

BIOLOGÍA TÉRMICA DE *BUBAS BUBALUS* (OLIVIER 1811) (COLEOPTERA: SCARABAEIDAE)

Javier Mena

C/ Rigoberto Cortejoso, 2; 47014 Valladolid — nmeb0000@encina.pntic.mec.es

Resumen: *Bubas bubalus* (Olivier, 1811) (Coleoptera, Scarabaeidae) es un coleóptero coprófago de moderado tamaño (0,2-0,9 g) que se encuentra en los excrementos de octubre a julio en la Península Ibérica. Durante el vuelo, los ejemplares de *B. bubalus* elevan su temperatura corporal por encima de la temperatura ambiente. La temperatura torácica (Tth) en el despegue alcanzó valores que oscilaron entre los 27°C y los 35°C, mientras que la temperatura torácica de los ejemplares en vuelo estuvo comprendida entre 28,1°C y 36,2°C. Las pendientes de las rectas de regresión de los valores de Tth sobre la temperatura ambiente (Ta) en el despegue y en vuelo fueron significativamente diferentes de 0 y de 1. Sin embargo, la temperatura torácica de los individuos sin actividad de vuelo, no difirió significativamente de la del entorno (la pendiente de regresión Tth vs Ta fue igual a 1). Se discuten las implicaciones ecológicas de la capacidad endotérmica en *B. bubalus*.

Palabras clave: Coleoptera, Scarabaeidae, *Bubas*, coprófago, endotermia, termorregulación, área Mediterránea.

Thermal biology of *Bubas bubalus* (Olivier 1811) (Coleoptera: Scarabaeidae)

Abstract: The crepuscular dung beetle *Bubas bubalus* (Olivier, 1811) (Coleoptera, Scarabaeidae) is a medium sized beetle (0.2 – 0.9 g) which in the Iberian Peninsula can be found in dung pads from October to July. After dusk, the body temperature of adults of *B. bubalus* was found to rise above ambient temperature. During take-off, beetles kept thoracic temperatures (Tth) between 27°C and 35.6°C. The minimum and maximum thoracic temperature during sustained flight ranged from 28.1°C to 36.2°C respectively. Regression lines of Tth on air temperature (Ta) at take-off and in flight were both significantly different from 0 and 1. At rest, however, the body temperatures of the beetles did not differ significantly from those of the surroundings, soil or dung (the slope of the regression Tth vs Ta was not significantly different from 1). The ecological implications of an endothermic ability in *B. bubalus* are discussed.

Key words: Coleoptera, Scarabaeidae, *Bubas*, dung beetle, endothermy, thermoregulation, Mediterranean area.

Introducción

La producción de calor interno en algunas especies de insectos se describió de forma detallada por primera vez en la especie *Geotrupes stercorarius* (L.) hace ya 60 años (KROGH & ZEUTHEN, 1941). Desde entonces, el estudio de la capacidad endotérmica entre los representantes del orden Coleoptera se ha ido ampliando progresivamente, siendo los miembros de la superfamilia *Scarabaeoidea* los más extensamente estudiados (BARTHOLOMEW & CASEY, 1977; BARTHOLOMEW & HEINRICH, 1978; CAVENEY *et al.*, 1995; CHAPPELL, 1984; CHOWN & SHOLTZ, 1993; HEINRICH & BARTHOLOMEW, 1979; LESTON *et al.*, 1965; MORGAN, 1987; YBARRONDO & HEINRICH, 1996). Dichos trabajos, centrados en su mayor parte en especies pertenecientes a regiones cálidas, resaltan el papel de la endotermia en la actividad de estas especies (HEINRICH, 1993, 1996).

Son escasos, sin embargo, los trabajos realizados en especies pertenecientes a las regiones templadas, las áreas donde se evidencia una mayor variación de las condiciones ambientales. Los cambios que se producen en las tasas de radiación solar y en la cantidad de calor en las latitudes medias y altas, consecuencia de la estacionalidad, determinan profundas diferencias en las cantidades de calor disponibles, tanto en su distribución diaria como a lo largo del año. Dichas variaciones limitan la actividad de las especies a periodos concretos del día y del año. La capacidad para generar calor interno en las especies de insectos

endotérmicos puede suponer, bajo estas condiciones climáticas una clara ventaja, a la hora de explotar el entorno, sobre las especies no endotérmicas (MENA, 2001a; 2001b).

Bubas bubalus (Olivier, 1811) es una especie coprófaga crepuscular (MENA *et al.*, 1989) de tamaño medio que habita en los excrementos de diferentes especies de vertebrados en la Península Ibérica, Francia y norte de Italia (BARAUD, 1992). En la actualidad, se posee un amplio conocimiento de su biología (KLEMPERER, 1981; LUMBRE-RAS *et al.*, 1990a, 1990b; 1991) y ecología (ÁVILA & PASCUAL, 1988; GALANTE *et al.*, 1991, 1993, 1995; LOBO, 1992; LUMARET & KIRK, 1987; MENA *et al.*, 1989; PAULIAN & LUMARET, 1972). En contraste con la variación observada en los periodos de vuelo de diversas especies de coleópteros (GALANTE *et al.*, 1993; MENA, 2001a; MENA *et al.*, 1989; MICO & GALANTE, 1998), *B. bubalus* muestra una clara regularidad en su actividad diaria de vuelo durante su amplio periodo fenológico (octubre a junio/julio) y con relativa independencia de la temperatura ambiente.

El propósito de este trabajo, es describir la biología térmica de *B. bubalus* en sus diferentes periodos de actividad en los ecosistemas mediterráneos, analizando las implicaciones que tiene, en la ecología de esta especie, la capacidad endotérmica.

Metodología

Trabajo de campo

Los ejemplares (115) fueron capturados en una finca adehesada (*Quercus rotundifolia* Lam.) de la provincia de Salamanca, la finca Muñovela (40° 54' lat. N., 6° 5' long. W), finca perteneciente al Centro de Edafología y Biología Aplicada (C.S.I.C) y situada en el término municipal de Barbadillo, durante los años 1991 y 1992.

Se establecieron dos momentos en la actividad de *B. bubalus*. Dicha diferenciación se realizó atendiendo a la presencia o ausencia de actividad de vuelo en los ejemplares capturados y no excluye la realización de otro tipo de actividades por parte de los ejemplares (alimentación, reproducción, excavación...). De este modo, los ejemplares *sin actividad de vuelo* fueron colectados bien en el interior del excremento o enterrados en sus respectivas galerías de alimentación-nidificación. Por otro lado, se consideraron individuos *con actividad de vuelo* a los capturados en vuelo, diferenciando a su vez entre aquellos que lo iniciaban (ejemplares en despegue) y aquellos que eran capturados durante el mismo (ejemplares en vuelo). En cada uno de ellos se efectuaron medidas de la temperatura del tórax (Tth), de la temperatura abdominal (Tab), así como la temperatura ambiental (Ta) existente en el momento de su captura, del aire, o del sustrato, excremento o suelo (en los ejemplares sin actividad de vuelo).

