

Observaciones sobre el ritmo de actividad diaria en Escarabeidos telecópridos (Coleoptera, Scarabaeidae)

por F. MARTIN-PIERA, I. SANMARTIN & J. M. LOBO¹

Departamento de Biodiversidad, Museo Nacional de Ciencias Naturales (C.S.I.C.),
c/ José Gutierrez Abascal 2, 28006 Madrid, Spain

Résumé. – Dans ce travail, le rythme d'activité journalière de deux Scarabéides rouleurs (télécoprides) *Scarabaeus cicatricosus* et *Sisyphus schaefferi* (Coleoptera, Scarabaeidae) élevés en conditions contrôlées, a été établi. Dans le même temps, l'influence de la température et de l'alimentation a été sommairement analysée avec ce rythme. Les résultats indiquent que : 1) Les deux espèces sont diurnes. 2) Le rythme d'activité journalière présente un important composant endogène qui est révélé en élevage en conditions constantes. 3) Ce rythme endogène est modulé par des facteurs externes comme la température, ce qui permet d'expliquer les variations géographiques et saisonnières de l'activité journalière. Une augmentation de la température n'altère pas le rythme basique diurne de *S. schaefferi* mais augmente la période d'activité journalière et le nombre d'individus actifs. 4) La présence de nourriture joue un rôle très important dans l'activité journalière de *S. cicatricosus*. Si, après la période de vol, elle ne trouve pas de nourriture, cette espèce cesse son activité en milieu de journée ; si, au contraire, la nourriture est disponible, elle prolonge son activité jusqu'au crépuscule. Chez *S. schaefferi* l'absence de nourriture n'affecte pas la période d'activité. Selon nous, cette stratégie pourrait être avantageuse du point de vue énergétique mais défavorable pour la dispersion. La signification biologique possible de ce comportement est discutée en tenant compte de la distribution géographique et de la différence de taille de ces deux espèces.

Summary. – The daily activity rhythm of two ball-roller dung beetles *Scarabaeus cicatricosus* and *Sisyphus schaefferi* (Coleoptera, Scarabaeidae) under controlled conditions is established. The role of food and temperature in determining this activity is also briefly analyzed. Results obtained indicate that : 1) Both species are diurnal. 2) The rhythm of activity has a strong endogenous component which is revealed under constant conditions. 3) This circadian rhythm is modulated by external factors such as temperature which enable us to explain the seasonal and geographical variations in the daily activity. When increasing temperature, the diurnal activity of *S. schaefferi* persisted but both the activity period and the number of active individuals increased. iv) Food availability plays an important role in the daily activity of *S. cicatricosus*. If the scarab finds no food, it interrupts its activity at midday, shortly after the flight period ; otherwise the beetle is active until dusk. The lack of food does not affect the activity period of *S. schaefferi*. We propose that this behavioural strategy could be advantageous from a viewpoint of the energy balance but not regarding the dispersal of the species. The biological meaning of this is discussed taking into account the differences in both geographical range and size of each species.

Mots clés. – Scarabaeoidea, coprophages, biorythme, température, nourriture, comportement.

Las especies de Escarabeidos tienen un ritmo de actividad diario específico que ayuda a explicar la coexistencia y el reparto de recursos dentro de las comunidades coprófagas (HANSKI & CAMBEFORT, 1991), tanto en los biomas templados (LANDIN, 1961, 1968, KOSKELA, 1979, MENA *et al.*, 1989, HANSKI, 1991), como en los tropicales (GILL, 1991, CAMBEFORT, 1991). Estos estudios determinan la aparición diaria

1 El orden de los autores ha sido establecido al azar.

mediante la colocación de trampas de caída cebadas que se recogen a distintos intervalos de tiempo. En realidad, este método permite únicamente estimar el momento de vuelo de cada especie : aquel período en el que se produce la colonización de los cebos y por tanto la dispersión entre microhábitats. Es evidente, que ese intervalo temporal ha de ser sólo una fracción del período de actividad total de cada especie. Además, con estos datos es muy difícil evaluar la incidencia de los principales factores que generalmente determinan los ritmos de actividad diaria : luminosidad y temperatura (SAUNDERS, 1976).

