

COMPORTAMIENTO REPRODUCTOR Y CICLO BIOLÓGICO DE *APHODIUS CONJUGATUS* (PANZER, 1795) (COLEOPTERA, APHODIIDAE)*

Jesús Romero-Samper¹ & Fermín Martín-Piera² †

¹ Instituto de Humanidades Ángel Ayala, CEU Universidad San Pablo, Paseo Juan XXIII 6, 28040, Madrid, España. jrsamper@ceu.es

² Departamento de Biodiversidad y Biología Evolutiva. Museo Nacional de Ciencias Naturales (CSIC), c/ José Gutiérrez Abascal 2, 28006 Madrid, España.

* El presente trabajo corresponde a un borrador realizado en 1993, resultado del trabajo desarrollado en una cámara climatizada, para la cría de insectos, en el Museo Nacional de Ciencias Naturales. Dicha cámara fue instalada a instancias de Fermín, quien más tarde nos abandonaría (19/07/2001). Se ha respetado el texto original, con las correcciones oportunas. Sea el presente un homenaje a su memoria.

Resumen: Tras su estudio en condiciones de laboratorio, se detalla el ciclo biológico de *Aphodius conjugatus*. Al ser una especie bivoltina, su característico patrón endocóprido ofrece cierta plasticidad llegada la pupación.

Palabras clave: Coleoptera, Aphodiidae, *Aphodius conjugatus*, comportamiento reproductor, ciclo biológico.

Breeding behaviour and biological cycle of *Aphodius conjugatus* (Panzer, 1795) (Coleoptera, Aphodiidae).

Abstract: A study has been carried out, in the laboratory, of the biological cycle of *Aphodius conjugatus*. As a bivoltine species, its characteristic endocoprid pattern shows some plasticity when the time comes for pupation.

Key words: Coleoptera, Aphodiidae, *Aphodius conjugatus*, breeding behaviour, biological cycle.

Introducción

Aphodius (Aphodius) conjugatus es una especie que se distribuye a través de Transcaucasia, Cáucaso, Rusia meridional, Turquía, Rumanía, Hungría, Austria, Alemania, Polonia, Serbia, Bosnia, Croacia, Francia, Italia y España (Dellacasa, 1983). En la Península Ibérica, hasta la fecha, sólo se ha registrado en la mitad septentrional: Barcelona, Gerona, Lérida, Tarragona, Logroño, Segovia, Ávila, Madrid, Burgos, Cáceres, Guadalajara, Huesca, León (Báguena, 1967; Veiga, 1998), Vizcaya (Bahillo *et al.*, 1988), Navarra (Herrera y Rey, 1985) y Salamanca (Galante, 1983). El hecho de ser un elemento montano (Carpaneto, 1975) con cierta preferencia por los pastizales abiertos de media montaña (Dellacasa, 1983; Baz, 1988), parece explicar su ausencia al sur del Sistema Central (Martín-Piera *et al.*, 1986).

Contrasta su fenología supuestamente otoño-invernal (Dellacasa, 1983), habiendo llegado a capturarse imagos activos en enero y febrero (Lobo, 1982; Veiga, 1982; Galante, 1983; Bahillo *et al.*, 1988), con su preferente aparición en abril y mayo en la Sierra de Guadarrama (Martín-Piera *et al.*, 1986).

En la Península Ibérica, *Aphodius conjugatus* se distribuye entre los 900 y los 2.000 metros de altitud (Veiga, 1998), preferentemente en pastizales abiertos (Baz, 1988). Al tratarse de un elemento orófilo, evita los climas y estaciones calurosas y secas. Su ciclo es bivoltino, con una generación en primavera y otra en otoño. Como señala Veiga (1998), sus preferencias tróficas se decantan por el excremento bovino.

Si bien el estado actual de nuestros conocimientos sobre la biología de los escarabeidos coprófagos telecópridos (“rodadores”) y paracópridos (“enterradores”) es bastante avanzado (véase, por ejemplo, Halffter & Matthews, 1966; Halffter & Edmonds, 1982; Hanski & Cambefort,

1991), no puede decirse lo mismo en lo que concierne a los endocópridos. Se caracteriza este grupo, en el que se engloban buen número de especies de los Aphodiidae, por desarrollar su ciclo preimaginal en el interior del recurso trófico. Esta deficiencia de conocimientos, nos llevó a estudiar el comportamiento reproductor y el ciclo biológico de *Aphodius conjugatus*. La elección de esta especie obedeció a su potencial relevancia agronómica, por tratarse de uno de los afodinos ibéricos de mayor biomasa (11,79 miligramos de peso seco medio), además de ser una especie muy abundante en el Sistema Central (Veiga, 1998).

