

ISSN : 0153-8756

Publication de
l'Université de Droit, d'Economie et des Sciences
d'Aix-Marseille III

ecologia mediterranea

revue d'écologie terrestre et limnique



TOME XVII 1991

Faculté des Sciences et Techniques de Saint Jérôme, IMEP (case 461)
Avenue Escadrille Normandie-Niemen, F 13397 Marseille Cedex 13

Biología y actividad imaginal de *Scathophaga stercoraria* (Linnaeus, 1758), en un encinar mediterráneo (Diptera, Scathophagidae)

Santos ROJO* & M^a Angeles MARCOS-GARCIA*

RESUMEN

Se aportan nuevos datos sobre la biología y actividad anual de *S. stercoraria* (L., 1758), en un agrobiosistema de dehesa de un encinar mediterráneo. Además se estudia la influencia de tres parámetros climáticos (humedad relativa, temperatura y grado de precipitación) sobre la actividad de los imagos de esta especie.

PALABRAS CLAVE : *Scathophaga stercoraria*, biología, actividad imaginal-factores climatológicos, agrobiosistema-dehesa.

RESUME

Les auteurs apportent de nouvelles données sur la biologie et sur la phénologie de *S. stercoraria* (L., 1758), dans l'agrobiosystème pâturé en forêts méditerranéennes. L'analyse porte aussi sur l'influence de trois facteurs du climat (humidité relative, température et précipitations) et sur l'activité des imagos de l'espèce.

MOTS-CLES : *Scathophaga stercoraria*, biologie, activité des imagos, facteurs du climat, agrobiosystème méditerranéen.

ABSTRACT

New data about the biology and annual activity of *S. stercoraria* (L., 1758), in a Mediterranean agrobiosystem, are now indicated. The influence of three weather parameters (relative humidity, temperature and precipitation) in the imaginal activity of this species are also analyzed.

KEY WORDS: *Scathophaga stercoraria*, biology, imaginal activity, weather parameters, Mediterranean agrobiosystem.

INTRODUCCION

Scathophaga stercoraria (Linnaeus, 1758), comunmente denominada «mosca amarilla del estiércol», es quizá el más conocido de los dípteros sinantrópicos ligados a las heces de ganado bovino. Esto se debe no sólo a su clara diferenciación morfológica, en relación con el resto de

dípteros coprófagos, sino además a la gran abundancia de individuos que presentan sus poblaciones y a su amplia distribución mundial, ya que, exceptuando Australia puede considerarse cosmopolita (GORODKOV, 1986).

Por todos estos motivos existen trabajos sobre diferentes aspectos de la biología de esta especie ya desde el año 1742, en el cual, REAUMUR tomó diferentes datos sobre su desarrollo y ciclo de vida en boñiga de vaca. Sin embargo, todavía en la actualidad, no están claros muchos aspectos de su biología (PAPP, 1985 a). Aunque

*Departamento de C. Ambientales y R. Naturales
 Área de Biología Animal. Facultad de Ciencias
 Universidad de Alicante
 03080 Alicante (España)

otros, tales como su peculiar actividad reproductora han sido objeto de numerosos trabajos entre los que conviene destacar los de PARKER (1970 a, b, c, 1971 y 1978), HANSKI (1980 a) y BORGIA (1980, 1982). En España, al igual que ocurre con la mayor parte de los dípteros coprófagos, son aislados los estudios existentes sobre su biología y ecología.

El objetivo fundamental del presente trabajo es el estudio de la actividad imaginal de esta especie en cada una de las épocas del año, así como su relación con los principales parámetros climáticos (temperatura, humedad relativa y grado de precipitación), en un área de encinar mediterráneo. También se aportan nuevos datos sobre distintos aspectos de su ciclo larvario.

AREA DE ESTUDIO

Los datos fueron obtenidos en la zona centro de la provincia de Salamanca, concretamente en la finca experimental CastroEnriquez, situada a 40° 52' lat. N y 6° 3' long. W (29TQF4926 en unidades U.T.M.), con una altitud media de 803 metros sobre el nivel del mar y perteneciente al término municipal de Aldehuela de la Bóveda. El área de estudio es un encinar mediterráneo de *Quercus rotundifolia* (Lam.), si bien la influencia antropozooógena ha dado lugar a bosques adeshados.

En cuanto a la caracterización climática, se trata de un clima mediterráneo de transición entre semiárido y subhúmedo con inviernos fríos y veranos de periodo corto, calurosos y áridos. El periodo 1987-1988 se caracterizó por una escasa pluviosidad que ocasionó periodos de sequía en noviembre y marzo además de los normales en la época estival.

Otros datos acerca del área de estudio han sido ya expuestos en un trabajo anterior (ROJO & MARCOS-GARCIA, 1990).