El conocimiento detallado de estos factores, requiere la realización de trabajos experimentales bajo condiciones controladas. Entre los Scarabaeoidea coprófagos sólo se han realizado estudios de este tipo en los Geotrupidae (GEISLER, 1961, WARNECKE, 1966, GROSFILLEY & BUISSON, 1982, VICO *et al.*, 1986, GROSFILLEY, 1989).

En este artículo, se da a conocer el ciclo de actividad diaria de dos especies de Scarabaeidae con hábitos telecópridos : *Sisyphus schaefferi* (L., 1758) y *Scarabaeus cicatricosus* (Lucas, 1846), bajo condiciones controladas. Asimismo, se realiza un análisis preliminar sobre la incidencia de la temperatura y la presencia del alimento en dicha actividad.

MATERIAL Y METODOS

Se recogieron 12 individuos de la especie *Sisyphus schaefferi* en la localidad de El Tiemblo (Avila) los días 21, 23.IX.1993, y 26 individuos de *Scarabaeus cicatricosus* en el Parque Nacional de Doñana entre los días 21-27.IV.1992. Los ejemplares se colocaron en el interior de terrarios (32x17x20 cm) en cuyo fondo se depositó una capa de arena de 8 cm de espesor, y se mantuvieron en una cámara climatizada, programable con control automático difásico de temperatura y humedad.

Con el fin de determinar el bioritmo, ambas especies se mantuvieron en condiciones constantes de fotoperíodo (oscuridad permanente -DD-). Del 25-30.VII.1992 (*S. cicatricosus*) y del 27.IX al 12.X.1993 (*S. schaefferi*), fueron sometidos a las oscilaciones mínimas de temperatura y humedad que se indican a continuación : de 7.30 a.m a 7.30 p.m : 22 °C y 85% Humedad Relativa (HR) para *S. cicatricosus* y 23 °C, 85% HR para *S. schaefferi* ; de 7.30 p.m a 7.30 a.m : 19 °C, 93% HR para *S. cicatricosus* y 20 °C, 90% HR para *S. schaefferi*.

S. cicatricosus se estudió además en semicautividad para la determinación de su ritmo de actividad diario en condiciones naturales de luz y temperatura. Para ello se colocó a los ejemplares en un terrario al exterior, situado entre sol y sombra, y se anotaron los valores de temperatura ambiental para cada hora. Dicho estudio se realizó del 10-16.VIII.1992 en el espacio protegido de la Laguna de Ontígola (Toledo).

Con el fin de determinar la influencia de la temperatura en el bioritmo de *S. schaefferi*, del 14.X al 11.XI.1993 se modificó la temperatura de la cámara, aumentándola 3 °C cada dos días desde un mínimo de 14 °C a un máximo de 29 °C, manteniendo siempre constante la humedad ambiental (85-90%) y oscuridad completa en la cámara.

Durante todo el tiempo que duró el estudio, el terrario fue visitado cada hora a lo largo del período de observación, y en cada visita se registró el número de individuos activos, entendiéndose como tales aquellos que fueran visibles en superficie :

enterrándose y desenterrándose, marchando por el terrario, alimentándose *in situ* o rodando "bolas" de alimento.

Asimismo el alimento se proporcionó de forma regular, en forma de excremento de vaca para *S. schaefferi* y como heces humanas o carne fresca para *S. cicatricosus*. Sin embargo, con el fin de determinar la influencia del alimento en el bioritmo, durante al menos 3-4 días ambas especies fueron sometidas a dieta. Para ello, en esas ocasiones no se renovó el alimento y se eliminaron del terrario todos los restos secos. El papel del alimento sobre la actividad se estudió tanto en condiciones de laboratorio como en condiciones de semicautividad.

RESULTADOS

Como se observa en las figuras 1 y 2, tanto *S. cicatricosus* como *S. schaefferi* presentan un ritmo de actividad diaria claramente diurno.

Bajo condiciones de laboratorio (fig. 1), la actividad de *S. cicatricosus* comienza al amanecer y se prolonga durante el período que se corresponde con las horas de luz solar en su hábitat natural. Alcanza un máximo entre las 10-12 horas y desaparece en el crepúsculo. En condiciones de semicautividad, sometido a ciclos naturales de luz y temperatura, presenta un ritmo muy similar pero su actividad parece ser más intensa.

S. schaefferi (fig. 2), en las condiciones controladas de la cámara, mostró un ritmo de actividad unimodal diurno muy parecido al anterior con máximo entre las 9-13 h.