Material y métodos

Entre abril y mayo de 1991 se montaron siete terrarios (dimensiones: 20 x 17 x 2 cm): uno con 42 imagos; dos con 2 ♂♂ y 2 ♀♀ cada uno; dos con 13 larvas de segunda edad; uno con 12 larvas de primera edad; uno con 12 huevos. Los imagos parentales fueron capturados el 08/04/1991 en diferentes localidades de la Sierra de Guadarrama: El Ventorrillo, Puerto de Cotos, Puerto de la Morcuera (Madrid). Posteriormente, en junio, se construyeron dos réplicas más, en las que se introdujeron –respectivamente– 6 pupas y 14 imagos de la primera generación filial.

Como sustrato se seleccionó suelo del mismo enclave de captura, con un alto contenido orgánico: tierra parda húmeda. Los terrarios se rellenaron hasta una altura de 13 cm. El suelo se compactó y se mantuvo siempre húmedo.

Por recurso se suministró excremento fresco de bovino, que se iba reemplazando conforme era consumido. El alimento procedía de la estación de Biología Alpina de El Ventorrillo, Cercedilla (Madrid).

Los terrarios se mantuvieron en clima artificial bajo un régimen difásico de temperaturas y humedades constantes (véase Romero-Samper & Martín-Piera, 1995), a oscuras, en una cámara climatizada. Otros terrarios de las mismas características, pero usados con otra especie, amortiguaban en 4° C la máxima de la cámara (22° C) y en 2° C la mínima (16° C). Así pues, la temperatura de los terrarios se mantuvo constante a $18^{\circ} \pm 1^{\circ}$ C en superficie o en el fondo.

Reproducción

Las oviposiciones se sucedieron, en el laboratorio, durante los meses de abril y mayo.

Las ♀♀ de *A. conjugatus* ovipositan directamente dentro de la masa de excremento, o en su interfase con el suelo. En este sentido, su conducta no difiere de la observada en *A. (Acrossus) rufipes* (L., 1758), *A. (Agoliinus) lapponum*, *A. (Agrilinus) ater*, *A. (Agrilinus) constans*, *A. (Aphodius) fimetarius*, *A. (Colobopterus) quadratus* y *A. (Planolinus) tenellus* (Madle, 1934; White, 1960; Lumaret, 1975; Christensen & Dobson, 1977; Holter, 1979; Kim & Lumaret, 1986). Al igual que las citadas especies, exceptuando *A. rufipes* y a diferencia de *A. (Acrossus) luridus* (Lumaret, 1983 y 1987; Hanski, 1991), pone los huevos aisladamente.

Tal como observó Lumaret (1975) en *A. constans*, tampoco en la especie aquí estudiada se localizaron puestas en la corteza de la boñiga. Puesto que ambas especies tienen su hábitat preferencial en pastizales de colina y media montaña (Carpaneto, 1975), no sería desacertado pensar que *A. conjugatus* también oviposite dentro de un cierto intervalo de humedad.

Desarrollo larvario

El primero de los tres estadios larvarios se inicia cuando, a los 5-8 días de la puesta, la larva neonata comienza a alimentarse del medio circundante. Todo el desarrollo larvario se sucederá en el interior del excremento, como ocurre en: *A. rufipes*, *A. constans*, *A. (Amidorus) obscurus*, *A. fimetarius*, *A. (Chilothorax) conspurcatus*, *A. (Esymus) merdarius*, *A. (Planolinus) vittatus*, *A. tenellus* y *A. (Teuchestes) fossor* (Madle, 1934; Jerath, 1960; White, 1960; Landin, 1961; Holter, 1974; Lumaret, 1975; Klemperer, 1978; Dellacasa, 1983; Stevenson & Dindal, 1985; Hanski, 1991; Lumaret & Stienet, 1991). Tres especies africanas que, cuando larvas, se rigen también por la endofagia (Zunino y Palestrini, 1986), abandonan este comportamiento para convertirse en cleptoparásitas durante la estación seca (Rougon & Rougon, 1980 y 1983): *A. (Mesontoplatys) rougoni*, *A. (Nialaphodius) bayeri* y *A. (Nialaphodius) nigrita*.

