

**Biogeografía y Ecología de los coleópteros  
coprófagos en los pastizales alpinos  
del Macizo Central de Gredos  
(Coleoptera, Scarabaeoidea).**

Jorge M. Lobo

Universidad Autónoma de Madrid  
1992

Universidad Autónoma de Madrid

**Biogeografía y Ecología de los coleópteros  
coprófagos, en los pastizales alpinos  
del Macizo Central de Gredos  
(*Coleoptera, Scarabaeoidea*).**

Memoria para optar al grado de Doctor en Ciencias  
presentada por Jorge Miguel Lobo.

Trabajo dirigido por el Dr. Fermín Martín Piera  
colaborador científico del Museo Nacional de Ciencias Naturales de Madrid  
(C.S.I.C.), departamento de Biodiversidad.

Ponente: Dra. Pilar Gurrea Sanz, departamento de Biología  
Universidad Autónoma de Madrid

Madrid, Abril de 1.992

### Agradecimientos

En primer lugar, tengo que darle las gracias a Eva Blanco. Sin su colaboración hubiera sido muy difícil realizar el trabajo de campo, pero sin su compañía el "trabajo de ciudad" se hubiese hecho casi insopportable.

A Fermín Martín Piera tengo que agradecerle su apoyo, sus sugerencias y su amistad. De verdad. Sin los buenos ratos de estusiasmada discusión y trabajo que he tenido con él, probablemente no hubiese decidido reiniciar esta faena y habría perdido una buena dosis de placer.

Muchas gracias al personal del antiguo departamento de Zoología y Fisiología Animal de la U.A.M., en especial a Pilar Gurrea y José Martín Cano, por su confianza y apoyo durante el tiempo que duró mi relación con la Facultad. Algo similar tengo que decir respecto al personal del departamento de Biodiversidad del Museo Nacional de Ciencias Naturales de Madrid. Por último, agradezco la colaboración prestada por Carlos Veiga en la determinación correcta de algunos ejemplares dudosos.

El trabajo de campo de esta investigación, se ha realizado con la ayuda financiera del proyecto 1530-82 de la CAICYT (Estudio Faunístico del Macizo Central de Gredos). Toda la elaboración y finalización del trabajo se llevó a cabo gracias a los recursos del proyecto PB87-0397 de la DGICYT (Fauna Ibérica-I).



*El excremento puede ser un mundo,  
y viceversa.*

Indice

	página
<b>1. INTRODUCCION . . . . .</b>	<b>1</b>
<b>2. ASPECTOS METODOLOGICOS GENERALES . . . . .</b>	<b>7</b>
<b>3. CARACTERISTICAS BASICAS DEL AREA DE MUESTREO . . .</b>	<b>12</b>
<b>4. LA MICROSUCESION EN EXCREMENTOS DE BOVIDO . . . . .</b>	<b>23</b>
<b>4.1. Sucesión: consideraciones generales . . . . .</b>	<b>23</b>
<b>4.2. El caso particular de la microsucesión en excrementos . . . . .</b>	<b>26</b>
<b>4.2.1. Algunas reflexiones preliminares . . . . .</b>	<b>26</b>
<b>4.2.2. Antecedentes y estado actual del conocimiento . . . . .</b>	<b>28</b>
<b>4.3. Hipótesis y objetivos específicos del estudio . . . . .</b>	<b>37</b>
<b>4.4. Diseño experimental . . . . .</b>	<b>38</b>
<b>4.4.1. Trabajo de campo . . . . .</b>	<b>38</b>
<b>4.4.2. Tratamiento de los datos . . . . .</b>	<b>40</b>
<b>4.5. Resultados . . . . .</b>	<b>45</b>
<b>4.5.1. Temperatura ambiental y desecación del excremento . . . . .</b>	<b>45</b>
<b>4.5.2. Análisis preliminar de las capturas . . .</b>	<b>51</b>
<b>4.5.2.1. Muestreos del mes de Julio . . . . .</b>	<b>51</b>
<b>4.5.2.2. Muestreos del mes de Septiembre . . .</b>	<b>62</b>
<b>4.5.3. La Microsucesión y los distintos grupos taxonómicos implicados . . . . .</b>	<b>70</b>
<b>4.5.3.1. Rasgos generales de la Microsucesión . .</b>	<b>70</b>

4.5.3.2. Variación de los tiempos de aparición y permanencia con las condiciones ambientales . . . . .	79
4.5.3.3. Relación entre pérdida de peso en el excremento y actividad faunística . . . . .	83
4.5.4. El proceso microsucesional en los Escarabeidos . . . . .	89
4.6. Discusión . . . . .	97
4.6.1. Segregación microsucesional y papel de la predación . . . . .	97
4.6.2. Factores que influencian la aparición microsucesional . . . . .	101
4.6.3. Influencia biótica en las pérdidas de peso . . . . .	108
4.6.4. Algunas consideraciones teóricas y propuestas de investigación . . . . .	109
4.7. Conclusiones . . . . .	112
<b>5. LA DISTRIBUCION ESPACIAL . . . . .</b>	<b>115</b>
5.1. Antecedentes generales . . . . .	115
5.1.1. El modelo agregativo . . . . .	116
5.1.2. La hipótesis de las especies centrales y satélites . . . . .	118
5.1.3. La ley de Taylor . . . . .	119
5.2. La distribución espacial y los <i>Scarabaeoidea</i> coprófagos . . . . .	122
5.3. Objetivos . . . . .	125
5.4. Diseño experimental . . . . .	125
5.4.1. Trabajo de campo . . . . .	125
5.4.2. Tratamiento de los datos . . . . .	128
5.5. Resultados . . . . .	131
5.5.1. Distribución a escala local y regional . . .	131
5.5.1.1. Análisis mensual de los resultados . . .	151

5.5.2. Razón varianza/media y abundancia . . . . .	169
5.5.3. La influencia del tamaño . . . . .	177
5.5.4. Especies características y accesorias . . .	190
5.6. Discusión . . . . .	209
5.6.1. El efecto de la escala espacial sobre la distribución . . . . .	209
5.6.2. La distribución aleatoria . . . . .	210
5.6.3. Influencia del tamaño . . . . .	214
5.6.4. La distribución agregada . . . . .	224
5.6.5. Especies centrales y especies accesorias .	229
5.7. Conclusiones . . . . .	241
<b>6. LA ESTACIONALIDAD . . . . .</b>	<b>244</b>
6.1. Antecedentes generales . . . . .	244
6.2. Objetivos . . . . .	248
6.3. Diseño experimental . . . . .	249
6.4. Resultados . . . . .	250
6.4.1. Características faunísticas generales de las zonas de estudio y similitud entre ellas . . . . .	250
6.4.2. La estacionalidad y su modificación a escala regional . . . . .	268
6.4.2.1. El caso de los <i>Scarabaeidae</i> . . . . .	280
6.4.2.2. El caso de los <i>Aphodiidae</i> . . . . .	284
6.4.2.3. El caso de los <i>Geotrupidae</i> . . . . .	289
6.4.3. El solapamiento de nicho estacional . . . .	292
6.4.4. Los grandes grupos taxonómicos y la estacionalidad . . . . .	297
6.5. Discusión . . . . .	306
6.5.1. La similitud entre comunidades locales . . .	306

6.5.2. Modificación estacional de las comunidades y variación espacial de la fenología . . . . .	308
6.5.3. Segregación espacio-temporal de los taxones de alto rango . . . . .	315
6.5.3.1. Los patrones ecogeográficos . . . . .	322
6.5.4. La segregación estacional . . . . .	325
6.6. Conclusiones . . . . .	328
<b>7. BIOGEOGRAFIA</b> . . . . .	331
7.1. Sistemática y biogeografía general . . . . .	331
7.2. Análisis biogeográfico . . . . .	335
7.2.1. Inventario de especies . . . . .	338
7.2.2. La fauna ibérica . . . . .	344
7.2.3. Consideraciones e hipótesis cronológicas .	364
7.2.3.1. Influencia de las glaciaciones . . . .	373
7.2.4. La fauna del Macizo Central de Gredos . .	383
7.2.5. Similitud con otras comunidades ibéricas .	390
7.3. Discusión . . . . .	397
7.3.1. Biogeografía ibérica . . . . .	387
7.3.2. Biogeografía de Gredos . . . . .	405
7.4. Conclusiones . . . . .	408
<b>8. DISCUSION GENERAL</b> . . . . .	410
<b>9. CONCLUSIONES GENERALES</b> . . . . .	420
<b>10. BIBLIOGRAFIA</b> . . . . .	422

-----.

## 1.- INTRODUCCION.

Los estudios en torno a la fauna que habita o utiliza como recurso el excremento han sido de muy variada índole y su número cuantioso y creciente, sobre todo en las dos últimas décadas. Ofrecer una visión, incluso no excesivamente pormenorizada, de los trabajos efectuados sobre este tema, sería una labor ingente. Sin embargo, si es posible ofrecer una panorámica general de la evolución seguida en el estudio de la fauna coprófila y enumerar sucintamente las tendencias y motivaciones de las investigaciones efectuadas en el transcurso del tiempo

Los primeros trabajos conocidos cuya temática se relaciona con la coprofauna, datan de finales de siglo pasado y comienzos del presente. En la mayoría de los casos no pasaban de ser meros inventarios de la fauna que habitaba excrementos de diferente procedencia. Destacan durante esta época los estudios enormemente meritorios de Fabre (1897) y los catálogos, más o menos amplios, sobre la entomofauna coprófila de algunas regiones concretas. Asimismo, destacan también algunos trabajos de diferentes autores rusos poco conocidos, los cuales abordaron temas tan novedosos para la época como la competencia larvaria, el comportamiento o la sucesión (Portchinsky, 1885; Bogdanov, 1901)

En los años treinta se estudian con frecuencia los ciclos vitales de bastantes especies de dípteros coprófilos que, en algunos casos, poseen una indiscutible importancia veterinaria. Trabajos como los de Hafez (1939a) y Hammer (1941) se orientan en este sentido, si bien en el caso de este último, es de resaltar la variedad y profundidad del estudio. Durante las siguientes dos décadas se publican trabajos que tratan sobre temas que, como la microsucesión en el excremento o la variación en la estructura de la comunidad coprófila según diferentes condiciones micro y macroclimáticas, requieren un profundo conocimiento faunístico previo. Sobresalen en este sentido los trabajos de Mohr (1943), Goljan (1953), Laurence (1954) y más tarde Landin (1961). Por su parte, Halffter (1959) recopila exhaustivamente información sobre hábitos comportamentales, importancia médica y veterinaria, etcétera, de las especies de Scarabaeoidea, la familia de insectos más ligada al excremento.

Así, y siempre sin una orientación determinada de investigación común a los autores, se publican durante este período de tiempo trabajos que no solo profundizan en el conocimiento faunístico, fenológico y corológico de algunos grupos, sino que abren nuevas vías de investigación en campos como la etología y la ecología de comunidades.

En lo que respecta a estudios filogenéticos citemos, por ejemplo, el trabajo de Virkki (1957), que estudia la histología ovárica y su importancia filogenética en este

grupo. Posteriores investigaciones en esta línea (Ritcher, 1968; Iablokoff-Khnzorian, 1977 ó Zunino, 1979 y 1982) han incidido sobre algunas características de su morfología externa e interna, mejorando notablemente nuestro conocimiento sobre la filogenia del grupo, su adaptación a diferentes condiciones ambientales y su distribución mundial.

A partir de los años sesenta, y con el trabajo de Halffter y Matthews (1966) orientado hacia la investigación de los patrones comportamentales de Scarabaeidae, podemos decir que se inicia una línea de investigación tendente a conocer la etología y biología del grupo, línea que se continua hasta el presente por numerosas investigaciones (Halffter, 1977; Halffter y Edmonds, 1979 y 1982; ó Klemperer, 1982).

Una segunda corriente de estudio podemos considerar que empieza con el trabajo de Bornemissza (1960), y se desarrolla con vigor en los años setenta, prosiguiendo con igual auge en la actualidad. Nos estamos refiriendo a los estudios encaminados a paliar los inconvenientes provocados por la introducción del ganado doméstico en determinadas áreas. Así, se desarrollan toda una serie de investigaciones, realizadas fundamentalmente en Australia (Bornemissza, 1976) y EEUU (Fincher, 1981), con el propósito común de evaluar la contribución de diferentes especies de coleópteros en el control de diversas plagas de nemátodos y dípteros, así como en el mejoramiento de pastizales.

A partir de los años sesenta surge también otra corriente de estudio, de origen más o menos difuso, que podríamos denominar de "comprensión ecológica" en sentido amplio. Las investigaciones en este terreno se ven favorecidas por un conocimiento sistemático razonablemente extenso de la comunidad coprófila, por la facilidad de estudio ofrecida por este micro hábitat y por el notable auge de la Ecología de Comunidades. Diferentes estudios, fundamentalmente de autores norte y centroeuropeos (Desiere, 1974; Hanski 1980f), abordan aspectos ecológicos tales como la microsucesión en excrementos, los patrones de distribución a diferentes escalas o el reparto de los recursos según diferentes dimensiones o variables. Podríamos encontrar un precedente de estos trabajos en los estudios de Mohr (*op. cit*) y Landin (*op. cit*), tras los cuales y hasta los años setenta, no encontramos investigaciones sobre esta temática, cuyo máximo exponente es sin duda la investigación de Hanski (*op. cit*) continuada hasta el presente.

El presente trabajo se incluye dentro de esta última corriente de estudio, que encuentra en los Scarabaeoidea coprófagos un grupo fértil, debido tanto a sus características, como a las del medio en el que habitan. A saber:

A.- Ausencia o muy escasa influencia de las comunidades coprófagas sobre la tasa de producción del propio recurso. En las relaciones entre productores y consumidores de un ecosistema, suele producirse una interdependencia, de modo que la tasa de producción del

recurso depende de la acción del consumidor y ambos pueden así coevolucionar. Aunque está demostrada la influencia de la actividad coprófaga sobre el crecimiento vegetal, resulta difícil y lejano su influjo sobre la producción de heces, por lo que las poblaciones de coleópteros coprófagos se ven afectadas por los recursos disponibles, pero su tasa de consumo no condiciona la producción de estos. De esta forma, aunque el nivel de los recursos influya sobre la dinámica de las poblaciones de estas especies y la estructura de sus comunidades, este nivel depende de factores externos y, por tanto, el micro hábitat excremento constituye un subsistema vinculado y dependiente de un sistema mucho más general. La consecuencia de todo ello, es que la comprensión de la ecología de estos subsistemas debe de ser más sencilla, no siendo necesario acudir con tanta frecuencia a la interacción con otros niveles tróficos, y que las adaptaciones de estas especies hacia sus recursos han de carecer del carácter complejo que procura la coevolución.

- B.- Carácter discreto de estos micro hábitats. Al contrario que en el estudio de la mayoría de las comunidades, en este caso se dispone de un hábitat bien delimitado espacialmente, poseedor de una biocenosis altamente especializada que no se presenta, generalmente, en otros ambientes.
- C.- Disponibilidad y manejanbilidad del micro hábitat excremento. La fácil producción y manejo de las heces de herbívoro, permite situar a estas bajo condiciones controladas que faciliten el diseño experimental y el estudio de estas comunidades.
- D.- Efimeridad del recurso. Las heces de herbívoro constituyen micro hábitats o "islas" altamente inestables, con una energía concentrada y muy perecedera. Ello produce un acelerado relevo faunístico (sucesión heterotrófica o microsucesión) a medida que las condiciones abióticas se modifican. Ello significa que los procesos dispersivos y la competencia tienen grandes posibilidades de condicionar la estabilidad y la estructura de estas comunidades. Así, estos micro hábitats resultan ser un campo de experimentación prometedor, para el estudio acerca del papel de estos procesos en la Ecología de Comunidades.
- E.- Riqueza en especies excepcionalmente alta. En una sola localidad pueden existir cerca de 200 especies coprófilas (Hanski, 1980f) y por ello, estos micro hábitats ofrecen el interés añadido de averiguar cuáles son los mecanismos para el mantenimiento de esta diversidad.

Las investigaciones ecológicas realizadas sobre las comunidades coprófilas han incidido sobre muy variadas cuestiones: la composición faunística y el proceso microsucesional (Mohr, 1943; Laurence, 1954; Valiela, 1974; Koskela y Hanski, 1977 ó Hanski, 1980a), las asociaciones entre fauna coprófaga y macrohabitats (Landin, 1961; Nealis, 1977; Doube, 1983 ó Janzen, 1983), entre fauna coprófaga y tipo de excremento (Rainio, 1966; Gordon y Cartwright, 1974 ó Desiere y Thome, 1977), la estructura espacio-temporal de las comunidades y el reparto de recursos (Hanski y Koskela, 1977 y 1979; Hanski, 1980f; Holter, 1982 ó Peck y Forsyth, 1982), o la actividad diaria de vuelo (Fincher y col., 1971; Koskela, 1979 ó Houston y McIntyre, 1985), entre muchas otras. En estos estudios, los coleópteros pertenecientes a la superfamilia Scarabaeoidea ocupan un lugar primordial, ya que constituyen el grupo coprófago más diversificado (unas 8.500 especies) y especializado sobre el que han incidido prioritariamente las investigaciones en este campo.

Dentro de esta superfamilia existen tres familias con especies básicamente coprófagas en los estadios imaginales y, en la mayoría de los casos, en los preimaginados: Scarabaeidae, Aphodiidae y Geotrupidae.

Los Geotrupidae entierran el excremento en galerías construidas bajo él (paracópridos), tanto para su alimentación como para su reproducción. Tienen un tamaño bastante grande (unos 2 cm.), siendo, por otra parte, la familia menos numerosa en la fauna ibérica y mundial. Su régimen alimentario alterna, en muchas ocasiones, la coprofagia y la saprofagia.

Los Aphodiidae, de tamaño considerablemente menor, viven en el seno del excremento, consumiéndolo y efectuando la puesta en él (endocópridos). Su elevado número de especies en nuestra fauna y lo abundante de sus poblaciones en el excremento les hace ser, en muchos casos, principales agentes desintegradores del mismo.

Los Scarabaeidae son, sin embargo, la familia en donde los fenómenos adaptativos a esta fuente alimentaria se han manifestado con mayor intensidad. Los cuidados que dispensan los adultos a la puesta, lo reducido en el número de ésta y el hecho de que exista, incluso, reducción ovárica, son algunas adaptaciones que dan idea de su alto grado de especialización. Esta familia, que está bien representada en la fauna ibérica, cuenta con especies que entierran el excremento bajo él, para su consumo o el de las larvas (paracópridos), y especies que lo desplazan lejos del primitivo emplazamiento, para después enterrarlo (telecópridos) (Figura 1).

Aunque las características generales anteriores sean la norma, la clasificación típica de los Scarabaeoidea según su comportamiento alimentario (endocópridos, paracópridos y telecópridos; Bornemissza, 1969) no se corresponde exactamente con los grupos sistemáticos. El proceso de la recolocación aparece también en Aphodiidae y otras familias (Lumaret, 1989 ó Samper y Martín Piera, 1990), algunos Scarabaeidae se comportan como endocópridos (Bornemissza, 1969 ó Rougon y Rougon, 1982) y otros Geotrupidae son telefágicos (Zunino, 1986).

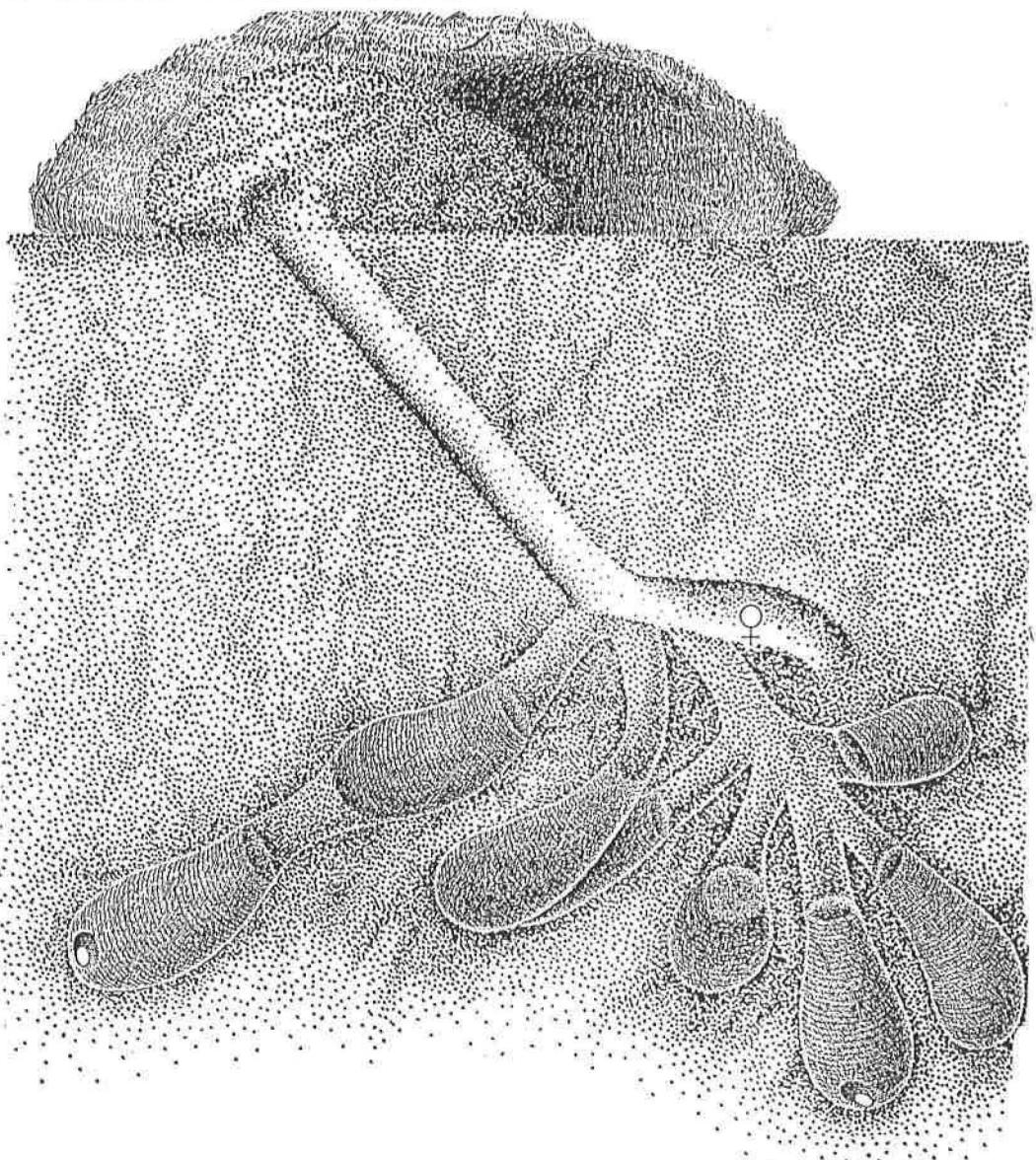
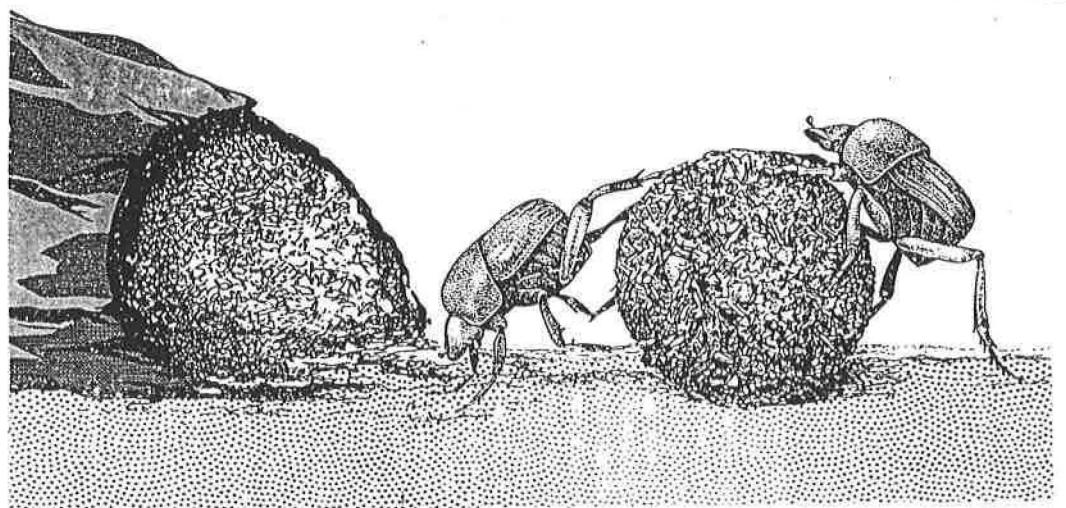


Figura 1.- Tipos generales de comportamiento alimentario en Scarabaeidae. Proceso de rodaje en *Sisyphus spinipes* (telecóprido) y aspecto de un nido de *Onitis westermanni* (paracóprido). (Tomado de Halffter y Edmonds, 1982).

En nuestro país, los estudios que inciden en el interés ecológico de las comunidades coprófilas son, básicamente, descriptivos y no permiten la verificación o refutación de las hipótesis ecológicas imperantes. Por si fuera poco, el conocimiento sistemático y biológico sobre las especies que utilizan el excremento como recurso, es casi nulo en algunos grupos (Dípteros, Hydrofílidos, Estafilínidos, Acaros, etc), barrera mínima ésta que debe ser franqueada si se pretenden realizar estudios ecológicos que abarquen a la totalidad de la comunidad coprófila.

La presente investigación tiene la pretensión de estudiar algunos aspectos ecológicos de las taxocenosis de Escarabeidos, procurando enmarcar los resultados obtenidos dentro de algunos planteamientos teóricos e hipótesis en este campo. Entre la variedad de cuestiones controvertidas o interesantes que ofrece la Ecología actual, los Scarabaeoidea coprófagos constituyen un grupo taxonómico apropiado para investigar algunas de ellas, debido a las peculiaridades y facilidades operativas mencionadas anteriormente. Se trata pues, en esencia, de buscar un cambio de enfoque en las posibilidades de interpretación de unos resultados, más que de iniciar el estudio ecológico de un grupo taxonómicamente conocido.

