



## **A review of subsocial behavior in Scarabaeinae rollers (Insecta: Coleoptera): an evolutionary approach**

**Gonzalo Halffter, Vieyle Cortez, Eduardo J. Gómez,  
Cristina M. Rueda, Walter Ciales & José R. Verdú**

**m3m : Monografías Tercer Milenio**, Vol. 9, S.E.A., Zaragoza. Primera Edición: 31 diciembre de 2013.  
Coeditores: **SOCIEDAD ENTOMOLÓGICA ARAGONESA (SEA), ESPAÑA & INSTITUTO DE ECOLOGIA, A.C., XALAPA, MÉXICO.**  
ISBN: **978-84-935872-4-6** DEPÓSITO LEGAL (ESPAÑA): **Z-1796-2013**. Idioma: inglés.  
Precio venta: 18 euros + gastos de envío. Gratuita para socios S.E.A. en situación de alta en 2014.

**Solicitudes:** S.E.A. - Sociedad Entomológica Aragonesa, Avda. Francisca Millán Serrano, 37; 50012 Zaragoza (España)  
[www.sea-entomologia.org](http://www.sea-entomologia.org) Correo electrónico: [amelic@telefonica.net](mailto:amelic@telefonica.net)

## **A review of subsocial behavior in Scarabaeinae rollers (Insecta: Coleoptera): an evolutionary approach**

**ABSTRACT:** We present new data and an analysis of subsocial behavior (post-oviposition care of the progeny) in the copronecrophagous beetles of the subfamily Scarabaeinae (Coleoptera: Scarabaeidae). We begin the study with a review of the behavioral patterns that are the prerequisite for care of the progeny. The subsocial behavior of this group of roller beetles is reviewed in greater detail before examining this behavior in the American Canthonini, which is the main objective of this work. Although Clutton-Brock (1991) defines subsocial behavior as “any form of parental behaviour that appears likely to increase the fitness of the parent’s offspring”, and thus would include behavior such as the construction of the brood ball and the excavation of the nest, when using this term we are specifically referring to post-oviposition behavior, which we consider subsocial because it brings together the juvenile and parental care.

Of the American Canthonini, subsocial behavior and associated elements were known for *Canthon cyanellus cyanellus* LeConte, the most studied species of the entire subfamily. By reinterpreting and reassessing the contributions of Judulien (1899), bringing together scattered information on other species and studying three species not previously known to exhibit subsocial behavior, we arrive at a set of ten species belonging to three genera that provide post-oviposition care. This allows us to present an overview of this behavior and its prerequisites, and to offer a hypothesis about how it has evolved in the American Canthonini.

A first conclusion is that there is no phyletic relationship between the different cases of subsocial behavior in the Scarabaeinae. This is supported by the phylogenetic cladograms published for Scarabaeinae, in which the genera exhibiting subsocial behavior occur on very different branches (see Phillips *et al.*, 2004; Monaghan *et al.*, 2001; Scholtz, 2009). It is even frequently observed that there are genera with subsocial species right beside species exhibiting no post-oviposition care.

Once the basic preconditions have been met—making a single brood ball and male-female cooperation in nesting and making compound nests—there are at least three conditions or sources of evolutionary pressure that, depending on the situation, could lead to post-oviposition care. These types of behavior are: defending the nest against foreign organisms (kleptoparasitic beetles or pathogenic microorganisms); the need for an external rumen to cultivate and transmit the mother beetle’s intestinal flora; and the development of a complex glandular system involved in the synthesis of chemical compounds (semiochemicals) that lead the female to stay in the nest and the male to accompany her at least for the first few days by rewarding this investment and the loss of other opportunities to reproduce on his part, with numerous copulations that guarantee his paternity in the nest. This latter point would appear to be the prevailing condition in the American Canthonini.

We propose a hypothesis regarding the role of semiochemicals in the evolution of subsocial care, and suggest studies that can be done to confirm or reject our hypothesis. Apart from sexual and aggregation pheromones, the identification of other semiochemicals is just beginning. Here, we refer to the first data obtained for *C. c. cyanellus*. We include a discussion about the relationship between reproductive effort, fitness and the possible limitation of reproductive opportunities resulting from time spent in the nest.

