

CICLO BIOLÓGICO Y COMPORTAMIENTO DE DE *MARGARINOTUS (MARGARINOTUS) SCABER* MARSEUL, 1853 (COLEOPTERA: HISTERIDAE) SOBRE ESPECIES DE *TROX (COLEOPTERA: SCARABAEOIDEA)* EN EL SUR DE LA PENÍNSULA IBÉRICA

Rafael Yus Ramos¹, Pedro Coello García² & Juan De Ferrer Andreu†

¹ Urb.El Jardín nº 22, 29700 Vélez-Málaga (Málaga) – rafayus@telefonica.net

² Milongas nº 7 (Camposoto), 11100 San Fernando (Cádiz) – pedro_coellogarcia@yahoo.es

Resumen: Se describe por vez primera el ciclo biológico de *Margarinotus scaber* Marseul, 1853, un histérico (Coleoptera, Histeridae) propio de la zona mediterránea occidental y de aspecto singular, como parte de un estudio general de esta especie. Para ello, se ha seguido la fenología de diversos ejemplares controlados bajo pellejos de mamíferos en el sur de la Península Ibérica, a lo largo de dos años, y se han realizado observaciones de laboratorio sobre el comportamiento reproductor, defensivo y depredador de este histérico sobre larvas de coleópteros del género *Trox* (Coleoptera, Trogidae).

Palabras clave: Coleoptera, Histeridae, Histerinae, *Margarinotus*, *Trox*, ciclo biológico, fenología, comportamiento, Península Ibérica.

Life cycle and predatory behaviour of *Margarinotus (Margarinotus) scaber* Marseul, 1853 (Coleoptera: Histeridae) on *Trox* species (Coleoptera: Scarabaeoidea) in the south of the Iberian Peninsula

Abstract: We describe for the first time the life cycle of *Margarinotus scaber* Marseul, 1853, a distinctive-looking histerid (Coleoptera, Histeridae) characteristic of the western Mediterranean area, as part of a general study of this species. For this, we monitored several mammal skins in the south of the Iberian Peninsula over two years and conducted in vitro observations on the reproductive, defensive and predatory behaviour of this histerid on coleoptera on larvae of the genus *Trox* (Coleoptera, Trogidae).

Key words: Coleoptera, Histeridae, Histerinae, *Margarinotus*, *Trox*, life cycle, phenology, behaviour, Iberian Peninsula.

Introducción

Los histéricos (Coleoptera: Histeridae) forman una familia con más de 3.800 especies repartidas por todo el mundo, agrupadas en unos 330 géneros. En la Península Ibérica, el estudio más general hasta ahora realizado (Yélamos, 2002), muestra 164 especies agrupadas en 44 géneros. Entre estas especies figura *Margarinotus scaber*, una especie descrita por Marseul en 1853 sobre ejemplares capturados en España, y también de Portugal, siendo la Península Ibérica su única localidad durante un tiempo, hasta que posteriormente se encontró también en el norte de África. El género *Margarinotus* fue igualmente creado por Marseul (1853) por la singularidad de presentar tubérculos lisos, a modo de perlas (*margaros* = “perlas”), en toda la parte dorsal de su cuerpo, en lugar de las más generales estriaciones pronotal y elitral (Fig.1). No obstante poco después se advirtió que esta característica morfológica también la presentaba la especie neártica *Margarinotus guttifer* Horn, 1862. Pero, a partir de la revisión de Wenzel (1944), bajo este género se introdujeron muchas otras especies diferentes, sobre criterios de morfología del edeago, si bien manteniendo la singularidad de *M. scaber* en un subgénero *Margarinotus*, exclusivo para especies con esta particular ornamentación dorsal, por lo que, según este criterio, la denominación correcta de la especie sería *Margarinotus (Margarinotus) scaber* Marseul, 1853.

El presente estudio del ciclo biológico de esta especie nos ha permitido obtener todos sus estadios pre-imaginales (huevo, larvas y pupa), hasta ahora completamente desconocidos, habiendo sido publicados en otro lugar sus respec-

tivas descripciones y representaciones gráficas (Yus *et al.*, 2009) (Fig.1). Paralelamente a la obtención y descripción de estos estadios preimaginales, hemos podido realizar una serie de observaciones sobre la fenología de la especie en condiciones naturales y controladas, además de registrar diversas observaciones acerca de su comportamiento reproductor y depredador, que igualmente eran desconocidos hasta la fecha.

En efecto, la revisión bibliográfica de esta especie nos confirma que no se conoce prácticamente nada sobre su biología. Bien es cierto que, en su revisión de los Histeridae de la Península Ibérica, el español Yélamos (2002) proporcionó la información de que esta especie se encuentra frecuentemente bajo pellejos de mamíferos, coincidiendo con la existencia de especies de coleópteros necrófagos quera-tinófagos del género *Trox*, indicando la hipótesis de que posiblemente éstas fueran presas de *Margarinotus scaber*, si bien esta hipótesis nunca fue confirmada hasta que fue comprobada por Coello y Baena (2008), en una fase inicial de la presente investigación.

Paralelamente al estudio de *M. scaber* como depredador, también hemos realizado observaciones sobre sus presas (especies de *Trox* spp.), concretamente *Trox perlatus* Goeze, 1777, *Trox hispanicus* Harold, 1872 y *Trox fabricii* Reiche, 1853. En general, la biología de los *Trox* está mejor estudiada, siendo el insigne Fabre (1903) uno de los primeros autores en observar el comportamiento hipofágico de *Trox perlatus*. Posteriormente se han realizado otros estudios sobre otras especies de Trógidos, siendo destacables

los de Leefmans (1932), Baker (1968) y Lumaret (1983). El español Báguena (1959) también se refirió a la biología de los trógididos, aunque de forma general. Detalles concretos de la biología han sido abordados por Palestrini *et al.* (1992) y Zunino (1989). Finalmente, muy interesantes y significativas para este estudio han sido las observaciones de Romero Samper (ej. Romero, 1989; Romero y Martín, 1990; Romero, 2008), que aportaron novedades sobre la biología de *Trox perlatus hispanicus* y de Ruiz (1997) sobre el comportamiento de *Trox fabricii*, las dos especies que han sido observadas en el presente estudio.

Métodos de estudio

Este estudio se ha realizado sobre ejemplares de *Margarinotus scaber* Marseul, 1853, recolectados en las localidades de La Nava y Camila (Cádiz) entre los años 2002 y 2009. Una muestra de los estadios preimaginales se guardaron en microviales con alcohol de 70° y están depositados en las colecciones de los autores. Unas primeras observaciones realizadas en dichas localidades bajo pellejos de ciertos mamíferos, nos indicaron una coincidencia especies de coleópteros del género *Trox* y *Margarinotus scaber*, lo que nos llevó a constatar una relación de depredación (Coello y Baena, 2008). A partir de estas observaciones nos propusimos estudiar el ciclo biológico de este peculiar histérico de la fauna ibérica. Para ello, distribuimos algunos pellejos de mamíferos (vacas, corderos y meloncillos) por algunas zonas incultas de las mencionadas localidades. Estos pellejos atrajeron a una fauna necrófaga queratinófaga específica de este tipo de sustratos y sus correspondientes depredadores (necrocenosis), destacando algunas especies de coleópteros del género *Trox* (*Trox fabricii* Reiche, 1853 y *Trox perlatus* Goeze, 1777). Se comprobó posteriormente que entre los depredadores de esta necrocenosis figuraba *Margarinotus scaber*, el único histérico que formaba parte de la misma, posiblemente por la especificidad de su comportamiento depredador. Paralelamente al seguimiento de la fenología del depredador y de la presa, se trasladaron a unos terrarios de laboratorio ocho imagos de *M. scaber* y 12 de *Trox* spp., para realizar observaciones más detalladas y controladas sobre el comportamiento depredador y reproductor de esta especie. Utilizamos tres tipos de terrarios, todos de metacrilato transparente: uno exclusivo para *M. scaber* (de 20 x 15 x 8 cm), otro exclusivo para *Trox* spp. (cubo de 30 cm de diámetro por 30 cm de alto) y otro para mezcla de depredador y presa (de 20 x 20 x 12 cm). A estos terrarios se les añadió tierra del medio natural donde se extrajeron los imagos, prensándola un poco y manteniéndola ligeramente húmeda con pequeñas aspersiones periódicas de agua. Este dispositivo permitió la observación de los insectos sin molestarlos, pudiéndose observar incluso las galerías de los *Trox* spp. Como fuente de alimentación se añadieron trozos de pellejo y borra de pelos a los *Trox* y los *M. scaber* se cebaron con larvas de *Trox* spp. En el terrario de mezcla la nutrición de los *M. scaber* era espontánea.