Entre las cuestiones ecológicas, se han elegido como motivo de estudio algunas de interés general, que constituyen el centro de atención principal de cada capítulo. Dichas cuestiones (distribución espacial dependiente de la escala, microsucesión, estacionalidad o biogeografía en sentido estricto), no han sido elegidas por su especial relevancia, sino por su simplicidad experimental y de estudio, surgiendo espontáneamente del propio análisis de los resultados. Por otra parte, aunque el presente trabajo se ha dividido en una serie de capítulos con cierta entidad propia; los objetivos, resultados y conclusiones de cada uno de ellos están vinculados entre sí, en la pretensión de ofrecer un conjunto interrelacionado de hechos y observaciones, que son interpretados globalmente en las conclusiones finales.

## 2.- ASPECTOS METODOLOGICOS GENERALES.

Puede considerarse que cualquier investigación mínimamente rigurosa mantiene una servidumbre metodológica, que se concreta en una serie de pasos: 1) definición del propósito u objetivos de la misma, 2) elección del proceso de muestreo conveniente a dichos objetivos, 3) análisis de los datos resultantes, 4) descripción de las regularidades aparecidas, 5) planteamiento de hipótesis explicativas y predicciones, y 6) comprobación experimental ulterior de dichas predicciones. En general, la mayoría de los estudios en Ecología de Comunidades finalizan con la proposición de hipótesis y es raro encontrar investigaciones de carácter experimental que tiendan a comprobar la veracidad de las hipótesis planteadas en anteriores estudios. Así, es corriente que las condiciones que rodean la investigación sean impuestas por la naturaleza y no por el investigador (carácter no experimental), que existan muchas variables influyendo en los resultados (carácter multivariante), y que se realicen proposiciones generales a partir de resultados particulares (carácter inductivo).

En este sentido, las investigaciones presentadas en este trabajo poseen algunas características atípicas. Debido a las peculiaridades del micro hábitat y del grupo taxonómico elegido, es posible no someterse a los imperativos ambientales, eligiendo y aislando aquellas variables que interesa estudiar. Ello ha sido posible, situando heces simuladas "contruidas artificialmente" bajo las condiciones ambientales deseadas. De esta manera, los resultados proceden del estudio de un número idéntico de heces similares en sus características (tamaño, hidratación o procedencia), sobre las cuales inciden los factores abióticos de una manera controlada. Sin embargo, el carácter inductivo sigue estando presente y, en general, se proponen hipótesis sobre las que es necesario incidir experimentalmente a posteriori, aunque procurando integrar las proposiciones particulares de cada investigación concreta, dentro de un conjunto general interrelacionado.

Los objetivos específicos y el tratamiento de los datos de cada una de las investigaciones, se enumeran separadamente en cada capítulo. La especificación del proceso de muestreo también se trata de manera particular, aunque pueden mencionarse algunas generalidades.

Se ha definido como unidad muestral, cada uno de los excrementos depositados y como muestra, al conjunto de los que se encuentran sometidos a idénticas condiciones ambientales: altitud, orientación o tiempo de permanencia. De esta manera, cada unidad muestral tiene un sentido natural y no arbitrario, como podría serlo si se definiera ésta por trampas de caída o unidades de superficie. Además, debido a la especialización de

hábitat y alimentaria de la gran mayoría de los Escarabeidos, los inventarios surgidos de cada unidad muestral resultan estimaciones fieles y reales de las poblaciones y las taxocenosis.

Sin embargo, no ocurre lo mismo con la definición de muestra. Las matrices de datos surgidas de cada muestra, no reflejan escrupulosamente las especies, individuos o las relaciones especies-individuos del segmento espacial o temporal muestreado. Una buena estima de estos parámetros, pasa por decidir cual es el número de unidades muestrales necesario, para recoger un porcentaje de información tal, de modo que las estimas producidas no se alejen demasiado de la realidad, con un mínimo esfuerzo.

Durante la primera quincena de Junio de 1984, se colocaron artificialmente y de manera regular, 10 heces de vaca de 1.5 kgrs. separadas entre si 3 metros. Como se observa en la Figura 2, a partir de la segunda unidad muestral examinada, se consigue capturar un 85 % del total de las especies recogidas en los diez excrementos. Además, tras dos unidades muestrales, se capturan también todas aquellas especies que representan más del 1 % del total de la biomasa. Estos resultados aseguran que un tamaño de tres unidades muestrales por muestra, permite construir inventarios muy aproximados a los reales.

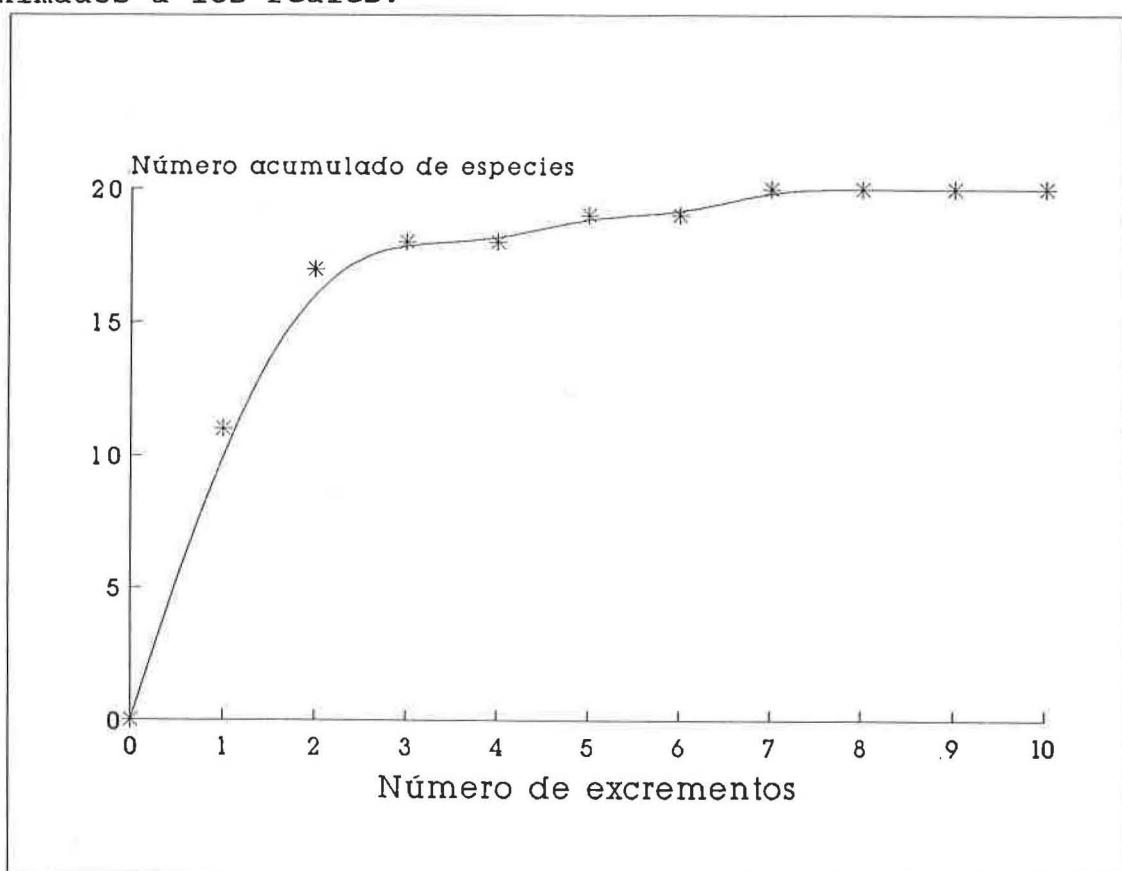


Figura 2.- Evolución del número acumulado de especies a medida que se incrementan los excrementos examinados en una misma localidad.

Por último, señalemos que en los diferentes análisis realizados, se ha utilizado generalmente la biomasa, calculada directamente mediante un balanza de precisión para las especies de mayor tamaño, o a partir de la longitud media de los ejemplares en el caso de las especies de menor talla.

Desde principios de siglo se conoce la relación alométrica que existe entre una variable lineal como la longitud y el volumen (y por tanto el peso) de un organismo (Thompson, 1917 ó Huxley, 1924). Dichas relaciones potenciales han sido constatadas en numerosos grupos sistemáticos y permiten predecir la biomasa a partir de una medida lineal concreta (Davey, 1954; Engelmann, 1961; Tilbrook, 1972; Rogers y col., 1976; Rogers y col., 1977; Jarosik, 1989 ó Wenzel y col., 1990). Para ello, basta con transformar logarítmicamente los datos de ambas variables y efectuar una simple regresión linear. Este método, sin embargo, ha sido criticado debido a que dichas transformaciones minimizan la varianza de la variable dependiente. Por ello, se ha propuesto la aplicación de un factor de corrección o el uso de complejos métodos de regresión no lineal sin transformar los datos (Sprugel, 1983 ó Tausch y Tueller, 1988).

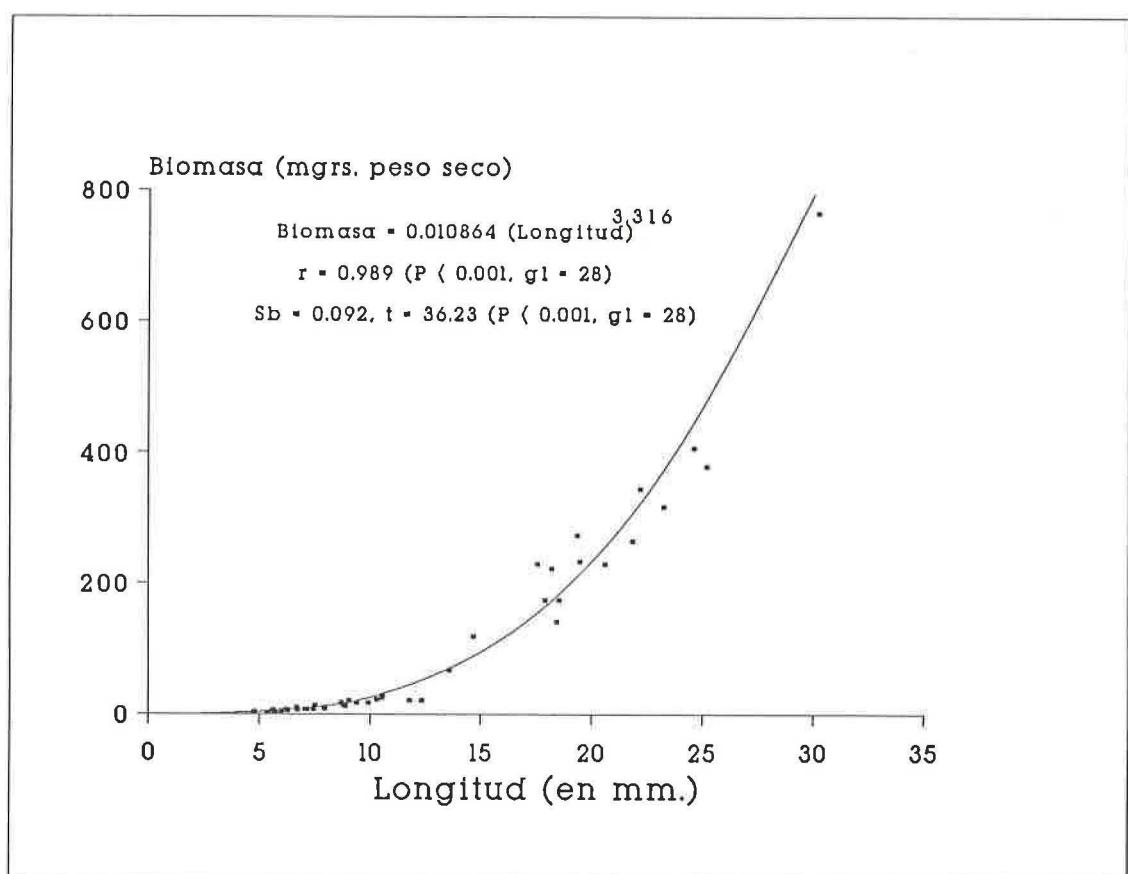


Figura 3.- Relación potencial entre el peso seco y la longitud estimados para 30 especies de Scarabaeoidea.

Se averiguó la longitud media de 30 especies (14 Scarabaeidae, 9 Geotrupidae y 7 Aphodiidae) mediante un micrómetro ocular ( $n = 10$ , error en la medida =  $+/- 0.01$  mm). El rango de variación de las longitudes es de 12.29-3.41 mm para los Aphodiidae, 30.19-4.71 mm para los Scarabaeidae, y 25.18-14.63 mm para los Geotrupidae. A la vez se estimó el peso medio de cada una de ellas por medio de una balanza de precisión ( $n = 10$ , error de báscula = 0.01 mgr.), tras someter los ejemplares a 60 C durante 24 horas. En el caso de aquellas especies de menor talla, el peso seco medio se estimó mediante el pesaje conjunto de 20 ó 30 ejemplares en cinco ocasiones. El rango de variación de los pesos es de 764.12-2.11 mgrs. para los Scarabaeidae, 20.43-2.24 para los Aphodiidae, y 378.23-118.65 mgrs. para los Geotrupidae.

Como puede observarse (Figura 3), entre la longitud y el peso seco medio de las especies existe una clara relación potencial, tal y como ocurre en diversos grupos de insectos (Rogers y col., 1976; Rogers y col., 1977; Marcuzzi, 1987; Jarosik, 1989 ó Wenzel y col., 1990).

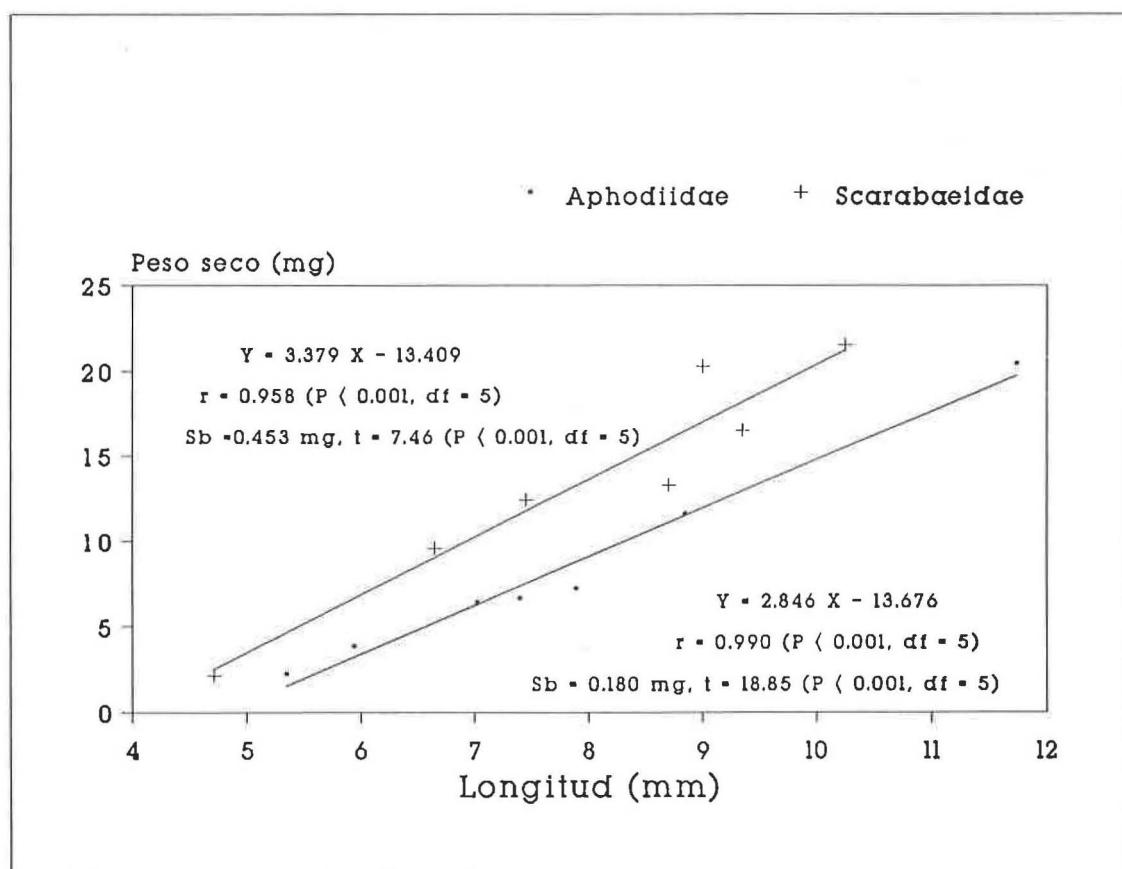


Figura 4.- Regresiones lineales entre el peso seco y la longitud, estimadas para siete especies de Aphodiidae y Scarabaeidae.

Las especies de menor tamaño pueden dividirse en dos grupos según su morfometría general: los alargados Aphodiidae y los Scarabaeidae más redondeados. Cuando estimamos esta misma relación en ambos grupos, tenemos que los datos se ajustan muy bien a una relación lineal (Figura 4). En los Aphodiidae, la desviación estándar de muestra de regresión ( $Syx = 0.93$ ) es mucho menor que en el caso de una relación potencial ( $Syx = 8.27$ ) al igual que ocurre en los Scarabaeidae de pequeño tamaño (*Onthophagus*, *Caccobius* y *Euonthophagus*,  $Syx = 2.09$  por  $Syx = 3.55$  en el caso de la relación potencial. Ver Snedecor y Cochran, 1981 ó Tausch y Tueller, 1988). Además, reuniendo los datos de ambos grupos, no existen diferencias significativas entre las biomassas estimadas mediante las regresiones lineales y las biomassas reales ( $\chi^2$ -cuadrado = 2.16,  $P > 0.9$ ,  $gl = 12$ ). De esta manera, aplicando las rectas de regresión lineal mencionadas, ha sido posible estimar la biomasa media de todas las especies de pequeño tamaño conociendo su longitud, evitando los posibles inconvenientes que conlleva el uso de datos transformados. Como puede observarse en la Figura 4, por debajo de 5.24 mm. en *Aphodius* y de 4.68 mm. en *Onthophagus*, se obtienen estimas de biomassas inferiores a 2 mgrs. Por ello, a todas aquellas especies con tamaños inferiores a estas cantidades, se les ha asignado un peso seco aproximado de 2 mgrs.

En último lugar, es necesario comentar que el criterio sistemático adoptado en este trabajo se corresponde con el propuesto por Barraud (1977) y Paulian y Barraud (1982) para los Scarabaeidae, Dellacasa (1983) para los Aphodiidae y Zunino (1984) para los Geotrupidae, que se corresponde con el catálogo descrito por Veiga y Martín Piera (1988).

### 3.- CARACTERISTICAS BASICAS DEL AREA DE MUESTREO.

Todos los datos sobre los que se basan las siguientes investigaciones, han sido recabados mediante una serie de muestreos realizados en pastizales por encima de los 1.500 metros del Macizo Central de Gredos (Figura 5).

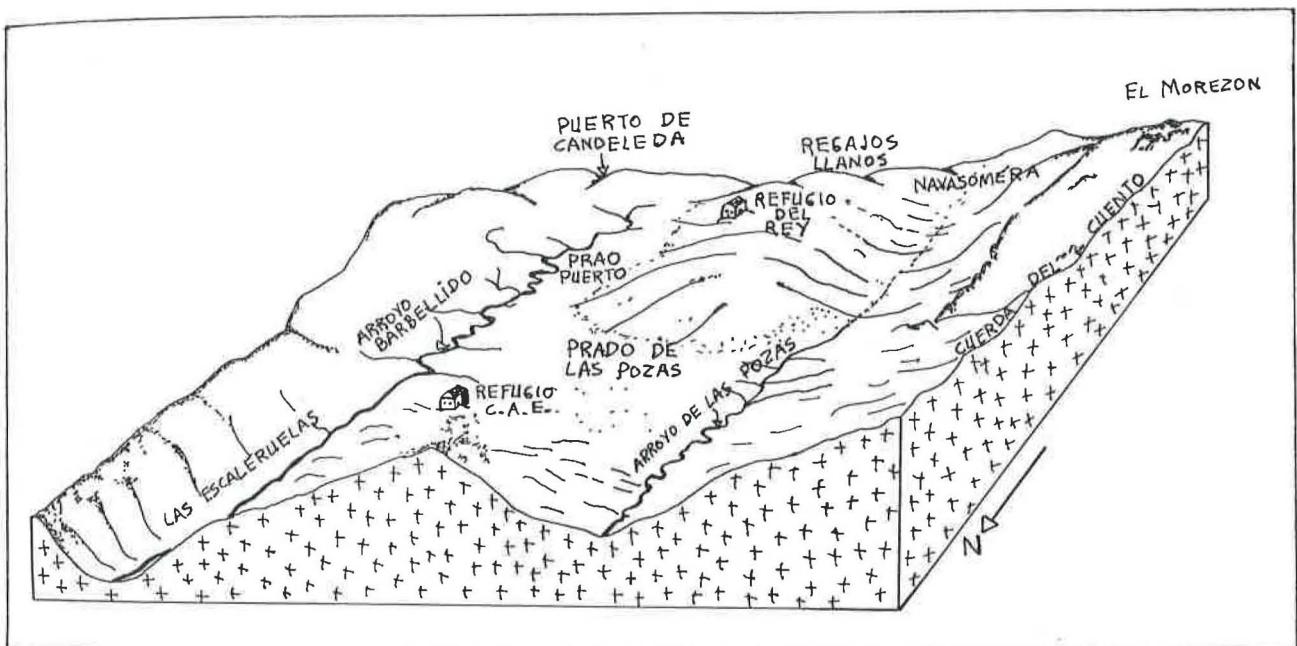


Figura 5.- Aspecto general del área principal de muestreo en el Macizo Central de Gredos.

Los puntos de muestreo concretos de esta investigación se describen detalladamente en cada capítulo, pero, en términos generales, el área en cuestión se corresponde con las praderas alpinas de la cara norte por donde discurrían los antiguos glaciares de Barbellido y Las Pozas (Obermayer y Carandell, 1916) y con los pastizales y los canchales meridionales inmediatos al Puerto de Candeleda, en donde probablemente existiera un glaciar de Circo. Toda esta zona fue una antigua cañada ganadera, que atravesaba el Puerto de Candeleda y permitía el ahorro de una jornada, con respecto al cercano Puerto del Pico. Aunque este paso natural sea anterior, su habilitación data del siglo XVI y su abandono se produce a comienzos del siglo XIX, debido a su dificultad y constante necesidad de cuidados (Barrientos Alfageme, 1978). Durante el segundo decenio de este siglo, parte de este camino fue adecentado y sirvió de base para la construcción de la denominada Trocha Real: una ruta que comunicaba la población

de Candeleda con el Refugio del Rey y la Laguna Grande, y que se utilizó durante las cacerías reales de Alfonso XIII.

Se denomina Máximo Central de Gredos al segmento de la Sierra de Gredos comprendido entre el Puerto del Pico y el Puerto de Tornavacas, o entre el Barranco de las Cinco Villas y el Valle del Jerte. Este tramo posee una longitud aproximada de 65 kilómetros, prácticamente la mitad de la longitud de toda la sierra, y constituye la porción más abrupta y elevada de todo el Sistema Central Ibérico, cordillera que posee dentro de la provincia de Ávila su mayor anchura y potencia (Figura 6)

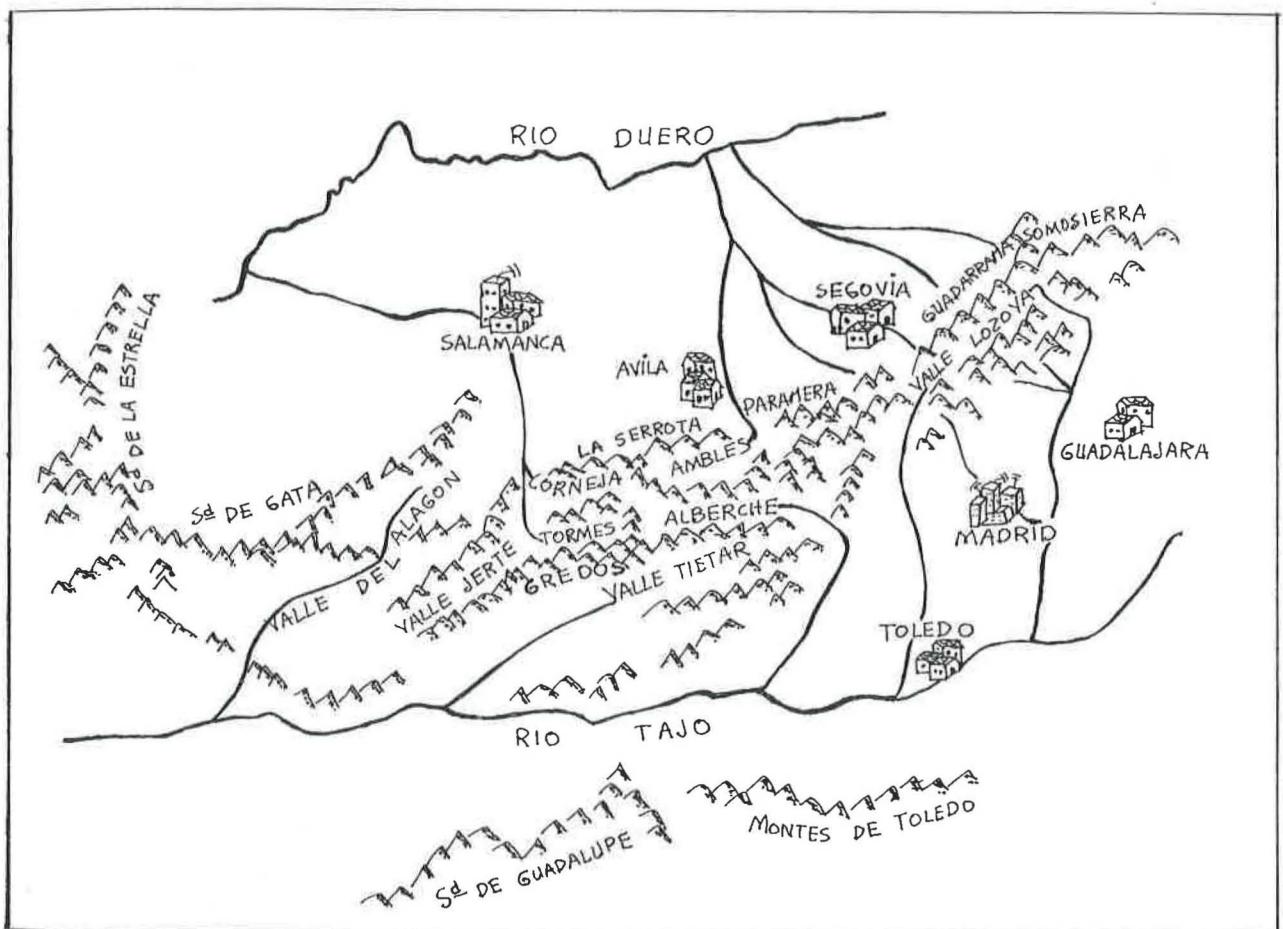


Figura 6.- Esquema general de la situación geográfica del Sistema Central Ibérico.