En conjunto, el estado larvario (comprendiendo sus tres estadios) dura 39-45 días. Una duración similar a la hallada en *A. rufipes* y *A. fimetarius* (White, 1960; Landin, 1961; Holter, 1975 y 1979; Stevenson & Dindal, 1985). Más larga, en cambio, que la de *A. (Colobopterus) erraticus* (Rojewski, 1983).

Concluido el periodo de alimentación, la larva de tercera edad inicia la construcción de la cámara pupal. Ésta puede ser modelada en el interior de la misma masa de excremento, en su interfase con el suelo, o bien directamente en el mismo a 4-6 cms. de profundidad.

Durante el período prepupal, se ha constatado que la larva de tercera edad es capaz de reparar la cámara pupal utilizando sus propias excretas; tal y como se ha observado en *A. fossor* (Klemperer, 1978). Esta técnica reparadora ha sido descrita en los estadios larvarios segundo y tercero para varias especies de Scarabaeidae y Geotrupidae (véase Romero-Samper & Martín-Piera, 1995), pudiendo suponer un 20 % de pérdida de peso en la prepupa (Klemperer, 1981).

Pupación y eclosión

Según la situación de la cámara pupal, los elementos constitutivos de esta serán: i) residuos celulósicos del excremento amalgamados con las fluidas excretas de la propia larva, si el "cocoon" se encuentra dentro de la masa de estiércol o en su interfase con el suelo; ii) partículas de tierra y excretas larvarias, si se halla en el suelo, coincidiendo con lo observado en *A. (Acrossidius) howitti* y *A. nigrita* (Carne, 1956; Rougon & Rougon, 1980 y 1983).

La construcción de la cámara pupal en tres posibles ubicaciones distintas, podría interpretarse como el hecho más significativo en todo el desarrollo preimaginal, en cuanto aspecto claramente diferenciador de otras especies. Una conducta, trivariante cuando menos, que se ha registrado en contadas especies:

1. *A. rufipes*, *A. constans* y *A. fimetarius* pupan en el suelo o en su interfase con el estiércol (Madle, 1934; Holter, 1974 y 1979; Lumaret, 1975; Christensen & Dobson, 1977; Stevenson & Dindal, 1985).
2. En cambio, *A. (Acrossus) depressus* y *A. lapponum* pupan en cámaras construídas en el suelo o en el mismo excremento (White, 1960).

Dentro de la masa de estiércol, se conocen que pupan las siguientes especies: *A. ater* y *A. tenellus* (White, 1960). Sin embargo, parece más común la construcción de la cámara pupal en el suelo: *A. howitti*, *A. (Acrossidius) tasmaniae*, *A. (Agolius) abdominalis*, *A. (Agrilinus) pectoralis*, *A. obscurus*, *A. pardalis*, *A. conspurcatus*, *A. erraticus*, *A. (Labarrus) lividus*, *A. (Liothorax) plagiatius*, *A. (Neocolobopterus) maculicollis*, *A. rougoni*, *A. nigrita*, *A. (Nobius) bonnairei* y *A. fossor* (Carne, 1956; Jerath, 1960; Maelzer, 1960; White, 1960; Loxton, 1966; Rougon & Rougon, 1980 y 1983; Walter, 1982; Rojewski, 1983; Lumaret & Stienet, 1984 y 1991; Galante, 1990; Zunino & Barbero, 1990).

El estadio pupal dura entre 12 y 16 días, lapso próximo al rango registrado en *A. (Chilothorax) pardalis*, *A. conspurcatus* y *A. erraticus* (Ritcher & Morrison, 1955; White, 1960; Rojewski, 1983), pero menor que el hallado en *A. fimetarius* y *A. tenellus* (Landin, 1961; Holter, 1975; Stevenson & Dindal, 1985).

Tras la última ecdisis, los imagos teneales permanecerán alrededor de ocho días en el interior de las cámaras pupales, completando así su esclerotización y pigmentación. También los imagos teneales de *A. erraticus* (Rojewski, 1983) permanecen ocho días en los capullos.

