 393-402.
- Klemperer, H. G. 1986. Life history and parental behaviour of a dung beetle from neotropical rainforest, *Copris laeviceps* (Coleoptera, Scarabaeidae). *Journal of Zoology, London*. (A). 209: 319-326.
- Martínez, I., C. Huerta & M. Cruz R. 1996. Comportamiento reproductor en hembras de *Copris incertus* Say (Coleoptera, Scarabaeidae). *Bull. Soc. ent. Fr.* 101 (2): 121-130.
- Martínez, I. & C. Huerta. 1997. Coordinated activity of the ovary, *pars intercerebralis* and *corpus allatum* during the prenesting and nesting cycles of *Copris incertus* Say (Coleoptera: Scarabaeidae, Scarabaeinae). *The Coleopterists Bulletin* 51 (4): 351-363.
- Rommel, E. 1961. Ernährungsbiologie und Brutpflegeverhalten des spanischen Mondhorkäfers *Copris hispanus* (L.) (Coleopt. Scarab.). *Biologisches Zentralblatt* 80 (3): 327-346.
- Rommel, E. 1967. Ernährungsbiologie und Brutpflegeverhalten des kleinen Mondhorkäfers *Copris hispanus* (L.). *Nachrichtenblatt der Bayerischen Entomologen*. 16: 8-28.
- Tyndale-Biscoe, M. 1983. Effects of ovarian condition on nesting behaviour in a brood-caring dung beetle, *Copris diversus* Waterhouse (Coleoptera: Scarabaeidae). *Bulletin of entomological Research*. 73:45-52.
- Tyndale-Biscoe, M. 1984. Adaptive significance of brood care of *Copris diversus* Waterhouse (Coleoptera: Scarabaeidae). *Bulletin of entomological Research*. 74: 453-461.
- Wilson, E. O. 1971. *The Insects Societies*. Belknap Press of Harvard University Press of Harvard University Press, Cambridge. Massachusetts. 649 pp.
- Zar, J. H. 1996. *Biostatistical Analysis*. Third Edition. Prentice Hall, New Jersey. 718 pp.