

Síntesis

**HISTORIA DE VIDA Y COMPORTAMIENTO DE UN
ESCARABAJO NECROFAGO: *CANTHON CYANELLUS
CYANELLUS* LECONTE (COLEOPTERA: SCARABAEINAE)**

MARIO E. FAVILA

Instituto de Ecología, A.C. Apartado Postal 63, 91000, Xalapa, Veracruz, MEXICO.
E-mail: favila@ecologia.edu.mx

RESUMEN. Se presenta una síntesis y un análisis sobre la historia de vida y el comportamiento reproductor de *Canthon cyanellus cyanellus* LeConte (Coleoptera: Scarabaeinae), un escarabajo rodador necrófago de las selvas del neotrópico. Halffter en 1977 propuso a esta especie como representante del patrón V de nidificación de la subfamilia Scarabaeinae. Los comportamientos más importantes de *C. c. cyanellus* durante la nidificación son la formación de un nido múltiple -con varias bolas nido- y el cuidado a las crías por los padres. Según Halffter, el macho transporta varias bolas de alimento del cadáver al nido, con las que la hembra hace varias bolas nido en el curso de una semana. Sin embargo, estudios recientes de laboratorio y campo muestran que la hembra elabora varias bolas nido a partir de una gran bola de alimento rodada por el macho una sola vez al nido. Algunos factores que afectan el éxito reproductivo de esta especie son: 1) edad de la primera reproducción de las hembras: entre más joven sea una hembra en su primer apareamiento, mayor será su éxito reproductivo pero menor su longevidad; 2) frecuencia de apareamientos: las hembras que sólo se aparean una vez en su vida ponen más huevos que las hembras que se aparean varias veces, pero el número de crías de las primeras es menor que el de las últimas, lo que sugiere que un sólo apareamiento no es suficiente para fertilizar todos los huevos; 3) calidad del alimento: el éxito reproductivo de las hembras aumenta cuando tienen alimento de alta calidad nutritiva; 4) suministro irregular de alimento: hembras con suministro irregular de alimento tienen el mismo éxito reproductivo que hembras con suministro regular de alimento, manifestando la flexibilidad de esta especie al uso de un recurso nutricionalmente rico, pero efímero y discontinuo en el tiempo y el espacio; además, la longevidad de las hembras aumenta con un suministro irregular de alimento. Los adultos inmaduros de ambos sexos de 1 a 5 días de edad, combaten con machos y hembras por la comida, y roban y fragmentan bolas de alimento a parejas que van a nidificar. Los individuos de 6 a 10 días, ruedan bolas de alimento en forma cooperativa con individuos de sexo opuesto; sin embargo, las parejas son muy inestables y es frecuente que combatan de nuevo por la bola. A partir de los 11 días de vida, el comportamiento cooperativo durante el rodaje de bolas de alimento es la actividad más importante de las parejas, y las luchas por el alimento sólo se dan con los individuos del mismo sexo. El reconocimiento sexual en esta especie es químico y está relacionado con hidrocarburos cuticulares. Las bolas de alimento son impregnadas con sustancias secretadas por las glándulas abdominales y pigdiales de los machos durante el rodaje, atrayendo a las hembras a corta distancia; las bolas rodadas por los machos también tienen un efecto repelente sobre competidores y depredadores. Los machos atraen a las hembras a larga distancia con feromonas sexuales volátiles. Los machos pueden nidificar con hembras previamente copuladas por otros machos, por lo que la competencia espermiática puede jugar un papel relevante sobre el comportamiento reproductor de esta especie. El amplio conocimiento de la ecología y el comportamiento de *C. c. cyanellus* permite proponer

Favila: Historia de vida de Canthon c. cyanellus

a esta especie como un organismo modelo para estudios de biología evolutiva.

PALABRAS CLAVE: Scarabaeidae, *Canthon*, cuidado parental, comportamiento reproductor.

ABSTRACT. Synthesis and analysis on the life history and behavior of *Canthon cyanellus cyanellus* LeConte (Coleoptera: Scarabaeinae), a necrophagous ball roller scarab from the neotropical rain forests, is presented. In 1977, Halffter proposed this species as representative of the V nesting pattern in the subfamily Scarabaeinae. The most important behaviors of *C. c. cyanellus* during nesting are the formation of a multiple nest with several brood balls and parental care of offspring. According to Halffter, the male transports several food balls from a corpse to the nest; the female uses them to make several brood balls in the nest over a period of one week. However, laboratory and field studies have shown that the female produces several brood balls with one large food ball rolled by the male to the nest. The following factors affect the reproductive success of this species: 1) the age at reproduction: early mating increases the lifetime reproductive success of females but decreases their longevity; 2) frequency of mating: females that mate only once in their life lay more eggs than females that mate several times, but the number of offspring of the former is smaller than that of the latter, suggesting that a single mating is not enough to fertilize all eggs; 3) food quality: female reproductive success increases when they are provided with highly nutritious food; 4) irregular food supply: females with an irregular food supply have the same reproductive success as females with a regular food supply, which suggests a flexibility in the use of a resource that is nutritionally rich but ephemeral and variant with space and time. Furthermore, female longevity increases with an irregular supply of food. Immature adults of 1 to 5 days fight with males and females over food, stealing and fragmenting the balls of other pairs. Individuals of six to 10 days begin the cooperative rolling of food balls with individuals of the opposite sex, but the pairs are unstable and frequently fight over food balls again. From 11 days of life, cooperative behavior during food ball rolling is the most important activity of the male-female pairs, and fights over food only occur between individuals of the same sex. Sexual recognition in this species is chemically mediated and is related to the production of cuticular hydrocarbons. Food balls are impregnated with substances secreted by the male abdominal and pigydial glands during rolling, attracting females from a short distance. These secretions also have a repellent effect on competitors and predators. Males attract females from long distances via volatile sexual pheromones. Sperm competition may affect the behavior of this species, as males can nest with previously copulated females. Extensive knowledge of the ecology and behavior of *C. c. cyanellus* makes this species a model organism for studies of evolutionary biology.

KEY WORDS: Scarabaeidae, *Canthon*, parental care, reproductive behavior.

Canthon cyanellus cyanellus LeConte, es un escarabajo que forma parte del grupo conocido como escarabajos rodadores del estiércol o escarabajos peloteros. Halffter (1977) propuso a *Canthon c. cyanellus* como la especie modelo que representa el patrón V de nidificación de la subfamilia Scarabaeinae, el más complejo dentro de los rodadores. Posteriormente Halffter y Edmonds (1982) hicieron un etograma de la especie, el cual está ampliamente documentado en el trabajo de Halffter *et al.* (1983). La información que a continuación se presenta se basa fundamentalmente en estos tres trabajos.

Canthon c. cyanellus es un escarabajo rodador necrófago originario de los bosques tropicales de América (Fig. 1). Los adultos tienen su actividad reproductora durante el periodo de lluvias (mayo a septiembre), usando cadáveres de vertebrados pequeños como fuente de alimentación. La unidad reproductora es una pareja formada por un macho y una hembra. Los escarabajos localizan los cadáveres por sus olores y las

parejas se forman en la fuente de alimentación. Si los individuos son del mismo sexo se separan o combaten por el alimento, si son de sexo contrario cooperan en la construcción y rodaje de una bola de carroña para nidificar. Durante el rodaje, el macho sujeta la bola con las patas posteriores y ocasionalmente con las medias, apoyando las patas anteriores en el suelo para impulsarse, mientras que la hembra viaja sobre la bola y aparentemente sirve de contrapeso. A una distancia de dos a tres metros del cadáver, el macho entierra la bola sobre la que va montada la hembra. En el nido, la pareja efectúa la cópula y la hembra elabora la primera bola nido cubriendo el alimento con una gruesa capa de tierra y construyéndole una proyección del mismo material; el huevo es puesto en una pequeña cámara en el ápice de esta proyección. El macho regresa al otro día al cadáver y transporta otra bola de alimento para la hembra. El proceso se repite hasta que el nido tiene de 2 a 6 bolas nido (Fig. 2). Una vez terminada la construcción de todas las bolas nido, la hembra permanece en el nido cuidándolas y retocándolas, con lo que evitan que se deterioren, hasta que las larvas llegan al tercer estadio de desarrollo. El macho puede permanecer en el nido con la hembra, pero su estancia no es obligada y generalmente dura menos tiempo. Los adultos inmaduros eclosionan de las bolas nido 64 días después de la oviposición.

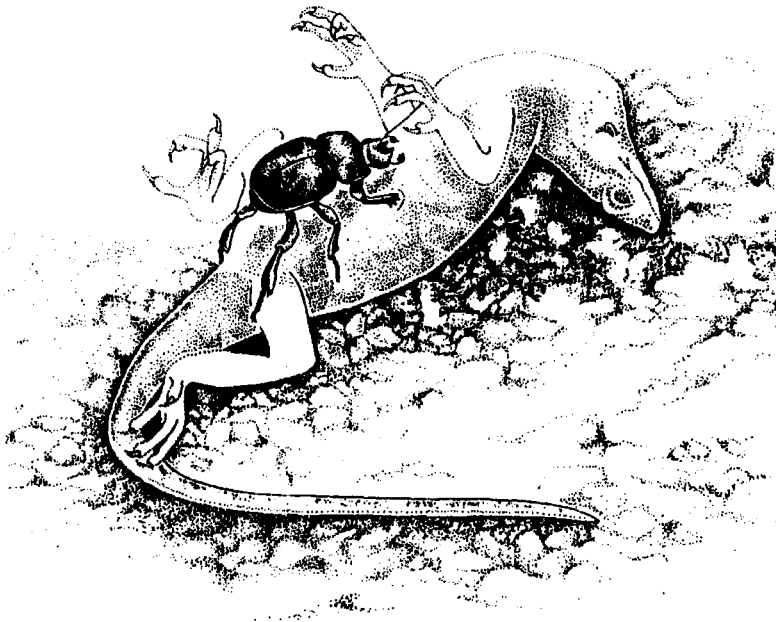


Figura 1. Macho de *Canthon cyanellus cyanellus* sobre un cadáver de *Anolis uniformis*, lagartija de la región de Los Tuxtlas (Foto de Favila y Díaz, 1997).

Favila: Historia de vida de *Canthon c. cyanellus*

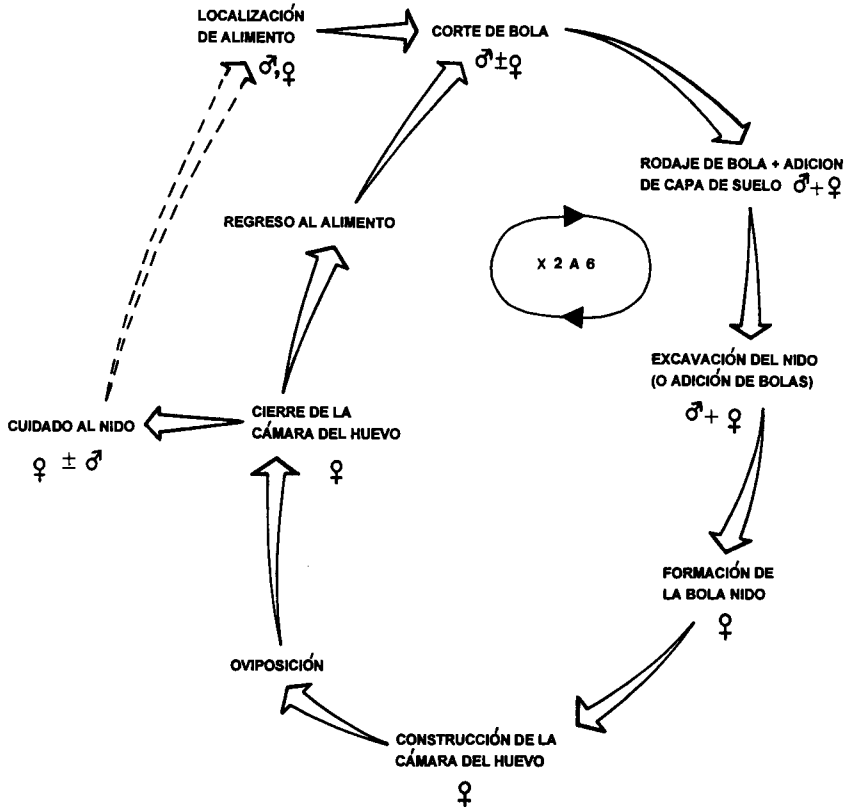


Figura 2. Nidificación de *Canthon cyanellus cyanellus* de acuerdo a Halffter y Edmonds (1982).

Después de los trabajos de Halffter y colaboradores, esta especie ha sido una de las más estudiadas de los Scarabaeinae (Halffter, 1997). En este artículo presento una síntesis y un análisis de mis trabajos y de mis colaboradores y colegas sobre la ecología y el comportamiento de *C. c. cyanellus*.

La estructura de este trabajo es la siguiente. 1) Primero doy un panorama general de la historia natural de los escarabajos del estiércol, y más específicamente de los escarabajos rodadores. 2) Analizo la historias de vida de *C. c. cyanellus*. El tema de historias de vida tiene como objetivo analizar la forma en que las presiones selectivas han moldeado las características del ciclo de vida de los organismos (Stearns, 1992). Algunos de los parámetros que se analizan para conocer la historia de vida de una especie son: la edad a la que se alcanza la madurez, la fecundidad, la sobrevivencia

de las diferentes clases de edad y el número de eventos reproductivos. Esto es en buena parte lo que se analiza en este apartado. 3) A partir de esta sección me dedico a analizar lo que Klemperer (1983) llamó el estudio del estilo de vida de los organismos; es decir, el estudio de la forma en que el comportamiento se vincula con el éxito reproductivo de una especie. Abordo la ontogenia de la especie, describiendo primero el desarrollo larvario, para asociarlo después con el comportamiento de cuidado que los padres proveen a las crías; luego, abordo la ontogenia del comportamiento durante la maduración gonádica, la cual ha sido muy poco estudiada en los Scarabaeinae. 4) Posteriormente analizo la relación entre el comportamiento reproductor y la comunicación química. Los Scarabaeinae y en particular la tribu Scarabaeini, o escarabajos rodadores, tienen un sistema de glándulas tegumentarias exocrinas muy diversificado que está claramente relacionado con la atracción y el reconocimiento sexual, así como con la defensa contra depredadores y con la protección del nido (Bellés y Favila, 1983; Pluot-Sigwalt, 1983, 1991; Favila, 2001). 5) Dedico un apartado a la nidificación. La hipótesis sobre el origen del nido formado por varias bolas nido, o nido múltiple, es reformulada. Analizo algunas de las presiones ecológicas que han dado lugar al cuidado de las crías por parte de los padres en esta especie; así mismo, busco una explicación a la presencia del macho en el nido durante la nidificación. 6) Concluyo este análisis proponiendo un nuevo esquema del comportamiento de *C. c. cyanellus* que involucra todo su ciclo de vida. 7) Finalmente, comento las últimas líneas de investigación que, junto con mis estudiantes, estamos desarrollando con esta especie. Enfoco este trabajo en un contexto ecológico evolutivo. No procuro sólo describir el "cómo" sino trato de dar una explicación del "porqué" de los comportamientos observados.