En el laboratorio, los imagos permanecieron inactivos hasta el siguiente otoño, estivando a varios centímetros de profundidad y, prácticamente, haciendo caso omiso al excremento fresco que se les suministraba en superficie.

Discusión

La fenología de *A. conjugatus* es, fundamentalmente, otoño-invernal (Dellacasa, 1983); si bien, en la Península Ibérica, pueden encontrarse individuos durante todo el año excepto en julio y agosto (Lobo, 1982; Veiga, 1982 y 1998; Galante, 1983; Herrera y Rey, 1985; Bahillo *et al.*, 1988). Se trata de una especie bivoltina, con una generación en primavera y otra en otoño (Veiga, 1998). En el sistema Central, de donde provienen los parentales criados en el laboratorio, la especie parece ser más abundante en abril y mayo (Martín-Piera *et al.*, 1986). El hecho de que en la Sierra de Guadarrama la mayor riqueza faunística se de entre mayo y junio (*op. cit.*), unido a que es, precisamente, en primavera cuando los Scarabaeidae relevan a los Aphodiidae en las taxocenosis coprófagas (Lobo, 1982), podría arrojar alguna luz sobre la elección de uno u otro lugar de pupación.

En mayo y junio, en Guadarrama, el número de especies en la comunidad coprófaga de escarabeidos llega a alcanzar las veinticuatro (Martín-Piera *et al.*, 1986). Esta riqueza es la causante directa de un aumento en la competitividad por el recurso y, en consecuencia, de una mayor

efimeridad del mismo. En esta situación, la construcción de cámaras pupales en el interior de las boñigas resultaría, por su menor duración, desfavorable. Landin (1961) estimó que el espacio requerido por las larvas de *Aphodius* era mayor que el exigido por los adultos, que resultó ser 30-60 veces su propio volumen. Por otra parte, durante la primavera y en una boñiga altamente colonizada, la competencia entre las larvas de *A. conjugatus* supondría un colapso entre sus requerimientos energéticos y materiales a la hora de modelar sus cámaras pupales.

En el laboratorio, las pupaciones tuvieron lugar durante todo el mes de junio. En el campo, con toda seguridad, ocurrirán ya en mayo. Por tanto, los individuos que puparan en primavera podrían hacerlo en la interfase o en el suelo, no exponiéndose así a la actividad alimentaria, recolocadora o parasitaria de otras especies. En cambio, los individuos que puparan en otoño o invierno podrían hacerlo en el interior de una boñiga más íntegra y no tan colonizada como en primavera, lo que conllevaría ventajas de orden endotérmico (la fermentación aeróbica del recurso conlleva un incremento de la temperatura) y competitivo.

