



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO
POSGRADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS
INSTITUTO DE ECOLOGÍA
ECOLOGÍA

**EFFECTO DE LA CONDICIÓN FISIOLÓGICA SOBRE LA CONDUCTA DE REMOCIÓN DE
ESTIÉRCOL EN ESCARABAJOS DEL ESTIÉRCOL (COLEOPTERA: SCARABAEINAE) DE
DISTINTOS AMBIENTES**

TESIS

(POR ARTÍCULO CIENTÍFICO)

**MALNUTRITION AND PARASITISM SHAPE ECOSYSTEM SERVICES PROVIDED BY DUNG
BEETLES**

QUE PARA OPTAR POR EL GRADO DE:

MAESTROA EN CIENCIAS BIOLÓGICAS

PRESENTA:

MARIANA SERVIN PASTOR

TUTOR PRINCIPAL DE TESIS: DR. DANIEL MATIAS GONZALEZ TOKMAN

RED DE ECOETOLOGÍA, INECOL, CONACYT

COTUTOR DE TESIS: DR. ALEJANDRO CÓRDOBA AGUILAR

INSTITUTO DE ECOLOGÍA, UNAM

COMITÉ TUTOR: DR. MARIO ENRIQUE FAVILA CASTILLO

RED DE ECOETOLOGÍA, INECOL

CD. MX. OCTUBRE, 2021



Universidad Nacional
Autónoma de México



UNAM – Dirección General de Bibliotecas
Tesis Digitales
Restricciones de uso

DERECHOS RESERVADOS ©
PROHIBIDA SU REPRODUCCIÓN TOTAL O PARCIAL

Todo el material contenido en esta tesis esta protegido por la Ley Federal del Derecho de Autor (LFDA) de los Estados Unidos Mexicanos (México).

El uso de imágenes, fragmentos de videos, y demás material que sea objeto de protección de los derechos de autor, será exclusivamente para fines educativos e informativos y deberá citar la fuente donde la obtuvo mencionando el autor o autores. Cualquier uso distinto como el lucro, reproducción, edición o modificación, será perseguido y sancionado por el respectivo titular de los Derechos de Autor.



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO
POSGRADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS
INSTITUTO DE ECOLOGÍA
ECOLOGÍA

**EFFECTO DE LA CONDICIÓN FISIOLÓGICA SOBRE LA CONDUCTA DE REMOCIÓN DE
ESTIÉRCOL EN ESCARABAJOS DEL ESTIÉRCOL (COLEOPTERA: SCARABAEINAE) DE
DISTINTOS AMBIENTES**

TESIS

(POR ARTÍCULO CIENTÍFICO)

**MALNUTRITION AND PARASITISM SHAPE ECOSYSTEM SERVICES PROVIDED BY DUNG
BEETLES**

QUE PARA OPTAR POR EL GRADO DE:

MAESTROA EN CIENCIAS BIOLÓGICAS

PRESENTA:

MARIANA SERVIN PASTOR

TUTOR PRINCIPAL DE TESIS: DR. DANIEL MATIAS GONZALEZ TOKMAN

RED DE ECOETOLOGÍA, INECOL, CONACYT

COTUTOR DE TESIS: DR. ALEJANDRO CÓRDOBA AGUILAR

INSTITUTO DE ECOLOGÍA, UNAM

COMITÉ TUTOR: DR. MARIO ENRIQUE FAVILA CASTILLO

RED DE ECOETOLOGÍA, INECOL

MÉXICO, CD. MX. OCTUBRE, 2021

COORDINACIÓN DEL POSGRADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS

ENTIDAD INSTITUTO DE ECOLOGÍA

OFICIO CPCB/914/2021

ASUNTO: Oficio de Jurado

M. en C Ivonne Ramírez Wence
Directora General de Administración Escolar, UNAM
Presente

Me permito informar a usted que en la reunión ordinaria del Comité Académico del Posgrado en Ciencias Biológicas, celebrada el día 9 de agosto de 2021 se aprobó el siguiente jurado para el examen de grado de **MAESTRA EN CIENCIAS BIOLÓGICAS** en el campo de conocimiento de **Ecología** de la alumna **SERVÍN PASTOR MARIANA** con número de cuenta **307552004** por la modalidad de graduación de **tesis por artículo científico** titulado: **“Malnutrition and parasitism shape ecosystem services provided by dung beetles”**, que es producto del proyecto realizado en la maestría que lleva por título: **“EFECTO DE LA CONDICIÓN FISIOLÓGICA SOBRE LA CONDUCTA DE REMOCIÓN DE ESTIÉRCOL EN ESCARABAJOS DEL ESTIÉRCOL (COLEOPTERA: SCARABAEINAE) DE DISTINTOS AMBIENTES”**, ambos realizados bajo la dirección del **DR. DANIEL MATÍAS GONZÁLEZ TOKMAN**, quedando integrado de la siguiente manera:

Presidente: DRA. MARÍA MARCELA OSORIO BERISTAÍN
Vocal: DR. ROBERTO EDMUNDO MUNGUÍA STEYER
Vocal: DR. CARLOS ANDRÉS CULTID MEDINA
Vocal: DRA. KARINA BOEGE PARÉ
Secretario: DR. MARIO ENRIQUE FAVILA CASTILLO

Sin otro particular, me es grato enviarle un cordial saludo.

ATENTAMENTE
“POR MI RAZA HABLARÁ EL ESPÍRITU”
Ciudad Universitaria, Cd. Mx., a 21 de septiembre de 2021

COORDINADOR DEL PROGRAMA



DR. ADOLFO GERARDO NAVARRO SIGÜENZA



COORDINACIÓN DEL POSGRADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS

Unidad de Posgrado, Edificio D, 1º Piso. Circuito de Posgrados, Ciudad Universitaria
Alcaldía Coyoacán. C. P. 04510 CDMX Tel. (+5255)5623 7002 <http://pcbiol.posgrado.unam.mx/>

AGRADECIMIENTOS INSTITUCIONALES

Al Posgrado en Ciencias Biológicas y al Instituto de Ecología de la Universidad Nacional Autónoma de México (UNAM), por haberme permitido realizar mis estudios de maestría, brindándome las herramientas materiales e inmateriales necesarias para mi formación académica y profesional; fomentando siempre mi desarrollo personal y el de la ciencia.

Al Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACyT) por la beca que me otorgaron (No. 417302), sin la cual la realización de mis estudios de maestría y el desarrollo de este proyecto de investigación hubieran sido imposibles; así como por el apoyo económico (Ciencia básica 257894) otorgado a mi tutor principal de tesis, Dr. Daniel Matías González Tokman, el cual permitió la realización del trabajo de campo y mi asistencia a una estancia y a un congreso internacional.

A mi tutor, el Dr. Daniel Matías González Tokman, muchas gracias por tu orientación, consejos y apoyo para lograr la realización de este trabajo. A mi cotutor, el Dr. Alejandro Córdoba Aguilar y al miembro de mi comité tutor, Dr. Mario Enrique Favila Castillo, por su guía y conocimientos compartidos durante la realización de este trabajo.

AGRADECIMIENTOS A TÍTULO PERSONAL

A mi tutor, Daniel González Tokman, muchas gracias por toda la comprensión, paciencia y tu disposición durante las dificultades que atravesé. He aprendido y disfrutado mucho durante este proceso y eso es en gran parte por los consejos y oportunidades que me brindaste. Me siento muy afortunada de que hayas sido mi tutor y agradezco mucho la confianza y la motivación que me diste.

A mi cotutor, el Dr. Alejandro Córdoba Aguilar, por las oportunidades otorgadas, la retroalimentación a este trabajo, por siempre estar al pendiente del proyecto y, especialmente, por todo el aprendizaje que me regalaste.

A Mario Enrique Favila Castillo, Renato Portela Salomao, Francisco Ricardo Cuevas Caselin, Alberto Jacome Hernandez, Oscar Daniel Lozano Sánchez, Luz María del Carmen Huerta Crespo, María Magdalena Cruz Rosales y Alfonso Díaz Rojas del Instituto de Ecología A. C.; agradezco su invaluable participación en este trabajo, sin su colaboración, apoyo, conocimientos y recursos compartidos este proyecto de investigación no hubiera sido posible.

A los miembros del jurado de mi examen de maestría, Dra. María Marcela Osorio Beristaín, Dr. Mario Enrique Favila Castillo, Dr. Roberto Edmundo Munguía Steyer, Dr. Carlos Andrés Cultid Medina y Dra. Karina Boege Paré, por sus valiosas observaciones y comentarios a mi proyecto de tesis, los cuales enriquecieron este trabajo.

A la Lic. Erika Rodríguez de la Oficina de Posgrado del Instituto de Ecología UNAM, por toda su orientación e invaluable apoyo desde el inicio de mis estudios de maestría, los cuales me permitieron culminar este proceso.

A la señora Ángeles Sosa y a la familia Castro Sosa, por recibirme en su casa y hacerme sentir en familia durante el desarrollo práctico de este proyecto. Sin su apoyo, este trabajo no hubiera sido posible.

A mi familia, a quienes elegiría un millón de veces para vivir todos los momentos tan especiales que hemos compartido. Mil gracias por ser parte de mi vida y por todo su cariño, porque me motivaron a seguir luchando. Soy muy afortunada de pertenecer a esta familia.

A mis amigos, Mariela, Fer, Gina, Julia, Dany, Leonel, Renato, Lety, Andy, Giovanni y las Carmelas. Gracias por llegar a mi vida para hacerla más feliz y gracias por no salir de ella a pesar del tiempo y de los cambios que hemos vivido. Su amistad es uno de los regalos más bonitos que he recibido y por eso me siento la más afortunada.

A todos mis maestros y mis alumnos, porque todo lo que he aprendido de cada uno de ustedes es invaluable, me sigue maravillando y forma parte de la persona que soy ahora.

DEDICATORIA

A mi tía Lina, por darme el mayor regalo que una persona puede recibir y la muestra de amor más grande que alguien puede dar. Sin ese regalo no sé quién sería en este momento y por eso no tengo como agradecerte lo suficiente. Te quiero con todo lo que soy.

A mis papás, que estuvieron siempre conmigo en los días y noches tan difíciles que nos tocó vivir. A ustedes que también forman parte de los mejores momentos que he vivido y mis más bonitos recuerdos. Gracias por enseñarme con su ejemplo a dedicarme con pasión y entrega, tanto a mis estudios como a mi desarrollo profesional. Gracias por su amor incondicional y por creer en mí, los amo.

A mis abuelos Felipe y Enrique, así como a mi tía Lourdes. Tal vez no puedo compartir este momento con ustedes, pero siempre van a formar parte de lo que soy. Todo lo que me enseñaron e hicieron por mí me va a acompañar por siempre y me sentiré afortunada por eso toda la vida. Los quiero y los extraño mucho.

A mi abue Carmen y a mis tíos Mariola, Héctor y Auro, gracias por todo su amor, por todo su apoyo, por darme fuerzas para seguir adelante y por estar conmigo en los momentos felices y en los más complicados. Los quiero mucho, mucho, mucho.

*A todo le gusta vivir [...]
y todo es bello en los seres vivos
-Alejandro Dumas*

ÍNDICE

1. ÍNDICE DE FIGURAS Y TABLAS.....	2
2. RESUMEN.....	3
3. ABSTRACT.....	5
4. INTRODUCCIÓN.....	6
4.1 Servicios ecosistémicos	6
4.2 Compromisos entre los rasgos de historias de vida.....	6
4.3 Coleoptera, Scarabaeinae	8
5. ARTÍCULO CIENTÍFICO	12
6. DISCUSIÓN	22
7. CONCLUSIONES	28
8. REFERENCIAS.....	29

ÍNDICE DE FIGURAS Y TABLAS

1. **Tabla 1:** Detalles de los métodos de colecta y el protocolo experimental 14
2. **Tabla 2:** Modelos estadísticos para evaluar los tipos de dieta y reto inmunológico sobre las tasas de remoción de estiércol y rendimiento energético 15
3. **Figura 1:** Efecto de la dieta y el reto inmunológico sobre la remoción de estiércol de *Euoniticellus intermedius* 16
4. **Figura 2:** Efecto de la proteína en la dieta y un reto inmunológico sobre las masas nido construidas por *Euoniticellus intermedius*..... 16
5. **Figura 3:** Efecto de la proteína en la dieta y un reto inmunológico sobre la condición energética de tres especies de escarabajos coprófagos 16

RESUMEN

Importantes servicios ecosistémicos dependen de varias especies de insectos que realizan funciones fundamentales. A pesar de que la calidad de estos servicios depende de la diversidad, abundancia y biomasa de estos insectos, poco se sabe de los efectos que la condición fisiológica individual tiene sobre estos servicios. Una de nuestras predicciones es que los animales famélicos o enfermos proveen un servicio reducido. Los escarabajos coprófagos entierran estiércol en bosques y potreros, favoreciendo la fertilización del suelo y reduciendo la emisión de gases de efecto invernadero liberados por el ganado. Sin embargo, algunas especies son muy sensibles a los disturbios en su hábitat, lo que genera la pérdida de importantes servicios ecosistémicos en las áreas perturbadas. En este estudio se sometió a prueba el efecto de la calidad de la dieta y el impacto de la carga parasitaria sobre la tasa de remoción de estiércol usando tres especies de escarabajos coprófagos de distintos ambientes. Escarabajos silvestres fueron expuestos a un reto inmunológico y dietas experimentales que diferían en su contenido proteico. Se predijo que la remoción de estiércol sería llevada a cabo de forma más eficiente por individuos saludables que fueron bien alimentados. Sin embargo, si una especie experimentaba alimentación compensatoria o inversión terminal, los individuos enfermos mostrarían una elevada actividad de remoción de estiércol con cierto costo fisiológico. En *Euoniticellus intermedius* el reto inmunológico redujo la tasa de remoción de estiércol, ya que se registró un decremento en el peso, más no el número de masas nido construidas. Esto sugiere que los individuos implantados tuvieron un intenso esfuerzo reproductivo, por lo que podrían haber incurrido en una estrategia de inversión terminal. En la misma especie, las parejas alimentadas con dietas pobres en proteínas elevaron su tasa de remoción de estiércol en comparación con los individuos que fueron alimentados con la dieta control, probablemente por una estrategia de alimentación compensatoria que incrementó su condición energética. Por otro lado, *Onthophagus incensus* y *O. rhinolophus* no modificaron sus tasas de remoción de estiércol a pesar de sufrir cambios en su condición energética como resultado del tratamiento. Esta es la primera evidencia de que los servicios ecosistémicos provistos por los escarabajos

coprófagos dependen de su condición individual y estado nutricional, los cuales modulan su conducta reproductiva y alimenticia. Comprender los factores ambientales que afectan la fisiología y conducta individual es fundamental para garantizar las condiciones, no solo de supervivencia de especies clave, sino también el mantenimiento de los servicios ecosistémicos.