CARACTERÍSTICAS GENERALES DE LA HISTORIA NATURAL DE LOS SCARABAEINAE

Antes de entrar de lleno con *C. c. cyanellus*, comentaré aquellos rasgos de la historia natural de los Scarabaeinae que considero importantes para entender el contexto ecológico y el evolutivo en los que analizaré a la especie.

Las historias de vida de los Scarabaeinae están influenciadas principalmente por las particularidades de su alimento. El estiércol y la carroña son recursos nutricionalmente ricos pero efímeros y discontinuos en el espacio y el tiempo, factores que favorecen la agregación de escarabajos y otros insectos, así como la rápida relocalización del alimento a sitios menos competidos. La mejor descripción del escenario de competencia que se vive en estos ambientes es el llamado efecto de prioridad (Hanski y Kuusela, 1977): "El que llega primero se sirve mejor". Los

Favila: Historia de vida de Canthon c. cyanellus

Scarabaeinae tienen comportamientos alimentarios y reproductores elaborados. Es común encontrar especies con cooperación de ambos sexos previa a la oviposición; así como especies que cuidan a sus crías durante la nidificación. Aunado a estas características, la producción total de huevos por hembra es reducida, generalmente menos de 20 (Halffter y Edmonds, 1982). La baja producción de huevos está asociada a que las hembras de todas las especies de los Scarabaeinae tienen solamente un ovario (Halffter y Matthews, 1966).

La historia natural de los Scarabaeinae ha sido analizada por Halffter y Matthews (1966), Halffter (1977), y Halffter y Edmonds (1982) a partir de observaciones en campo y laboratorio, lo que les ha permitido proponer hipótesis sobre la evolución de la nidificación del grupo. De acuerdo a estos autores, el carácter efímero y la distribución en parches del alimento favorecen la agregación y la competencia intensa por el recurso. La respuesta adaptativa principal a estas presiones ha sido reducir las interacciones competitivas a través de dos grandes estrategias de relocalización del alimento. En la primera, el excremento es guardado en una galería previamente excavada debajo o a un lado del mojón (especies cavadoras); mientras que en la segunda, un fragmento de alimento en forma de bola es rodado a una cierta distancia y enterrado a poca profundidad (especies rodadoras). El comportamiento nidificador se originó del comportamiento alimentario en ambos grupos y va desde la construcción de nidos simples, sin cuidado a la progenie, hasta la formación de nidos complejos, con varias bolas nido y cuidado a las crías por los padres (cuidado parental). Cabe mencionar aquí, que existe un grupo de especies conocido como escarabajos endocópridos (Bornemissza, 1970), que se alimenta y nidifica en la boñiga. El factor principal que permitió el desarrollo del elaborado comportamiento nidificador de los Scarabaeinae fue la relocalización del alimento (enterrarlo o rodarlo), proceso que hace a éste un recurso más estable y predecible en el tiempo y en el espacio.

Los dos mecanismos de relocalización del alimento promovieron la incursión en dos nuevas zonas adaptativas para los Scarabaeinae -la profundidad y la superficie del suelo. La selección natural ha actuado en forma diferente sobre las especies que siguieron cada estrategia; las adaptaciones morfológicas y del comportamiento difieren considerablemente en los polos opuestos adaptativos (véase Halffter y Edmonds, 1982 para más detalles).

Principales rasgos adaptativos de los escarabajos rodadores (Scarabaeini). Para la comprensión del estilo de vida de los escarabajos rodadores, hay que considerar varios aspectos fundamentales de su biología y morfología que los separan de los cavadores. A continuación se comentan los más importantes relacionados con este trabajo.

1) *Comportamiento de relocalización del alimento.* Los Scarabaeini transportan y así relocalizan el alimento, rodándolo a diferentes distancias, como respuesta a la desecación rápida y a la fuerte competencia en la fuente de alimentación. Cuando los escarabajos son inmaduros, se presenta la formación y el rodaje de bolas de alimento en forma individual; las bolas de alimento para la nidificación son rodadas por parejas sexualmente maduras. La posición de rodaje en los rodadores varía, pero el escarabajo generalmente va cabeza abajo con la bola detrás, las patas delanteras sobre el suelo y las otras sobre la bola, con las patas medias tocando ocasionalmente el suelo (posición de empuje). Esta es la posición usual en la subtribu Canthonina, grupo al que pertenece *C. c. cyanellus*. Durante el rodaje de una bola de alimento para nidificar, el macho generalmente asume la posición de empuje y la hembra se balancea sobre la bola. En otras especies la hembra puede tener un papel más activo en el rodaje, jalando la bola en la posición de "tira" (véase Halfiter y Matthews, 1966 para más detalles).

2) *Cantidad de alimento transportado.* La fuerte presión competitiva en la fuente de alimentación provoca que los escarabajos rodadores corten sólo un fragmento pequeño de excremento o de carroña en forma de bola. Esta es una limitante energética para los adultos, pero lo es principalmente para sus crías, y tiene consecuencias en la evolución de los comportamientos alimentarios y reproductores de este subgremio (Halfiter y Edmonds, 1982). Por otra parte, la bola de alimento se transforma en el medio donde la gran mayoría de los escarabajos rodadores interactúan a nivel intrasexual e intersexual. De esta forma, el comportamiento de los escarabajos rodadores gravita en buena parte alrededor de la bola de alimento.

3) *Morfología asociada con el rodaje.* En los Scarabaeini significa una pérdida parcial o total de la habilidad para cavar. Aunque la morfología externa de los rodadores es muy variable, algunos rasgos generales se pueden mencionar: a) el cuerpo es generalmente ovalado como consecuencia, probablemente, de la disminución de las presiones selectivas sobre la actividad de cavar, que son muy fuertes en el caso de los escarabajos cavadores; b) las patas, particularmente las tibias posteriores, son estrechas y alargadas lo cual facilita la construcción y rodaje de las bolas de alimento (Halfiter y Edmonds, 1982).

4) *Cambios morfológicos a nivel tegumentario.* Hay otras adaptaciones morfológicas asociadas al rodaje no fácilmente visibles; por ejemplo, las glándulas tegumentarias. Pluot-Sigwalt (1982, 1983, 1986, 1988a,b y 1991, 1995), ha encontrado una gran variabilidad de glándulas esternas con un claro dimorfismo sexual intraespecífico. Las glándulas abdominales están estrechamente relacionadas al comportamiento de los rodadores (Pluot-Sigwalt, 1991; Favila, 2001), como se verá más adelante.

5) *No hay dimorfismo sexual o es poco aparente.* Aunque se desconocen las causas de que no haya dimorfismo sexual aparente en los escarabajos rodadores, este hecho

Favila: Historia de vida de Canthon c. cyanellus

sugiere que el mantenimiento de las relaciones de la pareja y la discriminación del sexo pueden depender más de señales químicas que de visuales (Halffter y Edmonds, 1982).

6) *El ciclo de vida está relacionado con factores ambientales.* Una característica común del ciclo de vida de todos los Scarabaeinae es que está fuertemente constreñido por factores ambientales. Aún en zonas tropicales los Scarabaeinae son estacionales. La actividad reproductora de un buen número de especies está restringida al periodo de lluvias (Hanski, 1989).

Cuidado parental en los Scarabaeinae. En los Scarabaeinae hay especies en las que los adultos cuidan a sus pupas o larvas por algún periodo de tiempo (Halffter y Matthews, 1966; Halffter, 1977; Halffter y Edmonds, 1982, Halffter, 1997). El cuidado parental es una de las posibles respuestas que minimiza las condiciones adversas para la descendencia (Tallamy y Wood, 1986). Wilson (1975) identifica cuatro condiciones que han promovido el cuidado parental: 1) hábitats estables; 2) ambientes físicos extremadamente duros; 3) depredación; y, 4) recursos alimentarios nutricionalmente ricos y efímeros. La última condición es propia del excremento y la carroña, y entre los escarabajos del estiércol hay especies que cuidan a sus crías. Sin embargo, las presiones selectivas responsables del origen y mantenimiento del cuidado parental en los Scarabaeinae y otros insectos han sido escasamente analizadas (Halffter y Edmonds, 1982; Klemperer, 1983; Tallamy, 1984; Tallamy y Wood, 1986; Crespi, 1990; Crespi y Choe, 1997; Halffter, 1997). Esto tiene una explicación, la evolución del cuidado parental es un proceso complejo y ninguna hipótesis simple ni una sola ruta evolutiva parecen adecuadas para explicar la diversidad de estrategias de inversión parental en los artrópodos terrestres (Zeh y Smith, 1985).

HISTORIA DE VIDA DE *CANTHON CYANELLUS CYANELLUS*

Edad para la reproducción. Se sabe que la cópula es un prerrequisito para que el sistema reproductivo madure en los Scarabaeinae (Halffter y López, 1977; Huerta *et al.*, 1981; Edwards y Aschenborn, 1989; Martínez y Cruz, 1990). Un tema poco estudiado ha sido el efecto que tiene la primera cópula sobre el éxito reproductivo de hembras de diferentes edades. Favila (1993), encontró que las hembras de *C. c. cyanellus* logran su máximo potencial reproductivo sólo si han copulado en los primeros 10 a 25 días después de que eclosionan; sin embargo, una sola cópula en hembras jóvenes es suficiente para que se desencadene el proceso de oviposición; aunque, la fertilización de todos los huevos se logra a través de varias cópulas a lo

largo de su vida (Favila, 1992). Los resultados de Favila (1993) muestran que la hembra tiene un periodo óptimo para reproducirse el cual decrece con la edad. Empero, su longevidad se ve afectada por cópulas tempranas. El apareamiento en hembras jóvenes (10 a 15 días) produce un incremento en el número de huevos puestos en toda su vida, en la sobrevivencia de sus crías y una reducción en el tiempo promedio para la primera oviposición. Sin embargo, las hembras que se aparean jóvenes viven menos que las hembras que se aparean viejas. Resultados similares se han encontrado en otros grupos de insectos (véase Partridge, 1988; Eberhard, 1996).

Aunque las hembras que comienzan a nidificar jóvenes viven menos que las que comienzan a nidificar viejas, las cópulas en hembras jóvenes parece ser un mecanismo que asegura su fecundidad máxima en respuesta a un recurso tan efímero e impredecible como lo es la carroña. Esta hipótesis es soportada por los experimentos del efecto de la variación temporal del alimento sobre el éxito reproductivo de la especie (véase más adelante) y los experimentos del efecto de una sola cópula sobre el éxito reproductivo de las hembras. Por un lado, la primera cópula desencadena la oviposición, aunque se requieren de cópulas posteriores para la fertilización de todos los ovocitos. Por el otro, una vez ocurrida la cópula las hembras jóvenes pueden tener un número grande de crías aún con alimentación irregular en el tiempo. En *Kepher nigroaeneus*, otro escarabajo rodador, se ha encontrado que hay cópulas antes de que comience el periodo reproductivo, lo que tal vez sirve para favorecer el desarrollo de los ovocitos de las hembras (Edwards y Aschenborn, 1989).

Efecto de la disponibilidad irregular del alimento sobre el éxito reproductivo. Una de las características principales del alimento de los Scarabaeinae es su naturaleza impredecible; es decir, hay una distribución espacial y temporal irregular del alimento. Es esperable que los escarabajos puedan responder a esta situación. Para simular el comportamiento aleatorio de la disponibilidad del alimento en el tiempo, Favila (1993) ideó el siguiente experimento: parejas de machos y hembras de edad similar fueron puestas a nidificar, alimentando a cada una de ellas con 15 g de carne de res una vez a la semana, seleccionando el día de suministro de alimento aleatoriamente. El éxito reproductivo de las hembras sometidas a este tratamiento fue comparado con el de hembras en las que las parejas tenían alimento constante (5 g) cada tercer día. De esta forma, la cantidad total de alimento por semana fue la misma en ambos tratamientos, variando únicamente su tasa de acceso. Las hembras con alimentación irregular pusieron un número similar de huevos que las hembras con alimentación regular ($\bar{x} \pm D.S. = 9.9 \pm 0.9$ vs 11.1 ± 0.9 , N.S, prueba de *t*) y la sobrevivencia de las crías fue semejante para ambos tratamientos (88% vs 90%, NS, prueba de X^2), pero el inicio de la oviposición (en días) fue más variable cuando el alimento se suministró en forma aleatoria (38.6 ± 3.9 vs 8.0 ± 1.0 , $p < 0.001$). La

Favila: Historia de vida de Canthon c. cyanellus

longevidad de las hembras (en días) fue significativamente mayor con un suministro irregular de alimento que con un suministro regular (82.9 ± 12.1 vs, 42.0 ± 5.4 , $p < 0.001$). Este experimento representa posiblemente lo que ocurre en condiciones naturales y muestra la capacidad de las hembras de mantener un óptimo reproductivo cuando la disponibilidad del recurso es incierta. Por qué las hembras con alimento inconstante pueden vivir más tiempo es, al momento, poco claro, pero durante estos experimentos se observó que los escarabajos permanecían en estado "quiescente" en el nido durante los periodos sin alimentación; mientras que, durante el periodo de cuidado al nido, las hembras eran esporádicamente activas. Esta disminución en la actividad metabólica es lo que posiblemente alargó la vida de las hembras en este experimento. La variabilidad en el tiempo entre una oviposición y otra se relaciona con la recuperación de la actividad gonádica de la hembra (ver Halffter *et al.*, 1983). Durante la nidificación, las hembras reabsorben sólo el ovocito basal entre una oviposición y la siguiente (Halffter *et al.*, 1983; Martínez y Caussanel, 1984; Martínez y Montes de Oca, 1988). El siguiente ovocito puede ser retenido esperando condiciones apropiadas (e.g., que haya alimento).