Respecto al papel de la temperatura en el bioritmo de *S. schaefferi* (fig. 3), se observó que un incremento de la temperatura determinaba un aumento notorio tanto en la intensidad (número de individuos activos) como en la amplitud (número de horas de actividad de la especie), de modo que la actividad diurna podía ampliarse hasta abarcar las 24 horas del día. En todo caso, durante el tiempo que duró este experimento, el ritmo básico diurno de la especie no cambió sustancialmente.

El resultado más interesante lo proporcionó el factor recurso. En *S. cicatricosus* la ausencia de alimento producía un acortamiento en su período de actividad (fig. 1), tanto en condiciones de laboratorio como en condiciones de semicautividad. En estas últimas la actividad comenzaba siempre al amanecer y alcanzaba su máximo entre las 10-12 h, período en el que se observaban repetidos intentos de vuelo. Si no encontraba alimento, la actividad cesaba a partir de las 14 h, si por el contrario existía alimento disponible la actividad se prolongaba hasta el crepúsculo. Se observó el mismo comportamiento en condiciones de laboratorio, salvo que en este caso no se produjeron intentos de vuelo.

Cuando el experimento se repitió con *S. schaefferi* en condiciones de laboratorio, no se obtuvo un resultado similar (fig. 2). La presencia constante de alimento no parece afectar decisivamente ni a la amplitud ni a la intensidad de la actividad.

DISCUSION Y CONCLUSIONES

Estos resultados permiten sugerir que el ritmo de actividad diario de ambas especies es diurno, y que presenta un fuerte componente endógeno que se manifiesta cuando los factores externos se mantienen constantes (condiciones de laboratorio). La existencia de un reloj interno ("free-running clock") que restringe la actividad diaria de estas especies,

