Acta Zool. Mex. (n.s.) 74: 163-173 (1998)

COMPORTAMIENTO Y ACTIVIDAD REPRODUCTORA DE LOS MACHOS DE *COPRIS INCERTUS* SAY (COLEOPTERA SCARABAEIDAE: SCARABAEINAE)

Magdalena Cruz R. y Carmen Huerta C.
Instituto de Ecología, A.C. Departamento de Ecología y Comportamiento Animal
Apartado Postal 63, 91000, Xalapa, Veracruz, MEXICO
Correo electrónico: magda@sun.ieco.conacyt.mx

RESUMEN

Copris incertus es un escarabajo coprófago cavador cuya hembra elabora nidos que cuida hasta que la progenie emerge. En este trabajo se describen las modificaciones que presenta el aparato reproductor del macho desde la emergencia y a lo largo del período de nidificación. Se consideran principalmente las variaciones a nivel del testículo y glándulas anexas (mesadenias). Los individuos jóvenes presentan un volumen del folículo testicular y del reservorio glandular mínimos, las actividades espermatogénica y glandular son reducidas. Al madurar el individuo, tanto el volumen como la actividad testicular y glandular se incrementan notablemente. En individuos viejos se observa un proceso de degeneración testicular, pero la actividad secretora de las glándulas anexas se mantiene por la acumulación continua de sus secreciones en el reservorio.
Palabras Clave: *Copris incertus*. Escarabajos. Anatomía. Actividad testicular. Glándulas anexas. Comportamiento.

ABSTRACT

Copris incertus is a burrowing dung beetle whose female construct the nest which she tends until the brood emerges. In this paper we describe the modifications which the male reproductive system undergoes from its emergence and during the nesting process. We primarily considered the testicular and accessory glands (mesadenes) activities. Young individuals have minimal testicular and glandular reservoir volumes and the spermatogenic and glandular activities are reduced. When the individuals matures, the volume as well as the testicular and glandular activities notably increase. In old individuals, we observe a testicular degenerative process, but the secretion activity of the accessory glands is maintained due to the continuous secretion accumulation in the reservoir.
Key Words: *Copris incertus*. Dung Beetle. Anatomy. Testicular activity. Accessory glands. Behavior.

INTRODUCCION

En Scarabaeinae la participación de los machos durante la nidificación ha sido poco estudiada (Halffter & Edmonds, 1982). En algunas especies rodadoras se conocen aspectos sobre la cópula y su influencia en la maduración gonádica de las

hembras. Se ha determinando que es la presencia del macho y/o la cópula lo que estimula esta maduración (Martínez & Cruz, 1990).

En las especies cavadoras se conoce poco o casi nada sobre el papel y actividad del macho durante la nidificación. En la mayoría de los casos estudiados se sabe que el macho solo participa durante el aprovisionamiento del nido alejándose posteriormente (Rommel, 1961, 1962; Huerta, *et al.* 1981; Monteith & Storey, 1981; Anduaga *et al.* 1987; Klemperer, 1982, 1986; Klemperer & Boulton, 1976; Kingston & Coe, 1977). En las especies de Scarabaeinae que cuidan el nido, la permanencia del macho en el nido no es muy conocida (Halffter & Edmonds, 1982).

Por la falta de estudios en los machos de las especies cavadoras en Scarabaeinae, consideramos importante conocer algunos aspectos referentes a su actividad durante la etapa reproductora. Para ésto se seleccionó una especie del género *Copris*, cuyo comportamiento ha sido estudiado principalmente en las hembras (Huerta, *et al.* 1981; Klemperer, 1982, 1986; Anduaga & Huerta, 1983; Tyndale-Biscoe, 1983; Halffter *et al.* 1996; Martínez *et al.* 1996).

Copris incertus Say es un escarabajo neotropical, coprófago, cavador, bivoltino, típico de pastizales, cuyo comportamiento reproductor en las hembras ya fue descrito (Martínez, *et al.* 1996) y del cual daremos un breve resumen.