El relieve y el paisaje de las zonas más elevadas del Macizo Central de Gredos está definido principalmente por factores estructurales y tectónicos, aunque los procesos erosivos de origen glaciar y la influencia antrópica poseen también su importancia.

Desde el punto de vista estructural destaca la uniformidad mineralógica de los materiales (Arribas y Jimenez, 1972), con una gran dominancia de las rocas plutónicas, principalmente granito de dos micas (fundamentalmente biotita) con una frecuente estructura porfídica. Aparecen también algunos otros materiales de origen metamórfico, que se corresponden básicamente con las zonas de contacto del batolito granítico con las rocas sedimentarias Cárnicas o Precárnicas. Esta homogeneidad, desde el punto de vista de los materiales constituyentes, es una de las peculiaridades más notables de Gredos.

La morfología general del Sistema Central y de la Sierra de Gredos en particular, ha sido examinada desde finales del siglo pasado (Martín Donayre, 1879; Macpherson, 1879 y 1901; Schmieder, 1915; Vidal Box, 1937 ó Birot y Sole Sabaris, 1954). Esta morfología viene determinada por una serie de acontecimientos tectónicos que pueden resumirse simplificadamente como sigue. La afloración granítica coincide básicamente con la orogenia Hercínica. A partir de este momento, los posteriores procesos erosivos se manifestarán hasta finales del Paleozoico, arrasando los duros materiales elevados. Las sucesivas transgresiones marinas del Mesozoico apenas influenciarían a nuestro territorio que, seguramente, constituye el límite de la tierra firme durante los períodos de invasión marina. El inicio de la orogenia Alpina y el giro de la Placa Ibérica, renuevan la elevación de todo el sistema durante el Terciario y permiten la reanudación de los procesos erosivos y la deposición de sedimentos en las dos depresiones castellanas. Esta orogenia fracturó el zócalo antiguo menos plástico, originando las fallas transversales actuales que determinan una serie de bloques paralelos de norte a sur (Figura 7), unos hundidos (fosas del Amblés, Corneja, Tormes, Alberche o Tietar) y otros levantados (Serrota, Paramera o Gredos). Asimismo se originaron otras fallas longitudinales, sobre las cuales se han formado los actuales valles que dividen el Sistema Central y la Sierra de Gredos facilitando la comunicación entre ambas mesetas. En una última fase Alpina (Plioceno), toda la península bascula hacia el oeste, produciéndose un levantamiento de la plataforma mediterránea y una modificación de los principales cursos de agua. En este periodo se acentua el desnivelamiento de los bloques y la formación de la actual red fluvial, estableciéndose la característica orográfica más peculiar de toda la Sierra de Gredos: la diferencia de altura entre las dos mesetas que delimita. El Valle meridional del Tietar se encuentra a unos 300-500 m. de altitud, mientras que los Valles septentrionales del Tormes o del Alberche están a unos 1.000-1.300 m.

Las glaciaciones pleistocénicas influyeron en el modelado del paisaje de las cumbres y valles de las zonas más elevadas de la sierra. Aunque es probable que la mayoría de los valles se encontraran bien delimitados antes de los períodos

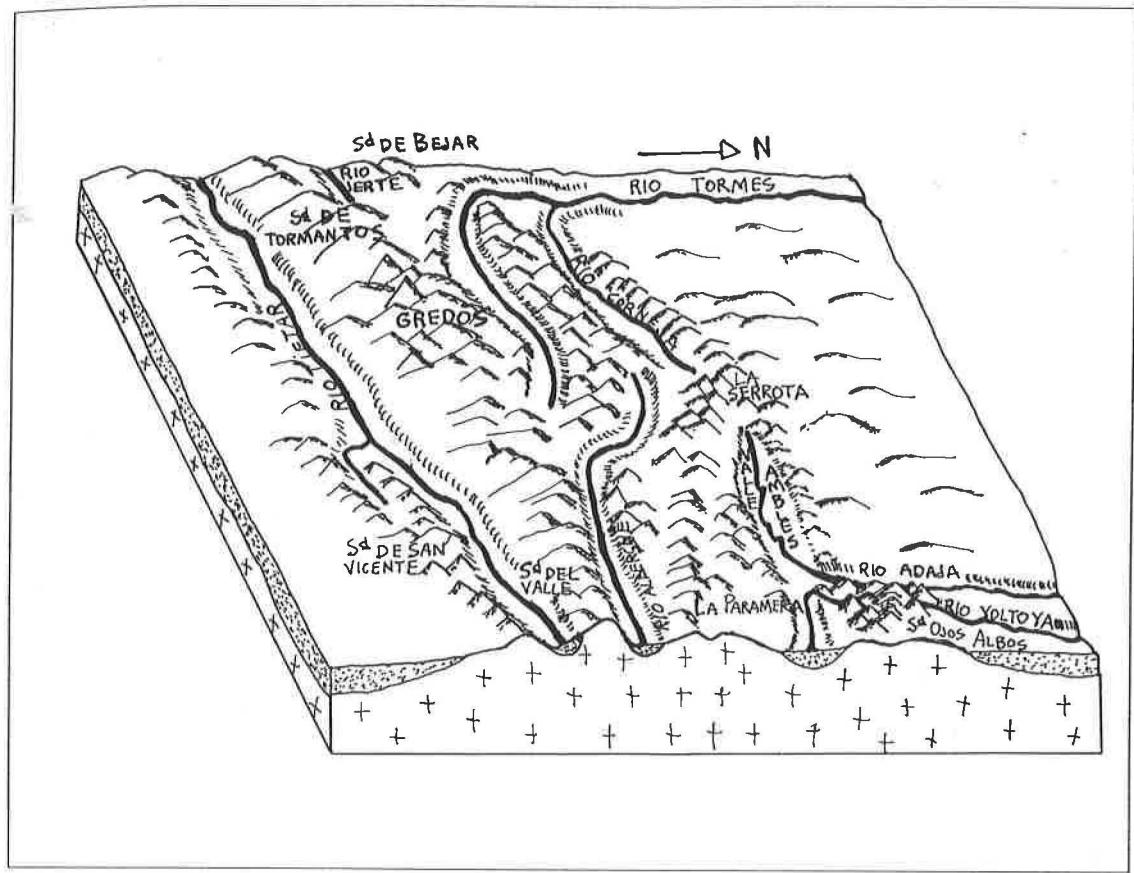


Figura 7.- Valles y Sierras principales del Sistema Central en el tramo avulense.

glaciares (Barrientos Alfageme, 1978), las cabeceras altas de los actuales cursos fluviales poseen algunas de las características típicas de la actuación glacial: valles en "U", pulimentación de las paredes rocosas, depósitos morrénicos frecuentes o sobreexcavación del fondo de los valles, origen de las actuales lagunas.

El glaciarismo en Gredos ha sido profusamente estudiado desde hace tiempo (Huguet del Villar, 1915; Obermaier y Carandell, 1916 y 1917; Vidal Box, 1929, 1932 y 1934; Hernández Pacheco, 1937; Martínez de Pisón y Muñoz Jiménez, 1972 ó Pedraza y López, 1980). Actualmente se reconoce la existencia de unos 40 complejos glaciares durante el Pleistoceno. Dichos glaciares se encontraban principalmente en la vertiente septentrional. En la vertiente meridional es posible que existieran algunos glaciares de Circo que carecían de zona de descarga, ya que la zona de fusión coincidía prácticamente con la de acumulación, como consecuencia del pronunciado desnivel. Por este motivo, las gargantas meridionales son más abruptas y poseen la clásica forma en "V", propia del dominio de la erosión fluvial. Esta es otra de las disimetrías características en el paisaje de Gredos: Unos profundos y desnivelados valles en la cara sur, rellenados por cantos rodados procedentes de la actual y pasada erosión

fluvial; y unos valles septentrionales amplios y de modelado suave, en donde los grandes bloques procedentes de la antigua erosión glaciar, se encuentran más o menos enterrados por unos depósitos aluviales recientes, depósitos en los que es posible el crecimiento vegetal.

Otro factor a considerar a la hora de comprender el paisaje de Gredos es el clima. Pueden encontrarse exhaustivos datos y descripciones climáticas en los trabajos de Garmendia Iraundegui (1972), Font Tullot (1983) ó Forteza del Rey (1984). En términos generales, se trata de un clima mediterráneo con déficit estival hídrico, pero caracterizado por la continentalidad y la altitud. Naturalmente el periodo de sequía estival es mucho más acusado y prolongado en las localidades meridionales (ver Figura 8) y el invierno es mucho más frío y extremado en las localidades septentrionales, tanto por la altitud como por la continentalidad. Otra diferencia entre el clima de ambas vertientes es la pluviosidad. En toda la cordillera hay mayores precipitaciones hacia occidente (en el Puerto de Tornavacas se registran unos 2.145 mm anuales, mientras que en el Puerto del Pico se registran 1.309 mm), pero también son mayores las precipitaciones en las localidades meridionales. Los vientos húmedos dominantes del SO son los causantes de estas disimilitudes y las altas cumbres de la sierra protegen del influjo de estos vientos a las localidades de la cara norte. En estas áreas septentrionales, las lluvias se producen mayoritariamente durante el invierno, aunque el riesgo de precipitaciones de escasa intensidad es alto durante la primavera y el otoño. Por el contrario, en las zonas meridionales las mayores precipitaciones se producen durante la primavera y el otoño.

Otra cuestión es el clima de las zonas altas de Gredos. Aunque no existen datos climatológicos por encima de los 1.600 metros, se puede afirmar que en estos parajes el periodo vegetativo es inferior a los 5 meses y que únicamente durante 3 meses al año no hay riesgo excesivo de heladas. En realidad, resulta raro el año en el que no se producen heladas durante el mes de Julio, ya que la amplitud térmica durante el estío es mucho mayor (de 10 a 14 C) que en invierno (de 6 a 7 C). Además, en invierno la temperatura desciende aproximadamente un grado cada 250 m. y en verano cada 154 m. (Barrientos Alfageme, 1978). De esta manera, a pesar de carecer de datos sobre las zonas de ambas vertientes del Macizo Central de Gredos por encima de 1.500 m., puede asegurarse que la temperatura media es inferior en las parcelas situadas a mayor altura con idéntica exposición y en las parcelas de la misma altitud situadas en la vertiente septentrional.

El riguroso clima de las altas cumbres de Gredos es la causa de otra de las características típicas de este área. El continuo cambio de fase del agua depositada en las diaclasas verticales, provoca la gelificación del granito y constituye el origen de los características agujas y cuchillares que se encuentran por encima del límite de los antiguos glaciares.

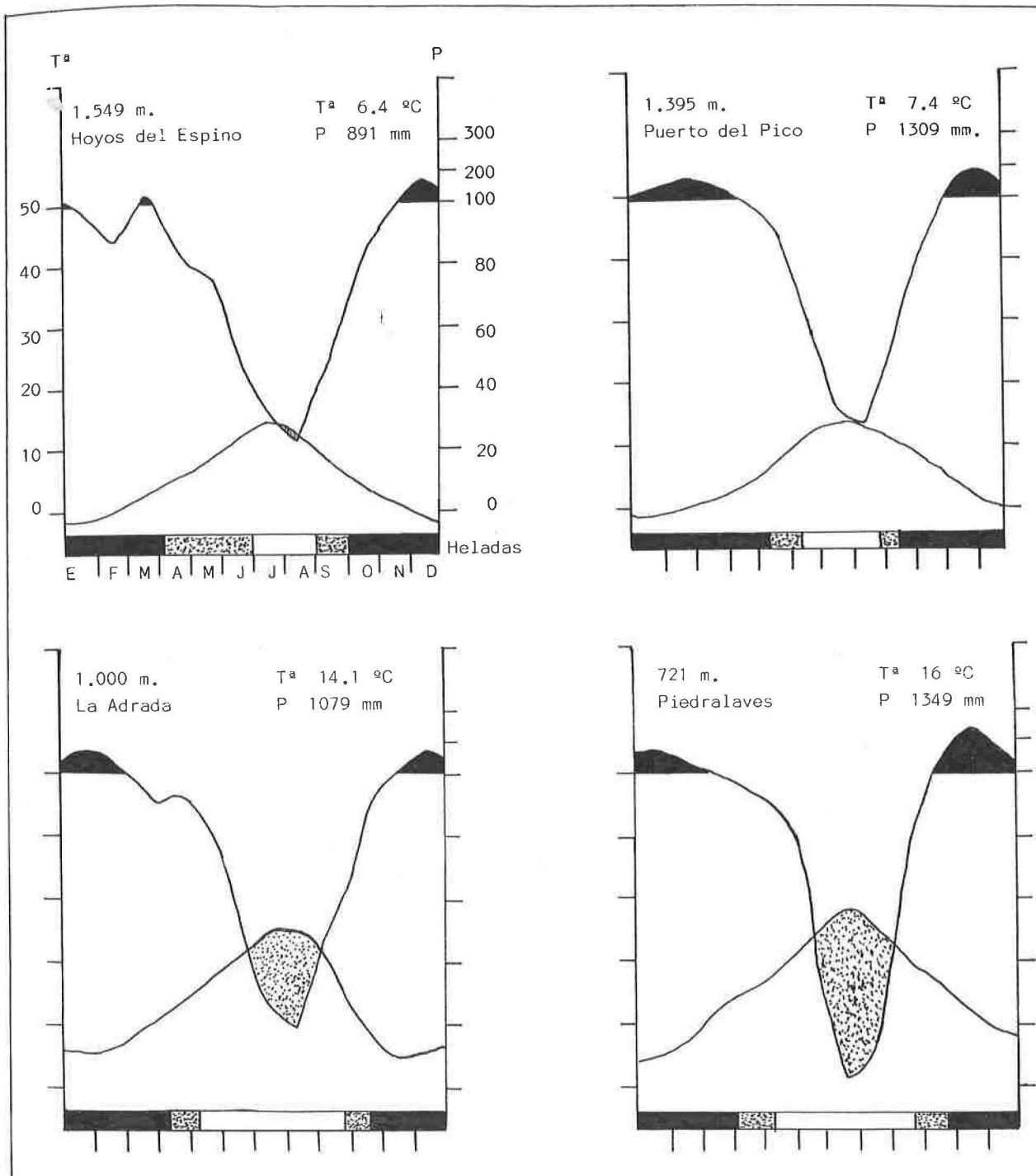


Figura 8.- Climatogramas de cuatro localidades de Gredos situadas en la vertiente norte (Hoyos del Espino), zona de cumbres (Puerto del Pico) y vertiente sur (La Adrada y Piedralaves). Para cada localidad se ofrece altitud, precipitación y temperatura media anual, así como periodo de heladas seguras (en negro) y probables (punteado). (tomado de Sanchez Mata, 89)

La conjunción de los factores estructurales, topográficos y climáticos en el alto Gredos, permite entender los patrones edafológicos y florísticos prototípicos de este área.

La altura, precipitación, baja temperatura y la naturaleza de los materiales, hacen que los suelos sean ácidos con una textura arenosa o arenolimosa, en donde la alteración física es fuerte y la alteración química se encuentra impedida por la baja temperatura. Estas características, junto a la escasa actividad biológica, el encharcamiento y la acumulación de materia orgánica con mala humificación producen la existencia de tierras pardas subalpinas y rankers alpinos y pardos por encima de los 1.400 m. (Lucena Conde, 1966; Jiménez y Guerra, 1975). En lugares con drenaje deficiente o recubrimiento nival prolongado, es decir en la vertiente septentrional sobretodo, los suelos pueden evolucionar hasta adquirir un carácter turboso (Ibañez y col., 1985).

Desde el punto de vista botánico, la actuación conjunta de los anteriores factores permite distinguir en el Macizo Central de Gredos la existencia de una flora singular, que la fitosociología ha demarcado geográfica y sistemáticamente según su terminología clásica (Rivas-Martínez, 1975 y 1982 ó Rivas-Martínez y Arnaiz, 1985): provincia Carpetano-Ibérico-Leonesa, sector Bejarano-Gredense, subsector Gredense, distrito Altogredense. En dicho área se han delimitado asimismo una serie de pisos bioclimáticos (Rivas-Martínez, 1963, Rivas-Martínez y col., 1987a ó Sanchez-Mata, 1989). Desde los 1.500 metros pueden reconocerse en el Macizo Central de Gredos tres pisos bioclimáticos: hasta los 1.750-1.800 metros la parte superior del piso Supramediterráneo, caracterizado por una temperaturas medias entre los 8 y los 13 grados centígrados; el piso Oromediterráneo desde esta altura hasta los 2.200 metros aproximadamente, con temperaturas medias entre los 4 y 8 grados centígrados y, por encima, el piso Crioromediterráneo cuya temperatura media es inferior a los 4 grados centígrados (Figura 9).

En el piso supramediterráneo el dominio fitoclimático corresponde a los melojares, sin embargo son muy escasas las manchas en las que se mantiene este tipo de vegetación. En general, falta totalmente el estrato arbóreo, tanto del rebollo en la vertiente meridional, como del controvertido *Pinus sylvestris* en la septentrional. Frecuentemente, el límite superior de este piso se encuentra invadido por los piornos del piso oromediterráneo (*Cytisus oromediterraneus*) o sustituido sobretodo por diversos pastizales o formaciones retamoides (Mesón García y Montoya Oliver, 1985).

Los piornales con cambriones (*Echinospartum barnadesii*) y enebros rastreros (*Juniperus nana*) constituyen la vegetación climática del piso oromediterráneo en el distrito Altogredense (Rivas-Martínez y col., 1987b). Estas especies se encuentran acompañadas frecuentemente por diversos elementos, entre los que destaca la endémica manzanilla de Gredos (*Santolina oblongifolia*). Esta última especie, junto a los cambriones,

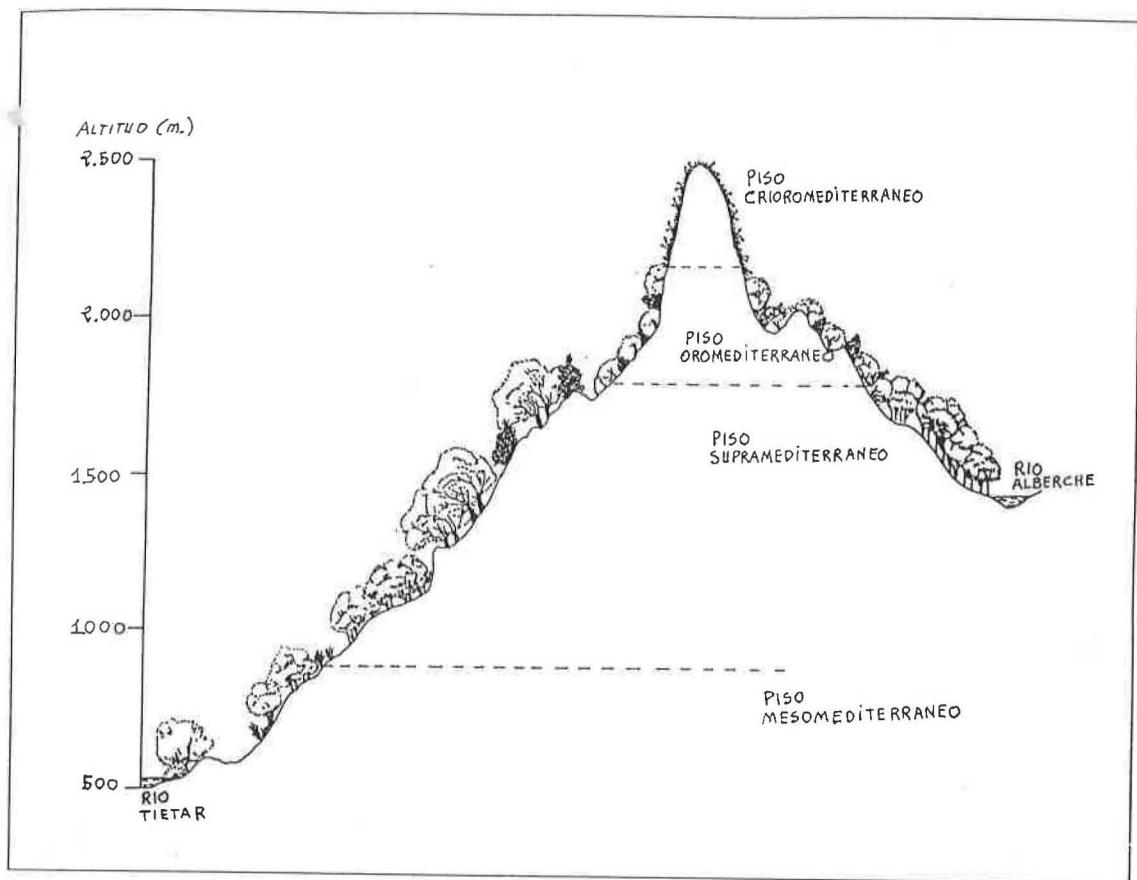


Figura 9.- Esquema general de los pisos bioclimáticos de Gredos.

distinguen estos piornales de sus homónimos guadarrámiticos. En términos generales, la vegetación se encuentra aquí bastante bien conservada, aunque las constantes quemas propiciadas por los pastores disminuyen paulatinamente el número de cambriones y enebros rastreños e incrementan la extensión de los pastizales de *Festuca summilusitana*, producidos por la regresión de los piornales y que pueden encontrarse desde los 1.500 hasta los 2.100 metros.

Por encima de los 2.000 metros los piornales con cambriones solo aparecen en situaciones topográficamente favorecidas y es frecuente que solo persistan algunas de las especies acompañantes. En estos parajes elevados con fuertes vientos y prolongadas innivaciones, la vegetación está compuesta predominantemente por pastizales en donde *Festuca summilusitana*, junto a *Arenaria querioides* o *Hieracium castellanum* suelen ser los elementos dominantes. En aquellas zonas de mayor humedad y encharcamiento, aparecen los cervunales caracterizados por la presencia de *Nardus stricta*, que constituyen los lugares de pastoreo del ganado durante la época más seca.

Hasta este momento no hemos considerado el papel del hombre en la modelación del paisaje del alto Gredos, sin embargo su transcendencia no es desdeñable en todo el Sistema Central (Ruiz, 89). El estudio de Barrientos Alfageme (1978) nos permite comprender sintéticamente la influencia de la actividad antrópica a la hora de interpretar el paisaje actual.

Durante el siglo XIV la cubierta forestal dominaba por toda la sierra y abundaban diversas especies de mamíferos objeto de cacería (López Serrano, 1969). La modificación del paisaje desde ese momento ha de entenderse como consecuencia del enfrentamiento entre la Carretería Real, La Mesta y la Agricultura. Desde el siglo XV hasta el XIX, equipos de aserradores gallegos y portugueses al servicio de la Carretería Real (encargada sobretodo de la explotación y del transporte maderero), se encargan de la destrucción sistemática del bosque. La Mesta verá con buenos ojos esta deforestación, que permite el incremento de la superficie de los pastizales. Mientras tanto la agricultura supone el sector más débil y perjudicado que se encuentra en la base socioeconómica de todo el edificio social.

La Carretería Real desaparece prácticamente en el siglo XIX. La ganadería vacuna de tiro fue siempre importante mientras esta carretería siguió en funcionamiento, pero en el siglo XVIII el ganado lanar es ya predominante. Se trata de una utilización ganadera con una fuerte relación con la industria textil, que tiene su centro comarcal en Barco de Ávila y se manifiesta en la cantidad de batanes diseminados por las vega del río Tormes y en la importancia de la trashumancia y su red de cañadas y cordeles por toda la Sierra (Ruiz y Ruiz, 1984 y 1986). A partir de este momento la industria textil entra en crisis por la competencia con otros mercados europeos. Esta crisis supone el hundimiento de la ganadería lanar y el incremento de la agricultura que coincide, además, con el fin de la Carretería y la desaparición en el XIX de las antiguas tierras comunales (Asocios de Villa y Tierra). Desde los primeros asentamientos colonizadores del siglo XV, hasta entonces no había existido un incremento importante de la agricultura. En el siglo XVII se inician nuevas roturaciones, ante la inseguridad que provoca la crisis económica antes mencionada. Los cultivos que absorben desde ese momento la economía de la zona son el lino, sustituto en la industria textil, y la patata recién introducida en Europa.

Esta estructura socioeconómica va a perdurar hasta mediados del presente siglo. El cultivo del lino verá reducida su importancia paulatinamente, a medida que la patata, la judia o los cereales incrementen su importancia. La agricultura minifundista se aloja en el fondo de los valles, mientras que en las praderas altas de la sierra se dan las grandes explotaciones de pastos de verano. Poco a poco se camina hacia un nuevo auge de la ganadería y de la repoblación forestal, pero esta vez se trata de un ganado vacuno en

régimen semiestabulado aprovechado para carne y leche y de unos bosques para cuya plantación se realizan enormes aterrazamientos.