METODOLOGIA

Para la captura del material se utilizaron trampas de caída (pitfall traps), del modelo descrito por HANSKI (1980 b), cebadas con hez fresca de vacuno en un volumen aproximado de 950-1000 c.c. (\pm 1150 gramos) y utilizando etilenglicol al 50% como líquido conservante (figura 1). Las trampas pitfall con cebo, han sido usadas con gran amplitud en los estudios sobre invertebrados marchadores terrestres (generalmente coleópteros) y de una manera especial en la captura de fauna coprófila en general y coprófaga

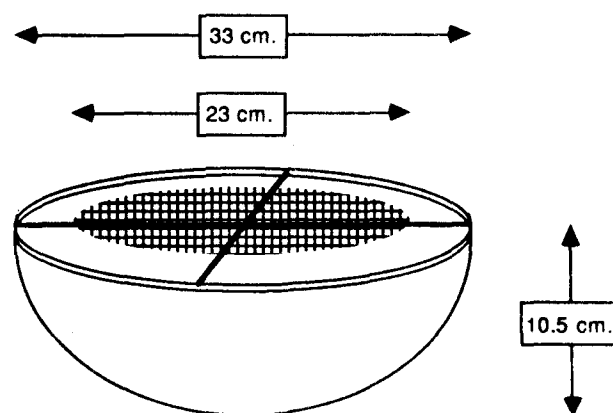


Figura 1.- Trampa de caída (pitfall trap) (según HANSKI, 1980).

en particular (SOUTHWOOD, 1978). En el caso particular del estudio de las poblaciones de dípteros, LOBO *et al.* (1988) comparan la efectividad de diferentes variedades de este tipo de trampas y obtienen un número máximo de capturas de dípteros coprófilos en la modalidad CSR (Cebo-Superficie-Rejilla) utilizada en el presente trabajo.

Las trampas se enterraban con el borde superior del recipiente al ras de suelo, con el fin de que la hez quedara situada por encima de la horizontal del mismo. Esto tiene la ventaja de permitir una difusión óptima a nivel de suelo de los elementos volátiles del cebo, no dando lugar a una posible selección de presas ya que, de esta manera, se igualan al máximo las condiciones naturales.

Las trampas se dispusieron, en número de ocho (4 + 4), en dos filas paralelas desde el encinar hasta el pastizal, con una distancia de 20 metros entre trampa y trampa, de modo que la línea de unión entre las trampas fuese perpendicular al límite del encinar. Esta disposición ha sido ya utilizada en el estudio de la biología de coleópteros coprófagos (MENA, GALANTE & LUMBRERAS, 1989).

Se realizaron muestreos mensuales de 48 horas consecutivas durante el periodo comprendido entre mayo de 1987 y abril de 1988.

Los intervalos de temperatura en los que se desarrolla la actividad imaginal se calcularon a partir de las temperaturas medias tomadas en cada uno de los tres periodos horarios en los que se dividió el segmento diurno, que aproximadamente se corresponderían con los siguientes:

Periodo A: desde el amanecer al mediodía.
 Periodo B: desde el mediodía al atardecer.
 Periodo C: crepúsculo.

La hez de cada trampa era renovada al final de cada periodo horario por otra nueva sin colonizar.

El ciclo biológico se siguió de forma detallada, mediante la cría de individuos capturados en el campo, en muestreos mensuales a lo largo del periodo de actividad imaginal. Se utilizó una doble metodología:

1°) Aislamiento en cámaras individualizadas de cría, de hembras capturadas en cópula. En el interior de las cámaras se colocaba hez fresca sobre un sustrato arenoso. Posteriormente, bajo condiciones controladas en el laboratorio, el desarrollo del ciclo biológico era observado día a día.

2°) En el mismo lugar de muestreo se utilizó un tipo particular de trampa ideada especialmente para permitir el seguimiento del ciclo con un mínimo de interferencia respecto de las condiciones naturales (figura 2). Dicha trampa se constituye de dos partes fundamentales: una gran cámara inferior, que rodeaba la hez directamente depositada sobre el sustrato terroso y una cámara superior donde eran recogidos los imagos conforme abandonaban el estadio pupal. En el interior de la cámara inferior se introducían

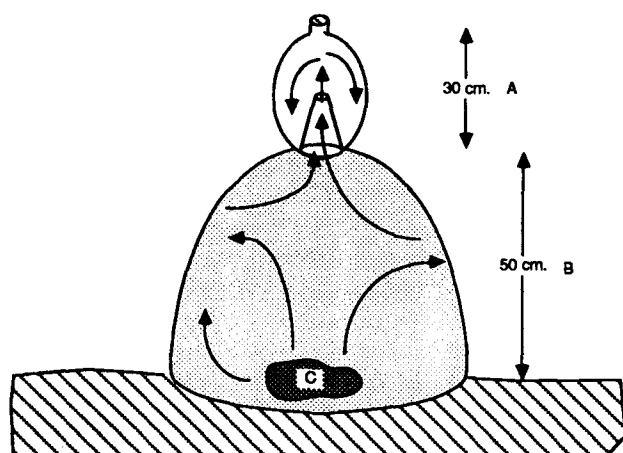


Figura 2.- Modelo de trampa utilizado para el seguimiento de ciclos biológicos en condiciones naturales. A= Cámara de recogida de imagos, B= Cámara de emergencia, C= hez. Las flechas indican el trayecto seguido por los imagos recién emergidos.

dos o tres parejas de imagos en cópula. La hez no era sustituida hasta la total conclusión del ciclo. Este dispositivo se utilizó quincenalmente durante los meses de primavera.

En todos los casos la hez utilizada era recogida inmediatamente después de su deposición por el ganado garantizándose así la no colonización de la misma por puestas de ninguna especie de díptero coprófago.

En total se estudiaron 7496 individuos, a lo largo de todo el periodo que duró el estudio.

RESULTADOS Y DISCUSION

ACTIVIDAD ESTACIONAL

De los datos obtenidos en la zona de trabajo, se puede determinar que los imagos de *S. stercoraria* presentan una actividad de vuelo comprendida desde finales de septiembre hasta mediados de junio. El número de individuos disminuye bruscamente durante los meses estivales (figura 3) no observándose prácticamente actividad imaginal alguna salvo la de individuos aislados.

