

OBSERVACIONES SOBRE EL COMPORTAMIENTO DE ALGUNOS *IBERODORCADION* BREUNING, 1943 DEL SISTEMA CENTRAL ESPAÑOL (COLEOPTERA: CERAMBYCIDAE)

José M. Hernández

ABSTRACT

Observations about the behaviour of some *Iberodorcadion* Breuning, 1943 in the Spanish Central Mountains (Coleoptera: Cerambycidae).

The results obtained in a preliminary ethological study of four *Iberodorcadion* (Breuning, 1943) species are shown. All species studied belong to subgenus *Hispanodorcadion* (Vives, 1976) and live in the Spanish Central Mountains. Finally, some conclusions about ethological specialization in this group are given.

Key words : Behaviour, ethology, Cerambycidae, Dorcadionini, *Iberodorcadion*, Spain, Iberian Peninsula.

J. M. Hernández. Dpto. de Biología Animal I (Entomología); Facultad de CC. Biológicas; Universidad Complutense de Madrid; 28040 Madrid. (España). jmh@eucomax.sim.ucm.es

RESUMEN

Se aportan los resultados obtenidos en un estudio etológico preliminar sobre cuatro especies de *Iberodorcadion* Breuning, 1943 pertenecientes al subgénero *Hispanodorcadion* Vives, 1976 y propias del Sistema Central español. Finalmente se aportan algunas conclusiones sobre la especialización etológica del grupo.

INTRODUCCIÓN

La gran diversidad de comportamientos que presentan los insectos, algunos de ellos muy espectaculares, han sido motivo de estudios y publicaciones desde hace mucho tiempo. Los coleópteros no han sido precisamente olvidados en estas observaciones, y son numerosos los textos existentes sobre etología de este grupo.

No ocurre lo mismo con los Dorcadionini, de los que poseemos muy pocos datos respecto a su comportamiento, reducidos prácticamente a pequeños comentarios enmarcados en trabajos sobre ciclos biológicos (MAYET, 1882; QUENTIN, 1951; CHEREPANOV, 1983; KEITH, 1988; HERNÁNDEZ, 1991) un reciente trabajo de HERNÁNDEZ *et al.* (en prensa) ofrece los primeros datos sobre comunicación acústica en *Iberodorcadion* y su significado etológico.

En el presente trabajo reflejamos los resultados obtenidos de la observación directa en el campo y las experiencias de laboratorio de las especies que colonizan la Sierra de Guadarrama en el Sistema Central, según se señala en el apartado de material y métodos.

La mayor parte del estudio se refiere al comportamiento del imago, por dos motivos fundamentales: en primer lugar presentan una gama de comportamientos mucho más rica que la larva (debido a que la reproducción tiene lugar en este estado, además de desarrollarse su fase activa sobre el suelo, donde existen más peligros para el insecto, desarrollando diversos comportamientos para defenderse tanto de las variaciones del medio como de otros individuos o de los predadores); en segundo lugar, la observación del comportamiento del imago se ve facilitada debido al medio en que tiene lugar su actividad, mucho más accesible que el mundo subterráneo donde se desarrolla la larva.

El comportamiento es muy semejante en todas las especies estudiadas, muy posiblemente debido a su proximidad filogenética (BREUNING, 1962; VIVES, 1983) así como a la similitud del biotopo en el que se desarrollan (HERNÁNDEZ, 1991, 1994). Debido a ello, en este trabajo nos referimos de forma global al comportamiento observado en las cuatro especies, señalando únicamente aquellos casos en los que aparece alguna particularidad específica.

MATERIAL Y MÉTODOS

Se han realizado observaciones tanto en campo como en cautividad, por ser algunos aspectos más eficazmente observados y controlados en laboratorio.

Los adultos se disponen en terrarios de 25 x 15 cm² de base, donde se ha situado un rectángulo de pradera de la localidad de origen, de las mismas medidas y 10-12 cm de profundidad. Estos terrarios se mantienen con riegos regulares cada 3-4 días para conservar la humedad, sin ningún tipo de aporte adicional, excepto en los casos en los que se mantienen los imagos durante más de dos semanas, en los que es necesario aportar hojas de gramínea para alimentación, al agotarse las originales. En este medio se desarrolla la actividad de los imagos, incluyendo cópulas y puestas.

Para el estudio de algunos aspectos, se utilizaron diagramas de flujo o diagramas de secuencias etológicas. La construcción de los mismos parte de la observación y anotación de las actividades realizadas por diferentes individuos, con referencia a la anterior actividad llevada a cabo. De esta forma se obtienen una serie de valores sobre la continuidad de una actividad por otra determinada. Una vez recogidos todos los datos, podemos representar los distintos «flujos» por una flecha de un grosor proporcional, o incluyendo el número de ocurrencias de la sucesión, uniendo las dos actividades, con la punta de la flecha dirigida a la segunda actividad realizada. Con ello se obtiene un diagrama donde se encuentran representadas todas las actividades realizadas y una serie de flechas que nos indican cuales son las secuencias más habituales de actividad.

Las especies estudiadas han sido las siguientes :

Iberodorcadion (Hispanodorcadion) hispanicum (Mulsant, 1851)

Iberodorcadion (Hispanodorcadion) ghilianii (Chevrolat, 1862)

Iberodorcadion (Hispanodorcadion) perezi (Graells, 1849)

Iberodorcadion (Hispanodorcadion) graellsii (Graells, 1858)

El número de individuos estudiados ha sido muy variable, debido a que el conjunto de observaciones ha sido realizado en el campo y en laboratorio, diseñándose especialmente el experimento para este tipo de observaciones etológicas o realizándose mientras se realizaban otros estudios diferentes. En aquellos casos en los que se ha realizado una cuantificación de las observaciones (principalmente en la elaboración de diagramas de flujo) es reseñada en el apartado correspondiente.

No se ha incluido en el presente trabajo la comunicación acústica (estrídulación) en estas especies, ya que este comportamiento ha sido objeto de una publicación independiente (HERNÁNDEZ *et al.*, en prensa).

RESULTADOS Y DISCUSIÓN

Alimentación

Los *Iberodorcadion* aparecen a lo largo de toda la Sierra de Guadarrama, colonizando principalmente las cotas altas, por encima de 1300 ó 1400 metros, aunque existen poblaciones, generalmente muy localizadas, a menor altitud.

El substrato vegetal sobre el que se asientan todas las especies, está limitado a los pastizales alpinizados, donde se encuentran las gramíneas de las que se alimentan larvas y adultos.

El medio típico estaría en la serie crioromediterránea de los pastizales psicroxerófilos de *Festuca aragonensis* Wilk. (*Hieracio myriadeni-Festuceto aragonensis* S.), localizada en las cotas más altas de la sierra, por encima de los 2000 metros, como en las cumbres de Peñalara y Cabezas de Hierro. Por debajo de estas cotas aparecen en las algunas etapas de degradación de las diferentes series de vegetación.

En la serie oromediterránea de enebro rastrero aparecen entre las etapas seriales los pastizales psicroxerófilos presididos por *Festuca aragonensis*, desarrollados sobre litosuelos y rankers (*Hieracio castellani-Festucetum aragonensis* S.). En otros suelos con un balance hídrico más favorable son desplazados por cervunales quionófilos o higrófilos (*Campanulo herminii-Nardion strictae* Rivas-Martínez, 1963).

En las series supramediterráneas de melojares, donde están muy extendidas las primeras etapas seriales, debido a las talas y pastoreo extensivo, pueden aparecer en las etapas finales pastizales terofíticos y cervunales supramediterráneos de la alianza *Campanulo herminii-Nardion strictae*.

La alimentación de los adultos se basa exclusivamente en hojas frescas de las gramíneas herbáceas características de las asociaciones vegetales propias de estos biotopos, siendo las más usuales *Festuca indigesta* ssp. *aragonensis* (Willk) Kerguelen, *Festuca iberica* (Haeckel) Richter y *Poa bulbosa* Linné.

En el medio natural, estas hojas provienen de plantas vivas. El insecto sujeta la hoja con el par de patas anterior situado por encima de la cabeza, mientras con las mandíbulas corta la hoja transversalmente por debajo (Fig. 1a), hasta quedar completamente separada de la planta. A continuación, el insecto continúa sujetando la hoja con las patas anteriores, siempre sobre la cabeza, mientras va comiendo desde la zona cortada hacia arriba, deslizando con las patas la hoja hacia abajo hasta, en la mayoría de las ocasiones, ingerir completamente la porción cortada en algunos minutos (Fig. 1b,c).

Cuando se han mantenido adultos en laboratorio, en ocasiones se ha aportado como alimento hojas frescas de gramínea ya cortadas, comprobando que en estos casos el procedimiento es similar al descrito a partir de que la hoja es seccionada, es decir, el insecto la sujeta con el par de patas anteriores, por encima de la cabeza, y comienza a ingerir por la parte cortada. Es curioso señalar que en estos casos, siempre se comienza la ingestión por el extremo cortado de la hoja, nunca por el apical.

Esta forma de alimentación es la que aparece en la gran mayoría de las ocasiones. Sin embargo, algunas veces es posible observar como un individuo se alimenta de la porción que queda unida a la planta de una hoja que ha sido ya cortada; en estos casos, el insecto comienza a comer utilizando únicamente los apéndices bucales, sin sujetar la hoja con las patas, hasta que ésta queda a nivel del suelo (Fig. 1d). Este procedimiento se ha observado, sobre todo, en hembras que estaban realizando la cópula (Fig. 1e).

Los dos sexos de las cuatro especies estudiadas se alimentan con bastante frecuencia a lo largo de toda la fase activa, ingiriendo varias hojas de gramínea a lo largo del día. No se ha observado una mayor frecuencia de alimentación en una parte del día determinada; únicamente no comen al principio de la mañana, nada más iniciarse la actividad ni a última hora de la tarde, cuando ésta decrece hasta el atardecer. Un individuo puede comer hasta una docena de veces a lo largo de una jornada activa, realizando otras actividades entre una y otra toma.