Así pues, la agricultura ha condicionado el paisaje en el fondo de los valles y su carácter minifundista ha propiciado la estructura en mosaico que puede aún observarse. Sin embargo, la modificación paisajística de mayor envergadura se ha producido en las rampas que ascienden hasta el alto Gredos y que hoy deberían constituir el dominio de los pinos y los robles. El aspecto aclarado actual de este territorio, se debe mayoritariamente a la deforestación promovida por la ganadería y a la explotación maderera desde la Edad Media. La influencia antrópica ha sido menor por encima de los 1.700 metros. Aunque el uso de los pastizales y cervunales como agostaderos y la quema continuada del piornal, han debido de ejercer en ocasiones una profunda influencia, el paisaje altogredano sigue estando condicionado por los mencionados factores estructurales, climáticos o erosivos.

Sin embargo, desde la década de los cincuenta, el auge de las comunicaciones y de la cultura urbana, propicia el éxodo masivo de los habitantes de Gredos y la incorporación de un nuevo uso del territorio: el turismo. Las actividades de esparcimiento siempre estuvieron presentes en Gredos. Hasta el siglo XVIII, fue la aristocracia quién elegía Gredos para sus cacerías y reposo, como lo atestiguan algunas construcciones ubicadas, sobretodo, en el Valle del Tietar. A finales del XIX, el auge del montañismo y de las actividades en torno de la naturaleza, provoca que un nuevo "turismo ilustrado" centre su atención en Gredos e incluso se preocupe por su salvaguardia (Amezua, 1928). Los valores cinegéticos y montañeros de la sierra fueron la principal motivación de estos visitantes y ya en 1905 se declara el Real Coto de Gredos. Este tipo de intereses subsiste todavía en algunos visitantes de Gredos, que han incrementado peligrosamente sus actividades (escaladores y furtivos, por ejemplo). Pero el mayor impacto sobre la sierra se produce a partir de los años sesenta, como consecuencia de un turismo urbano que elige Gredos como lugar de esparcimiento (ver Troitiño Vinuesa, 1986). Desde 1970 a 1981 las viviendas secundarias se han incrementado en un 240% y el auge de la actividad constructiva ha reforzado el sector terciario y la dependencia económica externa de toda la región. La fiebre urbanizadora no ha resuelto los problemas demográficos y económicos, y el conflicto entre las dos maneras de modificar el paisaje se resuelve día a dia a favor de una dependencia urbana.

Aunque no sea este el lugar más idóneo, es necesario destacar los sucesivos intentos infructuosos de dotar a Gredos de alguna normativa legal de protección, que contrarreste el peso cada vez mayor del turismo y la influencia urbana. Esta truculenta historia denota claramente la falta total de voluntad política, no ya por llevar a cabo una política territorial que compatibilize explotación y conservación, sino por dotar a este enclave de alguna figura jurídica protectiva.

Desde los esperpénticos proyectos de construir un salto hidroeléctrico en la garganta de Gredos, pasando por PROGRESA o el furtivismo, hasta los actuales proyectos de minicentrales, los incendios, la construcción incontrolada o las talas sistemáticas promovidas por la administración, el deterioro ambiental de la sierra de Gredos ha sido constante y acelerado. A pesar de que los valores científicos y naturalísticos de este territorio son de sobra reconocidos, sigue sin establecerse ninguna estrategia de protección para Gredos. Desde la presentación en 1975 de la "Propuesta para la Creación y delimitación del Parque Natural de la Sierra de Gredos", tras la aprobación de la entonces reciente Ley de Espacios Naturales Protegidos (A.L.B.E., 1976), la administración ha realizado un frustrado Estudio-Plan del Medio Físico (1978), un frustrado Plan Director Territorial de Coordinación de Gredos (1981), otro frustrado Estudio Previo de Directrices Territoriales y Planes Especiales de Regulación y Protección de los Recursos del Medio Físico (1984), hasta darse a conocer el estudio Previo de Declaración del Parque Regional de Gredos (1989). Este último estudio se presentó a discusión pública pero se abandonó para incluir a Gredos en la Ley de Espacios Naturales de Castilla y León que el parlamento autónomo pretendía aprobar en 1990, pero que tuvo a su vez que abandonarse por presiones políticas y electoralistas. En una historia que parece no acabar nunca, ahora se está realizando el Plan de Ordenación de los Recursos Naturales, estudio previo a la declaración de Parque Natural y que no tiene fecha fija de finalización.

#### 4.- LA MICROSUCESION EN EXCREMENTOS DE BOVIDO.

##### 4.1.- Sucesión: Consideraciones generales.

El término sucesión es uno de los que más interés ha suscitado en Ecología. Surgido a principios de siglo en el campo de la ecología vegetal, el concepto se afianzó entre los investigadores, a pesar de algunos inconvenientes y dificultades: reconstrucción de las etapas más avanzadas mediante evidencia indirecta, falta de atención al papel de los herbívoros y a las redes tróficas en general, y desconocimiento de la influencia de los denominados animales inferiores. En la actualidad no existe acuerdo sobre los atributos del término y su definición (Miles, 1987) y, en realidad, una definición concreta podría muy bien destruir la universalidad del concepto.

Para Lewis (1978) dos componentes conceptuales deben ser ampliamente aceptados: 1) la sucesión constituye un cambio en la abundancia relativa de las especies de una comunidad, y 2) este cambio es direccional.

Los cambios en la abundancia relativa de las especies se producen también como consecuencia de las variaciones climáticas anuales e interanuales y puede ser difícil discernir el efecto de estas fluctuaciones sobre la sucesión. Además, y como señala Odum (1971), los cambios sucesionales pueden ser alógenos, no producidos por los seres vivos y autógenos, debidos a la acción de estos. Nuestro desconocimiento sobre la importancia de ambos factores a la hora de determinar la sucesión, nos hace ser todavía más cautos. Si considerásemos los cambios autógenos como los únicos de interés para la cuestión, nos encontrariamos con que el efecto de estos es imposible de apreciar por separado (Lewis 1978). Por si fuera poco, el crecimiento en riqueza, diversidad y estabilidad atribuido a las comunidades en sucesión, así como las relaciones y la propia definición de algunos de estos parámetros, está cuestionado (ver por ejemplo: Parsons 1987, Orians 1980 ó Margalef 1980a).

En el caso del otro componente atribuible a la sucesión: la direccionalidad del proceso; las características de las especies implicadas y la estructuración de las biocenosis a consecuencia de la interacción entre niveles tróficos, parecen ser factores de gran importancia.

Connel y Slatyer (1977) han formulado un modelo sobre la dirección que pueden tomar las sucesiones, examinadas estas desde el punto de vista autogénico. Existen, según ellos, tres modelos fundamentales: "facilitador", "tolerante" e "inhibidor". En el modelo facilitador existen especies "pioneras" capaces de colonizar un medio determinado. Su

presencia modifica dicho medio de tal manera que favorece la aparición de nuevas especies. En los otros dos modelos, cualquier especie que llegase al medio podría ser capaz de colonizarlo. Para el modelo tolerante, la secuencia de especies está determinada por sus características biológicas, por su tolerancia ante determinados factores ambientales (temperatura, luminosidad, humedad, resistencia al pastoreo, etc.). Esta secuencia desfavorece paulatinamente a las especies "pioneras" y favorece a las "tardías", las cuales terminan estableciéndose independientemente de la participación o no de las primeras. Sin embargo, en el modelo inhibidor, las primeras especies que acceden al medio desfavorecen la presencia de cualquier otra. Únicamente cuando las poblaciones del residente desaparecen o se ven seriamente afectadas por alguna circunstancia ambiental, puede efectuarse el relevo por parte de otra especie. En este caso, los relevos pueden llevarse a cabo tanto por especies "tardías" como "pioneras", pero debido a que las segundas poseen ciclos vitales más cortos tenderán a ser reemplazadas más frecuentemente. Como consecuencia, con el tiempo, las especies "tardías" se harán cargo de la sucesión.

Para Connell y Slatyer (*op.cit.*) el modelo facilitador sería aplicable a la mayoría de las sucesiones heterotróficas (hábitats efímeros) y a las sucesiones que tienen lugar sobre sustratos no influenciados anteriormente por organismos (sucesiones primarias). Los otros dos modelos tendrían lugar en la mayoría de las sucesiones secundarias.

Otro enfoque sobre la direccionalidad del proceso sucesional lo constituyen algunas argumentaciones que afirman que, durante la colonización y sucesión de una isla desprovista de fauna, las comunidades se estructuran tendiendo hacia una organización trófica equilibrada (Heatwole y Levins, 1972). También existen argumentaciones contrarias, para las cuales este mismo fenómeno se produce principalmente a causa de la influencia abiótica y las características de las especies colonizadoras, sin que las interacciones entre especies jueguen un papel primordial (Simberloff y Wilson, 1969; Simberloff 1976). Ultimamente, Fretwell (1987) y Glasser (1982a) aportan datos e ideas que, indudablemente, conceden gran importancia a las relaciones entre niveles tróficos en el proceso de sucesión y estructuración de las comunidades de seres vivos. Asimismo, Oksanen y col. (1981) señalan que las comunidades de cada uno de los niveles tróficos podrían estar estructuradas, bien por competencia, bien por la presión del nivel inmediatamente superior, según la productividad primaria del ecosistema o, lo que igual, según un gradiente geográfico. En aquellos territorios más septentrionales en donde la productividad primaria es escasa, las comunidades vegetales se estructuran debido a la competencia. Cuando se incrementa esta productividad, la presión de los herbívoros es más intensa y son las comunidades de estos las que se estructuran por competencia, siendo el pastoreo la presión selectiva más importante de los vegetales. La entrada de los predadores

invierte el proceso en cada uno de los niveles tróficos anteriores. De esta manera, la secuencia sucesional tendría una duración proporcional a la productividad del ecosistema.

Según Pickett (1976), la variación continua del ambiente choca con la necesidad de adaptaciones limitadas en los organismos. Así, la heterogeneidad ambiental procura diferentes presiones selectivas a las especies, estableciendo un balance entre selección y flujo genético que determina el nivel de adaptación de una población. El rango que una especie ocupa sobre ese gradiente (ya sea espacial o temporal) integra todos los aspectos de su estrategia evolutiva y, por tanto, la sucesión es un proceso de reemplazamiento de especies tendente a decrecer el "oportunismo". Es una sustitución sucesiva de diferentes estrategias evolutivas tal y como ocurre en el espacio. Es más, la propia heterogeneidad espacial puede constituir el sustrato por el cual las especies, en su dispersión, producen el gradiente sucesional (Levin, 1976).

El conocimiento de las adaptaciones de una especie que mejor pudieran definir su estrategia evolutiva es, en la mayoría de los casos, muy escaso. Las denominadas estrategias K y r de MacArthur y Wilson (1967) son los puntos extremos de un continuo. Parsons (1987) propone un mejor conocimiento de los organismos en relación a su hábitat, una mayor comprensión de los parámetros ecológicos que limitan la distribución de las especies. Para este autor, algunas características fenotípicas (fenotipos ecológicos) de *Drosophila* (tolerancia a ambientes físicos extremos, tiempo de desarrollo, modo de utilizar los recursos, etc) explican mejor la distribución espacial observada que las características genéticas basadas en los resultados electroforéticos. También existen propuestas para establecer las estrategias evolutivas de las especies y, por tanto la estructuración de los ecosistemas, desde un punto de vista trófico ("Optimal Foraging Theory", ver por ejemplo Pike, Pulliam y Charnov, 1977 o Glasser, 1982 b).

Es difícil saber si cada uno de los denominados pasos sucesionales se produce debido a la sustitución de unas estrategias ecológicas, o unos fenotipos ecológicos, por otros. Difícil, sobretodo, a consecuencia de nuestro desconocimiento de la fisiología, etología y dinámica poblacional (distribución por edades, tasas de natalidad y supervivencia) de las especies implicadas. Nuestra ignorancia de lo que ocurre en el campo, es el principal obstáculo a la hora de comprender cualquier proceso ecológico, tal vez más que las dificultades teóricas o matemáticas.

Como se puede observar, la direccionalidad en las sucesiones es un fenómeno complejo y difficilmente predecible, en donde las estrategias evolutivas de las especies implicadas, la productividad y estructuración del trófico del ecosistema, los procesos de dispersión y colonización, las propias características abioticas del medio y, por qué no, el

azar, pueden tener enorme transcendencia.

A pesar de todos estos inconvenientes, no cabe duda que en el transcurso del tiempo, el medio, la composición taxonómica de los seres vivos y la estructura de las diferentes comunidades se modifican. Este fenómeno puede ser seguido por un observador mediante la estimación de una serie de cualidades externas a las poblaciones. Esas cualidades (diversidad, razón producción/biomasa, tamaño de los organismos, heterogeneidad espacial, estabilidad, etc) puede que no cuenten para la selección natural, pero nos permiten constatar el grado de complejidad que adquiere el medio, entendido este como un todo en donde participan indudablemente los seres vivos. La sucesión sería consecuencia de la alteración más o menos compleja y creciente del medio, debido a la llegada de especies con estrategias evolutivas diferentes originadas por selección natural que, tal vez, se estructuren siguiendo determinadas restricciones que tiene que ver con los ciclos de materia y los flujos energía.

#### 4.2.- El caso particular de la microsucesión en excrementos.

##### 4.2.1.- Algunas reflexiones preliminares.

Como se mencionó anteriormente, la sucesión consiste en cambios que se superponen a fluctuaciones y ritmos más breves, en ocasiones de carácter cílico, producidos por las variaciones climáticas diarias, anuales o interanuales, siendo difícil valorar la influencia que sobre la sucesión ejercen estos fenómenos de periodicidad climática. En aquellos casos en los que la sucesión abarca un periodo de tiempo que rebasa ampliamente la duración de estos ciclos, no cabe duda que la importancia de estas variaciones periódicas es menor. Pero si el tiempo requerido para completar la sucesión fuese menor que la duración de estos ciclos la influencia de los factores ambientales sería elevada. Debido a que las sucesiones han sido estudiadas primordialmente sobre la vegetación y, a lo sumo, se ha tenido en consideración el papel de los herbívoros, la primacia de los factores autogénicos en las variaciones temporales de la comunidad es un hecho generalmente admitido. Unicamente en aquellos ambientes muy inestables estos factores se muestran menos relevantes.

En los llamados "hábitats efímeros" (cadáveres, excrementos, frutas, etc) las comunidades se modifican a medida que los recursos energéticos decrecen. En estos casos no puede hablarse nunca de climax ni estabilidad y sí, en cambio, de una direccionalidad y de un cambio en la estructura de la comunidad. Margalef (1977, pag. 750) denomina a estos fenómenos "microsucesión" para diferenciarlos de la verdadera sucesión. Según él son "sucesiones muy rápidas incluidas en

forma de microsucesiones dentro de la sucesión principal" que, aunque "pueden tener menos interés, permiten reconocer los mismos mecanismos que operan en la sucesión principal". En el presente trabajo se ha adoptado esta terminología, pero es necesario realizar previamente algunas matizaciones.

La microsucesión en heces posee evidentes analogías con la sucesión y también algunas disimilitudes fundamentales. Una de las principales diferencias radica en su escasa duración, lo que ha de propiciar que los factores ambientales tengan una profunda influencia. El devenir y el desarrollo de la sucesión es diferente según las condiciones ambientales, hecho este que se manifiesta espacialmente, bien con las modificaciones altitudinales, bien con las latitudinales. En las microsucesiones que tienen lugar en los excrementos, las variaciones climáticas anuales e incluso diarias, pueden ejercer también una profunda influencia pudiéndose hablar de una "serie microsucesional temporal".

Por otro lado, la sucesión procura el marco general sobre el cual evolucionan las especies (Margalef 1977, pags. 890-891). La microsucesión, en cambio, no incrementa en complejidad el medio y se repite continuamente. Nunca configura el medio. En el primer caso las especies pueden llegar a tener un importante papel en la conformación del medio ambiente, en el segundo caso las características ambientales resultan determinantes y las especies han de tener, en la variación del recurso, una posibilidad más de segregarse según sus adaptaciones.

Podría establecerse una similitud entre estas microsucesiones y las sucesiones que tienen lugar en medios inestables, en donde siempre existen parcelas que inician las primeras etapas de la sucesión (Levin, 1976). En ambos casos la selección natural ha de tender a maximizar aquellas estrategias que favorecen una mayor capacidad reproductora o dispersiva. Sin embargo, la analogía pierde su sentido cuando se compara la escala del tiempo sucesional con la escala del tiempo generacional. En las microsucesiones, el tiempo de cada generación es habitualmente varias veces superior al tiempo durante el cual el recurso permanece explotable. En las sucesiones, el tiempo generacional es siempre mucho menor que el tiempo sucesional y los seres vivos tienen a su disposición unos recursos que cambian más lentamente y a los cuales pueden adaptarse evolutivamente. Existe, en este caso, la posibilidad de que la evolución seleccione unas características determinadas de las especies, según las diferentes condiciones ambientales de las etapas sucesionales. Por el contrario, la selección natural en los hábitats efímeros ha de tender a favorecer más un rápido acceso al recurso que unas adaptaciones a los diferentes estados del mismo según este se modifica.

Resulta coherente suponer que, si no se ven favorecidas las adaptaciones a los diferentes estados del

recurso, las especializaciones observadas en las especies no deben de mostrarse en tal sentido. En cambio, si deberían de aparecer respuestas fisiológicas, etológicas y morfológicas encaminadas a garantizar una rápida explotación del mismo.

Existen evidencias en la literatura que confirman este último supuesto. Heinrich y Bartholomew (1980) y Bartholomew y Heinrich (1978) han comprobado que existen mecanismos fisiológicos asociados al vuelo en los Escarabeidos, y por tanto a la capacidad de colonización, encaminados a procurar un rápido acercamiento al recurso excremento. La presión selectiva por llegar pronto hasta él produce, en los escarabajos de mayor tamaño, mecanismos fisiológicos tendentes a procurar altas temperaturas corporales que facilitan el inicio del vuelo. Por ello, la maquinaria metabólica ha debido seleccionarse al objeto de adaptar su funcionamiento a altas temperaturas. Por otra parte, Halffter y Edmonds (1982) constatan las excepcionales características anatómicas, fisiológicas y comportamentales de los Scarabaeidae, que han surgido como consecuencia de la especialización ante un recurso efímero al que es necesario llegar pronto. Existe en esta familia toda una variedad de comportamientos tendentes a preservar la fuente alimentaria, tanto para el adulto como para la larva; apareciendo toda una gradación de adaptaciones, que culminan en algunas tan notables como la reducción ovárica, la cooperación sexual o el comportamiento subsocial,

#### 4.2.2.- Antecedentes y estado actual del conocimiento.

El primer trabajo que trata directa o indirectamente la microsucesión en excrementos data de principios de siglo. Bogdanov (1901), citado por Hafez (1939a), aporta algunas notas sobre el orden de aparición de los diversos grupos taxonómicos que colonizan el excremento, notas que son, a su juicio, de escaso interés. Posteriormente Hafez (*op.cit.*) examina en Egipto, a grandes rasgos, la fauna contenida en excrementos de diferentes herbívoros durante los 10 primeros días, aportando notas biológicas sobre algunas de las especies que aparecen con mayor abundancia. Este autor, observa claramente que los diferentes taxones de insectos que aparecen (diversas familias de Dipteros y coleópteros Escarabeidos, Hydrofilidos y Estafilinidos principalmente) poseen desiguales períodos óptimos de aparición según una secuencia que, posteriormente, aparecería repetida en otras muchas investigaciones.

Después Hammer (1942), en un estudio exhaustivo, recapitula los datos conocidos hasta ese momento. Dichos datos, juntamente con sus experiencias, permiten conocer una secuencia detallada del relevo faunístico existente entre diferentes especies de Dipteros, a medida que el excremento envejece en pastizales de Dinamarca. Asimismo, describe la

biología y la fenología de muchas de estas especies.

En 1943 aparece en EEUU el trabajo de Mohr. Esta investigación supone un avance cualitativo en la comprensión de la microsucesión en heces. Tomando en consideración al conjunto de la fauna coprófila, examina detenidamente dicha microsucesión, estableciendo no solo el orden de aparición de los diferentes taxones con un buen número de notas biológicas sobre las especies implicadas, sino una serie de principios generales deducidos empíricamente. A saber:

- La microsucesión transcurre rápidamente en un comienzo ralentizándose posteriormente.
- Las primeras especies en aparecer poseen ciclos biológicos cortos y menores tiempos de permanencia al contrario que las especies tardías.
- Las primeras especies en aparecer poseen adaptaciones etológicas y fisiológicas obligadas y especializadas el recurso excremento. Las especies de aparición tardía, en cambio, utilizan este recurso de manera facultativa.
- El medio ambiente exterior al excremento y su variación ejerce una profunda influencia en el transcurso de la microsucesión.

Más tarde, en Suecia, Landin (1961) estudia este fenómeno. En un trabajo, cuya especial contribución consiste en averiguar las restricciones térmicas de diferentes especies de Escarabeidos, este autor describe brevemente la sucesión general de las distintas familias de Dipteros y Coleópteros. Posteriormente, Rainio (1966) en Finlandia, investiga, entre otras cuestiones, la llegada de coleópteros coprófilos y la duración de su estancia, estimando que la emigración se produce debido a la deshidratación de las heces y que el tiempo de permanencia de una misma especie varía según el tipo de excremento y su tasa de pérdida hídrica.

A partir de los años setenta el número de publicaciones referidas a la microsucesión en excrementos se incrementa notablemente. Desiere (1974) distingue una serie de "oleadas de invasión" con permanencias limitadas temporalmente, oleadas que se modifican en el espacio y en el tiempo, pero que mantienen su constancia respecto a los grupos sistemáticos que las componen. En esta y otras investigaciones (Finne y Desiere, 1971; Thome y Desiere, 1975; Thome y Desiere, 1979; Desiere, 1987) establece cuatro oleadas sucesivas de invasión en excrementos de bóvido situados en pastizales centroeuropeos (Bélgica). Dichas oleadas están formadas por especies que pueden tener exigencias temporales marcadas (estenocronas) o no (oligocronas y euricronas).

- 1.- Una primera constituida por unas 60 especies de Dipteros que efectúan la puesta en el excremento desde los primeros minutos hasta que se forma una costra como consecuencia de la desecación, momento en el cual queda impedida la oviposición.

- 2.- Una segunda compuesta por diversos grupos de Coleópteros que finaliza o decae aproximadamente tras la primera semana (Escarabeidos, Hydrophilidos, Estafilínidos e Histéridos principalmente).
- 3.- Una tercera de la que forman parte diversas especies de Acaros y Nematodos forésicos, que incrementa en abundancia y riqueza tras la primera decena de días.
- 4.- Una última constituida principalmente por Enquitreídos, Colémbolos y Lumbrícidos que, sucesivamente, viene a asemejarse progresivamente a la fauna edáfica existente.

Nakamura en Japón (1975a, 1975b y 1976) examina la sucesión de los macro y microartropodos y la tasa de desaparición del excremento, constatando su velocidad y rapidez respecto a otros procesos de descomposición. Olechowicz (1974) y Kayak (1974), dentro de un detallado y completo estudio sobre las interacciones entre los diferentes niveles tróficos de un ecosistema pratense polaco, examinan los tiempos de aparición de cada grupo faunístico en excrementos de oveja. Kessler y Balsbaugh (1972) estudian en EEUU la sucesión de coleópteros en varios momentos anuales durante los cuatro primeros días. Wingo y col. (1974) establecen, también en EEUU, esa misma sucesión de coleópteros durante los siete primeros días, pero en este caso relacionando sus abundancias con las tasas de supervivencia de un díptero (*Musca autumnalis* De Geer) convertido en plaga tras su importación accidental. Por último, Valiela (1974) y Denholm-Young (1978; en Putman, 1983) realizan en EEUU otros estudios sobre la microsucesión tomando en consideración el conjunto de los artropodos que aparecen y, más tarde, Schoenly (1983) realiza lo propio en una zona semidesertica de ese país.

Hasta aquí, por los resultados de los anteriores estudios, resulta evidente que, cuando tratamos con la totalidad de la fauna coprófila, existen diferentes tiempos de colonización y permanencia en los distintos taxones a medida que envejece el excremento. Esas diferencias responden a una dinámica coherente con los recursos disponibles para cada grupo animal y cada momento, de manera similar a como ocurre en las microsucesiones que tienen lugar en los cadáveres de mamíferos (ver por ejemplo Bornemissza, 1957 y Putman, 1983). En primer lugar aparecen las especies coprófagas, después las predadoras y por último aquellos grupos propios de la edafofauna que terminan por invadir el excremento a medida que este se homogeneiza respecto a su sustrato. Las especies coprófagas son, indudablemente, las que exhiben un mayor grado de especialización ante la necesidad de una rápida colonización y sobre las que han de observarse los condicionantes propios de la microsucesión.

Existen investigaciones en donde se analiza la microsucesión pormenorizadamente para alguno de los grupos sistemáticos implicados. Koskela (1972) investiga la sucesión

de coleópteros Estafilínidos. Thome y Desiere (1975) se refieren a los Colembolos aparecidos tras el décimo día. Nakamura (1976) examina la fauna durante un año, con especial atención en los Acaros Oribátidos. Covarrubias y col. (1982) realizan un estudio similar al anterior en sudamérica. Sudhaus (1981) hace lo propio con Nematodos. Harper y Webster (1964) y Larsen (1971) se interesan por los hongos, y Rohacek (1983) por los dipteros. De estos trabajos se desprende que, dentro de cada uno de los grupos taxonómicos estudiados, existen algunas tiempos de permanencia y momentos de aparición diferentes entre especies o grupos de especies de diferentes familias o taxones de rango elevado.

Antes de reseñar las investigaciones, que desde los años setenta, más han contribuido al conocimiento sobre la microsucesión en excrementos, parece oportuno hacer una breve desglosación para examinar el contenido y la procedencia de los estudios enumerados hasta el momento. Dos características básicas de importancia aparecen tras este examen.

Por una parte, excepto quizás los trabajos de Mohr (1943) y Desiere (1974), estos estudios enumeran desde una perspectiva más sistemática que ecológica, los grupos taxonómicos que aparecen a medida que se produce la desecación del excremento. Se constata el relevo faunístico sin proponer posibles explicaciones al fenómeno, desde una óptica acorde con las teorías ecológicas generales. Los grupos zoológicos que participan en la microsucesión poseen diferentes tiempos de aparición, permanencia o partida, siguiendo una pauta que se repite de manera general en todos los estudios y que se ajusta bien al modelo de "oleadas de invasión" propuesto por Desiere (*op.cit*). Así pues, estas investigaciones no hacen sino constatar la universalidad del fenómeno, ofreciendo datos biológicos de interés sobre las especies más frecuentes.