Los registros de las temperaturas corporales fueron obtenidos mediante un fino termopar (< 0,5 mm de diámetro), conectado a un termómetro digital de campo (Kane-May 2013), el cual era insertado ventralmente primeramente en el tórax y después en el abdomen de los ejemplares tras previa perforación de ambos tagmas con un fino punzón. Cuando el lapso de tiempo entre ambos registros era superior a los 5 s, la segunda medida, la Tab, no se tuvo en cuenta (por ello los resultados de Tab se refieren a un menor número de ejemplares).

Trabajo de laboratorio

Los ejemplares capturados eran trasladados al laboratorio donde posteriormente y tras matarlos en un ambiente de acetato de etilo al 98%, se realizaron estudios biométricos en una selección de los ejemplares colectados.

Estudios biométricos. En una selección de los ejemplares registrados se efectuaron medidas de tres parámetros biométricos: peso fresco (47 ejemplares), superficie de las alas (26 ejemplares) y carga de las alas (25 ejemplares). El peso de cada ejemplar se obtenía pesando los ejemplares en una balanza de precisión. Después de pesar los ejemplares, se levantaban los élitros del ejemplar y se extraía el ala izquierda extendiéndose con la ayuda de unas pinzas sobre un folio A-4 en el que previamente se había añadido pegamento de barra. El peso de cada uno de los recortes de las imágenes de las alas, recortadas a partir de una fotocopia, es útil para obtener el cálculo de su superficie por simple conversión con el peso del folio de superficie conocida (BARTHOLOMEW & HEINRICH, 1978).

La carga de las alas (*wing-load*), medida de presión que indica el esfuerzo o presión que soportan las alas de un ejemplar en vuelo, se calculó a partir del peso fresco de cada uno de los ejemplares y la superficie de ambas alas. Los valores se expresan en g*/cm² considerando que, g*

representa gramos-peso para este tipo de medidas (equivalente a pondios/cm²). Todos los datos fueron obtenidos en una balanza de precisión (Sauter AR 70. ± 1 mg).

Tratamiento estadístico

Las posibles diferencias existentes entre machos y hembras se testaron mediante una t de Student de dos colas para datos no apareados previa comprobación de la normalidad y homocedasticidad de los datos (SOKAL & ROHLF, 1969). El grado de dependencia entre los parámetros térmicos y corporales considerados se estimó mediante análisis de correlación, empleando la técnica de análisis de regresión simple (mínimos cuadrados) para establecer la relación matemática entre aquellas variables correlacionadas. La determinación matemática de la endotermia y termorregulación se realizó mediante la estimación de los interceptos y pendientes de las rectas de regresión Tth/Ta, respecto a los valores 0 y 1 a través de una t de Student (SOKAL & ROHLF, 1969). La existencia de generación de calor interno en los ejemplares vendrá constatada cuando el intercepto sea diferente de cero, mientras que se producirá control de la temperatura (termorregulación) cuando la pendiente de la recta de regresión Tth/Ta no difiera de cero (óptimo control) o difiera de cero y uno (control parcial).

Se utilizó el análisis de regresión múltiple para eliminar los efectos de colinearidad y depurar la influencia de las covariables, en el caso de más de dos variables correlacionadas. La determinación de los diferentes estados fisiológicos en los ejemplares se realizó a través del contraste de las pendientes y medias ajustadas de las correspondientes rectas de regresión Tth/Ta, asociadas a cada periodo considerado, mediante el análisis de la covarianza (ANCOVA) (SCHEFLER, 1981). La estimación del origen del calor en los ejemplares que iniciaban el vuelo y durante éste, se realizó contrastando las pendientes y medias ajustadas de las rectas de regresión Tth/Ta y Tab/Ta respectivas en cada periodo.

En el tratamiento estadístico de los datos se ha considerado existencia de significatividad cuando P < 0,05 y una alta significatividad para una P < 0,01.

Resultados

En total se han estudiado 115 ejemplares de la especie *Bubas bubalus* (52 machos y 63 hembras) en diferentes momentos de su actividad normal de los que se exponen a continuación los resultados obtenidos en los estudios biométricos y de biología térmica.

ESTUDIOS BIOMÉTRICOS

No se apreciaron diferencias significativas en los ejemplares, por razón del sexo, en ninguno de los parámetros considerados (peso: t = 0,435; 45 g.d.l.; NS. Superficie de las alas: t = 0,119; 24 g.d.l.; NS. Carga de las alas: t = 0,098; 23 g.d.l.; NS). El peso de *B. bubalus* estuvo comprendido entre los 0,205 y los 0,884 g (0,468 ± 0,167; n = 47). La superficie de las alas osciló entre los 1,07 - 2,02 cm² (1,48 ± 0,26; n = 26), mientras que los valores relativos a la carga de las alas variaron entre 0,17 - 0,45 g/cm² (0,31 ± 0,1). El peso de los ejemplares se encontró correlacionado significativamente tanto con la superficie de las alas (r = 0,54; n = 26; P < 0,01) como con la carga de las alas (r = 0,88; n = 25; P < 0,001)(figura 1).

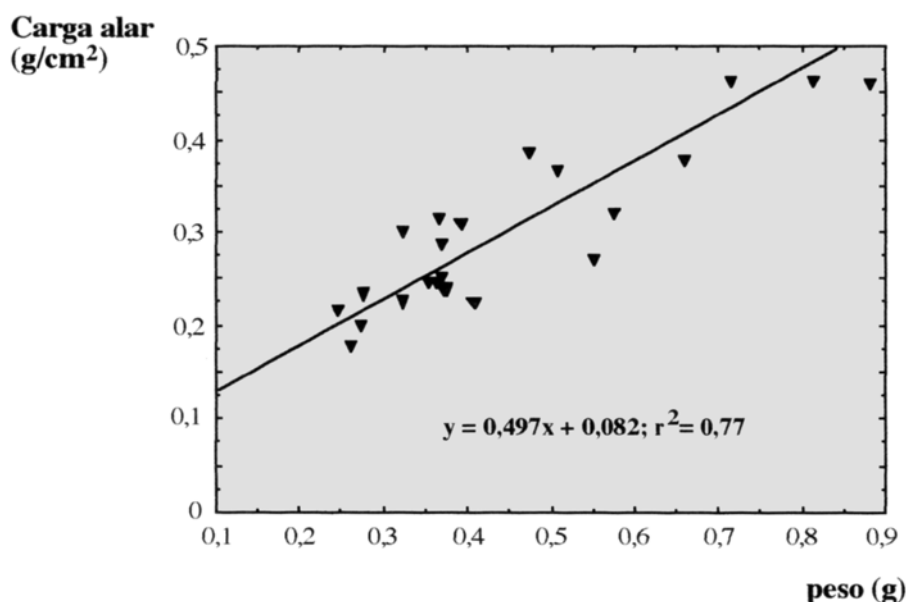


Fig. 1. Relación entre la carga alar y el peso en *B. bubalus*. La línea continua representa la recta de regresión.