Los 7282 imagos capturados con la trampa pitfall a lo largo del año no se distribuyen según etapas mas o menos graduales, sino que los individuos se concentran en determinadas épocas del

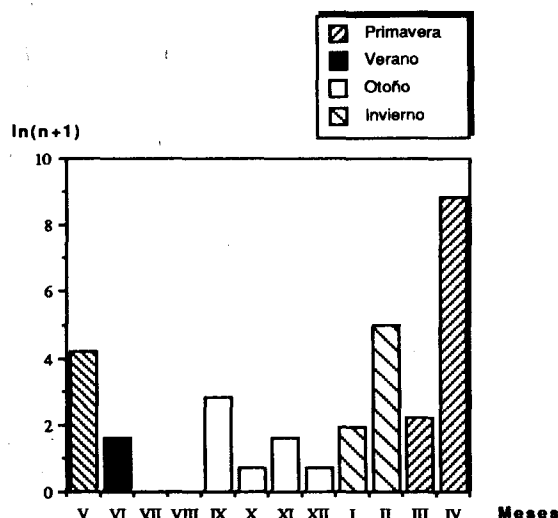


Figura 3.- Actividad anual de *Scatophaga stercoraria* (L.). En abcisas, meses de captura, comenzando en el orden cronológico en el que se sucedieron los muestreos. n= numero de ejemplares recogidos por mes.

año. Así, el 95.7% se capturó a lo largo el periodo primaveral y durante el invierno, la mayor parte de los individuos restantes (4.0%), como se puede observar en la figura 4. PAPP (1985b) indica también un máximo de abundancia durante la primavera, (concretamente durante los meses de marzo y abril), en las poblaciones estudiadas en Hungría (89.6%), pero el resto se incluye en su mayor parte durante el otoño (10.1%).

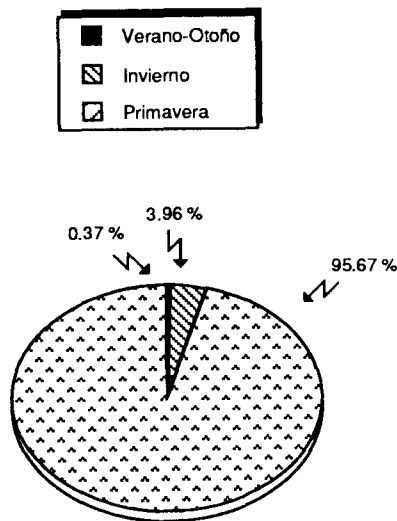


Figura 4.- Variación estacional del número de imagos de *Scatophaga stercoraria* (L.).

Este efecto «basculante» de las densidades relativas del otoño e invierno entre años diferentes ha sido también observado en la misma zona de estudio comparando el periodo 87-88 con muestreos realizados con anterioridad (ROMERO, 1989) (figura 5). Creemos que este fenómeno puede estar relacionado con las condiciones climatológicas de ambas estaciones, de forma que en los años con inviernos caracterizados por la existencia de temperaturas extremadamente frías y poca humedad, la tasa de crecimiento de la población durante dicha estación no aumentaría respecto a la del otoño. Por la misma razón en los años con inviernos de temperaturas poco extremas y otoños húmedos el efectivo total de individuos en ambas estaciones aumentará respecto a la de los años fríos y secos, tal como se corresponde con nuestros datos.

La presencia de las poblaciones otoñales e invernales puede pasar pues, inadvertida si los periodos de muestreo coinciden con unas condicio-

nes ambientales desfavorables, como puede haber ocurrido en el caso de algunos trabajos en los que no se detecta tal presencia (SEGUY, 1934 et 1951 ; PORTILLO, 1977).

El máximo poblacional se desarrolla a mediados de primavera, concretamente durante el mes de abril (figura 3). Es de destacar que el incremento gradual experimentado por la población desde el inicio del otoño se altera bruscamente en cuanto las condiciones climáticas son óptimas. Así en tan solo 1 ó 2 semanas el número de individuos aumentó en casi un 90%.

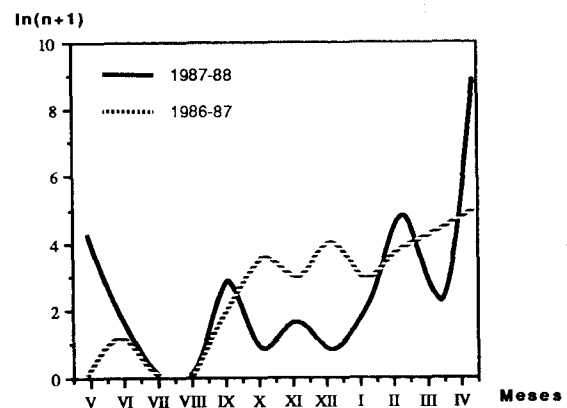


Figura 5.- Actividad anual de *S. stercoraria* en el área de estudio durante los años 1986-1987 y 1987-1988

INFLUENCIA DE LOS PARAMETROS CLIMATICOS EN LA ACTIVIDAD ANUAL

El esquema básico de la periodicidad observada en la actividad de los insectos se debe fundamentalmente a factores endógenos (ritmos circadianos, patrones diarios de actividad, etc.) pero los factores exógenos son los que modulan dicho esquema principal (WILLMER, 1982). Dentro de estos últimos son los relacionados con el clima los que poseen una mayor incidencia sobre la actividad de las especies. En nuestro caso hemos estudiado el efecto de la temperatura, humedad relativa del aire y precipitación que, si bien están intrínsecamente relacionados entre sí, cada uno de ellos presenta un grado diferente de influencia según la época del año considerada.