Del mismo modo, para extraer los diferentes estadios larvales de depredador y presa de la naturaleza, se tomaba una muestra de suelo en varios centímetros de profundidad y se introducían en bolsas que luego se cribaban con dos cribas distintas, la primera de cinco mm para que pasen los ejemplares más gruesos (larvas II, pupas e imagos) y luego

otra más fina para que retuviera las larvas I y huevos de *Trox* spp. y *M. scaber*. De este modo, al tiempo que se alimentaba a los imagos y larvas de *Trox* spp. con pelos, se hacía lo mismo con los imagos y larvas de *M. scaber*, suministrándole larvas de *Trox* spp.

Los ciclos biológicos

Dada la especialización de la relación entre depredador y presa, el ciclo biológico de *M. scaber* está acoplado al de sus presas, dos especies de *Trox* (*T. perlatus* y *T. fabricii*). Corresponde pues señalar nuestras observaciones sobre los ciclos y comportamientos de ambas partes de esta interacción (Fig. 2 y 3).

Ciclo de las presas (*Trox* spp.)

Aunque el objeto de este estudio se centra en el ciclo biológico de *M. scaber*, en el transcurso del mismo hemos realizado algunas observaciones sobre los ciclos de sus presas, especies de *Trox* spp. que, a su término, mostraron ser dos especies: *Trox fabricii* y *Trox perlatus hispanicus*. En este estudio no hemos desglosado la fenología de cada una de estas dos especies, que en cualquier caso parecen, a grandes rasgos, prácticamente coincidentes, por lo que los datos que aportamos aquí son de carácter genérico para ambas especies.

Así pues, el ciclo biológico de los *Trox* spp. podría iniciarse con la llegada de los primeros imagos reproductores a la necrocenosis. Éstos aparecen con las primeras lluvias otoñales, pudiendo observarse bajo pieles de cadáveres de mamíferos y otros vertebrados en avanzado estado de putrefacción, donde buscan pelos, plumas u otros restos para alimentarse, dado su régimen alimenticio queratinófago. La humectación de estos restos parece fundamental, lo que coincide con las observaciones de Romero Samper (1989) con *Trox perlatus hispanicus*. Pensamos que la humectación de las pieles reseca del verano reactivan las fermentaciones y los olores de estos gases deben atraer a especies necrófilas como los *Trox* spp. Por otra parte, este cambio de tiempo proporciona la humedad edáfica necesaria para el desarrollo de las fases preimaginales. Este dato coincide con las observaciones de Cartagena y Viñolas (2004) sobre *Trox perlatus hispanicus*, en el que muestran que los imagos empiezan a aparecer en septiembre-octubre y dominan en la necrocenosis en el mes de noviembre. Estos ejemplares deben estar resguardados en zonas próximas, ya que al no ser voladores (son micrópteros y con élitros coaptados), deben alcanzar el sustrato desplazándose por el suelo. Al respecto resulta interesante la observación de Ruiz (1997) sobre los hábitos encaramadores de *Trox fabricii*, observados en otras especies, que utilizan esta estrategia para elevarse del suelo unos centímetros por el tallo de algunas plantas, para olfatear con sus antenas fuentes de gases que delatan sustrato nutritivo en un radio más o menos cercano. No hemos confirmado este comportamiento, pero lo consideramos verosímil. Romero Samper (1989) distingue tres posibles hábitats de los *Trox* spp. según su posición en el cadáver: epifágico, endofágico y mesofágico, de los cuales nosotros sólo hemos observado el comportamiento mesofágico, siempre bajo las pieles, entre el suelo y el sustrato o *pabulum*, en pequeñas excavaciones superficiales en el caso de los imagos y en galerías pedotróficas más o

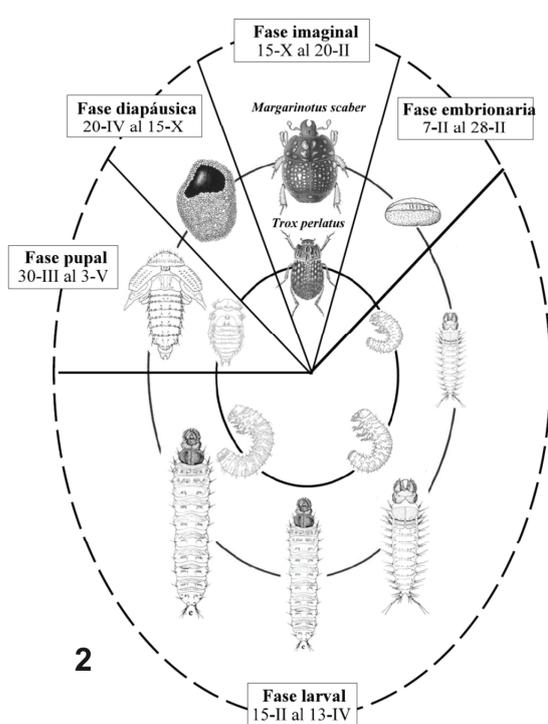
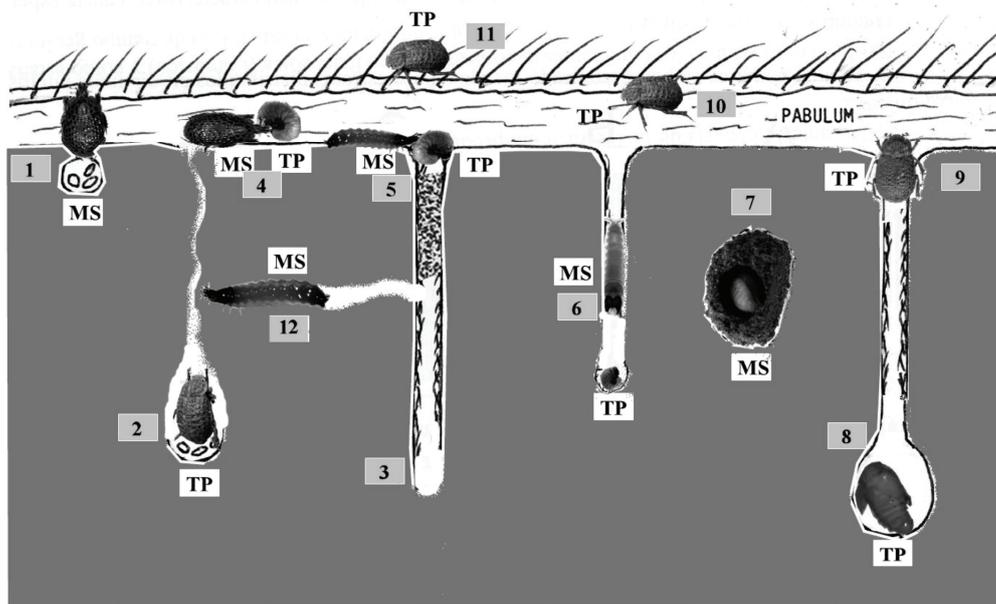
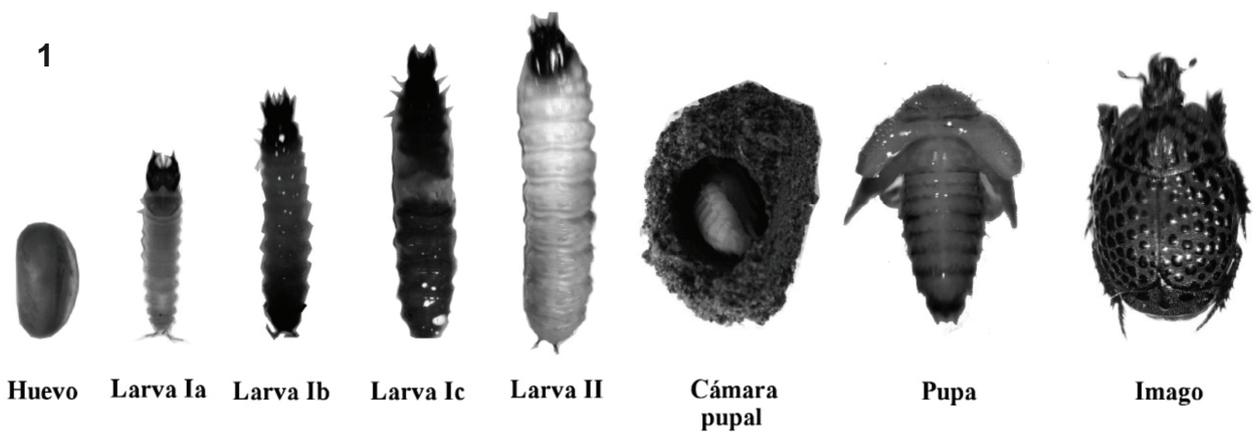