Fig. 1. Relationship between wing loading and weight in *B. bubalus*. Solid line represents regression line obtained.

TABLA I. Valores de temperatura corporal y ambiental registrados en ejemplares de *B. bubalus* en sus diferentes momentos de actividad (n: n° de ejemplares; x ± S.D. : media aritmética ± desviación típica).

TABLE I. Values of body and ambient temperatures obtained in individuals of *B. bubalus* during different activities (n : n° of individuals ; x ± S.D. : mean ± standar deviation).

Parámetro	Sin actividad de vuelo			En despegue			En vuelo		
	n	x ± S.D.	Rango	n	x ± S.D.	Rango	n	x ± S.D.	Rango
Tth	46	9,2 ±3,1	5 - 19,4	38	33,3 ±1,8	28,1 -36,2	31	31 ±2,2	27 - 35,6
Tab	23	8,6 ±2,0	5 -11,7	34	23,7 ±2,3	16,9 - 27,5	26	19,8 ±3,7	14 - 25,5
Ta	46	8,7 ±2,9	3,7 - 17,3	38	14,7 ±3,8	10,4 - 19,7	31	13,2 ±4,1	9,1 - 19,8
Tth-Ta	46	0,5 ±0,9	(-0,7) - 4,3	38	18,6 ±3,1	13,4 - 25,4	31	17,8 ±3,4	11,1 - 23,9
Tab-Ta	23	0,5 ±0,8	(-0,8) - 2,0	34	8,6 ±2,9	3,6 - 14,7	26	6,2 ±2,3	3,7 - 13,9
Tth-Tab	23	-0,01 ±0,5	(-1,2) - 0,8	34	9,8 ±1,7	6,7 -12,9	26	11,2 ±3,1	6,4 - 16,1

ESTUDIOS DE BIOLOGÍA TÉRMICA

Biología térmica de los ejemplares sin actividad de vuelo

Durante los periodos en el excremento o en el suelo, la Tth de los ejemplares (tabla I) mostró dependencia altamente significativa de la Ta ($r = 0,96$; $n = 46$; $P < 0,001$), sin que se apreciaran diferencias entre los valores obtenidos por razón del sexo (Tth: $t = 0,437$; 44 g.d.l. NS; Ta: $t = 0,561$; 44 g.d.l.; NS). La pendiente de la recta de regresión Tth/Ta no fue diferente de uno ($t = 0,586$; 44 g.d.l.; NS), mientras que el intercepto no difirió de cero ($t = 0,657$; 44 g.d.l.; NS) (figura 2).

Biología térmica al iniciar el vuelo (despegue)

No se apreciaron diferencias significativas entre sexos en los valores termométricos de los ejemplares que iniciaban el vuelo (Tth: $t = 0,05$; 36 g.d.l.; NS. Ta: $t = 0,99$; 36 g.d.l.; NS). La temperatura del tórax (Tth) de los ejemplares en despegue mostró un significativo aumento, destacando que 90% de los ejemplares alcanzaron registros superiores a los 30,8°C (Ta entre 10,4 y 19,7°C)(tabla I). La Tth se mostró significativamente dependiente de la Ta ($r = 0,56$; $n = 38$;

$P < 0,001$). La pendiente de la recta de regresión (Tth = $0,271Ta + 29,349$; $R^2 = 0,32$) fue diferente de cero ($t = 4,106$; 36 g.d.l.; $P < 0,001$) y de uno ($t = 11,045$; 36 g.d.l.; $P < 0,001$). El intercepto fue distinto de cero ($t = 34,65$; 36 g.d.l.; $P < 0,001$) (figura 3a).

La Tab de los ejemplares en el despegue (figura 3a) se mostró correlacionada de forma altamente significativa tanto con la Ta ($r = 0,61$; $n = 34$; $P < 0,001$) como con la Tth ($r = 0,67$; $n = 34$; $P < 0,001$). Es destacable que ambas variables mantuvieron efectos significativos sobre la Tab, en el análisis de regresión múltiple de Tab frente a Ta y Tth (Tth: $P < 0,01$; Ta: $P < 0,05$).

Biología térmica durante el vuelo

La temperatura torácica de los ejemplares de *Bubas bubalus* en vuelo se mantuvo en unos valores elevados (tabla I), destacando que el mayor porcentaje de ejemplares (> 50%) alcanzó temperaturas torácicas comprendidas entre los 29,9 y los 32,8°C. Hay que reseñar que se hallaron diferencias significativas entre los valores de Tth de ambos sexos (Tth: $t = 2,211$; 29 g.d.l.; $P < 0,05$) durante este periodo. La Tth

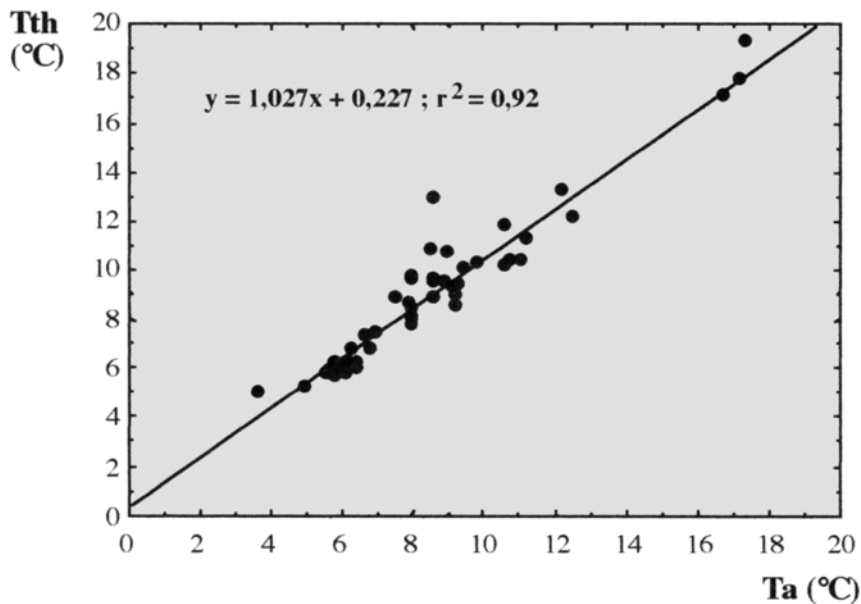


Fig. 2. Regresión de mínimos cuadrados entre la temperatura torácica (Tth) y la temperatura del sustrato (Ta) en ejemplares de *B. bubalus* sin actividad de vuelo.