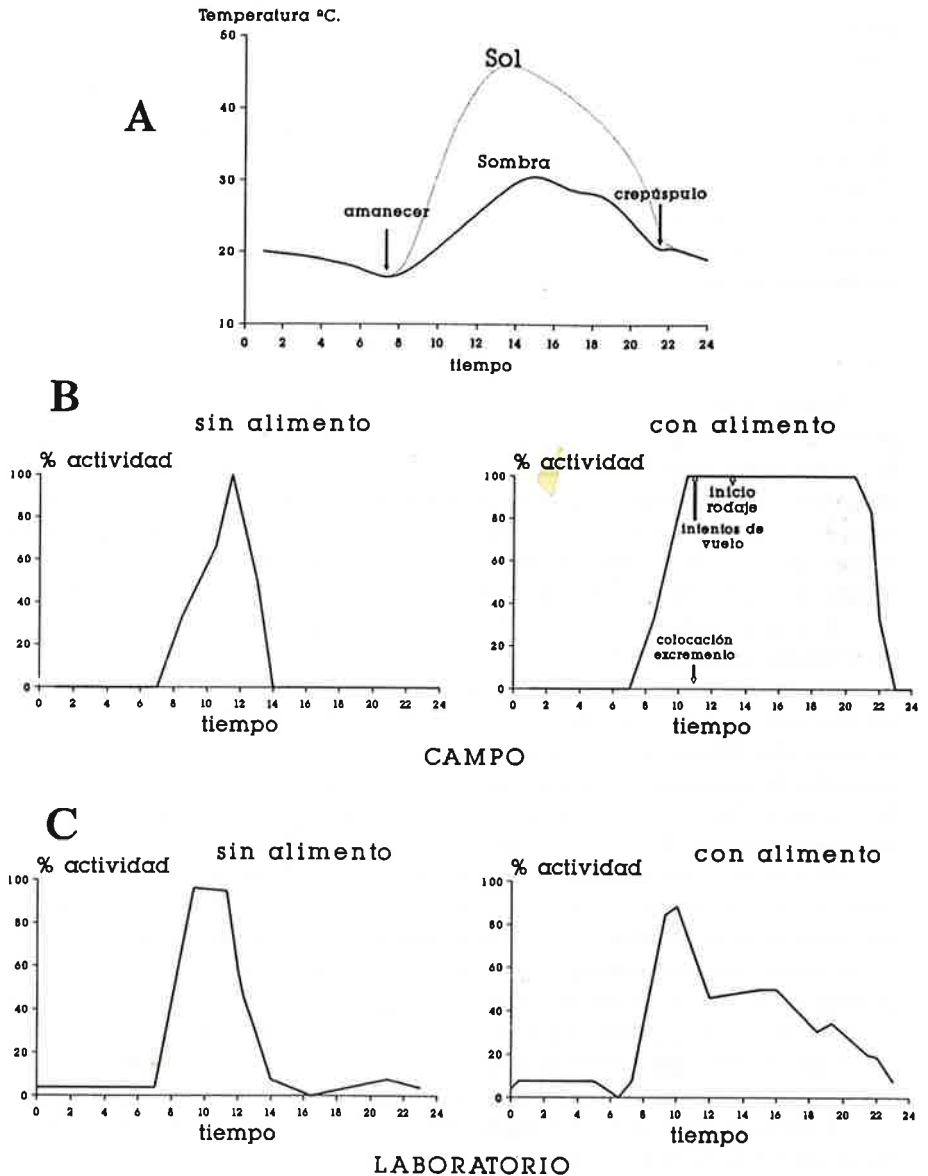


Fig. 1.- Ritmo de actividad diaria de *Scarabaeus cicatricosus* en condiciones de semicautividad (B) y laboratorio (C). (A) Variación diaria de la temperatura en condiciones naturales.

les proporciona un marco temporal para sus actividades (SAUNDERS, 1976) y se ha encontrado en especies de familias cercanas (WARNECKE, 1966, WENSLER, 1974, GROSFILLEY & BUISSON, 1982, VICO *et al.*, 1986, GROSFILLEY, 1989).

No obstante, y como es frecuente en insectos (SAUNDERS, 1976), esta oscilación endógena está modulada de forma continua por factores externos ("Zeitgebers") como

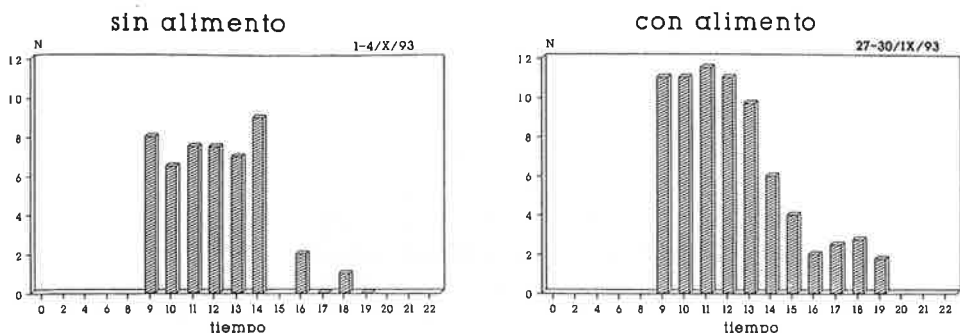


Fig. 2.- Ritmo de actividad diaria de *S. schaefferi*. N = Número de individuos activos.

luz y temperatura. Es difícil evaluar el papel de estos factores en el ritmo de actividad sin realizar más investigaciones. Sin embargo, parece probable que tal y como se sugiere para *Geotrupes stercorosus* (GROSFILLEY & BUISSON, 1982), los factores externos no actúen como desencadenantes de la actividad pero permitan sincronizar el ritmo endógeno a las variaciones de las condiciones ambientales.

El papel modulador de la temperatura se muestra en el experimento con *S. schaefferi*. Un incremento de la temperatura ambiental no altera el ritmo básico diurno de la especie pero amplía sustancialmente el período de actividad diaria y aumenta el número de individuos activos. Probablemente la luz juegue también un papel importante en la actividad diaria. GROSFILLEY & BUISSON (1982) lo señalan como el factor más importante en la sincronización de las actividades circadianas de *G. stercorosus* (abrupto cambio de intensidad entre el alba y el ocaso).