Fig. 1. Fases preimaginales de *Margarinotus scaber* Mars. **Fig. 2.** Fases de desarrollo de *Margarinotus scaber* Mars. **Fig. 3.** Hábitats en la necrocenosis de *M. scaber* (MS) y *Trox perlatus*. (TP). 1. Puesta de *M. scaber*; 2. Puesta de *Trox perlatus*; 3. Galería pedotrófica de *T. perlatus*; 4. Depredación de imago de *M. scaber* sobre larva de *T. perlatus*; 5. Depredación de larva de *M. scaber* sobre larva de *T. perlatus* en el exterior; 6. Depredación de larva de *M. scaber* sobre larva de *T. perlatus* en la galería pedotrófica; 7. Cámara pupal de *M. scaber*; 8. Cámara pupal de *T. perlatus*; 9. Emergencia de *T. perlatus*; 10. Imago de *T. perlatus* en hábitat en el hipopabulum; 11. Imago de *T. perlatus* en hábitat del epinabulum.

menos profundas en las larvas, en cuyo caso se comportan como hipofágicas. Finalmente, estas observaciones sobre los *Trox* se han centrado exclusivamente en cadáveres, donde se comportan como queratinófagos necrófilos, por lo que no se ha registrado ningún dato sobre el comportamiento en excrementos, como queratinófago coprófilo (restos queratínicos en excrementos y egagrópilas), más frecuente en *T. perlatus hispanicus*, de acuerdo con Romero Samper (1989).

1. Puesta. Una vez asentados los imagos de los *Trox* spp., hacia finales de diciembre empiezan a aparearse y a los 5-8 días, ya en enero, las hembras grávidas empiezan a hacer la puesta, que consta de unos 50 huevos, si bien no los pone de una vez sino aisladamente, a un ritmo cada vez más lento, prolongándose la puesta durante unos 45 días. Los huevos son blanquecinos, ovoideos, de unos 2,5 x 2 mm. Para cada puesta, la hembra excava en el suelo de debajo de la piel-sustrato o *pabulum*, a una profundidad variable (suponemos que en función del grado de humedad), depositando un solo huevo. Báguena (1959) afirmaba que la puesta se hacía superficialmente (10 mm) y Lumaret (1983) incluso en el mismo sustrato o *pabulum*, pero esto no ha sido confirmado. En efecto, Romero y Martín (1990) encontraron que esta puesta la realiza *T. perlatus hispanicus* a una profundidad entre 20 y 150 mm (media de 50-90 mm), no construyendo una cámara conectada al exterior por una galería, ya que estos coleópteros no despliegan cuidados parentales sobre sus larvas como otras especies necrófagas y coprófagas, sino que las larvas buscan su alimento por sí mismas desde el momento de su eclosión, aspecto ya constatado por Romero y Martín (1990). Nuestras observaciones en laboratorio lo confirman e incluso hemos constatado que la profundidad de la puesta puede alcanzar los 150-200 mm, pues en algún caso la hembra alcanzó la base del terrario, posiblemente buscando mayor grado de humedad. De este modo, esta variabilidad de la profundidad de la galería puede deberse únicamente a las distintas condiciones de humedad edáfica de cada caso descrito. En todas las puestas había un solo huevo dentro de una cámara que debe tener algún tratamiento que evite el colapso de la tierra sobre el huevo. Romero y Martín (1990) indican que esta cámara carece de revestimiento, pero consideramos que la hembra ha debido de revestir las paredes con alguna secreción corporal para mantener fijas sus paredes.

2. Eclosión. El desarrollo embrionario se produce a lo largo de un promedio de unos 10-15 días (variable según la temperatura) momento en que se produce la eclosión y aparecen las larva I neonatas de unos 5,5 mm de los *Trox* spp. Éstas ascienden lentamente al exterior, al parecer por un geotropismo negativo (Palestrini *et al.*, 1992), abriéndose paso en la tierra suelta y con ello encontrar el sustrato nutritivo o *pabulum*, dejando una corta y estrecha galería a su paso.

3. Desarrollo larval. De acuerdo con Romero y Martín (1990), la larva I recién emergida del suelo pasa un tiempo variable (10-15 días según nuestras observaciones) bajo la piel, nutriéndose directamente del sustrato nutritivo. Hemos observado que la larva prefiere pelos, pero también toma pequeños fragmentos de piel seca, correspondiendo a su constatado hábito nutritivo queratinófago. Al cabo de este tiempo, la larva I utiliza la misma galería labrada para

ascender y, tras la primera muda, la larva II profundiza algunos centímetros más en la galería, comportamiento que repetirá en la siguiente muda, de modo que puede establecerse una relación entre profundidad y edad de la larva. Esta galería se convertirá a partir de este momento en una galería pedotrófica, esto es, un espacio destinado a la nutrición (también de protección), separada del cadáver. En cada galería vive un solo ejemplar que se desplaza hacia arriba para buscar alimento y, en caso de amenaza, invierte su marcha hacia atrás. Estas galerías tienen un trayecto variable, tendiendo a ser perpendiculares, pero a veces se observan ligeramente oblicuas. Romero y Martín (1990) han encontrado galerías sinuosas e incluso casi horizontales, detalles no confirmados en este estudio. Estas galerías carecen de cámara en el fondo, su profundidad es variable según el grado de humedad del suelo y la edad de la larva, como se ha indicado anteriormente. Romero y Martín (1990) señalaron profundidades máximas de entre 65-80 mm, pero nosotros las hemos hallado de hasta 150-200 mm. Las paredes son revestidas de pelos procedentes del *pabulum* (lo que se interpreta como un mecanismo de refuerzo, ya observado por Fabre (1903) y posteriormente por Lumaret, 1983).