MATERIAL Y METODOS

Se realizaron colectas periódicas de hembras y machos adultos de *Copris incertus* Say, bajo mojones de estiércol de vaca en los pastizales de Banderilla Ver., desde junio a septiembre de 1990 y en el Km 6 de la Carretera Antigua a Coatepec Ver., desde junio a agosto de 1991. Todos los individuos fueron llevados al insectario del Intituto de Ecología en Xalapa (México).

Con los individuos colectados se montaron terrarios con parejas formadas al azar para la obtención de la cría. Con los individuos de edad conocida obtenidos, se montaron nuevos terrarios con parejas para observar el comportamiento reproductor. Cada pareja se colocó en terrarios de plástico de 15 cm de alto x 15 cm de diámetro, con una capa de tierra húmeda de 10 cm de espesor.

Todos los terrarios se mantuvieron en el insectario con las condiciones naturales de la Ciudad de Xalapa, Veracruz (temperatura media anual de 19°C; humedad relativa media anual de 70% y fotoperiodo de 12 a 13 hrs de luz en verano y de 10 a 11 hrs en invierno). Se alimentaron con estiércol de vaca puesto una vez a la semana hasta que iniciaron el cuidado del nido, después de lo cual sólo se les daba un poco para que el macho se alimentara.

Se montaron 67 terrarios con parejas que se dividieron en lotes de acuerdo a su edad y etapa comportamental: a la emergencia (n = 10), durante la alimentación (n = 13), durante la elaboración del pastel de nidificación (n = 13), después de la cópula (n = 15), durante el abandono del nido (n = 9) e individuos viejos (n = 7). Las parejas de cada lote se disecaron a fin de conocer el estado fisiológico del aparato reproductor durante estos periodos. Las observaciones del comportamiento reproductor fueron obtenidas a partir de las revisiones hechas cada 15 días a partir de la emergencia.

Todos los machos fueron disecados con Ringer-Ephrussi para obtener el aparato reproductor. De cada individuo con ayuda de la cámara clara se hicieron los esquemas a escala y en fresco de los folículos testiculares y de los reservorios glandulares. Todos los aparatos reproductores se fijaron en el líquido de Carnoy. Una parte de las gónadas obtenidas fueron procesadas *in toto* con la técnica del Feulgen Verde-luz y el resto fueron incluidos en celoidina-parafina, cortados en serie a 6 μm y teñidos posteriormente con la técnica de PAS-Hematoxilina (Gabe, 1968).

Se consideró el volumen promedio por edad, de los folículos testiculares y del reservorio glandular. En el primer caso se utilizó la fórmula de una esfera $V = 4/3\ \pi\ r^3$, mientras que para el volumen del reservorio glandular se consideró la fórmula de un esferoide $V = 4/3\ \pi\ ab^2$, donde **a** es el radio mayor y **b** el menor. Con estos datos se determinó el estado fisiológico de los individuos, que se relacionó con el comportamiento desplegado.

RESULTADOS

Etapas comportamentales de *Copris incertus*

Después de la emergencia, tanto hembras como machos, iniciaron un largo periodo alimenticio que duró hasta los 80 días de edad. En este periodo se presentó el comportamiento de elaboración de la "salchicha" y "pastel" de alimentación, entre los 10 a 60 días de edad, etapa que favoreció la interacción de ambos sexos sin el establecimiento de parejas. La primera cópula se presentó entre los 10 a 40 días, pero más frecuentemente a los 30 días. Durante la nidificación el macho tuvo su mayor interacción con la hembra cuando se elaboró el "pastel" de nidificación y se estableció la pareja bisexual. Posteriormente una vez establecido el nido, el macho lo abandonó y la hembra permaneció cuidándolo. Finalmente en la etapa de vejez, ya no hubo interacción entre los sexos y solo quedó como principal actividad la alimenticia, aunque ésta fue mínima (Martínez, *et al.* 1996).