Este no es un resultado inesperado. En los Escarabeidos coprófagos es sabido que las especies pueden acomodar su actividad diaria según las condiciones ambientales, sobre todo con la temperatura (LANDIN, 1961, 1968, KOSKELA, 1979, MENA *et al.*, 1989, DOUBE, 1991) y con la luz (HOUSTON & MCINTYRE, 1985). Ello es una evidencia indirecta de la plasticidad de este ritmo endógeno. De este modo la actividad diaria se modifica a lo largo del período fenológico (CARNE, 1956, FINCHER *et al.*, 1971, KOSKELA, 1979), y también espacialmente a escala regional (KOSKELA, 1979, DOUBE, 1983). En el norte de Europa la mayoría de las especies son diurnas y se muestran activas en los períodos más cálidos (LANDIN, 1968, KOSKELA, 1979). Sin embargo, en las regiones tropicales hay, en promedio, tantas especies diurnas como nocturnas (HANSKI & CAMBEFORT, 1991) y en las regiones áridas es mayor el número de especies nocturnas (HANSKI, 1991). KOHLMANN (1991) constata un caso concreto (*Megatoposoma candezzei*) en el que la actividad diaria varía con la localidad. También DOUBE (1983) menciona que la preferencia de hábitat puede ser el resultado del confinamiento de las especies entre unas intensidades lumínicas determinadas.

Sin duda el resultado más novedoso e interesante ha sido la influencia del recurso trófico en la actividad diaria. GROSFILLEY & BUISSON (1982) sugieren que, en condiciones de laboratorio, la presencia constante de alimento, es la causa de la ausencia de vuelo. En nuestro caso, las dos especies nunca volaron en condiciones de laboratorio, excepto cuando se las sometió a un stress térmico acusado y puntual (35°C).

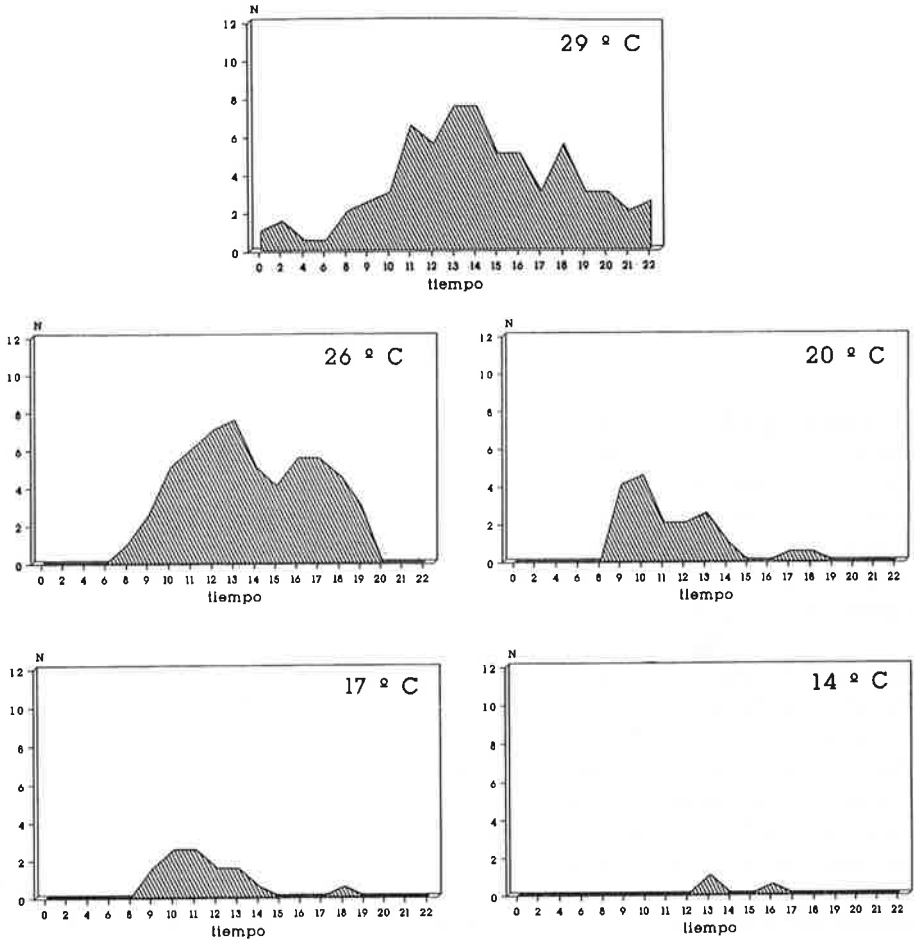


Fig. 3.— Actividad diaria de *S. schaefferi* a distintas temperaturas ambientales (condiciones de laboratorio).