Los primeros centímetros de la galería pedotrófica se van rellenando de detritos queratínicos, acarreados por la larva desde el *pabulum*, lo que constituye una reserva temporal de alimento, que periódicamente tiene que reponer conforme se acaba. Este comportamiento es propio de las especies telio-necrófagas (Morón y Deloya, 1991; Romero, 2008), es decir, necrófagos que no se nutren directamente del sustrato alimenticio o *pabulum*, sino que acarrean periódicamente material nutritivo a su madriguera, saliendo únicamente para renovarlo. Según Zunino (1991) y Palestrini *et al.* (1992) este comportamiento hipofágico de la larva de llevar el alimento a la galería (recolocación) podría interpretarse como un mecanismo para reducir las interacciones con otros insectos de la necrocenosis, particularmente de los depredadores y competidores según nuestra propia interpretación.

La fase larval de los *Trox* sp. transcurre a lo largo de un periodo variable de entre 21 y 30 días, pudiendo dilatarse algo más según las condiciones ambientales. Presenta tres estadios larvales de aspecto muy semejante, típicamente melolontiformes, con cuerpo recurvado en forma de C, difiriendo únicamente en el tamaño, que pasa de 5,5 mm de largo en la larva I a unos 16 mm en la larva II (Tabla I).

Tabla I. Tamaño de los estadios preimaginales de *Trox perlatus hispanicus* (mm)

Huevo	Larva I	Larva II	Larva III	Pupa
2,4	5,5	8,0	16,3	10,2

4. Pupación. Para la pupación, la larva III profundiza en su propia galería, pudiendo alcanzar los 300 mm en algunos casos (normalmente a los 200 mm), pensamos que buscando un mayor grado de humedad, y en el fondo excava una cámara ovoidea. Romero y Martín (1990) consideran que esta cámara carece de revestimiento. Sin embargo, nosotros hemos probado que esta cámara se mantiene estable incluso manipulándola, lo que sólo es posible si la pared interna ha sido tapizada por alguna secreción de la larva III que mantiene los granos de tierra apelmazados. A partir de este momento comienza la pupación, empezando por una

Tabla II(a). Duración de las distintas fases de desarrollo de *M. scaber* en ejemplares precoces y tardíos

	Precoces	Tardíos
Apareamiento	27-I al 7-II	5-II al 20-II
Puesta	7-II	20-II
Desarrollo embrionario	7-II al 15-II	20 II al 28-II
Larvas I a II	15-II al 30-III	28-II al 13-IV
Pupa	30-III al 20-IV	13-IV al 3-V
Imago quiescente	20-IV al 6-VI	3-V al 15-VI
Diapausa estival	6-VI a Octubre/Noviembre	15-VI a Octubre/Noviembre

Tabla II(b). Ciclos biológicos de presa (*Trox spp.*) y depredador (*M. scaber*)

	E			F			M			A			M			J			J			A			S			O			N			D		
T	h	h	h	l	l	l	p	(i)	(i)	(i)	i	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	i	i	i	i	i	i			
M	i	i	h	l	l	l	p	(i)	(i)	(i)	i	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	i	i	i			

h = huevo; l = larva; p = pupa; i = imago; (i = imago quiescente; (-) diapausa estival; T= *Trox spp.*; M: *M. scaber*

fase de quiescencia prepupal, y finalmente da lugar a una pupa de unos 10,2 mm. Este periodo se extiende entre los 6 a 10 días aproximadamente, tras los cuales aparece un imago de unos 11 mm. Éste no abandona inmediatamente la cámara pupal, salvo que las condiciones ambientales aún no sean muy rigurosas, en cuyo caso podrían salir al exterior, aparearse y dar lugar a un corto ciclo que debe terminar antes de la llegada del verano. Este segundo ciclo ha sido señalado por Romero y Martín (1990) pero nosotros no lo hemos encontrado en las localidades muestreadas. En cualquier caso, antes de que comience el rigor estival entran en periodo de diapausa, hasta que las primeras lluvias ofrecen la humedad y la señal olfativa del sustrato alimenticio, que desencadenan la emergencia del imago al exterior.

Ciclo biológico de *Margarinotus scaber*

Es justamente en este momento del ciclo de las presas *Trox spp.* cuando aparecen en la necrocenosis los primeros imagos del depredador, *M. scaber*, seguramente también atraídos por las fermentaciones en la necrocenosis, ya que se ha demostrado que los histéridos tienen una gran capacidad olfativa, pudiendo detectar cadáveres a centenas de metros (Yélamos, 2002). Una vez allí, los imagos comienzan a depredar larvas de los *Trox spp.* No se ha demostrado que los imagos de *M. scaber* depreden también a los imagos de los *Trox spp.*, lo cual consideramos poco probable por el hermético y sólido armazón del exoesqueleto de los trógiidos. Al parecer esta primera depredación por parte de los imagos provoca la maduración de las gónadas de *M. scaber*, realizándose el apareamiento y al cabo de un par de semanas, la puesta, lo que estableceremos como el comienzo del ciclo de este histérido. Paralelamente, desde una máxima actividad de los imagos de *Trox spp.* en marzo, empiezan a disminuir en abril y desaparecen prácticamente a finales de mayo o principios de junio, datos que coinciden aproximadamente con los observados por Cartagena y Viñolas (2004).

Según nuestras observaciones, los ciclos biológicos de depredador (*M. scaber*) y presa (*Trox spp.*) avanzan en paralelo (Tabla II(a)), con un ligero desfase: el ciclo de la presa comienza un poco antes y tiene un periodo larval algo más largo puesto que tiene tres estadios larvales frente a los dos estadios del histérido. Este desfase permite al depredador disponer de presas desde la fase de apareamiento del imago hasta completar su fase larval (la larva prepupal todavía puede depredar pupas de la presa). Este desfase hace que los imagos de *Trox spp.* emerjan del suelo antes

que los de *M. scaber*, aproximadamente a finales del verano. En este momento el sustrato de la necrocenosis ya está muy degradado para que sirva de alimento a los nuevos imagos de *Trox spp.*, por lo que tienen que buscar un nuevo cadáver apropiado (solo acuden a cadáveres en los últimos estadios de descomposición), al que acuden atraídos por los gases de las fermentaciones de esta fase, reactivadas por las primeras lluvias otoñales. Este desplazamiento debe realizarse sobre el suelo, ya que los imagos de *Trox spp.* tienen los élitros soldados, no pudiendo desplegar alas metatorácicas para el vuelo.

Así pues, tanto la especie depredadora como las especies presas tiene un solo ciclo anual, cuyo crecimiento se desarrolla principalmente en invierno-primavera, con una larga diapausa estival, a diferencia de la mayoría de las especies de Histeridae y Trogidae, en las que el ciclo es primaveral-estival, con una larga diapausa invernal. Los periodos registrados en nuestras observaciones son los mostrados en la Tabla II(b).