Bibliografía

- BÁGUENA, L. 1967. *Scarabaeoidea de la fauna ibero-balear y pirenaica*. Consejo Superior de Investigaciones Científicas. Instituto Español de Entomología. Madrid. 576 pp.
- BAHILLO DE LA PUEBLA, P., J. ALCORTA, M. GARCÍA & Y. SANTAMARÍA 1988. Coleoptera Scarabaeoidea coprófagos de las heces de ganado vacuno y equino presentes en la provincia de Bizkaia. *Kobie*, **XVII**: 67-77.
- BAZ, A. 1988. Selección de macrohábitat por algunas especies y análisis de una comunidad de escarabeidos coprófagos (Coleoptera) del Macizo de Ayllón (Sistema Central, España). *Annales de la Société entomologique de France (N.S.)*, **24** (2): 203-210.
- CARNE, P.B. 1956. An ecological study of the pasture scarab *Aphodius howitti* Hope. *Austr. Jour. Zool.*, **4**: 259-314.
- CARPANETO, G. M. 1975. Note sulla distribuzione geografica ed ecologica dei Coleotteri Scarabaeoidea Laparosticti nell'Italia Appenninica (I. Contributo). *Bolletino della Associazione Romana di Entomologia*, **29**(3-4): 32-54.
- CHRISTENSEN, C. M. & R.C. DOBSON 1977. Biological studies on *Aphodius fimetarius* (L.) (Coleoptera, Scarabaeidae). *J. Kansas Ent. Soc.*, **50**: 129-134.
- DELLACASA, G. 1983. Sistematica e nomenclatura degli Aphodiini italiani (Coleoptera: Scarabaeidae, Aphodiini). *Monografie Museo Regionale di Scienze Naturali, Torino*, **1**: 1-463.
- GALANTE, E. 1983. Los *Scarabaeoidea* (Col.) de las heces de vacuno de la provincia de Salamanca. III. Familia *Aphodiidae*. *Bol. Asoc. Esp. Entom.*, **6**(2): 179-200.
- GALANTE, E. 1990. La larve d'*Aphodius* (*Nobius*) *bonnairei* Reitter, 1892 et données sur sa biologie (Coleoptera, Scarabaeoidea, Aphodiidae). *Nouvelle Revue d'Entomologie*, **7**(3): 283-288.
- HALFFTER, G. & E. MATTHEWS 1966. The Natural History of dung beetles of the subfamily Scarabaeinae (Coleoptera, Scarabaeidae). *Folia Entomologica Mexicana*, **12-14**: 1-312.
- HALFFTER, G. & D. EDMONDS 1982. *The nesting behaviour of dung beetles. An ecological and evolutive approach*. Instituto de Ecología. México D.F. 176 pp.
- HANSKI, I. 1991. North Temperate Dung Beetles. En: *Dung Beetle Ecology*. Hanski, I. & Cambefort, Y. (Eds.). Princeton University Press. New Jersey: 75-96.
- HANSKI, I. & Y. CAMBEFORT 1991. *Dung Beetle Ecology*. Princeton University Press. Princeton, New Jersey. 481 pp.
- HERRERA, L. & M.A. REY 1985. Contribución al conocimiento de los coleópteros de Navarra (Coleoptera, Scarabaeoidea). *Príncipe de Viana. Suplemento de Ciencias*, **5**: 243-269.
- HOLTER, P. 1974. Food utilization of dung-eating *Aphodius* larvae (Scarabaeidae). *Oikos*, **25**: 71-79.
- HOLTER, P. 1975. Energy budgets of a natural population of *Aphodius rufipes* larvae (Scarabaeidae). *Oikos*, **26**: 177-186.
- HOLTER, P. 1979. Abundance and reproductive strategy of the dung beetle *Aphodius rufipes* (L.) (Scarabaeidae). *Ecol. Entomol.*, **4**: 317-326.
- JERATH, M.L. 1960. Notes on the larvae of nine genera of Aphodiinae in the United States (Coleoptera: Scarabaeidae). *Proceedings U.S. Nat. Mus.*, Vol. **111**, No. 3.425: 43-94.
- KIM, J.M. & J. P. LUMARET 1986. Troisième contribution à l'étude des Aphodiidae de Corée: redescription de la larve d'*Aphodius apicallus* Har. (Col.). *Bull. Soc. ent. Fr.*, **91**: 171-176.
- KLEMPERER, H. G. 1978. The repair of larval cells and other activities in *Geotrupes spiniger* Marsham and other species (Coleoptera, Scarabaeidae). *Ecol. Entomol.*, **3**: 119-131.