1°) Precipitación

S. stercoraria presenta un carácter marcadamente higrófilo en su actividad anual, como ha

sido puesto de manifiesto según varios autores (SEGUY, 1951 ; SYCHEVSKAYA & VTOROV, 1969).

Este carácter puede explicar la formación del máximo de actividad anual durante el inicio del periodo primaveral coincidiendo con el máximo de precipitaciones (figura 6), así como la presencia de las poblaciones otoñales e invernales. En este sentido SYCHEVSKAYA (1977) indica que esta especie y otros representantes de familias de dípteros coprófagos con preferencias higrófilas (*Anthomyiidae*, *Sphaeroceridae*, *Sepsidae* y *Helomyzidae*), que aparecen tras las primeras lluvias otoñales, son típicos representantes de la fauna del estiércol en las épocas frías y lluviosas del año. Resultados similares se han observado en el Norte de California por POORBAUGH, ANDERSON & BURGER (1968).

2°) Humedad relativa y temperatura

La temperatura y la humedad relativa del aire tienen también un marcado efecto sobre la actividad imaginal de *S. stercoraria*. Así durante el otoño y el periodo invernal se observa un claro paralelismo entre la tendencia general del crecimiento de la población y el incremento de la humedad relativa diaria. No obstante durante la primavera se invierte el efecto, de forma que el número de individuos aumenta conforme lo hace el progresivo incremento de las temperaturas diarias, hasta la consecución del máximo poblacional (figura 7).

Realizando un análisis comparativo de la fenología conjuntamente con la variación anual de temperaturas medias diurnas, podemos establecer que los imagos de esta especie son activos dentro del intervalo comprendido entre 9 y 27 °C de temperatura media diurna, no obstante, se han encontrado algunos ejemplares aislados a temperaturas extremas (8.8 °C el 20-XI-87 y 32 °C el 26-VI-87).

El rango de temperatura en el cual se ha observado una mayor actividad de vuelo en esta especie, se sitúa entre 12 y 17 °C pues, el 98.50% del total de imagos capturados durante todo el año de muestreo se obtuvo en los intervalos horarios del segmento diurno con una temperatura media perteneciente a dicho rango. Dentro de este intervalo conviene considerar que entre 14 y 15 °C se obtuvo el mayor número de individuos (58%) (figura 8).

Podemos concluir pues, que *S. stercoraria* es una especie adaptada a soportar temperaturas moderadamente frías, llegando a ser durante los meses de invierno prácticamente el único díptero

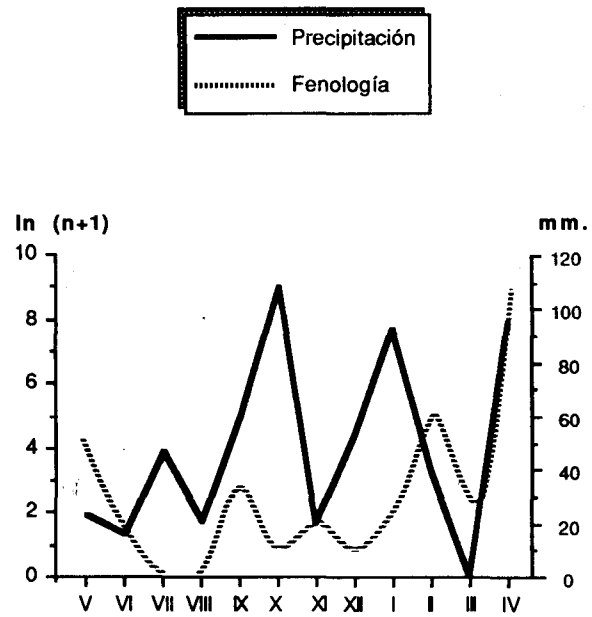


Figura 6.- Relación entre el grado de precipitación (mm) y la actividad anual de *Scatophaga stercoraria* (L.).

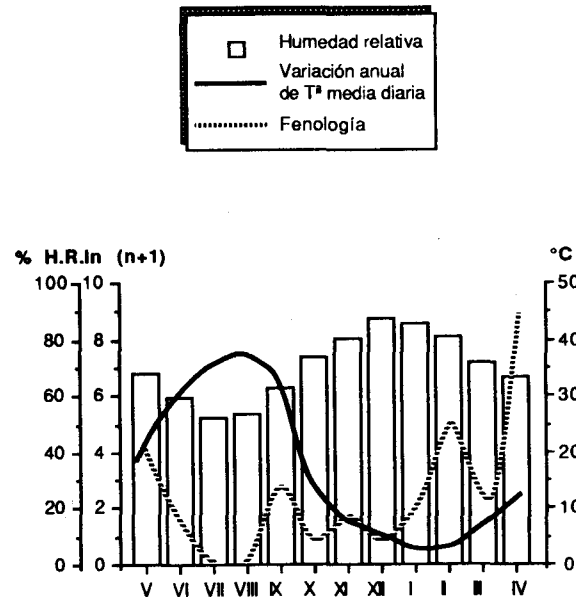


Figura 7.- Relación entre fenología, humedad relativa (H.R.) y temperatura media diaria en *Scatophaga stercoraria* (L.).

relacionado con las heces con actividad imaginal en la zona de estudio.