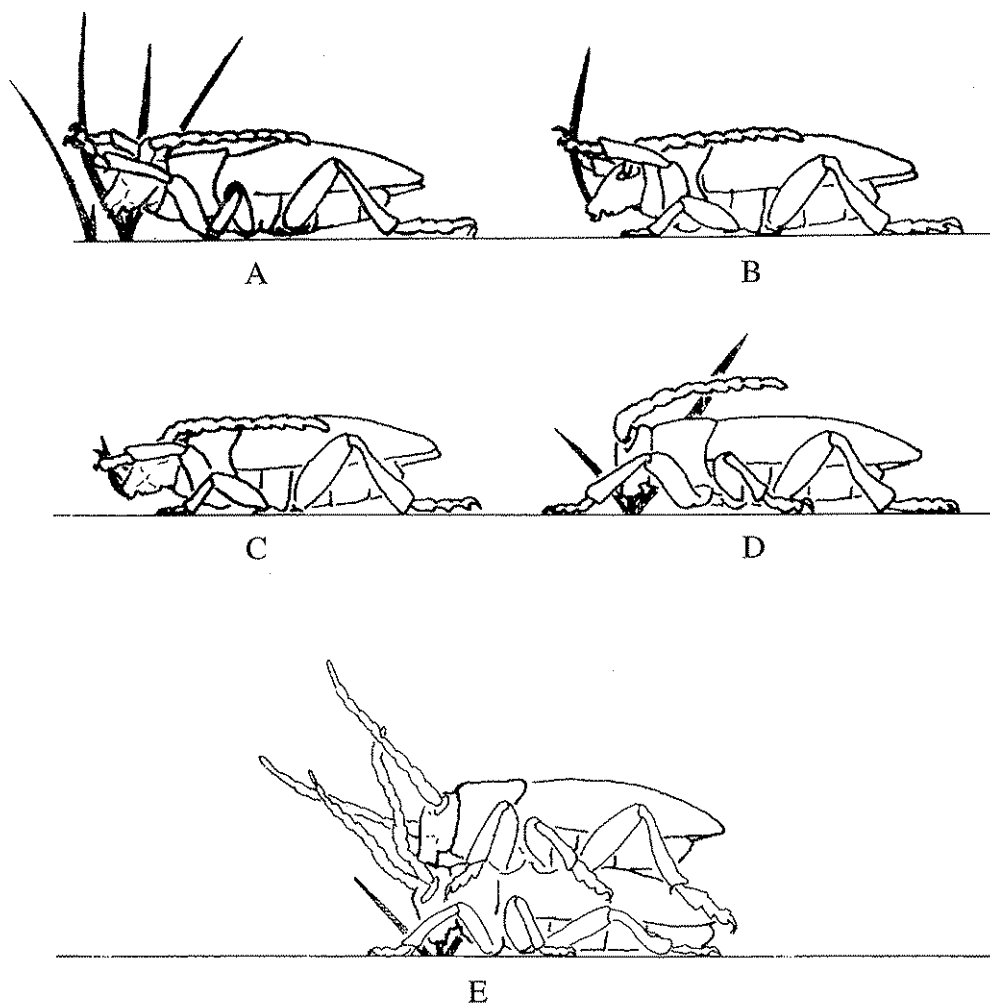


Figura 1. A, *Iberodorcadion* cortando la hoja de gramínea. B;C, comiendo la hoja cortada. D, comiendo una hoja ya cortada. E, hembra en cópula comiendo una hoja ya cortada.

A, grass cut leaf by *Iberodorcadion*. B,C, eating a leaf cut. D, eating a previously cut leaf. E, female in copulation and eating a previously cut leaf.

Cópula

El comportamiento que se desarrolla para la cópula es similar en las cuatro especies estudiadas. Básicamente sigue un esquema general, sobre el cual pueden aparecer algunas variaciones o particularidades en ciertas ocasiones.

El macho, detecta a la hembra que normalmente se encuentra quieta, ya sea comiendo o parada al sol, y se aproxima rápidamente (Fig. 2A). En primer lugar se lleva a cabo un reconocimiento táctil, generalmente frotando ambos individuos las antenas situados frente a frente (Fig. 2B); esto suele durar unos pocos segundos, tras los cuales, el macho se encarama encima de la hembra (Fig. 2D-E), situando sus patas anteriores con los tarsos apoyados en el pronoto o sobre los húmeros elitrales de la hembra, el segundo par de patas se apoyan en la región centro-marginal de los élitros y los tarsos posteriores se sitúan sobre la porción terminal de los

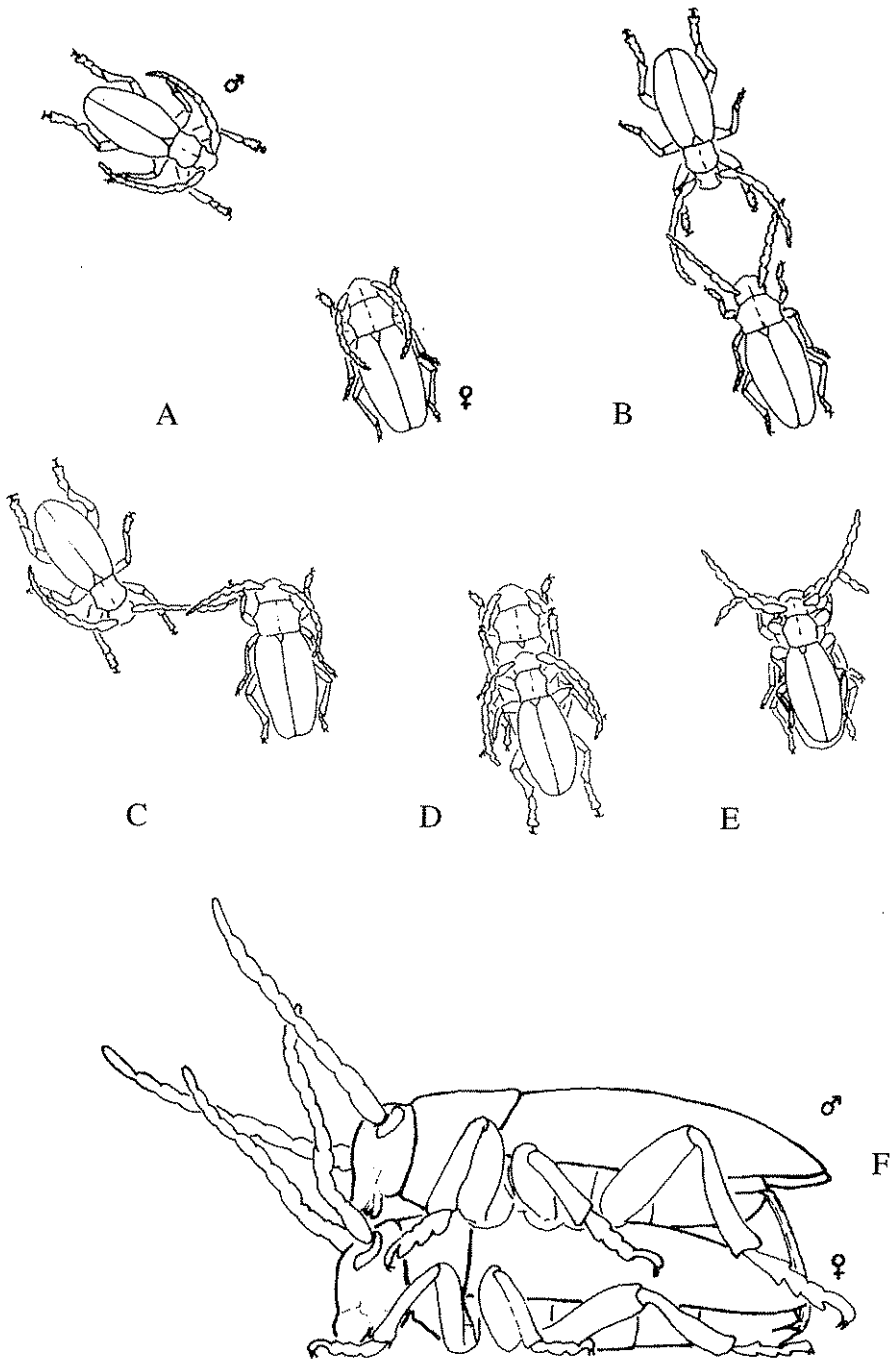


Figura 2. Comportamiento reproductivo en *Iberodorcadion*. A, aproximación. B, reconocimiento táctil. C,D,E, el macho se encarama sobre la hembra para iniciar la cópula. F, cópula.

Reproductive behaviour in *Iberodorcadion*. A, approach. B, tactile recognition. C,D,E, male climbing on a female for copulation. F, copulation.

élitros de la hembra. Las antenas del macho se sitúan hacia adelante y las de la hembra hacia arriba, entrando ambas en contacto (Fig. 2F).

En esta posición se mantienen unos segundos, tras los cuales el macho inclina hacia abajo el abdomen e introduce su aparato copulador en el orificio genital femenino; a continuación despega el abdomen, quedando varios milímetros de tracto genital a la vista. El macho realiza esporádicamente unos movimientos de vaivén con el abdomen, hacia arriba y hacia abajo, durante varios segundos. Algunos autores (PICARD, 1929) creen que estos movimientos provocan el descenso mecánico de los huevos en la hembra.

La cópula como tal puede durar desde unos segundos hasta casi una hora, siendo la duración media de unos 20 minutos. Durante ésta, el macho permanece completamente inmóvil, a excepción de los movimientos de vaivén del abdomen. La hembra suele realizar diversos movimientos, desplazarse e incluso comer mientras la cópula está teniendo lugar.

Si la cópula no se interrumpe en los primeros minutos, una vez que ésta finaliza y se separan los dos órganos copuladores, el macho desciende de la hembra, alejándose de ella, mientras ésta normalmente, comienza a buscar un lugar para realizar la puesta. En algunas ocasiones, se repiten varias cópulas seguidas sin que el macho descienda de la hembra.

Algunos autores han descrito la cópula de otros Cerambícidos (PICARD, 1929; PÉREZ MORENO, 1988) siendo muy parecida a la de las especies estudiadas por nosotros. También ha resultado ser parecida a otras especies de *Dorcadion* europeas, aunque en éstas no ha sido observado ningún movimiento por parte del macho y la posición de cópula es diferente, apoyando éste las patas posteriores en el sustrato, no quedando, por lo tanto, completamente encaramado encima de la hembra, limitando así los desplazamientos durante la cópula (FABBRI & HERNÁNDEZ, 1996).

Como hemos comentado al principio, sobre este esquema general existen variaciones, que de vez en cuando producen algunas cópulas anormales.

En ocasiones, el macho se acerca a la hembra y se encarama a ella sin que tenga lugar el inicial contacto de antenas. La cópula se suele desarrollar con normalidad.

En otros casos, tiene lugar toda la parada, sin que se lleve a cabo un acoplamiento, quedando macho y hembra, uno encima de otro durante varios minutos, tras los cuales se separan.

Muy ocasionalmente, cuando una pareja se encuentra en cópula o, al menos, en postura de cópula, llega un segundo macho que se encarama encima del primero, quedando los tres individuos uno encima de otro. En esta posición, puede llegarse al acoplamiento entre la hembra y el macho que se encuentra inmediatamente encima de ella. No se ha observado ningún caso en el que haya tenido lugar algún tipo de agresión, pelea o competencia por la hembra. En dos ocasiones, en la especie *I. (H.) hispanicum* se han llegado a observar una hembra y tres machos uno encima de otro.

El comportamiento del macho es similar en todos los casos, permaneciendo inmóvil encima de la hembra hasta que la cópula finaliza (excepto los movimientos de vaivén), incluso algún tiempo después de que ha finalizado el contacto genital. En el caso de acoplamientos incompletos (es decir, sin contacto genital), el macho sigue inmóvil, realizando como único movimiento, la aproximación de la porción terminal de su abdomen al de la hembra repetidas veces.