1. Puesta. A los quince días del apareamiento se produce la ovoposición. Las primeras puestas observadas de *M. scaber* datan del mes de marzo (7-II-2002). En este sentido es una de las especies de Histeridae más precoces en la ovoposición, que normalmente se realiza en primavera y verano (Yélamos, 2002). Los huevos son blanquecinos, de superficie lisa, de forma oval-elíptica alargada, ligeramente curvado ventralmente, de 2,7 x 1,4 mm, es decir relativamente grandes respecto del tamaño de la hembra. El desarrollo embrionario puede seguirse visualmente por la transparencia del corion del huevo, advirtiéndose, al cabo de unos días la segmentación del cuerpo y la posición de la cabeza. La puesta no se hace de una vez, sino de forma escalonada, a lo largo de unos trece días (7-20 de febrero), pero mucho menos prolongadamente que su presa, los *Trox spp.* El número total de huevos también es menor que sus presas pues, al menos en condiciones de laboratorio, desde la captura de 7 imagos el 2-I-2002, dos hembras han puesto un total de 30 huevos (una media de unos 15 huevos/hembra). La finalización de la puesta de *M. scaber* está prácticamente sincronizada con la de su presa, las especies de *Trox spp.*, de modo que cuando la hembra de los *Trox spp.* deja de poner huevos, se observa que *M. scaber* también detiene la puesta.

2. Eclosión. Tras la puesta, el desarrollo embrionario dura poco más de una semana. En condiciones de laboratorio (20°C) las puestas precoces del 7-II-2002 eclosionaron el

día 15-II-2002, dando lugar a una diminuta larva I. La eclosión suele producirse de madrugada, entre las 00:00 y las 07:00 h.

Según hemos podido comprobar, la temperatura influye en la velocidad de la eclosión, posiblemente porque los cambios de temperaturas de un día a otro provocan efectos en el desarrollo embrionario, de modo que si se produce un aumento de temperatura se acelera el desarrollo embrionario, al contrario de cuando baja la temperatura. Una diferencia de pocos grados supone un retraso de hasta dos días (a partir de una misma puesta, unas eclosiones se produjeron el 15-II y otras el 17-II).

3. Periodo larval. La larva I neonata, de unos 6,5 mm de longitud y 1,3 mm de anchura cefálica, es una larva pequeña pero con una cápsula cefálica desproporcionadamente grande. Esta relación proporción se invierte en su último estadio larval, en la que adquiere una longitud de hasta 18 mm y una anchura cefálica de 1,8 mm, por lo que la cabeza es relativamente pequeña respecto del cuerpo.

Como señalamos anteriormente (Yus Ramos *et al.*, 2009), a diferencia de otros grupos de coleópteros, los histéridos generalmente sólo tienen dos estadios larvales. Sin embargo, hay una enorme diferencia entre la larva neonata y la precedente a la pupación. En el caso de *Margarinotus scaber*, existen algunos tamaños intermedios entre la larva más pequeña (que fijamos como larva I) y la más grande (que fijamos como larva II), como se puede apreciar en la Tabla II. Este hecho podría dar la impresión de que hay más de dos estadios larvales, pero la anchura de la cápsula cefálica nos arroja solo dos dimensiones, como se muestra en la Tabla III, lo que junto al hecho de que solo encontramos dos tipos de exuvias, confirma el dato general de que *Margarinotus scaber* presenta dos estadios larvales (Yus Ramos *et al.*, 2009).

Estos datos muestran que, a diferencia de otras larvas de coleópteros, las larvas de los histéridos crecen sin mudar hasta alcanzar un tamaño máximo. Este crecimiento es principalmente en longitud, pasando de los 6,5 mm de la neonata a los 11,5 mm previamente a la muda. El crecimiento en anchura es mucho más moderado, pasando de 1,3 a 2,5 mm. Este hecho determina que, al mantenerse la cápsula cefálica con el mismo tamaño, mientras que la larva I (1) tiene su máxima anchura corporal en la cabeza, la larva I (2) tiene su máxima anchura en el 1º/2º segmento abdominal. Este crecimiento de la larva I, sin que necesidad de muda, se resuelve gracias a la flexibilidad de la cutícula entre los escleritos quitinosos más esclerosados, que de este modo se van distanciando unos de otros, al mismo tiempo que las partes esclerosadas van aumentando el grado de quitinización, siendo de una tonalidad amarillenta al principio, pasando luego a castaño claro y finalmente, en las zonas más esclerosadas (cabeza, pronoto), a un castaño muy oscuro, con zonas negras, pigmentación que conserva también la larva II.

La muda de la larva I se produce cuando alcanza unos 10-11 mm de longitud. En este momento la larva se inmoviliza y la exuvia se rasga por la línea ecdisial del dorso, deshaciéndose de ella mediante algunas contracciones del cuerpo. La larva II que aparece a continuación, presenta una cutícula muy blanda, poco quitinizada, y se mantiene inmóvil hasta endurecerla. En este instante esta larva es muy vulnerable a los conatos de depredación canibalista de otras larvas de su propia población. A diferencia de los *Trox* spp.

las larvas de *M. scaber* no labran galerías, sino que visitan las de sus presas en busca de su alimento.

Hemos comprobado que la fenología del crecimiento en esta fase está muy condicionada al ritmo de alimentación. En efecto, en condiciones controladas, hemos podido observar que el suministro abundante y constante de presas provoca en la larva de *M. scaber* un desarrollo mucho más rápido que cuando el aporte de alimento se realizaba de una forma más espaciada, es decir con periodos intermitentes de ayuna, y más escasa. Como consecuencia de ello, el ritmo de crecimiento de las larvas de *M. scaber* será más rápido en aquellas necrocenosis en las que la población de larvas de *Trox* spp. es más abundante y por tanto no genera competencia intraespecífica entre las larvas de *M. scaber*.

4. Pupación. Para la pupación, la larva II adulta excava en el suelo (sin hacer una galería como los *Trox* spp.) y, a cierta profundidad, va agregando partículas y grumos del suelo a su alrededor, para formar una cámara pupal de unos 2 cm de largo por 1,5 cm de ancho, cuyo interior es una superficie lisa y oscura, que logra desarrollar la larva con sucesivos movimientos circulares de su cuerpo frotando dicha superficie. Yélamos (2002) señala que, al menos en otras especies, se ha demostrado que la larva lame o muerde el extremo de su propio abdomen para obtener una secreción que reparte por toda la superficie de la cámara pupal para lograr el mencionado alisamiento, hecho también señalado por Gomy (1965). Este comportamiento es similar al de la presa (*Trox* spp.), de la que Baker (1968) señalaba, en el caso de *T. scaber*, que utilizaba su contenido digestivo para pegar y alisar las paredes de la cámara pupal.

Una vez construida la cámara pupal, la larva II se inmoviliza, y se transforma en pupa, adquiriendo una longitud de unos 11 mm y una anchura de 9 mm. Como en todos los histéridos, la pupa de *M. scaber* es de tipo libre o exarada, si bien protegida en su cámara pupal. A partir del segundo día de formarse la pupa, empieza a esclerosarse (y por tanto oscurecerse) suavemente parte de los ojos. Durante este periodo no permanece totalmente inmóvil, sino que su cuerpo se contrae intermitentemente, especialmente cuando advierte algún peligro. Sin embargo, pasados unos 15 días la pupa queda completamente inmóvil y comienza a esclerosarse las puntas de los tarsos (que tienen un débil movimiento) y los dientes de las tibias. Aproximadamente a principios del mes de junio (nuestro registro da el 9-VI-2002), la pupa ya está transformada completamente en imago.

La duración de la pupación es de aproximadamente 20-25 días. Los siguientes registros de pupa e imago corresponden a observaciones controladas de varios lotes (Tabla IV).

Sin embargo, en condiciones de laboratorio este ciclo puede alargarse hasta el verano pues hemos tenido cámaras pupales con pupas en el mes de junio, que no se han transformado en imagos hasta principios de julio, quedándose en estado de quiescencia en la cámara pupal.