En condiciones de semicautividad, los individuos de *S. cicatricosus* expuestos a radiación solar directa, siempre iniciaron el vuelo tanto en presencia como en ausencia de alimento. Por todo ello nos inclinamos a pensar que el vuelo es una actividad más relacionada con el balance energético interno (BARTHOLOMEW & HEINRICH, 1978) que con la presencia o ausencia de alimento. Sin embargo, el alimento sí afecta a la actividad general de *S. cicatricosus*. Esta especie, tras el pico de actividad máxima que coincide con el período de vuelo, cesa su actividad si no encuentra alimento; si lo encuentra, continúa activo hasta el anochecer.

Una estrategia comportamental de este tipo ofrece ventajas desde el punto de vista energético. El individuo rentabiliza su esfuerzo minimizando el gasto energético cuando los beneficios no compensan. Cabe esperar una situación de este tipo cuando el cociente entre el número de individuos y la cantidad de recurso sea alto, es decir cuando las posibilidades de actuación de la competencia intraespecífica son mayores. Por otra

parte, aunque ventajosa desde el punto de vista energético, una estrategia de este tipo no es esperable que favorezca la dispersión, ya que limita el período de actividad diaria en ausencia de excremento.

S. schaefferi presenta un comportamiento distinto. La especie se muestra activa en ausencia de alimento o incluso, aunque éste sea escaso. Así pues, todo hace pensar que no se trata de una estrategia universal entre los Escarabeidos coprófagos.

S. cicatricosus es una especie de considerable tamaño (unos 2 cm) restringida a los hábitats costeros del sur de la Península Ibérica y el norte del Africa occidental (BARAUD, 1992). En el Parque Nacional de Doñana (Huelva), donde se encuentran las poblaciones conocidas mejor establecidas, es abundante y muy activa en la búsqueda de todo tipo de alimento. Se trata de la única especie paleártica con hábitos necrófagos claramente constatados (LOBO *et al.*, 1992). *S. schaefferi*, en cambio, es una especie ampliamente distribuida por toda la Región Paleártica y de un tamaño muy inferior (unos 9 mm.).

¿Existe alguna relación entre la posesión de esta estrategia y el rango geográfico? ¿Podría estar este mecanismo comportamental de ahorro energético relacionado con el tamaño de las especies? Cabe pensar que el comportamiento de *S. cicatricosus* pueda ser ventajoso a escala local (desde el punto de vista energético), pero no tanto a escala regional (desde el punto de vista de la dispersión). Es conocido que las especies de gran tamaño están incapacitadas para mantener un metabolismo alto durante prolongados períodos de tiempo (BARTHOLOMEW & HEINRICH, 1978). En cambio un comportamiento como el de *S. schaefferi*, tal vez no tan ventajoso a escala local, puede representar una estrategia de dispersión más activa a escala regional.

En definitiva, los resultados del estudio permiten establecer que ambas especies de escarabeidos presentan un ritmo circadiano diurno de fuerte componente endógeno pero posiblemente modulado por factores ambientales, entre los que se encuentra la temperatura en *S. schaefferi* y el alimento en el caso de *S. cicatricosus*.

AGRADECIMIENTO. - Este trabajo se realizó gracias al Proyecto FAUNA IBERICA PB92-0121 financiado por la D.G.I.C.Y.T. y a sendas Becas de Introducción a la Investigación del C.S.I.C. concedidas a Domingo Iglesias Fuentes (1992) y a uno de los autores (I. Sanmartín).

BIBLIOGRAFIA

- BARAUD J., 1992. - *Faune de France. Coléoptères Scarabaeoidea d'Europe*. Société linnéenne de Lyon, 856 pp.
- BARTHOLOMEW G. A. & HEINRICH B., 1978. - Endothermy in African dung beetles during flight, ball making and ball rolling. *Journal of Experimental Biology*, 73: 65-83.
- CAMBEFORT Y., 1991. - Dung beetles in tropical savannas. In: I. Hanski & Y. Cambefort (eds), *Dung Beetle Ecology*: 156-178. Princeton University Press, New Jersey, 481 pp.
- CARNE P. B., 1956. - An ecological study of the pasture scarab *Aphodius hawitti* Hope. *Australian Journal of Zoology*, 4: 259-315.
- DOUBE B. M., 1983. - The habitat preference of some bovine dung beetles (Coleoptera, Scarabaeidae) in Hluhluwe Game Reserve, South Africa. *Bulletin of entomological Research*, 73: 357-371.
- 1991. - Dung beetles of southern Africa. In: I. Hanski & Y. Cambefort (eds), *Dung Beetle Ecology*: 133-155. Princeton University Press, New Jersey, 481 pp.