La hembra, sin embargo, presenta comportamientos muy diferentes. Puede, en algunos casos, permanecer inmóvil durante toda la duración de la cópula, pero lo más habitual es que durante la misma, se desplace y se alimente, transportando al macho en su dorso.

Normalmente la hembra no impide que el macho suba para iniciar la cópula, sin embargo, en algunas ocasiones, tras el reconocimiento táctil, la hembra no permite que el macho se le acerque, comenzando a correr en cualquier dirección. Normalmente el macho la persigue durante varios minutos, pudiendo acabar copulando o, más frecuentemente, desistiendo en su intento.

La insistencia del macho puede llegar a ser tal, que la hembra no sea capaz de impedir que suba a su dorso, pero sin que la cópula se realice, mientras desarrolla su actividad normal. Se ha observado hembras realizando la puesta (tal y como se describe en el próximo apartado) que acarrear al macho en prácticamente todo el procedimiento de puesta.

Con respecto a cópulas interespecíficas, únicamente conviven en la misma localidad dos de las especies estudiadas (*I. (H.) graellsii* e *I. (H.) hispanicum*), en las cuales han sido observadas tentativas de cópulas entre dos individuos de distinta especie de forma muy esporádica, y sin que haya tenido lugar en ninguna ocasión acoplamiento genital.

En la Tabla I se encuentran reflejadas las frecuencias de las reacciones de la hembra al acercamiento de un macho en las cuatro especies estudiadas. En las Figuras 3 y 4 se encuentran los diagramas de flujos correspondientes a las cuatro especies estudiadas. En la Figura 2 está dibujado el patrón general de cópula en estos insectos.

Con todo ello se puede concluir que el modelo de comportamiento reproductivo es similar en las cuatro especies, con un alto porcentaje de éxito en la consumación de la cópula (72,54 % global). Existe lo que podríamos llamar una secuencia principal, en la que el macho se aproxima a la hembra, tiene lugar un reconocimiento táctil mediante el frotamiento de las antenas de ambos individuos para, a continuación, encaramarse el macho al dorso de la hembra, establecer el acoplamiento genital y tras un tiempo variable, descender de nuevo al suelo y separarse de ella. De este esquema general se desvían algunos comportamientos poco frecuentes, como son la ausencia de reconocimiento antenal, rechazo y huida de la hembra o incapacidad de realizar acoplamiento genital. Este comportamiento es muy parecido al descrito en otros *Dorcadion*, aunque aparecen ciertas características diferenciales en cuanto a movimientos y posición de cópula.

Tabla I. Frecuencia de las distintas reacciones de la hembra a la aproximación de un macho. Frequency of female behaviour patterns when male is coming near.

	GR (22 ex.)	HP (50 ex.)	GH (17 ex.)	PZ (35 ex.)
Cópulas completas	72,27 %	68,00 %	70,59 %	74,29 %
El macho sube encima de la hembra pero no hay contacto genital	18,18 %	24,00 %	11,76 %	20,00 %
Tras aproximarse el macho, la hembra huye	4,54 %	8,00 %	17,64 %	5,71 %

GR: *I. (H.) graellsii*. HP: *I. (H.) hispanicum*. GH: *I. (H.) ghilianii*. PZ: *I. (H.) perezii*.

Puesta

QUENTIN (1951) describe la puesta de *Iberodorcadion (Iberodorcadion) fuliginator* (Linneo, 1758), señalando que la hembra taladra con el ovíscapto la pared del tallo de la gramínea, introduciendo el huevo en el internodo. CHEREPANOV (1983) describe en algunos *Eodorcadion* la deposición de huevos en el suelo, en las proximidades de los rizomas. FABBRI & HERNÁNDEZ (1996) describen la puesta, entre otros, de *Dorcadion arenarium* (Scopoli, 1763) y *Dorcadion etruscum* (Rosi, 1790), en los cuales el huevo es depositado en los rizomas, entre la segunda cutícula del tallo o en la pequeña luz del futuro internodo.

En los *Iberodorcadion* estudiados, la localización del huevo varía con respecto a todas las especies descritas. Al igual que en *D. arenarium* y *D. etruscum*, la puesta tiene lugar en los rizomas, pero el huevo se deposita generalmente entre los jóvenes tallos, sin perforarlos. Únicamente en algunos casos se han observado huevos depositados bajo la última cutícula del tallo.

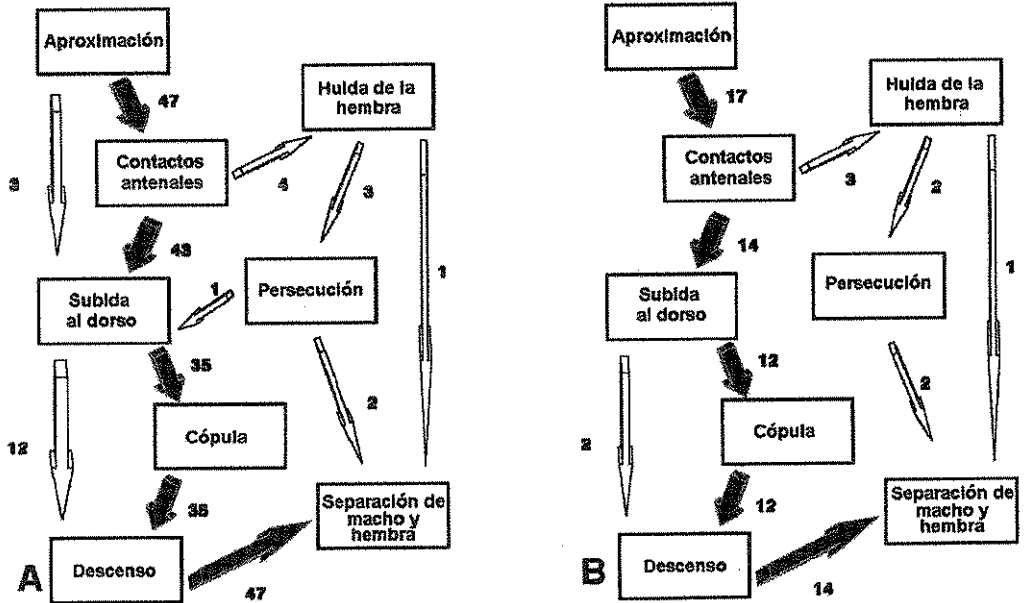


Figura 3. Comportamiento reproductivo de A, *I. (H.) hispanicum* y B, *I. (H.) ghilianii*. Los números representan el número de observaciones. Las flechas negras indican el flujo principal. Reproductive behaviour in A, *I. (H.) hispanicum* and B, *I. (H.) ghilianii*. Numbers show the number of observations. Black arrows show the main flow.

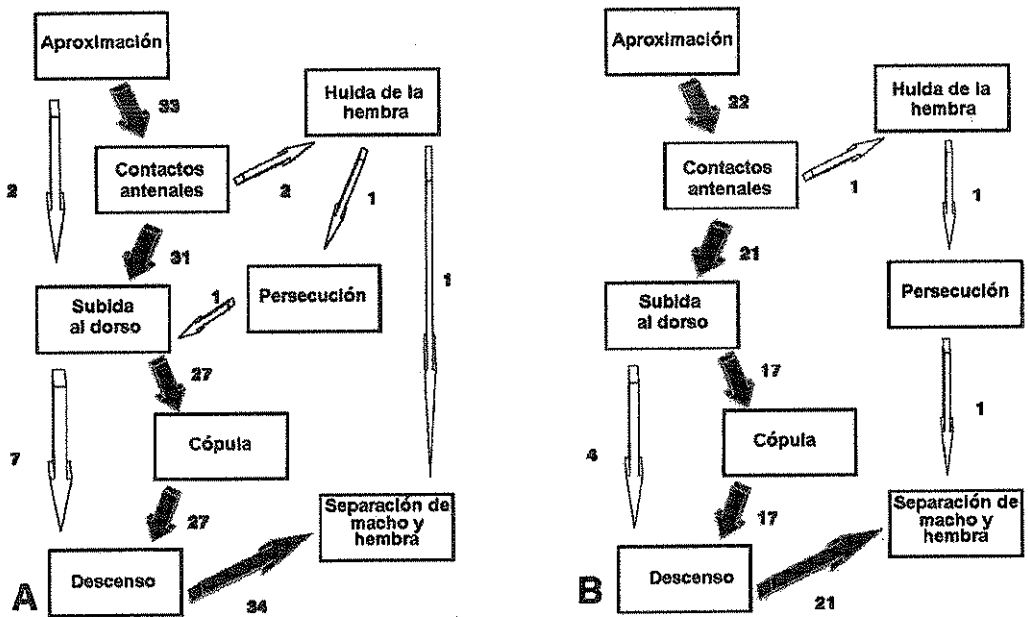


Figura 4. Comportamiento reproductivo de A, *I. (H.) perezii* y B, *I. (H.) graellsii*. Los números representan el número de observaciones. Las flechas negras indican el flujo principal. Reproductive behaviour in A, *I. (H.) perezii* and B, *I. (H.) graellsii*. Numbers show the number of observations. Black arrows show the main flow.

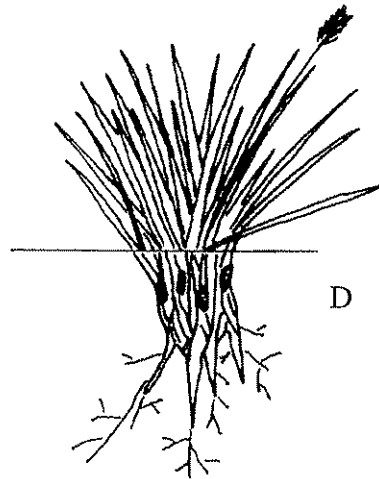
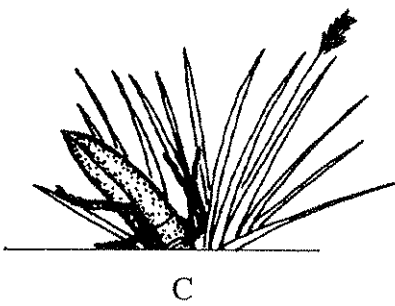
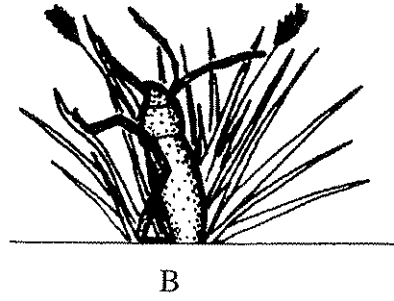
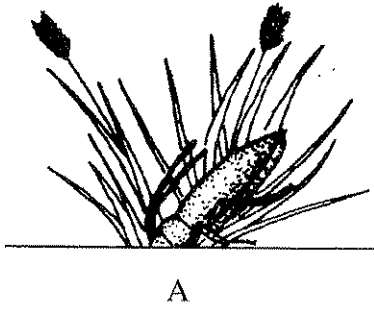


Figura 5. Puesta en *Iberodorcadion*. A, excavación de la cavidad. B, deposición del huevo. C, cobertura del huevo. D, localización de la puesta.