Fig. 2. The least squares regression of thoracic temperature (Tth) on ambient temperature (Ta) in *B. bubalus* at rest.

de los individuos machos de *B. bubalus* estuvo comprendida entre los 27,2 y 32,4°C ($30,0 \pm 1,8^\circ\text{C}$; $n = 13$), mientras que la Tth de las hembras osciló entre los 27,0 y 35,6°C ($31,7 \pm 2,2^\circ\text{C}$; $n = 18$), apreciándose diferencias de 1,7°C en media, para una misma Ta ($t = 0,129$; 29 g.d.l.; NS). Esta desigualdad (aparecida también en los ejemplares que iniciaban el vuelo) se halló asociada al peso corporal de los ejemplares registrados (ver, más adelante, influencia de los parámetros corporales). A pesar de estas diferencias, explicadas por la variación de peso hallada entre los ejemplares machos y hembras ($t = 2,914$; 24 g.d.l.; $P < 0,05$), en el tratamiento de los datos se prescindió del factor sexo.

La Tth de *B. bubalus* en vuelo mostró dependencia significativa de la Ta ($r = 0,56$; $n = 31$; $P < 0,001$). La relación entre ambas variables se encontraría definida por la siguiente expresión: $Tth = 0,303Ta + 26,99$; $R^2 = 0,32$; donde la pendiente fue diferente de cero ($t = 3,65$; 29 g.d.l.; $P < 0,001$) y de uno ($t = 8,39$; 29 g.d.l.; $P < 0,001$); mientras que el intercepto fue distinto de cero ($t = 23,65$; 29 g.d.l.; $P < 0,001$) (figura 3b).

La Tab de los ejemplares en vuelo se mostró correlacionada significativamente con la Ta ($r = 0,86$; $n = 26$; $P < 0,001$) y la Tth ($r = 0,56$; $n = 26$; $P < 0,01$). No obstante, los resultados del análisis de regresión múltiple de Tab frente a las variables Ta y Tth, constataron un efecto significativo únicamente de la variable independiente Ta, en la Tab de los ejemplares en vuelo (Ta: $P < 0,001$; Tth: NS).

Contraste entre los ejemplares sin actividad de vuelo y con actividad de vuelo (despegando o en vuelo)

Los análisis de la covarianza (ANCOVA) realizados entre los resultados obtenidos en ejemplares en cada uno de los momentos de actividad considerados, reflejó la existencia de diferencias altamente significativas entre las medias ajustadas de los valores obtenidos en ejemplares de *B. bubalus* sin actividad de vuelo y aquellos capturados en el aire (despegando o en vuelo) (medias ajustadas no-vuelo vs. despegue: $F = 1585$; 1 y 81 g.d.l.; $P < 0,001$; medias ajustadas no-vuelo vs. vuelo: $F = 21,75$; 1 y 66 g.d.l.; $P < 0,001$). Además, se hallaron diferencias altamente significativas

entre las pendientes de los ejemplares que no presentaban actividad de vuelo y los que iniciaban el despegue ($F = 86,33$; 1 y 81 g.d.l.; $P < 0,001$) y aquellos en vuelo ($F = 61,99$; 1 y 73 g.d.l.; $P < 0,001$). Entre los ejemplares en despegue y vuelo, únicamente se hallaron diferencias entre sus medias ajustadas (medias ajustadas Tth/Ta: $F = 21,75$; 1 y 66 g.d.l.; $P < 0,001$; pendientes: $F = 0,75$; 1 y 65 g.d.l.; NS).

Es destacable la existencia de diferencias altamente significativas entre las pendientes y medias ajustadas de las rectas de regresión Tth/Ta y Tab/Ta de los ejemplares, tanto al iniciar el vuelo (Medias ajustadas: $F = 358,68$; 1 y 69 g.d.l.; $P < 0,001$. Pendientes: $F = 16,99$; 1 y 68 g.d.l.; $P < 0,001$), como durante éste (Medias ajustadas: $F = 410,57$; 1 y 54 g.d.l.; $P < 0,001$. Pendientes: $F = 13,68$; 1 y 53 g.d.l.; $P < 0,001$).

Influencia de los parámetros corporales en la biología térmica de *Bubas bubalus*

No se detectó influencia alguna del peso de los ejemplares, único parámetro considerado, en la temperatura torácica de los ejemplares inactivos ($r = 0,27$; $n = 41$; NS). Las variables superficie de las alas y carga de las alas en los ejemplares que iniciaban el vuelo no mostraron efectos significativos en la Tth, ni en los análisis simples (Sup. alas: $r = 0,17$; $n = 26$; NS. Carga de las alas: $r = 0,34$; $n = 26$; NS) ni en combinación (Sup. alas: NS. Carga alas: NS), ni en conjunto con la Ta (Sup. alas: NS. Carga alas: NS. Ta: $P < 0,05$). Únicamente el peso mostró efectos significativos en la Tth de los ejemplares que iniciaban el vuelo ($r = 0,36$; $n = 37$; $P < 0,05$). Los resultados de los análisis de regresión múltiple de la variable Tth frente a las variables independientes Ta y peso en los ejemplares en despegue, apuntaron hacia el efecto altamente significativo de ambas variables en la determinación de la Tth de *Bubas bubalus* al iniciar el vuelo (Ta: $P < 0,001$; peso: $P < 0,01$). La relación entre la Ta, peso y Tth se ajustaría a la siguiente expresión: $Tth \text{ de despegue} = 27,174 + 0,262 Ta + 4,587 \text{ Peso}$ ($r^2 = 0,45$).