Aparato reproductor de los machos de *Copris incertus*

El aparato reproductor (Fig. 1) está constituido por dos testículos con seis folículos esféricos, de cada uno parte un corto y delgado conducto eferente, los cuales se unen para formar el conducto deferente más largo y enrollado bajo el testículo. No hay vesícula seminal.

Presenta dos glándulas anexas mesadénicas tubulares de aproximadamente 2 cm de longitud, muy enrolladas sobre sí mismas. Cada una tiene su reservorio sacular donde acumula las secreciones. Cada conducto glandular mide aproximadamente 7 mm de largo.

El bulbo eyaculador es una estructura sacular, hueca y alargada en forma de S, de aproximadamente 3 mm de longitud por 0.5 mm de ancho. Tiene una pared muscular muy gruesa. Su extremo anterior es ciego e internamente se observa una glándula accesoria impar. En la región central se une con los conductos glandulares, deferentes y con su glándula accesoria. En su extremo posterior el conducto eyaculador se continua con el edeago. La glándula accesoria del bulbo eyaculador, es una ectadenia tubular de aproximadamente 4 mm de largo, que está plegada una vez sobre sí misma y tiene una envoltura muscular gruesa. El conducto eyaculador mide de 1.5 a 2 mm de largo, muy ancho hacia la región de unión y reducido hacia el edeago.

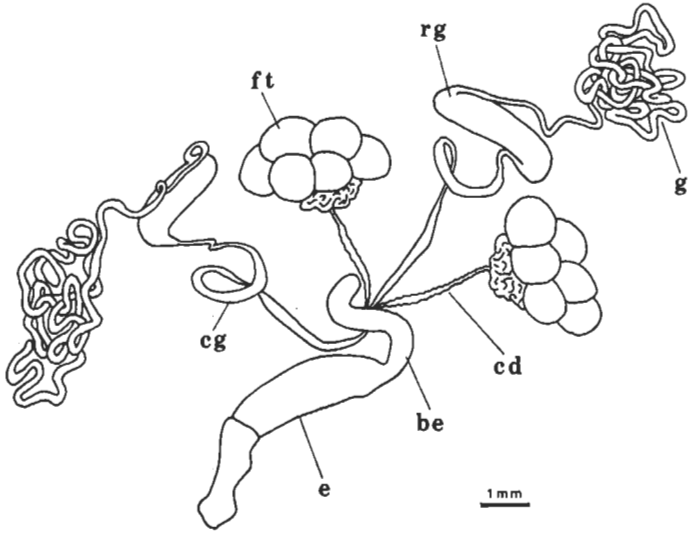


Figura 1.
Aparato reproductor del macho de *Copris incertus*, **be.** bulbo eyaculador, **cd.** conducto deferente, **cg.** conducto glandular, **e.** edeago, **ft.** folículos testiculares, **g.** glándula anexa, **rg.** reservorio glandular.

Evolución de los órganos de la reproducción en machos de *Copris incertus*

El aparato reproductor se observó inactivo desde la emergencia y hasta los 5 días. Los folículos testiculares se observaron casi transparentes a la disección con el volumen mínimo ($\bar{x}$ 269 ±28 x10^6 μm^3 n= 10) (Fig. 2a). Aunque la actividad espermatogénica ya era manifiesta en los testículos por la presencia de abundantes cistos con espermatocitos y espermátidas, no se observaron secreciones ni espermatozoides en los conductos eferentes y deferentes (Fig. 3a). Las glándulas anexas no manifestaron actividad secretora, sus reservorios presentaron el volumen mínimo ($\bar{x}$ 67 ±14 x 10^6 μm^3 n= 10) (Fig. 2b). Lo mismo sucedió en la glándula accesoria del bulbo eyaculador, que presentó un diámetro y altura celular reducidos.