ABSTRACT

Ecosystem services relies on several insect species that provide fundamental functions. Despite the quality of these ecosystem services depends on insect diversity, abundance and biomass, little is known about the effects that individual body condition has over such services. One prediction is that starving or sick animals may provide a reduced service. Dung beetles bury dung in forests and cattle farms, contributing to soil fertilization and reduction of greenhouse gas emissions from livestock. However, some species are highly sensitive to habitat disturbance and this leads to important losses of ecosystem services in disturbed areas. Here we experimentally tested the effect of diet quality and parasite pressure impact on dung removal rate using three species of dung beetles from contrasting habitats. We exposed wild beetles to an immune challenge combined with experimental diets that varied in protein content. We predicted that dung removal would be better carried out by healthy and well-fed individuals. However, if a species incurs in compensatory feeding or terminal investment in reproduction, ill individuals will still exhibit intense dung removal and reproductive activity but with a physiological cost. For *Euoniticellus intermedius* beetles, the immune challenge reduced dung removal rates, and this was because the challenge reduced the weight, although not the number of built brood masses. This suggests that implanted individuals made an intense reproductive effort. Therefore, a strategy of terminal investment in reproduction might be occurring. In the same species, couples fed low-protein diets increased dung removal rates compared to control-fed animals, probably as a compensatory feeding strategy that increased energetic condition. Conversely, *Onthophagus incensus* and *O. rhinolophus* beetles did not change dung removal rates despite suffering changes in energetic condition resulting from treatment. This is the first evidence that ecosystem services provided by dung beetles depend on individual health and nutritional status that drive reproductive and feeding behavior. Understanding the environmental factors that affect individual physiology and behavior is fundamental to guarantee conditions not only for the survival of key species but also for the maintenance of ecosystem services.

INTRODUCCIÓN

Servicios ecosistémicos

De acuerdo con el *Millennium Ecosystem Assessment* (2005), los servicios ecosistémicos son todos los beneficios que los seres humanos obtenemos de las interacciones que ocurren en los ecosistemas; pudiendo ser servicios de aprovisionamiento (ej. alimento y agua), culturales (ej. recreación y servicios espirituales), de regulación (ej. control de plagas e inundaciones) o de soporte (ej. formación de suelo y ciclos de nutrientes). Los servicios ecosistémicos dependen de organismos clave que realizan ciertas actividades como la alimentación y reproducción, llevando a cabo funciones importantes como la polinización, control biológico de plagas y fertilización del suelo; las cuales son esenciales para el bienestar humano (Daily, 1997; Reid *et al.*, 2005; Losey y Vaughan, 2006). Aunque el valor del servicio ecosistémico depende de la riqueza y abundancia de las especies que lo proveen (Mace *et al.*, 2012), cada individuo otorga un servicio ecosistémico determinado por su propia conducta, la cual a su vez depende de su condición y estado fisiológico. Por ejemplo, dos de las principales causas de la llamada crisis de la polinización son la inanición por pérdida de hábitat (Naug, 2009) y las enfermedades infecciosas emergentes (Fürst *et al.*, 2014). Tanto los efectos de la pérdida de ambientes naturales como las enfermedades se pueden evaluar a nivel individual. Sin embargo, el análisis de cómo la condición fisiológica se relaciona con los servicios ecosistémicos se ha rezagado en nuestro entendimiento de los factores que determinan el aprovisionamiento de estos servicios por ecosistemas naturales y productivos.

Compromisos entre los rasgos de historias de vida

Los organismos obtienen energía del ambiente a una tasa que limita su distribución entre el crecimiento, mantenimiento y reproducción. Los límites del recurso energético generan ciertos compromisos entre estos aspectos (Gadgil y Bossert, 1970). La forma en que los individuos resuelven estos compromisos modula sus historias de vida y representa los

costos que deben pagar cuando un cambio benéfico en un rasgo ocurre en detrimento de otro.

La disponibilidad de alimento y la carga parasitaria son dos importantes reguladores ambientales de la condición y conducta, definiendo el desarrollo, supervivencia y reproducción individual (Kitaysky *et al.*, 1999; Bearhop *et al.*, 2004; Lawniczak *et al.*, 2007) y, potencialmente, los servicios ecosistémicos. Respecto al alimento, se espera que los individuos bien nutridos provean mejores servicios ecosistémicos. Por ejemplo, a las abejas que no satisfacen sus requerimientos nutricionales, pueden reducir su tasa de polinización y, por lo tanto, producción de frutos y semillas (Koch *et al.*, 2017). En respuesta a la privación de nutrientes, las abejas pueden incrementar su actividad de forrajeo, intentando aumentar la recolección de polen (Brodschneider y Crailsheim, 2010), mejorando los servicios ecosistémicos que proveen. En respuesta a la inanición, los insectos pueden modificar las tasas de forrajeo de acuerdo con sus necesidades de obtener determinados nutrientes, con impactos potenciales en las redes tróficas y servicios ecosistémicos (Simpson *et al.*, 2018).

Los parásitos también tienen un efecto importante en los hábitos alimenticios de varios insectos, incluyendo conductas en los organismos enfermos, como anorexia, cambios en la alimentación a manera de automedicación, o incrementando sus tasas de alimentación para compensar los costos energéticos del reto inmunológico (Adamo *et al.*, 2007, 2010; Raubenheimer y Simpson, 2009; González-Tokman *et al.*, 2011; Simpson *et al.*, 2018), afectando potencialmente y de diversas formas el aprovisionamiento de servicios ecosistémicos. Por ejemplo, los escarabajos *Passalus* otorgan un mayor servicio ecosistémico cuando se encuentran infectados con nematodos, aumentando su actividad degradadora de madera (Davis y Prouty, 2019). Por otro lado, las abejas obreras incrementan su consumo de carbohidratos cuando se encuentran infectados por el hongo *Nosema ceranae*, del grupo de los microsporidios (Mayack y Naug, 2009), con efectos negativos sobre el tamaño de la colonia y la nidada, así como la tasa de producción de miel y supervivencia (Botías *et al.*, 2013). Ya que la activación de las respuestas inmunológicas es energéticamente costosa (Siva-Jothy *et al.*, 1998), compromete la supervivencia y reproducción de los insectos (Schmid-Hempel, 2005), los individuos parasitados pueden

restringir su inversión en la reproducción presente en espera de condiciones más favorables, sin embargo, en ciertas circunstancias pueden llevar a cabo una inversión terminal, en la que se da prioridad a la actividad reproductiva por encima de la supervivencia (Velandó *et al.*, 2010; González-Tokman *et al.*, 2013; Kivleniece *et al.*, 2010; Reyes-Ramírez *et al.*, 2019). El grado en el que distintas especies responden a las presiones de su ambiente, depende de la plasticidad en sus procesos conductuales y fisiológicos (Hofmann y Todgham, 2010). Por ejemplo, la especialización de hábitat y alimento, puede generar distintas respuestas al estrés ambiental, ya que los especialistas pueden ser más sensibles a este (Devictor *et al.*, 2008; Salomão *et al.*, 2019). Sin embargo, todavía no es claro como la presión parasitaria y el estado nutricional afectan los servicios ecosistémicos cuando varía la condición del animal y la expectativa de supervivencia.

Coleoptera, Scarabaeinae

Los escarabeinos utilizan estiércol de vertebrados o carroña para alimentarse y aprovisionar a sus crías (Halffter y Edmonds, 1982). A través de esta conducta, los escarabajos coprófagos proveen servicios ecosistémicos fundamentales al enterrar estiércol y descomponer materia orgánica, fertilizando y oxigenando el suelo, eliminando fauna nociva asociada al estiércol, dispersando semillas y reduciendo la emisión de gases de efecto invernadero (Nichols *et al.*, 2008; Slade *et al.*, 2016). A pesar de los beneficios que nos otorgan a los humanos y a sus ecosistemas, recientemente se ha observado una disminución en la diversidad de escarabajos coprófagos debida a las actividades humanas en distintos ecosistemas, incluyendo bosques y potreros (Martínez y Cruz, 2009; Nichols *et al.*, 2009; Basto-Estrella *et al.*, 2014). Esta disminución de la diversidad representa un importante riesgo para varias especies de escarabeinos, su ambiente y los servicios ecosistémicos que proveen (Nichols *et al.*, 2008). Por ejemplo, las especies de coprófagos estrictos han mostrado ser más sensibles a ambientes estresantes que las especies copro-necrófagas (Salomão *et al.*, 2019).

Para acelerar la degradación del estiércol de ganado no nativo, algunas especies de escarabajos coprófagos han sido introducidas con éxito en diferentes partes del mundo, como *E. intermedius*. Los individuos de esta especie pueden alimentarse de estiércol remanente, tienen una amplia ventana térmica, así como una gran capacidad de reproducción y supervivencia a niveles de humedad bajos (Pokhrel, *et al.* 2020); mientras que muchas de las especies nativas están adaptadas al excremento pequeño, duro y seco de los mamíferos de sus ecosistemas, a diferencia del estiércol húmedo y abundante del ganado (Doube, 2018). Las especies de escarabajos coprófagos no nativas pueden mejorar los servicios de los ecosistemas agrícolas al incrementar la remoción de estiércol, reducir la escorrentía o pérdida de suelo y la cantidad de nematodos parásitos (Forgie *et al.*, 2018).

Sin embargo, se ha demostrado que algunas especies introducidas de escarabajos coprófagos se han tornado en invasoras, como *Digitonthophagus gazella* en Brazil, causando una reducción en la diversidad de escarabeinos. Los escarabajos invasores han afectado sobre todo a las especies que comparten su comportamiento de anidación y fenología, cambiado la proporción de gremios funcionales (Gordon, 1983; Filho *et al.*, 2018). Los distintos gremios tienen diferente papel en los servicios ecosistémicos, por ejemplo, al enterrar directamente el estiércol, los paracópridos incrementan más la porosidad del suelo; mientras que los telocópridos o rodadores son mejores dispersores de semillas. Es por esto que, para mantener el equilibrio en dichos servicios ecosistémicos, se debe mantener gran diversidad de especies de escarabeinos.

Por otro lado, la mayoría de los estudios que buscan analizar los servicios ecosistémicos provistos por los escarabeinos solo consideran poblaciones completas (Andresen, 2002; Gray *et al.*, 2014; Manning *et al.*, 2016), ignorando la condición individual. Integrar la condición del animal puede permitir un mejor entendimiento de la base fisiológica de los servicios ecosistémicos provistos por los insectos, así como una perspectiva basada en el individuo de estas contribuciones al servicio (Salomão *et al.*, 2018; Villada-Bedoya *et al.*, 2019).

Las condiciones ambientales afectan la fisiología y conducta de los escarabeinos, sugiriendo que existe una relación entre la condición individual y los servicios ecosistémicos que

realizan. Respecto al alimento, Shafiei y colaboradores (2001) encontraron que las larvas de *Onthophagus taurus* redujeron la duración de su último instar larval y puparon de forma prematura al ser privados anticipadamente de alimento, gracias a su plasticidad en el desarrollo larval. También se observó la rápida eclosión de adultos más pequeños, comparados con los de las larvas que recibieron suficiente estiércol, evidenciando un impacto potencial en los servicios ecosistémicos que proveen. En cuanto al papel de los patógenos, hembras de *Euoniticellus intermedius* inyectadas con lipopolisacáridos (moléculas de la pared celular de bacterias gram-positivas que dispara la respuesta inmunológica) construyeron menos masas nido que las hembras no inyectadas (Reaney y Knell, 2010), destacando el costo reproductivo de ser retado inmunológicamente y sus efectos potenciales sobre la tasa de remoción de estiércol. Por lo tanto, la elevada sensibilidad de los escarabeinos los convierte en importantes bioindicadores de la perturbación ambiental, ya que algunas especies sufren daños considerables en su condición individual, con una subsecuente reducción en el tamaño de sus poblaciones (Salomão *et al.*, 2020). Además, la condición individual de los escarabeinos por si misma se ha sugerido como un importante bioindicador de la calidad del ambiente que puede preceder la reducción en el tamaño poblacional y en el suministro de servicios ecosistémicos (Cooke *et al.*, 2013; Salomão *et al.*, 2018, 2020).