En los ejemplares en vuelo, la Tth de los ejemplares se mostró significativamente dependiente del peso de los

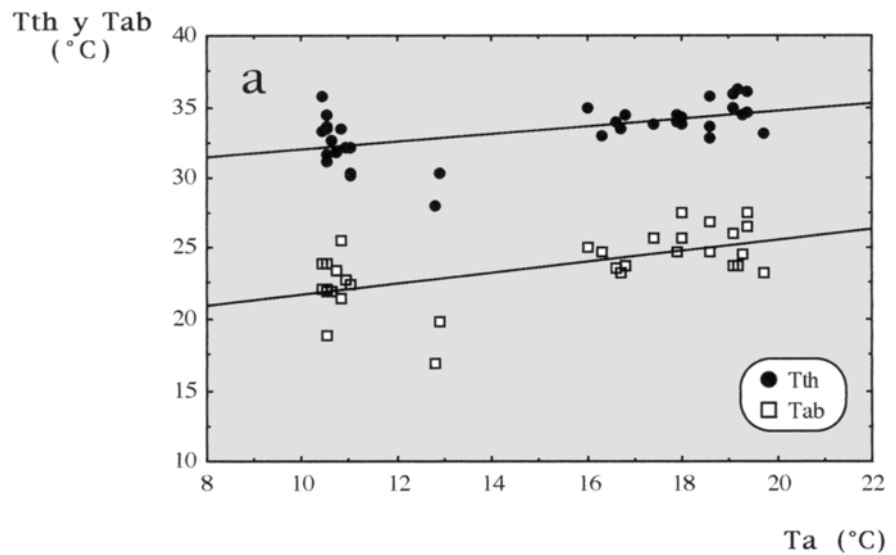


Fig. 3. Representación gráfica de los valores de temperatura corporal (torácica y abdominal) sobre la temperatura ambiente (T_a) en *B. bubalus* en: **a)** el momento del despegue y **b)** en vuelo. Las líneas representan las rectas de regresión obtenidas en el despegue ($T_{th} = 0,271 T_a + 29,349$; $r^2 = 0,32$. $T_{ab} = 0,38 T_a + 17,997$; $r^2 = 0,37$) y durante el vuelo ($T_{th} = 0,303 T_a + 26,99$; $r^2 = 0,32$. $T_{ab} = 0,758 T_a + 9,52$; $r^2 = 0,74$).

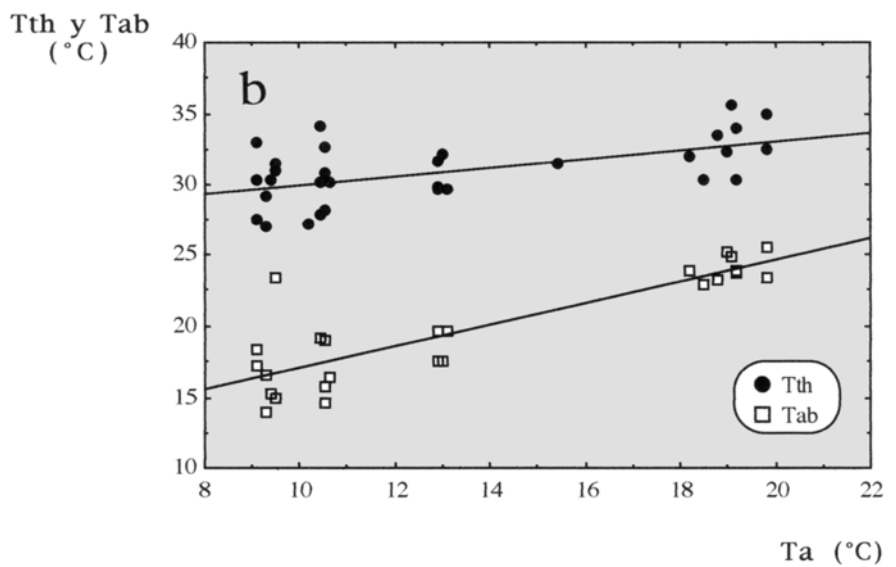


Fig. 3. Thoracic and abdominal temperatures **a)** at taking off, and **b)** at flying *B. bubalus*, plotted against air temperature. The solid lines represent regression lines at take off ($T_{th} = 0,271 T_a + 29,349$; $r^2 = 0,32$. $T_{ab} = 0,38 T_a + 17,997$; $r^2 = 0,37$) and during flight ($T_{th} = 0,303 T_a + 26,99$; $r^2 = 0,32$. $T_{ab} = 0,758 T_a + 9,52$; $r^2 = 0,74$).

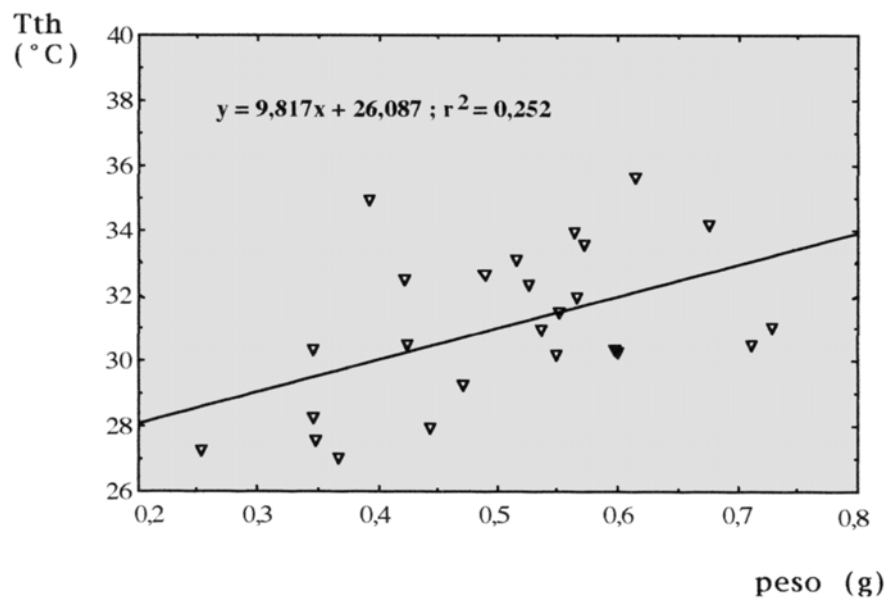


Fig. 4. Regresión entre la temperatura torácica y el peso corporal en *B. bubalus* en vuelo y a temperaturas ambientales entre 9°C y 20°C.

Fig. 4. The relationship (least squares regression) of thoracic temperature to weight in *B. bubalus* during flight, at ambient temperatures between 9°C and 20°C.

ejemplares ($r = 0,5$; $n = 25$; $P < 0,05$) (figura 4) y de la superficie de las alas ($r = 0,54$; $n = 23$; $P < 0,01$). La carga de las alas, sin embargo, no mostró efectos significativos en la T_{th} de los ejemplares en los análisis simples ($r = 0,27$ n

$= 23$; NS). Los análisis de regresión múltiple entre las variables independientes peso, superficie de las alas, carga de las alas y T_a , frente a la T_{th} ofrecieron los siguientes resultados: la variable superficie de las alas no mostró

efectos significativos en combinación con la Ta (Sup. alas: NS; Ta: NS), ni en combinación con el peso (Sup alas: NS; Peso: NS). Se hallaron efectos significativos cuando fueron consideradas en conjunto la Ta ($P < 0,05$), carga de las alas ($P < 0,05$) y superficie de las alas ($P < 0,05$). La combinación entre las variables peso y Ta fue la que ofreció el mejor ajuste, con un efecto altamente significativo de ambas variables en la Tth de *Bubas bubalus* durante el vuelo (Ta: $P < 0,01$; peso: $P < 0,01$). La ecuación que describiría la relación entre dichas variables se ajustaría a la expresión: Tth de vuelo = $22,888 + 8,838 \text{ Peso} + 0,28 \text{ Ta}$ ($r^2 = 0,53$).