Por otra parte, es significativo destacar que todas estas investigaciones han sido realizadas en países del hemisferio norte. El total de especies de insectos que potencialmente pueden participar en este tipo de microsucesiones puede sobrepasar fácilmente las 20.000.

Aunque únicamente hablamos de los Scarabaeoidea coprófagos, especializados en el consumo de heces y por tanto de obligada participación en estas microsucesiones, una estimación objetiva se sitúa en torno a las 7.900 especies (Halffter y Edmonds, 1982). La contribución de cada región biogeográfica al total de este último computo es desigual, siendo menor cuanto mayor es la latitud. Examinando la Tabla 1 se observa que, aunque la cantidad de excrementos utilizados en las diferentes investigaciones de los países más septentrionales es mayor (debido a que los estudios sucesionales se repiten en diferentes meses) y aunque los estudios se prolonguen en el tiempo, el número de especies y géneros implicados es siempre considerablemente menor que los que aparecen en los países más meridionales. Este hecho, además, va unido con una menor importancia de los

Scarabaeoidea en las biocenosis más septentrionales.

S	G	Ex	Periodo	Autores	País
--	-	---	-----	-----	-----
19	2	104	1-30 d	Koskela y Hanski(1977)	Finlandia
17	2	228	1-12 d	Rainio (1966)	Finlandia
15	1	270	1-30 d	Hanski (1980)	Inglaterra
10	3	320	1-10 d	Desiere (1974)	Bélgica
21	?	228	1-7 d	Wingo y col.(1974)	EEUU
14	4	104	1-4 d	Kessler y Balsbaugh (1972)	EEUU
24	6	80	1-12 d	Lobo (1991)	España
20	7	?	1-14 d	Hafez (1939a)	Egipto

Tabla 1 .- Número de especies de Scarabaeoidea (S), géneros (G), cantidad de excrementos utilizados (Ex) y periodo (en días) que abarcaron los estudios realizados por diferentes autores en distintos países.

Así pues, el conocimiento sobre las diferencias sucesionales en el seno de los Escarabeidos se refiere únicamente a las regiones templadas o templado-frías, faltando datos precisamente de aquellas regiones en donde los Escarabeidos resultan ser el grupo con mayor responsabilidad en la degradación de los excrementos de herbívoros.

Los estudios que más han contribuido al conocimiento de la microsucesión han sido realizados durante los últimos trece años en Europa del Norte. Tres trabajos primordiales, realizados en Finlandia e Inglaterra, (Hanski y Koskela, 1977; Koskela y Hanski, 1977 y Hanski, 1980a) abordan este tema directamente teniendo en cuenta a todo el conjunto de los coleópteros coprófilos. Un cuarto trabajo realizado en Dinamarca (Holter, 1982), estudia la coexistencia y el reparto de recursos en el género de Escarabeidos predominante en esas latitudes (*Aphodius*), investigando la dimensión sucesional entre otras. Además, otras investigaciones inciden en el conocimiento de las actividades de vuelo (Koskela, 1979), las tasas de inmigración y emigración (Hanski, 1980b) y la incidencia de dichas tasas en la distribución espacial (Hanski, 1980c). Un tratamiento general de las principales conclusiones de estos trabajos se encuentra en Hanski (1987a).

Todas estas investigaciones aportan nuevas consideraciones al tema y, sobretodo, inciden más profundamente en el tratamiento de algunas de las regularidades observadas, utilizando diversos índices y formulaciones que permiten una cuantificación y comparación de los datos. Además, se especula sobre el origen y sentido biológico de dichas regularidades.

Realizando una síntesis de los resultados, las conclusiones y las incógnitas planteadas, se puede comentar que:

A) Respecto al relevo sucesional entre los principales grupos faunísticos implicados.

1.- A lo largo de la microsucesión en excrementos, los grupos coprófagos y carnívoros poseen diferentes curvas de utilización y tiempos de permanencia distintos. Los primeros se encuentran más "apretados" dentro de la dimensión sucesional que los segundos, con lo que cabe postular una mayor transcendencia de la competencia interespecífica en la estructuración de las comunidades de coleópteros carnívoros (Hanski y Koskela, 1977).

En general, la tasa de cambio sucesional es alta durante los dos primeros días, para después estabilizarse y decaer al séptimo día (Koskela y Hanski, 1977). Los coprófagos poseen el máximo de abundancia y riqueza al segundo día y los carnívoros al tercero (Hanski y Koskela, 1977).

2.- Las especies de coleópteros coprófagos poseen especialización hacia una de las tres dimensiones del nicho consideradas ( hábitat, sucesión y tiempo de aparición a lo largo del año). El hábitat no resulta nunca el eje principal del nicho y la dimensión temporal es la que produce el menor solapamiento entre especies (Hanski y Koskela, 1977), no existiendo evidencias bien establecidas de segregación a lo largo del gradiente sucesional en donde el solapamiento es notable (Holter, 1982). Los coleópteros carnívoros, en cambio, poseen una mayor amplitud de nicho a lo largo de las tres dimensiones mencionadas (Hanski y Koskela, 1977).

3.- El único trabajo realizado sobre inmigración y emigración entre excrementos referido al género *Cercyon* (Hydrofílidos coprófagos en su vida adulta y predadores cuando larvas) (Hanski, 1980b), muestra que las tasas de inmigración declinan exponencialmente y las de emigración son constantes, manifestándose además una correlación entre ambas tasas para diferentes localidades. Esto último quiere decir que las especies que llegan antes marchan antes, independientemente de la localidad, manteniéndose asimismo el orden entre ellas en sus tiempos de aparición media (Hanski, 1980a).

4.- En algunos grupos (Hydrofílidos principalmente) existe una relación inversa entre el tiempo medio de aparición y el tamaño, y una relación directa entre el tiempo medio de aparición y la cobertura vegetal o la fenología estival. De esta manera, las especies de menor tamaño o propias de habitats forestales poseen una aparición media mayor, y las especies de amplia fenología reducen su aparición media durante el verano (Koskela y Hanski, 1977, Hanski, 1980a).

B) Respecto al relevo sucesional entre los Scarabaeoidea.

- 1.- En general, todas las especies aparecen pronto en el excremento sin encontrarse disimilitudes fundamentales en los momentos de llegada (Hanski y Koskela, 1977, Hanski, 1980a y Thome y Desiere, 1979). Las tasas de inmigración podrían muy bien ser exponenciales como en los Hydrofilidos del género *Cercyon*. La formación de una costra superficial sobre la boñiga impediría la llegada de nuevos individuos al no permitir la difusión de atrayentes (Thome y Desiere, 1979) y la pérdida hídrica sería el principal causante de la emigración (Rainio, 1966), debido a que la alimentación se realiza mediante la filtración de los coloides existentes en el excremento (Landin, 1961)
- 2.- En una pauta parecida a la que ocurre entre coprófagos y carnívoros se observa que, dentro del género *Aphodius* dominante en Europa del Norte, las especies de aparición temprana muestran una menor amplitud de nicho en la dimensión sucesional, es decir permanecen un menor periodo de tiempo (Hanski y Koskela, 1977 y Holter, 1982). Aunque no existen evidencias claras de una segregación sucesional y el solapamiento sea grande, hay especies que permanecen durante más tiempo en el excremento sin existir explicaciones al suceso.
- 3.- Las hembras maduras (con ovarios desarrollados) del género *Aphodius* permanecen más tiempo en los excrementos (Hanski, 1980a y 1980b) y parecen moverse más que los machos y las hembras inmaduras (Hanski, 1980c), por lo que los ejemplares de las especies de menor abundancia encontradas, son frecuentemente de este sexo.
- 4.- En este mismo género no existe relación entre la aparición media sucesional y el tamaño, la elección de hábitat, la temperatura requerida para el vuelo o la época del año ( Hanski, 1980a). Es decir, que no aparecen antes las especies de gran talla o con menor necesidad de temperatura corporal para el vuelo (Koskela, 1979). Tampoco aparecen más tarde cuando se encuentran en biomas forestales o en épocas del año más frías.
- 5.- Entre Finlandia e Inglaterra existe correlación en las apariciones medias sucesionales de *Aphodius* (Hanski, 1980a), esto es: los cambios en las apariciones medias de una localidad a otra se mantienen entre las diferentes especies.

Con el aporte de estos últimos estudios el fenómeno de la microsucesión recibe una nueva perspectiva. Por una parte, se presta atención a la desigual aparición según niveles tróficos que no solo es muy patente y reiterada, sino que

puede tener posibilidades ulteriores explicativas. Por otra, se constata en algunos grupos tróficamente homogéneos (Hydrofílidos y Escarabeidos principalmente) la variación de las apariciones sucesionales medias de sus especies según las condiciones ambientales y, en ocasiones, la constancia de la relación secuencial entre ellas. Ante este hecho no se formula ninguna argumentación explicativa.

De esta manera se verifica la segregación sucesional entre diferentes taxones de coleópteros, atendiendo primordialmente a la posición que ocupa cada grupo faunístico dentro de la cadena trófica. Los postulados anticipados por Mohr (1943), ya enumerados anteriormente, mantienen su vigencia, y la separación entre coprófagos y carnívoros de Hanski (1980a) se corresponde con la dualidad especialistas-generalistas de Mohr. El papel que la competencia intra o interespecífica pudiera tener en la estructuración de las comunidades de ambos niveles es una cuestión que se menciona y que tal vez sea primordial. Sería necesario para ello avanzar en el conocimiento de las relaciones tróficas entre diferentes grupos de especies. Actualmente se conoce bien poco sobre la alimentación de los estados larvarios de la mayoría de los grupos y, en ocasiones, ni siquiera de los adultos.

Por otra parte, aunque en Hydrofílidos los tiempos medios de aparición de cada especie varían con la latitud, la época o el hábitat, parece que las especies acomodan dicha aparición según las condiciones ambientales. De esta manera se mantiene el ordenamiento sucesional entre ellas. Aunque ello significa que existe una causa ecológica o evolutiva (Hanski, 1980a) no se apuntan hipótesis explicativas. En los Escarabeidos del género *Aphodius* no se observa, sin embargo, variación de la aparición media sucesional según el hábitat, la época o la latitud. Esto posiblemente se deba a la escasa disimilitud en el tamaño de las especies y a la existencia de pocas especies abundantes comunes entre las épocas y las áreas que se comparan. Tampoco Desiere (1974 y 1987) puede comprobar una disminución del tiempo de aparición de las especies de Escarabeidos en diferentes épocas debido a la escasez de datos. Sin embargo, constata la reducción general de las "oleadas de invasión" con la llegada del verano y la mayor aparición de especies restringidas a los dos primeros días de sucesión en esa misma época, en la cual los Escarabeidos llegan a constituir el grupo dominante. Holter (1982) indica también que el valor del solapamiento de nicho a lo largo de la sucesión, es superior durante el estío, y Koskela (1979) observa que los momentos de vuelo varían de una época a otra a fin de acomodar la temperatura de vuelo necesaria.

En nuestro país no existe ninguna investigación sobre la microsucesión en excrementos, aunque en el último decenio han proliferado los estudios primordialmente faunísticos sobre los Escarabeidos coprófagos. El resto de la fauna implicada en

estas microsucesiones permanece sin describir total o parcialmente. Existen, sin embargo, algunos trabajos que analizan la fauna contenida en excrementos de diferentes "edades" pero examinados en un mismo momento (Veiga, 1982; García Camporro y Anadón, 1984; y Avila y Fernandez Sigler, 1988a). Las edades se estiman subjetivamente según el aspecto externo, asignándose cada excremento a una fase de deshidratación determinada.

Los datos faunísticos aportados por estos estudios podrían considerarse idóneos, sino fuera porque la influencia climática ha podido ser distinta en excrementos de diferente edad recogidos a la vez. Por ello es difícil saber si los coleópteros que permanecen en un excremento desecado, tendrían posibilidad de colonizar un excremento recién depositado. La fauna de Escarabeidos coprófagos manifiesta una fuerte segregación estacional y las heces de mayor edad de un pastizal pueden contener especies que ya no se encuentren colonizando las recientes. A pesar de ello, los estudios pueden aportarnos algunos datos comparativos.

García Camporro y Anadón (1984), en pastos del norte peninsular (700 m), recogen las especies de Hydrofílidos y Escarabeidos que aparecen de mayo a septiembre en excrementos de ganado vacuno que se encuentran en cuatro fases de degradación distintas. De esta manera, a los inconvenientes anteriormente enunciados se suma la unión de inventarios que, procedentes de excrementos de la misma fase de degradación, pertenecen a diferentes épocas climáticas. Los resultados permiten únicamente comprobar la predominancia numérica de los Hydrofílidos en las fases más tempranas, la dominancia del género *Aphodius* dentro de los Escarabeidos y la codominancia de Escarabeidos e Hidrofílidos en cuanto al número de ejemplares se refiere.

Avila y Fernandez-Sigler (1988a) recogen en pastos de la Sierra de Alfacar (Granada, 1450 m) la fauna de Escarabeidos contenida en excrementos vacunos de cuatro fases de degradación distintas. Por sus conclusiones se desprende que en las épocas más lluviosas las heces de mayor "edad" no suelen encontrarse habitadas y que, en las épocas más cálidas, las especies permanecen un mayor tiempo en los excrementos. Pensamos que estas conclusiones provienen de la realización de un análisis de la varianza, en donde se consideran las variables fecha y estado de deshidratación y su valor de interacción. El análisis de la varianza con clasificaciones dobles es una prueba estadística que necesita que los datos se normalicen (frecuentemente con una transformación  $\log(x+1)$ ) y que se tengan en cuenta los "ceros" o ausencias de datos y el carácter equilibrado o no del muestreo. Además, ha de comprobarse el significado de la interacción (ver por ejemplo Parker, 1976). El no cumplimiento de estos requisitos podría cuestionar la validez de los resultados de este estudio.

Por último, Veiga (1982) recoge, durante un año completo, los Escarabeidos coprófagos que habitaban

excrementos de ganado vacuno de cinco estados de degradación diferentes, situados en pastizales de Madrid (900 m). Aunque en las gráficas que muestra el autor existen algunas especies que modifican su rango de aparición en cada estado según el periodo climático, los valores de la correlacion entre la temperatrura media mensual y la aparición media sucesional estimados sobre sus datos no muestran ninguna significación.

De esta manera, en lo que concierne a los Escarabeidos, tanto estos estudios como los anteriormente mencionados no permiten constatar una correlación entre los tiempos de aparición o permanencia y las condiciones climáticas ambientales.

#### 4.3. Hipótesis y objetivos específicos del estudio.

Teniendo en cuenta las consideraciones teóricas y los resultados y conclusiones a que han llegado los trabajos mencionados anteriormente, esta investigación intenta aportar datos que eluciden la veracidad de dos hipótesis teóricas previas:

a) Por una parte, aquella que predice una notable importancia de las condiciones ambientales en el desarrollo de la microsucesión en excrementos, como consecuencia de la rapidez del proceso y la influencia de los ritmos climáticos diarios y anuales

b) Por otra, la que supone que en los Escarabeidos coprófagos la rapidez en la llegada, y por tanto la ausencia de segregación microsucesional entre especies, ha debido ser favorecida por la selección natural. Ello como consecuencia de i) la efimeridad del recurso, ii) la considerable duración del tiempo generacional de las especies respecto al tiempo microsucesional; y iii) el hecho de que el excremento constituye un recurso muy homogeneo, que decrece rápida y constantemente en su calidad y cantidad a medida que "envejece", no existiendo evidencias de adaptaciones hacia la coprofagia distintas de las del consumo de heces frescas.

Por ello, los objetivos primordiales de esta investigación han sido:

1.- Averiguar si los tiempos de aparición y permanencia microsucesionales de los Escarabeidos coprófagos se modifican conforme varían las condiciones climáticas generales.

2.- Conocer el grado de solapamiento entre las especies de Escarabeidos a lo largo de la microsucesión y dilucidar la posible existencia de una segregacion microsucesional en base a diferentes momentos de

entrada, salida o permanencia de las especies implicadas.

3.- Esclarecer la existencia de un ordenamiento microsucesional entre las diferentes especies de Escarabeidos y su posible variación con las condiciones climáticas.

#### 4.4. Diseño experimental.

##### 4.4.1. Trabajo de campo.

A fin de conseguir los objetivos antes propuestos, se realizaron dos estudios en pastizales de altura del Macizo Central de Gredos, uno del 10 al 23 de Septiembre de 1984 y otro del 17 al 29 de Julio de 1985. En cada uno de dichos estudios se depositaron artificialmente una serie de excrementos similares de ganado vacuno, en dos zonas de parecidas características e idéntica altitud (1900m), pero con diferente exposición.

Las dos zonas en cuestión se corresponden con pastizales de altura situados en el Macizo Central de Gredos, dentro del área cercana al Puerto de Candeleda (ver Figura 5) y se encuentran separadas entre ellas unos 3 kilómetros. La zona de muestreo septentrional se corresponde con el denominado Prado de las Pozas, cerca del Refugio del Club Alpino Español (U.T.M. 30TUK099608) y la zona meridional se encuentra en los pastizales próximos a la cara sur del Puerto de Candeleda, que dan a la Garganta Lóbrega (U.T.M. 30TUK095576).

En cada una de las zonas, y en cada uno de los períodos considerados, se colocaron 30 excrementos de 1000 +/- 30 gramos en disposición regular, de manera que la separación entre excrementos fuera de 10 metros (figura 1). Cada una de las zonas de muestreo resultaba pues un rectángulo de 2.000 metros cuadrados de superficie. En la vertiente norte, los lados mayores de dicho rectángulo seguían una línea imaginaria N-S y en la vertiente sur NE-SE. En ambos casos se situó en el campo un pluviómetro y un termómetro capaz de recoger la temperatura máxima y mínima durante cada uno de los días. Dichos termómetros se colocaron a un metro del suelo y mirando al sur.

Los excrementos provenían de una cuadra para el descanso nocturno de vacas lecheras y se recogían entre 12 y 24 horas antes de su colocación en el campo, siempre a primera hora de la mañana y con la cuadra limpia de la noche anterior para evitar la oviposición de Dípteros. Desde la cuadra, el excremento se trasladaba en contenedores herméticos de plástico con una capacidad de 50 Kgrs, hasta el refugio del Club Alpino Español situado en el Prado de las Pozas. Una vez

allí, se procedía a la homogeneización y fragmentación del conjunto en unidades de un kilogramo. Cada unidad era pesada e introducida en una bolsa de plástico para su posterior traslado hasta las zonas de muestreo.

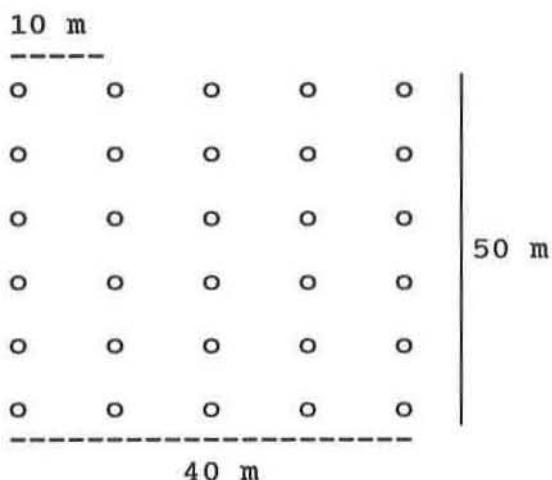


Figura 10.-Disposición de los excrementos a muestrear.

Los excrementos se colocaban en el campo realizando un orificio de unos 10 cm en dichas bolsas dejándolos caer desde un metro de altura aproximadamente, de manera que su forma se asemejase lo más posible a la de una boñiga naturalmente dispuesta. El diámetro medio de los mismos resultó ser de unos 20 cm y su profundidad de 5,5 cm.

La colocación de los excrementos se efectuó a última hora de la tarde (19 horas) durante el estudio realizado en septiembre de 1984, con un desfase de un día entre ambas vertientes, y a primera hora de la mañana (7 horas) durante el estudio realizado en julio de 1985. De esta manera, tras las primeras 24 horas, ambos tipos de excremento recibieron un día completo de insolación (ver Figura 11).

Una vez dispuestos, se recogían dos excrementos a los siguientes intervalos de tiempo: 12 horas, 1, 2, 3, 4, 5, 6, 8, 10 y 12 días. La recolección se efectuaba eligiendo dos excrementos al azar en cada periodo. Cada uno era introducido en una bolsa de plástico numerada y los 5 primeros centímetros de suelo bajo ellos en otra, de forma que pudiera facilitarse el posterior pesaje de los mismos.

Las muestras se examinaban en el pequeño laboratorio habilitado en el refugio antes mencionado. En primer lugar se procedía al desmenuzamiento e inmersión del excremento, o el suelo bajo él, en una bandeja plana con 20 litros de una

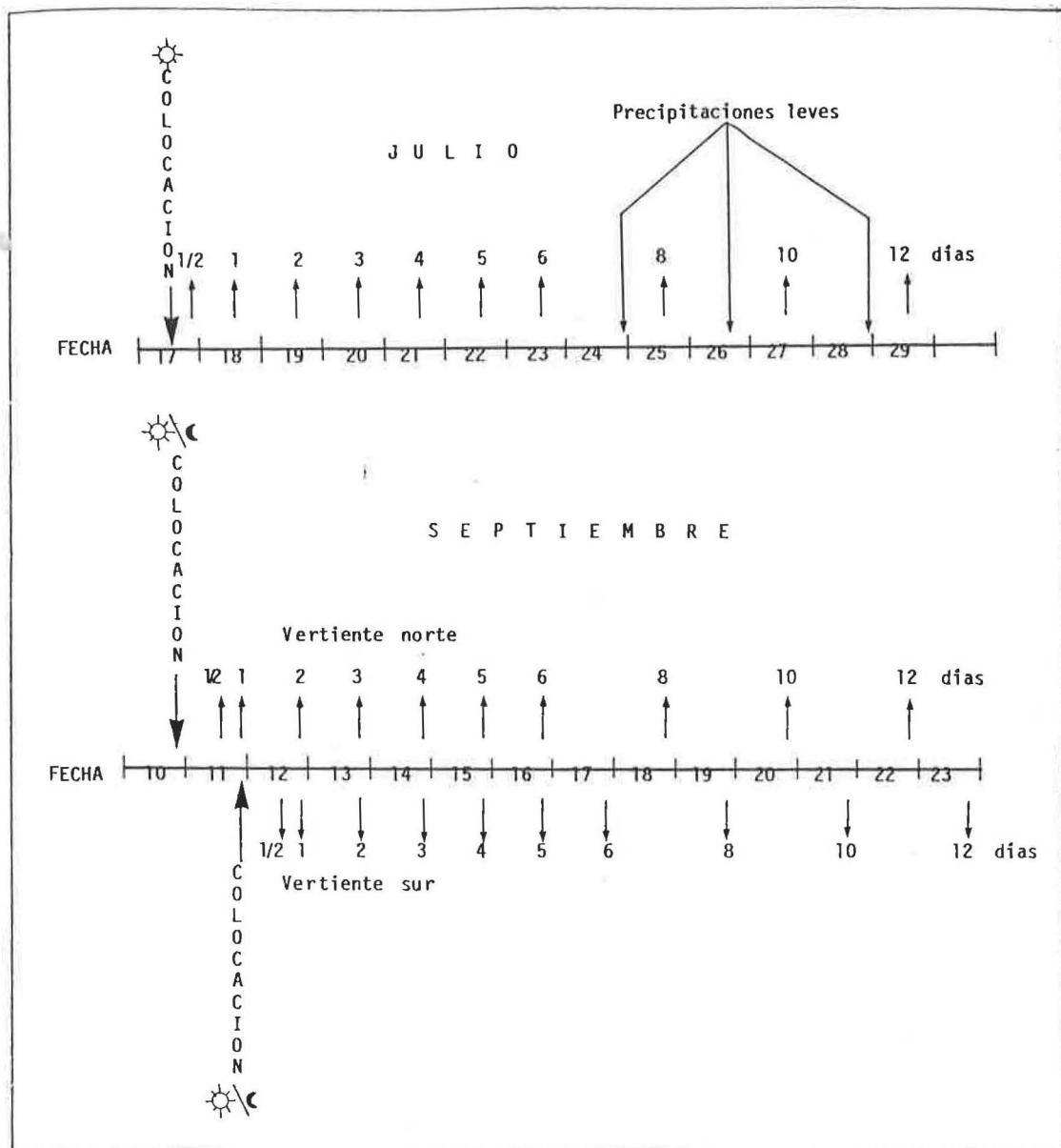


Figura 11.- Diagrama explicativo del proceso de colocación y recogida de los excrementos en cada uno de los muestreos (Julio y Septiembre)

disolución sobresaturada de agua y sulfato de magnesio o sal común al 25% (Laurence, 54). Después los restos se rociaban con benceno al objeto de hacer visibles algunos pequeños coleópteros. (Southwood, 1966).

#### 4.4.2. Tratamiento de los datos.

Existen pocas medidas que permitan cuantificar la tasa de sucesión. Jassby y Goldman (1974) han propuesto un índice que mide el grado de cambio en la composición de la comunidad.

Sin embargo, Lewis (1978) modifica dicho índice debido a que sufre una variación distinta en su valor según sea la abundancia inicial de la especie, ya que expresa los cambios de una especie dada como una proporción de la abundancia total de esa especie y no como una proporción de la comunidad entera. En este estudio se ha usado el índice propuesto por Lewis, que para un intervalo de tiempo dado se estima como:

$$IL = \frac{\sum_i |[bi(t_1)/B(t_1)] - [bi(t_2)/B(t_2)]|}{t_2 - t_1}$$

. . . en donde  $bi(t)$  es la abundancia de la especie  $i$  en el tiempo  $t$ , y  $B(t)$  es la abundancia de la comunidad entera en el tiempo  $t$ . En nuestro caso, el denominador va ha ser considerado en todo momento como uniforme y equivalente a la unidad, ya que lo que interesa es la tasa neta de cambio entre dos intervalos temporales ya sean estos de 1/2 día, 1 día o 2 días.