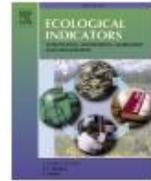
En este trabajo se evaluó experimentalmente cómo la calidad de la dieta y la presión parasitaria afectan la tasa de remoción de estiércol y la condición energética de tres especies de escarabeinos que habitan ambientes distintos: la primera especie estudiada (*Euoniticellus intermedius*) es exclusiva de potreros; la segunda (*Onthophagus rhinolophus*) es exclusiva de bosques tropicales poco perturbados; por último, la tercera especie (*Onthophagus incensus*) es capaz de habitar tanto ambientes conservados como perturbados. Se midió la tasa de remoción de estiércol en escarabajos sometidos a una combinación de dietas variables en su contenido proteico, y un reto inmunológico. Ya que *E. intermedius* se puede criar en condiciones de laboratorio, se utilizó esta especie para determinar potencialmente si los cambios en la tasa de remoción de estiércol se deben a la conducta de alimentación o reproductiva. La predicción en esta investigación es que la

remoción de estiércol es una actividad energéticamente costosa, que desempeñan mejor los individuos sanos y bien alimentados. Sin embargo, una estrategia terminal reproductiva podría conducir a una intensa actividad de remoción de estiércol que provoque un agotamiento energético en los individuos que la presenten.



Contents lists available at ScienceDirect

Ecological Indicators

journal homepage: www.elsevier.com/locate/ecolind

Malnutrition and parasitism shape ecosystem services provided by dung beetles

Mariana Servín-Pastor^a, Renato Portela Salomão^{b,c}, Francisco Caselín-Cuevas^b, Alex Córdoba-Aguilar^d, Mario E. Favila^b, Alberto Jácome-Hernández^b, Daniel Lozano-Sánchez^b, Daniel González-Tokman^{b,e,*}

^a Posgrado en Ciencias Biológicas, Universidad Nacional Autónoma de México, Av. Ciudad Universitaria 3000, Coyoacán, Mexico City 04510, Mexico

^b Red de Ecoetología, Instituto de Ecología A. C. Carretera Antigua a Coatepec 351. El Haya, Xalapa, Veracruz 91073, Mexico

^c Programa de Pós-Graduação em Ecologia, Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia INPA, CP 2223, Av. André Araújo 97, Adrianópolis, 69060-000 Manaus, Brazil

^d Instituto de Ecología, Universidad Nacional Autónoma de México, Apdo. Postal 70-275, Circuito Exterior, Ciudad Universitaria, Coyoacán, Mexico City 04510, Mexico

^e CONACYT, Mexico

ARTICLE INFO

Keywords:

Diet quality
Dung removal
Immune response
Physiological condition
Nutrition
Terminal investment

ABSTRACT

Ecosystem services relies on several insects that provide fundamental functions. Despite the quality of these ecosystem services depends on insect diversity, abundance and biomass, little is known about the effects that individual body condition has over such services. One prediction is that starving or sick animals may provide a reduced service. Dung beetles bury dung in forests and cattle farms, contributing to soil fertilization and reduction of greenhouse gas emissions from livestock. However, some species are highly sensitive to habitat disturbance and this leads to important losses of ecosystem services in disturbed areas. Here we experimentally tested the effect of diet quality and parasite pressure impact on dung removal rate using three species of dung beetles from contrasting habitats. We exposed wild beetles to an immune challenge combined with experimental diets that varied in protein content. We predicted that dung removal would be better carried out by healthy and well-fed individuals. However, if a species incurs in compensatory feeding or terminal investment in reproduction, ill individuals will still exhibit intense dung removal and reproductive activity but with a physiological cost. For *Euoniticellus intermedius* beetles, the immune challenge reduced dung removal rates, and this was because the challenge reduced the weight, although not the number of built brood masses. This suggests that implanted individuals made an intense reproductive effort. Therefore, a strategy of terminal investment in reproduction might be occurring. In the same species, couples fed low-protein diets increased dung removal rates compared to control-fed animals, probably as a compensatory feeding strategy that increased energetic condition. Conversely, *Onthophagus incensus* and *O. rhinolophus* beetles did not change dung removal rates despite suffering changes in energetic condition resulting from treatment. This is the first evidence that ecosystem services provided by dung beetles depend on individual health and nutritional status that drive reproductive and feeding behavior. Understanding the environmental factors that affect individual physiology and behavior is fundamental to guarantee conditions not only for the survival of key species but also for the maintenance of ecosystem services.

1. Introduction

Ecosystem services depend on key organisms that, as a result of certain activities such as feeding and reproduction, provide important functions like pollination, natural pest control and soil fertilization, all of which are essential for human wellbeing (Daily, 1997; Reid et al.,

2005; Losey and Vaughan, 2006). Although the value of ecosystem services relies on the abundance and diversity of service providers (Mace et al., 2012), each individual supplies an ecosystem service that is determined by its own behavior, which is in turn dependent on self-condition and physiological status. In fact, two main drivers of the so-called pollinator crisis are starvation due to habitat loss (Naug, 2009)

* Corresponding author at: CONACYT, Red de Ecoetología, Instituto de Ecología A. C. Carretera Antigua a Coatepec 351. El Haya, Xalapa, Veracruz 91073, Mexico.
E-mail addresses: acordoba@iecologia.unam.mx (A. Córdoba-Aguilar), mario.favila@inecol.mx (M.E. Favila), daniel.gt@inecol.mx (D. González-Tokman).

<https://doi.org/10.1016/j.ecolind.2020.107205>

Received 22 May 2020; Received in revised form 13 October 2020; Accepted 19 November 2020

Available online 10 December 2020

1470-160X/© 2020 The Author(s).

Published by Elsevier Ltd.

This is an open access article under the CC BY-NC-ND license

<http://creativecommons.org/licenses/by-nc-nd/4.0/>

and emerging infectious diseases (Fürst et al., 2014). The effects of both, habitat loss and diseases, can be visualized from the individual level. However, the question of how body condition shapes ecosystem services has lagged in our understanding of the factors driving the services provided by natural and productive ecosystems.

Food availability and parasite pressure are two primary environmental drivers of individual condition and behavior, defining individual development, survival and reproduction (Kitaysky et al., 1999; Bearhop et al., 2004; Lawniczak et al., 2007) and, potentially, ecosystem services. In terms of food, well-nourished individuals are expected to provide better ecosystem services. For example, bees whose nutritional budget is not satisfied, may end up reducing their pollination rate and consequently fruit production (Koch et al., 2017). Alternatively, honeybees that face nutrient deprivation may increase their foraging activity, aiming to increase pollen collection (Brodschneider and Crailsheim, 2010), thus improving the ecosystem services they provide. In response to starvation, insects may modify foraging rates according to their needs or feed on particular nutrients, with potential impacts on trophic webs and ecosystem services (Simpson et al., 2018).

Parasites also have a major effect on feeding habits in several insects, inducing sickness behavior such as anorexia, changes in diet as a form of self-medication, or increasing feeding rates to compensate energetic costs (Adamo et al., 2007, 2010; Raubenheimer and Simpson, 2009; González-Tokman et al., 2011; Simpson et al., 2018), potentially affecting ecosystem service provision in varying ways. For example, *Passalus* beetles deliver a better ecosystem service when infected with nematodes, increasing wood degradation activities (Davis and Prouty, 2019). Alternatively, worker honeybees increase their carbohydrate intake when infected with the microsporidian fungi *Nosema ceranae* (Mayack and Naug, 2009), with negative impacts on colony and brood size, honey production and survival rate (Botfas et al., 2013). As the activation of immune responses are energetically costly (Siva-Jothy et al., 1998) and compromise insect survival and reproduction (Schmid-Hempel, 2005), parasitized individuals can restrict their investment in current reproduction awaiting for more favorable conditions; however, in other situations they can incur in terminal investment, such that reproductive activity is prioritized over survival (Velando et al., 2010; González-Tokman et al., 2013; Kivleniec et al., 2010; Reyes-Ramírez et al., 2019). The extent to which different species respond to environmental pressures depends on the plasticity in their behavioral and physiological processes (Hofmann and Todgham, 2010). For example, habitat or food specialization may drive differences in species responses to environmental stress, so that specialists may be more sensitive (Devictor et al., 2008; Salomão et al., 2019). However, it is unclear how parasite pressure and nutritional status affect ecosystem services when animal condition and survival expectancies vary.

Dung beetles (Coleoptera: Scarabaeinae) use vertebrate dung and carrion to feed and provision their offspring (Halffter and Edmonds, 1982). Through these behaviors, dung beetles provide fundamental ecosystem services by burying dung and decomposing organic matter, promoting soil fertilization and bioturbation, reducing noxious fauna associated to dung, dispersing seeds, and reducing the emission of greenhouse gases (Nichols et al., 2008; Slade et al., 2016). Despite these benefits, recent declines in dung beetle diversity caused by human activities has been observed in different ecosystems, including forests and cattle pastures (Martínez and Cruz, 2009; Nichols et al., 2009; Basto-Estrella et al., 2014). These declines imply a risk for a number of dung beetle species and the ecosystem services they provide (Nichols et al., 2008). For example, strictly coprophagous species seem to be more sensitive to stressful environments than copro-necrophagous species (Salomão et al., 2019). Nevertheless, most studies aimed to analyze ecosystem services provided by dung beetles only included the whole assemblage or populations (e. g. abundance, diversity) (Andresen, 2002; Gray et al., 2014; Manning et al., 2016), ignoring individual condition. However, integrating animal condition may allow a deeper understanding of the physiological basis of ecosystem services provided by

such insects as well as an individual-based perspective of such service contribution (Salomão et al., 2018; Villada-Bedoya et al., 2019).

Environmental conditions impact the physiology and behavior of dung beetles, suggesting a link between individual condition and their associated ecosystem services. For the role of food, Shafiei et al. (2001) found that specimens of *Onthophagus taurus* pupate prematurely when subjected to food deprivation, due to larval developmental plasticity. The rapid hatching of smaller adults compared to the larvae fed with enough dung was also observed and has potential impacts on the ecosystem services that they provide. For the role of pathogens, female *Euoniticellus intermedius* injected with lipopolysaccharides (molecules from the cell wall of gram-positive bacteria that trigger an immune response) built fewer brood masses than not injected females (Reaney and Knell, 2010), highlighting the reproductive costs of being immune-challenged and potential effects on dung removal rates. Thus, the high sensitivity of dung beetles makes them important bioindicators of environmental disturbance, as some species suffer strong impacts on self-condition that are accompanied by reductions in population sizes (Salomão et al., 2020). Moreover, dung beetle individual condition has even been suggested as an important bioindicator of habitat quality that may precede population decline and reduction in ecosystem services (Cooke et al., 2013; Salomão et al., 2018, 2020).

In this paper we experimentally evaluated how diet quality and parasite pressure affect dung removal rates and energetic condition of three dung beetle species that inhabit contrasting environments: the first studied species (*Euoniticellus intermedius*) is exclusive from cattle pastures; the second (*Onthophagus rhinolophus*) is exclusive from highly conserved, shaded forest; finally, the third species (*Onthophagus incensus*) is able of inhabiting conserved and disturbed sites. We measured dung removal in beetles exposed to a combination of diets of varying protein-content and an immune challenge. As *E. intermedius* can be bred in the laboratory, we further used this species to investigate whether potential changes in dung removal depend on reproductive or feeding behavior. We predicted that dung removal is a costly activity that is better carried out by well-fed and healthy individuals. However, a terminal investment reproductive strategy could lead to an intense dung removal activity resulting in energetic depletion.

2. Materials and methods

2.1. Study subject

The first study species, *E. intermedius*, is a South African species widely distributed in wet and semi-arid regions (Barkhouse and Ridsdill-Smith, 1986; Edwards, 2007), with preference for open pastures. This species was introduced in Texas and California between 1972 and 1974, yet nowadays has become one of the most abundant dung beetle species in tropical pasturelands of the Gulf of Mexico (Montes de Oca and Halffter, 1998). In the American continent, this diurnal tunneller species inhabits pasturelands using dung from mammals, mostly cattle (Blume, 1984; Pomfret and Knell, 2006a; Cruz Rosales et al., 2012), being sometimes the most abundant dung beetle (Almendarez-Rocha, 2019). The second species, *O. incensus*, is one of the most widespread dung beetle species in American cloud forests and pasturelands. Its distribution range goes from the United States to Ecuador (Martínez et al., 1998; Pulido-Herrera et al., 2007; Barragán et al., 2014). This diurnal beetle uses cattle dung for feeding and nesting (Halffter and Edmonds, 1982) and buries manure from large herbivores directly under the dung pat through previously built galleries. Finally, *O. rhinolophus* is abundant in tropical forests and shaded plantations (Estrada et al., 1998; Favila, 2005; Halffter and Morrone, 2017). This species is a tunneller beetle that uses omnivore dung, decomposing fruit and carrion to feed and build its nests (Estrada et al., 1993; Sarges et al., 2012; Bourg et al., 2016).

2.2. Field work

E. intermedius was collected in the pastureland of Rancho San Román, Medellín, Veracruz, Mexico (18° 58' 19.37" N, 96° 04' 51.43" W) in July 2016. *O. incensus* beetles were collected in two pasturelands in Jilotepec, Veracruz, Mexico: Piedra de Agua (19° 36' 38.59" N, 96° 58' 08.10" W) and Linderos (19° 37' 44.77" N, 96° 58' 03.40" W), in June 2015. Finally, *O. rhinolophus* was collected in the rainforest of Los Tuxtlas Biological Station, Veracruz, Mexico (18° 35' 06" N, 95° 04' 30" W) in August 2016. After collection (Table 1), beetles were transported to the laboratory in groups of about 80 individuals, in 5 L ventilated plastic containers with 1.5 L of soil and 200 g of cow dung (for *O. incensus* and *E. intermedius*) or howler monkey dung (*Alouatta palliata* and *Ateles geoffroyi*) for *O. rhinolophus*.

Before the experiment, collected beetles from each species were separated in groups of 30 individuals (random mixed males and females), and placed in plastic terraria (21.5 cm diameter, 10 cm depth with 6 cm of sifted wet soil) for acclimation, thus assuring that all beetles reached sexual maturity and eliminating senescent individuals, which eventually died (Bonges, 1970). All terraria were maintained in an insectarium with the temperature regulated for each species (Table 1), 70% ± 10% RH, and a photoperiod of 12 L: 12 D. Mites that were found in beetles were removed by placing groups of ten beetles in a Petri dish with moistened paper and surrounded by water for 12–24 hrs, which led the mites to leave the beetles and drown (Favila, 1993).