La existencia de actividad imaginal durante las épocas más frías del año parece indicar la presencia de algún proceso fisiológico que mantenga una temperatura interna corporal más alta que la del medio externo. En este sentido se ha comprobado que la temperatura del cuerpo de algunas especies de moscas puede ser 15-20°C superior a la temperatura del aire (SYCHEVSKAYA & SHAYDUROV, 1965 ; SYCHEVSKAYA & CHINAYEV, 1967) bajo la influencia de la radiación solar. De forma particular, *S. stercoraria* se caracteriza además, por la presencia de numerosas setas recubriendo la mayor parte de cuerpo y el poseer, en relación con la mayoría de los dípteros coprófagos, un gran tamaño corporal. Ambos caracteres, la gran robustez y la alta pilosidad son adaptaciones comunes de los organismos que ocupan ambientes extremos tales como zonas desérticas o árticas (SLADEN, 1919 ; DOWNES, 1965 ; HADLEY, 1972) y en el caso particular de los dípteros ya se han relacionado con la actividad de algunas especies de *Syrphidae* en las horas más frías del segmento diurno (MAIER & WALDBAUER, 1979). Una pequeña relación superficie volumen puede reducir las pérdidas de agua y disminuir el flujo de calor entre el organismo y el ambiente o viceversa (CHURCH, 1960 ; HADLEY, 1972). La pilosidad reduce el total de energía radiante que alcanza la superficie del cuerpo y, por consiguiente, las pérdidas caloríficas (MAIER & WALDBAUER, op. cit.).

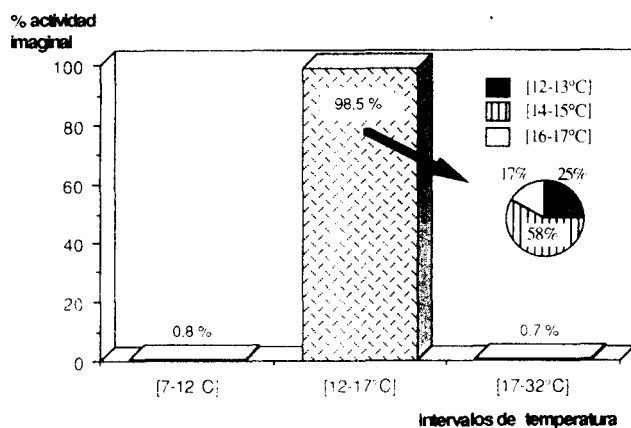


Figura 8.- Actividad imaginal de *Scatophaga stercoraria* (L.) según intervalos de temperaturas medias diurnas.

BIOLOGIA

1°) Alimentación

En cuanto a los estadios larvarios se refiere, la larva se desarrolla en el interior de la hez donde según los autores posee una dieta saprófaga (COTTERELL, 1920) o zoófaga (SEGUY, 1951 ; GORODVOK, 1986) aunque en nuestro caso todas las larvas completaron su desarrollo con una dieta exclusivamente coprófaga en heces de ganado bovino.

Los imagos acuden a las boñigas en grandes cantidades donde capturan diferentes especies de dípteros coprófagos. Las observaciones realizadas en nuestro estudio parecen indicar una mayor actividad depredadora de los machos. Dicha actividad fué observada sobre las siguientes especies: *Anthomyia pluvialis* L., *Neomyia cornicina* (F.), *Copromyza equina* Fáll., *Fannia* sp. y algunos representantes de la familia *Tipulidae*. Hemos podido comprobar, en condiciones de cautividad, casos de canibalismo sobre imagos recién emergidos de la pupa, pero nunca entre adultos con el tegumento bien esclerotizado. Parece ser que la depredación ejerce un importante papel en la obtención de las proteínas necesarias para la maduración de las gónadas principalmente durante los primeros días que acontecen tras la emergencia imaginal (HAMMER, 1941).

No obstante, parece que existe una gran variabilidad en cuanto a la alimentación de los imagos pues según algunos autores pueden alimentarse de néctar (PUTMAN, 1983) o en ocasiones, se encuentran sobre el ganado manifestando hábitos secretófagos (PAPP, 1985 b). Otros autores los consideran como un eslabón intermedio entre los hematófagos obligatorios y los facultativos (PRIDANTSEVA, 1967), con lo cual *S. stercoraria* se incluiría pues dentro de un grupo de especies asociadas con las heces durante los estadios larvarios, pero que son facultativa u obligatoriamente hematófagas en algún periodo del estadio imaginal (DREMONEVA, 1949).

En la zona de estudio se han encontrado tanto imagos como larvas asociados a heces de ganado bovino y equino.

2°) Ciclo Biológico

La hembra deposita los huevos uno a uno por toda la superficie de la boñiga como ya había indicado HAMMER (1941). Por esta razón no hemos podido determinar con exactitud el número de huevos puestos por cada hembra, no obstante, como medida indirecta del mismo, el mayor número de imagos obtenidos procedentes de una

sola hembra fué de 49, si bien debemos considerar que el número de ejemplares obtenido en cada cria fue muy variable (media=23.3, s=13, n=214) debido a que la proporción de huevos fertilizados depende directamente del tiempo de cópula (PARKER, 1978) y que la mortandad durante el periodo preimaginal combinando los efectos de depredación y competición puede ser, en esta especie, de hasta el 20%. (DENHOLM-YOUNG, 1978).