Durante el período alimenticio entre los 70 a 130 días después de la emergencia, en los testículos el volumen folicular se incrementó notablemente ($\bar{x}$ 299 ±22 x10^6 μm^3 n= 13) (Fig. 2a). Internamente la presencia de abundantes cistos en diversas etapas de maduración, puso de manifiesto una actividad espermatogénica intensa. La distribución de estos cistos fue muy evidente; hacia la periferia se observaron los cistos más jóvenes con espermatocitos primarios y secundarios, al centro se encuentraban principalmente los cistos con espermatozoides alrededor del conducto eferente intrafolicular. Dentro de los conductos deferentes se observaron abundantes gránulos de secreción con una fuerte reacción PAS+, los cuales rodeaban a los paquetes de espermatozoides a lo largo de su trayecto hasta el bulbo eyaculador (Fig. 3b). Las glándulas anexas a su vez manifestaron una intensa actividad secretora, su diámetro aumentó y las secreciones fueron abundantes en el reservorio, éste incrementó considerablemente su volumen ($\bar{x}$ 319 ±64 x10^6 μm^3 n= 13) (Fig. 2b). La glándula del bulbo eyaculador también manifestó actividad secretora, con la acumulación intracelular de granulaciones y abundantes gránulos PAS+ sobre la superficie interna de la misma glándula.

Durante la etapa de elaboración del "pastel" de nidificación se mantuvo una tendencia creciente tanto en el volumen de los folículos testiculares ($\bar{x}$ 420 ±26 x10^6 μm^3 n= 13), como en los reservorios glandulares ($\bar{x}$ 723 ±60 x10^6 μm^3 n= 13) (Fig. 2). La imagen que presentaban internamente los folículos testiculares, así como las glándulas anexas fue semejante a la descrita en la etapa anterior, pero con una mayor acumulación tanto de paquetes de espermatozoides en los folículos y conductos deferentes, como de secreciones en las glándulas anexas y sus reservorios.

Antes de realizarse la primera cópula, en el macho se presentó una imagen en los órganos reproductores como se describió en la etapa anterior. Después de la cópula, se observó una reducción del volumen folicular ($\bar{x}$ 402 ±38 x10^6 μm^3 n= 15), así como de la cantidad de secreciones y espermatozoides dentro de los conductos deferentes. Lo mismo sucedió con las secreciones de las glándulas anexas contenidas en los reservorios, que se vaciaron para la formación del espermatóforo ($\bar{x}$ 549 ±52 x10^6 μm^3 n= 15) (Fig. 2).