2.3. Experimental protocol

The experiment was designed to evaluate the effect of a combination of a diet and an immune challenge (see below). This way, six treatments were formed, each comprising 20 experimental units of the combination of a diet treatment (rich, control, poor) and an immune challenge (implanted and not implanted; see below). Experimental units consisted in one or two couples placed in plastic containers (9 cm diameter, 14 cm depth, with 10 cm of sifted, sterile, wet soil) until the end of the experiment. See Table 1 for details.

Three different dung diets were used: protein rich, poor, or control diet, with sample sizes shown in Table 1. By varying protein content Cow dung used for this experiment (for *O. incensus* and *E. intermedius*) was collected from Piedra de Agua and Rancho San Román, respectively, where no herbicides are applied and where parasiticides are only used once a year (but had not been applied for more than a month before dung collection). Monkey dung (*Alouatta palliata* and *Ateles geoffroyi*, used for the experiments with *O. rhinolophus*) was obtained from Parque de la Flora y Fauna Silvestre Tropical Pipiapan (18° 26' 70" N, 95° 02' 65" W) and from Rancho los Deseos (19° 35' 02" N, 96° 55' 27" W), both located in Veracruz, Mexico.

To prepare the poor diet, homogeneous dung was filtered, considering that adult beetles only eat the smaller and more nutritious dung

particles leaving the large plant fragments present in dung (Holter et al., 2002). Filtered dung was heated in an oven during 60 min at 80 °C to reduce the availability, deaminate, and lose the essential character of some amino acids (Evans and Butts, 1949; Sang, 1956; Rafecas-Martínez et al., 2006). Then, filtered dung was mixed again with the amount of fiber needed to retrieve its original consistency and to recover its microbiota if bacteria were heat-killed (Estes et al., 2013). For the rich diet, casein (Golden-Bell) was added to the dung to increase half of its protein content, considering that approximately 15% of the cow dung dry mass is protein (Table 1; Moller et al., 2004). Casein has been widely used in experimental insect diets as a supplement because it is chemically well defined. Besides, casein has a complete composition and adequate balance of amino acids (Michelbacher, et al., 1932; Carson-Cohen, 2015). For the control diet, dung was not modified.

After an experimental feeding period ranging from 7 to 10 days in captivity (Table 1), beetles were assigned to an immune challenge treatment. The immune challenge consisted of a nylon implant (2 mm long, 0.18 mm width, previously rubbed with fine sandpaper and sterilized with ethanol 70%) fully yet gently inserted (using fine forceps) between the pronotum and elytra of beetles (see similar procedures in Rantala and Roff, 2007; González-Tokman et al., 2013). The implant acts as a standardized, non-pathogenic trigger of an energetically costly immune response of cellular encapsulation and deposition of melanin (Siva-Jothy et al., 1998). The response is similar to the one used against some metazoan parasites by a diversity of insects, such as several Coleoptera, including dung beetles (Pomfret and Knell, 2006b; Rantala and Roff, 2007; Schmid-Hempel, 2005; Steiger et al., 2011; Krams et al., 2015). Beetles from the control treatment remained unwounded. Notice that prior to the immune challenge, beetles were deprived of food for 12 h and kept at 5 °C during 5 min to anesthetize them. The same was done for the control treatment animals.

In order to quantify dung removal (see details on Table 1), homogeneous cow dung was offered to the beetles 12 h after the immune challenge. Eighteen containers (three for each treatment group, with the same characteristics but without beetles) were used as controls for desiccation. Dung was placed over a plastic mesh with a grid of 2 × 2 cm, and after 48 h and 96 h (second and fourth day of activity) dung masses were weighed (±0.01 g) to quantify dung removal. To calculate the dung mass removed by the beetles, the difference of the initial mass and the mass at the second or fourth day was subtracted to the average mass in the control containers for desiccation. If any beetle of an experimental unit died, data from such unit was discarded. Remaining dung beetles (Table 1) were sacrificed and stored in ethanol 70% to measure body condition. For *E. intermedius*, which reproduces well in the laboratory, we also quantified reproductive output as the number and dry mass of buried brood balls (which consist of a small piece of dung covered by soil, with a larva developing inside).

Table 1

Details on collection methods and experimental protocol for three studied dung beetle species. Sample sizes are ordered according to Fig. 1.

Species	Collection method	Acclimation period characteristics	Rich diet preparation (50% increase of protein)	Dung mass placed for removal quantification	Experimental units for feeding period
<i>Euoniticellus intermedius</i>	Direct search in semi-dry dung pads	5 days at 27 ± 1 °C with 200 g of ape dung every 3 days	1.8 kg of cow dung with 38.25 g of casein	30 g of cow dung	One couple (male–female) with 40 g of dung for 7 days. N = 10,10,13,15,12,15
<i>Onthophagus incensus</i>	Direct search in semi-dry dung pads and 6 pitfalls per locality for 24 h (30 cm depth × 21 cm, with 7 L of soil, covered by a plastic mesh with a grid of 2x2 cm and 1.5 kg of cow dung)	17 days at 22 ± 1 °C with 200 g of cow dung every 3 days	1.8 kg of cow dung with 27 g of casein	15 g of cow dung	2 males and 2 females with 40 g of dung for 9 days. N = 12,15,10,13,7,8
<i>Onthophagus rhinolophus</i>	80 traps (0.25 L) with 50 g of dung (50% human–50% pig), 3.0 cm of soil and a triangular opening (5x5x5 cm) for 24 h during 3 days	8 days at 27 ± 1 °C with 200 g of cow dung every 3 days	1 kg of ape dung with 26 g of casein	30 g of cow dung	One couple (male–female) with 20 g of dung for 10 days. N = 12,14,11,12,10,10

2.4. Measured variables

As an indicator of body size, pronotum width of each beetle was measured by triplicate with a digital caliper. For dung removal analyses, beetle's mean pronotum width was calculated for all individuals in each terrarium (experimental unit). Beetles were dried (48 h in an oven at 60 °C) and weighted (± 0.1 mg) to obtain body dry mass. To estimate energetic condition, fat content was measured by submerging dry beetles in chloroform for 48 h. The difference between the total dry mass and the dry mass after chloroform extraction was considered fat content (Plastow and Siva-Jothy, 1996; Lee et al., 2004).

2.5. Statistical analyses

The effects of diet and immune challenge on dung removal and the dry mass of buried brood balls were analyzed with linear models (LM). The initial models tested included diet type (rich, control, poor), nylon implant (presence or absence), their interaction (diet*implant) and the additive effect of beetle's mean pronotum width. The same predictors were used to analyze the number of buried brood balls with a generalized linear model with Poisson error distribution. The Akaike Information Criterion (AIC) was used to select the most parsimonious model (Johnson and Omland, 2004; Crawley, 2007).

To test the effect of diet and immune challenge over individual energetic condition after dung removal, we used mixed effects models according to Zuur et al. (2009). The response variable was fat mass and the initial predictors were diet, implant, sex and all possible two- and three-way interactions. Pronotum width was included as a covariate to control for body size. The random effect was the grouping in terraria. Models accounted for heterogeneous variances found by sex and implant in *E. intermedius* and by diet in *O. incensus* (Fligner-Killeen tests $P < 0.05$). Model selection was done based on AIC and P-values of selected predictor variables were obtained by means of likelihood ratio (LR) tests. The presence of outliers was tested but none was detected (Cook's distance < 1). All analyses were carried out in R software version 3.5.3 (R Development Core Team, 2019).

3. Results

3.1. Dung removal

The amount of dung removed by *E. intermedius* beetles was highly reduced by the immune challenge two and four days after treatment (Table 2; Fig. 1). This effect was constant across diets, as observed by the non-significant interaction diet*implant (Table 2; Fig. 1). Regarding diet, *E. intermedius* fed with the poor diet removed more dung than the ones fed with the control diet (Table 2; Fig. 1). This effect was only significant the second day, although a similar trend was observed the fourth day after treatment (Table 2; Fig. 1). Dung removal by *E. intermedius* was highly caused by reproductive behavior: although the number of nest masses by experimental couples did not vary according to diet or implant treatments, the weight of such masses was reduced in implanted couples (Table 2; Fig. 2). Dung removal by *O. incensus* and *O. rhinolophus* at the second and fourth days of activity were not dependent on protein content in the diet or immune challenge (Table 2). Unexpectedly, body size did not explain dung removal in all species (Table 2).

3.2. Body condition

For *E. intermedius*, the immune challenge led to almost complete energetic depletion across diets in both males and females, that mostly had ca. zero stored fat (Table 2; Fig. 3a). Energetic depletion was not that severe (although still important) in males fed control or rich-protein diets, as indicated by the significant interaction diet*implant (Table 2). However, in non-implanted beetles, protein-poor diets led to the highest

Table 2

Statistical models to evaluate the effect of diet types and immune challenge on dung removal rates and energetic condition for *Euoniticellus intermedius*, *Onthophagus incensus*, and *O. rhinolophus* beetles. Variables with $P < 0.05$ are marked in bold. Dotted lines represent variables that were not selected by AIC and are considered non-significant. NA = Not analyzed.

Variables and their interactions	<i>Euoniticellus intermedius</i>	<i>Onthophagus incensus</i>	<i>O. rhinolophus</i>
DUNG REMOVAL AFTER 48 HOURS OF ACTIVITY			
Diet	$F_{2,71} = 4.67, P = 0.012$	–	–
Implant	$F_{1,71} = 8.19, P = 0.005$	–	–
Diet*Implant	–	–	–
Mean pronotum width	–	–	–
DUNG REMOVAL AFTER 96 HOURS OF ACTIVITY			
Diet	$F_{2,71} = 2.45, P = 0.093$	–	–
Implant	$F_{1,71} = 14.16, P < 0.001$	–	–
Diet*Implant	–	–	–
Mean pronotum width	–	–	–
NUMBER OF BROOD MASSES			
Diet	Res.Dev. = 99.8, $P = 0.242$	NA	NA
Implant	Res.Dev. = 98.3, $P = 0.226$	NA	NA
Diet*Implant	Res.Dev. = 94.2, $P = 0.126$	NA	NA
Mean pronotum width	–	NA	NA
DRY MASS OF BROOD MASSES			
Diet	–	NA	NA
Implant	$F_{1,73} = 12.04, P < 0.001$	NA	NA
Diet*Implant	–	NA	NA
Mean pronotum width	–	NA	NA
FAT CONTENT			
Diet	$LR = 18.86, P = 0.004$	$LR = 40.52, P < 0.001$	$LR = 14.88, P = 0.061$
Implant	$LR = 52.89, P < 0.001$	$LR = 3.52, P = 0.060$	$LR = 18.29, P = 0.006$
Sex	$LR = 11.78, P = 0.008$	–	$LR = 11.28, P = 0.080$
Pronotum width	–	$LR = 9.01, P = 0.003$	$LR = 51.04, P < 0.001$
Diet*Implant	$LR = 14.79, P < 0.001$	–	$LR = 13.00, P = 0.011$
Diet*Sex	$LR = 3.17, P = 0.038$	–	$LR = 10.74, P = 0.030$
Implant*Sex	–	–	$LR = 9.93, P = 0.002$
Diet*Implant*Sex	–	–	$LR = 9.75, P = 0.008$

fat loads, followed by control and protein-rich diets (Table 2; Fig. 3a). For *O. incensus*, on the contrary, fat content was the highest in the protein-rich, followed by control and protein-poor diets (Table 2; Fig. 3b). In this species, the immune challenge did not cause a reduction in fat load (Table 2; Fig. 3b). For *O. rhinolophus*, there was a negative effect of the immune challenge on male, but not female fat content. This effect was apparent in the rich and control diets, as revealed by the triple interaction diet*implant*sex (Table 2; Fig. 3c). Except for *E. intermedius*, fat content was higher in larger individuals (Table 2).

4. Discussion

Malnutrition and disease are main threats to organisms that provide essential ecosystem services (Naug, 2009; Fürst et al., 2014; Vaudo et al.,

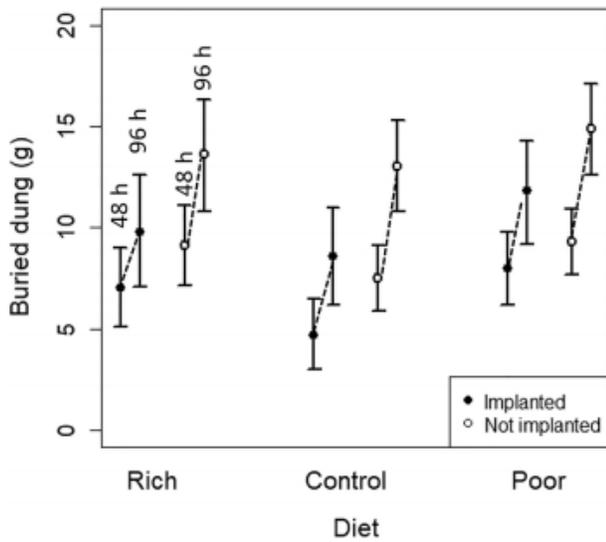


Fig. 1. Effect of diet (Rich, Control and Poor) and immune challenge (Implanted and Not implanted) on dung removal by couples of *Euoniticellus intermedius* dung beetles after two and four days of activity. Bars represent estimates ±95% confidence intervals.