5. Emergencia del imago. Como se ha indicado anteriormente, tras la pupación, el imago permanece en la cámara pupal durante toda la temporada estival y solo en otoño intenta salir al exterior haciendo un agujero en la parte superior de la cámara pupal que está enterrada en el suelo, y una vez fuera busca el exterior, utilizando sus patas a modo de palas. La emergencia de los imagos se produce entre octubre y diciembre y a continuación se desplazan hacia algún

Tabla III. Datos biométricos (mm) de las larvas de *Margarinotus scaber*

Larva	Longitud pronoto-pigial	Longitud total	Anchura máxima	Anchura cefálica	Estadio
1	4,5	6,5	1,3	1,3	
2	8,0	9,0	1,5	1,3	
3	10,5	11,5	2,5	1,3	Larva I
4	17,0	18,0	4,3	1,8	Larva II

Tabla IV. Duración del periodo pupal en cuatro muestras

	Muestra 1	Muestra 2	Muestra 3	Muestra 4
Pupa	30-III-2002	29-III-2002	25-III-2002	24-III-2002
Imago	20-IV-2002	24-IV-2002	14-IV-2002	14-IV-2002

Tabla V. Necrocenosis de *Margarinotus scaber*

Especie	Familia	Régimen alimentario
<i>Catops</i> sp.	Catopidae	Depredador
Incerta	Staphilinidae	Depredador
<i>Omorgus suberosus</i> F., 1775	Trogidae	Necrófago
<i>Trox scaber</i> L., 1767	Trogidae	Necrófago
<i>Trox fabricii</i> Reiche, 1853	Trogidae	Necrófago
<i>Trox perlatus</i> Goeze, 1777 <i>hispanicus</i> Harold, 1872	Trogidae	Necrófago
<i>Margarinotus scaber</i> Mars., 1853	Histeridae	Depredador

cadáver en fase tardía de descomposición, reactivada con las primeras lluvias otoñales, seguramente guiados por los gases específicos de las fermentaciones de esta fase, para buscar presas de *Trox* spp. con las que alimentarse. Al principio los *M. scaber* se mantienen en la periferia de la necrocenosis y finalmente se introducen debajo del pellejo.

Una vez terminado el ciclo, los imagos del ciclo anterior, tanto del depredador como de la larva, pueden sobrevivir al menos un año más, manteniéndose bajo la piel durante un tiempo y, refugiándose bajo las piedras, o semienterrados, durante la temporada estival.

Necrocenosis

Las poblaciones de depredador y presa interactúan dentro de necrocenosis de composición variada. Limitándonos únicamente a los coleópteros, hemos encontrado la composición recogida en la Tabla V.

En esta necrocenosis las especies más frecuentes y constantes son *Trox fabricii* y *Trox perlatus hispanicus* como presas de *Margarinotus scaber*. No se ha demostrado la depredación sobre *Omorgus suberosus* F., 1775.

En realidad esta necrocenosis corresponde a los últimos estadios de la sucesión entomonecrófila, teniendo por tanto cierto valor en Medicina Forense. Se trata de especies necrófilas que en esta fase podrían ser consideradas ya como saprófagas, ya que se alimentan únicamente de los restos queratinizados que quedan del cadáver. La presencia de *M. scaber* en este sustrato obedece únicamente a la relación que establece entre esta fase del cadáver y la presencia de larvas de *Trox*. Por este motivo, este histérico también se ha citado en otros sustratos donde pueden existir *Trox* spp., como los restos de aves, egagrópilas, excrementos con restos de pelos o plumas, etc. De este modo, un mismo estímulo, los gases de las fermentaciones de estos restos, provoca la confluencia, en un mismo sustrato, de presas y depredadores.

Los primeros coleópteros que se incorporan a la necrocenosis, a principios del otoño, son los *Trox fabricii* y *T. perlatus hispanicus*, siendo también los más abundantes.

Más adelante, y de forma esporádica, puede aparecer también el *T. scaber* L., 1767, que es una especie más pequeña y rara, de la que tampoco se ha demostrado depredación por parte de *M. scaber*. Finalmente, aparece el *Omorgus suberosus*, pero lo hace muy tardíamente, cuando las larvas de *Trox* y de *Margarinotus* están ya en estado muy avanzado o en fase de pupación. Este desfase de ciclos explicaría que *O. suberosus* no sea una de las presas de *M. scaber*, al menos a partir de nuestras observaciones.

Apuntes sobre el comportamiento

Tanto el depredador que nos ocupa (*M. scaber*) como su presa (especies del género *Trox*) son necrófilas, pero mientras que *Trox* spp. son necrófagas queratinófagas de tipo hipofágico, *M. scaber* es un carnívoro depredador de especies necrófagas. Ambas especies presentan un alto grado de especialización, tanto en relación con el sustrato nutritivo como en el comportamiento en su vida hipogea. Este estudio se centra en la necrocenosis de pellejos de vertebrados, pero este histérico también ha sido citado en egagrópilas y lana semienterrada en el suelo (Yélamos, 2002).

Ambas especies son lucífugas, comportamiento que está relacionado con su vida hipogea, debajo de las pieles, o refugiados bajo las piedras, enterrados más o menos profundamente, etc. y es raro encontrarlos fuera, al descubierto y en pleno día. En condiciones de laboratorio hemos comprobado que su mayor actividad, tanto depredadora como reproductora, se despliega durante la noche. No hemos comprobado este comportamiento en la naturaleza pero hemos observado que los imagos pueden detectarse mejor a primeras horas de la mañana que en horas más tardías de la jornada.

Comportamiento defensivo del imago

A pesar de que depredador y presa son especies de grupos muy apartados filogenéticamente, muestran ciertas convergencias adaptativas muy llamativas. Como otros coleópteros, ambas especies practican la tanatosis (fingen la muerte) cuando se sienten amenazadas. Pero son bastante eficaces en este reflejo puesto que retraen todos los apéndices buca-

les, antenas cabeza y patas, de tal suerte que ambas especies parecen una semilla vistas dorsalmente. En el caso de *M. scaber*, como en otros histéridos, las antenas son alojadas en unas fosetas prosternales y la cabeza bajo el proceso prosternal; las tibias se alojan en hendiduras de los fémures y los tarsos en los surcos tarsales de las tibias. En el caso de los *Trox* spp., flexionan ventralmente la cabeza (que ya es hipognata) y retraen todas las patas.

Sin embargo, las convergencias adaptativas en el comportamiento defensivo no se quedan únicamente en la tanatosis, sino que presentan una llamativa coincidencia en la ornamentación de la parte dorsal del cuerpo, con una serie de pequeñas convexidades, a modo de vesículas, que Marseul llamó “perlas” al nombrar el género *Margarinotus*, y que también aparecen en los *Trox* spp. (de hecho, el nombre de una especie, *T. perlatus hispanicus*, también alude a este carácter presente en todas las especies del género). La función de este carácter, que posee tanto el depredador como la presa, no está suficientemente aclarada. Una hipótesis, que deducimos de la observación de ambas especies, parte del hecho de que, al parecer, este relieve facilita la adherencia de tierra y otros detritos del medio que se produce desde el periodo inicial de la vida adulta, observación también realizada por Baker (1968). La ventaja evolutiva de este carácter es que obviamente pasan más desapercibidos para posibles depredadores (ej. vertebrados) al ser confundidos con detritos del medio.