Efecto de la calidad del alimento sobre el éxito reproductivo. La calidad nutricional de un cadáver se pierde rápidamente, lo que debe tener un efecto sobre la selección del alimento en los escarabajos necrófagos. Favila (1993), comparó el éxito reproductivo entre hembras alimentadas con carne de alta calidad nutricional (ACN: 13.5% de proteínas y 1.6 de grasas) y hembras alimentadas con carne de baja calidad nutricional (BCN: 5.7 de proteínas y 24 % de grasas). Las hembras alimentadas con ACN pusieron más huevos y vivieron más tiempo que las hembras alimentadas con BCN (producción promedio de huevos por hembra: 13.2 ± 0.9 vs 4.8 ± 0.6 respectivamente; *sobrevivencia -días*: 51.8 ± 2.7 vs 36.7 ± 1.4 , para ambos $p < 0.001$). Asimismo, la sobrevivencia de las crías fue mayor en nidos con ACN que en nidos con BCN (92% vs 23%, $p < 0.001$). En algunas bolas nido construidas con alimento de mala calidad, abiertas 10 días después de la oviposición, se encontraron restos de huevos o larvas de primer estadio. Esto sugiere que los huevos o las larvas no tuvieron suficiente energía para desarrollarse. De esta forma, la calidad del alimento afecta el éxito reproductivo de *C. c. cyanellus*, lo que sugiere que los escarabajos deben seleccionar alimento de alta calidad nutricional para nidificar.

La selección del alimento es un aspecto muy importante en la nutrición de los Scarabaeinae. En el campo *C. c. cyanellus* arriba a los cadáveres de vertebrados pequeños inmediatamente después de haber muerto (Favila y Díaz, 1997); los cadáveres de mamíferos pequeños y medianos en estado avanzado de descomposición pueden ser usados para alimentarse pero no para nidificar (M. Favila, observaciones personales). En condiciones de laboratorio Favila (datos no publicados) ha puesto a

nidificar escarabajos con alimento de dos días de descomposición y nunca ha logrado que se reproduzcan. Por otra parte, Villalobos, Díaz y Favila (1998) encontraron que *C. c. cyanellus* puede alimentarse y reproducirse también con invertebrados, de tamaño medio a grande, recién muertos, lo que manifiesta una vez más la selección del alimento por esta especie; además de que amplía el espectro de recursos nutricionales que utiliza *C. c. cyanellus* para nidificar. La alimentación de adultos inmaduros no es tan selectiva ya que inclusive pueden comer estiércol en el invierno (A. Díaz, comunicación personal). Hanski y Kussela (1977) mencionan que el principio de prioridad "El que llega primero, se sirve mejor" se puede aplicar a los Scarabaeinae. En *C. c. cyanellus* se puede decir "el que llega primero, se reproduce mejor" (Favila, 1993).

COMPORTAMIENTO DURANTE EL PERÍODO DE MADURACIÓN GONÁDICA

Desarrollo larvario. Una bola nido está compuesta por una bola de alimento previamente cortada por la madre ya en el nido, cubierta con una capa de tierra gruesa (3 mm de espesor) que es modelada por la hembra dándole un aspecto piriforme (Fig. 3). En el ápice de la proyección de la bola nido la hembra deposita un huevo en una cámara pequeña (Fig. 3A). Durante los primeros cinco días después de la oviposición, eclosiona la larva de primer estadio y a partir de la cámara del huevo migra hacia el alimento (Fig. 3B). A partir del quinto día se comienza a observar en el exterior de la bola nido pequeñas bolitas de excremento en la unión de la proyección de tierra y la base de la bola (Fig. 3C). El número y tamaño de estas deyecciones aumentan con el tiempo; su presencia es indicador del buen desarrollo del individuo dentro de la bola nido (Favila, 1992). Entre el sexto y décimo día se desarrolla la larva de segundo estadio dentro de la cámara que quedó después de que la larva se alimentó de la bola de carroña (Fig. 3). El desarrollo continúa y a partir del décimo día se encuentran larvas de tercer estadio (Fig. 3E). Prepupas y pupas son observadas a partir del día 20 después de la oviposición (Fig. 3F). Veinticinco a treinta días después de la oviposición ocurre la eclosión de los escarabajos a partir de un agujero circular lateral de la bola nido. El aspecto más relevante a comentar aquí sobre el desarrollo larvario de *C. c. cyanellus* es que, desde que la hembra pone el huevo, pasan de dos a cinco días para que la larva de primer estadio se alimente de la bola de carne. El lapso de tiempo en que el alimento no es consumido por la larva tiene fuertes repercusiones en el comportamiento de los padres, lo cual se analizará más adelante.

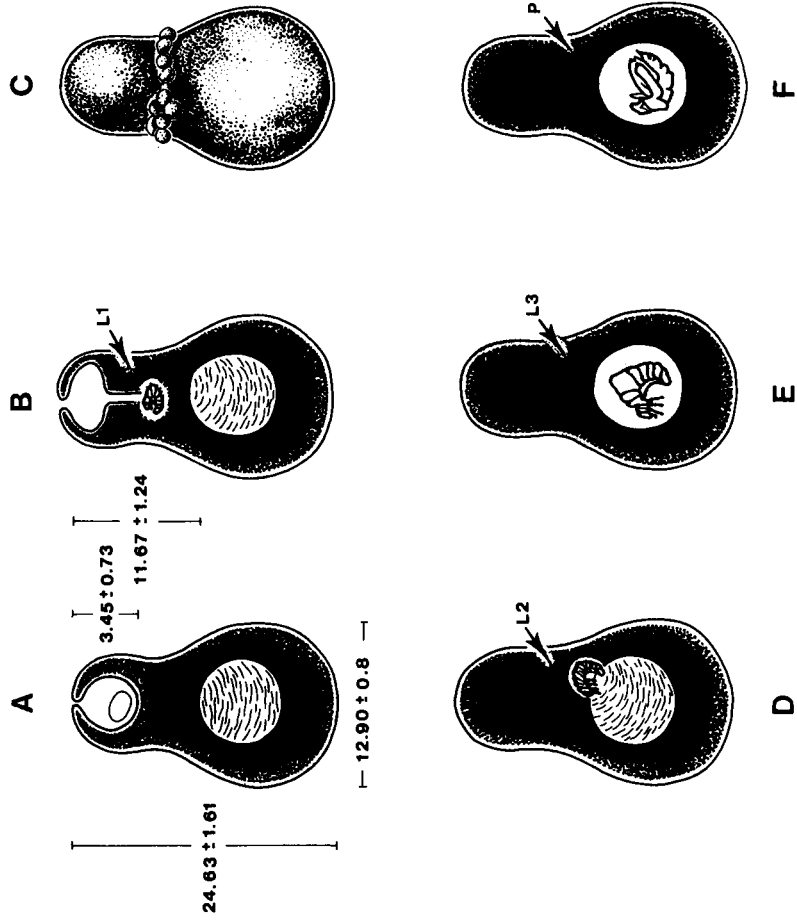


Figura 3. Bola nido de *Canthon cyanellus* y desarrollo de los estadios inmaduros. A: Dimensiones de la bola nido (mm), y ubicación de la bola de alimento y del huevo. B: Larva de primer estadio dirigiéndose a la bola de alimento. C: Excreciones de la larva sobre la bola nido. D: Larva de segundo estadio en la bola de alimento. E: Larva de tercer estadio. F: Pupa.

Ontogenia del comportamiento cooperativo. El alimento consumido por la larva es justo para que se lleve a cabo todo el desarrollo de los estadios inmaduros hasta culminar en la eclosión de un escarabajo adulto, completamente formado, pero totalmente inmaduro. Esta es una característica de todos los Scarabaeinae. Todos al eclosionar son sexualmente inmaduros y tienen que pasar por un periodo de alimentación intensa (Halfpter y Matthews, 1966). El comportamiento de los Scarabaeinae durante el periodo de maduración gonádica ha llamado poco la atención, probablemente porque forma parte de los comportamientos que "son difíciles de atrapar en el acto" (Halfpter y Edmonds, 1982). Hay pocos estudios sobre el comportamiento durante el periodo de maduración gonádica. Prasse (1958) encontró que en el escarabajo rodador *Sisyphus schaeferi* (Linnaeus) los combates pueden ser entre individuos del mismo o de diferente sexo durante el periodo de maduración gonádica y sólo entre individuos del mismo sexo durante el periodo reproductivo. En *Gymnopleurus geoffroyi* Fuessly los combates son sólo entre individuos del mismo sexo todo el tiempo. Al parecer esto último ocurre también en algunas especies de *Scarabaeus* (ver Halfpter y Matthews, 1966) y en *Canthon pilularius* (Linnaeus) (Matthews, 1963). ¿Por qué se presentan estos comportamientos? Se ha mencionado que los adultos inmaduros ruedan solos bolas de alimento y que los adultos maduros ruedan en forma conjunta (Halfpter y Matthews, 1966), pero ¿Por qué ruedan solos? ¿Qué pasa cuando un individuo inmaduro se encuentra con otro de sexo contrario (maduro o inmaduro)? ¿Ruedan en forma conjunta, combaten o se ignoran? ¿En qué momento se manifiesta el comportamiento cooperativo durante el periodo de maduración gonádica?

Favila (1988a, 1992) analizó el desarrollo del comportamiento de los adultos inmaduros de *C. c. cyanellus* frente a individuos del mismo o de diferente sexo en diferentes estados fisiológicos. De acuerdo a estos trabajos, el comportamiento de los escarabajos durante el periodo de maduración gonádica difiere notablemente del que tienen cuando están maduros, lo más llamativo es que cambia rápidamente en cuestión de días. En función de los comportamientos que se van presentando a lo largo del tiempo, el periodo de maduración gonádica de *C. c. cyanellus* se puede dividir en tres etapas, las cuales varían en su duración dependiendo del estado fisiológico de cada miembro de la pareja (Favila, 1988a): etapa I o de no reconocimiento sexual (1 a 5 días de emergido); etapa II o de rodaje conjunto inestable (6 a 10 días después de la emergencia) y etapa III o de rodaje conjunto estable (desde los once días en adelante).

Durante la etapa I, los individuos de diferente sexo no se reconocen y actúan como si estuvieran frente a escarabajos del mismo sexo o inclusive de otra especie, combatiendo por la posesión del alimento, lo que conduce a la fragmentación de la bola y al rodaje individual. Debido a este comportamiento peculiar, los adultos inmaduros son elementos agresivos, "anti-sociales", ya que son capaces de atacar y

*Favila: Historia de vida de *Canthon c. cyanellus**

romper el vínculo de parejas que están rodando bolas de alimento para nidificar (Favila, 1988a). A diferencia de lo que hace un individuo maduro cuando se encuentra con una pareja, que es tratar de robar la bola con el escarabajo de sexo opuesto, un individuo inmaduro roba o fragmenta la bola para rodarla solo. Las hembras inmaduras de esta etapa no son tan agresivas como los machos y pueden dejar que estos rueden la bola un tiempo; sin embargo, también pueden atacar a su compañero. Estos comportamientos han sido observados en laboratorio y en campo. Resulta muy interesante el hecho de que después de que el escarabajo inmaduro se ha “robado” más de la mitad de la bola rodada por el macho maduro, la hembra se baja de la bola y se retira del sitio caminando o volando (M. Favila, observaciones personales). Al parecer hay un tamaño mínimo del alimento con el cual la hembra puede elaborar bolas nido. Si el macho no transporta una bola de este tamaño mínimo, la hembra toma la decisión de abandonar la bola y a su pareja.

En la etapa II el comportamiento de los escarabajos cambia y aceptan paulatinamente la presencia de individuos de sexo contrario, pero los combates intersexuales todavía son frecuentes. Durante la transición de rodaje conjunto inestable a rodaje conjunto definitivo hay también una modificación en el comportamiento del escarabajo que no rueda la bola, ya que no intenta robarla ni lucha con el compañero, sino que trata de mantenerse subido en ella. Los adultos maduros no atacan a individuos inmaduros de sexo contrario de esta etapa, lo que sugiere que los compuestos cuticulares responsables del reconocimiento sexual se producen en pocos días (véase más adelante).

Durante la etapa III el rodaje conjunto es el comportamiento predominante. El macho generalmente rueda la bola, mientras que la hembra viaja montada sobre ella y el vínculo de la pareja no se rompe.

Las dos primeras etapas del comportamiento de los adultos inmaduros pueden tener una explicación energética. La cantidad de alimento en la bola nido es justa la necesaria para que se desarrolle un adulto teneral (inmaduro). De esta forma, la prioridad para un escarabajo recién eclosionado es alimentarse con lo cual logra la maduración de sus órganos reproductivos y el endurecimiento de la cutícula. En esta etapa de la vida los comportamientos cooperativos y la obtención de una pareja no tienen ningún significado biológico para un escarabajo. La forma de lograr la maduración gonádica y el incremento de peso debe implicar la rápida búsqueda de alimento y el robo de bolas de alimento a parejas o a individuos, con el único objetivo de alimentarse. Empero, el que los adultos salgan inmaduros de la bola nido también podría ser una adaptación para reducir la posibilidad de que los machos inseminaran a sus hermanas al momento de la eclosión (véase Thornhill y Alcock, 1983).