**KEY WORDS:** Scarabaeinae; Canthonini; post-oviposition care; subsocial behavior; semiochemicals.

## **Revisión del comportamiento subsocial en Scarabaeinae rodadores (Insecta: Coleoptera): un enfoque evolutivo**

**RESUMEN:** Presentamos nuevos datos y un análisis del comportamiento subsocial (cuidados a la progenie postoviposición) en los escarabajos copronecrófagos de la subfamilia Scarabaeinae (Coleoptera: Scarabaeidae). Comenzamos el trabajo con una revisión de las pautas de comportamiento que son prerequisite para que haya cuidados a la progenie. En mayor detalle se revisa el comportamiento subsocial del conjunto de escarabajos rodadores para llegar a los ejemplos de este comportamiento en los Canthonini americanos, que es el objetivo principal del trabajo. Aunque la definición de comportamiento subsocial de Clutton-Brock (1991) se refiere a cualquier forma de cuidado proporcionado por los padres que parece probable aumente la adecuación de sus crías, y por lo tanto incluiría comportamientos como la fabricación de la bola-nido o la excavación del nido, nosotros nos referimos específicamente a los comportamientos posteriores a la oviposición, los cuales al conjugar la presencia del juvenil con los cuidados de los padres consideramos como subsociales.

De los Canthonini americanos, se conocía el comportamiento subsocial y elementos asociados en *Canthon cyanellus cyanellus* LeConte, la especie más estudiada en toda la subfamilia. Reinterpretando y revalorizando los aportes de Judulien (1899), reuniendo alguna información dispersa sobre otras especies y estudiando en detalle tres especies de las que no se sabía que tuvieran cuidados subsociales, llegamos a un conjunto de diez especies, pertenecientes a tres géneros, con cuidados postoviposición. Lo anterior nos permite dar una visión de conjunto de este comportamiento y sus prerequisites, así como presentar una hipótesis de cómo ha evolucionado en los Canthonini americanos.

Una primera conclusión es que no existe ninguna relación filética entre los distintos casos de comportamiento subsocial en los Scarabaeinae. La afirmación anterior se sostiene porque en los cladogramas filogenéticos de los Scarabaeinae publicados, los géneros con ejemplos de comportamiento subsocial quedan en ramas muy distantes (véase Phillips *et al.*, 2004; Monaghan *et al.*, 2007; Scholtz, 2009). Incluso es frecuente que haya géneros con especies subsociales junto con especies sin cuidados postoviposición.

Una vez que se han cumplido las precondiciones básicas: elaboración de una bola-nido individual, cooperación bisexual en la nidificación y formación de nidos compuestos, existen por lo menos tres condiciones o presiones evolutivas que según el caso pueden llevar a cuidados postoviposición. Estos comportamientos son: la defensa del nido contra organismos extraños (escarabajos cleptoparásitos o microorganismos patógenos); la necesidad de un rumen externo para cultivar y transmitir la flora intestinal; y el desarrollo de un complejo sistema glandular involucrado en la síntesis de compuestos químicos (semioquímicos) que lleva a la hembra a quedarse en el nido y al macho a acompañarla por lo menos los primeros días, compensando esta “inversión” y abandono de otras posibilidades de reproducción con numerosas cópulas que afirman su paternidad en el nido. Esta última parece ser la condición preponderante en los Canthonini americanos.

Planteamos una hipótesis sobre el papel de los semioquímicos en la evolución de los cuidados subsociales y proponemos los trabajos que pueden confirmar o desechar nuestra hipótesis. Fuera de las feromonas sexuales o de agregación, la identidad de otros semioquímicos apenas comienza a conocerse. Nos referimos a los primeros datos correspondientes a *C. c. cyanellus*. Incluimos una discusión sobre la relación entre esfuerzo reproductor, adecuación y posibles limitaciones de oportunidades debidas al tiempo dedicado a estar en el nido.

**PALABRAS CLAVE:** Scarabaeinae; Canthonini; cuidados postoviposición; comportamiento subsocial; semioquímicos.