El índice de Lewis nos permite, por tanto, cuantificar la intensidad del cambio que se produce entre dos momentos sucesionales, independientemente de si ese cambio supone un incremento o no de la diversidad y/o la abundancia. Su valor es cero cuando todas las especies varían a una idéntica tasa, es decir, es independiente del tamaño de la comunidad y no varía a no ser que exista un cambio en la abundancia relativa de alguna de las especies.

Para cuantificar la variación microsucesional de cada una de las especies, se ha estimado la aparición media sucesional (AMS en adelante) tal y como realiza Hanski (1980a). Este índice procura unos valores que son la media de la curva de colonización de cada una de las especies, o lo que es igual, el tiempo medio en que aparece una especie según su abundancia en cada tiempo considerado. El cálculo de AMS se realiza siguiendo la fórmula:

$$AMS = \frac{r}{\sum_{j=1}^r ni (ti - ti_{-1})ti} / \sum_{j=1}^r ni (ti - ti_{-1})$$

. . . en donde  $ni$  es el número de individuos de la especie en cuestión en el tiempo  $ti$  (en nuestro caso expresado en días), y  $r$  es el número de períodos considerados en la sucesión.

Otra medida utilizada han sido la amplitud de nicho (AN en adelante), según el índice propuesto por Levins (1968). AN varía desde el valor máximo de 1 al mínimo que es  $1/r$ , siendo  $r$  el número total de intervalos considerados. Así:

$$AN = \frac{1}{\sum_{j=1}^r (pij)^2}$$

. . . en donde  $pi$  es la abundancia relativa de la especie en cuestión en el intervalo considerado ( $j$ ).

También se han utilizado los índices de solapamiento de nicho específico y general propuestos por Petraitis (1979 y 1985) y recomendados por Ludwig y Reynolds (1988). Dichos índices están basados en la probabilidad de que la curva de utilización de una especie pueda derivarse de la de otra especie, y poseen la ventaja fundamental de poder conocer su significación estadística. El solapamiento de nicho específico de un par de especies, 1 y 2 es:

$$SNE_{1,2} = e^{E_{1,2}} ; SNE_{2,1} = e^{E_{2,1}}$$

. . . en donde

$$E_{1,2} = \sum_j^r (p_{1j} \ln p_{2j}) - \sum_j^r (p_{1j} \ln p_{1j})$$

. . . y

$$E_{2,1} = \sum_j^r (p_{2j} \ln p_{1j}) - \sum_j^r (p_{2j} \ln p_{2j})$$

. . . siendo  $p_{ij}$  la abundancia relativa de la especie 1 en el intervalo  $j$ ,  $p_{2j}$  la abundancia relativa de la especie 2 en ese mismo intervalo, y  $r$  el número de intervalos considerados.

La hipótesis nula presupone que el solapamiento específico entre las dos especies es completo. Para comprobar su significación debemos computar el estadístico  $U$ , cuya distribución de valores es la de Chi-Cuadrado con tantos grados de libertad como estados del recurso menos uno.

Así pues:

$$U_{1,2} = -2N \ln(SNE_{1,2}) ; U_{2,1} = -2N \ln(SNE_{2,1})$$

. . . si los dos valores de  $U$  están por encima del valor crítico de Chi-Cuadrado con  $P=0.05$ , entonces se rechaza la hipótesis nula.

El solapamiento general (SG en adelante) se define como

la probabilidad de que las curvas de utilización de todas las especies deriven de una curva común. La formulación de SG es:

$$SG = e^{\frac{E}{T}}$$

. . . en donde

$$E = \frac{\sum_i^S \sum_j^r [n_{ij} (\ln c_j - \ln p_{ij})]}{T}$$

. . . siendo  $s$  el número de especies,  $r$  el número de intervalos,  $n_{ij}$  la abundancia de la especie ( $i$ ) en el intervalo ( $j$ ),  $c_j$  la abundancia relativa de todas las especies presentes en el intervalo ( $j$ ),  $p_{ij}$  la abundancia relativa de la especie ( $i$ ) en el intervalo ( $j$ ) y  $T$  el numero total de individuos de todas las especies. La significación estadística de SG se realiza mediante el cálculo de  $V = -2T \ln SG$ . Si  $V$  excede el valor de Chi-Cuadrado para  $P=0.05$  con  $(S-1)(r-1)$  grados de libertad, entonces la hipótesis nula de un solapamiento completo es rechazada.

Existen numerosos índices de diversidad en la literatura. En este caso se han elegido los índices de Hill (1973) recomendados por Peet (1974) y Ludwig y Reynolds (1988) cuya expresión matemática es:

$$NA = \sum_{i=1}^S (p_i)^{1/(1-A)}$$

. . . en donde  $p_i$  es la proporción de individuos, biomasa, etc. de cada especie sobre el total. Hill (op.cit) explica y demuestra que:

Si  $A=0$ ,  $N_0=S$ , en donde  $S$  es el número total de especies.

$H'$

Si  $A=1$ ,  $N_1=e^{-H'}$ , en donde  $H'$  es el famoso indice de diversidad de Shannon y Weaver (1949)

Si  $A=2$ ,  $N_2=1/\lambda$ , en donde  $\lambda$  es el índice de diversidad de Simpson (1949)

Las unidades de los valores de estos índices son un número dado de especies. En  $N_0$  es el total de especies, en  $N_1$  son las especies "abundantes" y en  $N_2$  son las especies "muy abundantes". Así los indices de Hill difieren en su tendencia a ignorar o incluir las especies raras de las muestras. Por supuesto, el valor de  $N_1$  ha de ser siempre intermedio entre  $N_0$  y  $N_2$ .

Se han utilizado dos técnicas de clasificación de los inventarios surgidos en las muestras de diferentes edades. Por una parte el Análisis de Asociación y por otra el Análisis de Agrupamiento.

El Análisis de Asociación se realiza sobre una matriz de ausencia-presencia de cada una de las especies en los diferentes períodos de tiempo considerados. Sobre esta matriz se calculan todos los valores posibles [ $S(S-1)/2$ ] de los test de asociación entre pares de especies mediante la prueba de Chi-Cuadrado. Si existen especies que exhiben asociaciones significativas y especies que no, entonces el conjunto de las unidades muestrales se considera heterogéneo. Dicha heterogeneidad se reduce subdividiendo estas unidades de modo que las asociaciones de especies significativas se reduzcan o desaparezcan. Para ello se utiliza en cada uno de los pasos de subdivisión la "especie divisoria" o lo que es igual, aquella especie con mayor suma de valores significativos de Chi-Cuadrado. Al final, cada uno de los subgrupos finales se consideran homogéneos, pero la heterogeneidad entre los grupos ha incrementado. El resultado es una clasificación de las diferentes unidades muestrales, que en nuestro caso se corresponderían con los diferentes tiempos de captura a lo largo de la microsucesión, mediante la utilización de las asociaciones entre especies (Williams y Lambert, 1959; Ludwig y Reynolds, 1988).

Para averiguar si existe o no asociación entre todas las especies se ha utilizado la razón de varianzas de Schlüter (1984) que podría denominarse índice de asociación global. La hipótesis nula de este test es que no existe asociación global entre todas las especies y la hipótesis alternativa es que existe una asociación global neta negativa o positiva. La ventaja fundamental de este índice es que permite comprobar la significación de los valores observados mediante el estadístico  $W$  que toma los valores de la distribución de Chi-Cuadrado.

Para calcular la razón de varianzas (VR) es necesario averiguar la varianza de las especies en el total de las unidades muestrales (VM) y la varianza del total de especies en dichas unidades (VS), en donde:

$$VM = \sum_{i=1}^S pi (1-pi); pi = ni/N$$

. . . siendo  $ni$  el número de veces que aparece la especie  $i$  en el total de las unidades muestrales (en nuestro caso intervalos de tiempo).

. . . y

$$VS = 1/N \sum_{j=1}^N (Tj - t)^2$$

. . . siendo  $Tj$  el número de especies presentes en la unidad muestral  $j$  y  $t$  el número medio de especies por unidad muestral.

De esta manera,  $VR=VS/VM$  tomando el valor de la unidad cuando no existe asociación global. Si  $VR>1$  existe una posible asociación positiva y, si  $VR<1$ , existe una posible asociación negativa. Para conocer si las desviaciones alrededor de 1 son significativas, ha de calcularse  $W=NxVR$ , en donde  $N$  es el número total de muestras. Si las especies no están asociadas, entonces existe un 90% de probabilidades de que el valor de  $W$  se encuentre entre los límites que toma la distribución de Chi-Cuadrado para  $P=0.95$  y  $P=0.05$ . En caso de que la asociación global entre especies sea dudosa, la realización del Análisis de Asociación no está indicado y pierde efectividad en la separación de las unidades de muestreo.

Los Análisis de Agrupamientos se han efectuado operando sobre una matriz de similitud entre las muestras de diferentes edades, calculada mediante la aplicación del porcentaje de disimilitud (PD, Bray y Curtis, 1957) recomendado por Beals (1984) en donde :

$$PD=100-PS \quad y \quad PS=(2W/A+B)\times 100$$

. . . siendo

$$W=\sum_{i=1}^S [\min (X_{ij}, X_{ik})]; \quad A=\sum_{i=1}^S X_{ij} \quad y \quad B=\sum_{i=1}^S X_{ik}$$

. . . en donde  $X_{ij}$  es la abundancia de la especie  $i$  en la muestra  $j$ , y  $X_{ik}$  la abundancia de la especie  $i$  en la muestra  $k$ .

La formacion de los agrupamientos con esta matriz se ha realizado mediante la utilización de cuatro estrategias de agrupamiento diferentes (centroide no pesado, centroide pesado, flexible y grupo medio; Ludwig y Reynolds, 1988) eligiendo para su representación, de entre todos, el dendograma realizado con la última estrategia. Cuando los diferentes dendogramas no eran iguales, los grupos formados que se mencionan en el texto corresponden con los de más alto nivel comunes a las diferentes estrategias.

Las medidas de solapamiento, así como los Análisis de Asociación y Agrupamiento anteriormente mencionados, han sido calculados utilizando los programas para ordenadores personales anejos al libro de Ludwig y Reynolds (1988)

#### 4.5. Resultados.

##### 4.5.1. Temperatura ambiental y desecación del excremento.

Respecto a la temperatura ambiental puede decirse que existen diferencias menores (un grado centígrado aproximadamente) en la temperatura media de ambas vertientes y diferencias térmicas mayores (unos tres grados) entre las temperaturas medias de ambos periodos de estudio. Examinando la Tabla 2 observaremos que, en septiembre, la estación situada en la vertiente norte posee temperaturas máximas medias parecidas o superiores a las existentes en la vertiente sur. Sin embargo, el frío nocturno es bastante más intenso, como lo reflejan las temperaturas mínimas medias. Durante el mes de julio, las diferencias entre ambas vertientes son menores, manifestando la estación situada a solana unas temperaturas medias, máximas y mínimas algo superiores.

No cabe duda que la desaparición del verano se deja notar más crudamente en la cara del macizo expuesta al norte. Esas diferencias térmicas, aun siendo menores que las existentes entre ambos meses se agudizan durante las épocas de transición.

Respecto a la desecación del excremento, la pérdida de peso trás doce días no guarda relación directa evidente con las temperaturas registradas (coeficiente de correlación de Pearson= 0.36, N.S.).

	Vert. Norte		Vert. Sur	
	Sep.	Jul.	Sep.	Jul.
Temperatura Media	16.6	19.6	17.7	20.7
Temperatura Máxima	33.0	34.0	30.0	35.0
Temperatura Mínima	3.0	5.0	6.0	8.5
Tem. Máxima Media	28.7	29.8	27.2	30.8
Tem. Mínima Media	4.6	9.4	8.2	10.5
Amplitud Térmica	24.1	20.3	19.0	20.3
Perdida de peso (12 d)	750±42	760±28	815±21	780±28
Perdida de peso (4 d)	390±42	510±14	460±28	540±57

Tabla 2.- Temperaturas ambientales registradas durante cada uno de los estudios y perdidas de peso, expresadas en gramos (+/- SD), de los excrementos depositados tras 12 días (12 d) y 4 días (4d).

Durante los doce primeros días de insolación, el excremento depositado pierde entre un 82% y un 75% de su peso, dependiendo de la época y la insolación. Aunque las perdidas

de peso en los excrementos son siempre más elevadas en la vertiente sur, no ocurre lo mismo cuando se comparan esas mismas pérdidas entre ambos meses. Además, los valores de la desviación típica de cada medida no permiten distinguir pautas claras al compararlas. A pesar de que entre julio y septiembre existe una diferencia de unos 3 grados en la temperatura media, la perdida de peso en la vertiente sur no es más elevada durante el mes de julio.

Con las diferencias térmicas registradas, parece que resulta difícil relacionar la temperatura ambiental con las pérdidas de peso de los excrementos. Tal vez sean necesarios registros climáticos más heterogéneos para asegurar tendencias fuera del margen que imponen las condiciones microclimáticas,

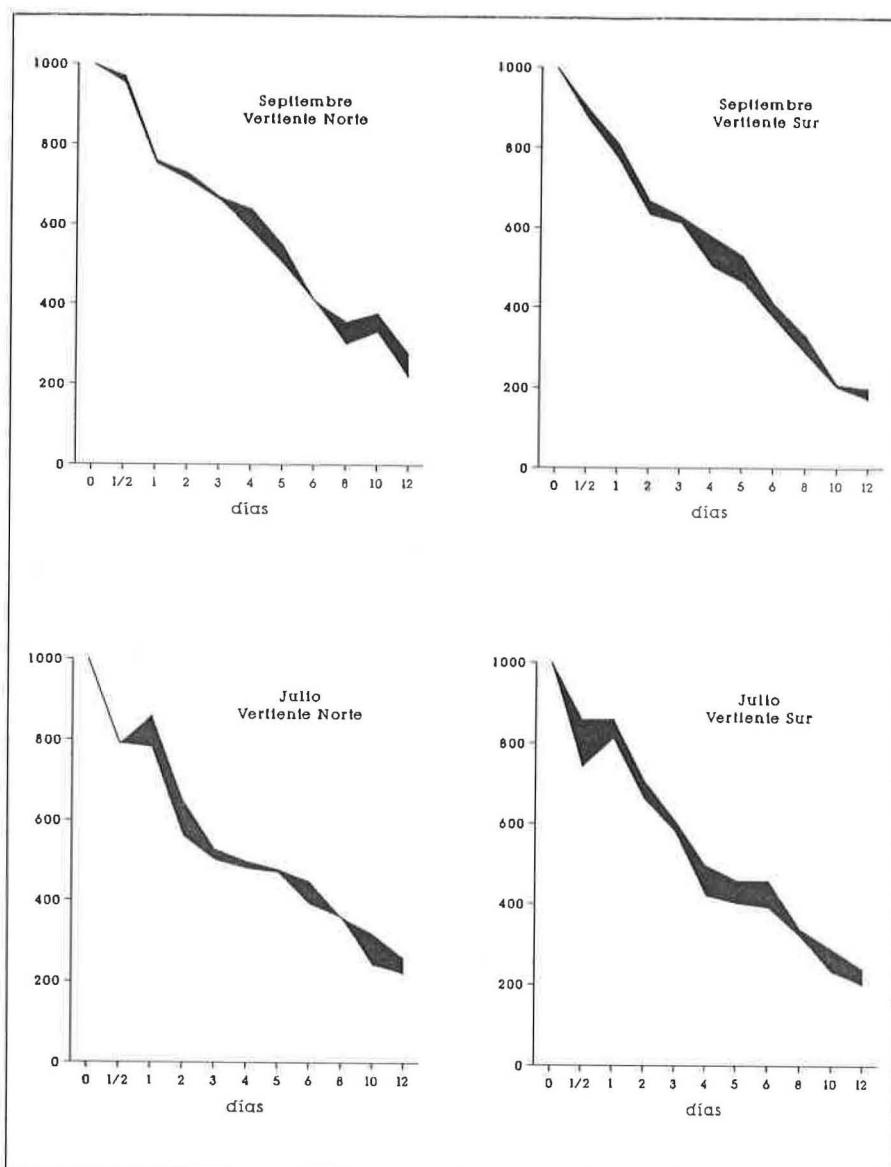


Figura 12.- Evolución del peso de los excrementos en los cuatro muestreros. El área de cada figura resulta de considerar el peso máximo y el mínimo obtenido para cada periodo.

el viento o los imponderables de las condiciones experimentales.

En Charleroi (Bélgica), De Bast (1980) observa que tras 10 días los excrementos pierden, según la época, únicamente entre 40 y 97 gramos de agua por kilogramo. En nuestro caso, aunque no estimáramos que el total de las pérdidas de peso se deban a la desaparición de agua, la tasa de deshidratación es bastante superior. Landin (1961) estima que a los diez días existe un 37 % de humedad, lo que supone que un excremento de un kilogramo terminaría pesando unos 570 gramos aproximadamente. Esta cifra es parecida a la estimada en el presente estudio (entre 355 y 205 gramos), aunque sensiblemente superior.

Si examinamos las curvas de pérdida de peso para cada uno de los meses (Figura 12), observaremos que las pérdidas a lo largo del tiempo son menos pronunciadas en la vertiente norte durante septiembre. En julio, sin embargo, las diferencias entre ambas vertientes no muestran un patrón continuo: las pérdidas son mayores en la vertiente norte durante los tres primeros días, o lo que es igual, cuando el excremento se encuentra más hidratado. Ahora, si observamos la Figura 13 en donde se expresan esos mismos resultados como el porcentaje de perdida de peso a 1, 2, 3, 4, 6, y 12 días sobre el total de la pérdida, los resultados adquieran otra significación.

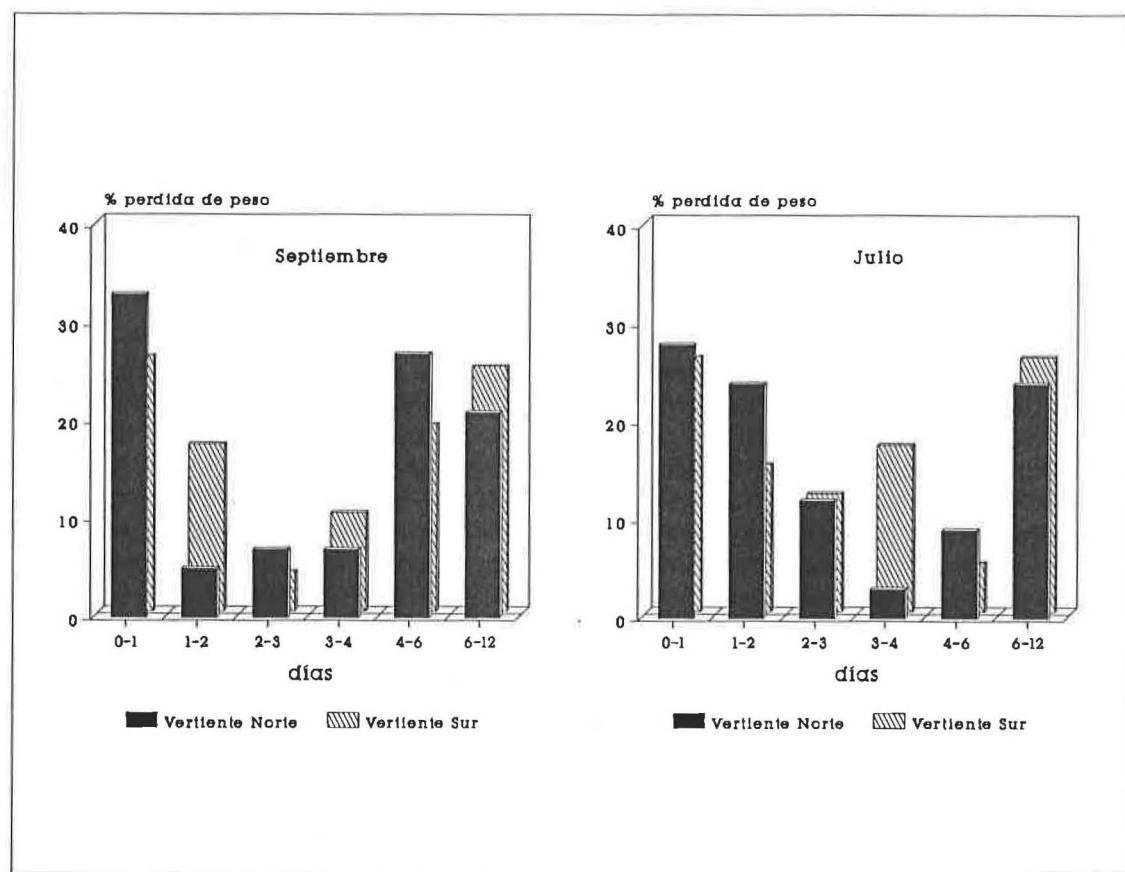


Figura 13.- Porcentajes de pérdida de peso sobre el total perdido que aparecen a diferentes intervalos de tiempo en los cuatro muestreos.

Durante julio parece existir una pérdida de peso decreciente según avanza el tiempo. En el mes de septiembre se da un fenómeno parecido, solo que esta vez la estabilización de las pérdidas tiene lugar sobre el segundo o cuarto día y, durante los últimos, dichas pérdidas siguen siendo considerables. Además, en ambos meses se llega antes al mínimo de perdidas en la vertiente norte. Estos resultados concuerdan con las observaciones de Underhay y Dickinson (1978), para quienes, solo durante el verano, la tasa de pérdida hídrica en las fases tardías es menor que en las iniciales. También Landin (1961), comparando la evolución de dichas pérdidas hídricas en hábitats forestales y pastizales, observa que estas se aceleran en un comienzo si las heces sufren mayor exposición.

Este fenómeno está directamente relacionado con algunas de las características físicas peculiares de este tipo de excrementos. Tal y como demuestra Landin (1961), en los excrementos de ganado vacuno se forma una costra en su superficie que absorbe el calor del sol y ralentiza las pérdidas hídricas. En un día soleado, dicha costra puede formarse en media hora. Como consecuencia de ello, el microclima de estos excrementos manifiesta una serie de peculiaridades ejemplificadas en las Figuras 14 y 15.

- a.- La temperatura mínima aparece en la superficie o costra antes del amanecer para situarse después en el interior del excremento.
- b.- La temperatura mínima en el interior del excremento es siempre menor que en la superficie.
- c.- La temperatura máxima en el interior de la boñiga, que aparece al mediodía, se alcanza más tarde que en superficie.
- d.- A medida que transcurre el tiempo, el retardo en el calentamiento del interior del excremento es menor, así como la diferencia entre la temperatura del aire y la del excremento

En otros tipos de excremento estos fenómenos no ocurren debido a sus mayores superficies de evaporación y sus menores contenidos hídricos. En nuestro caso, y a la vista de los anteriores resultados, parece que las pérdidas de peso, principalmente atribuibles a la disminución del contenido hídrico, resultan más continuas en los primeros días si la temperatura ambiental es mayor. La formación de la costra disminuye la rápida evaporación que tiene lugar tras la deposición de un excremento de este tipo y, aunque al segundo día se ha perdido entre un 40% y un 50% de las pérdidas totales, la evaporación de las partes más interiores continua lentamente después.

Así pues, incrementos en la temperatura media ambiental de 1 y 3 grados centígrados, como los que aparecen entre las estaciones de diferente vertiente y entre ambos meses de muestreo en una misma localidad, no explicaban las pérdidas totales de peso encontradas. Sin embargo, la evolución en el

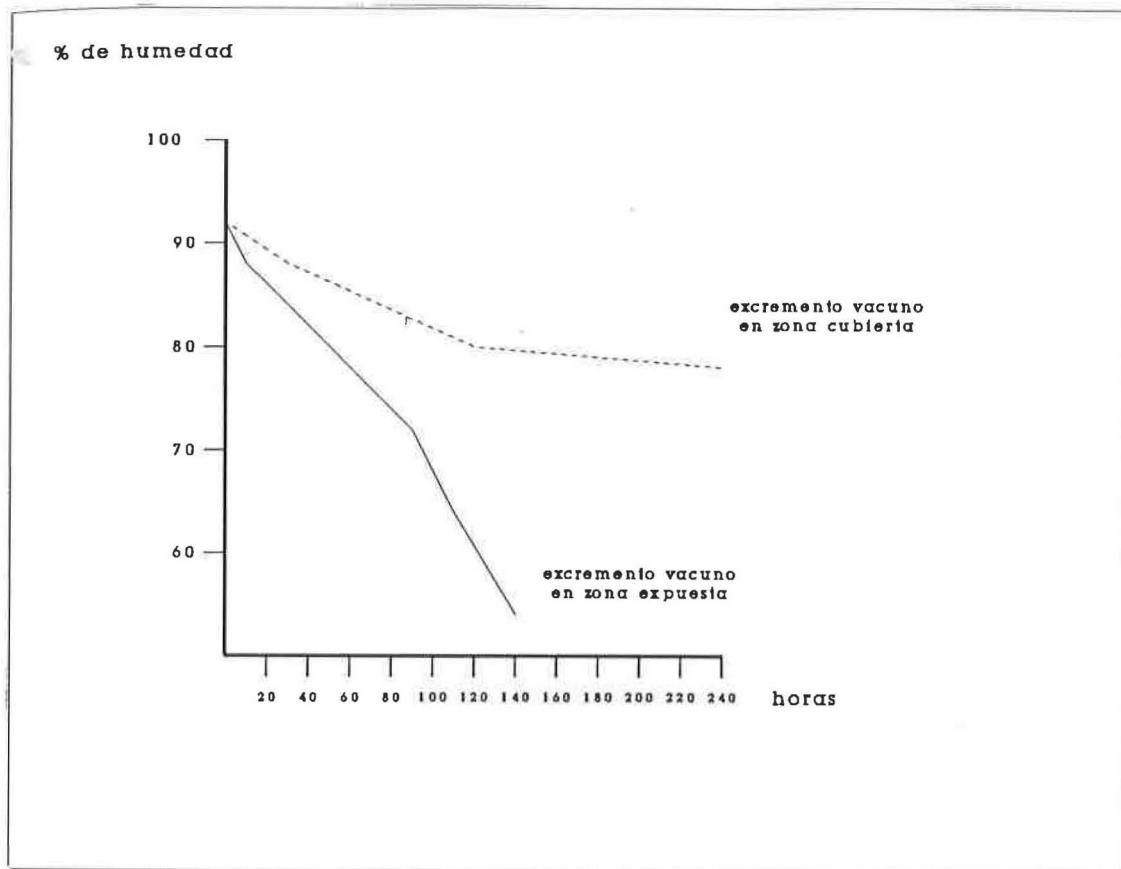


Figura 14.- Evolución temporal del porcentaje de humedad contenido en excrementos de vaca según la cobertura vegetal. Tomado de Landin (1961).

tiempo de dichas pérdidas si parece corresponderse con esas temperaturas medias. En efecto, los excrementos muestran dosfases de deshidratación: una primera más temprana y rápida y una segunda más tardía y lenta. Los excrementos situados en la vertiente norte durante el mes de septiembre, detienen su desecación cuando han perdido un 30% de su peso, sin embargo en la vertiente sur esto ocurre cuando el excremento ha perdido un 40% de su peso aproximadamente. Durante el mes de julio, las perdidas solo se reducen casi totalmente cuando se pierde entre un 50 y un 60 % del peso. Por ello, si encontramos una correlación entre las pérdidas de peso tras los cuatro primeros días y las temperaturas medias (Tabla 2, coeficiente de correlación de Pearson= 0.98,  $P<0.05$ ), aunque la desviación típica de las medias obliga a tomar con precaución esta correlación.