El comportamiento cooperativo se va presentando a partir de la etapa II, primero lentamente y al final es el comportamiento dominante. ¿El establecimiento de este

comportamiento es el resultado de experiencias durante la vida del adulto teneral que impliquen memoria y aprendizaje, o simplemente son cambios fisiológicos de los individuos? Hay evidencias experimentales en insectos de que algunas experiencias en la vida preimaginal (como larvas y como tenerales), influyen en ciertos comportamientos de los adultos, poniendo de manifiesto procesos de memoria y aprendizaje en este grupo de organismos (Jaisson, 1991; Caubet *et al.*, 1992). Papja y Prokopy (1989) revisaron las definiciones de aprendizaje en insectos y propusieron varios criterios para determinar si un cambio en el comportamiento es debido a aprendizaje. Además de los cambios en el comportamiento, los criterios son que el comportamiento cambie gradualmente con la experiencia y que el comportamiento decaiga e inclusive desaparezca cuando se deja de realizar. Favila (1992) encontró que en *C. c. cyanellus* hubo cambios graduales en el comportamiento cooperativo; no obstante, el reconocimiento y el rodaje conjunto en escarabajos sexualmente maduros de diferente sexo que no habían estado en contacto desde que emergieron, ocurrieron a pesar de la falta de experiencia impuesta experimentalmente. Al estar en contacto los escarabajos maduros por primera vez, sólo presentaron un pequeño retraso en el tiempo de reconocimiento, pero el rodaje conjunto se desencadenó espontáneamente. Esto sugiere que los cambios en la organización temporal del comportamiento de los adultos inmaduros son debidos a cambios en el estado fisiológico de los escarabajos y no a un proceso de "aprender a rodar en forma conjunta".

COMPORTAMIENTO REPRODUCTOR Y COMUNICACIÓN QUÍMICA

Reconocimiento sexual. Los escarabajos maduros se reconocen entre sí muy rápido y combaten si son del mismo sexo o cooperan, cortan y ruedan una bola de alimento en forma conjunta si son de sexo contrario. Se desconoce cuales son los estímulos que provocan el reconocimiento sexual en los Scarabaeinae y qué papel juega el comportamiento en este reconocimiento. Halffter y Edmonds (1982) mencionan que el reconocimiento sexual en este grupo de insectos podría ser químico, aunque estímulos visuales podrían también estar involucrados durante el proceso de reconocimiento. Favila (1992), efectuó una serie de experimentos que permitieron determinar si el reconocimiento sexual involucra estímulos químicos en *C. c. cyanellus*. Me extenderé un poco en la metodología empleada en este apartado, ya que aún no ha sido publicada.

Se colocó una pareja de escarabajos maduros de sexo contrario o del mismo sexo con una bola de carne de res (5 g) en una arena de observación (caja de Petri de 10 cm de diámetro). En las parejas de sexo contrario generalmente el macho fue quien rodo la bola, mientras que la hembra iba sobre la bola (8 parejas de 10); los individuos

Favila: Historia de vida de Canthon c. cyanellus

del mismo sexo combatieron por el alimento (10/10), y trataron de alejar al contrario de la bola, principalmente empujándolo con la cabeza (Favila, 1992). Posteriormente, se extrajeron de la arena la bola de alimento y uno de los individuos. La bola se mantuvo en otra caja de Petri y el escarabajo se sacrificó introduciéndolo en un congelador durante 5 minutos con lo que se evitó que sus olores cuticulares se perdieran (Tregenza y Wedell, 1997). Al escarabajo muerto se le clavó un segmento de un alfiler entomológico en el abdomen, lo que permitió que se pudiera fijar éste a la bola con la punta que sobresalía del abdomen. Con unas pinzas entomológicas, ambos -bola y escarabajo- se introdujeron en la arena de observación donde estaba el otro escarabajo (de sexo contrario o del mismo sexo). Durante 5 minutos se registró si el escarabajo rodaba la bola con el escarabajo muerto encima de ésta o si lo quitaba y rodaba solo la bola. El reconocimiento sexual se consideraba que ocurría cuando el escarabajo vivo rodaba la bola con el escarabajo muerto de sexo contrario y cuando el escarabajo quitaba de la bola al escarabajo muerto de su mismo sexo; es decir, se esperaba que los escarabajos vivos reaccionaran igual con los escarabajos muertos que cuando se encuentran con individuos de sexo contrario (rodando la bola) o de su mismo sexo (combatiendo y tratando de quitar de la bola al contrario, Favila, 1988a). Como testigo se usó a un adulto de un coccinelido (Coleoptera: Coccinellidae), al que se le hizo lo mismo que a los escarabajos sacrificados. Favila (1992) encontró que en todos los casos los escarabajos probados quitaron de la bola a los escarabajos de su mismo sexo recién muertos por congelación y rodaron solos la bola de alimento; mientras que los escarabajos de sexo contrario al escarabajo muerto, rodaron la bola con éste último encima. Todos los testigos fueron quitados de la bola por los escarabajos los cuales rodaron solos las bolas de alimento. El comportamiento de los escarabajos frente a los testigos fue muy diferente al que presentaron cuando estaban frente a un escarabajo muerto de su mismo sexo. En el primer caso, los escarabajos quitaron a los testigos empujándolos con la cabeza hasta tirarlos de la bola, pero claramente los escarabajos estuvieron muy tranquilos; en cambio frente a escarabajos muertos de su mismo sexo estuvieron muy nerviosos y, con movimientos muy rápidos, quitaron a los escarabajos muertos y se alejaron del sitio rodando la bola rápidamente.

Siguiendo esta misma secuencia experimental, a escarabajos muertos y reconocidos por individuos de sexo contrario, se les modificaron los olores cuticulares por calentamiento (Peschke, 1987), metiéndolos en cajas de Petri a una mufla a 180°C durante dos horas, o por extracción química, colocándolos en frascos estériles con un mililitro de hexano durante 6 horas. El hexano es un solvente polar que arrastra los compuestos cuticulares de los insectos (Tregenza y Wedell, 1997). Los escarabajos se dejaron a temperatura ambiente durante 10 minutos y se volvieron a fijar a la bola, registrándose el comportamiento de los escarabajos vivos. En la mayoría de los casos

los escarabajos que previamente habían sido aceptados, una vez que se eliminaron los compuestos cuticulares fueron rechazados (100% de rechazos con extracción de compuestos cuticulares por calor y 85% de rechazos con extracción química, para 20 escarabajos de sexo contrario probados en cada caso).

Estos resultados muestran que el reconocimiento sexual en *C. c. cyanellus* es químico, aunque no se puede descartar que los estímulos visuales y táctiles tengan un papel importantes en esta actividad. Aunque el calentamiento de los escarabajos eliminó compuestos cuticulares, posiblemente también se modificaron otros, lo que pudo haber provocado la respuesta de rechazo de los escarabajos de sexo contrario. Falta por investigar qué compuestos regulan el reconocimiento en esta especie, y en que parte del cuerpo se producen. Suponemos que los hidrocarburos cuticulares son los responsables del reconocimiento sexual en esta especie, como ocurre en otros insectos en relación al reconocimiento individual, de pareja, colonial y de especie (Peschke, 1987; Bonavita-Cougourdan *et al.*, 1991).

Atracción sexual. El efecto de las feromonas sexuales volátiles ha sido observado en varias especies de Scarabaeini pero no se ha podido demostrar experimentalmente su acción (véase Paschalidis, 1974; Tribe, 1975, 1976; Burger *et al.*, 1983; Sato e Imamori, 1987; Edwards y Aschenborn, 1988; Favila y Díaz, 1996). En todos los casos es el macho el que emite feromonas sexuales. Los machos tienen glándulas en la región abdominal que no están presentes en las hembras, aunque estas también tienen glándulas abdominales cuya función es aún desconocida, pero que podrían estar relacionadas con la nidificación (Pluot-Sigwalt, 1991; Favila, 2001).

Los machos de *C. c. cyanellus* tienen unidades glandulares en el quinto esternito abdominal aparente que no están presentes en las hembras (Bellés y Favila, 1983). Cada unidad glandular está formada por canalículos agrupados que, vistos desde el exterior, recuerdan a una coladera. De estas unidades glandulares sale un producto pastoso en forma de "churro" que se supone es un polipéptido que acarrea los productos feromonales, en forma semejante a como se ha encontrado en otros escarabajos rodadores (Burger *et al.*, 1983). En laboratorio y en campo se ha observado el comportamiento de emisión de feromonas por los machos de *C. c. cyanellus*. El macho adopta una posición de emisión muy típica (Fig. 4). Se para de cabeza apoyando el clipeo y las patas delanteras y medias en el piso, extendiendo las patas posteriores hacia arriba; después, a intervalos de 20 a 40 segundos frota las patas en el abdomen, primero una y luego la otra y las vuelve a estirar (Bellés y Favila, 1983, Favila y Díaz, 1996). Recientemente se ha observado con más detenimiento el comportamiento de emisión de feromonas en los machos de esta especie, encontrándose que después de pasar las patas (principalmente tibias y tarsos) sobre el abdomen, en donde se encuentran las glándulas cribiformes exclusivas de los

Favila: Historia de vida de Canthon c. cyanellus

macho, se dirigen a la región pigidial en donde son frotadas antes de ser elevadas (M. Favila, observaciones personales). Es probable que los productos de los reservorios pigidiales también participen, en forma sinérgica con los de las glándulas abdominales, en la atracción de hembras a larga distancia. Los productos de las glándulas pigidiales de los machos son muy volátiles y diferentes a los de las hembras (Favila, 2001). Aunque seguramente actúan como sustancias repulsivas, como ocurre en otros coleópteros (Miller *et al.*, 1975; Tschinkel, 1975; Schildknecht *et al.*, 1976; Klinger y Maschwitz, 1977), a concentraciones bajas podrían actuar como feromonas sexuales. Como dato de referencia se puede mencionar que en himenópteros se ha encontrado que las feromonas de alarma a bajas concentraciones actúan como feromonas sexuales (Bradshaw y Howse, 1984). El tiempo de emisión de feromonas varía mucho en *C. c. cyanellus*. En campo se han observado machos en la posición de emisión menos de 60 segundos, ya que llegaron hembras volando muy rápido. Sin embargo, en otras ocasiones en que no llegaron hembras rápido, el comportamiento duró hasta tres horas, y en algunos casos los machos continuaron emitiendo feromonas al atardecer del día siguiente (Favila y Díaz, 1996).

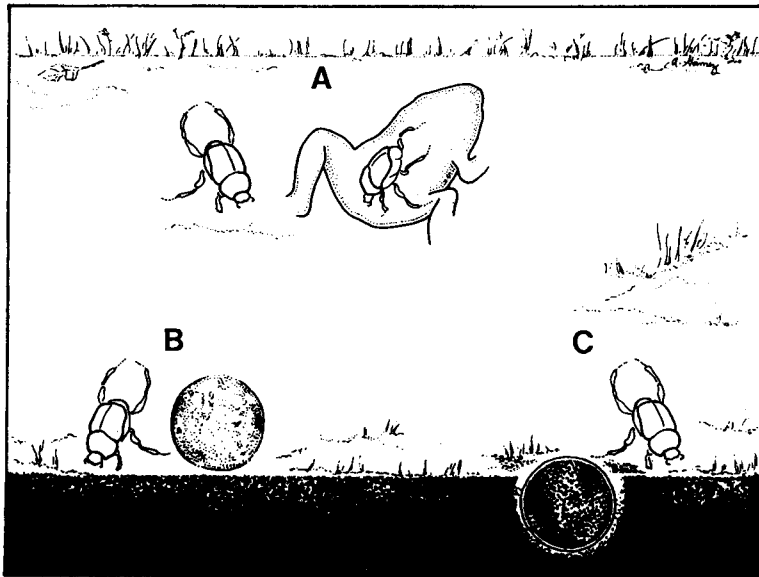


Figura 4. Comportamiento de emisión de feromonas por el macho de *Canthon cyanellus cyanellus*. A: A un lado o sobre el cadáver. B: Durante el rodaje de bolas, el macho se detiene y emite feromonas. C: En el sitio donde enterró la bola para comenzar la nidificación, el macho sale y emite feromonas para atraer una hembra.

Las diferencias de tiempo en la respuesta de las hembras, podría implicar una selección de éstas por los machos que produjeran el aroma más atractivo, aunque estas diferencias también podrían ser explicadas por factores ambientales tales como velocidad del viento, temperatura y otros.

Atracción a corta distancia. Favila (1988b) analizó el efecto que tenían las bolas de alimento rodadas por escarabajos en diferentes estados fisiológicos sobre individuos del mismo o de diferente sexo. Las bolas rodadas por machos maduros que aún no nidificaban como aquellos que estaban nidificando fueron significativamente más atractivas para las hembras maduras que las bolas de alimento testigo, que no habían sido rodadas por escarabajos (82% de las hembras prefirieron las bolas rodadas por los machos), lo que sugiere que la producción de compuestos atractivos ocurre no sólo durante la formación de la pareja y en el rodaje, sino también continúa durante la nidificación. En cambio, las bolas rodadas por machos viejos no fueron atractivas a las hembras, lo cual está relacionado con una clara reducción en la actividad secretora de las glándulas exócrinas conforme el macho envejece (D. Pluot-Sigwalt comunicación personal). Asimismo, las bolas rodadas por los machos jóvenes no fueron atractivas para las hembras, debido a que los individuos jóvenes no tienen maduro el sistema neuroendócrino (véase Martínez y Cruz, 1988; Martínez y Montes de Oca, 1988) y glandular (D. Pluot-Sigwalt, comunicación personal), por lo que sólo efectuaron un remodelaje mecánico de las bolas durante su rodaje. Los machos no tuvieron ninguna preferencia por las bolas de alimento rodadas por machos y por hembras (véase Favila, 1988b).