El tiempo transcurrido desde la eclosión del huevo (a las pocas horas de ser depositado), hasta la total maduración de la larva, es bastante variable, dependiendo en gran medida de las condiciones climáticas externas. Así, en las generaciones nacidas en las épocas mas frías (a finales de otoño e invierno), el proceso puede durar del orden de 35-37 días, pero en las de primavera este tiempo puede reducirse a la mitad.

Existe entre los individuos de esta especie, una enorme variabilidad en cuanto a tamaño y coloración se refiere. Estas diferencias son patentes en los dos sexos, pero son mas manifiestas en algunos machos de coloración muy oscura y con la mitad del tamaño corporal normal. Todas estas variaciones pueden deberse, como ocurre con otros dípteros coprófagos a que las condiciones en las que transcurre el desarrollo no sean las óptimas, de forma que los imagos resultantes pueden verse claramente afectados (WASTI, HOSMER & BARNEY, 1975) o también a la calidad de la hez donde se desarrollan (TURNER & HAIR, 1967).

Inmediatamente antes de pupar, se observa como las larvas se entierran en el suelo por el extremo cefálico, realizando un movimiento rotatorio continuo sobre su eje longitudinal. No obstante en las cámaras de cria hemos encontrado pupas situadas superficialmente en la costra de la boñiga.

El tiempo que transcurren en estado de pupa también varía con la época del año que se trate, de manera que, en las estaciones mas frías duró entre 25-28 días pero en condiciones favorables no excedió 10s 10 días. Las pupas de las generaciones de finales de primavera entran en estado de diapausa (SYCHEVSKAYA, 1970) y los imagos correspondientes no emergen hasta comienzos del otoño siguiente.

Los imagos siempre emergieron de la pupa durante las primeras horas del día coincidiendo con las observaciones realizadas por LEWIS & BETCHLY (1943), no obstante hemos observado

que este hecho no se produce sincrónicamente en todos los individuos de una misma puesta sino que dura 2-3 días en las generaciones de primavera y hasta 10 días en las de invierno. Se ha observado también un cierto diacronismo en lo que se refiere a los sexos, pues las hembras son siempre las primeras en emerger. En la figura 9 se representa como ejemplo la secuencia de emergencias de los individuos machos y hembras de una sóla puesta, comportándose de manera semejante en cada caso observado, tanto las generaciones de otoño como las de invierno y primavera.

Las emergencias de imagos siempre se produjeron justo al comienzo de un intervalo en el cual las temperaturas medias de cada día aumentaban claramente respecto de los días anteriores (figura 9). Este hecho podría estar relacionado con la influencia ejercida por el fotoperiodo y el termoperiodo en los ritmos de eclosión diaria de dípteros (SCOTT, 1936 ; BATEMAN, 1955 ; ZINOVIEVA & POLYAKOVA, 1987).

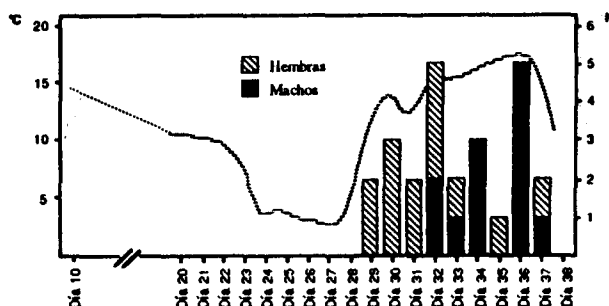


Figura 9.- Relación entre la emergencia de imagos y la variación de temperatura media diaria. En abscisas se representan los días de desarrollo postembrionario. (N= número de imagos).

3°) Actividad reproductora

Los imagos de esta especie requieren un cierto periodo de tiempo para alcanzar la madurez sexual que varía desde los 4-5 días para los machos hasta 3 semanas para las hembras (HAMMER, 1941).

La relación entre sexos está desequilibrada a favor de los machos. PUTMAN (1983) da un valor 5:1 de sex-ratio. No obstante, hemos comprobado que esta relación no es constante a lo largo del año así, durante el periodo otoñal no se produce un excesivo número de cópulas y la proporción se mantiene próxima a 1:1. Sin em-

bargo, conforme aumenta el número de individuos, esta relación se va desequilibrando de manera que durante el máximo poblacional, llega a ser de hasta 15-17 machos por cada hembra.

Nada más depositarse la hez en el suelo los machos son los primeros en llegar concentrándose en grandes cantidades en sus alrededores. Cuando llega una hembra se abalanzan sobre ella rápidamente produciéndose fuertes luchas entre los machos por la consecución de la misma. Es tal el «stress reproductor» que manifiestan, que hemos observado que frecuentemente los machos intentan copular con individuos de su propio sexo e incluso con otras especies de dípteros que se aproximen.