Discusión

Actividad y biología térmica de Bubas bubalus

Bubas bubalus es una especie excavadora que en el área de estudio se halla presente en los excrementos de octubre a finales de junio-principios de julio (GALANTE, 1979; GALANTE *et al.*, 1991, 1993, 1995; LUMBRERAS *et al.*, 1990a; MENA, 2001a; MENA *et al.*, 1989). En este medio y/o en sus galerías de alimentación-nidificación transcurre su ciclo vital. Las tareas de alimentación o relacionadas con la reproducción: encuentro intersexos, construcción y aprovisionamiento de la cámara nido (KLEMPERER, 1981), son las que ocupan la mayor de su tiempo. Durante estos periodos ($> 98\%$ del tiempo diario total), *B. bubalus* desarrolla una estrategia termorreguladora ectotérmica y pasiva ($0,5^\circ\text{C}$ de diferencia media de Tth y Tab sobre el sustrato) (tabla I). El suelo o el excremento constituyen su principal fuente de calor y tanto la temperatura torácica como la abdominal se muestran clara y significativamente dependientes de la temperatura del sustrato (las pendientes no difirieron de uno) (figura 2).

Las labores en el excremento se ven interrumpidas cuando *B. bubalus* lleva a cabo la colonización de nuevas fuentes de alimento. Durante los minutos previos al vuelo, *B. bubalus* eleva de forma endógena su temperatura corporal, modificando su estrategia termorreguladora. Los ejemplares que se preparan para abandonar la hez salen al exterior, se sitúan sobre ésta e inician una serie de procesos conductuales y fisiológicos que tienen como finalidad la consecución de la temperatura necesaria para poder despegar (MENA, 2000, 2001a). Durante breves minutos ($5 - 10^2$) los músculos responsables del vuelo, localizados en el tórax, comienzan a generar calor (diferencias entre las pendientes de las rectas de regresión Tth/Ta y Tab/Ta) con oscilaciones de baja amplitud (DORSETT, 1962; DOTTERWEICH, 1928; KROGH & ZEUTHEN, 1941). Estos movimientos generan el calor necesario para que los músculos de las alas puedan alcanzar una frecuencia de batido suficientemente alta para poder sustentar al insecto en el aire (BARTHOLOMEW & CASEY, 1977; JOSEPHSON, 1981). Cuando el tórax alcanza los $28,1 - 36,2^\circ\text{C}$, la temperatura operativa de vuelo en *B. bubalus*, los ejemplares despliegan las alas y se elevan en el aire.

Durante el vuelo, el tórax de *B. bubalus* (diferencias entre las pendientes de las rectas de regresión Tth/Ta y Tab/Ta) sigue generando calor interno (el intercepto de la recta de regresión fue diferente de cero), aunque apreciándose una ligera reducción en los valores de Tth registrados

($27,0^\circ\text{C} - 35,6^\circ\text{C}$) (tabla I; figura 3a). La producción de calor se mantiene durante el tiempo necesario para poder localizar un nuevo excremento. Cuando lo encuentran, los coprófagos aterrizan y se introducen con celeridad en su interior a la vez que su temperatura corporal desciende paulatinamente hasta aproximarse a la temperatura de la hez. Esta alternancia entre una estrategia ectotérmica y una endotérmica asociada a diferentes periodos y actividades (heterotermia), encontraría su base en dos estados fisiológicos independientes en la biología de *B. bubalus* (ANCOVA: diferencias significativas entre las pendientes de los ejemplares en el excremento y los ejemplares en despegue y en vuelo).

Endotermia efectiva mediante control de la temperatura corporal

BARTHOLOMEW & HEINRICH (1978) indican que la Tth de vuelo en coleópteros coprófagos de peso corporal inferior a los 2 g, es un balance pasivo entre las tasas de producción de calor y las pérdidas por convección. Sin embargo, *B. bubalus* (0,5 g) no solo es endotérmico durante el vuelo sino que regula, al menos de modo parcial, su temperatura torácica tanto al inicio del vuelo como durante el mismo (las pendientes fueron, respectivamente, diferentes de 1) (figura 3). Los resultados obtenidos en *B. bubalus* se hallarían en la línea de diversos trabajos realizados en otras especies de escarabeidos de tamaño inferior a los 2 g como *Onitis alexis* (0,3 g) (CAVENEY *et al.*, 1995) o *Cotinus texana* (1,29 g) (CHAPPELL, 1984) los cuales muestran algún tipo de termorregulación en el momento del despegue (y también durante el vuelo en la segunda). No obstante, dos características distinguen a *B. bubalus* de estas especies. La primera, es la menor Tth de despegue y vuelo (Tth de despegue en *B. bubalus*: $30^\circ\text{C} - 35^\circ\text{C}$ (90% de ejemplares); *O. alexis*: $35^\circ\text{C} - 40^\circ\text{C}$; *C. texana*: $32^\circ\text{C} - 39^\circ\text{C}$). La segunda diferencia es la mayor tolerancia térmica ambiental manifestada por *B. bubalus* a la hora de iniciar el vuelo. Mientras que las primeras únicamente inician el proceso de calentamiento (y se elevan en el aire) cuando la temperatura del entorno supera los 17°C , *B. bubalus* inicia la termogénesis y se mantiene en vuelo a lo largo de un amplio intervalo de temperaturas ambientales, frecuentemente inferiores a los 10°C ($2,7^\circ\text{C} - 26,7^\circ\text{C}$). Esto puede suponer que a bajas temperaturas del entorno, las diferencias entre la temperatura corporal y la ambiental, en los ejemplares en vuelo, puedan superar los 24°C .