Aunque es probable que la impregnación de la bola en *C. c. cyanellus* sea con sustancias producidas por las glándulas esternales de los machos, no se descarta la posibilidad de que también sea impregnada con secreciones de glándulas presentes en otras partes del cuerpo, que entran en contacto con ella durante su construcción y rodaje. Durante el proceso de construcción de la bola el escarabajo utiliza el cípeo para cortar el alimento y la región bucal, en donde hay glándulas exócrinas (Pluot-Sigwalt, 1988b). Las patas anteriores y posteriores tienen también glándulas exócrinas (Pluot-Sigwalt, 1988a), cuyos productos podrían ser impregnados a la bola, pero aún no hay estudios al respecto. Además, en el pigidio existen dos reservorios grandes que secretan productos que se supone tienen funciones defensivas (Favila, 2000). Filmaciones recientemente efectuadas (Favila y Díaz, 1993), muestran que durante el rodaje el pigidio está en contacto frecuente con la bola, por lo que es posible que también sea impregnada con las secreciones pigidiales.

Independientemente del origen de la secreción, el etiquetado químico de la bola parece ser uno de los mecanismos por el cual el macho de *C. c. cyanellus* atrae a la hembra a corta distancia y la mantiene en la bola durante el rodaje (Favila, 1988b).

*Favila: Historia de vida de *Canthon c. cyanellus**

Debe haber también un efecto sinérgico durante la atracción a corta distancia entre el movimiento de la bola y su impregnación.

El reconocimiento y la atracción sexual a corta distancia ocurren sólo cuando hay alimento de por medio, ya sea directamente en el cadáver o durante el rodaje y enterramiento de una bola para alimentación o nidificación. Claramente, la bola de alimentación o eventualmente de nidificación, es el elemento intermediario de comunicación a corta distancia en *C. c. cyanellus*. Sato e Imamori (1987), mencionan que en *Kheper platynotus* (Bates) los machos son atraídos a las bolas elaboradas por las hembras. Según estos autores, en esta especie la hembra es la que toma el papel activo en el corte, rodaje y enterramiento de la bola para nidificar. Sería interesante estudiar si las hembras de *K. platynotus* impregnan la bola con sustancias atractivas para los machos durante el rodaje, y explicar el porqué de este cambio de funciones.

Competencia por el alimento. Las moscas compiten fuertemente por el alimento con los escarabajos del estiércol y se sabe que si los escarabajos llegan primero al estiércol o a los cadáveres, las moscas no utilizan el recurso (Bornemissza, 1970; Macqueen, 1975). Bellés y Favila (1983) encontraron que bolas de carne rodadas por machos tuvieron un efecto repulsivo sobre larvas de moscas del género *Calliphora*; sin embargo, bolas rodadas por hembras no tuvieron ningún efecto repulsivo sobre ellas. Asimismo, bolas rodadas por machos con las glándulas abdominales (y posiblemente las pigidiales) obstruidas con parafina fueron aceptadas por las larvas en comparación con bolas rodadas por machos con las glándulas abdominales libres. El trabajo de Bellés y Favila (1983), sugiere que los machos de *C. c. cyanellus* producen una alomona con la que evitan la competencia con las moscas. Los productos de las glándulas pigidiales podrían ser los causantes del rechazo en las moscas y en otros organismos (Favila, 2001).

Defensa contra depredadores. El transporte de bolas de alimento en el suelo somete a los escarabajos, y principalmente a los machos, a fuertes presiones por parte de depredadores. Al parecer, los escarabajos están bien equipados para reducir este problema. Favila y Díaz (1993) han filmado hormigas depredadoras del género *Pachycondyla* y *Camponotus* acercándose a escarabajos que están sobre cadáveres de ranas y salir repelidas violentamente al tocar con las antenas el cuerpo de los escarabajos. Una vez más, parece ser que los compuestos de las glándulas pigidiales son los que provocan el efecto repulsivo en los depredadores potenciales de *C. c. cyanellus*, aunque no se puede descartar la acción repulsoria de otras sustancias liberadas por otras partes del cuerpo. En particular, en la glándula mandibular se han encontrado, entre otros compuestos, el ácido fenilacético, el ácido benzoico y el ácido bencilmalónico (Favila, 2001), todos estos son productos defensivos encontrados en

varios grupos de invertebrados (Blum, 1981).

NIDIFICACIÓN

Transporte del alimento al nido. El comportamiento más llamativo de los *Scarabaeini* es el rodaje de bolas de alimento para la nidificación y para la alimentación. En este apartado se describe el comportamiento de rodaje de bolas de alimento con fines reproductivos en condiciones naturales. Los trabajos de Halffter (1977) y Halffter *et al.* (1983), se basan principalmente en observaciones de laboratorio, de aquí la importancia de conocer tales comportamientos en el campo. Las observaciones se efectuaron en los Tuxtlas, Veracruz, y están resumidas en Favila (1992) y ampliadas en Favila y Díaz (1996). Para atraer a los escarabajos y efectuar las observaciones se utilizaron trozos de pescado y en ocasiones cadáveres de ranas o lagartijas. Los escarabajos llegaron muy rápido al cadáver, en ocasiones la respuesta fue en unos pocos minutos, aunque varió en función de las condiciones climáticas (Favila, 1992).

Comportamiento de parejas. El macho generalmente tiene el papel activo durante el corte y rodaje de la bola para la nidificación. El tiempo de corte de la bola por las parejas es muy variable (de 14 a 41 minutos). El diámetro de las bolas cortadas y rodadas por las parejas es de 13.4 ± 2.5 mm. El rodaje frecuentemente es rectilíneo salvo en casos de obstáculos. Las parejas detienen el rodaje y entierran la bola en al menos dos ocasiones. A partir de la fuente de alimentación, la distancia promedio a la primera parada es de 33.6 ± 21.6 cm. Durante esta parada la bola es enterrada muy superficialmente por el escarabajo, ahí la cubre por primera vez con una capa muy delgada de tierra. Este comportamiento parece no sólo tener la función de evitar la desecación del alimento, sino también la de prevenir el ataque al alimento por competidores (Favila y Díaz, 1996). En una ocasión se observó en la selva de Los Tuxtlas el cambio del comportamiento de una pareja que comenzaba a rodar una bola de alimento ante la llegada de un grupo de moscas pequeñas (*Phoridae*) al cadáver de un ratón. Cuando las moscas comenzaron a revolotear alrededor de la bola, macho y hembra dejaron de rodarla, y ambos comenzaron activamente a cubrirla con tierra. Una vez cubierta, las moscas se dirigieron al cadáver y los escarabajos reiniciaron el rodaje de la bola. Aunque la cubierta de tierra aparentemente disuadió la oviposición de las moscas sobre la bola, no se excluye la posibilidad de que alguno o ambos escarabajos hayan también emitido secreciones defensivas de la glándula mandibular o de las pigdiales, que pudieran haber causado el escape de las moscas (véase Favila y Díaz, 1996).

*Favila: Historia de vida de *Canthon c. cyanellus**

Después de añadir la primera cubierta de tierra, continúa el rodaje conjunto hasta una distancia final promedio de 193.4 ± 64.4 cm, en donde el escarabajo que rueda la bola busca un sitio para enterrarla definitivamente. Hay varios intentos previos antes de enterrar la bola. Durante la búsqueda del sitio de nidificación, el escarabajo se aleja hasta 15 cm o más de la bola y regresa a ella, generalmente por el mismo camino por donde pasó. Esto sugiere que hay un mecanismo de orientación que le permite al escarabajo regresar a la bola. Memoria, una pista química (Favila y Díaz, 1996), o el mismo etiquetamiento químico de la bola durante el rodaje pueden actuar en el proceso de su localización. La hembra se mantiene siempre subida en la bola, inclusive cuando ambas son enterradas definitivamente por el macho en el sitio de nidificación. En algunas parejas capturadas durante el rodaje se han sacrificado para observar el estado del ovario de las hembras y se han encontrado espermatozoides en su espermateca, lo que indica que ya habían sido inseminadas previamente por otros machos (M. E. Favila *et al.*, obs. pers., ver más adelante).

Comportamiento de individuos que ruedan solos la bola de alimento. Los machos maduros solos también cortan bolas de alimento para nidificar. El diámetro de la bola cortada es de 14.0 ± 1.3 mm. Al igual que las parejas, un macho sexualmente maduro detiene el rodaje al menos dos veces. En promedio, a 29.9 ± 18.6 cm efectúa una primera parada para cubrir la bola con tierra y después continúa rodando. Los machos seleccionan cuidadosamente un sitio para enterrar su bola entre la hojarasca a una distancia promedio de 181.0 ± 9.5 cm. Durante la búsqueda del sitio de enterramiento, los escarabajos también se alejan 15 cm ó más de su bola y regresan sin dificultad a ella, generalmente por el mismo camino por donde habían pasado. Después de dejar la bola bajo la hojarasca, el macho sale y emite feromonas (Favila y Díaz, 1996). Una vez que llega una hembra, ambos se acercan con las antenas extendidas, y se meten entre la hojarasca hacia la bola. También se han observado machos emitiendo feromonas en la fuente de alimentación y machos que han detenido el rodaje para emitir feromonas y atraer una hembra (Favila y Díaz, 1996; Fig. 4).

Las hembras y los machos inmaduros cortan bolas más pequeñas (8.1 ± 1.7 mm) que las cortadas por los escarabajos maduros; además, la distancia total rodada al sitio de enterramiento es de 54.2 ± 11.9 cm, claramente menor que la distancia rodada por parejas o machos maduros. Estas bolas, usadas exclusivamente para alimentación, son enterradas muy superficialmente y consumidas por los escarabajos en el transcurso de los primeros tres días.

Formación del nido múltiple y residencia de los padres en el nido. En condiciones de campo (Favila, 1992; Favila y Díaz, 1996), se ha observado que el macho permanece en el nido al menos cinco días, mientras que la hembra se mantiene con

las crías hasta que emergen (25 a 30 días después de la oviposición). El número de bolas nido varía de 1 a 4, más dos pequeñas bolas que sirven aparentemente para la alimentación de los adultos. La sobrevivencia de las crías es de más de 90 %. Las bolas nido siempre son elaboradas a partir de la gran bola rodada por el macho, y nunca se ha observado que alguno de los escarabajos salga para buscar más alimento y transportarlo al nido. Bolas pequeña también son construidas presumiblemente para la alimentación de los adultos durante su estancia en el nido (op. cit.).

Las observaciones de campo de Favila (1992) y de Favila y Díaz (1996), no eran consistentes con la idea de Halffter (1977) y de Halffter *et al.* (1983) sobre el origen del nido múltiple. Como se dijo al principio, estos últimos autores encontraron en condiciones de laboratorio y con un suministro constante de alimento, que el macho regresa a la fuente de alimentación cada tercer día para cortar otra bola de alimento y llevarla a la hembra al sitio de nidificación. Halffter *et al.* (1983), propusieron que el macho de *C. cyanellus* podría tener un sistema de orientación que le permitiera regresar al nido durante el aporte de alimento para que la hembra continuara con la elaboración de las bolas nido. Favila (1992) estudió la posibilidad de que el macho dejara una pista química en el suelo, como la dejada por algunas especies de hormigas (véase Wilson, 1971), que le sirviera como mecanismo de orientación para dirigirse del nido a la fuente de alimentación y viceversa. Sin embargo, no se ha podido demostrar tal mecanismo químico de orientación al nido en esta especie (Favila, 1992). Esto, aunado a las observaciones de campo, indicaban que es otro el mecanismo de formación del nido múltiple. Los datos de campo mostraban que el tamaño de las bolas de alimento rodadas por machos sexualmente maduros para nidificar es significativamente mayor que el de individuos inmaduros (Favila, 1992; Favila y Díaz, 1996). Estas grandes bolas de nidificación son enterradas en los sitios de nidificación por el macho solo, o con la hembra, y es con este único aporte de alimento con el que la hembra va haciendo las bolas nido durante el periodo de nidificación de una pareja. No sabemos si el macho, la hembra o ambos van cortando la bola en fragmentos más pequeños, pero con estos la hembra va construyendo las bolas nido en el transcurso de 5 a 10 días (Favila y Díaz, 1996).

Favila (1992) construyó un aparato que le permitió medir el tiempo de residencia de los padres en el nido y determinar el número de bolas nido que puede fabricar una hembra a partir de una sola bola de alimento; así mismo, el sistema permitió a los escarabajos seleccionar entre quedarse en el nido o dejarlo. El aparato es una modificación del usado por Scott y Traniello (1990), y está formado por una "arena de nidificación" (caja de plástico de 16 cm de diámetro y 6 cm de profundidad con tierra a la mitad de su capacidad), colocada dentro de una caja (37 X 27 X 16 cm) que recibe a los escarabajos que abandonan el nido. Dentro de la arena de nidificación se colocaron una pareja y el cadáver fresco de un vertebrado pequeño. Cuando la pareja

elaboró una bola a partir del cadáver y comenzó a rodarla, se midió el tamaño de la bola, se sacaron los restos del cadáver y se empezó a seguir la nidificación de la pareja. Diariamente se registraron algunos datos del estado del nido: número de bolas nido, presencia de los escarabajos en la arena o fuera de la arena, estado de las bolas nido y tiempo en que las crías eclosionaron y abandonaron el nido.

A la fecha se han observado más de 50 parejas nidificando en estas condiciones con diferentes objetivos (Favila, 1992; Chamorro, 1998; Díaz, 1998). La cópula dura aproximadamente 50 minutos y ocurre en el nido. El tamaño de las bolas de alimento para nidificar es de aproximadamente 14 mm, como ocurre en el campo. La hembra construye de 1 a 4 bolas nido -aunque en algunos casos más- y generalmente 2 bolas pequeñas de alimentación, en el transcurso de los primeros 10 días. Los machos dejan el nido entre 5 a 10 días a partir de que la hembra elabora la primera bola nido, aunque pueden quedarse más tiempo. El tiempo promedio de desarrollo de los estadios inmaduros hasta la eclosión de los adultos es de 29 días, lo que coincide con los datos de campo (Favila y Díaz, 1996), pero difiere de los de Halffter *et al.* (1983) quienes mencionan que dura 64 días, posiblemente porque estos primeros trabajos fueron efectuados en condiciones de laboratorio sin control de temperatura, lo que pudo haber provocado un retraso en el tiempo del desarrollo larvario. Las hembras dejan el nido en el momento en que eclosiona la primera cría, aunque en ocasiones lo abandona antes (Favila, 1992).