Egg-laying in *Iberodorcadion*. A, excavation of cavity for oviposition. B, oviposition. C, covering the eggs. D, location of the eggs.

La hembra comienza a buscar un emplazamiento adecuado para realizar la puesta normalmente poco después de finalizada la cópula, eligiendo siempre un grupo compacto de gramíneas. A continuación, comienza a excavar, usando las mandíbulas y las patas anteriores, entre los tallos, hasta alcanzar los rizomas (Fig. 5A), momento en el que se gira, introduciendo el final del abdomen en el hueco realizado, para depositar un solo huevo en el mismo (Fig. 5B). A continuación, vuelve a girarse para tapar la cavidad usando de nuevo las mandíbulas y las patas anteriores (Fig. 5C). La hembra repite esta operación tres o cuatro veces en el mismo grupo de gramíneas, encontrando así un número de 3-4 huevos por puesta (Fig. 5D). La profundidad a la que quedan depositados éstos no presenta ninguna diferencia significativa en las especies estudiadas, oscilando entre 4 y 10 mm aproximadamente, quedando siempre depositados entre los tallos jóvenes.

HINTON (1981) señala la existencia de dos tipos de puesta en los Cerambycidae: el tipo I se caracteriza por la utilización exclusiva del ovopositor, mientras el tipo II sería aquel en el que tanto el ovopositor como las mandíbulas intervienen en la puesta. Este autor indica que algunos Lamiinae pertenecen a este segundo grupo, citando los casos de algunos Prionini, de *Acanthocinus aedilis* y de *Saperda scalaris*. Las especies estudiadas por nosotros presentan este segundo tipo de puesta, utilizando ovopositor, mandíbulas e, incluso, patas anteriores para preparar el lugar de la puesta.

Es importante señalar que las puestas únicamente tienen lugar en estos rizomas de las gramíneas pratenses. Parejas mantenidas en terrarios con vegetación de la localidad original o incluso de otras localidades, han realizado sus puestas con toda normalidad; sin embargo, parejas depositadas en terrarios con arena, papel secante u otro tipo de vegetación, han realizado cópulas normales, pero la hembra nunca ha depositado los huevos. Esto nos indica la existencia de algún estímulo indispensable producido por la planta para que la puesta se lleve a cabo.

Se han descrito varios factores que juegan un importante papel en la elección de la planta sobre la cual se realiza la puesta, tales como el color, textura, altura y dureza del tallo, infección por hongos o microorganismos, etc. Así mismo, el olor o el gusto de la planta son también factores importantes, aunque no está claro que presenten una mayor significación en la estimulación de la puesta con respecto a otros factores; en algunos casos han sido identificadas, principalmente para Scolytidae, sustancias químicas segregadas por la planta y que resultan ser las responsables de este estímulo, (HINTON, 1981). Algunos insectos realizan la puesta sobre plantas que se encuentran próximas a la planta hospedante, pero de las cuales no se puede alimentar su larva, confundidos por la proximidad del estímulo. En Coleoptera, se han descrito casos en los que las hembras separadas de la planta hospedante y depositadas en otro medio, interrumpen la puesta, incluso reabsorbiendo los ovocitos (HINTON, 1981).

Limpieza

En el caso de insectos que viven en un medio como es el suelo, la actividad diaria normal hace que la acumulación de partículas en todo el cuerpo ensucien el insecto y, lo que es más importante, órganos sensitivos como son las antenas. Para evitar este inconveniente, que supondría un grave detrimento de la viabilidad de cada individuo, se han desarrollado diversos mecanismos de limpieza tanto de los apéndices como del resto del cuerpo. En CROWSON (1981) y PAULIAN (1988) podemos encontrar referencias a las diferentes especializaciones que se han desarrollado en Coleoptera para la limpieza corporal.

En la gran mayoría de coleópteros en los que se han descrito procesos de limpieza, éstos consisten principalmente en:

- 1- Limpieza de las antenas mediante órganos limpiadores en forma de surcos provistos de cepillos de setas y situados en la cara interna de las tibias protorácicas.
- 2- Limpieza de los órganos limpiadores mediante estructuras situadas en las patas mesotorácicas.
- 3- Limpieza de las patas anteriores, incluyendo los órganos limpiadores mencionados, mediante el aparato bucal.
- 4- Limpieza de las patas mediante el frotamiento de éstas entre sí.
- 5- Limpieza de cabeza y pronoto mediante las patas anteriores.
- 6- Limpieza de los élitros mediante las patas posteriores.

En Cerambycidae se ha descrito la limpieza de patas por mediación de los apéndices bucales (PAULIAN, 1988) y de las antenas por frotamiento con las patas pro y mesotorácicas (FABBRI & HERNÁNDEZ, 1996), pero sin describir ningún órgano limpiador especializado.

Los dos sexos de todas las especies estudiadas llevan a cabo regularmente operaciones de

higiene antenal, aunque también se observan movimientos encaminados a limpiar cabeza, pronoto, élitros y patas.

Antenas

Los apéndices antenales, dado su carácter sensorial, son en los que quizás el mantenimiento de un estado de higiene continuado es más importante.

En la limpieza de las antenas intervienen las tibias pro y mesotorácicas, entre las que el individuo desliza la antena correspondiente: las patas del lado derecho son utilizadas con la antena derecha y las del lado izquierdo para la antena izquierda.

Es de general conocimiento en los Lamiinae la existencia de un surco en la cara interna de la tibia protorácica, así como la existencia de otro surco, más o menos marcado, en la cara externa de la mesotibia. Podemos encontrar referencias a estos surcos en todos los textos generales sobre Cerambycidae, así como en las descripciones de las diferentes especies de la subfamilia Lamiinae, pero sin encontrar una explicación sobre su funcionalidad.

Estos surcos cruzan oblicuamente las tibias, apareciendo algunas setas en su interior y un número más elevado a los lados y sobre todo en el extremo de los mismos.

Hemos comprobado que ambos surcos, presentes en las especies de *Iberodorcadion* estudiadas constituyen un complejo órgano limpiador, de similar función a los existentes en otros coleópteros, principalmente Caraboidea (CROWSON, 1981; ORTUÑO, 1988).

El procedimiento de limpieza consiste en situar la antena entre las tibias pro y mesotorácicas, disponiendo la primera sobre la segunda, y haciendo coincidir ambos surcos de tal manera que forman un canal de sección circular por el que se desliza la antena. Las setas situadas al final del mencionado canal realizan la limpieza de la antena. Este procedimiento puede repetirse varias veces por antena.

En Caraboidea, las largas setas espiniformes y la espina apical de la tibia canalizan la antena hacia el surco del órgano limpiador, impidiendo que ésta se desplace hacia los lados durante el deslizamiento longitudinal (ORTUÑO, 1988). En *Iberodorcadion* no existen setas de estas características, al ser innecesaria tal fijación. La superposición de los dos surcos forma un canal que permite el deslizamiento de la antena sin ningún peligro de desplazamiento lateral.

En la figura 6 se encuentran dibujadas las tibias pro y mesotorácicas con el correspondiente órgano limpiador. También hemos esquematizado en la figura 7A el comportamiento descrito.

Patatas

La limpieza de las patas y de los órganos limpiadores en ellas situadas, no se lleva a cabo mediante ninguna estructura especializada, como ocurre en otros coleópteros.

La tibia y tarsos protorácicos, así como el órgano limpiador situado en la protibia son aseados utilizando la boca. El insecto adelanta y aproxima la pata anterior hasta los apéndices bucales, efectuándose una minuciosa limpieza.

Las patas metatorácicas, incluyendo el órgano limpiador mesotibial son frotadas con los tarsos anteriores, más concretamente con la almohadilla inferior de los mismos, constituida por un tapizado de setas.

Por último, las patas metatorácicas se limpian con los tarsos mesotorácicos, de igual forma que las anteriormente descritas.

Cabeza, pronoto y élitros

La higiene de estas partes del cuerpo se lleva a cabo siempre con las patas, utilizando principalmente las almohadillas de los tarsos.

Cabeza y pronoto son limpiados por el par de patas pro y mesotorácico, mientras que los élitros se limpian, con mucha menor frecuencia, por el par de patas metatorácico.

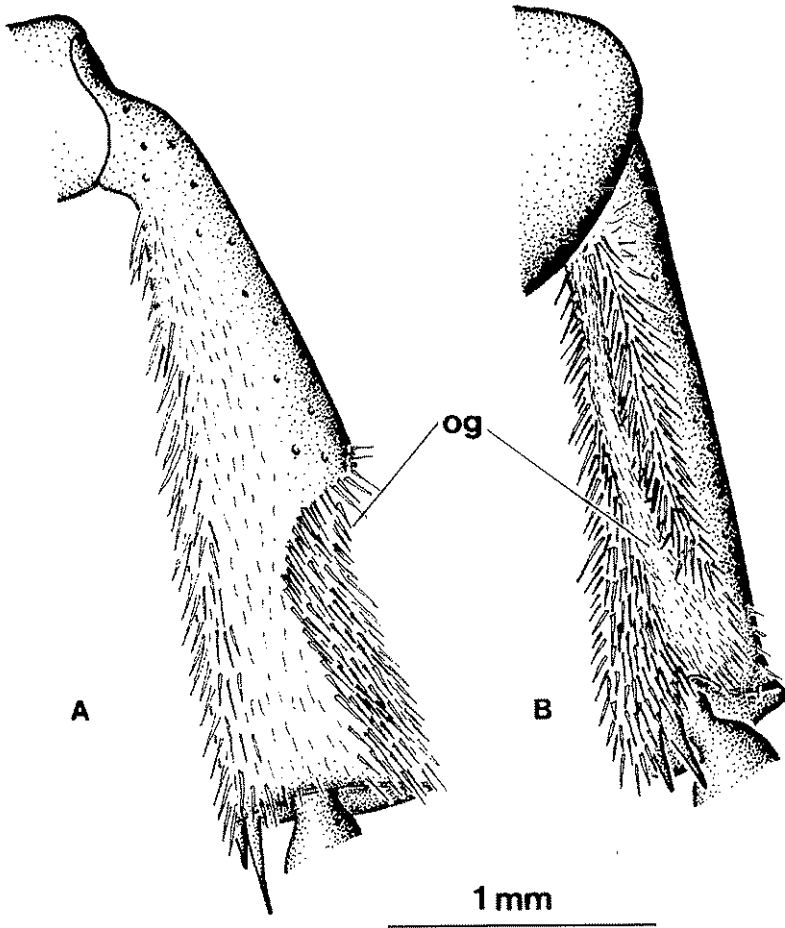


Figura 6. Órgano limpiador en *Iberodorcadion*. A, mesotibia. B, protibia. og, órgano limpiador.
 Cleaning organ in *Iberodorcadion*. A, mesotibia. B, protibia. og. Cleaning organ.