- FINCHER G. T., DAVIS, R. & STEWART, T. B., 1971. – Flight activity of coprophagous beetles on a swine pasture. *Annals of the Entomological Society of America*, **64** (4) : 855-860.
- GEISLER M., 1961. – Untersuchungen zur Tagesperiodik des Mistkafers *Geotrupes silvaticus* Panz. *Zeitschrift für Tierpsychologie*, **18** : 389-420.
- GILL B.D., 1991. – Dung beetles in tropical American forest. In: I. Hanski & Y. Cambefort (eds), *Dung Beetle Ecology* : 211-229. Princeton University Press, New Jersey, 481 pp.
- GROSFILLEY A., 1989. – Précisions sur le rythme de déplacement circadien diurne de l'insecte coléoptère coprophage *Geotrupes stercorosus* L. *Bulletin de la Société zoologique de France*, **114** (2) : 55-60.
- GROSFILLEY A. & BUISSON B., 1982. – Données sur les activités locomotrices circadiennes d'un insecte Scarabaeidae coprophage, *Geotrupes stercorosus* L. *Comptes rendus des séances de la Société de Biologie*, **176** (3) : 329-334.
- HANSKI I., 1991. – North temperate dung beetles. In: I. Hanski & Y. Cambefort (eds), *Dung Beetle Ecology* : 75-96. Princeton University Press, New Jersey, 481 pp.
- HANSKI I. & CAMBEFORT Y., 1991. – Resource partitioning. In: I. Hanski & Y. Cambefort (eds), *Dung Beetle Ecology* : 330, 349. Princeton University Press, New Jersey, 481 pp.
- HOUSTON K. W. W. & MCINTYRE P., 1985. – The daily onset of flight in the crepuscular dung beetle *Onitis alexis*. *Entomologia Experimentalis et applicata*, **39** : 223-232.
- KOHLMAN B., 1991. – Dung beetle in subtropical North America. In: I. Hanski & Y. Cambefort (eds), *Dung Beetle Ecology* : 133-155. Princeton University Press, New Jersey, 481 pp.
- KOSKELA H., 1979. – Patterns of diel flight activity in dung inhabiting beetles: an ecological analysis. *Oikos*, **33** : 419-439.
- LANDIN B. O., 1961. – Ecological studies on dung beetles (Col. Scarabaeidae). *Opuscula Entomologica. Supplementum*, **19** : 1-228.
- 1968. – The diel flight activity of dung beetles (Col. Scarabaeidae). *Opuscula Entomologica. Supplementum*, **32** : 1-172.
- LOBO J. M., MARTIN-PIERA F. & COCA-ABIA M., 1992. – Hábitos necrófagos en *Scarabaeus cicatricosus* (Lucas, 1846). *Eos*, **68** (2) : 202-203.
- MENA J., GALANTE E. & LUMBRERAS C. J., 1989. – Daily flight activity of Scarabaeidae and Geotrupidae (Col) and analysis of the factors determining this activity. *Ecologia Mediterranea*, **XV** (1/2) : 69-80.
- SAUNDERS D. S., 1976. – *Insect clocks*, G. A. Kerkut (ed), Pergamon Press, Oxford, 279 pp.
- VICO L., GROSFILLEY A. & BUISSON B., 1986. – L'influence de la lumière sur le rythme locomoteur circadien endogène d'un insecte coprophage. *Bulletin de la Société zoologique de France*, **110** (4) : 413-419.
- WARNECKE H., 1966. – Vergleichende Untersuchungen zur tagesperiodischen Aktivität von 3 *Geotrupes* - Arten. *Zeitschrift Tierpsychologie*, **23** : 513-536.
- WENSLER R. J., 1974. – Crepuscular activity of adult *Sericesthis germinata* (Coleoptera, Scarabaeidae) : influence of circadian rhythmicity and light intensity. *New Zealand Journal of Zoology*, **1** : 197-204.