En esta especie cada hembra puede copular con varios machos sucesivamente de forma que en cada cópula se desplaza el esperma previamente almacenado en la espermateca, con lo cual el último macho que copule predominará en la fertilización de los huevos (PARKER, 1978). Existirá pues una fuerte selección intrasexual (HUXLEY, 1938) entre los machos por la consecución de la cópula lo que producirá adaptaciones en los mismos que conlleven una reducción en la competición espermática. PARKER (1970 a) y WALKER (1980) revisaron este tipo de adaptaciones entre las que *S. stercoraria* presentaba dos claramente distinguibles:

a) Por un lado existe una fase pasiva en el comportamiento reproductivo de los machos, durante la cual permanecen unidos a la hembra tras la cópula pero sin contacto genital, evitando así que otros machos desplacen su esperma. En la zona de estudio esta fase hemos comprobado que puede durar más de media hora.

b) Otra adaptación para reducir la competición intrasexual es la utilización de zonas para la cópula donde la competencia intramasculina no es muy alta. Así muchas cópulas se producen en los alrededores de la hez donde aunque el tiempo de cópula debe ser mayor (pues la temperatura del suelo es menor) la ventaja selectiva reside en este caso en la reducida interferencia con otros machos. En este sentido hemos observado que los machos más grandes y mejor desarrollados se unen a las hembras en la boñiga y posteriormente las arrastran a los alrededores de la misma. Sin embargo los machos más pequeños copulan frecuentemente en las zonas más alejadas de la hez durante tiempos extremadamente largos (60 minutos en algunos casos en vez de 36 minutos que es el tiempo normal de cópula estimado por PARKER (1978).

AGRADECIMIENTOS

Quisieramos expresar nuestra gratitud a la Exma. Diputación de Salamanca por permitir la utilización de la Finca Experimental «CastroEnriquez». A la Junta de Castilla y León que subvencionó en parte este estudio. Y por último, al Centro Meteorológico zonal del Duero la cesión de los datos climatológicos.

BIBLIOGRAFIA

- BATEMAN, M.A., (1955). The effect of light and temperature on the rhythm of pupal ecdysis in the Queensland fruit-fly, *Dacus (Strumeta) tryoni* (Frogg.). *Austral. J. Zool.* 3: 22-33.
- BORGIA, G., (1980). Sexual competition in *Scatophaga stercoraria*: Size and density related changes in male ability to capture female. *Behaviour.*, 75:185-206.
- BORGIA, G., (1982). Experimental changes in resource structure and male density: Size related differences in mating success among male *Scatophaga stercoraria*. *Evolution.*, 36: 307-315.
- COTTERELL, G.S., (1920). The life-history and habits of the yellow dung-fly (*Scatophaga stercoraria*); a possible blow-fly check. *Proc. zool. Soc. Lond.* 629-647.
- CHURCH, N. S., (1960). Heat loss and the body temperatures of flying insects. II. Heat conduction within the body and its loss by radiation and convection. *J. Exp. Biol.* 37: 186-212.
- DENHOLM-YOUNG, P. A., (1978). *Studies of Decomposing Cattle Dung and its Associated Fauna*. D.Phil. Tesis doctoral, Oxford University.
- DOWNES, J.A., (1965). Adaptations of insects in the Arctic. *Annu. Rev. Entomol.* 10: 257-274.
- DREMONEVA, V.P., (1949). Facultative blood-sucking in the fly *Scopeuma stercoraria* L., *Med. parazitolog.*, 18(2): 162-167.
- GORODKOV, K.B., (1986). Family *Scathophagidae*. In Soós A. (ed.). *Catalogue of Palaearctic Diptera*. Vol. 11: 11-41.
- HADLEY, N. F., (1972). Desert species and adaptations. *Am. Sci.* 60: 338-347.