Frecuencia de realización de las operaciones de limpieza

La limpieza antenal se suele realizar varias veces al día, siendo la más frecuente, aunque normalmente va acompañada de la limpieza de las patas y ocasionalmente del resto del cuerpo.

Los momentos del día en el que se desarrolla este comportamiento son muy variables, pero principalmente es llevado a cabo después de que el insecto ha deambulado entre la hierba, o bien tras la inmovilización al sol que sucede a los períodos de inactividad bajo la hierba. También es muy frecuente que las hembras realicen operaciones de limpieza corporal después de realizar la puesta.

Defensa

El comportamiento defensivo en estos *Iberodorcadion* se ajusta a lo descrito por KEITH (1988) para *Dorcadion* (*Pedestredorcadion*) *arenarium* (Scopoli, 1763) ssp. *subcarinatum* Müller, 1905.

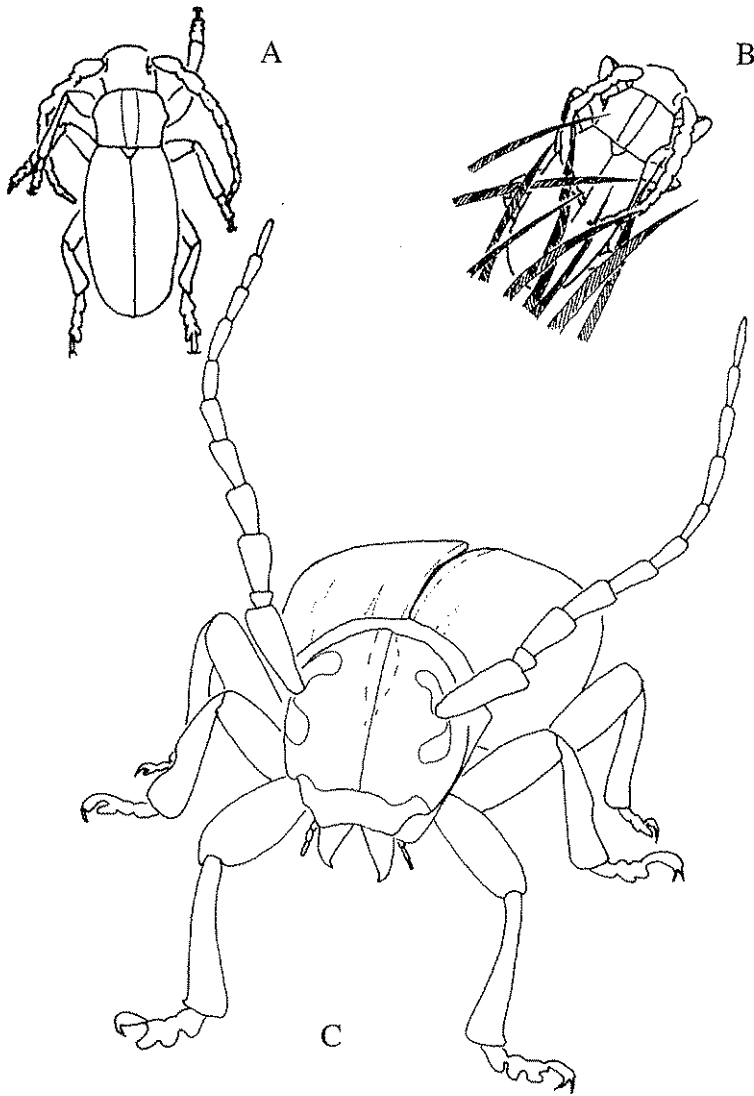


Figura 7. Limpieza y comportamiento defensivo en *Iberodorcadion*. A, limpieza antenal. B, inmovilización entre la hierba. C, postura defensiva enfrentándose a la amenaza.
 Cleaning and defensive behaviour in *Iberodorcadion*. A, cleaning the antennae. B, «freezing» behaviour ingrass. C, defensive display in the face of a threat.

En todas las observaciones realizadas, el agente provocador del disturbio eramos nosotros mismos, aproximándonos en exceso, tocando o incluso capturando con las manos a los individuos estudiados.

Cuando ambos sexos son molestados, ya sea por aproximación o contacto, la reacción más frecuente es huir rápidamente, escondiéndose entre el césped y permaneciendo completamente inmóviles con antenas y patas replegadas (Fig. 7B). En esta posición pueden mantenerse durante más de una hora.

En algunos casos, cuando el peligro es inminente, y son acosados antes de conseguir esconderse entre la hierba, pueden adoptar una postura defensiva muy característica, elevándose sobre las patas protorácicas estiradas, mientras mantienen los otros dos pares plegados, con las antenas erguidas dirigidas hacia adelante, la cabeza elevada y las mandíbulas abiertas al máximo (Fig. 7C).

Si el individuo es capturado, adopta o mantiene esta postura defensiva y, en la mayor parte de las ocasiones, comienza a emitir un sonido producido por estridulación pronotal-mesonotal muy característico (HERNÁNDEZ *et al.*, en prensa).

No se ha observado la adopción de estos mecanismos defensivos cuando se encuentran individuos de la misma o de distinta especie en el campo (esto último en *I. (H.) hispanicum* e *I. (H.) graellsii*, los cuales conviven en algunas localidades). Únicamente se da este caso en aquellas situaciones en la que la concentración de individuos es artificialmente elevada. De hecho, ni siquiera cuando se producen las agrupaciones en cópula, donde encontramos una hembra y varios machos uno encima de otro han sido detectados signos de agresividad o huida.

Para estudiar el comportamiento en altas concentraciones se depositaron parejas del mismo y de distinto sexo en recipientes de 9 cm² de superficie, con y sin vegetación, grupos mixtos de cinco o seis individuos en recipientes similares y grupos mixtos de hasta 20 individuos en pequeños terrarios de 100 cm² de superficie.

Cuando se encuentra una pareja mixta en un pequeño espacio no tiene lugar ningún comportamiento defensivo. Por el contrario, en un gran número de casos se producen cópulas aún cuando no se haya dispuesto ningún tipo de vegetación o suelo en el recipiente.

Si la pareja depositada en el pequeño recipiente es del mismo sexo, sean machos o hembras, siempre tienen lugar comportamientos defensivos, o incluso agresivos, adoptando la postura mencionada más atrás. En muchos casos estas situaciones acaban en una pelea entre los dos individuos, mordiéndose en patas y antenas. En algunas ocasiones se producen por esta causa mutilaciones de apéndices, e incluso la muerte de alguno de ellos. Cuando en el recipiente ha sido depositada vegetación entre la que los insectos pueden esconderse, estas peleas son mucho menos frecuentes.

Cuando el número de individuos es de cinco o seis en el mismo recipiente (9 cm²), tienen lugar peleas múltiples, en las que se involucran varios individuos, con las consecuencias mencionadas para el caso anterior. Si se ha depositado vegetación, algún ejemplar se esconde entre ella, pero debido a la gran concentración, siempre tienen lugar peleas.

Los terrarios de 100 cm² (10x10 cm) soportan con vegetación hasta ocho-diez individuos sin que tengan lugar enfrentamientos más que de forma esporádica. Por encima de este número, las actitudes defensivas y/o agresivas son muy frecuentes, si bien es difícil que intervingan más de tres individuos. Cuando no hay vegetación en el terrario, las peleas comienzan con más frecuencia sobre los cuatro-seis individuos, y con más de diez tienen lugar peleas múltiples en las que se encuentran implicados gran parte de los insectos depositados.

En estas situaciones originadas por una concentración elevada de individuos, no sólomente entablan peleas ejemplares del mismo sexo, sino que es muy común que un macho y una hembra se comporten de la manera descrita.

Es importante señalar que ésta es la única ocasión, además de la captura, en la que se produce estridulación. No obstante, ésta no tiene lugar hasta que se ha iniciado el contacto físico. Nunca se ha observado estridular a un individuo cuando huye o adopta la postura defensiva inmóvil anteriormente descrita.

Si una pareja o un grupo de *Iberodorcadion* se encuentran inmersos en una pelea y son extraídos del recipiente, normalmente tiene lugar la separación casi inmediata de los individuos, que huyen en distintas direcciones.

Así pues, el comportamiento defensivo en los *Iberodorcadion* estudiados tiene lugar en condiciones naturales únicamente ante el peligro que supone un agente externo, teniendo

que llegarse a concentraciones muy elevadas de individuos para que los comportamientos defensivos tengan lugar entre miembros de la misma especie. En este último caso, siempre prevalece la huida y el ocultamiento frente a la agresividad y la pelea, teniendo éstas lugar cuando los individuos no tienen espacio suficiente para huir y/o esconderse.

Comportamiento diario

El ciclo biológico de una especie se adapta a las condiciones climatológicas de la región geográfica estudiada, y estas determinan las fluctuaciones anuales de actividad. Las características climáticas de las regiones templadas, con grandes diferencias estacionales, producen ciclos biológicos con un período de actividad centrado en los meses más favorables y otro de inactividad en aquella temporada con condiciones más rigurosas. Esta estructura del ciclo biológico comporta una adaptación al medio tan importante para la colonización y supervivencia en estas regiones como son las diversas especializaciones morfológicas.

En muchos climas y especialmente en ciertos biotopos (como por ejemplo el desértico), se presenta además una gran variación entre el día y la noche, resultando la adaptación a estos cambios incluso tan importante como a las variaciones estacionales (MARTÍN CANTARINO, 1994). Un primer aspecto evidente, la intensidad luminosa, determina muy diferentes modos de actividad, diferenciando entre animales con actividad diurna o nocturna, con una serie de adaptaciones morfológicas asociadas a los diferentes modos de vida. Otros factores importantes son las diferencias climáticas entre las diferentes horas del día, principalmente temperatura y humedad. Por otro lado, los factores sinecológicos como competencia, predadores, etc., terminan de conformar el mapa sobre el que las especies adaptan su actividad diaria.

De la misma forma que los *Iberodorcadion* acoplan su actividad a las condiciones climáticas anuales, las diversas actividades y comportamientos que hemos descrito hasta ahora se adaptan al ritmo climatológico diario y se desarrollan mecanismos etológicos de defensa ante las inclemencias meteorológicas o simplemente temporales.

Descripción general del ciclo de actividad diaria

El comienzo de la actividad de los *Iberodorcadion* comienza una vez entrada la mañana, cuando la temperatura ha sido elevada por las radiaciones solares. En los días nublados se retrasa considerablemente el comienzo de la actividad, o incluso, si llueve o hace muy mal tiempo, apenas puede observarse algún ejemplar durante toda la jornada.