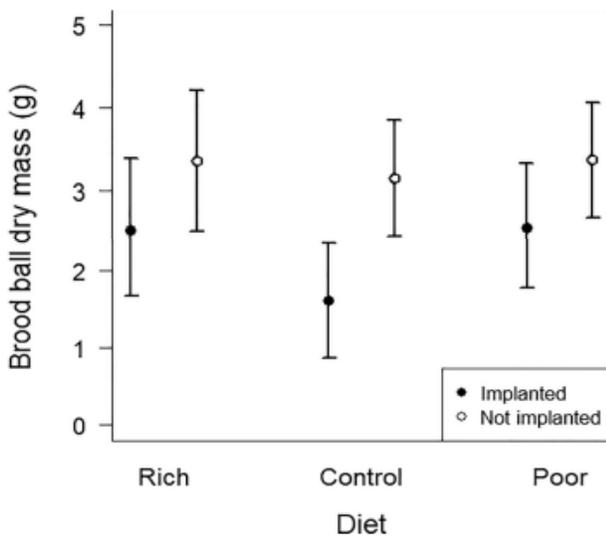
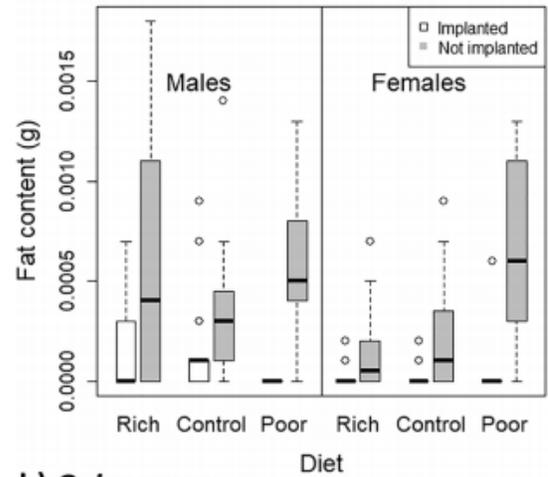


Fig. 2. Effect of dietary protein (Rich, Control and Poor) and immune challenge (Implanted and Non-implanted) on the mass of brood balls buried by *Euoniticellus intermedius* dung beetles. Bars represent estimates ±95% confidence intervals.

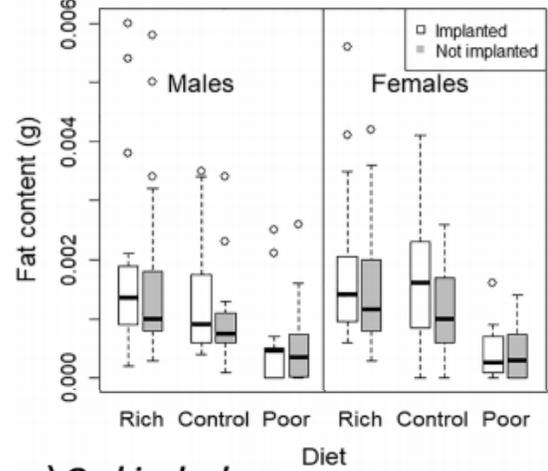
2015) and some species might be particularly sensitive to poor environmental conditions (Villada-Bedoya et al., 2019). Following this, we have shown that ecosystem services provided by dung beetles are affected by diet quality and parasite pressure. However, this result cannot be generalized for all species, as this prediction was corroborated only for *E. intermedius*, a highly invasive species which is found exclusively in livestock pastures (see below and Montes de Oca and Halffter, 1998).

As expected, immune-challenged *E. intermedius* removed less dung than non-implanted individuals, demonstrating that the reduction in physiological condition caused by the immune challenge reduces the strength of the provided ecosystem service. This reduction in dung removal by implanted beetles was related to reproductive activities, as

a) *E. intermedius*



b) *O. incensus*



c) *O. rhinolophus*

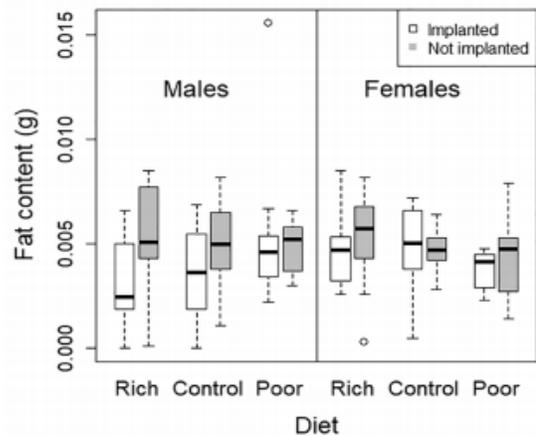


Fig. 3. Effect of dietary protein (Rich, Control and Poor) and immune challenge (Implanted and Not implanted) on the energetic condition of three species of dung beetles after four days of dung removal. Bars represent estimates ±95% confidence intervals.

observed by the decrease in the mass (but not the number) of buried brood balls. In this species, terminal investment in reproduction might be occurring, as immune-challenged beetles buried as many brood balls as non-implanted beetles despite suffering a severe energetic depletion (mainly females), as observed in other insects (González-Tokman et al., 2013). Despite maintaining high reproductive investment, immune-challenged beetles did not bury as much dung as healthy beetles. Our results seem thus opposite to what was previously found in the same species, that laid fewer eggs of similar size when facing a different immune challenge (lipopolysaccharides from grampositive bacteria), which would suggest a “cost of immunity” strategy (Reaney and Knell, 2010). Our contrasting findings might result from different used immune challenges, which may lead to different behavioral and physiological responses across insects (Moreno-García et al., 2013; Vale et al., 2018).

Besides reduced reproductive effort, reduced feeding could be contributing to observed low dung removal in implanted *E. intermedius*. Reduced feeding is expected for sick animals as an adaptive physiological strategy to avoid a trade-off between lipid digestion and immune response, as observed in some infected insects (e. g. crickets, lepidopterans, fruit flies) (Adamo et al., 2007, 2010; Simpson et al., 2018). This idea is supported by the observed decrease in lipid reserves that we also found in implanted *E. intermedius*, suggesting that this species might have incurred in an anorexic episode to recover. Whether terminal investment and illness-induced anorexia acted together to reduce the amount of buried dung still need to be tested.

We also predicted that diet quality would affect dung removal, but the effect of diet quality on dung removal was only evident in *E. intermedius*, as couples fed the protein-poor diet, where removed more dung than control fed couples. To overcome scenarios of low quality resources, insects may display compensatory feeding behavior, as observed in grasshoppers (*Schistocerca americana*), ground beetles (*Anchomenus dorsalis*) and mealworm beetles (*Tenebrio molitor*) (Bernays, 1998; Ponton et al., 2010; Jensen et al., 2012). By increasing dietary protein, dung beetles could increase the immune response (Verdú et al., 2013). Therefore, we suggest that dung beetles fed a protein-poor diet might have removed high amounts of dung to compensate the low protein content in food and survive for longer in the face of an immune challenge. On the other hand, dung removal by *O. incensus* and *O. rhinolophus* was not affected by the immune challenge or protein content in the diet. In these species, which hardly breed under our laboratory conditions (all authors' personal observation), dung removal revealed similar feeding rates, suggesting that protein restricted diets or immune challenge did not cause compensatory feeding or illness-induced anorexia.

An ecological comparison between the three studied species may help to explain the inter-specific differences in dung removal. On one hand, *E. intermedius* is an exotic, widespread species that rapidly invades new habitats, feeding on cattle dung, avoiding closed-canopy forests (Montes de Oca and Halffter, 1998), and tolerating some environmental pressures such as pollution (González-Tokman et al., 2017). On the other hand, both *Onthophagus* species are native at our study site and found in forested areas, where food sources are scarcer and patchier than in pasturelands (Dormont et al., 2004), but highly diverse, being composed of dung from different vertebrate species (Harvey et al., 2006; Bogoni et al., 2016). Therefore, *Onthophagus* beetles may have a wider availability of dung types and, likely, food quality than beetles that inhabit pasturelands such as *E. intermedius*, feeding exclusively on cattle dung (King et al., 2007). Moreover, dung beetles from forested sites may have physiological and behavioral adaptations (Hofmann and Todgham, 2010) that may grant them to maintain similar nutritional condition, despite there being variation in food availability. These adaptations may be a result of being selected in more complex environments compared to pasturelands (for a similar situation in other animals see Blaesing and Cruse, 2004; Coogan et al., 2018). In insects, such adaptations may result in a more efficient use of lipids, carbohydrates and proteins as

protection from future exposition to unknown agents (Lee et al., 2005) or seasons with resource scarcity (Aluja et al., 2011). The differences in species sensitivity to nutritional or parasite pressures highlight the importance of conserving diverse assemblages of species with physiological plasticity (Hofmann and Todgham, 2010) that guarantee natural functioning of forests and pastures despite environmental disturbances.

Energetic condition was affected in the three studied species by diet quality and immune challenge. Whereas *E. intermedius* stored more fat when fed the poor-protein diet, *O. incensus* stored less fat and *O. rhinolophus* did not suffer notable changes in energetic condition in response to dietary protein. Immune challenge also affected the physiological condition of the studied beetles, leading to severe energetic depletion in *E. intermedius* and *O. rhinolophus*, indicating that the immune challenge severely deteriorated physiological condition in these species, possibly because these beetles re-allocated resources to favor immune function (Ponton et al., 2010). On the other hand, there was a general increase in the condition of *O. incensus* implanted beetles compared to non-implanted individuals. In this regard, it is important to consider that this is a eurytopic species, in terms of inhabiting closed and open vegetation sites (Escobar and Chacón de Ulloa, 2000). Eurytopic species are tolerant to a wide range of environmental conditions, facing high pathogen loads, obtaining food from more diverse sources and thriving under anthropogenic habitat disturbances caused mainly by human activity (Davis et al., 2004; Martin et al., 2012). However, this species showed reduced energetic condition with reduced dietary protein, indicating that *O. incensus* is tolerant to parasitic pressures but sensitive to diet quality.

The present study was carried-out with field-caught beetles, which were inevitably exposed to a number of environmental factors that we did not control during development, potentially including malnutrition and parasitism. Despite not controlling developmental conditions, our experiment considered an acclimation period where all individuals received the same diet and control of ectoparasites, and where senescent individuals were discarded. Moreover, by experimenting with field-caught beetles, we guaranteed the use of a realistic sample with natural variation in terms of sensitivity to disturbance, which could not be obtained with laboratory-reared insects (Sikes and Paul, 2013). Although using wild animals increase the potential sources of variation in our experiments, we detected clear effects of diet and parasite pressure on beetle physiology and function that varied across species. Further similar research, with individuals reared in the laboratory under controlled conditions, is suggested to evaluate the impacts of developmental conditions or maternal effects defining dung beetle health and function (Baena-Díaz et al., 2018).

Finally, our paper illustrates the need to understand how ecosystem services can be shaped at individual level in wild animals. Ecosystem services are usually estimated from biomass, abundance and/or diversity of key species (Larsen et al., 2005; Mace et al., 2012; Nervo et al., 2014). However, the situation may be more complex than this, as individual condition and behavior define the effectiveness of the service provided. Physiological parameters are gaining attention as indicator tools that reflect individual response towards environmental quality (e. g. Rimbach et al., 2013; Deikumah et al., 2015; Salomão et al., 2018), presenting faster and clearer responses than other approaches, as community structure (Cooke et al., 2013). Thus, our results support the idea that physiological parameters of key insect species should be considered as indicators of ecosystem functioning and service maintenance (Cooke et al., 2013; Villada-Bedoya et al., 2019). The contrasting results found across our studied species show that each dung beetle responds differently to environmental pressures, likely depending on its biology, feeding and reproductive strategies. At the individual level, it would be interesting to scale how an entire dung beetle community responds when facing a number of stressors, to assess the resulting service provided.

5. Conclusions

We have shown that dung beetles, which are important indicators of environmental quality, suffer important changes in dung removal rate in response to parasitism and malnutrition. However, the three studied species responded differently, revealing the importance of conserving physiologically diverse species to maintain ecosystem services in stressful environments. Thus, our approach provides a cornerstone for further studies as it reveals that ecosystem services start from an individual level.

6. Data availability statement

Data will be uploaded in a public repository upon article acceptance.

CRediT authorship contribution statement

Mariana Servín-Pastor: Conceptualization, Data curation, Formal analysis, Methodology, Writing - original draft, Writing - review & editing. **Renato Portela Salomão:** Methodology, Writing - original draft, Writing - review & editing. **Francisco Caselín-Cuevas:** Methodology, Writing - review & editing. **Alex Córdoba-Aguilar:** Conceptualization, Funding acquisition, Writing - review & editing. **Mario E. Favila:** Funding acquisition, Writing - review & editing. **Alberto Jácome-Hernández:** Methodology, Writing - review & editing. **Daniel Lozano-Sánchez:** Methodology, Writing - review & editing. **Daniel González-Tokman:** Conceptualization, Data curation, Formal analysis, Funding acquisition, Methodology, Project administration, Writing - original draft, Writing - review & editing.

Declaration of Competing Interest

The authors declare that they have no known competing financial interests or personal relationships that could have appeared to influence the work reported in this paper.

Acknowledgements

Mariana Servín-Pastor is a masters student from Programa de Maestría en Ciencias Biológicas, Universidad Nacional Autónoma de México (UNAM) and received the fellowship 417302 from Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACYT). The project was funded by project CONACYT (Ciencia Básica 257894, granted to DGT). The authors declare that no competing interests exist.

References

Adamo, S.A., Bartlett, A., Le, J., Spencer, N., Sullivan, K., 2010. Illness-induced anorexia may reduce trade-offs between digestion and immune function. *Anim. Behav.* 79, 3–10.

Adamo, S.A., Fidler, T.L., Forestell, C.A., 2007. Illness-induced anorexia and its possible function in the caterpillar. *Manduca sexta*. *Brain Behav. Immun.* 21, 292–300.

Almendarez-Rocha, 2019. Efecto del manejo ganadero sobre la diversidad de los escarabajos del estiércol y el enterramiento de estiércol en ranchos ganaderos del norte de Veracruz. Bachelor Thesis. Universidad Autónoma de San Luis Potosí, México.