Aún así, es verdaderamente sorprendente que este carácter aparezca tanto en el depredador como en la presa por vías evolutivas diferentes (un clásico ejemplo de convergencia evolutiva), siendo en el caso del depredador (*M. scaber*) un carácter único en toda la familia, que comparte tan sólo con su coetánea especie neártica *M. guttifer* Horn, a pesar de que hay muchas especies geófilas de histéridos que podrían haber compartido este ventajoso carácter. En cambio, no parece que este carácter confiera alguna ventaja a *M. scaber* en su función depredadora de los *Trox* spp., como sucede en otras especies de insectos que imitan a sus presas (ej. mimetismo wasmaniano de los mirmecófilos) para favorecer su acercamiento y depredación, pues las interacciones entre estas especies no se realizan con contactos visuales, además de que los imagos de los *Trox* spp. no son presas de *M. scaber* y las larvas de *Trox*, que sí son presas, no se relacionan con sus imagos progenitores, por lo que tampoco es significativo el reconocimiento intraespecífico. Parece tratarse, pues, de una simple convergencia evolutiva, pero resulta sorprendente.

Comportamiento depredador de la larva

La actividad depredadora de *M. scaber* se realiza en todas sus fases de desarrollo. Centrándonos en la larva, la posición prognata de su cabeza, con unas poderosas mandíbulas puntiagudas nos indica una estructura adaptada para la caza, no para la masticación, pues la mandíbula es grácil y con solo un diente. Por otra parte, las mandíbulas de *M. scaber* están ligeramente elevadas respecto del plano del cuerpo, un carácter que puede tener ventaja para transportar presas, al evitar de este modo que las presas toquen el suelo.

Ya hemos indicado anteriormente la actividad depredadora de los imagos sobre las formas pre-imaginales de los *Trox* spp. durante su fase inicial en otoño-invierno. Igualmente, en su fase larval, tanto en la larva I como en la larva

II, despliega una importante actividad depredadora sobre los estadios pre-imaginales de *Trox* spp. La larva I neonata es muy voraz, desplazándose superficialmente en la búsqueda de larvas de *Trox* spp., o bien excavando en el suelo para alcanzar las galerías pedotróficas de la presa y depredarlas *in situ* o sacándolas previamente al exterior. Las larvas de *Trox* spp. son especialmente vulnerables a la depredación de los *M. scaber* cuando salen al exterior para reponer la borra de queratina que transporta a su galería, pero hemos observado que la larva de *M. scaber* también se introduce en las galerías e incluso va invadiendo otras paralelas abriéndose paso en la tierra suelta.

Hemos comprobado la voracidad de la larva de *M. scaber*, advirtiendo que puede llegar a depredar hasta 3 larvas diarias y aproximadamente unas 25-30 larvas en todo el periodo larval. Esta voracidad, si no es correspondida, repercute en el tamaño que adquiere finalmente el insecto, observándose que larvas mantenidas en un estado más precario dan imagos más pequeños.

Una primera cuestión que tratamos e averiguar es el grado de especificidad de la relación depredador-presa. Para ello, en condiciones de cautividad, mantuvimos a una larva I neonata durante dos días en ayunas. Al cabo de este tiempo la introdujimos en una caja de plástico con fondo de papel higiénico ligeramente humedecido, y se le suministró una larva I de coleóptero anóbido (Coleoptera, Anobiidae), aproximadamente del mismo tamaño que la larva I de *Margarinotus*. La larva del histérido no mostró signo alguno de interés ni actividad depredadora sobre este tipo de larvas. En cambio, observamos que cuando se proporcionaba una larva I de una especie del género *Trox*, la larva de *M. scaber* se dirigía rápidamente hacia ella y la atrapaba con sus mandíbulas por el prosternón de la presa. Este comportamiento demuestra que el depredador (*Margarinotus scaber*) tiene un alto grado de especialización hacia larvas del género *Trox*, concretamente *T. perlatus hispanicus* y *T. fabricii*. No hemos podido demostrar la depredación de otro género de trógrado existente en la misma localidad estudiada, el *Omorgus suberosus* y pensamos que es poco probable porque la fenología de las larvas de esta especie está desacoplada de la de *M. scaber*. En cambio, aunque no lo hemos podido demostrar, es muy posible que, por su afinidad al género *Trox* spp., también depreda a *Trox cotodognanensis* Compte, 1986, endemismo del sur de la Península Ibérica.

Desconocemos el mecanismo fisiológico que permite a esta larva reconocer a su presa, pero debe descartarse el reconocimiento visual porque las larvas de *Margarinotus scaber* son ciegas (carecen de ocelos), por lo que posiblemente estén implicados otros órganos sensoriales de tipo olfativo situados en su cápsula cefálica.

Otro aspecto de interés consistió en averiguar qué tipo de comportamiento tenía el depredador una vez atrapada la presa. Al respecto, igualmente en condiciones controladas de laboratorio, pudimos apreciar que tras apresar la larva I del histérido a la larva de *Trox* spp., al poco tiempo la vació completamente, sin llegar a ingerirla, lo que confirma el hecho conocido de que, como en otras larvas de coleópteros depredadores, las larvas de los histéridos realizan una digestión extraoral, inyectando las enzimas o fermentos digestivos por el orificio apical de las mandíbulas, tras lo cual ingiere los productos blandos y predigeridos en su tracto digestivo.

Por alguna razón que no hemos podido aclarar, la manifiesta voracidad de la larva I de *M. scaber* es de tal grado que llegan a desarrollar cierto nivel de canibalismo, mostrando preferencia por otras larvas de su misma especie y similar tamaño, antes que larvas de otros coleópteros distintos de *Trox* spp.. Esto podría ser un mecanismo de supervivencia de la larva en una biocenosis limitada en espacio y recursos alimenticios, como es el caso de las necrocenosis bajo pieles.

En cualquier caso, el equilibrio entre las poblaciones de depredador y presa se resuelve a través de unas puestas mucho más numerosas de *Trox* spp. que de *M. scaber*, una relación de 7:3 aproximadamente. De este modo, la tasa de depredación de *M. scaber* sobre una mayor población de *Trox* spp., junto a una eventual práctica de canibalismo, permiten mantener ambas poblaciones a un nivel aceptable para la supervivencia de una próxima generación.

Las larvas de *M. scaber* depredan todos los estadios preimaginales de ambas especies de *Trox*. Hemos comprobado en el laboratorio la depredación de huevos y pequeñas larvas de *Trox* spp. Por otra parte encontramos en la necrocenosis ejemplares de pupas muertas y con fuertes señales de ataque, que presumimos provienen de su depredador específico, *M. scaber*.

El dato anterior también nos indica un aspecto interesante de la biología de *M. scaber*, puesto que la depredación de pupas significa que la larva de esta especie sabe localizar la cámara pupal de *Trox* spp. que, como es conocido, se encuentra al final de un túnel excavado perpendicularmente a la superficie del suelo, hasta unos 20 cm de longitud. Del mismo modo, podemos entender que la depredación de las larvas también se verifique en estas galerías, aunque parece que llegan a sacar las presas al exterior para terminar allí la digestión (se han visto muchos cadáveres de presas en el exterior). La morfología de las larvas de *M. scaber* parecen confirmar esta habilidad, al estar equipadas con una profusa quetotaxia (Yus Ramos *et al.*, 2009) con numerosos sensilios, y en cambio escaso desarrollo de las patas (coxas cada vez más separadas durante el crecimiento), todo lo cual representa un equipamiento básico para conducirse ciegamente, pero con gran acierto, por galerías de las larvas de *Trox* spp.