En los primeros minutos los individuos se muestran muy poco activos, dedicando casi todo el tiempo a permanecer inmóviles al sol encima de alguna piedra o sobre la hierba, muy probablemente hasta adquirir una temperatura corporal adecuada. A continuación comienzan a deambular por la pradera, generalmente comiendo algunas hojas. Las cópulas comienzan muy rápidamente, sucediéndose a lo largo del día.

En condiciones meteorológicas que podríamos llamar normales (poca nubosidad, ausencia de precipitaciones y de fuertes vientos) a medida que avanza la mañana van apareciendo más individuos, aumentando el número de cópulas y puestas. Al alcanzar las horas centrales del día (mediodía solar) es cuando mayor actividad se registra en la pradera, encontrándose individuos comiendo, copulando, poniendo y simplemente andando sobre la hierba.

Durante las primeras horas de la tarde se siguen desarrollando actividades (cópulas, puestas, etc.) decayendo éstas según va acercándose el atardecer, momentos en el que únicamente quedan algunos individuos poniendo o poco activos entre la hierba. Al descender el sol, con la consecuente disminución de luz y temperatura, los *Iberodorcadion* se preparan para pasar la noche. Para ello, se ocultan entre la hierba o, con menos frecuencia, bajo las piedras. No se ha observado a ningún individuo pasar la noche completamente al descubierto. Incluso en laboratorio, donde las condiciones de temperatura y humedad se han mantenido más constantes entre el día y la noche, al acercarse ésta, los *Iberodorcadion* se ocultan entre la hierba hasta la mañana siguiente.

El procedimiento consiste en internarse entre la hierba, apartando ésta con las patas, pero sin excavar en el suelo, quedando ocultos y protegidos entre la región basal de las hojas de gramínea. En ocasiones aprovechan alguna irregularidad del terreno para internarse más, pero sin llegar a excavar galerías en el suelo. Cuando se ocultan bajo una piedra, el procedimiento es similar, internándose por los resquicios que quedan entre ésta y el suelo, apartando la hierba con las patas. En estas ubicaciones, pasan toda la noche, con las antenas y patas recogidas y completamente inactivos, hasta que a la mañana siguiente, comienza de nuevo el periodo activo.

Al igual que para pasar los períodos desfavorables durante la estación, los *Iberodorcadion* presentan fases diarias de inactividad si durante el día hay algún tipo de inclemencia meteorológica, desarrollando comportamientos similares para hacer frente a la misma.

Ya hemos tenido ocasión de comentar que cuando un día es poco benigno, la aparición de imagos sobre la pradera se reduce drásticamente. De igual forma, si durante un día que podemos denominar «con actividad normal», sobreviene una tormenta, los imagos se refugian rápidamente entre la hierba o bajo piedras, desapareciendo de la pradera en pocos minutos. Es extremadamente extraño que permanezcan algún individuo al descubierto durante un período de lluvia, y nunca hemos observado ninguno cuando ésta podría calificarse de intensa.

Otro fenómeno común es un descenso de la temperatura debido a nubosidad y/o viento sobre la localidad. En estos casos, la reacción de estos insectos varía con respecto a la intensidad del descenso térmico, pero siempre presentan el mismo comportamiento, en un mayor o menor número de individuos: resguardarse entre la hierba o, con menor frecuencia, bajo las piedras.

Al contrario que en otros *Dorcadionini* (CHEREPANOV, 1983; HERNÁNDEZ Y ORTUÑO, 1994; FABBRI & HERNÁNDEZ, 1996) no se han observado comportamientos dirigidos a evitar las horas de mayor calor. Durante la totalidad de la temporada, estos períodos coinciden con los de máxima actividad, y a principios de verano, cuando la temperatura aumenta considerablemente, los *Iberodorcadion* desaparecen rápidamente de las praderas, siendo el único momento en el que se observan muertes masivas de un elevado número de individuos. En laboratorio se ha podido observar que con temperaturas anormalmente altas, producidas mediante la exposición del terrario al sol, en muchas ocasiones los individuos reducen su actividad, ocultándose bajo la hierba o a la sombra de alguna irregularidad del terreno. No hemos tenido ocasión de observar este comportamiento en el medio natural, pero su aparición en condiciones de laboratorio indica la capacidad para llevarlo a cabo si las condiciones ambientales son extremas.

Secuencias etológicas de actividad

Para averiguar cuales son los patrones de actividad en las especies estudiadas, así como los comportamientos y secuencias más frecuentes, hemos seguido un método semejante al señalado en el apartado correspondiente a comportamiento reproductor, elaborando los diagramas de flujo correspondientes a los distintos comportamientos observados. Las cuatro especies objeto de este trabajo presentan unos patrones de actividad muy similares. En las figuras 8 y 9 se han representado las secuencias etológicas de los dos sexos de *I. (H.) hispanicum*, por ser la especie de la que se dispone de un mayor número de observaciones.

Los machos suelen emerger de entre la hierba o debajo de las piedras (tras pasar la noche o períodos desfavorables) para situarse inmóviles al sol. Tras un lapso de tiempo variable, lo más común es que comiencen a desplazarse, para iniciar las cópulas, llevar a cabo la limpieza de las antenas o alimentarse, por ese orden de frecuencias. El período de reposo, ya sea bajo hierba o bajo piedra suele estar precedido por la inmovilización al sol, aunque en menor frecuencia, pueden prepararse para el reposo nocturno tras proceder a la limpieza de los apéndices o algún desplazamiento. En la figura 8 se han representado el total de secuencias observadas.

El comportamiento de las hembras es bastante más heterogéneo que el de los machos, como se puede observar en la figura 9. La secuencia reposo bajo hierba o piedra - reposo al

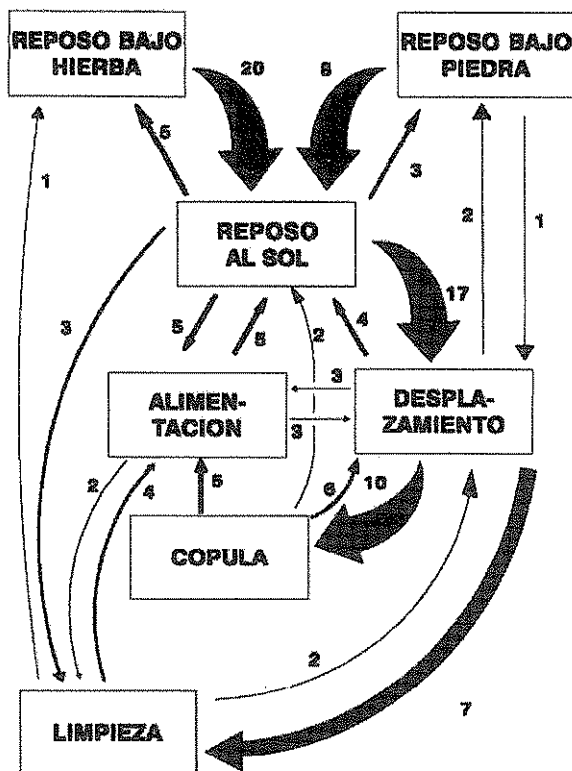


Figura 8. Diagrama de flujos sobre el comportamiento del macho de *I. (H.) hispanicum*.
Flow chart of about male behaviour in *I. (H.) hispanicum*.

sol - desplazamiento - limpieza, sigue existiendo, pero tras la inmovilización al sol, se diversifica más el comportamiento que en el caso del macho, realizándose cópulas, alimentación o limpieza de apéndices.

Es interesante el hecho de que todas las puestas registradas han tenido lugar después de una cópula, existiendo entre ambos sucesos, únicamente breves desplazamientos para la elección del lugar de la puesta.

Tras la puesta, suelen sucederse nuevas cópulas, aunque con la misma frecuencia la hembra procede a la limpieza de los apéndices, y en otros casos a inmovilizarse al sol o desplazarse. El resto de los tránsitos entre sucesos se encuentran muy repartidos, destacando quizás únicamente una relativa mayor frecuencia de cópulas precedidas de alimentación.

La preparación para pasar la noche, al igual que en los machos, suele estar precedida de un reposo al sol. No obstante, es de destacar la ocurrencia de este suceso tras una cópula, presentando una frecuencia, incluso, levemente superior a la secuencia anterior.

Comparando ambos diagramas de flujos (Fig. 8 y 9) se puede observar que existe una mayor simplicidad en los machos, siendo muy frecuente la secuencia reposo bajo hierba o

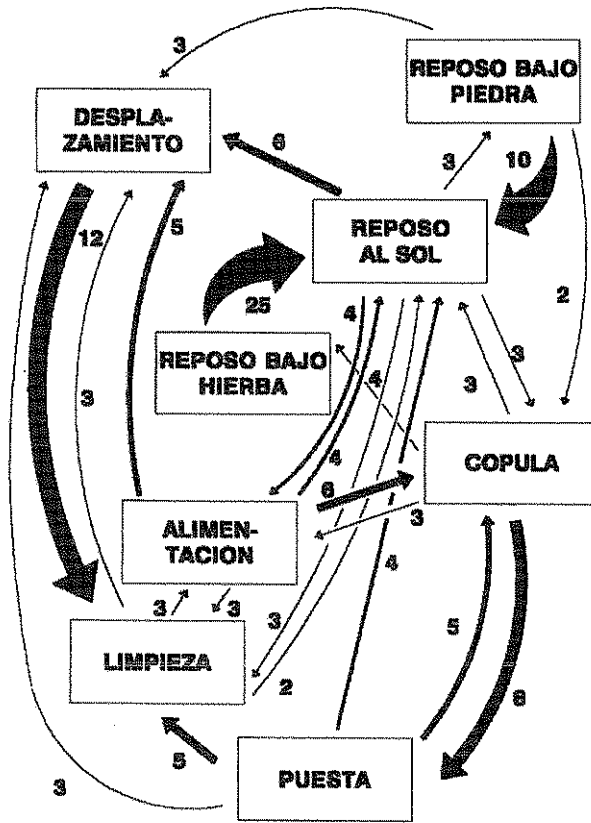


Figura 9. Diagrama de flujos sobre el comportamiento de la hembra de *I. (H.) hispanicum*.
Flow chart of about female behaviour in *I. (H.) hispanicum*.

pedra - reposo al sol - desplazamiento - cópula. En la hembra, aparece también la secuencia reposo - sol - desplazamiento, tras el cual lo más frecuente no es la cópula (de hecho no se ha observado ningún caso) sino la limpieza de los apéndices.

Así, podemos comprobar que la cópula se produce principalmente tras un desplazamiento en los machos, mientras que lo que la precede con mayor frecuencia es la alimentación o la puesta en las hembras. Esto corrobora las observaciones de algunos autores (KEITH, 1988; FABBRI & HERNÁNDEZ, 1996) de que el macho presenta una mayor movilidad que la hembra, buscando a ésta para iniciar las cópulas. La hembra sin embargo, permanece sin desplazarse, ya sea alimentándose, reposando al sol, o incluso poniendo, hasta que un macho se aproxima y se desarrolla la cópula.