Aluja, M., Birke, A., Gullén, L., Díaz-Fleischer, F., Nestel, D., 2011. Coping with an unpredictable and stressful environment: the life history and metabolic response to variable food and host availability in a polyphagous tephritid fly. *J. Insect Physiol.* 57, 1592–1601.

Andresen, E., 2002. Dung beetles in a Central Amazonian rainforest and their ecological role as secondary seed dispersers. *Ecol. Entomol.* 27, 257–270.

Baena-Díaz, F., Martínez-M, I., Gil-Pérez, Y., González-Tokman, D., 2018. Trans-generational effects of Ivermectin exposure in dung beetles. *Chemosphere* 202, 637–643.

Barkhouse, J., Ridsdill-Smith, T.J., 1986. Effect of soil moisture on brood ball production by *Onthophagus binodis* Thunberg and *Euoniticellus intermedius* (Reiche) (Coleoptera: Scarabaeidae). *Aust. J. Entomol.* 25, 75–78.

Barragán, F., Moreno, C.E., Escobar, F., Bueno-Villegas, J., Halffter, G., 2014. The impact of grazing on dung beetle diversity depends on both biogeographical and ecological context. *J. Biogeogr.* 41, 1991–2002.

Basto-Estrella, G., Rodríguez-Vivas, R.I., Delfín-González, H., Reyes-Novelo, E., 2014. Dung beetle (Coleoptera: Scarabaeidae) diversity and seasonality in response to use of macrocyclic lactones at cattle ranches in the Mexican neotropics. *Insect Conserv. Diver.* 7, 73–81.

Bearhop, S., Hilton, G.M., Votier, S.C., Waldron, S., 2004. Stable isotope ratios indicate that body condition in migrating passerines is influenced by winter habitat. *Proc. R. Soc. Lond. B.* 271, S215–S218.

Bernays, E.A., 1998. Evolution of Feeding Behavior in Insect Herbivores: Success seen as different ways to eat without being eaten. *Bioscience* 48, 35–44.

Blaesing, B., Cruse, H., 2004. Stick insect locomotion in a complex environment: climbing over large gaps. *J. Exp. Biol.* 207, 1273–1286.

Blume, R.R., 1984. *Euoniticellus intermedius* (Coleoptera: Scarabaeidae): description of adults and immatures and biology of adults. *Environ. Entomol.* 13, 1064–1068.

Bogoni, J.A., Graipel, M.E., Volkmer de Castilho, P., Morelli Fantacini, F., Villanova Kuhnen, V., Ribeiro Luiz, M., Bernardes Maccarini, T., Batista Marcon, C., de Souza Pimentel Teixeira, C., Tortato, M.A., Vaz-de-Mello, F.Z., Medina Hernández, M.I., 2016. Contributions of the mammal community, habitat structure, and spatial distance to dung beetle community structure. *Biodivers. Conserv.* 25, 1661–1675.

Bonges, W., 1970. In: *Aspects of Host-plant Relationship of the Colorado Beetle*. Wageningen, Veenman, p. 13.

Borjas, C., Martín-Hernández, R., Barrios, L., Meana, A., Higes, M., 2013. *Nosema* spp. infection and its negative effects on honey bees (*Apis mellifera iberiensis*) at the Colony level. *Vet. Res.* 44, 1–14.

Bourg, A., Escobar, F., MacGregor-Fors, I., Moreno, C.E., 2016. Got dung? Resource selection by dung beetles in Neotropical forest fragments and cattle pastures. *Neotrop. Entomol.* 45 (5), 490–498.

Brodschneider, R., Crailsheim, K., 2010. Nutrition and health in honey bees. *Apidologie* 41, 278–294.

Carson-Cohen, A., 2015. *Insect Diets: Science and Technology*, second ed. CRC Press, Boca Raton.

Coogan, S.C., Raubenheimer, D., Zantis, S.P., Machovsky-Capuska, G.E., 2018. Multidimensional nutritional ecology and urban birds. *Ecosphere* 9.

Cooke, S.J., Sack, L., Franklin, C.E., Farrel, A.P., Beardall, J., Wikelski, M., Chown, S.L., 2013. What is conservation physiology? perspectives on an increasingly integrated and essential science. *Conserv. Physiol.* 1, 1–23.

Crawley, M.J., 2007. *The R Book*. Wiley, London.

Cruz Rosales, M., Martínez, I.M., López-Collado, J., Vargas-Mendoza, M., González-Hernández, H., Fajersson, P., 2012. Effect of ivermectin on the survival and fecundity of *Euoniticellus intermedius* (Coleoptera: Scarabaeidae). *Rev. Biol. Trop.* 60, 333–345.

Daily, G., 1997. *Nature's Services: Societal Dependence on Natural Ecosystems*. Island Press, Washington, DC.

Davis, A.K., Prouty, C., 2019. The sicker the better: nematode-infected *Passalus* beetles provide enhanced ecosystem services. *Biol. Lett.* 15, 20180842.

Davis, A., Scholtz, C., Dooley, P.W., Bham, N., Kryger, U., 2004. Scarabaeine dung beetles as indicators of biodiversity, habitat transformation and pest control chemicals in agro-ecosystems. *S. Afr. J. Sci.* 100, 415–424.

Deikumah, J.P., McAlpine, C.A., Maron, M., 2015. Matrix intensification affects body and physiological condition of tropical forest-dependent passerines. *PLoS ONE* 10.

Devictor, V., Julliard, R., Jiguet, F., 2008. Distribution of specialist and generalist species along spatial gradients of habitat disturbance and fragmentation. *Oikos* 117, 507–514.

Dormont, L., Epinat, G., Lumaret, J.P., 2004. Trophic preferences mediated by olfactory cues in dung beetles colonizing cattle and horse dung. *Environ. Entomol.* 33, 370–377.

Edwards, P., 2007. Introduced dung beetles in Australia 1967–2007: Current status and future directions. *Landcare Australia and The Orica Community Foundation, "Dung Beetles for Landcare Farming"*. Sinnamon Park, Australia.

Escobar, F., Chacón de Ulloa, P., 2000. Distribución espacial y temporal en un gradiente de sucesión de la fauna de coleópteros coprófagos (Scarabaeinae, Aphodiinae) en un bosque tropical montano, Nariño-Colombia. *Rev. Biol. Trop.* 48, 961–975.

Estes, A.M., Hearn, D.J., Snell-Rood, E.C., Feindler, M., Feeser, K., Abebe, T., Dunning-Hotopp, J.C., Moczek, A.P., 2013. Brood Ball-Mediated Transmission of Microbiome Members in the Dung Beetle, *Onthophagus taurus* (Coleoptera: Scarabaeidae). *PLoS ONE* 8.

Estrada, A., Coates-Estrada, R., Anzures Dadda, A., Cammarano, P., 1998. Dung and carrion beetles in tropical rain forest fragments and agricultural habitats at Los Tuxtlas, Mexico. *J. Trop. Ecol.* 14, 577–593.

Estrada, A., Halffter, G., Coates-Estrada, R., Meritt Jr., D.A., 1993. Dung beetles attracted to mammalian herbivore (*Alouatta palliata*) and omnivore (*Nasua narica*) dung in the tropical rain forest of Los Tuxtlas, Mexico. *J. Trop. Ecol.* 9, 45–54.

Evans, R.J., Butts, H.A., 1949. Inactivation of amino acids by autoclaving. *Science* 109, 569–571.

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

Favila, M.E., 2005. Diversidad alfa y beta de los escarabajos del estiércol (Scarabaeinae) en Los Tuxtlas, México. In: Halffter G, Soberón J, Koleff P, Melic A (Eds.). *Sobre Diversidad Biológica: el Significado de las Diversidades Alfa, Beta y Gamma*. vol. 4. Zaragoza, España: Monografías tercer Milenio (M3M), S.E.A., CONABIO, Grupo Diversitas, CONACYT.

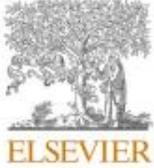
Fürst, M.A., McMahon, D.P., Osborne, J.L., Paxton, R.J., Brown, M.J.F., 2014. Disease associations between honeybees and bumblebees as a threat to wild pollinators. *Nature*. 506, 364–366.