Los trabajos de Favila y colaboradores hacen que surjan varias preguntas sobre los planteamientos de Halffter *et al.* (1983) en relación al nido múltiple. De acuerdo con estos últimos autores, la formación del nido múltiple ocurre en una semana, periodo durante el cual el macho aporta bolas de carroña del cadáver al nido, pero ¿puede durar una semana el cadáver de un pequeño mamífero en la selva? Todo parece indicar que no, los cadáveres de vertebrados medianos y pequeños en la selva son rápidamente utilizados por vertebrados e invertebrados pequeños. Sin embargo, si así fuera, durante el corte de la siguiente bola en la fuente de alimentación, el macho podría encontrarse otra hembra ¿la aceptaría o la rechazaría? Si la rechazara lo que habría que estudiar es el mecanismo que determina la fidelidad a la hembra del nido, aún en esta situación tan extrema para el macho. Si no la rechaza, ¿regresaría al nido con la otra hembra o se irían por otro camino para hacer otro nido? Si ocurre la primera posibilidad, la siguiente pregunta que surge es ¿puede ser polígamo el macho de *C. c. cyanellus*? Todo parece indicar que no, las hembras como los machos frente a individuos de su mismo sexo combaten hasta quedar uno solo con la bola y con la pareja. De esta forma, la hipótesis de que el macho efectúa varios viajes del nido a la fuente de alimentación para aportarle varias bolas de alimento a la hembra para que ella vaya elaborando varias bolas nido, es difícil de sostenerse. La formación del nido múltiple en esta especie es vía la elaboración, por parte del macho, de una bola de alimento grande (14 mm de diámetro en promedio) que es transportada, solo una vez, ya sea únicamente por el macho o por el macho y la hembra al sitio de nidificación. En el nido, la hembra construye varias bolas nido. Este mecanismo de formación de nido múltiple es similar al encontrado por Sato e Imamori (1986a,b; 1987) en *Kheper*

platynotus y *Kheper aegyptiorum* (Latreille), los cuales producen varias bolas nido de una simple bola rodada y enterrada por la pareja. Las observaciones de Halffter *et al.* (1983) en laboratorio y las observaciones y experimentos de Favila presentados en este trabajo ponen de manifiesto una notable plasticidad del comportamiento de *C. c. cyanellus*, ya que ante un suministro constante de alimento el macho puede abastecer a la hembra con bolas nido. Un abastecimiento de alimento por el macho del cadáver al nido, podría ocurrir cuando los escarabajos se encontraran en sitios en donde los escarabajos no pudieran rodar la bola de nidificación a distancias muy grandes, como pequeñas depresiones. Sin embargo, las características nutricionales del alimento se pierden rápidamente, por lo que la pareja tendría serios problemas después de 2 ó 3 días de descomposición del cadáver.

Presiones selectivas que favorecen el cuidado parental en *C. c. cyanellus*. El cuidado parental neutraliza o reduce condiciones que afectan la sobrevivencia y el desarrollo de las crías (Tallamy, 1984; Tallamy y Wood, 1986). Favila (1993) buscando los factores que afectan la sobrevivencia de los estadios inmaduros en *C. c. cyanellus* extrajo a los padres de su nido en diferentes momentos de la nidificación. Se encontró que la sobrevivencia de las crías que estuvieron con sus padres hasta y más allá del segundo estadio larval fue significativamente mayor que la sobrevivencia de las crías que no estuvieron con sus padres desde un principio (93% vs 59%, $p < 0.001$). Las bolas nidos sin cuidado parental se contaminaron con hongos filamentosos del género *Botrytis*. Estos resultados sugieren que la contaminación de las bolas nido por hongos durante los primeros días de desarrollo de los estadios inmaduros es una presión selectiva que ha favorecido el cuidado parental en *C. c. cyanellus* (Favila, 1993). El mecanismo de protección debe de ser químico. Favila (datos no publicados), bañó bolas nido con diclorometano y un día después estaban completamente cubiertas por *Botrytis*. Es posible que el baño con el solvente orgánico haya eliminado el o los compuesto que evitan el crecimiento de los hongos sobre las bolas nido.

De esta forma, hay una secuencia clara que conduce al cuidado a las crías, provocada por el comportamiento de los escarabajos, el ambiente en que se mueven y las características del alimento. Primero, el rodaje, ya sea para alimentarse o nidificar es una respuesta a la intensa competencia por el recurso (Halffter y Edmonds, 1982). Segundo, aunque este mecanismo minimiza la competencia, provoca que el alimento se contamine con la tierra del suelo. Los padres que evitan la competencia al rodar una bola de alimento fresco, se ven forzados a invertir tiempo y energía adicional en protegerla para la alimentación y el desarrollo de las larvas.

En los primeros cinco días después de que el huevo es colocado en la bola nido, la larva eclosiona y migra hacia el alimento. Durante este trayecto y durante la alimentación de la larva, los padres evitan el crecimiento de los hongos sobre las bolas nido. La contaminación del alimento con hongos es sólo uno de los varios factores que influyen en el cuidado a las crías en *C. c. cyanellus*. Moscas del género *Calliphora*, y hormigas depredadoras de los géneros *Camponotus* y *Pachycondyla* son repelidas posiblemente por las sustancias defensivas del macho que actúan durante el

rodaje y durante la nidificación (Bellés y Favila, 1983; Favila y Díaz, 1993). Además, el hecho de que la madre se quede en el nido hasta la eclosión de los inmaduros, sugiere que deben existir otras presiones durante el desarrollo de las crías. En otras especies de Scarabaeinae la presencia de los padres en el nido, especialmente de la madre, también incrementa la sobrevivencia de las crías (Klemperer, 1982; Tyndale-Biscoe, 1984; Edwards, 1988; Halffter *et al.*, 1996); sin embargo, no se sabe aún cuales son los mecanismos de protección a la progenie. En *C. c. cyanellus*, el mecanismo de protección contra los hongos parece ser químico.

Presencia de los padres en el nido. El cuidado parental implica que los padres tienen que resolver el conflicto entre el incremento de la supervivencia de sus crías y la reducción en la oportunidad de seguir reproduciéndose (Trivers, 1972). El costo y beneficio del cuidado parental dependen de fuerzas impuestas por los componentes abióticos y bióticos del ambiente así como de los atributos de las mismas especies (Thornhill y Alcock, 1983; Tallamy y Wood, 1986; Zeh y Smith, 1985). Un aspecto muy notable del cuidado parental es la diferente contribución de cada sexo en dicho cuidado. En la mayoría de las especies de insectos, la hembra dedica más tiempo al cuidado que el padre, sólo en pocos casos el macho participa directamente en el cuidado (Smith, 1976a,b, 1997). Las causas de estas diferencias son muy complejas (Grafen, 1980; Tallamy, 1984), pero una de las más importantes puede ser que la hembra siempre está segura de su maternidad, mientras que el macho no puede estar seguro de su paternidad, ya que las hembras, generalmente, pueden copular con más de un macho (Thornhill y Alcock, 1983).

La presencia de la hembra de *C. c. cyanellus* en el nido durante todo el desarrollo larvario se explica relativamente fácil. Ella está segura de que la progenie que cuida es portadora de la mitad de sus genes. Sus huevos son muy grandes y en cada nidada pone de dos a cuatro de éstos. La madre debe de tener también el sistema químico para inhibir la presencia de los hongos, pero no se sabe cómo lo hace. Lo que sí se sabe es que tiene un sistema glandular complejo (Pluot-Sigwalt, 1988a). El escenario para el macho es diferente, ya que puede nidificar con una hembra que ha sido inseminada previamente por otros machos, situación común en insectos (Parker, 1970, 1984; Sivinski, 1984; Simmons y Siva-Jothy, 1998), lo que plantea un conflicto entre la inversión del macho durante la nidificación y su paternidad.

Competencia espermática. La competencia espermática se define como la competencia entre los eyaculados de dos o más machos por fertilizar el ovulo de una hembra (Parker, 1970). Las condiciones que favorecen la competencia espermática son que la hembra se pueda aparear varias veces en su vida con diferentes machos, y que el esperma de los machos se almacene y permanezca viable durante algún tiempo en algún receptáculo de la hembra, en el caso de los insectos principalmente en la espermateca. En los Scarabaeinae se ha encontrado en varias especies que los machos pueden nidificar con hembras previamente copuladas por otros machos (Klemperer, 1983; Edwards y Aschenborn, 1988; Montes de Oca *et al.*, 1991; Favila,

1992; Halffter, 1997); además, en todas las especies las hembras tienen una espermateca en donde se almacena el esperma de los machos. De esta forma, es posible que la competencia espermática sea una presión que esté afectando el comportamiento reproductor de este grupo de insectos.

Tenemos datos observacionales y experimentales que sugieren que hay competencia espermática en *C. c. cyanellus*. Como ya se ha mencionado, en condiciones de campo hemos encontrado que las hembras que van a nidificar con un macho pueden estar previamente inseminadas por otros machos (Favila *et al.*, datos no publicados). En condiciones de laboratorio se ha encontrado que los espermatozoides pueden permanecer viables en la espermateca de una hembra entre 15 a 25 días a partir del momento de la cópula (Favila, 1992), tiempo suficiente para que dos o más machos puedan inseminar a una hembra y para que sus respectivos espermatozoides entren en competencia por la fertilización de los óvulos.

Para estudiar experimentalmente la competencia espermática en esta especie, obtuvimos, a través de cruza seleccionadas en laboratorio, un marcador genético visible (Favila *et al.*, 2000). El color de las poblaciones silvestres de *C. c. cyanellus* es verde brillante en la región de Los Tuxtlas. El marcador obtenido a partir de esta población es de color rojo. El color rojo de la cutícula está determinada por un gene o un grupo de genes recesivos frente al color verde, de acuerdo a una segregación mendeliana. De esta forma, las crías de una hembra roja (recesiva) serán del color del padre (verdes o rojos). Nuestros primeros resultados indican que un macho que copula sólo una vez con una hembra previamente copulada por otro macho, logra la paternidad de sólo el 50% del total de las crías de la hembra. En cambio, si el macho permanece varios días con una hembra previamente copulada por otro macho, lo que permite que copulen repetidamente durante este periodo, la paternidad se incrementa a más del 70%, que es significativamente diferente del porcentaje de paternidad logrado con una sola cópula (Chamorro, 1998).

Relacionado con el tema de competencia espermática, hemos observado que la cópula en *C. c. cyanellus* dura aproximadamente 50 minutos. ¿Por qué es tan larga la cópula en esta especie? Una posible respuesta es que sea el tiempo necesario para desplazar el esperma del macho rival, fenómeno observado en otros insectos (Simmons y Siva-Johty, 1998). Sin embargo, copulas largas y repetidas podrían ser mecanismos de cortejo del macho para incrementar la probabilidad de que sus espermatozoides fertilicen los óvulos de la hembra (véase Eberhard, 1996). Además, durante la cópula el macho de *C. c. cyanellus*, que está montado sobre la hembra, golpea su torax con las tibias de las patas anteriores como "si estuviera tocando el tambor". Dicho comportamiento podría ser un cortejo del macho resultado de la elección críptica de la hembra durante la cópula. El cortejo podría servir para relajar a la hembra y lograr una cópula y una fertilización más exitosa (véase Eberhard, 1998, Edvardsson y Arnqvist, 2000).

Lo más relevante es que la competencia espermática y muy probablemente la elección críptica de la hembra ocurren en *C. c. cyanellus* y ambos fenómenos probablemente han influido en el comportamiento reproductor del macho y de la

hembra. La selección de alimento, el corte, rodaje y enterramiento de la bola, son comportamientos preoviposicionales con los que el macho contribuye a la supervivencia de sus crías. Como comportamiento postoviposicional, la presencia del macho en el nido parece estar relacionada con: 1) su propia oportunidad de contribuir en el cuidado al nido; 2) reinseminar a la hembra a través de cópulas repetidas, con lo que asegura su paternidad y; 3) prevenir la inseminación por otros machos (Favila *et al.*, datos no publicados).

UN NUEVO ENFOQUE DEL COMPORTAMIENTO DURANTE LA NIDIFICACIÓN DE *C. C. CYANELLUS*

Halfpter *et al.* (1983) ratificando y ampliando lo propuesto por Halfpter (1977), describen el nido compuesto o múltiple de *C. c. cyanellus* y lo sitúan en un esquema general en la evolución de la nidificación de los Scarabaeinae. Dos propuestas originales de Halfpter (1977) y Halfpter *et al.* (1983), son apoyadas y reforzadas con la información obtenida por los trabajos de Favila y colaboradores: a) el cuidado parental de la especie, y b) la formación de un nido con varias bolas nido (nido múltiple). Sin embargo, con base en los estudios posteriores de campo y laboratorio, proponemos que el nido múltiple es el resultado de la elaboración, transporte, enterramiento y fragmentación en el nido de una gran bola de alimento cortada por el macho con o sin la hembra (Favila, 1992; Favila y Díaz, 1996). Los nuevos datos sobre ontogenia del comportamiento, comunicación química, rodaje y nidificación permiten ampliar el etograma original de la especie.