El calor generado por los insectos endotérmicos procede en su mayor parte del calor generado por la musculatura de vuelo, de tal modo que únicamente las especies de coprófagos de cierto tamaño corporal son endotérmicas en vuelo. Este calor es a la vez un requerimiento y una consecuencia de la actividad de estos tejidos (HEINRICH, 1993). Las especies de coprófagos de pequeño tamaño aunque también producen ciertas cantidades de calor, éste resulta ser insuficiente para poner a punto su musculatura de vuelo. Este hecho hace que la estrategia termorreguladora utilizada por las pequeñas especies de coprófagos sea la ectotermia (MENA, 2001a). El peso corporal de *B. bubalus* (0,5 g) se hallaría cercano a ese límite entre la ectotermia y la endotermia en un coleóptero. La regulación de la temperatura corporal durante la activi-

dad de vuelo parece contribuir a la endotermia efectiva de *B. bubalus*. Al iniciar el vuelo, tórax y abdomen se comportan como una sola pieza a efectos térmicos (Tab dependiente de Tth). En el aire, sin embargo, *B. bubalus* aísla el tórax del abdomen (Tab independiente de Tth). Los resultados obtenidos a partir del análisis de la relación tórax-abdomen al inicio del vuelo y durante éste, sugieren la existencia de algún mecanismo regulador de transferencia de calor entre ambos tagmas. Dicho mecanismo evitaría en los ejemplares en vuelo la pérdida del calor generado por la musculatura torácica a través del abdomen. El espacio subelital (*B. bubalus* vuela con los élitros cerrados) y los largos pelos que presenta la región torácica facilitarían asimismo el aislamiento del tórax.

Papel de la endotermia en la ecología de *Bubas bubalus*

En diversos trabajos se evidencia el uso de la endotermia, por parte de algunas especies de coleópteros, para desarrollar otras actividades ajenas a la actividad de vuelo como construcción y transporte de alimento (BARTHOLOMEW & HEINRICH, 1978; HEINRICH & BARTHOLOMEW, 1979), para la locomoción terrestre (BARTHOLOMEW & CASEY, 1977), como respuesta a bajas temperaturas del entorno (MORGAN & BARTHOLOMEW, 1982), o frente a situaciones de competencia por el alimento (HEINRICH & BARTHOLOMEW, 1979; YBARRONDO & HEINRICH, 1996).

En *B. bubalus*, la generación de calor se halla asociada únicamente a la actividad de vuelo. Los registros efectuados en ejemplares de *B. bubalus* que se hallaban en los excrementos o bajo estos en diferentes momentos del día y/o de la noche no evidenciaron, en ningún caso, signos de termogénesis durante las tareas de alimentación y/o reproducción. No obstante, la facultad endotérmica podría explicar algunos aspectos de la ecología de *B. bubalus*. La amplia tolerancia térmica de vuelo exhibida por esta especie, especialmente a bajas temperaturas del entorno, parece ser el reflejo de la relativa independencia de las condiciones ambientales que le confiere la generación de calor interno, aptitud que podría repercutir tanto en sus periodos diarios de vuelo, como en la presencia de imagos activos en los excrementos durante el invierno.

Su autonomía a la hora de poner a punto su musculatura de vuelo permite que pueda desarrollar su actividad colonizadora durante el crepúsculo (LUMARET & KIRK, 1987; MENA *et al.*, 1989) en ausencia de fuentes de calor,

y mantener su periodo de vuelo sin apenas variación, en diferentes épocas del año y a temperaturas ambientales muy variables. Esa misma autonomía podría ser una de las causas de que *B. bubalus* no muestre, a diferencia de otras especies (AVILA & PASCUAL, 1988; GALANTE *et al.*, 1991; 1993; MENA 2001a), una preferencia definida por el tipo de excremento según su grado de exposición al sol (bajo el arbolado y en áreas abiertas) (MENA, 2001a).

El segundo aspecto sería el que hace referencia a la posible relación entre la endotermia en vuelo de *B. bubalus* y su presencia durante los meses más desfavorables desde el punto de vista de las temperaturas: otoño e invierno (temperaturas máxima y mínima, en la zona de estudio, correspondiente al mes de diciembre: -2,1 y +8,7°C). Los resultados han indicado que la biología térmica de *B. bubalus* durante los periodos de no-vuelo es temperatura-sustrato dependiente y se ha podido constatar el mantenimiento de la actividad reproductiva y alimenticia de los imagos de esta especie (LUMBRERAS *et al.*, 1990), sin que hayan detectado indicios que sugieran que dichas actividades en el interior del excremento o bajo éste, se vean limitadas o condicionadas por las bajas temperaturas imperantes durante los meses más fríos del año. Sin embargo, y a diferencia de los músculos de las patas, que pueden funcionar a temperaturas ambientales y corporales variables (MENA, 2000), la musculatura de vuelo de *B. bubalus* sólo es operativa cuando la temperatura corporal-torácica supera los 27 - 28°C (tabla I). Con estas características fisiológicas, únicamente una especie que cuente con un sistema de endotermia durante el vuelo, podrá mantener su actividad normal durante los meses de invierno sin que la colonización de nuevas fuentes de alimento se vea comprometida por las bajas temperaturas. La hipótesis que aquí se plantea es que el vuelo sería el tipo de actividad, en la biología de *B. bubalus*, que podría condicionar la presencia de imagos activos durante el otoño e invierno en el área mediterránea y que la capacidad endotérmica de *B. bubalus* lo posibilita. De este modo, endotermia y fenología estarían presumiblemente ligadas.

Agradecimiento

A los Profesores Jean-Pierre Lumaret y Jorge M. Lobo por sus críticas y sugerencias que han permitido la elaboración final del artículo. A Margarita Fernández y a Javier de las Heras, por la revisión de la parte inglesa del manuscrito.