Por otro lado, un hecho significativo es el que las puestas observadas se encuentran siempre precedidas por una cópula. Esto nos induce a pensar que la maduración de los huevos tiene lugar con anterioridad al comienzo de las cópulas, siendo fecundados inmediatamente después de recibido el esperma, pudiéndose incluso provocar el descenso de los mismos por movimientos del macho durante la cópula (PICARD, 1929). No obstante, se da un hecho contradictorio a esta hipótesis: la existencia de algunas cópulas seguidas de la preparación para

pasar la noche bajo la hierba sin que se realice la puesta. Es posible que estos casos se deban a cópulas fallidas (que han sido contabilizadas junto con las efectivas), o bien a que se trate de cópulas tardías, cuando la temperatura y el acercamiento de la noche provocan que la hembra posponga la puesta para el día siguiente, cuando las condiciones sean más favorables. Esto estaría posibilitado por la existencia de una espermateca que parece ser funcional (HERNÁNDEZ & ORTUÑO, 1992). En cualquier caso, este comportamiento merece un estudio posterior más detallado, complementado con factores anatómicos e histológicos, para confirmar el proceso de cópula, fecundación de los huevos y puesta.

Por último, nos parece importante destacar que los procedimientos de limpieza de los apéndices tienen lugar en ambos sexos principalmente tras sucesos en los que es habitual que estos apéndices se ensucien, como son el desplazamiento y puesta, lo que nos indica que este comportamiento no tiene lugar de una forma regular o cíclica, sino cuando se producen las condiciones que lo hacen necesario.

Variaciones estacionales

En multitud de especies de coleópteros, los ritmos de actividad varían según avanza la temporada, llegando incluso a cambiar la ubicación temporal de los picos de actividad en la jornada.

No es éste el caso de las especies que nos ocupan, donde se mantiene la estructura general comentada en los apartados anteriores, con los máximos situados en el mediodía solar. Únicamente son detectables algunas pequeñas variaciones que se describen a continuación.

La actividad comienza más tempranamente en la mañana según se va aproximando el verano, obviamente porque el calentamiento de la pradera por las radiaciones solares tiene lugar antes, debido al adelanto del amanecer y al aumento de la intensidad de la radiación. También se observa que finaliza más tarde, debido a que la temperatura disminuye cuando atardece.

Las cópulas y puestas son más frecuentes según avanza la temporada. Esto se debe a un doble motivo. En primer lugar la densidad de individuos es menor en las primeras semanas, por lo que los encuentros reproductores son menos probables. Por otro lado, la maduración de los ovarios y la producción de huevos por parte de las hembras, retrasa los procesos mencionados.

Hacia final de temporada el envejecimiento general de la población y el comienzo del calor veraniego, produce que con una mayor frecuencia se observen individuos mucho menos activos, con el tomento deteriorado o, incluso, con algún apéndice mutilado, así como un mayor número de ejemplares muertos sobre la hierba.

Comportamiento larvario

En Cerambycidae son relativamente abundantes los estudios sobre etología larvaria, habida cuenta de que este estado es el que suele presentar un interés económico al ser el responsable de los daños que causan diversas especies de esta familia. Dentro de los coleópteros, estos estudios se centran principalmente en la locomoción, alimentación, ecdisis y defensa (CROWSON, 1981; VILLIERS, 1978). Otros aspectos interesantes en larvas de coleópteros, como los comportamientos gregarios (JOHKI & HIDAKA, 1987), o producción de sonido (LEILER, 1992) se presentan de forma extraordinariamente rara en Cerambycidae.

En cuanto al caso concreto de los *Iberodorcadion*, la vida larvaria es, si cabe, aún menos conocida que la de los adultos. Únicamente existen referencias sobre el sustrato en el que se desarrollan (rizosfera) y sobre aspectos muy generales de su alimentación (MAYET, 1882; VIVES, 1976; HERNÁNDEZ, 1991; VERDUGO, 1993).

Eclosión

Cuando la pequeña larva está completamente desarrollada tiene lugar su salida de la envoltura coriónica del huevo o eclosión. Esta se realiza con la ayuda de unas estructuras

dentiformes situadas en la cara externa de ambas mandíbulas, con forma de pequeños dientes ligeramente curvados y terminados en punta (HERNÁNDEZ, 1977).

Mediante la apertura de las mandíbulas, la larva desgarrar gracias a estos pequeños dientes el corion del huevo, generalmente produciendo dos orificios, uno a cada lado. Posteriormente, utilizando las mandíbulas, agranda una de las aberturas hasta que puede salir por ella, produciéndose un desgarro de la pared coriónica. Así, en la mayoría de los casos, el huevo queda con un pequeño orificio en uno de sus lados y con otra abertura mayor, por donde ha emergido la larva, opuesta al primero. En ocasiones, se comunican ambos orificios, quedando el huevo cortado casi en su totalidad (Fig. 10).

La existencia de estas estructuras mandibulares para la ruptura del huevo han sido descritas en Lamiinae (HINTON, 1991), donde algunas especies presentan además dientes de este tipo en otros lugares de la cabeza (*Monochamus*, *Lamia*). No han sido observadas en las especies estudiadas ninguna estructura adicional para la eclosión, como las citadas por HINTON (*op. cit.*) en otros Lamiinae, y que consisten en espinas torácicas o abdominales.

Normalmente, tal y como hemos tenido oportunidad de describir en el apartado de ovoposición la larva neonata no precisa realizar desplazamientos importantes para alimentarse tras la eclosión, debido a la ubicación de la puesta. No obstante, en muchos casos, donde los huevos se encuentran depositados algo por encima de los rizomas, entre los inicios de los tallos, la larva desciende inmediatamente tras eclosionar hasta internarse en el medio donde encuentra el alimento.

VICENT & GUILLOT (1983) describen varios tipos de tropismos en las larvas neonatas de Cerambycidae, señalando para las de *Vesperus* y *Dorcadion* que éstas se internan desde la zona superficial donde tiene lugar la puesta hasta el aparato subterráneo, quedando entre la rizosfera. Estos autores denominan estos procesos como geotropismo, si bien señalan que es posible que se trate de un quimiotactismo por el que la larva detecta la materia alimenticia ideal.

Para el estudio del ciclo biológico hemos mantenido gran cantidad de huevos directamente sobre arena, por debajo de la cual se encontraban rizomas de gramínea. En todos estos casos, donde la ubicación de la puesta no es la habitual, las pequeñas larvas recién eclosionadas han atravesado la arena dirigiéndose hacia el fondo del recipiente, encontrando a su paso los rizomas previamente depositados.

Este comportamiento nos inclina a pensar que, aunque puede existir cierto quimiotactismo al hallarse en proximidad de alimento, las larvas neonatas de *Iberodorcadion* presentan un geotropismo positivo. Éste produce, cuando al eclosionar no se encuentran entre rizomas, que desciendan verticalmente hasta encontrarlos.

Locomoción

La mayor parte de los Cerambycidae presentan una vida larvaria que tiene lugar en el interior de troncos vivos o muertos. En algunos casos, se desarrollan en el interior de plantas herbáceas o arbustivas (*Agapanthia*, *Purpuricenus*).

Por este motivo, una de las características de estos estados inmaduros es la excavación de galerías larvarias en la madera o tallos, dentro de los cuales también tiene lugar la ninfosis.

En contraste, las larvas de los *Dorcadionini* se desarrollan libres en la rizosfera (GRANDI, 1928; VILLIERS, 1978; VICENT & GUILLOT, 1983; HERNÁNDEZ, 1991; VERDUGO, 1993; HERNÁNDEZ Y ORTUÑO, 1994; FABBRI & HERNÁNDEZ, 1996), siendo de las pocas especies que presentan este tipo de vida.

Denominamos a estas larvas como de vida «libre» porque sus movimientos en la rizosfera no se limitan a un solo rizoma o grupo de rizomas próximo, sino que pueden desplazarse de una planta a otra con toda facilidad.

En algunas especies de *Iberodorcadion* (subgénero *Baeticodorcadion* en VERDUGO, 1993; *I. (H.) bolivari* en HERNÁNDEZ Y ORTUÑO, 1994) parece que su actividad si se encuentra redu-

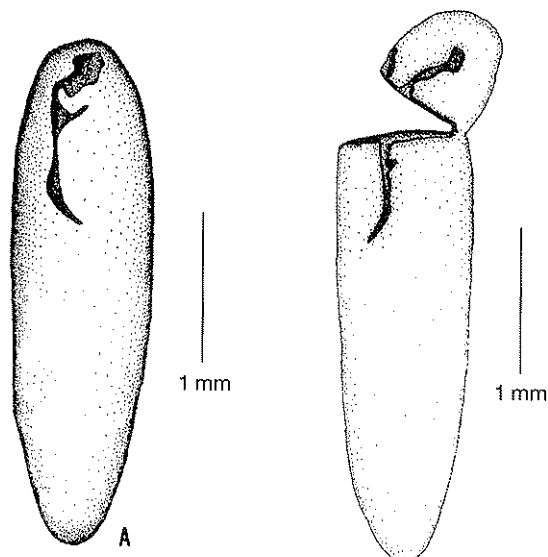


Figura 10. Huevo eclosionado de *I. (H.) hispanicum*, mostrando en A el orificio de salida y en B una rotura casi total del corión.

Hatched egg of *I. (H.) hispanicum*, showing in A the exit orifice and in B an almost completed opening of the chorion

cida a una misma planta o grupo de plantas, siendo raro su desplazamiento a otros rizomas cercanos.

La diferencia puede ser debida a que en los hábitat de estas últimas especies, las gramíneas no se encuentran formando un pasto continuo, sino separadas unas de otras. Esta discontinuidad existe también en la rizosfera, encontrándose separados los rizomas de una planta de los de otra hasta por varias decenas de centímetros de distancia. En los pastos de la Sierra de Guadarrama, sin embargo, las gramíneas forman un tapiz continuo, y la rizosfera presenta lógicamente la misma continuidad. Esto hace que las larvas de los *Iberodorcadion* se puedan desplazar sin que varíen las características del medio, en lo que se refiera tanto a condiciones microclimáticas como a disponibilidad de alimento.

Cuando el sustrato se encuentra lo suficientemente compacto y la larva presenta un tamaño considerable, se pueden observar lo que podemos denominar galerías larvarias, paralelas a la superficie del suelo o con alguna pequeña inclinación. Se tratan de pequeños túneles sinuosos que suelen interrumpirse al llegar a una zona con el sustrato mas laxo. La apertura de estas galerías larvarias tienen lugar mediante las mandíbulas, ingiriendo el alimento a la par que se va desarrollando ésta.