- González-Tokman, D., Córdoba-Aguilar, A., González-Santoyo, I., Lanz-Mendoza, H., 2011. Infection effects on feeding and territorial behaviour in a predatory insect in the wild. *Anim. Behav.* 81, 1185–1194.
- González-Tokman, D., Martínez-Morales, I., Farrera, A., Ortiz-Zayas, R., Lumaret, J.P., 2017. Effects of an herbicide on physiology, morphology, and fitness of the dung beetle *Euoniticellus intermedius* (Coleoptera: Scarabaeidae). *Environ. Toxicol. Chem.* 36, 96–102.
- González-Tokman, D.M., González-Santoyo, I., Córdoba-Aguilar, A., 2013. Mating success and energetic condition effects driven by terminal investment in territorial males of a short-lived invertebrate. *Funct. Ecol.* 27, 739–747.
- Gray, C.L., Slade, E.M., Mann, D.J., Lewis, O.T., 2014. Do riparian reserves support dung beetle biodiversity and ecosystem services in oil palm-dominated tropical landscapes? *Ecol. Evol.* 4, 1049–1060.
- Halffter, G., Edmonds, W.D., 1982. Nesting behavior of dung beetles (Scarabaeinae). Ecological and evolutionary approach. Instituto de Biología, México, D.F.
- Halffter, G., Morrone, J., 2017. An analytical review of Halffter's Mexican transition zone, and its relevance for evolutionary biogeography, ecology and biogeographical regionalization. *Zootaxa* 4226, 1–46.
- Harvey, C.A., Gonzalez, J., Somarriba, E., 2006. Dung beetle and terrestrial mammal diversity in forests, indigenous agroforestry systems and plantain monocultures in Talamanca, Costa Rica. *Biodivers. Conserv.* 15, 555–585.
- Holter, P., Scholtz, C.H., Wardhaugh, K.G., 2002. Dung feeding in adult scarabaeus (tunnellers and endocarditis): even large dung beetles eat small particles. *Ecol. Entomol.* 27, 169–176.
- Hofmann, G.E., Todgham, A.E., 2010. Living in the now: physiological mechanisms to tolerate a rapidly changing environment. *Annu. Rev. Physiol.* 72, 127–145.
- Jensen, K., Mayntz, D., Toft, S., Clissold, F.J., Hunt, J., Raubenheimer, D., Simpson, S.J., 2012. Optimal foraging for specific nutrients in predatory beetles. *Proc. R. Soc. Lond. B Biol. Sci.* 279, 2212.
- Johnson, J.B., Omland, K.S., 2004. Model selection in ecology and evolution. *Trends Ecol. Evol.* 19, 101–108.
- King, D.L., Hernandez-Mayorga, M.D., Trubey, R., Raudales, R., Rappole, J.H., 2007. An evaluation of the contribution of cultivated allspice (*Pimenta dioica*) to vertebrate biodiversity conservation in Nicaragua. *Biodivers. Conserv.* 16, 1299–1320.
- Kitaysky, A.S., Wingfield, J.C., Platt, J.F., 1999. Dynamics of food availability, body condition and physiological stress response in breeding Black-legged Kittiwakes. *Funct. Ecol.* 13, 577–584.
- Kivleniece, I., Krams, I., Daukste, J., Krama, T., Rantala, M.J., 2010. Sexual attractiveness of immune-challenged male mealworm beetles suggests terminal investment in Koch, H., Brown, M.J., Stevenson, P.C., 2017. The role of disease in bee foraging ecology. *Curr. Opin. Insect Sci.* 21, 60–67.
- Krams, I.A., Krama, T., Moore, F.R., Rantala, M.J., Mänd, R., Mierauskas, P., Mänd, M., 2015. Resource availability as a proxy for terminal investment in a beetle. *Oecologia* 178, 339–345.
- Larsen, T.H., Williams, N.M., Kremen, C., 2005. Extinction order and altered community structure rapidly disrupt ecosystem functioning. *Ecol. Lett.* 8, 538–547.
- Lawnczak, M.K.N., Barnes, A.I., Linklater, J.R., Boone, J.M., Wigby, S., Chapman, T., 2007. Mating and immunity in invertebrates. *Trends Ecol. Evol.* 22, 48–55.
- Lee, K., Cory, J.S., Wilson, K., Raubenheimer, D., Simpson, S.J., 2005. Flexible diet choice offset protein cost of pathogen resistance in a caterpillar. *Proc. R. Soc. B.* 273, 823–829.
- Lee, K.P., Simpson, S.J., Raubenheimer, D., 2004. A comparison of nutrient regulation between solitary and gregarious phases of the specialist caterpillar *Spodoptera exempta* (Walker). *J. Insect Physiol.* 50, 1171–1180.
- Losey, J.E., Vaughan, M., 2006. The Economic Value of Ecological Services Provided by Insects. *Bioscience* 56, 311–323.
- Mace, G.M., Norris, K., Fitter, A.H., 2012. Biodiversity and ecosystem services: a multilayered relationship. *Trends Ecol. Evol.* 27, 19–26.
- Manning, P., Slade, E., Beynon, S., Lewis, O., 2016. Functionally rich dung beetle assemblages are required to provide multiple ecosystem services. *Agric. Ecosyst. Environ.* 218, 87–94.
- Martin, C.J., Allen, B.J., Lowe, C.G., 2012. Environmental impact assessment: detecting changes in fish community structure in response to disturbance with an asymmetric multivariate BACI sampling design. *Bull. S. Calif. A. Sci.* 111, 119–131.
- Martínez, M.L., Cruz, Rosales M., 2009. El Uso de Químicos Veterinarios y Agrícolas en la Zona Ganadera de Xico, Centro de Veracruz, México y el Posible Impacto Ambiental. *Acta Zool. Mex.* 25, 673–681.
- Martínez, M.L., Montes de Oca, E., Cruz, M., 1998. Contribución al conocimiento de la biología del escarabajo coprófago *Onthophagus incensus* Say (Coleoptera: Scarabaeidae): Datos ecológicos y reproductivos en relación a su fenología. *Folia Entomol. Mex.* 103, 1–13.
- Mayack, C., Naug, D., 2009. Energetic stress in the honeybee *Apis mellifera* from *Nosema ceranae* infection. *J. Invertebr. Pathol.* 100, 185–188.
- Michelbacher, A.E., Hoskins, W.M., Herms, W.B., 1932. The nutrition of flesh fly larvae, *Lucilia sericata* (Meig.). *J. Exp. Zool.* 64, 109–131.
- Möller, H.B., Somer, S.G., Ahring, B.K., 2004. Methane productivity of manure, straw and solid fractions of manure. *Biomass Bioenergy* 26, 485–495.
- Montes de Oca, E., Halffter, G., 1998. Invasion of Mexico by Two Dung Beetles Previously Introduced into the United States. *Stud. Neotrop. Fauna* E. 33, 37–45.
- Moreno-García, M., Córdoba-Aguilar, A., Condé, R., Lanz-Mendoza, H., 2013. Current immunity markers in insect ecological immunology: assumed trade-offs and methodological issues. *Bull. Entomol. Res.* 103, 127–139.
- Naug, D., 2009. Nutritional stress due to habitat loss may explain recent honeybee colony collapses. *Biol. Conserv.* 142 (10), 2369–2372.
- Nervo, B., Tocco, C., Caprio, E., Palestini, C., Rolando, A., 2014. The effects of body mass on dung removal efficiency in dung beetles. *PLoS one* 9 (9), e107699.
- Nichols, E., Gardner, T.A., Peres, C.A., Spector, S., 2009. Co-declining mammals and dung beetles: an impending ecological cascade. *Scarabaeinae Res. Network* 118, 481–487.
- Nichols, E., Spector, S., Louzada, J., Larsen, T., Amezcua, S., Favila, M.E., 2008. Ecological functions and ecosystem services provided by Scarabaeidae dung beetles. *Biol. Conserv.* 141, 1461–1474.
- Plaistow, S.J., Siva-Jothy, M.T., 1996. Energetic constraints and male mate securing in the damselfly *Calopteryx splendens xanthostoma* (Charpentier). *Proc. R. Soc. B.* 263, 1233–1239.
- Pomfret, J.C., Knell, R.J., 2006a. Sexual selection and horn allometry in the dung beetle *Euoniticellus intermedius*. *Anim. Behav.* 71, 567–576.
- Pomfret, J.C., Knell, R.J., 2006b. Immunity and the expression of a secondary sexual trait in a horned beetle. *Behav. Ecol.* 17 (3), 466–472.
- Ponton, F., Lalubin, F., Fromont, C., Wilson, K., Behm, C., Simpson, S.J., 2010. Hosts use altered macronutrient intake to circumvent parasite-induced reduction in fecundity. *Int. J. Parasitol.* 41, 43–50.
- Pulido-Herrera, L.A., Zunino, M., Melic, A., 2007. Catálogo preliminar de los Onthophagini de América (Coleoptera: Scarabaeinae). *Escarabajos, diversidad y conservación biológica. Ensayos en homenaje a Gonzalo Halffter* 7, 93–129.
- R Development Core Team. 2019 R: A language and environment for statistical computing. Austria: R Foundation for Statistical Computing.** (<https://www.R-project.org/>).
- Rafecas-Martínez, M., Codony-Salcedo, R., Boatella-Riera, J., 2006. Valor Nutritivo de los alimentos. Nutrición y salud pública: Métodos, bases científicas y aplicaciones. In: Serra-Majem, L., Aranceta-Bartrina, J., Mataix-Verdú, J. (Eds.), Barcelona, España: Masson. Elsevier, pp. 31–37.
- Rantala, M.J., Roff, D.A., 2007. Inbreeding and extreme outbreeding cause sex differences in immune defense and life history traits in *Epirrita autumnata*. *Heredity* 98, 329–336.
- Raubenheimer, D., Simpson, S.J., 2009. Nutritional Pharmacology: Doses, nutrients, toxins, and medicines. *Integr. Comp. Biol.* 49, 329–337.
- Reaney, L.R., Knell, R.J., 2010. Immune activation but not male quality affects female current reproductive investment in a dung beetle. *Behav. Ecol.* 21, 1367–1472.
- Reid, W., Mooney, H., Cropper, A., Capistrano, D., Carpenter, S., Chopra, K., Dasgupta, P., Dietz, T., Duraiappah, A., Hassan, R., et al., 2005. Millennium Ecosystem Assessment Synthesis Report. Island Press, Washington DC, USA.
- Reyes-Ramírez, A., Rocha-Ortega, M., Córdoba-Aguilar, A., 2019. Female preferences Rimbach, R., Link, A., Heistermann, M., Gómez-Posada, C., Galvis, N., Heymann, E.W., 2013. Effects of logging, hunting, and forest fragment size on physiological stress levels of two sympatric ateline primates in Colombia. *Conserv. Physiol.* 1, 1–11.
- Salomão, R.P., Alvarado, F., Baena-Díaz, F., Favila, M.E., Iannuzzi, L., Liberal, C.N., González-Tokman, D., 2019. Urbanization effects on dung beetle assemblages in a tropical city. *Ecol. Ind.* 103, 665–675.
- Salomão, R.P., Alvarado, F., Baena-Díaz, F., Favila, M.E., Iannuzzi, L., Liberal, C.N., González-Tokman, D., 2020. Negative effects of urbanisation on the physical condition of an endemic dung beetle from a neotropical hotspot. *Ecol. Entomol.* 45, 886–895.
- Salomão, R.P., González-Tokman, D., Dáttilo, W., López-Acosta, J.C., Favila, M.E., 2018. Landscape structure and composition define the body condition of dung beetles (Coleoptera: Scarabaeinae) in a fragmented tropical rainforest. *Ecol. Ind.* 88, 144–151.
- Sang, J.H., 1956. The Quantitative Nutritional Requirements of *Drosophila melanogaster*. *J. Exp. Biol.* 33, 45–72.
- Sarges, R., Halffter, G., Díaz-Rojas, A., 2012. The Importance of Frugivory to the Survival of the Dung Beetle *Onthophagus rhinolphus* Harold (Coleoptera: Scarabaeidae: Scarabaeinae) Under Changing Ecological Conditions. *Coleopt. Bull.* 66, 166–168.
- Schmid-Hempel, P., 2005. Evolutionary ecology of insect immune defenses. *Annu. Rev. Entomol.* 50, 529–551.
- Shafiel, M., Moczek, A.P., Nijhout, H.F., 2001. Food availability controls the onset of metamorphosis in the dung beetle *Onthophagus taurus* (Coleoptera: Scarabaeidae). *Physiol. Entomol.* 261, 73–180.
- Sikes, R.S., Paul, E., 2013. Fundamental differences between wildlife and biomedical research. *ILAR J.* 54, 5–13.
- Simpson, S.J., Ribeiro, C., González-Tokman, D., 2018. Feeding behavior. In: Córdoba-Aguilar, A., González-Tokman, D., González-Santoyo, I. (Eds.), *Insect Behavior: From Mechanisms to Ecological and Evolutionary Consequences*. Oxford University Press, USA.
- Siva-Jothy, M.T., Tsubaki, Y., Hooper, R.E., 1998. Decreased immune response as a proximate cost of copulation and oviposition in a damselfly. *Physiol. Entomol.* 23, 274–277.
- Slade, E.M., Riutta, T., Roslin, T., Tuomisto, H.L., 2016. The role of dung beetles in reducing greenhouse gas emissions from cattle farming. *Sci. Rep.* 6, 18140.
- Steiger, S., Gershman, S.N., Pettinger, A.M., Eggert, A.K., Sakaluk, S.K., 2011. Sex differences in immunity and rapid upregulation of immune defence during parental care in the burying beetle, *Nicrophorus orbicollis*. *Funct. Ecol.* 25, 1368–1378.
- Vale, P.F., Siva-Jothy, A., Morrill, A., Forbes, M.R., 2018. The influence of parasites. In: *Insect Behavior: From Mechanisms to Ecological and Evolutionary Consequences*. Oxford University Press, Oxford, pp. 273–291.
- Vaudo, A.D., Tooker, J.F., Grozinger, C.M., Patch, H.M., 2015. Bee nutrition and floral resource restoration. *Curr. Opin. Insect Sci.* 10, 133–141.
- Velando, A., Drummond, H., Torres, R., 2010. Senescing sexual ornaments recover after a sabbatical. *Biol. Lett.* 6, 194–196.

Verdú, J.R., Casas, J.L., Cortez, V., Gallego, B., Lobo, J.M., 2013. Acorn consumption improves the immune response of the dung beetle *Thorectes lusitanicus*. PLoS ONE 8 (7).

Villada-Bedoya, S., Córdoba-Aguilar, A., Escobar, F., Martínez-Morales, I., González-Tokman, D., 2019. Dung beetle body condition: a tool for disturbance evaluation in contaminated pastures. Environ. Toxicol. Chem. 38, 2392–2404.

Zuur, A., Ieno, E.N., Walker, N., Saveliev, A.A., Smith, G.M., 2009. Mixed Effects Models and Extensions in Ecology with R. Springer Science & Business Media.



Contents lists available at ScienceDirect

Ecological Indicators

journal homepage: www.elsevier.com/locate/ecolind



Corrigendum

Corrigendum to “Malnutrition and parasitism shape ecosystem services provided by dung beetles” [Ecol. Indic. 121 (2020) 107205]



Mariana Servín-Pastor^a, Renato Portela Salomão^{b,c}, Francisco Caselín-Cuevas^b,
Alex Córdoba-Aguilar^d, Mario E. Favila^b, Alberto Jácome-Hernández^b,
Daniel Lozano-Sánchez^b, Daniel González-Tokman^{b,e,*}

^a Posgrado en Ciencias Biológicas, Universidad Nacional Autónoma de México, Av. Ciudad Universitaria 3000, Coyoacán, Mexico City 04510, Mexico

^b Red de Ecoetología, Instituto de Ecología A. C. Carretera Antigua a Coatepec 351. El Haya, Xalapa, Veracruz 91073, Mexico

^c Programa de Pós-Graduação em Ecologia, Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia INPA, CP 2223, Av. André Araújo 97, Adrianópolis, 69060-000 Manaus, Brasil

^d Instituto de Ecología, Universidad Nacional Autónoma de México, Apdo. Postal 70-275, Circuito Exterior, Ciudad Universitaria, Coyoacán, Mexico City 04510, Mexico

^e CONACYT, Mexico

The authors would like to apologize for missing this correction in the ‘Acknowledgements’ section:

“This paper is a requirement for Mariana Servín Pastor to obtain the

degree of Master in Biological Sciences (Maestra en Ciencias Biológicas), with an approach in Ecology (Ecología), for the Posgrado en Ciencias Biológicas, UNAM”.

DOI of original article: <https://doi.org/10.1016/j.ecolind.2020.107205>.

* Corresponding author at: CONACYT, Red de Ecoetología, Instituto de Ecología A. C. Carretera Antigua a Coatepec 351. El Haya, Xalapa, Veracruz 91073, Mexico.

E-mail address: daniel.gt@inecol.mx (D. González-Tokman).

<https://doi.org/10.1016/j.ecolind.2020.107279>

Available online 24 December 2020

1470-160X/© 2020 The Author(s). Published by Elsevier Ltd. All rights reserved.

DISCUSIÓN

Las enfermedades y la mala nutrición son importantes amenazas para los organismos que proveen servicios ecosistémicos (Naug, 2009; Fürst *et al.*, 2014; Vaudo *et al.*, 2015), algunas de estas especies son, además, particularmente sensibles a perturbaciones negativas en su ambiente (Villada-Bedoya *et al.*, 2019). A partir de esto, en este trabajo se demostró que los servicios ecosistémicos provistos por escarabajos coprófagos se ven afectados por la calidad de su dieta y los retos inmunológicos que suponen sus parásitos. Sin embargo, este resultado no se puede generalizar en todas las especies, ya que nuestra predicción solo pudo ser corroborada en *E. intermedius*, una especie invasora que se encuentra en potreros para ganado (Montes de Oca y Halffter, 1998).

Como se esperaba, los individuos de *E. intermedius* que fueron sometidos a un reto inmunológico, removieron menos estiércol que los no implantados, demostrando que la afectación en su condición fisiológica causada por el implante de nylon, reduce la fuerza del servicio ecosistémico provisto. Esta reducción en la remoción de estiércol por parte de los escarabajos implantados está relacionada con la actividad reproductiva, como se observó en la disminución en la masa, pero no el número de masas nido construidas. Esta especie pudo haber aplicado una estrategia de inversión terminal en la reproducción, ya que los escarabajos implantados enterraron la misma cantidad de masas nido que los escarabajos no implantados, a pesar de sufrir (en especial las hembras) un importante deterioro energético, como se ha observado en otros insectos (González-Tokman *et al.*, 2013). Aunque se mantuvo la inversión reproductiva en términos de número de masas nido, los escarabajos implantados no enterraron tanto estiércol como los escarabajos sanos. Este resultado parece oponerse a lo que se había reportado anteriormente para esta especie, en una investigación donde construyeron menos masas nido del mismo tamaño al enfrentarse a otro reto inmunológico (inyección con lipopolisacáridos de bacterias gram-positivas), lo que sugiere una estrategia de “costo de la inmunidad” (Reaney y Knell, 2010). Estos resultados contrastantes pueden deberse al uso de diferentes retos inmunológicos, que

pueden conducir a distintas respuestas conductuales y fisiológicas en estos insectos (Moreno-García *et al.*, 2013; Vale *et al.*, 2018).