Referencias Citadas

- ÁVILA, J.M. & F. PASCUAL 1988. Contribución al estudio de los escarabeidos coprófagos de Sierra Nevada. V. Autoecología de las especies: familias Scarabaeidae y Geotrupidae. *Eos*, **64**: 15 - 38.
- BARAUD, J. 1992. *Coléoptères Scarabaeoidea D'Europe*. Faune de France et regions limitrophes. Société Linnéenne de Lyon.
- BARTHOLOMEW, G.A. & T. M. CASEY 1977. Endothermy during terrestrial activity in large beetles. *Science*, **195**: 882-883.
- BARTHOLOMEW, G.A. & B. HEINRICH 1978. Endothermy in African dung beetles during flight, ball making, and ball rolling. *J. Exp. Biol.*, **73**: 65-83.
- CAVENEY, S., C. H. SCHOLTZ & P. MCINTYRE 1995. Patterns of daily flight activity in onitine dung beetles (Scarabaeinae: Onitini). *Oecologia*, **103**: 444-452.
- CHAPPELL, M.A. 1984. Thermoregulation and energetics of the green fig beetle (*Cottinus texana*) during flight and foraging behavior. *Physiol. Zool.*, **57**: 581-589.
- CHOWN, S. L. & C. H. SCHOLTZ 1993. Temperature regulation in the nocturnal melolonthine *Sparrmannia flava*. *J. Therm. Biol.*, **18**: 25-33.
- DORSETT, D.A. 1962. Preparation for flight by hawk-moths. *J. Exp. Biol.*, **39**: 579-88.
- DOTTERWEICH, K. 1928. Beitrage zur Nervensphysiologie der Insekten. *Zool. Jahrb. Abt. Allg. Zool. Physiol. Tiere*, **44**: 399-425.
- GALANTE, E. 1979. Los *Scarabaeoidea* de las heces de vacuno de la provincia de Salamanca. Familia Scarabaeidae. *Boln. Asoc. esp. Entom.*, **3**: 129-152.
- GALANTE, E., M. GARCÍA-ROMÁN, Y. BARRERA & P. GALINDO 1991. Comparison of spatial distribution patterns of dung-feeding scarabs (Coleoptera: Scarabaeidae, Geotrupidae) in wooded and open pastureland in the mediterranean "dehesa" area of the Iberian peninsula. *Environ. Entomol.*, **20**: 90-97.
- GALANTE, E., J. MENA & C. J. LUMBRERAS 1993. Study of the spatio-temporal distribution in a coprophagous community in a Mediterranean Holm-oak ecosystem (Coleoptera: Scarabaeoidea: Scarabaeidae: Geotrupidae). *Elytron*, **7**: 87-97.
- GALANTE, E., J. MENA & C. J. LUMBRERAS 1995. Dung beetles (Coleoptera: Scarabaeidae, Geotrupidae) attracted to fresh cattle dung in wooded and open Pasture. *Community and Ecosystem Ecology*, **25**: 1063-1068.
- HEINRICH, B. 1993. *The hot-blooded insects. Strategies and mechanisms of thermoregulation*. Springer-Verlag, Berlin.
- HEINRICH, B. 1996. *The Thermal Warriors. Strategies of Insect Survival*. Harvard University Press.
- HEINRICH, B. & G. A. BARTHOLOMEW 1979. Roles of endothermy and size in inter intraspecific competition for Elephant dung in an African dung beetle, *Scarabaeus laevistriatus*. *Physiological Zoology*, **52**: 484-496.
- JOSEPHSON, R.K. 1981. Temperature and the mechanical performance of insect muscle. In: Heinrich, B. (ed). *Insect Thermoregulation*. John Wiley, New York: 19-44.
- KLEMPERER, H.G. 1981. Nest construction and larval behaviour of *Bubas bison* (L.) and *Bubas bubalus* (Ol.) (Coleoptera, Scarabaeidae). *Ecol. Entom.*, **7**: 291-297.
- KROGH, A. & E. ZEUTHEN 1941. The mechanism of flight preparation in some insects. *J. exp. Biol.*, **18**: 1-9.
- LESTON, D., J. W. S. PRINGLE & D. C. S. WHITE 1965. Muscular activity during preparation for flight in a beetle. *J. Exp. Biol.*, **42**: 409-414.
- LOBO, J. M. 1992. Biogeografía de los *Scarabaeoidea* coprófagos (Coleoptera) del Macizo Central de Gredos (Sistema Central Ibérico). *Ecologia Mediterranea*, **18**: 69-80.
- LUMARET, J. P. & A. KIRK 1987. Ecology of dung beetles in the french mediterranean region (Coleoptera: Scarabaeidae). *Acta Zool. Mex.*, **24**: 1-55.
- LUMBRERAS, C. J., E. GALANTE & J. MENA 1990a. An ecological study of the dung beetle *Bubas bubalus* (Oliver, 1811) (Col. Scarabaeidae). *Acta Zool. Mex. (ns)*, **37**.
- LUMBRERAS, C. J., E. GALANTE & J. MENA 1990b. Seguimiento de una población de *Bubas bubalus* (Oliver, 1811) a través del estudio combinado de diversos caracteres indicativos de edad (Col. Scarabaeidae). *Boln. Asoc. esp. Entom.*, **14**: 243-249.
- LUMBRERAS, C. J., E. GALANTE & J. MENA 1991. Ovarian condition as an indicator of the phenology of *Bubas bubalus* (Coleoptera: Scarabaeidae). *Ann. Entomol. Soc. Am.*, **84**: 190-194.
- MENA, J., E. GALANTE & C. J. LUMBRERAS 1989. Daily flight activity of Scarabaeidae and Geotrupidae (Col.) and analysis of the factors determining this activity. *Ecologia Mediterranea*, **15**: 69-80.
- MENA, J. 2000. Escarabajos estercoleros: insectos capaces de generar calor interno. Un ejemplo de endotermia en coleópteros coprófagos ibéricos. *Quercus*, **172**: 20-23.
- MENA, J. 2001a. *Importancia de la biología térmica en la configuración de las comunidades de coleópteros coprófagos en ecosistemas mediterráneos (Coleoptera: Scarabaeidae, Geotrupidae)*. Tesis Doctoral. Publicaciones Universidad de Alicante. Edición electrónica, CD room. 763 pp.
- MENA, J., 2001b. Role of high temperature in the endothermic dung beetle *Geotrupes mutator* (Coleoptera: Geotrupidae). *Ital. J. Zool.*, **68**: 115 - 120.
- MICO, E. & E. GALANTE 1998. The behaviour of *Aethiessa floralis* (Fabricius, 1787) (Coleoptera: Scarabaeoidea: Cetoniidae) visiting *Onopordum macracanthum* Schousboe (*Compositae*). *Elytron*, **12**: 69-76.
- MORGAN, K. R. 1987. Temperature regulation, energy metabolism and mate-searching in rain beetles (*Pleocomma* spp.), winter-active, endothermic scarabs (Coleoptera). *J. Exp. Biol.*, **128**: 107-122.
- MORGAN, K. R. & G. A. BARTHOLOMEW 1982. Homeothermic response to reduced ambient temperature in a scarab beetle. *Science*, **216**: 1409-1410.
- PAULIAN, R. & J. P. LUMARET, 1972. Les larves des coléoptères *Scarabaeidae*. I. Le genere *Bubas*. *Ann. Soc. ent. Fr. (n.s.)*, **8**(3): 629-635.
- SCHEFLER, W. C. 1981. *Bioestadística*. Fondo Educ. Luteram. México.
- SOKAL, R. R. & F. J. ROHLF 1969. *Biometry. The principles and practise of statistics in biological research*. Freeman Co., San Francisco.
- YBARRONDO, B. A. & B. HEINRICH 1996. Thermoregulation and response to competition in the African dung beetle *Kheper nigroaeneus* (Coleoptera: Scarabaeidae). *Physiol. Zool.*, **69**: 35-48.