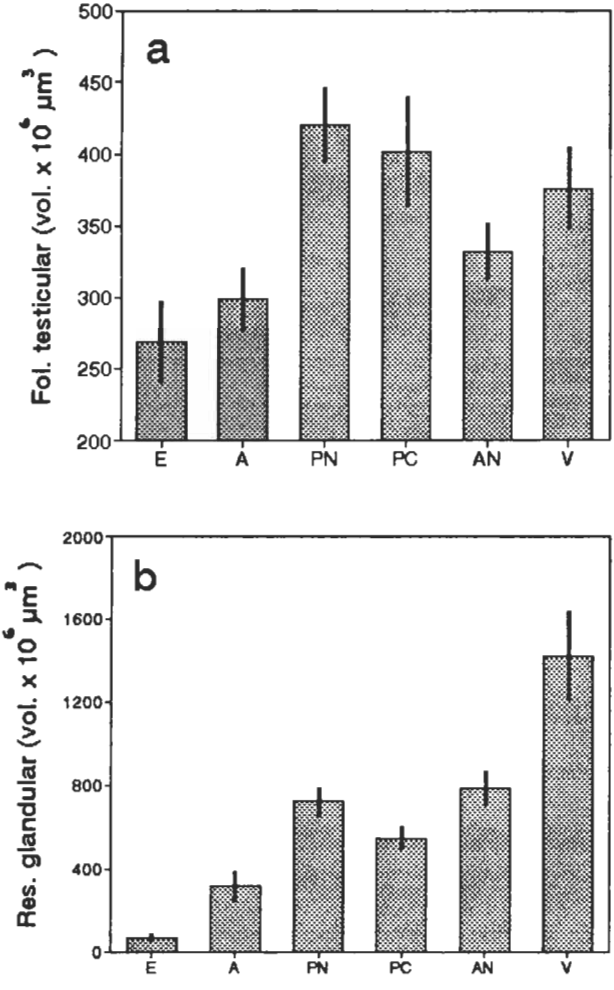


Figura 2

Evolución del volumen de los folículos testiculares (**a**) y del reservorio glandular (**b**) en machos de *Copris incertus* durante las principales etapa comportamentales: **E.** emergencia, **A.** alimentación, **PN.** elaboración del pastel de nidificación, **PC.** postcópula, **AN.** abandono de nido, **V.** vejez.

Al iniciarse la elaboración del nido y después de la puesta el macho fue relegado a otra cámara, no participando de los cuidados al nido. En esta etapa de abandono del nido el volumen folicular se redujo ($\bar{x}$ 332 ±19 x10^6 μm^3 n= 9), mientras que sucedió lo contrario en el reservorio glandular cuyo volumen se incrementó ($\bar{x}$ 787 ±76 x10^6 μm^3 n= 9) (Fig. 2).

En individuos viejos de más de 200 días desde la emergencia y que ya no manifestaron actividad reproductora, el volumen folicular fue menor que en la etapa de elaboración del "pastel" de nidificación ($\bar{x}$ 376 ±28 x10^6 μm^3 n= 7) (Fig. 2a), pero la imagen que presentaron internamente en general fue de aparente actividad espermatogénica aunque en algunas zonas del folículo se observaron áreas en proceso de degeneración, por su gran vacuolización y desarreglo histológico (Fig. 3c). Por otra parte las glándulas anexas siguieron también activas con abundantes secreciones en sus reservorios los cuales aumentaron progresivamente con la edad, observándose una talla máxima ($\bar{x}$ 1419 ±207 x10^6 μm^3 n= 7) (Fig. 2b).

DISCUSION

El aparato reproductor del macho de *Copris incertus* es semejante a los descritos en otras especies de Scarabaeinae (Dajoz, 1972; Edmonds, 1974; Benítez & Martínez, 1982; Martínez & Cruz, 1988).

En cuanto al comportamiento de nidificación, el de *Copris incertus* no difiere del observado en otras especies del género ya estudiadas (Halffter & Edmonds, 1982). Aunque *C. incertus* es una especie cavadora y el macho no participa en los cuidados al nido, hemos observado que la estructura del aparato reproductor de los machos, asi como la evolución de sus órganos, son muy semejantes a las observadas en *Canthon cyanellus cyanellus* (Martínez & Cruz, 1992), especie rodadora cuyo macho si participa en los cuidados al nido (Halffter *et al.* 1983; Favila, 1992).

En *Copris incertus* se observa desde la emergencia un proceso creciente y constante en cuanto a la actividad secretora de las glándulas anexas, aunque no hay una actividad cíclica, la talla máxima se presentó en los individuos más viejos (más de 200 días después de la emergencia). En cambio en *Canthon c. cyanellus* este proceso es cíclico porque se observa un incremento del volumen del reservorio glandular hasta antes de iniciar el cuidado del nido, después este proceso decrece, e inclusive se manifiesta degeneración testicular durante la etapa de cuidados al nido (Martínez & Benítez, 1988), la actividad espermatogénica se restablece al término de los cuidados y antes de que la nueva generación emerga. Este proceso se repite cada vez que se inicia un nuevo nido (Martínez & Cruz, 1992).