Además de la reducción en el esfuerzo reproductivo, la disminución en el esfuerzo de alimentación pudo contribuir a la baja remoción de estiércol por individuos implantados de *E. intermedius*. La disminución en la alimentación es una respuesta esperada para animales enfermos, como una estrategia adaptativa de compensación entre el costo para la digestión de lípidos y la activación de la respuesta inmunológica. Esto se ha observado en otros insectos infectados (p. ej. grillos, lepidópteros, moscas de la fruta) (Adamo *et al.*, 2007, 2010; Simpson *et al.*, 2018). y se apoya en la disminución registrada en las reservas de lípidos de *E. intermedius* implantados, sugiriendo que esta especie pudo atravesar un periodo de anorexia para lograr su recuperación. Aún es necesario someter a prueba si la inversión terminal y la anorexia inducida por enfermedad afectaron en conjunto la reducción observada en la cantidad de estiércol removido.

También se predijo que la calidad de la dieta afectaría la remoción de estiércol, pero este efecto solo fue evidente en *E. intermedius*, ya que las parejas alimentadas con la dieta pobre en proteínas removieron más estiércol que las parejas alimentadas con la dieta control. Para superar escenarios con recursos de baja o insuficiente calidad, los insectos pueden incurrir en una conducta de alimentación compensatoria, como se ha observado en saltamontes (*Schistocerca americana*), escarabajos de tierra (*Anchomenus dorsalis*) y gusanos de harina (*Tenebrio molitor*) (Bernays, 1998; Ponton *et al.*, 2010; Jensen *et al.*, 2012). Al incrementar la ingesta de proteína en la dieta los escarabajos coprófagos pueden incrementar la respuesta inmunológica (Verdú *et al.*, 2013). Por esta razón, se sugiere que los escarabajos alimentados con la dieta pobre pudieron haber removido grandes cantidades de estiércol para compensar el bajo contenido proteico en su dieta anterior y poder sobrevivir por un periodo más largo al enfrentar un reto inmunológico. En cambio, la remoción de estiércol registrada para *O. incensus* y *O. rhinolophus* no se vio afectada significativamente por el reto inmunológico o la calidad de la dieta. En estas especies, las cuales casi no anidaron en las condiciones de laboratorio en las que se encontraban (observación personal), exhibieron tasas de remoción similares, sugiriendo que ni las dietas con restricción de proteínas ni el

reto inmunológico provocaron una respuesta de alimentación compensatoria o anorexia inducida por enfermedad.

Una comparación ecológica entre las tres especies estudiadas puede ayudar a explicar las diferencias inter-específicas registradas en la remoción de estiércol. Por un lado, *E. intermedius* es una especie exótica de amplia distribución, que rápidamente invade nuevos hábitats, evitando bosques de dosel cerrado y prefiriendo zonas de potrero donde se alimenta de estiércol del ganado (Montes de Oca y Halffter, 1998) y enfrentan diversas presiones ambientales como la contaminación química (Gonzalez-Tokman *et al.*, 2017). Por otro lado, ambas especies de *Onthophagus* son nativas en nuestras áreas de estudio y se distribuyen en zonas de selva, donde las fuentes de alimento son más escasas y se encuentran de forma más irregular que en los potreros (Dormont *et al.*, 2004). Además, estas fuentes de alimento son mucho más diversas en calidad, pues consisten en estiércol de diferentes especies de vertebrados (Harvey *et al.*, 2006; Bogoni *et al.*, 2016). Es por esto que, ambas especies de *Onthophagus* consumen una mayor variedad de alimento de distinta calidad que una especie de potrero como *E. intermedius*, la cual se alimenta exclusivamente de estiércol del ganado (King *et al.*, 2007). Por lo tanto, los escarabajos de sitios boscosos pueden tener adaptaciones fisiológicas y conductuales (Hofmann y Todgham, 2010) que les puedan garantizar el mantenimiento de un estado nutricional similar, a pesar de la variación en la disponibilidad de alimento. Estas adaptaciones pueden ser resultado de la selección en un ecosistema más complejo en comparación con los potreros (Un caso similar en otros animales fue reportado por Blaesing y Cruse, 2004; Coogan *et al.*, 2018). En insectos, estas adaptaciones pudieron resultar en un uso más eficiente de lípidos, carbohidratos y proteínas como protección ante futuras exposiciones a agentes desconocidos (Aluja *et al.*, 2011). La diferencia en la susceptibilidad a las presiones nutricionales o por parásitos realzan la importancia de la conservación de distintos conjuntos de especies con plasticidad fisiológica (Hofmann y Todgham, 2010), que garanticen el funcionamiento natural de los bosques y pastizales, a pesar de las perturbaciones en el ambiente.

La condición energética fue afectada por la calidad de la dieta y el reto inmunológico en las tres especies estudiadas. Mientras que *E. intermedius* almacenó más grasa cuando fue alimentada con la dieta pobre en proteínas, *O. incensus* almacenó menos grasa y *O. rhinolophus* no sufrió cambios notables en su condición energética como respuesta al contenido proteico en su dieta. El reto inmunológico también afectó la condición fisiológica de los escarabajos estudiados, conduciendo a un agotamiento energético severo en *E. intermedius* y *O. rhinolophus*, indicando que el reto inmunológico deterioró severamente la condición fisiológica de estas especies, posiblemente porque estos escarabajos reasignaron recursos en favor de la función inmunológica (Ponton *et al.*, 2010). Por otro lado, se registró un incremento general en la condición de los individuos implantados de *O. incensus* en comparación con los no implantados. Respecto a esto, es importante considerar que *O. incensus* es una especie euritópica, en términos de su capacidad de habitar tanto sitios de vegetación abierta como de vegetación cerrada (Escobar y Chacón de Ulloa, 2000). Las especies euritópicas son tolerantes a amplios rangos de condiciones ambientales, enfrentándose a cargas parasitarias elevadas, obteniendo alimento de fuentes más diversas y tolerando disturbios ambientales generados principalmente por la actividad humana (Davis *et al.*, 2004; Martin *et al.*, 2012). Sin embargo, esta especie mostró una condición energética reducida con la dieta baja en proteínas indicando que *O. incensus* es tolerante a las presiones parasitarias, pero vulnerable ante la calidad de su dieta.

El presente estudio se realizó con escarabajos capturados en campo, los cuales estuvieron expuestos a diversos factores ambientales durante su desarrollo, los cuales no se pudieron controlar, incluyendo probablemente mala nutrición y parasitismo. A pesar de no poder controlar las condiciones de los individuos durante su desarrollo, este experimento incluyó un periodo de aclimatación en el que todos los individuos recibieron la misma dieta, así como control de ectoparásitos, y en el que los individuos senescentes fueron eliminados. De acuerdo con Hull y colaboradores (2013), los adultos de *E. intermedius* pueden vivir hasta dos meses, mientras que la longevidad promedio reportada para adultos de algunas especies de *Onthophagus* varía de dos meses (*Onthophagus lecontei*, *Onthophagus sagittarius*) a dos meses y medio (*Onthophagus hirculus*, *Onthophagus binodis*) (Ridsdill

Smith *et al.*, 1982; Gonzalez Vainer y Morelli, 1999; Kotiaho y Simmons, 2003; Simmons y Emlen, 2008, Arellano *et al.*, 2017). Además, debido al deterioro somático en animales envejecidos (Velandó *et al.*, 2010), los escarabajos senescentes pueden identificarse por el desgaste y opacidad del exoesqueleto. Por otro lado, al experimentar con individuos de vida libre, garantizamos una muestra que se ajusta más a la realidad de estas especies, con variación natural en términos de susceptibilidad a disturbios ambientales, la cual no se puede obtener con insectos criados en condiciones de laboratorio (Sikes y Paul, 2013). Aunque el uso de animales silvestres incrementa las fuentes potenciales de variación en nuestros experimentos, detectamos patrones claros en los efectos de la dieta y la presión parasitaria sobre la fisiología y conducta de los escarabajos, los cuales variaron entre las especies. Por otro lado, estudios similares utilizando individuos criados en condiciones controladas de laboratorio sugieren evaluar el impacto de las condiciones del desarrollo y los efectos maternos que definen la salud y funcionamiento de los escarabeinos silvestres (Baena-Díaz *et al.*, 2018).

Por último, este trabajo destaca la importancia de entender como los servicios ecosistémicos pueden ser afectados a nivel individual por los organismos silvestres. Los servicios ecosistémicos son generalmente evaluados a partir de la biomasa, abundancia y/o diversidad de las especies clave (Larsen *et al.*, 2005; Mace *et al.*, 2012; Nervo *et al.*, 2014). Sin embargo, la situación puede ser más compleja que esto, ya que la condición y conducta individuales definen la efectividad del servicio provisto. Los parámetros fisiológicos están ganando atención como indicadores de como la respuesta individual afecta la calidad ambiental (e. g. Rimbach *et al.*, 2013; Deikumah *et al.*, 2015; Salomão *et al.*, 2018); mostrando respuestas más claras y rápidas que otras aproximaciones, como la estructura de la comunidad (Cooke *et al.*, 2013). Así, nuestros resultados apoyan la idea de que los parámetros fisiológicos de insectos clave deben ser considerados como indicadores del funcionamiento de los ecosistema y mantenimiento de sus servicios (Cooke *et al.*, 2013; Villada-Bedoya *et al.*, 2019). Los resultados contrastantes registrados en nuestras especies de estudio muestran que cada especie de escarabeino responde diferente ante las presiones ambientales, probablemente de acuerdo con su biología y sus estrategias tanto

de alimentación, como de reproducción. Será interesante escalar del nivel individual a como una comunidad completa de escarabeinos responde al enfrentar diversos factores estresantes, para así evaluar el servicio resultante que proveen.

CONCLUSIONES

La presente investigación mostró que los escarabajos coprófagos, los cuales son importantes indicadores de la calidad ambiental, sufren cambios significativos en la tasa de remoción de estiércol y su condición fisiológica como respuesta al parasitismo y la mala nutrición. Sin embargo, las tres especies estudiadas respondieron de manera distinta. La remoción de estiércol y la activación del sistema inmunológico son funciones costosas energéticamente y distintas especies incurren en diferentes estrategias para permitir su supervivencia o reproducción, las cuales dependen de su biología. Esto resalta la importancia de conservar especies cuya plasticidad fisiológica y conductual sea variada, para poder mantener el aprovisionamiento de servicios ecosistémicos, sobre todo en ambientes sometidos a constantes perturbaciones. Este trabajo aporta una base importante para futuros estudios, ya que revela que la provisión y calidad de los servicios ecosistémicos empiezan a nivel individual. Considerar este factor permitirá garantizar el mantenimiento adecuado de los servicios ecosistémicos de los que dependemos.

REFERENCIAS

- Arellano, L., Castillo-Guevara, C., Huerta, C. Germán-García, A. y C. Lara. 2017. Nesting biology and life history of the dung beetle *Onthophagus lecontei* (Coleoptera: Scarabaeinae). **Animal Biology**. 67: 41-52.
- Doube, B.M. 2018. Ecosystem services provided by dung beetles in Australia. **Basic and Applied Ecology** 26: 35-49.
- Forgie, S., Paynter, Q. Zhao, Z., Flowers, C. y S.V Flower. 2018. Newly released non-native dung beetle species provide enhanced ecosystem services in New Zealand pastures. **Ecological Entomology**, DOI: 10.1111/een.12513
- Filho, W.M., Flechtmann, C.A.H., Godoy W.A.C. y O.N. Bjornstad. 2018. The impact of the introduced *Digitonthophagus gazella* on a native dung beetle community in Brazil during 26 years. **Biological Invasions**, 20: 963-979.
- Gadgil, M. y W.H. Bossert. 1970. Life historical consequences of natural selection. **American Naturalist**, 104: 1-24.
- Gonzalez Vainer, P. y E. Morelli. 1999. Phenology and biology of the dug beetle *Onthophagus hirculus* Mannerheim (Coleoptera: Scarabaeidae). **The Coleopterist Bulletin**, 53: 303-309.
- Gordon R.D. 1983. Studies on the genus *Aphodius* of the United States and Canada (Coleoptera: Scarabaeidae). VII. Food and habitat; distribution; key to eastern species. **Proceedings of Entomological Society of Washington**, 854: 633-652.
- Hull, R., Alaouna, M., Lucky, M., Byrne, M. y M. Ntwasa. 2013. Lifestyle and host defense mechanisms of the dung beetle, *Euoniticellus intermedius*: The toll signalling pathway. **Journal of Insect Science**, 13: 1-25.
- Kotiaho, J.S. y L.W. Simmons. 2003. Longevity cost of reproduction for males but no longevity cost of mating or courtship for females in the male-dimorphic dung beetle *Onthophagus binodis*. **Journal of Insect Physiology**, 49: 817–822.
- Millennium Ecosystem Assessment (MEA), 2005. **Ecosystems and Human Well Being: Synthesis**. Island Press, Washington, DC.

- Pokhrel, M.R., Cairns S.C. y N.R. Andrew. 2020. Dung beetle species introductions: when an ecosystem service provider transforms into an invasive species. **PeerJ: Life & Environment**, 8: e9872.
- Ridsdill Smith, T.J., Hall, G.P. y G.F. Craig. 1982. Effect of population density on reproduction and dung dispersal by the dung beetle *Onthophagus binodis* in the laboratory. **Entomologia Experimentalis et Applicata**. 32: 80-85.
- Simmons, L.W. y D.J. Emle. 2008. No fecundity cost of female secondary sexual trait expression in the horned beetle *Onthophagus Sagittarius*. **Journal of Evolutionary Biology**, 21: 1227 – 1235.