La vida larvaria transcurre pues en la rizosfera, donde las larvas se alimentan desplazándose entre ella hasta el momento de la ninfosis, que tiene lugar en el mismo medio. El apodismo de estos estados inmaduros no es obstáculo para la locomoción, por un lado debido al medio compacto en el que se desarrollan y por otro, a la presencia de ampollas ambulacrales dorsales y ventrales en la mayor parte de los segmentos corporales (HERNÁNDEZ, 1991; 1977), más útiles incluso en este medio que lo que serían las patas verdaderas.

Defensa

Las larvas de Cerambycidae presentan un tipo de vida solitaria, sin que exista ningún tipo de gregarismo descrito, a excepción de la especie *Xystrocera festiva* Passcoe, en la cual JOHKI & HIDAHA (1987) citan agregación de varias larvas en la misma galería.

Exceptuando esta especie, las larvas conocidas de Cerambycidae, excavan galerías individuales en la planta hospedante (o como en el caso que nos ocupa, en la rizosfera), dándose importantes fenómenos de competencia, de forma que cuando dos individuos coinciden tiene lugar un combate que finaliza con la muerte de uno de ellos que es devorado por el vencedor. De hecho, en *Phoracanta semipunctata* el factor de mortalidad más importante es la competencia intraespecífica (POWELL, 1982 in JOHKI & HIDAKA, 1987)

Estos fenómenos de canibalismo han sido observados durante el presente trabajo en las cuatro especies estudiadas. Cuando dos larvas se encuentran, entablan un violento combate que acaba inevitablemente en la muerte de una de ellas. La larva vencedora, en todos los casos que hemos podido observar, devora a la vencida total o parcialmente.

En condiciones naturales, la concentración de larvas es relativamente baja, lo que hace que los encuentros y consecuentes combates sean poco frecuentes.

En laboratorio se han mantenido varias larvas en un recipiente de pequeñas dimensiones, donde la coincidencia entre ellas era inevitable con el tiempo, y en todos los casos se han producido los fenómenos descritos, alcanzando el final del desarrollo una sola de las larvas depositadas.

Sin embargo, cuando se produce la agregación artificial de varios individuos de la misma o distinta especie, no tiene lugar ningún fenómeno de agresión. El comportamiento defensivo, que desemboca en combates y canibalismo, únicamente tiene lugar cuando los individuos se encuentran alimentándose con normalidad sin estar sometidos a ningún tipo de perturbación.

Ninfosis

En la mayor parte de los Cerambycidae, la cámara pupal se construye en el mismo medio donde ha vivido la larva, al final de una galería que se oclusiona por diferentes procedimientos, ya sea por apelmazamiento de tierra o materia vegetal, ya sea por alguna secreción de la larva (VILLIERS, 1978). Esta galería al final de la cual se elabora la cámara pupal, puede ser similar al resto de galerías alimentarias, o excavada a tal efecto.

En los *Iberodorcadion* estudiados, la ninfosis tiene lugar también en una cámara de este tipo, situada en la rizosfera aproximadamente a la misma profundidad en la que se desarrollan las larvas y en posición vertical o ligeramente oblicua. Esta celda se elabora mediante el apelmazamiento del material vegetal y arena de las inmediaciones. De la misma forma, es taponado el final de la galería larvaria. Posiblemente, en este apelmazamiento intervienen algunas sustancias segregadas por el aparato digestivo (CROWSON, 1981). El tamaño de esta celdilla oscila entre 15 y 22 mm de longitud y 8-12 mm de anchura.

En el interior, se produce la ninfosis, manteniéndose el insecto en forma de imago durante todo el invierno. En primavera, tras la salida de diapausa, el adulto rompe la celda por su parte superior, cerca del extremo en el que se encuentra la cabeza y emerge a la superficie, quedando la cámara pupal rota en aproximadamente 1/3 de su longitud.

Ecdisis

Durante la vida larvaria tienen lugar dos mudas o ecdisis, que separan los tres estadios en que se divide este estado del ciclo biológico.

En ambas, la ruptura de la cutícula tiene lugar a partir del protórax y cabeza en forma de brecha longitudinal, siendo éstos los primeros segmentos corporales en salir de la misma. A continuación se va extendiendo esta brecha hacia el abdomen, hasta que el nuevo estadio larvario emerge por completo.

Los últimos segmentos abdominales son también los últimos en abandonar la vieja cutícula, siendo bastante común que la nueva larva arrastre la exuvia adherida a éstos durante un tiempo.

La ecdisis pupal es similar a la descrita para las larvas, emergiendo primero el pronoto y la cabeza, para a continuación hacerlo los apéndices torácicos y el abdomen. Dependiendo

de las condiciones climáticas, el adulto permanece durante varias horas o incluso días con el tegumento, principalmente los élitros, sin endurecer. El abdomen se presenta anormalmente voluminoso durante los primeros días, hasta que se reabsorben la totalidad de los líquidos abdominales y adquiere un tamaño normal, quedando cubierto por los élitros.

CONCLUSIONES

El complejo comportamiento presentado, revela una gran especialización y adaptación al medio pratense de montaña, diferenciándose en algunos aspectos tanto con otras especies del grupo, como intraespecíficamente, debido principalmente al distinto papel de los dos sexos en la reproducción. Esto indica una importante evolución etológica dentro de los *Dorcadionini*, que se encuentra acompañada en muchos casos de sus correspondientes adaptaciones morfológicas como en el caso del órgano limpiador y del estridulador.

Es de señalar que los caracteres que podríamos definir como etológicos, pueden contribuir no solo al mejor conocimiento de la biología de estas especies, sino presentar un valor considerable a la hora de establecer hipótesis filogenéticas y evolutivas.

REFERENCIAS

- BREUNING, S. 1962. Revision der *Dorcadionini*. *Entomol. Ab. Mus. Tierk. Dresden*. 27: 1-665.
- CHEREPANOV, A.I. 1983. *Tribe Dorcadionini* in Cherepanov, A.I., *Cerambycidae of Northern Asia. Vol. 3 Lamiinae. Part I*. Oxonian Press Pvt. Ltd. New Delhi. pp: 16-91.
- CROWSON, R.A. 1981. *The Biology of the Coleoptera*. Academic Press. London. 802 pp.
- FABBRI, R. & HERNÁNDEZ, J.M. 1996. Il ciclo biologico dei *Dorcadion* Dalman, 1817 della Romagna a confronto con quello di altri *Dorcadionini* Thomson, 1860 spagnoli ed asiatici. *Quad. Studi. Nat. Romagna*, 5 :19-40.
- GRANDI, G. 1928. *Dorcadion arenarium aemilianum* Dep. Suoi danni al Granoturco e descrizione della larva *Bol. Ent. Lab. Bologna*. 32-36.
- HERNÁNDEZ, J.M. 1991. Notas sobre el ciclo biológico de *Iberodorcadion (Hispanodorcadion) graellsii* (Graells, 1858). *Bol. Asoc. Esp. Entomol.* 15:117-130.
- HERNÁNDEZ, J.M. & ORTUÑO, V.M. 1992. Estudio de la genitalia femenina en *Iberodorcadion* Breuning, 1943 y comentarios sobre su valor taxonómico (Coleoptera, Cerambycidae). *Graellsia*, 48: 91-97.
- HERNÁNDEZ, J.M. & ORTUÑO, V.M. 1994. Primeros datos sobre el ciclo biológico de *Iberodorcadion (Hispanodorcadion) bolivari*. *Zapateri. Rev. Arag. Entomol.* 4:29-37.
- HERNÁNDEZ, J.M. 1997. Descripción de la larva y la pupa en tres especies de *Iberodorcadion* (Breuning, 1943) (Coleoptera, Cerambycidae, Lamiinae). *Orsis*, 12: 71-87.
- HERNÁNDEZ, J.M., GARCÍA, D. Y GAMARRA, P. en prensa. Comunicación acústica en algunas especies de *Iberodorcadion* Breuning, 1943 (Coleoptera, Cerambycidae, Lamiinae). *Elytron*.
- HINTON, H.E. 1981. *Biology of insect eggs*. Pergamon press. Oxford. 3 vols. 1.125 págs.
- JOHKI, Y. & HIDAKA, T. 1987. Group Feeding in Larvae of the Albiztia Borer, *Xystrocera festiva* (Coleoptera, Cerambycidae). *J. Ethol.* 5:89-91.
- KEITH, D. 1988. Variabilite et biologie de *Dorcadion (Pedestrodorcadion) arenarium* subsp. *subcarinatum* (Col. Cerambycidae) in Savoie. *Bull. Men. Soc. Linn. Lyon*. 57(10):326-334.
- LEILER, T.E. 1992. Ljudalstring hos Lamiinae-larver (Coleoptera, Cerambycidae). *Ent. Tidskr.* 113:55-56.
- MARTÍN-CANTARINO, C. 1994. Ecología de los coleópteros Tenebrionidae en un ecosistema de dunas costeras de la provincia de Alicante. Tesis Doctoral. Dpto. de Ecología. Universidad de Alicante.
- MAYET, V. 1882. Notes sur les métamorphoses des *Dorcadion*. *Bull. Soc. Ent. Fr.* 59-61.
- ORTUÑO, V.M. 1988. *Estudio sistemático del género Steropus (sensu JEANNEL, 1942) de la fauna ibero-mauritánica (Coleoptera: Caraboidea: Pterostichidae)*. Tesina de Licenciatura. F. Biología, Universidad Complutense de Madrid. 127 págs.

- PAULIAN, R. 1988. *Biologie des Coléoptères*. Ed. Lechevalier. París. 719 pp.
- PÉREZ MORENO, I. 1988. Datos acerca de la biología y la distribución de *Plagionotus arcuatus* (Linneo, 1758). Coleoptera, Cerambycidae). *Bol. Gr.Ent.Madrid.* 4: 7-22.
- PICARD, F. 1929. *Coleopteres. Cerambycidae*. Faune de France. Vol. 20. Librairie Fac. des Sciences. Kraus reprint. París.
- QUENTIN, R.M. 1951. Sur le ponte du *Dorcadion fuliginator*. *L'Entomol.* 7(2- 3): 83-84.
- VERDUGO, A. 1993. Datos sobre la anatomía, biología y ecología de los *Iberodorcadion* (Breuning, 1948) en sus diferentes estadios biológicos. *Zapateri, Rev. Arag. Entomol.* 3:81-91.
- VICENT, R. & GUILLOT, J. 1983. A propos de la biologie larvaire d'*Evodinus (Brachyta) interrogationis* L. (Col. Cerambycidae) en Europe occidentale. *Rev. Sc. Nat. d'Auvergne.* 49: 55-62.
- VILLIERS, A. 1978. *Faune des Coléoptères de France. 1. Cerambycidae*. Ed. Lechevalier. París. 607 pp.
- VIVES, E. 1976. Contribución al conocimiento de los *Iberodorcadion* Breuning (Col. Cerambycidae). *Misc. Zool.* 3(5):163-168.
- VIVES, E. 1983. *Revisión del género Iberodorcadion (Coleópteros, Cerambycoides)*. C.S.I.C. Madrid. 171 pp.