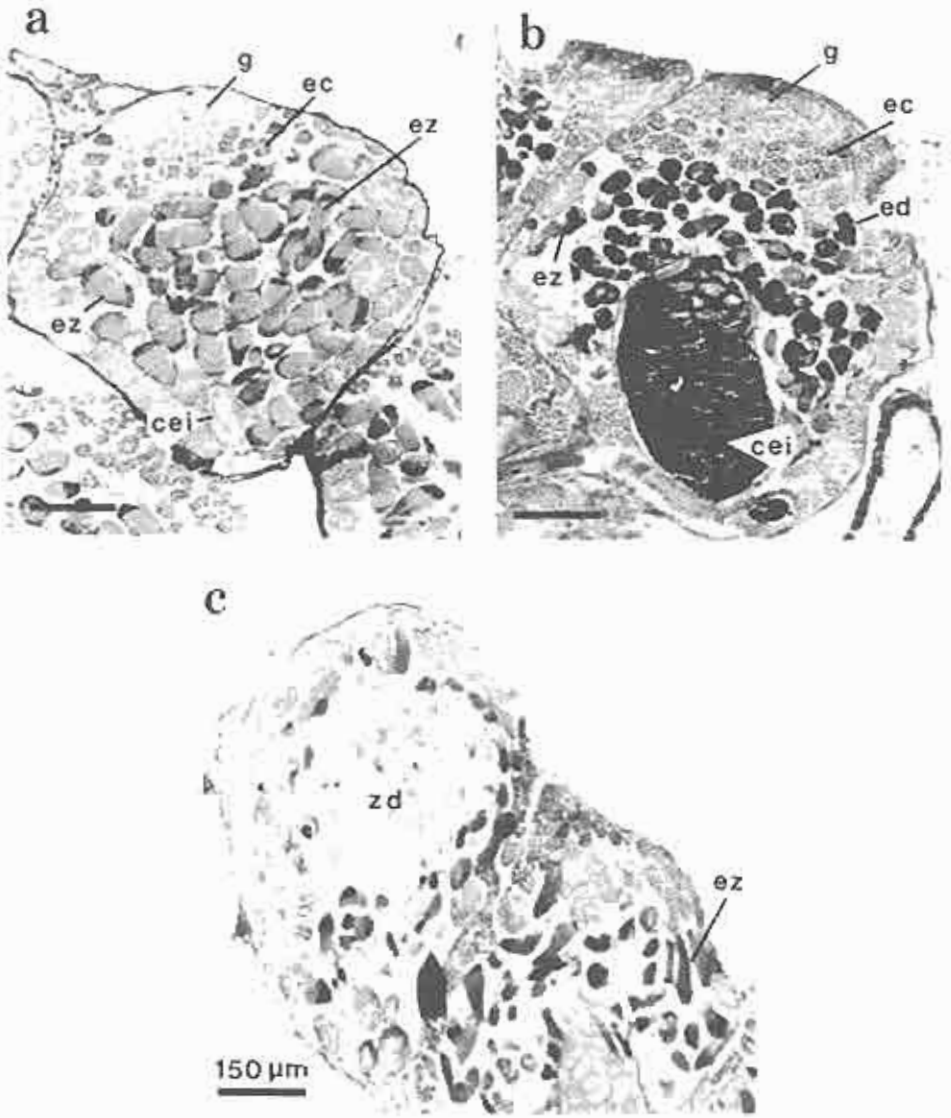


Figura 3

Cortes longitudinales del folículo testicular en machos (a) a la emergencia de los adultos (b), durante la etapa de alimentación- maduración y (c) en individuos viejos de más de 200 días de edad. cei, conducto eferente intrafolicular, ec, cistos con espermatocitos, ed, cistos con espermátidas, ez, cistos con espermatozoides, g, germano, zd, zona en degeneración. (Técnica PAS-Hematoxilina).

En los individuos viejos de *Copris incertus*, el volumen del folículo testicular no varía mucho con respecto al observado en individuos más jóvenes, pero internamente se observan zonas en degeneración testicular, situación también observada en *Canthon c. cyanellus, Onthophagus gazella* (Benítez & Martínez, 1985; Martínez & Benítez, 1988; Martínez & Cruz, 1992) y en *Cephalodesmius armiger* (López-Guerrero & Halffter, 1991). Sin embargo, en *Copris incertus* se observó una actividad secretora constante de las glándulas accesorias mesadénicas que se ve reflejada en el incremento del volumen del reservorio, situación que no se observó en los machos viejos de *Canthon c. cyanellus* (Martínez & Cruz, 1992).