El nuevo esquema de la nidificación en esta especie se presenta en la figura 5. Las parejas se pueden formar por dos rutas: 1) en el cadáver en donde pueden llegar ambos sexos o un macho que emite feromonas y atrae a la hembra o, 2) cuando un macho maduro rueda solo una bola y durante el rodaje o en el sitio de nidificación emite feromonas para atraer una hembra a larga distancia. Los machos solos o con la hembra detienen el rodaje a aproximadamente 30 cm del cadáver y cubren por primera vez la bola para protegerla de competidores y evitar su desecación. El rodaje continúa hasta que los escarabajos se alejan unos dos metros de la fuente de alimentación, y el macho busca cuidadosamente el sitio donde va a enterrar finalmente la bola. Durante esta búsqueda el macho se aleja de la bola, pero generalmente regresa a ella por el mismo lugar por donde se fue. Ya en el nido, la bola es fragmentada para elaborar de 1 a 4 bolas nido y al menos 2 bolas pequeñas de alimentación. Si los padres abandonan las bolas nido recién construidas, las posibilidades de sobrevivencia de las crías son bajas. La hembra generalmente se queda cuidando las crías durante todo su desarrollo que dura aproximadamente 30 días, pero el macho se queda 5 a 10 días después del enterramiento de la bola, cuidando a sus crías, muy posiblemente copulando repetidamente con la hembra, y evitando que lleguen otros machos que pudieran copularla. De esta forma, la hembra cuida a las crías y el macho aparentemente cuida a las crías y a la hembra. Los

adultos recién emergidos son muy agresivos y compiten fuertemente por obtener alimento, e inclusive son capaces de destruir parejas durante el transporte de la bola de alimento al sitio de nidificación y posiblemente durante la nidificación. Si los escarabajos inmaduros, en su búsqueda de alimento, destruyen los nidos e interrumpen el proceso de nidificación de una pareja, entonces son ellos, en buena medida, los responsables de que las hembras, ya copuladas, reinicien el proceso de rodaje y formación de un nido con otro macho.

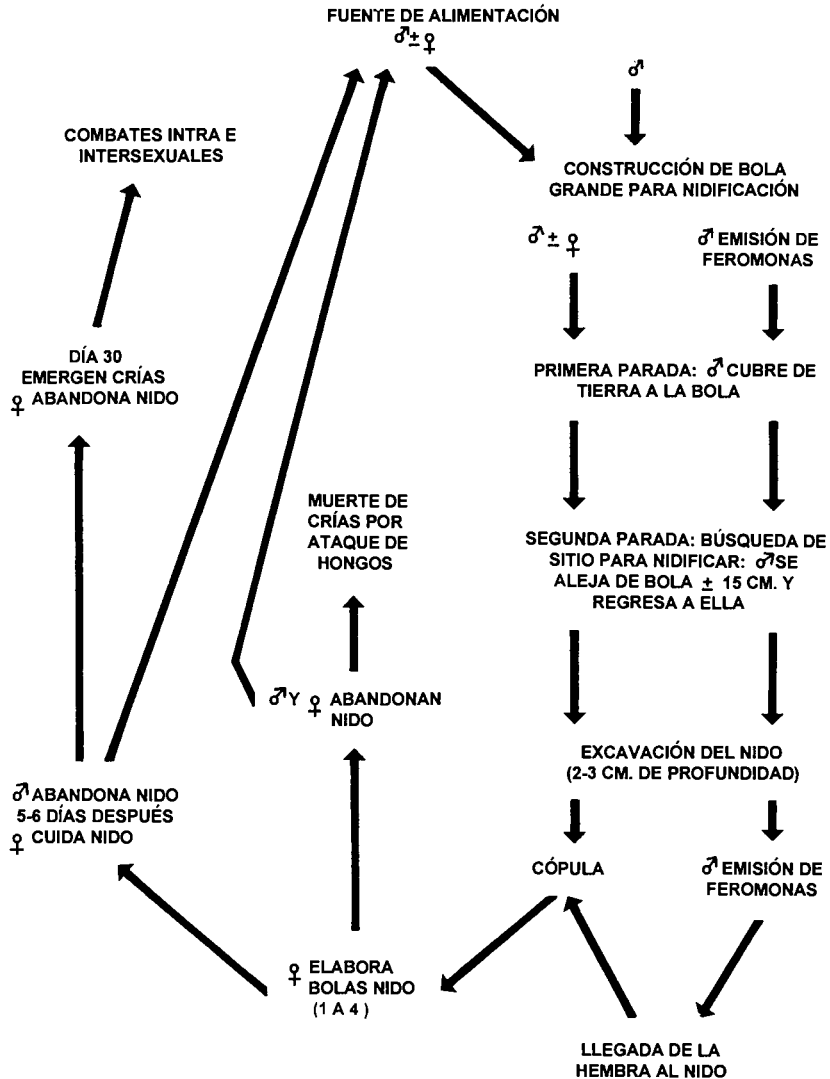


Figura 5. Esquema del comportamiento nidificador de *Canthon cyanellus cyanellus* de acuerdo al análisis efectuado en este trabajo.

FUTURAS LINEAS DE INVESTIGACION CON *CANTHON C. CYANELLUS*

Aunque la biología de *C. c. cyanellus* ha sido ampliamente analizada quedan muchos aspectos por estudiar. Sin duda alguna, uno de los más promisorio es el relacionado con la comunicación química. En la atracción y el reconocimiento sexual, en defensa contra depredadores y patógenos, e incluso en los procesos de especiación están involucrados semioquímicos. Cuales son estos compuestos y cuál es la función de cada uno de ellos son aspectos que están por resolverse. Actualmente, estamos efectuando estos trabajos en colaboración con el Dr. Klaus Jaffe de la Universidad Simón Bolívar (Venezuela) y con estudiantes de posgrado del Instituto de Ecología, A.C., y más recientemente con el Servicios de Apoyo en Resolución Analítica (SARA) de la Universidad Veracruzana (México).

Otro aspecto importante que estamos analizando con esta especie es la competencia espermática. No sólo estamos interesados en analizar cómo el macho actúa frente a hembras copuladas (Chamorro, 1998) sino que también queremos analizar algunos problemas de frontera en selección sexual, como es la hipótesis de Eberhard (1996) sobre elección críptica de esperma por la hembra, en donde se propone que las hembras son capaces de elegir machos durante y después de la cópula. El marcador genético y el modelo biológico que tenemos se prestan muy bien para poner a prueba este planteamiento. Asimismo, tenemos planeado rastrear el marcador en campo para ver si podemos determinar su frecuencia de aparición en la naturaleza y, eventualmente, utilizarlo para analizar a nivel genético el efecto de la fragmentación de las selvas sobre las poblaciones de esta especie.

Finalmente, un campo en el cual podemos entrar es el de la genética del comportamiento. La misma obtención del marcador genético nos da la posibilidad de analizar la relación entre comportamiento y genes. El tema es complejo, pero hemos empezado a entrar a este asunto, haciendo nuestros primeros análisis de ADN de la especie (M. Favila y colaboradores, datos no publicados).

Es obvio que no nos vamos a quedar hasta aquí. Otros campos como es la secuenciación del gene o los genes que controlan la expresión fenotípica de la coloración es algo que pretendemos hacer. Actualmente tenemos ya tres líneas genéticas de *C. c. cyanellus* en las que la coloración de algunas partes de su cuerpo son exclusiva de cada una de ellas. El control genético de estas expresiones fenotípicas se podrían estudiar muy bien en esta especie.

Considero que *C. c. cyanellus* ha pasado de ser el objeto de estudio a material de estudio. La facilidad de su manejo en laboratorio y su relativo ciclo de vida corto lo hacen un candidato excelente a convertirse en una especie modelo tipo *Drosophila melanogaster* para estudios de comportamiento, genética y evolución.

AGRADECIMIENTOS

A los dos revisores anónimos de este artículo, por sus valiosos comentarios,

principalmente al revisor 1 por su exhaustivo trabajo. El presente trabajo fue parcialmente financiado por los proyectos: "Comportamiento Reproductor y Comunicación Química en Coleópteros Coprófagos y Necrófagos de la Subfamilia Scarabaeinae (Scarabaeidae)" (CONACYT: 4161PN-N9607), "Competencia espermática y nivel de paternidad en escarabajos rodadores del estiércol del género *Canthon* (Scarabaeidae: Scarabaeinae)" (CONACYT: 35125-V, y "Parámetros para medir la biodiversidad y su cambio. II Etapa. Desarrollo de Ejemplos" (CONABIO FB532/K038/97). Parte de este trabajo se estuvo escribiendo durante una estancia del autor en el Laboratorio de Etología Experimental y Comparada URA 667, de la Universidad París Nord, Francia, con el apoyo del proyecto "Estudio de los Comportamientos Sociales: Aspectos etológicos y evolutivos ECOS-ANUIES-CONACYT(M94-B033)".

LITERATURA CITADA

- BELLÉS, X. Y M.E. FAVILA. 1983. Protection chimique du nid chez *Canthon cyanellus cyanellus* LeConte (Col. Scarabaeidae). *Bulletin de la Société entomologique de France* 88: 602-607.
- BLUM, M. S. 1981. *Chemical defenses of Arthropods*. Academic Press, New York, USA. 562 p.
- BONAVITA-COUGOURDAN, A., G. THERAULAZ, A. BAGNERES, M ROUX, M. PRATTE, E. PROVOST Y J. CLEMENT. 1991. Cuticular hydrocarbons, social organization and ovarian development in a polistine wasp: *Polistes dominulus* Christ. *Comparative Biochemistry and Physiology*. 4: 667-680.
- BORNEMISSZA, G.F. 1970. Insectary studies on the control of dung breeding flies by the activity of the dung beetle, *Onthophagus gazella* F. (Coleoptera: Scarabaeinae). *Journal of the Australian Entomological Society* 9: 31-41.
- BRADSHAW, J.W.S. Y P.E. HOWSE. 1984. Sociochemical of ants, pp. 429-473. En: W.J. Bell y R.T Cardé (Eds.). *Chemical Ecology of Insects*. Sinauer Assoc. Inc.
- BURGER, B.V., Z. MUNRO, M. ROTH, H.S. SPIES, V. TRUTER, G.D. TRIBE Y R.M. CREWE. 1983. Composition of heterogeneous sex attracting secretion of the dung beetle, *Kheper lamarcki*. *Zeitschrift fuer Naturforschung*. 38: 848-855.
- CAUBET, Y., P. JAISSON Y A. LENOIR. 1992. Preimaginal induction of adult behaviour in insects. *The Quarterly Journal of Experimental Psychology* 44: 165-178.
- CHAMORRO, F. I. 1998. *Duración de Cópula y Estimación de Paternidad en Canthon cyanellus cyanellus LeConte (Scarabaeidae)*. Tesis de Licenciatura. Universidad Veracruzana. 59 p.
- CRESPI, B.J. 1990. Subsociality and female reproductive success in a mycophagous thrips: an observational and experimental analysis. *Journal of Insect Behavior* 3: 61-74.
- CRESPI, B.J Y J.C. CHOE. 1997. Introduction, pp. 1-7. En: J.C. Choe y B.J. Crespi (Eds.). *The Evolution of Social Behavior in Insects and Arachnids*. Cambridge University Press.
- DÍAZ, A. 1998. *Ecología y Comportamiento de Escarabajos Rodadores del Estiércol (Scarabaeidae: Scarabaeinae) de Selvas y Pastizales en Los Tuxtlas, Veracruz*. Tesis de Maestría. Universidad Nacional Autónoma de México. 174 p.
- EBERHARD, W.G. 1996. *Female control: Sexual Selection by Cryptic Female Choice*. Princeton University Press. 487 p.
- EBERHARD, W.G. 1998. Importancia de la elección femenina críptica para la etología. *Etología* 6: 1-8.
- EDVARDSSON, M. Y G. ARNOVIST. 2000. Copulatory courtship and cryptic female choice in red flour beetles *Tribolium castaneum*. *Proceedings of the Royal Society of London B*. 267: 559-563.
- EDWARDS, P.B. 1988. Contribution of female parent to survival of laboratory-reared offspring in the dung beetle *Kheper nigroaeneus* (Boheman) (Coleoptera: Scarabaeidae). *Journal of the Australian Entomological Society* 27: 233-237.
- EDWARDS, P.B. Y H.H. ASCHENBORN. 1988. Male reproductive behaviour of the African ball-rolling dung beetle, *Kheper nigroaeneus* (Coleoptera; Scarabaeidae). *The Coleopterists Bulletin* 42: 17-27.