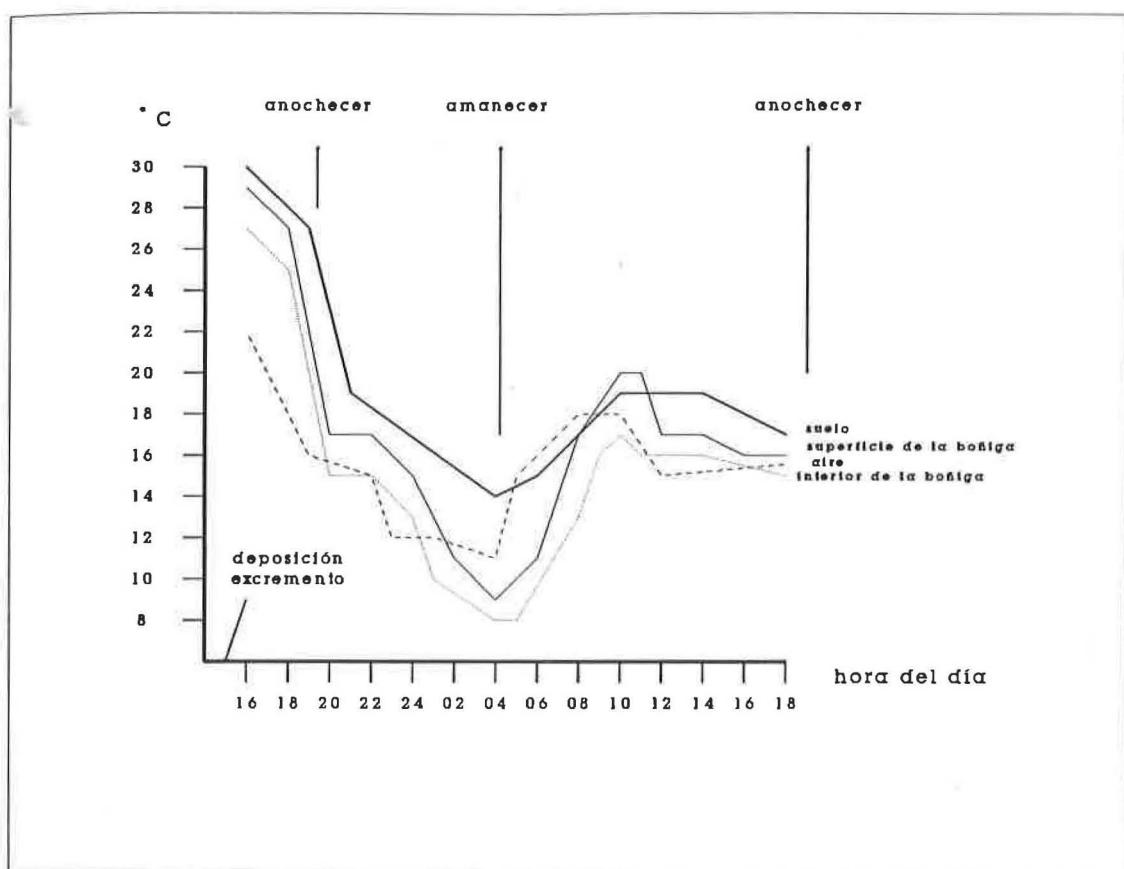


Figura 15.- Variaciones de la temperatura según la hora del día, a diferentes niveles de un excremento vacuno tras su deposición. Tomado de Landin (1961)

#### 4.5.2. Análisis preliminar de las capturas.

##### 4.5.2.1. Muestreos del mes de julio.

Las Tablas 3 y 4 muestran la abundancia de las especies de Scarabaeidae que aparecen en los muestreos de ambas vertientes realizados durante el mes de julio, así como las abundancias totales del resto de los grupos, junto a los valores de amplitud de nicho (AN), aparición media sucesional (AMS) y biomasa (B).

JULIO, Vertiente Sur

TIEMPO ESPECIES	1/2	1d	2d	3d	4d	5d	6d	8d	10d	12d	Total	A.M.S.	A.N.	BIOM.
<b>Scarabaeoidea</b>														
<i>Euoniticellus fulvus</i>	5	0	5	1	17	0	0	0	0	0	28	3,2	2,3	462
<i>Euonthophagus amyntas</i>	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	2	0,8	2	48,7
<i>Onthophagus taurus</i>	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	-	-	13,3
<i>O.vacca</i>	5	4	18	1	3	1	0	0	0	0	32	2,2	2,7	688
<i>O.maki</i>	4	4	0	0	0	0	0	0	0	0	8	0,8	2	73,6
<i>O.lemur</i>	23	6	26	3	1	4	0	0	0	0	63	1,9	3,1	783,1
<i>O.similis</i>	26	22	46	6	6	0	0	0	0	0	106	1,9	3,4	725
<i>O.stylocerus</i>	2	1	1	1	0	0	0	0	0	0	5	1,7	3,6	142
<i>O.joannae</i>	0	2	4	2	1	0	0	0	0	0	9	2,4	3,2	36,8
<i>Aphodius scrutator</i>	0	0	2	1	0	0	0	0	0	0	3	2,3	1,8	61,3
<i>A.ictericus</i>	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	1	-	-	2
<i>A.unicolor</i>	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	1	-	1	2
<i>A.fimetarius</i>	0	0	0	1	0	2	1	0	0	0	4	4,8	2,7	26,7
<i>A.bonvouloiri</i>	3	6	36	7	5	4	0	0	0	0	61	2,4	2,6	439,8
<i>A.niger</i>	0	0	0	3	1	0	0	0	0	0	4	3,3	1,6	8
<i>Geotrupes ibericus</i>	0	1	2	0	1	0	1	0	0	0	5	3,2	3,6	1320
<i>G.stercorarius</i>	0	0	1	0	2	1	0	0	0	0	4	3,8	2,7	1264
<i>Sericotrupes niger</i>	0	0	2	0	0	0	0	0	0	0	2	-	-	456
<i>Trypocopris pyrenaeus</i>	0	3	0	2	0	0	0	0	0	0	5	2,1	1,9	870
Abundancia	70	50	144	28	37	13	2	0	0	0	344	2,3	3,9	7422,4
Riqueza	9	10	12	11	9	6	2	0	0	0	19			
<b>Hydrophilidae</b>														
<i>Sphaeridium spp.</i>	17	20	38	3	3	0	0	0	0	0	81	1,8	3,1	669,9
<i>Cercyon spp.*</i>	0	0	0	0	9	4	1	2	0	0	16	5,2	2,5	11,5
<b>Staphylinoidea</b>														
<b>Histeridae</b>	14	2	20	33	222	129	52	132	14	2	620	5,8	4,4	1342,1
<b>Diptera</b>														
<b>larvas</b>	5	4	3	7	2	3	0	0	0	0	24	2,7	5,1	120
<b>pupas</b>	0	0	0	0	0	0	15	0	1	0	16	6,5	1,1	--
<b>Anthicidae</b>	0	0	0	0	12	2	1	1	0	0	16	4,7	1,7	--
											Total	2428		11847

Tabla 4.-Oscilación de la abundancia de cada una de las especies de Escarabeidos y del resto de los grupos considerados, junto a los valores de aparición media sucesional (A.M.S.), amplitud de nicho (A.N.) y biomasa (BIOM.) expresada en mgrs. de peso seco. (En el grupo Cercyon están englobados los géneros Cercyon, Crytopleurum y Megasternum)

JULIO, Vertiente Norte

TIEMPO ESPECIES	1/2	1d	2d	3d	4d	5d	6d	8d	10d	12d	Total	A.M.S	A.N.	BIOM.
<b>Scarabaeoidea</b>														
<i>Onthophagus similis</i>	0	1	0	0	0	0	0	0	0	1	-	-	6,8	
<i>Aphodius granarius</i>	0	0	2	0	1	0	0	0	0	3	2,7	1,8	9,4	
<i>A.bonvouloiri</i>	130	185	281	36	5	3	6	1	1	0	648	1,8	3,2	4672,1
<i>Geotrupes ibericus</i>	0	0	0	1	0	0	0	0	0	1	-	-	264	
Abundancia	130	186	282	37	6	3	6	1	1	0	652	1,8	3,2	4952,1
Riqueza	1	2	2	2	2	1	1	1	1	0	4			
<b>Hydrophilidae</b>														
<i>Sphaeridium</i>	10	9	5	0	0	0	0	0	0	24	1,2	2,8	198,5	
<i>Cercyon *</i>	2	1	3	5	9	0	2	0	0	0	22	3,4	3,9	15,8
<i>Staphylinoidae</i>	3	14	17	14	27	32	7	4	3	4	125	4,8	6,2	257,3
<i>Histeridae</i>	1	0	0	0	0	0	0	0	0	1	-	-	5	
<b>Diptera</b>														
larvas	0	0	0	15	8	2	0	0	0	25	3,5	2,1	43,5	
pupas	0	0	0	0	0	0	0	16	0	0	16	8	1	-
<i>Anthicidae</i>	0	0	0	1	1	3	2	2	0	0	9	6	4,3	-
										Total	874		5472,5	

Tabla 3.-Oscilación de la abundancia de cada una de las especies de Escarabeidos y del resto de los grupos considerados, junto a los valores de aparición media sucesional (A.M.S), amplitud de nicho (A.N.) y biomasa (BIOM.) expresada en mgrs. de peso seco. (En el grupo Cercyon están englobados los géneros Cercyon, Cryptoleurum y Megasternum)

En la vertiente norte aparecen únicamente cuatro especies de Escarabeidos, una sola de las cuales (*Aphodius bonvouloiri* Harold) supone el 99% de los ejemplares y el 94% de la biomasa total capturada de Escarabeidos (74 y 85% respectivamente si consideramos a toda la fauna recogida). El índice de asociación global (V.R.) para los Escarabeidos es menor que la unidad y sugiere una posible asociación negativa que, sin embargo, no es significativa (Tabla 5) no pudiendo rechazarse la hipótesis nula de no asociación entre especies. Por ello, en el análisis de asociación no se distingue grupo alguno entre los diferentes períodos considerados, consecuencia lógica de la dominancia de *A. bonvouloiri* y la escasa presencia de otras especies.

Los análisis de agrupamiento realizados (Figura 16) muestran que, en el caso de los Escarabeidos, existen cuatro grupos evidentes que se ordenan según su edad. Las muestras hasta el segundo día son claramente similares, al tercer día los efectivos de *A. bonvouloiri* han decaído notablemente (A.M.S.=1,8 días) y después, hasta el sexto día, existen poblaciones escasas por lo que aparecen agrupadas las

	V.R.	$\chi^2$ $0.95 < W < \chi^2 0.05$	
J Ver.Nor.	0.67	$3.33 < W < 16.92$	N.S.
U			
L Ver.Sur	2.81	$2.17 < W < 14.07$	S.
S Ver.Nor.	0.67	$2.17 < W < 14.07$	N.S.
E			
P Ver.Sur	1.45	$3.94 < W < 18.31$	N.S.

Tabla 5.- Resultados del índice de asociación global de Schluter (1984) sobre datos de presencia-ausencia de las diferentes especies de Escarabeidos en excrementos de diferentes edades. V.R.=razón de varianzas y W=valor estadístico para comprobar la significación (ver Tratamiento de los datos, página 44).

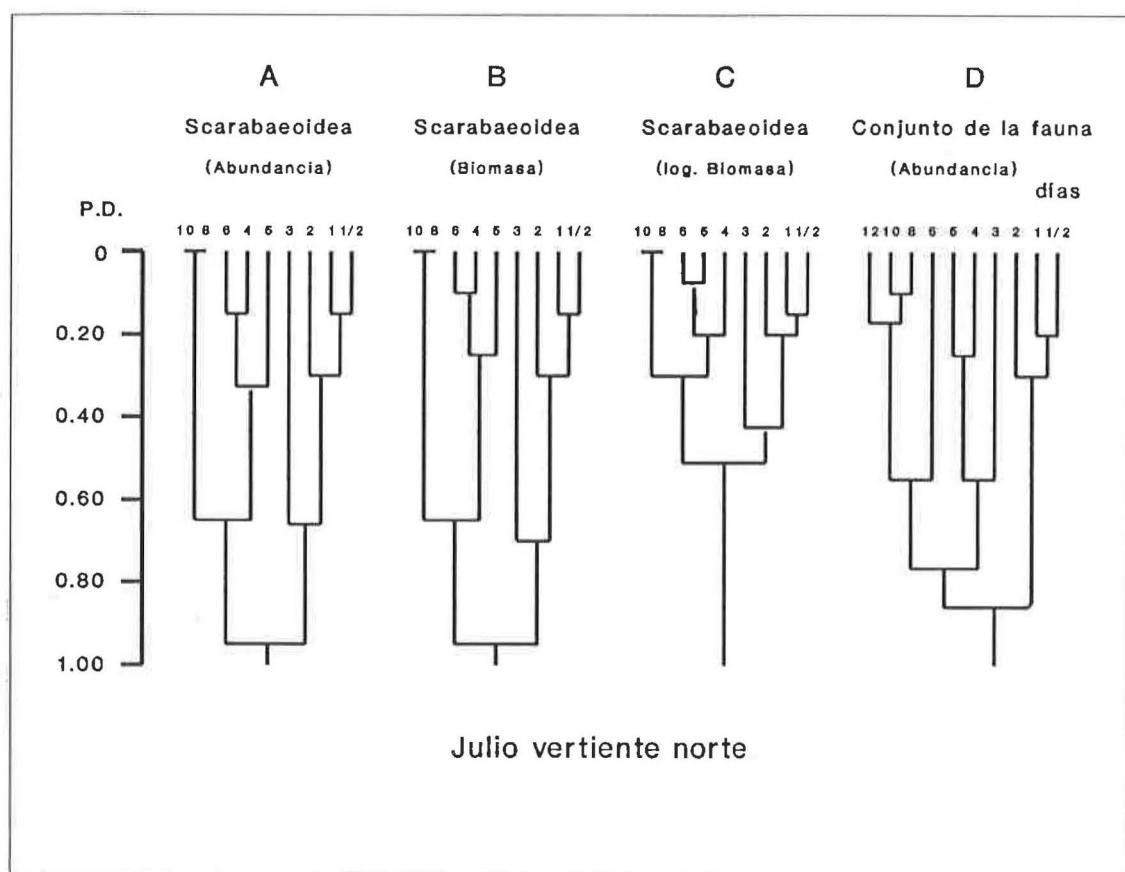
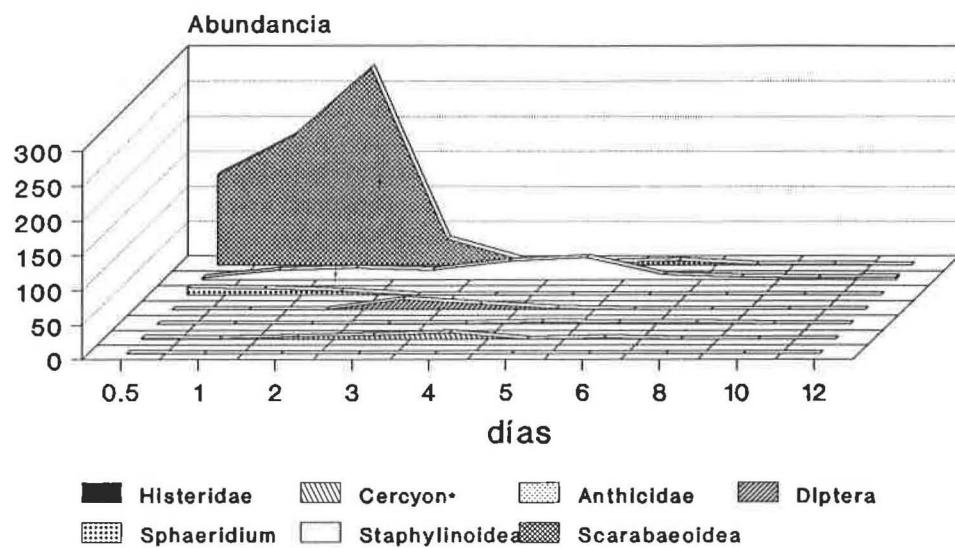


Figura 16.- Dendogramas de similitud entre los inventarios recogidos a diferentes intervalos durante julio en la vertiente norte, teniendo en cuenta al conjunto de la fauna o únicamente a los Scarabaeoidea. La matriz de similitud se ha efectuado calculando el porcentaje de disimilitud (PD), con los datos de abundancia, biomasa y log. biomasa y la estrategia de agrupamiento representada es la del grupo medio (ver Tratamiento de los Datos, página 45).

## Julio vertiente norte



## Julio vertiente norte

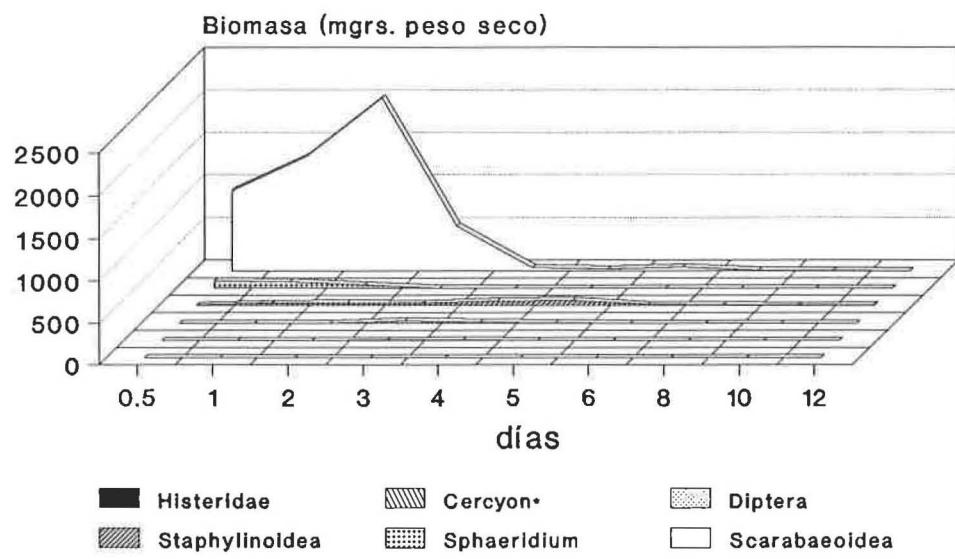


Figura 17.- Variación microsucesional de la abundancia y la biomasa de los diferentes grupos taxonómicos considerados, durante julio en la estación septentrional (grupos taxonómicos como en Tablas 3 y 4).

muestras de menor abundancia. Si se considera al conjunto de la fauna (Fig 16d) los grupos formados son parecidos. Sin embargo, durante el tercer y sexto día, aparecen dos claras discontinuidades debidas al decrecimiento de las poblaciones de Escarabeidos y *Sphaeridium* en el primer caso, y de Estafilinidos y Dípteros en el segundo caso. (ver Tabla 3 y Figura 17).

En la vertiente sur aparecen 19 especies de Escarabeidos, con un reparto más equitativo entre ellas del total de ejemplares, ello a pesar de haberse capturado casi la mitad de ejemplares que en la vertiente norte (Tabla 4). Existen cinco especies que pueden considerarse abundantes (< 5% del total de individuos) a las que han de sumarse las cuatro especies de Geotrúpidos (*Geotrupes ibericus*, *G.stercorarius*, *Sericotrupes niger* y *Trypocopris pyrenaeus*) si tomamos como criterio la biomasa. El valor del índice de asociación global ( $V.R.=2.81$ ) es mucho mayor que la unidad, lo que sugiere una posible asociación positiva, asociación que se ve corroborada significativamente (Tabla 5). La existencia de fuertes asociaciones entre pares de especies produce un análisis de asociación en donde aparecen tres grupos homogéneos (Figura 18): uno que incluye las muestras de hasta un día de edad, otro que abarca las muestras del segundo al quinto día, y un tercero con las muestras del sexto día únicamente, ya que después no apareció ningún ejemplar.

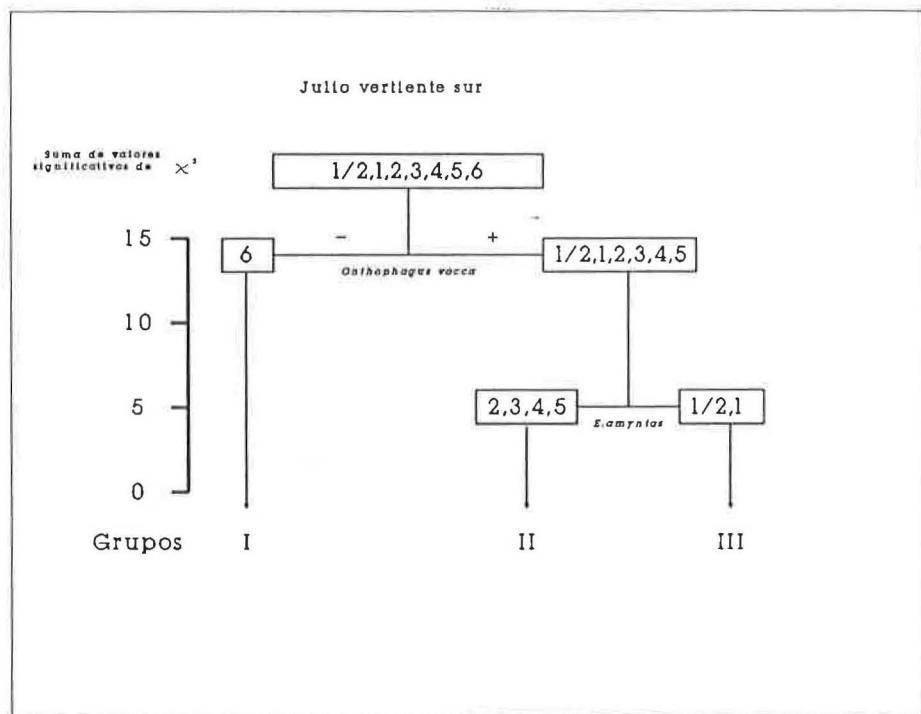


Figura 18.- Grupos de excrementos según su tiempo de permanencia (en días) tras la realización de un análisis de asociación con datos presencia-ausencia del muestreo de julio en la vertiente sur (ver Tratamiento de los Datos, página 44)

Los análisis de agrupamiento basados en las abundancias de Escarabeidos (Figura 19a) producen idénticos grupos destacándose los días segundo y quinto como claras discontinuidades. Al segundo día tiene lugar un incremento notable, tanto en abundancia como en riqueza (Figura 21), y al quinto se produce la caída de ambos parámetros. Los agrupamientos que se producen al considerar las biomassas de cada una de las especies son confusos (Figura 19b) y de menor fuerza. Como se observa en la Figura 20, la biomasa no sufre una tendencia decreciente clara hasta el sexto día debido a la contribución de las grandes especies de Geotrúpidos que, aunque suponen un 5% del total de ejemplares, representan más del 50% de la biomasa total recogida. Utilizando el logaritmo de la biomasa (Figura 19c) los agrupamientos son más concordantes y el quinto día se mantiene como discontinuidad.