- LANDIN, B.O. 1961. Ecological studies on dung-beetles (Col. Scarabaeidae). *Opusc. Ent. Supp.*, **19**: 1-228.
- LOBO, J. M. 1982. *Los Scarabaeoidea (Col.) coprófagos del Alto Valle del Alberche*. Memoria de Licenciatura. Universidad Autónoma de Madrid. 208 pp.
- LOXTON, R.G. 1966. Notes on the Biology and Feeding of *Aphodius plagiatus* (L.) (Coleoptera: Scarabaeidae). *The Entomologist*, **99**: 91-97.
- LUMARET, J. P. 1975. Étude des conditions de ponte et de développement larvaire d'*Aphodius (Agrilinus) constans* Dft. (Coléoptères Scarabaeidae) dans la nature et au laboratoire. *Vie et Milieu*, **25**: 267-282.
- LUMARET, J. P. 1983. La nidification des *Trox (Col. Scarabaeoidea Trogidae)*. *Bull. Soc. ent. France*, **88**(7/8): 594-595.
- LUMARET, J. P. 1987. Use of excrement by dung beetles in drought affected areas. En: *Proceedings 5th International Conference on Mediterranean-Climatic Ecosystems*. Medecos V: Time-scales of Water Stress Response of Mediterranean Biota. Montpellier, France, July 15-21.
- LUMARET, J.P. & N. STIERNET 1984. Contribution à l'étude de la faune des Alpes suisses. Description de la larve d'*Aphodius (Agolius) abdominalis* Bonelli, 1812 (Coleoptera, Aphodiidae). *Bull. Soc. Entomol. Suisse*, **57**: 335-340.
- LUMARET, J.P. & N. STIERNET 1991. Montane Dung Beetles. En: *Dung Beetle Ecology*. Hanski, I. & Cambefort, Y. (Eds.). Princeton University Press. New Jersey: 242-254.
- MADLE, H. 1934. Zür kenntnis der Morphologie, Okologie und Physiologie von *Aphodius rufipes* Lin. und einigen verwandten Arten. *Zool. Jahr. Abt. Für Anat. und Ontog. der Tiere*, **58**(3): 303-396.
- MARTÍN-PIERA, F., C.M. VEIGA & J.M. LOBO 1986. Contribución al conocimiento de los Scarabaeoidea (Col.) coprófagos del macizo central de Guadarrama. *Eos*, **62**: 103-123.
- MAELZER, D.A. 1960. The effect of temperature and moisture on the immature stages of *Aphodius tasmaniae* Hope (Scarabaeidae) in the lower south Australia. *Austr. Journ. Zool., Melbourne*, **9**: 173-202.
- RITCHER, P.O. & H.E. MORRISON 1955. *Aphodius pardalis* Lec. New Turf Pest. *Journ. Econ. Ent.*, **48**(4): 4-6.
- ROJEWSKI, C. 1983. Observations on the nesting behaviour of *Aphodius erraticus* (L.) (Coleoptera, Scarabaeidae). *Bull. Entomol. Pol.*, **53**: 271-279.
- ROMERO-SAMPER, J. & F. MARTÍN-PIERA 1995. Nesting behaviour, ontogeny and life-cycle of *Onthophagus stylocerus* (Coleoptera: Scarabaeidae). *Eur. J. Entomol.*, **92**: 667-679.
- ROUGON, D. & C. ROUGON 1980. Le cleptoparasitisme en zone sahélienne : phénomène adaptatif d'insectes Coléoptères Coprophages Scarabaeidae aux climats arides et semi-arides. *C.R. Acad. Sc. Paris*, t. **291**, Série D: 417-419.
- ROUGON, D. & C. ROUGON 1983. Nidification des Scarabaeidae et cleptoparasitisme des Aphodiidae en zone sahélienne (Niger). Leur rôle dans la fertilisation des sols sableux (Col.). *Bull. Soc. Ent. Fr.*, **88**: 496-513.
- STEVENSON, B.G. & D.L. DINDAL 1985. Growth and development of *Aphodius* beetles (Scarabaeidae) in laboratory microcosms of cow dung. *Coleopt. Bull.*, **39**(3): 215-220.
- VEIGA, C.M. 1982. *Los Scarabaeoidea (Col.) coprófagos de Colmenar Viejo (Madrid)*. *Perfiles autoecológicos*. Memoria de Licenciatura. Universidad Complutense de Madrid. 195 pp.
- VEIGA, C.M. 1998. *Los Aphodiinae (Coleoptera, Aphodiidae) Ibéricos*. Tesis Doctoral. Universidad Complutense de Madrid. 573 pp. + apéndices.
- WALTER, P. 1982. Descriptions de larves d'Aphodiidae afro-tropicales. *Bulletin de la Société entomologique de France*, **87**: 91-109.
- WHITE, E. 1960. The natural history of *Aphodius* (Col., Scarabaeidae) in northern Pennines. *Entomol. Monthly Mag.*, **96**: 25-30.
- ZUNINO, M. & E. BARBERO 1990. Food relocation and the reproductive biology of *Aphodius fossor* (L.) (Coleoptera, Aphodiinae). *Ethology, Ecology & Evolution*, **2**: 334.
- ZUNINO, M. & C. PALESTRINI 1986. El comportamiento telefágico de *Trypocopris pyrenaicus* (Charp.) adulto (Coleoptera: Scarabaeoidea, Geotrupidae). *Graellsia*, **42**: 205-216.