Aunque la participación de los machos de *Copris incertus* durante la nidificación concluye después del aprovisionamiento del alimento y de la cópula, no se descarta que en condiciones naturales los machos puedan encontrar otras hembras disponibles y seguir activos sexualmente, lo cual justificaría la madurez sexual durante un periodo muy largo.

Durante la etapa de abandono del nido en condiciones de laboratorio, la actividad del macho se reduce solamente a la alimenticia, la actividad reproductora se reinicia después que la nueva generación emerge y puede formar nuevamente pareja para nidificar, que en las condiciones de este estudio es la misma hembra que se mantiene en el mismo terrario. Es posible que la constancia de una actividad reproductora potencial en los machos de *Copris incertus*, pueda ser justificada si se considera que en condiciones naturales existen hembras disponibles durante un periodo relativamente largo durante el inicio de la etapa reproductora.

AGRADECIMIENTOS

A nuestra colega Maria del Rosario López Hernández por su ayuda en la colecta de los escarabajos. Al Dr. Mario Zunino y a los revisores por sus acertados comentarios y sugerencias. Este trabajo se realizó con apoyo del departamento de Ecología y Comportamiento Animal del Instituto de Ecología, A.C. (Cuenta 902-38).

REFERENCIAS CITADAS

Anduaga, S., G. Halffter & C. Huerta. 1987. Adaptaciones ecológicas de la reproducción en *Copris* (Coleoptera: Scarabaeidae: Scarabaeinae). *Boll. Mus. reg. Sci. nat. Torino.* 5(1): 45-65.

Anduaga, S. & C. Huerta. 1983. Factores que inducen la reabsorción ovárica en *Copris armatus* Harold (Coleoptera, Scarabaeidae, Scarabaeinae). *Folia Entomol. Mex.* 56: 53-73.

Benítez, F.J. & I. Martínez. 1982. Aparato reproductor, histología del testículo y neurosecreción en *Onthophagus gazella* y *Canthon cyanellus* (Coleoptera: Scarabaeinae). Actas VII Cong. Latinoemer. Zool. 2: 1049-1060.

----------. 1985. Evolución histológica testicular durante el ciclo reproductor de *Onthophagus gazella* Fabricius y *Canthon cyanellus cyanellus* LeConte (Coleoptera: Scarabaeidae). *Folia Entomol. Mex.* 64: 33-40.

Dajoz, R. 1972. Biologie et anatomie de *Scarabaeus semipunctatus* F. (Coleoptera, Scarabaeidae). *Cahiers Nat. N.S.* 28(3): 61-80.

Edmonds, W.D. 1974. Internal anatomy of *Coprophanaeus lancifer* (L.) (Coleoptera: Scarabaeidae). *Int. J. Insect Morphol. & Embryol.* 3(2): 257-272.

Favila, M.E. 1992. Análisis del comportamiento subsocial de *Canthon cyanellus cyanellus* LeConte (Coleoptera: Scarabaeidae). Tesis Doctoral. Secc. Posgrado Esc. Nal. Cien. Biol. IPN. México 185 pp.

Gabe, M. 1968. *Techniques histologiques*. Ed. Masson et Cie. 1113 pp.

Halffter, G. & W.D. Edmonds. 1982. *The nesting behavior of dung beetles (Scarabaeinae). An ecological and evolutive approach*. Ed. Instituto de Ecología. Public. 10, 176 pp.

Halffter, G., V. Halffter & C. Huerta. 1983. Comportement sexuel et nidification chez *Canthon cyanellus cyanellus* LeConte (Col. Scarabaeidae). *Bull. Soc. ent. Fr.*, 88: 585-594.