A pesar de la escasa funcionalidad de las patas, el animal tiene gran habilidad para desplazarse con velocidad, tanto hacia delante como hacia atrás (una habilidad que comparte con su presa, *Trox* spp, y común en las especies que viven en galerías). La clave de esta habilidad está en la presencia de ámpulas abdominales (falsas patas) combinado con movimientos ondulatorios del cuerpo. En las galerías pedotróficas de *Trox* spp., las fuertes setas laterales del

cuerpo de la larva de *M. scaber* podrían contribuir a su desplazamiento actuando a modo de finas palancas contra las paredes de dichas galerías. De este modo, la larva de *M. scaber* visita las distintas galerías de las larvas de *Trox* spp. depredando sistemáticamente a sus habitantes. En condiciones de laboratorio hemos observado que la larva de *M. scaber* entra en una galería por su orificio de entrada pero luego puede acceder a otras galerías paralelas minando la tierra que hay entre ellas, todo ello guiado únicamente por sus quimiorreceptores. Ignoramos si este comportamiento es normal en condiciones naturales con el suelo más apelmazado que en condiciones de laboratorio.

Comportamiento reproductor

Para realizar observaciones sobre el comportamiento reproductor de *M. scaber* en cautividad, decidimos criar 7 larvas, proporcionándole alimentación natural (larvas de *Trox* spp.) y siguiendo su desarrollo hasta que alcanzaron el estadio de imago, momento en el que comenzamos a realizar las observaciones del comportamiento reproductor.

De este modo constatamos que los imagos que llegan a las necrocenosis otoñales, tras alimentarse de larvas de *Trox* spp. durante un tiempo, empiezan a aparearse de la forma usual en los coleópteros, el macho sobre el dorso de la hembra. Hemos comprobado que el apareamiento se produce durante la noche, al igual que los *Trox* spp. Durante el apareamiento a veces se agregan varios machos a la pareja, lo que atribuimos al efecto de atracción producido por las feromonas sexuales que despliega la hembra en este instante.

Tras la fecundación, la hembra excava ligeramente el suelo hasta una profundidad de unos 1-3 cm, posiblemente buscando protección y humedad, y deposita los huevos. Sin embargo, ocasionalmente se observan también huevos puestos superficialmente. Sin embargo, hemos comprobado que los huevos puestos demasiado superficialmente no eclosionan (abortan), posiblemente por falta de suficiente humedad.

Agradecimiento

Este artículo forma parte de un estudio que empezó a diseñarse con anterioridad al triste fallecimiento del entomólogo y amigo D. Juan de Ferrer Andreu, quien formó parte del equipo para el estudio del ciclo biológico de *Margarinotus scaber*. Lamentablemente su fallecimiento impidió que aportara su, segura, importante contribución a este estudio, por lo que no podemos menos que dedicar el mismo a la memoria de tan ilustrado colega, incluyéndole como coautor. En este sentido, agradecemos el esfuerzo de su familia para localizar y devolvernos el material objeto de estudio. Igualmente mostramos nuestro agradecimiento al especialista español en Histéridos, Dr. Tomás Yélamos, y al entomólogo cordobés Dr. Manuel Baena, por sus consejos y bibliografía para este estudio.

Bibliografía

- BÁGUENA, L. 1959. Notas sobre ecología y etología de los Scarabaeoidea ibéricos de interés en edafología (Col.), *Graellsia*, **17**(1-3): 29-44.
- BAKER, CH. W. 1968, Larval Taxonomy of the Troginae in North America with Notes on Biologies and Life Histories (Coleoptera: Scarabaeidae). *Bulletin Smithsonian Institution*. United States National Museum, **279**: 1-79.
- CARTAGENA, M.C. & A. VIÑOLAS 2004. Estudio de Scarabeidos coprófagos (Coleoptera: Scarabaeoidea) de las Sierras de Salinas y Onil (Alicante). *Bull. Inst. Cat. Hist. Nat.*, **72**: 49-60.
- COELLO, P. & M. BAENA 2008, Nuevos datos sobre trógididos en España (Coleoptera, Scarabaeoidea, Trogidae). *Boletín de la Sociedad Entomológica Aragonesa*, **42**: 193-196.
- GOMY, Y. 1965. La larve de *Dendrophilus pygmaeus* L. Morphologie et biologie (Col. Histeridae). *Annales de la Société Entomologique de France (N.S.)*, **1**(1): 23-28.
- FABRE, J. H. 1903. Le *Trox* perlé (in: *Souvenirs Entomologiques* 8^{ème} série, XVII: 269-279). Librairie C.H. Delagrave, Paris
- LEEFMANS, S. 1932, Biologische gegevens van een in grotten levenden *Trox* uit Zuid-Celebes (*Trox costatus* Wied. var.). *Tijdschrift voor Entomologie*, **75**: 36-43.
- LUMARET, J.P. 1983. La nidification des *Trox* (Col. Scarabaeoidea Trogidae). *Bulletin de la Société entomologique de France*, **88**: 594-596.
- MARSEUL, S.A. 1853, Essai monographique sur la famille des Histerides, comprenant la description en la figure au trait des genres et des espèces, leur distribution méthodique avec un résumé de leurs moeurs et de leur anatomie. *Annales de la Société Entomologique de France*, Série 3, **1**: 131-160, 177-294, 447-553
- MORÓN, M.A. & M. C. DELOYA 1991, Los coleópteros Lamellicornios de la reserva de la biosfera "La Michilia", Durango, México. *Folia Entomológica Mexicana*, **81**: 209-283.
- PALESTRINI, C., E. BARBERO & M. ZUNINO 1992. Biology of the preimaginal stages in trogid beetles (Coleoptera). Experimental data. *Italian Journal of Zoology*, **59**(1): 69-71.
- ROMERO SAMPER, J. 1989. Ecología de una comunidad de *Trox perlatus* (Goeze, 1777) *hispanicus* Harold, 1872, de El Pardo (Madrid) (Coleoptera: Scarabaeoidea, Trogidae). *Boletín del Grupo Entomológico de Madrid*, **4**: 29-41.
- ROMERO SAMPER, J. 2008. *Las comunidades de coleópteros escarabeidos coprófagos (Coleoptera, Scarabaeoidea) del Medio Atlas (Marruecos): influencia del tipo de hábitat, altitud y estacionalidad. Análisis comparado de su estructura*. Tesis Doctoral. Universidad Complutense de Madrid, 407 pp.
- ROMERO SAMPER, J. & F. MARTÍN-PIERA 1991. Comportamiento reproductor de *Trox perlatus hispanicus* Harold, 1872 y *Trox hispidus* (Pontoppidan, 1763) (Coleoptera, Scarabaeoidea). *Elytron-Journal of European Association of Coleopterology*, **4**: 101-110.
- RUIZ, J. L. 1997. Hábitos encaramadores en *Trox fabricii* Reiche, 1853 (Coleoptera: Trogidae). *Zoologica Betica*, **8**: 245-247.
- WENZEL, R.L. 1944, On the classification of the Histerid beetles. *Zoological Series Field Museum of Natural History*, **28**(2): 51-151.
- YÉLAMOS, T. 2002, *Coleoptera: Histeridae* (En: *Fauna Ibérica*, vol.17, Ramos et al.(Eds.). Museo Nacional de Ciencias Naturales (CSIC), Madrid, 411 pp.
- YUS RAMOS, R., P. COELLO GARCÍA & J. FERRER ANDREU 2009, Descripción de los estadios pre-imaginales de *Margarinotus (Margarinotus) scaber* Marseul, 1853 (Coleoptera: Histeridae). *Boletín de la Asociación Española de Entomología*, (en prensa)
- ZUNINO, M. 1991, Food Recolocation Behaviour: a multivalent strategy of Coleoptera. *Advances in Coleopterology*, Asociación Europea de Coleopterología, Barcelona: 297-314