Favila: Historia de vida de Canthon c. cyanellus

- EDWARDS, P.B. Y H.H. ASCHENBORN. 1989. Maternal care of a single offspring in the dung beetle *Kheper nigroaeneus*: the consequences of extreme parental investment. *Journal of Natural History* 23: 17-27.
- FAVILA, M.E. 1988a. Comportamiento durante el período de maduración gonádica en un escarabajo rodador (Coleoptera: Scarabaeidae; Scarabaeinae). *Folia Entomológica Mexicana* 76: 55-64.
- FAVILA, M.E. 1988b. Chemical labelling of the food ball during rolling by males of the subsocial coleopteran *Canthon cyanellus cyanellus* LeConte (Scarabaeidae). *Insectes Sociaux* 35: 125-129.
- FAVILA, M.E. 1992. *Análisis del Comportamiento Subsocial de Canthon cyanellus cyanellus* LeConte. Tesis Doctoral, Escuela Nacional de Ciencias Biológicas, IPN, México, 146 p.
- FAVILA, M.E. 1993. Some ecological factors affecting the life-style of *Canthon cyanellus cyanellus* (Coleoptera: Scarabaeidae): an experimental approach. *Ethology Ecology & Evolution* 5: 319-328.
- FAVILA, M.E. 2001. Ecología Química en Escarabajos Coprófagos y Necrófagos de la Subfamilia Scarabaeinae, pp. 541-580. *En*: A. Anaya, F. Espinosa -García & R. Cruz Ortega (Eds). *Relaciones químicas entre Organismos. Aspectos Básicos y Perspectivas de su Aplicación*. Instituto de Ecología, UNAM y Editorial Plaza y Valdés, México.
- FAVILA, M.E. Y A. DÍAZ. 1993. Comportamiento cooperativo y subsocial de *Canthon cyanellus cyanellus* LeConte (Coleoptera: Scarabaeidae). Instituto de Ecología, A.C. Película grabada en formato VHS.
- FAVILA, M.E. Y A. DÍAZ. 1996. *Canthon cyanellus cyanellus* LeConte (Coleoptera: Scarabaeidae) makes a nest in the field with several brood balls. *The Coleopterists Bulletin* 50: 52-60.
- FAVILA, M. E. Y A. DÍAZ. 1997. *Canthon cyanellus cyanellus*, pp. 319-321. *En*: E. González Soriano, R. Dirzo y R. Vogth (Eds.). *Historia Natural de Los Tuxtlas*. Universidad Nacional Autónoma de México.
- FAVILA, M.E., J. NOLASCO-SOTO, G. RUÍZ-LIZARRAGA. 2000. Inheritance of a Red Cuticular Color Mutation in the Carrion Beetle *Canthon cyanellus cyanellus* LeConte (Coleoptera: Scarabaeidae). *The Coleopterists Bulletin* 54: 541-545.
- GRAFEN, A. 1980. Opportunity cost, benefit and the degree of relatedness. *Animal Behaviour* 28: 967-968.
- HALFFTER, G. 1977. Evolution of nidification in the Scarabaeinae (Coleoptera, Scarabaeidae). *Quaestiones Entomologicae* 13: 231-253.
- HALFFTER, G. 1997. Subsocial behavior in Scarabaeinae beetles, pp. 237-259. *En*: J.C. Choe y B.J. Crespi (Eds.). *The Evolution of Social Behavior in Insects and Arachnids*. Cambridge University Press.
- HALFFTER, G. Y W.D. EDMONDS. 1982. *The Nesting Behavior of Dung Beetles (Scarabaeinae)*. *An Evolutionary and Ecological Approach*. Publ. 10. Instituto de Ecología, A.C. México. 176 p.
- HALFFTER, G., V. HALFFTER Y C. HUERTA. 1983. Comportement sexuel et nidification chez *Canthon cyanellus cyanellus* LeConte (Col. Scarabaeidae). *Bulletin de la Société entomologique de France* 88: 585-594.
- HALFFTER, G., C. HUERTA Y J. LÓPEZ-PORTILLO. 1996. Parental care and offspring survival in *Copris incertus* Say, a sub-social beetle. *Animal Behaviour* 52: 133-139.
- HALFFTER, G., Y Y. LÓPEZ. 1977. Development of the ovary and mating behaviour in *Phanaeus*. *Annals of the Entomological Society of America* 70: 203-213.
- HALFFTER, G. Y E.G. MATTHEWS. 1966. The natural history of dung beetles of the subfamily Scarabaeinae (Coleoptera, Scarabaeidae). *Folia Entomológica Mexicana* 12-14: 1-312.
- HANSKI, I. 1989. Dung beetles, pp. 489-511. *En*: H. Leith y M.J.A. Werger (Eds.). *Tropical Rain Forest Ecosystems. Biogeographical and Ecological Studies*. Elsevier Science Publishers B. V., Amsterdam.
- HANSKI, I. Y S. KUUSELA. 1977. An experiment on competition and diversity in the carrion fly community. *Annales Entomologici Fennici* 43: 108-115.
- HUERTA, C., S. ANDUAGA Y G. HALFFTER. 1981. Relaciones entre nidificación y ovario en *Copris* (Coleoptera, Scarabaeidae, Scarabaeinae). *Folia Entomológica Mexicana* 47: 139-170.
- JAISSON, P. 1991. Kinship and fellowship in ants and social wasps, pp. 60-93. *In*: P.G. Hepper (Ed.). *King Recognition*. Cambridge Univ. Press.
- KLEMPERER, H.G. 1982. Parental behavior in *Copris lunaris*: care and defense of brood balls and nest. *Ecological Entomology* 7: 155-167.
- KLEMPERER, H.G. 1983. The evolution of parental behaviour in Scarabaeinae (Coleoptera: Scarabaeidae): an experimental approach. *Ecological Entomology* 8: 49-59.
- KLINGER, R. Y V. MASCHWITZ. 1977. The defense gland of Omaliinae (Coleoptera: Staphylinidae). 1.- Gross morphology of the gland and identification of the scent of *Eusphalerum longipenne* Erichson. *Journal of Chemical Ecology* 3: 401-410.
- MARTÍNEZ, I. Y C. CAUSSANEL. 1984. Modifications de la pars intercerebralis, des corpora allata, des

- gonades et comportement reproducteur chez *Canthon cyanellus cyanellus* LeConte (Coleoptera: Scarabaeidae, Scarabaeinae). *Comptes Rendus de l'Academie des Sciences, Paris* 299: 597-602.
- MARTÍNEZ, I. Y M. CRUZ. 1988. Comportamiento, glándulas accesorias y centros neuroendocrinos en machos de dos especies de *Canthon* (Coleoptera: Scarabaeinae). *Acta Zoológica Mexicana* 27: 1-19.
- MARTÍNEZ, I. Y R.M. CRUZ. 1990. Cópula, función ovárica y nidificación en dos especies del género *Canthon Hoffmannsegg* (Coleoptera: Scarabaeidae). *Elytron* 4: 161-169.
- MARTÍNEZ I. Y E. MONTES DE OCA. 1988. Comportamiento, ovario y centro neuroendocrino en hembras de dos especies de *Canthon* (Coleoptera, Scarabaeidae). *Folia Entomológica Mexicana* 75: 33-46.
- MATTHEWS, E.G. 1963. Observations on the ball-rolling behavior of *Canthon pilularius* (L.) (Coleoptera, Scarabaeidae). *Psyche* 70: 75-93.
- MCQUEEN, A. 1975. Dung as an insect food source: dung beetles as competitors of other coprophagous fauna and as targets for predators, pp. 821-827. Symposium of the Australian and New Zealand Association, Canberra.
- MILLER, J.R., L.B. HENDRY Y R.O. MUMMA. 1975. Norsesquiterpenes as defensive toxins of whirligig beetles (Coleoptera: Gyrinidae). *Journal of Chemical Ecology* 1: 59-82.
- MONTES DE OCA, E.T., I. MARTÍNEZ, M.R. CRUZ Y M.E. FAVILA. 1991. Observaciones de campo sobre el comportamiento y madurez gonádica en *Canthon indigaeus chevrolati* Harold (Coleoptera: Scarabaeidae). *Folia Entomológica Mexicana* 83: 69-86.
- PAPIA, D.R. Y R.J. PROKOPY. 1989. Ecological and evolutionary aspects of learning in phytophagous insects. *Annual Review of Entomology* 34: 315-50.
- PARKER, G.A. 1970. Sperm competition and its evolutionary consequences in the insects. *Biological Review* 45: 525-567.
- PARKER, G.A. 1984. Sperm competition and the evolution of animal mating strategies, pp. 1-60. En: R.L. Smith (Ed.). *Sperm Competition and the Evolution of Animal Mating System*. Academic Press.
- PARTRIDGE, L. 1988. Lifetime reproductive success in *Drosophila*, pp. 11-23. En: T.H. Clutton-Brock (ed.). *Reproductive Success. Studies of Individual Variation in Contrasting Breeding Systems*. The University of Chicago Press.
- PASCHALIDIS, K.M. 1974. The Genus *Sisyphus* Latr. (Coleoptera: Scarabaeidae) in Southern Africa. Tesis de Maestría. Universidad de Rhodes, Grahamstown, Africa del Sur.
- PESCHKE, K. 1987. Cuticular hydrocarbons regulate mate recognition, male aggression, and female choice of the rove beetle, *Aleochara curtula*. *Journal of Chemical Ecology* 13: 1993-2007.
- PLUOT-SIGWALT, D. 1982. Diversité et dimorphisme sexuel de glandes tégumentaires abdominales chez les Coléopteres Scarabaeidae. *Comptes Rendus de l'Academie des Sciences, Paris* 294: 945-948.
- PLUOT-SIGWALT, D. 1983. Les glandes tégumentaires des Coléopteres Scarabaeidae: répartition des glandes sternales et pygidiales dans la famille. *Bulletin de la Société entomologique de France* 88: 597-602.
- PLUOT-SIGWALT, D. 1986. Les glandes tégumentaires des Coléopteres Scarabaeidae: structure et diversité des canalicules. *Annales de la Société entomologique de France (N.S.)* 22: 163-182.
- PLUOT-SIGWALT, D. 1988a. Le système des glandes tégumentaires des Scarabaeidae rouleurs, particulièrement chez deux especies de *Canthon* (Coleoptera). *Folia Entomológica Mexicana* 74: 79-108.
- PLUOT-SIGWALT, D. 1988b. Données sur l'activité et le rôle de quelque glandes tégumentaires, sternales, pygidiales et autres, chez deux especies de *Canthon*. *Bulletin de la Société entomologique de France* 93: 89-98.
- PLUOT-SIGWALT, D. 1991. Le système glandulaire abdominal des colépteres coprophages Scarabaeidae: ses tendances évolutives et ses relations avec la nidification. *Annales de la Société entomologique de France (N.S.)* 27: 205-229.
- PLUOT-SIGWALT, D. 1995. La diversité du système des glandes tégumentaires abdominales des Scarabaeidae (S. Str) (Coleoptera): morphologie et répartition des structures cuticulaires. *Annales de la Société entomologique de France (N.S.)* 31: 295-348.
- PRASSE, J. 1958. Die Kämpfe der Pillenwalzer *Sisyphus schaefferi* (L.) und *Gymnopleurus geoffroyi* Fuessl. (Col. Scarab.). *Wissenschaftliche Zeitschrift der Martin-Luther-Universität Halle-Wittenberg, Math.-Nat.* 7: 89-92.
- SATO, H. Y M. IMAMORI. 1986a. Production of two brood pearls from one dung ball in an african ball-roller, *Scarabaeus aegyptiorum* (Coleoptera, Scarabaeidae). *Kontyú*. 54 (3): 381-385.
- SATO, H. Y M. IMAMORI. 1986b. Nidification of an African ball-rolling scarab, *Scarabaeus platinotus* Bates (Coleoptera: Scarabaeidae). *Kontyú* 64: 203-207.

Favila: Historia de vida de Canthon c. cyanellus

- SATO, H. y M. IMAMORI. 1987. Nesting behaviour of a subsocial African ball-roller *Kheper playnotus* (Coleoptera, Scarabaeidae). *Ecological Entomology* 12: 415-425.
- SCHILDKNECHT, H., D. BERGER, D. KRAUSS, J. CONNERT, J. GEHLHAUS y H. ESSENBREIS. 1976. Defense chemistry of *Stenus comma* (Coleoptera: Staphylinidae). *Journal of Chemical Ecology* 2: 1-11.
- SCOTT M.P. y J.F.A. TRANIELLO. 1990. Behavioural and ecological correlates of male and female parental care and reproductive success in burying beetles (*Nicrophorus* spp.). *Animal Behaviour* 39: 274-283.
- SIMMONS, L.W. y M.T. SIVA-JOTHY. 1998. Sperm competition in insects: mechanisms and the potential for selection, pp. 341-434. En: T.R. Birkhead y A.D. Moller (Eds.). *Sperm Competition and Sexual Selection*. Academic Press, London.
- SIVINSKI, J. 1984. Sperm in competition, pp. 85-115. En: R.L. Smith (Ed.). *Sperm competition and the evolution of animal mating system*. Academic Press.
- SMITH, R.L. 1976a. Brooding behavior of a male water bug *Belostoma flumineum* (Hemiptera: Belostomatidae). *Journal of the Kansas Entomological Society* 49: 333-343.
- SMITH, R.L. 1976b. Male brooding behavior of the water bug *Abedus herberti* (Heteroptera: Belostomatidae). *Annals of the Entomological Society of America* 69: 740-747.
- SMITH, R.L. 1997. Evolution of parental care in the giant water bugs (Heteroptera: Belostomatidae), pp. 116-149. En: J.C. Choe y B.J. Crespi (Eds.). *The Evolution of Social Behavior in Insects and Arachnids*. Cambridge University Press.
- STEARNS, S.C. 1992. *The evolution of life histories*. Oxford University Press, 249 p.
- TALLAMY, D.W. 1984. Insect parental care. *BioScience* 34: 20-24.
- TALLAMY, D.W. y T.K. WOOD. 1986. Convergence patterns in subsocial insects. *Annual Review of Entomology* 31: 369-390.
- THORNHILL, R. y J. ALCOCK. 1983. *The Evolution of Insect Mating Systems*. Harvard Univ. Press. 547 pp.
- TREGENZA, T. y N. WEDELL, 1997. Definitive evidence for cuticular pheromones in a cricket. *Animal Behaviour* 54: 979-984.
- TRIBE, G.D. 1975. Pheromone release by dung beetles (Coleoptera:Scarabaeidae). *South African Journal of Science* 71: 277-278.
- TRIBE, G.D. 1976. The Ecology and Ethology of Ball-rolling Dung Beetles (Coleoptera: Scarabaeidae). Tesis de Maestría. Universidad de Natal, Pietermaritzburg, Africa del Sur. 160 p.
- TRIVERS, R.L. 1972. Parental investment and sexual selection, pp. 136-179. En: B. Campbell (Ed.). *Sexual Selection and the Descent of Man 1871-1971*. Chicago: Aldine Publishing.
- TSCHINKEL, W.R. 1975. A comparative study of the chemical defensive system of tenebrionid beetles. Defensive behavior and ancillary features. *Annals of the Entomological Society of America* 68: 439-453.
- TYNDALE-BISCOE, M. 1984. Adaptive significance of brood care of *Copris diversus* Watherhouse (Coleoptera: Scarabaeidae). *Bulletin of Entomological Research* 74: 453-461.
- VILLALOBOS, J., A. DÍAZ y M.E. FAVILA. 1998. Two species of *Canthon* Hoffmannsegg (Coleoptera: Scarabaeidae) feed on dead and live invertebrates. *The Coleopterists Bulletin* 52:101-104.
- WILSON, E.O. 1971. *The Insect Societies*. Cambridge, Mass: The Belknap Press. 548 p.
- WILSON, E.O. 1975. *Sociobiology. The New Synthesis*. Cambridge, Mass: The Belknap Press. 697 p.
- ZEH, D.W. y R.L. SMITH. 1985. Paternal investment by terrestrial arthropods. *American Zoology* 25: 785-805.

Recibido: 20 junio 2000.

Aceptado: 7 marzo 2001.