Halffter, G., C. Huerta & J. López-Portillo. 1996. Parental care and offspring survival in *Copris incertus* Say, a sub-social beetle. *Anim. Behav.* 52: 133-139.

Huerta, C., S. Anduaga & G. Halffter. 1981. Relaciones entre nidificación y ovario en *Copris* (Coleoptera, Scarabaeidae, Scarabaeinae). *Folia Entomol. Mex.* 47. 139-170.

Kingston, T.J. & M. Coe. 1977. The biology of a giant dung-beetle (*Heliocopris dilloni*) (Coleoptera: Scarabaeidae). *J. Linn. Soc. Lond. Zool.* 181: 243-263.

Klemperer, H.G. 1982. Normal and atypical nesting behaviour of *Copris lunaris* (L.): comparison with related species (Coleoptera, Scarabaeidae). *Ecol. Entomol.* 7: 69-83.

----------. 1986. Life history and parental behaviour of a dung beetle from neotropical rainforest, *Copris laeviceps* (Coleoptera, Scarabaeidae). *J. Zool. Lond. (A)* 209: 319-326.

Klemperer, H.G. & R. Boulton. 1976. Brood burrow construction and brood care by *Heliocopris japetus* (Klug) and *Heliocopris hamadryas* (Fabricius) (Coleoptera, Scarabaeidae). *Ecol. Entomol.* 1: 19-29.

López-Guerrero, Y. & V.M. Halffter. 1991. Degeneración testicular en *Cephalodesmius armiger* Westwood durante la época de cuidado del nido (Coleoptera: Scarabaeidae: Scarabaeinae). *Elytron,* 5:63-70

Martínez, M.I. & J.C. Benítez, F. 1988. Degeneración testicular en *Canthon cyanellus cyanellus* LeConte (Coleoptera: Scarabaeinae). *An. Esc. nac. Cienc. biol., Méx.* 32: 83-90.

Martínez, M.I. & Cruz, R.M. 1988. Comportamiento, glándulas accesorias y centros neuroendocrinos en machos de dos especies de *Canthon* (Coleoptera, Scarabaeinae). *Acta Zool. Mex (n.s.).* 27: 1-19.

----------. 1990. Cópula, función ovárica y nidificación en *Canthon* Hoffmannsegg (Coleoptera, Scarabaeinae). *Elytron,* 4: 161-169.

----------. 1992. L'activité de l'appareil reproducteur mâle pendant la vie imaginale chez deux espèces de *Canthon* (Coleoptera: Scarabaeidae). *Acta Zool. Mex. (n.s.)* 49:1-22

Martínez, M.I., C. Huerta & M. Cruz. 1996. Comportamiento reproductor en hembras de *Copris incertus* Say (Coleoptera, Scarabaeidae). *Bull. Soc. ent. Fr.* 101(2): 121-130.

Monteith, G.H. & R.I. Storey. 1981. The biology of *Cephalodesmius* a genus of dung beetles which synthesizes "dung" from plant material (Coleoptera: Scarabaeidae: Scarabaeinae). *Mem. Queensland Mus.,* 20(2): 253-271.

Rommel, E. 1961. Ernährungsbiologie und Brutpflegeverhalten des Spanischen Mondhorkäfers *Copris hispanus* (L.) (Coleopt. Scarab.). *Biol. Zbl.* 80(3): 327-346.

---------. 1962. Milbenbefall bei den Mondhornkäfern *Copris hispanus* (L.) und *Copris lunaris* (L.) (Col. Scarab.). *Nachr. Bayerischen Ent.* 11: 117-118.

Tyndale-Biscoe, M. 1983. Effects of ovarian condition on nesting behaviour a brood-caring dung beetle, *Copris diversus* Waterhouse (Coleoptera: Scarabaeidae). *Bull. ent. Res.* 73: 45-52.

Recibido: 28 de octubre 1997
Aceptado: 4 de febrero 1998