- HAMMER, O., (1941). Biological and ecological investigations on flies associated with pasturing cattle and their excrements. *Vidensk. Meddr. dansk. naturh. Foren.* 105: 141-393.
- HANSKI, I., (1980 a). Movement patterns in dung beetle and in the dung fly. *Anim. Behav.*, 28: 953-964.
- HANSKI, I., (1980 b). Spatial patterns and movements in coprophagous beetles. *Oikos*, 34: 293-310.
- HUXLEY, J.S., (1938). The present standing of the theory of sexual selection. In G.R. de Beer (ed.). *Evolution: Essays on aspects of evolutionary biology*. Clarendon, Oxford, 11-42.
- LEWIS, C.B., & BLETCHLY, J.D. (1943). The emergence rhythm of the dung-fly *Scopeuma stercoraria* (L.). *J. Ann. Ecol.* 12: 11-18.
- LOBO, J.M., MARTIN-PIERA, F. & VEIGA, C.M., (1988). Las trampas pitfall con cebo, sus posibilidades en el estudio de las comunidades coprófagas de Scarabaeoidea (Col.). 1. Características determinantes de su capacidad de captura. *Rev. Écol. Biol. Sol.* 25(1): 77-100.
- MAIER, C.T. & WALDBAUER, G.P. (1979). Diurnal activity patterns of flower flies (Diptera: Syrphidae) in an Illinois Sand Area. *Ann. Entomol. Soc. Am.* 72: 237-245.
- MENA, J., GALANTE, E. & LUMBRERAS, C.J. (1989). Daily flight activity of Scarabaeidae and Geotrupidae (Col.) and analysis of the factors determining this activity. *Ecol. Med.* 15(1/2): 69-80.
- PAPP, L., (1985 a). The role of taxonomy in the control of flies pestering grazing cattle and sheep in Hungary. *Vet. Parasitol.*, 18:197-202.
- PAPP, L., (1985 b). Flies (Diptera) developing in sheep droppings in Hungary. *Acta Zool. Hung.*, 31: 393-404.
- PARKER, G.A., (1970 a). Sperm competition and its evolutionary consequences in the insects. *Biol.Rev.*, 45: 525-567.
- PARKER, G.A., (1970 b). The reproductive behavior and the nature of sexual selection in *Scatophaga stercoraria* L. (Diptera: Scatophagidae). VII. The origin and evolution of the passive phase. *Evolution.*, 24: 774-788.
- PARKER, G.A., (1970 c). Sperm competition and its evolutionary effect on copula duration in the fly *Scatophaga stercoraria*. *J. Insect Physiol.*, 16:1301-1328.
- PARKER, G.A., (1971). The reproductive behaviour and the nature of sexual selection in *Scatophaga stercoraria* L. (Diptera: Scatophagidae). VI. The adaptative significance of emigration from the ovoposition site during the phase of genital contact. *J. Anim. Ecol.*, 40: 215-233.
- PARKER, G.A., (1978). Evolution of competitive mate searching. *Annu. Rev. Entomol.* 23: 173-196.
- POORBAUGH, J.H., ANDERSON, J.R. & BURGER, J.F. (1968). The insect inhabitants of undisturbed cattle droppings in Northern California. *Calif. Vector Views*, 1 5(3): 1 7-36.
- PORTILLO, M., (1977). Contribución al conocimiento de los Dípteros coprófagos en heces de vacuno de la provincia de Salamanca I. *Bibionidae, Stratiomyidae, Ulididae y Scatophagidae*. *Bol. Asoc. esp. Ent.* 1:39-44.
- PRIDANTSEVA, Y.A., (1967). The pasture fly (Diptera) fauna associated with camels in South Tuva. *Ent. Rev.*, 46: 491-494.
- PUTMAN, J.R., (1983). *Carrion and Dung. The Decomposition of Animal Wastes*. Studies in Biology n° 156. Ed.: Edward Arnold. 62pp.
- REAUMUR, R.A.F., (1742). *Mémoires pour servir à l'histoire des insectes*, Vol VI. Imp. Royale, Paris. 608 pp.
- ROJO, S. & MARCOS-GARCIA, M^a.A., (1990). Biología y ecología de *Neomyia cornicina* (Fabricius, 1781) en un encinar mediterráneo (Diptera, Muscidae). *Bol. Asoc. esp. Ent.* 14: 231-241.
- ROMERO, R., (1989). Aspectos biológicos de los Muscidae y Scatophagidae (Diptera), relacionados con las heces del ganado vacuno en un encinar mediterráneo. Memoria de licenciatura. Universidad de Salamanca. 94 pp.
- SOUTHWOOD, T.R.E., (1978) *Ecological Methods with particular reference to the study of insect populations*. Ed.: Chapman and Hall. London. 524 pp.
- SCOTT, W.N., (1936). An experimental analysis of the factors governing the hour of emer-

- gence of adult insects from their pupae. *Trans. R. Entomol. Soc. London*. 85: 303-329.
- SEGUY, E., (1934). *Diptères Brachycères: Muscidae, Acalypterae et Scatophagidae* 28. Faune de France. Soc. Scien. Nat. Paris. 832 pp.
- SEGUY, E., (1951). *Atlas des Diptères de France Belgique-Suisse. II: Développement et biologie. Brachycères II.- Siphonaptères*. Ed.: N. Boubée & Cie 185 pp.
- SLADEN, F. W. L., (1919). The wasps and bees collected by the Canadian Arctic Expedition, 1913-1918. *Rept. Can. Arctic Exped.* 3(G): 25-35.
- SYCHEVSKAYA, V.I., (1970). Zonal distribution of coprophilous and necrophilous flies (Diptera) in Soviet central Asia. *13th International Entomological Congress, Moscow, 1968*. [*Ent. Rev. Wash.*, 49 (4): 498-505.]
- SYCHEVSKAYA, V.I., (1977). *Pasture flies (Diptera) of Uzbekistan*. *Ent. Obozr.*, 56:7986. [*Ent. Rev. Wash.*, 56(1): 58-64.]
- SYCHEVSKAYA, V.I. & CHINAYEV, P.P., (1967). Blood-sucking flies of the Pamirs. *Zoolog. zhurn.*, 46 (7): 1110-1112.
- SYCHEVSKAYA, V.I. & SHAYDUROV, V.S., (1965). The body temperature of some synanthropic flies in the Eastern Pamirs. *Zoolog. zhurn.*, 44(5): 779-783.
- SYCHEVSKAYA, V.I. & VTOROV, P.P., (1969). Synanthropic flies (Diptera) from the Mountains of Kirgizia. *Ent. Obozr.*, 48: 816-830. [*Ent. Rev. Wash.*, 48 (4): 518-527.]
- TURNER, E.C. & HAIR J.A., (1967). Effect of diet on longevity and fecundity of laboratory-reared face flies 60(3): 857-860.
- WALKER, W.F., (1980). Sperm utilization strategies in nonsocial insects. *Amer. Natur.*, 115: 780-799.
- WASTI, S.S., HOSMER, D.W. & BARNEY, W.E., (1975). Population density and larval competition in Diptera. I. Biological effects of intraspecific competition in three species of muscid flies. *Z. ang. Ent.* 79: 96-103.
- WILLMER, P.G., (1982). Hygrothermal determinants of insect activity patterns: the faunal patterns of lily leaves. *Ecological Entomology* 7:221-231.
- ZINOVIEVA, K.B. & POLYAKOVA, D.I., (1987). Effect of photoperiod and thermoperiod on the daily eclosion rhythm in selected lines of *Calliphora vicina* R.-D. (Diptera, Calliphoridae) *J. Ent. Obozr.* 2: 236-245. [*Ent. Rev. Wash.* 66(4): 143-153].
-