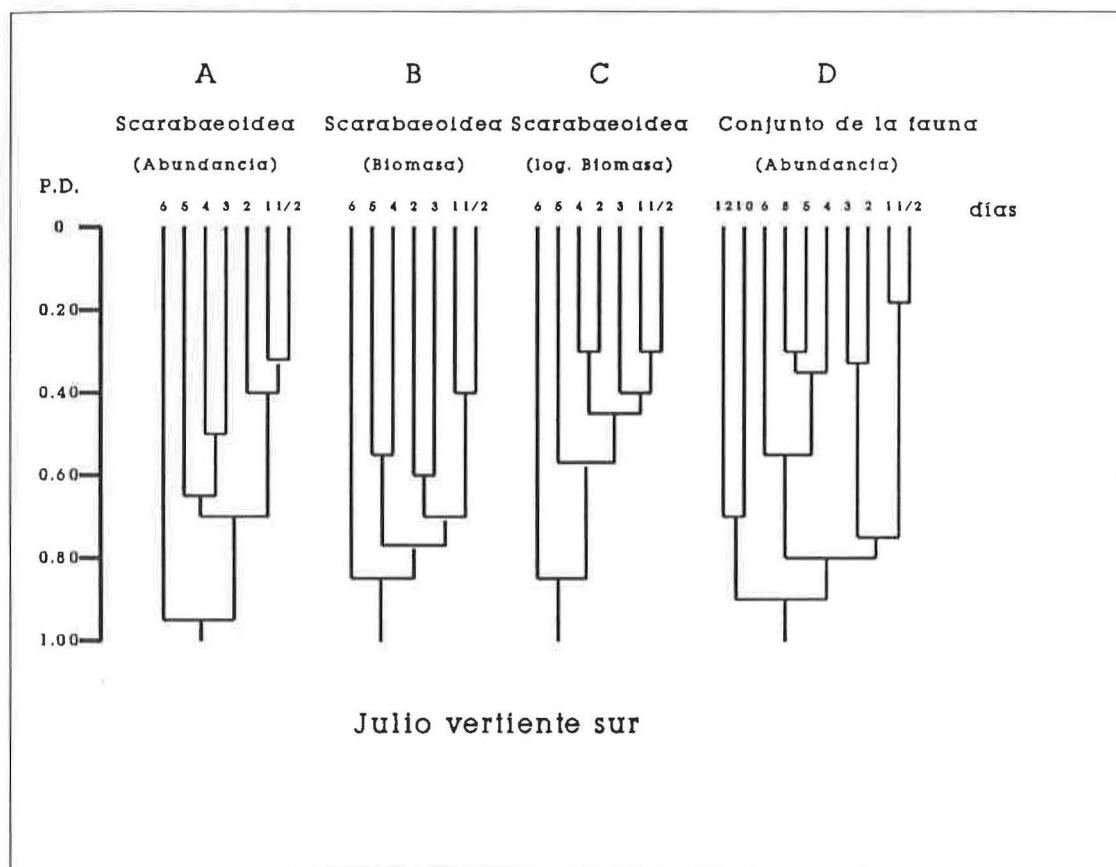
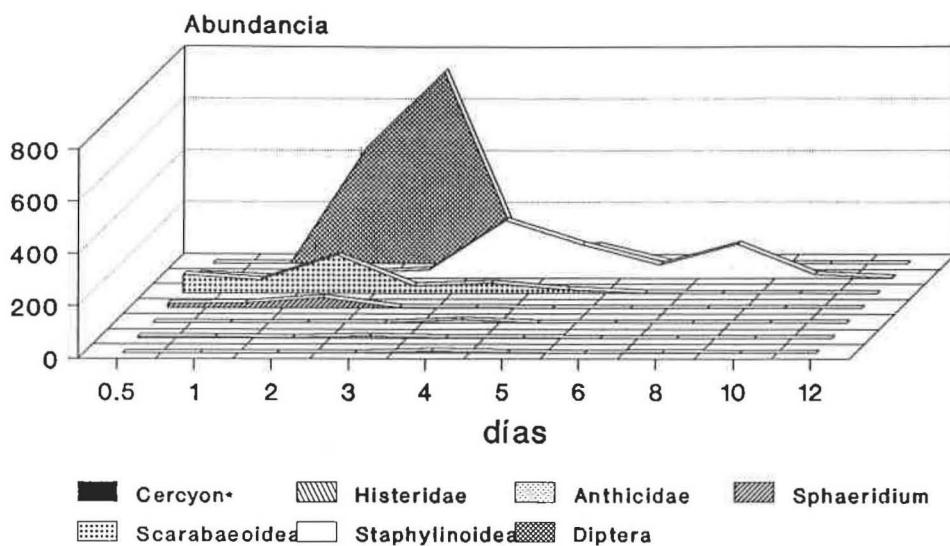


Figura 19.- Dendogramas de similitud entre los inventarios recogidos a diferentes intervalos durante julio en la vertiente sur. Texto como en la Figura 16.

## Julio vertiente sur



## Julio vertiente sur

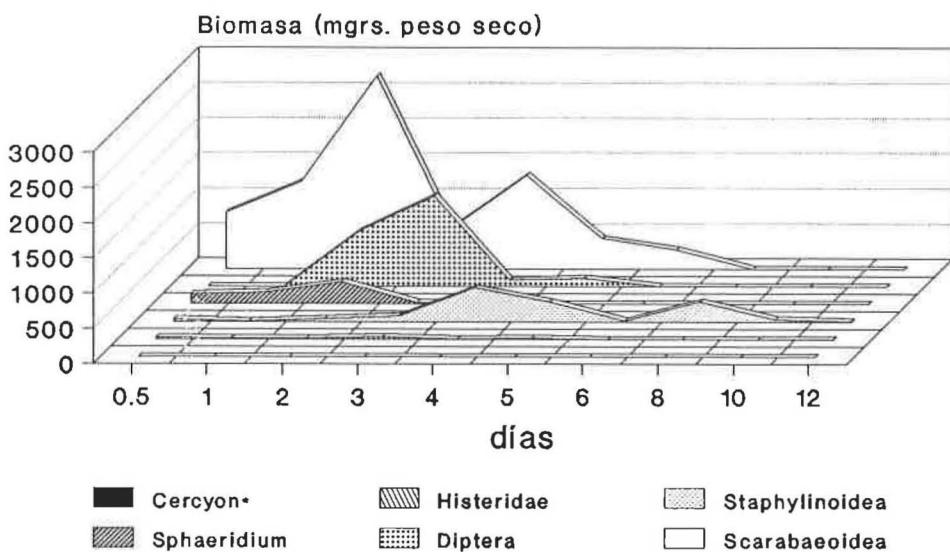


Figura 20.- Variación microsucesional de la abundancia y la biomasa de los diferentes grupos taxonómicos considerados, durante julio en la estación meridional (grupos taxonómicos como en Tablas 3 y 4).

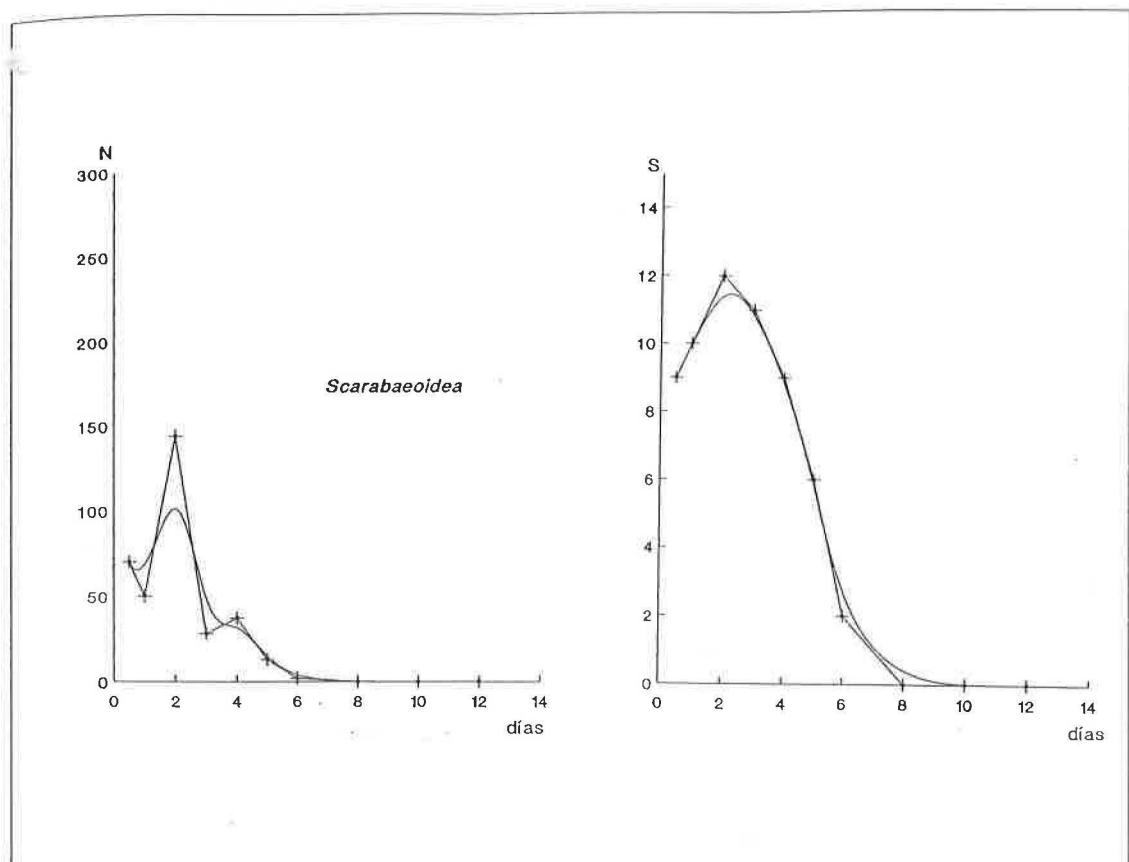


Figura 21.- Oscilación microsucesional de la abundancia y la riqueza de Escarabeidos durante el muestreo realizado en la vertiente meridional durante julio.

Los tres períodos en los que puede subdividirse el proceso microsucesional conforme a la aparición de Escarabeidos, se ilustran en la Figura 22, la cual resume los resultados de los análisis de asociación y agrupamiento. La variación del Índice de Lewis (IL) indica valores altos, es decir: cambios faunísticos intensos, en los períodos que hemos denominado discontinuidades y que tienen que ver con los momentos de inmigración y emigración faunística (Figura 23).

El análisis de agrupamientos producido con el conjunto de la fauna de la vertiente sur (Figura 19d), origina cuatro grupos básicos con discontinuidades claras al segundo, cuarto y décimo día. Al segundo día se produce el incremento en abundancia de Escarabeidos, *Sphaeridium* y larvas de Dípteros. Al cuarto día, los citados grupos han decrecido notablemente sus efectivos y se produce el incremento en abundancia de los Estafilínidos. Por fin, el décimo día marca la decadencia del anterior grupo mencionado (ver Figura 20).

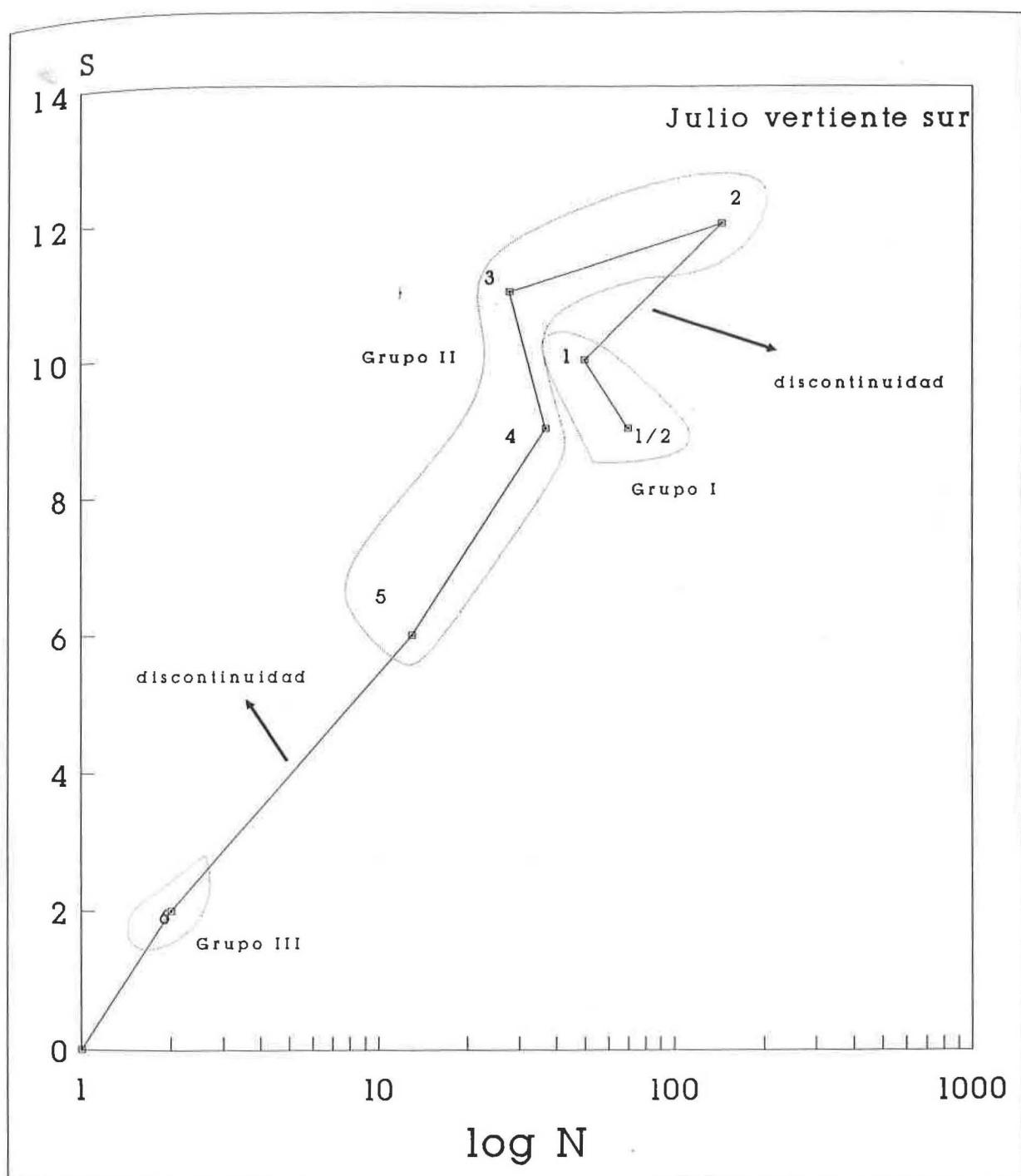


Figura 22.- Variación de la relación entre la abundancia (N) y la riqueza (S) de Escarabeidos durante julio en la vertiente sur. Los tres grupos formados mediante el análisis de asociación (Figura 18), están delimitados mediante una linea de puntos.

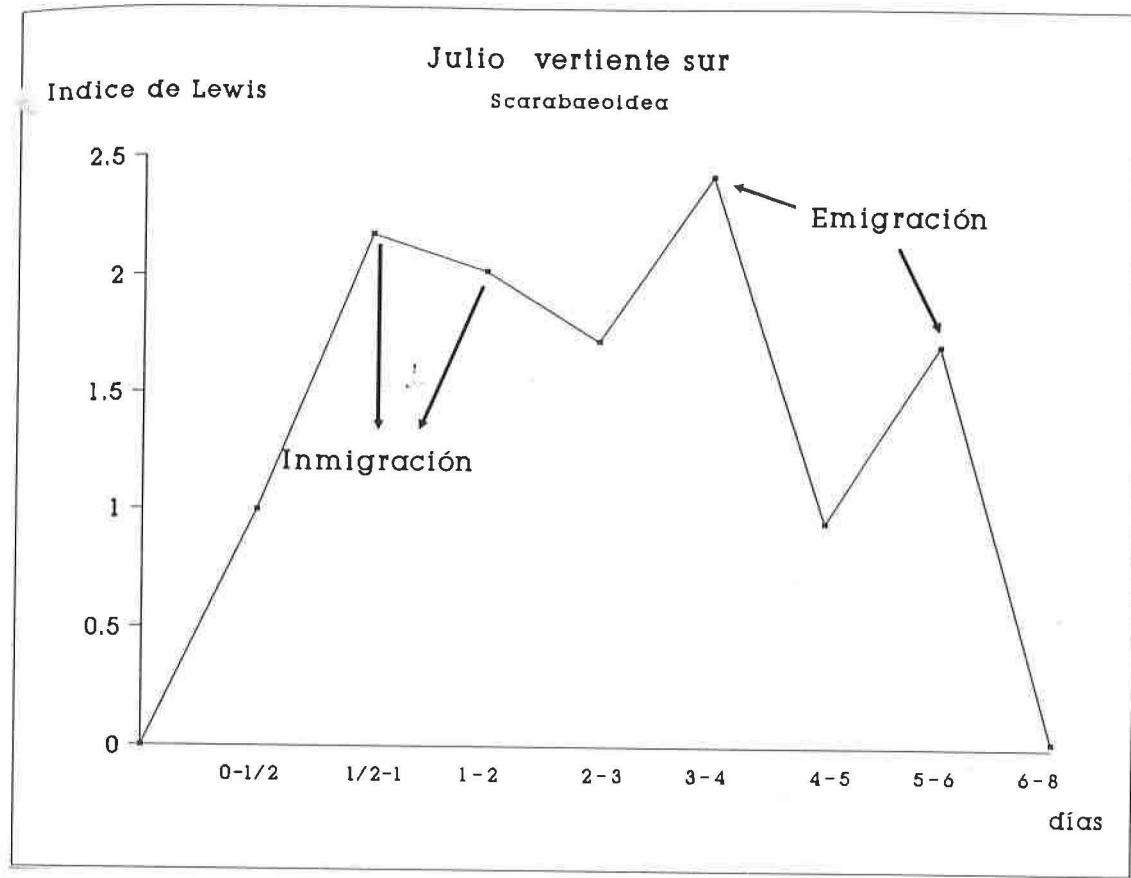


Figura 23.- Variación del índice de Lewis con los datos de Escarabeidos durante julio en la vertiente sur (ver Tratamiento de los Datos, página 41).

La variación del IL para el conjunto de la fauna en los dos estudios efectuados en este mes (Figura 24), indica tres grupos de valores altos: uno al primer medio día debido a la inmigración faunística; otro alrededor del tercer día, atribuible a la dominancia de Estafilínidos y el empobrecimiento de Escarabeidos y Sphaeridium junto a la aparición de larvas de Dipteros; y un último, causado por el empobrecimiento faunístico general, a partir del sexto día aproximadamente. Naturalmente, las oscilaciones del IL están relacionadas con los grupos formados en el análisis de agrupamiento, coincidiendo los altos valores de este con los momentos de aparición de cada uno de los agrupamientos (ver Figuras 16d y 19d), según se modifiquen las apariciones medias de cada uno de los taxones considerados.

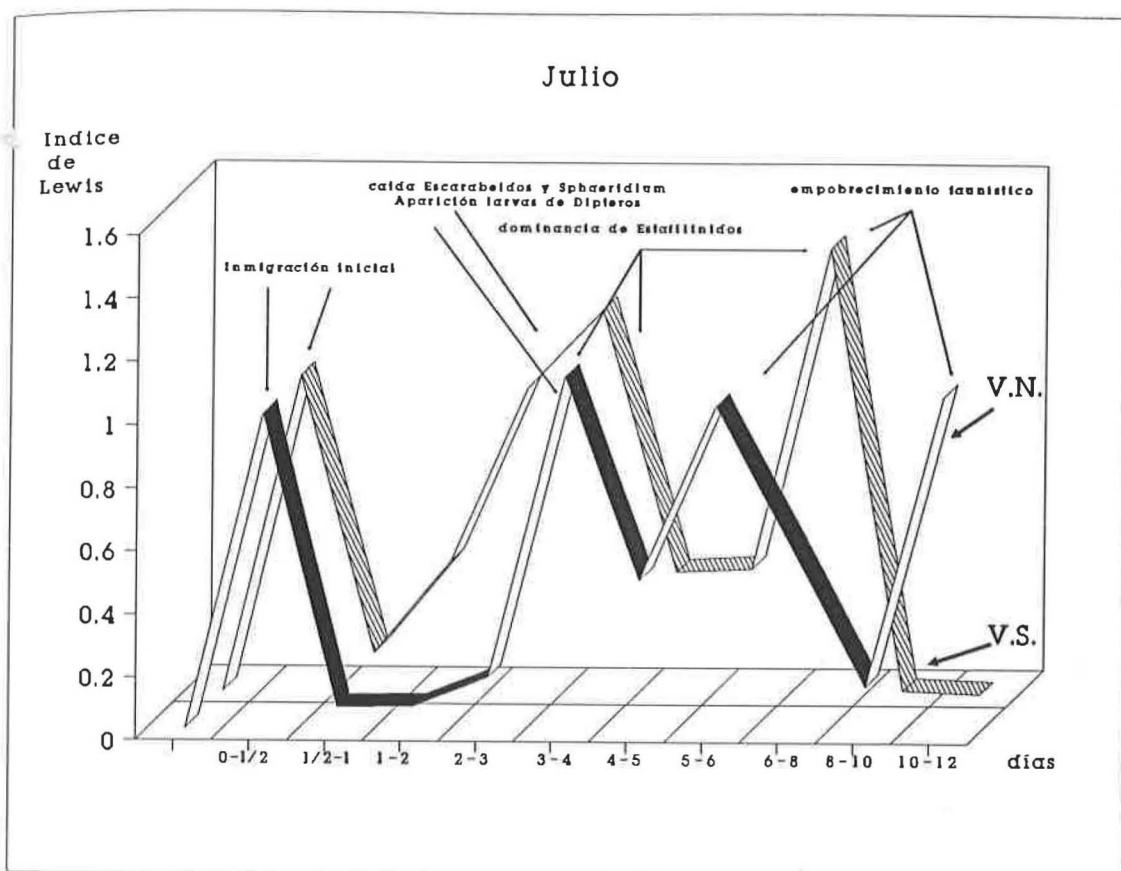


Figura 24.- Oscilación del índice de Lewis con los datos de todos los grupos taxonómicos durante julio (ver Tratamiento de los Datos, página 41).

#### 4.5.2.2. Muestreos del mes de Septiembre.

Los datos de las capturas realizadas durante este mes en ambas vertientes se muestran en las Tablas 6 y 7, destacando la pobreza faunística de las capturas de Escarabeidos.

En la estación de muestreo septentrional aparecen únicamente 27 individuos repartidos en seis especies de Escarabeidos. Solo *Onthophagus similis* (Scriba) puede decirse que alcanza una cierta abundancia y presencia. Por ello, el valor del índice de asociación global no es significativo y no puede rechazarse la hipótesis nula de no asociación entre las especies (Tabla 5). Realizar un análisis de asociación en estas circunstancias permitiría únicamente separar las muestras del décimo día (Figura 25).

Septiembre Vertiente Sur

ESPECIES	TIEMPO	1/2	1d	2d	3d	4d	5d	6d	8d	10d	12d	Total	A.M.S.	A.N.	BIOM.
<b>Scarabaeoidea</b>															
<i>Euoniticellus fulvus</i>		0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	1	-	-	16,5
<i>Onthophagus similis</i>		0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	1	-	-	6,8
<i>O.vacca</i>		0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	1	-	-	21,5
<i>O.joannaee</i>		0	1	3	0	0	0	1	2	0	0	7	5,2	3,27	28,7
<i>Aphodius frigidus</i>		0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	1	-	-	2
<i>A.heydeni</i>		0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	1	-	-	2,7
<i>A.niger</i>		0	0	3	0	0	0	0	0	0	0	3	-	-	1,5
<i>A.annamariae</i>		0	1	0	0	1	0	0	0	0	0	2	3	2	9,3
<i>A.contaminatus</i>		0	0	0	0	2	0	0	0	0	2	4	9,3	2	15,4
<i>A.bonvouloiri</i>		0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	1	-	-	7,2
<i>Geotrupes ibericus</i>		2	0	2	0	2	1	0	0	1	0	8	4,7	4,57	2112
<i>G.stercorarius</i>		0	0	1	0	1	0	0	0	0	0	2	3	2	632
Abundancia		2	2	9	0	8	2	1	4	2	2	32	5,8	5,63	2860,1
Riqueza		1	2	4	0	6	2	1	3	2	1	12			
<b>Hydrophilidae</b>															
<i>Sphaeridium sp.</i>		0	1	1	0	8	0	0	0	0	0	10	3,6	1,52	82,8
<i>Cercyon*</i>		0	0	1	0	8	3	2	19	10	0	43	7,8	3,43	31
<i>Staphylinoidea</i>		0	32	108	37	320	274	243	370	172	25	1581	6,8	5,98	3067,2
<b>Histeridae</b>		0	0	0	0	2	0	1	0	0	0	3	4,7	1,8	15
<b>Diptera</b>															
Larvas		0	34	39	35	48	64	2	6	0	0	228	3,8	5,03	396,8
Pupas		0	0	0	0	0	0	0	4	4	0	8	9	2	
<i>Anthicidae</i>		0	0	0	2	0	5	4	10	19	10	50	9,4	4,13	
												Total	1955		6452,9

Tabla 7 .- Oscilación de la abundancia de cada una de las especies de Escarabeidos y del resto de los grupos considerados, junto a los valores de aparición media sucesional (A.M.S), amplitud de nicho (A.N.) y biomasa (BIOM.) expresada en mgrs. de peso seco. (\* En el grupo Cercyon están englobados los géneros Cercyon, Crytopleurum y Megasternum)

Septiembre Vertiente Norte

TIEMPO ESPECIES	1/2	1d	2d	3d	4d	5d	6d	8d	10d	12d	Total	A.M.S.	A.N.	BIOM.
	0	2	1	5	5	3	1	0	0	0	17	3.65	4.45	116,3
<b>Scarabaeoidea</b>														
<i>Onthophagus similis</i>	0	2	1	5	5	3	1	0	0	0	17	3.65	4.45	116,3
<i>Ochodius ictericus</i>	0	0	0	0	0	0	0	1	0	1	-	-	-	2
<i>A.unicolor</i>	0	0	0	0	1	0	0	0	0	1	-	-	-	2
<i>A.bonvouloiri</i>	0	3	1	3	0	0	0	0	0	7	2.27	2.58	50,5	
<i>Sericotrupes niger</i>	0	1	0	0	0	0	0	0	0	1	-	-	-	228
Abundancia	0	6	2	8	6	3	1	0	1	0	27	3.80	4.83	398,7
Riqueza	0	3	2	2	2	1	1	0	1	0	5	-	-	-
<b>Hydrophilidae</b>														
<i>Sphaeridium sp.</i>	0	79	52	98	106	30	20	0	2	0	387	3.28	4.82	3200,4
<i>Cercyon*</i>	0	9	4	1	4	3	1	3	6	7	38	7.84	6.62	27,2
<b>Staphylinoidea</b>														
<i>Histeridae</i>	0	31	18	37	44	63	113	84	198	57	645	8.26	5.87	1473,6
<i>Diptera</i>	0	0	0	0	2	0	1	2	0	0	5	6.48	2.78	25
Larvas	0	0	5	0	5	1	23	0	7	0	41	6.49	2.67	71,3
<i>Anthicidae</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	-	-	-
											Total	1144		5196,2

Tabla 6.- Oscilación de la abundancia de cada una de las especies de Escarabeidos y del resto de los grupos considerados, junto a los valores de aparición media sucesional (A.M.S.), amplitud de nicho (A.N.) y biomasa (BIOM.) expresada en mgrs. de peso seco. (\* En el grupo Cercyon están englobados los géneros Cercyon, Cryptoleurum y Megasternum)

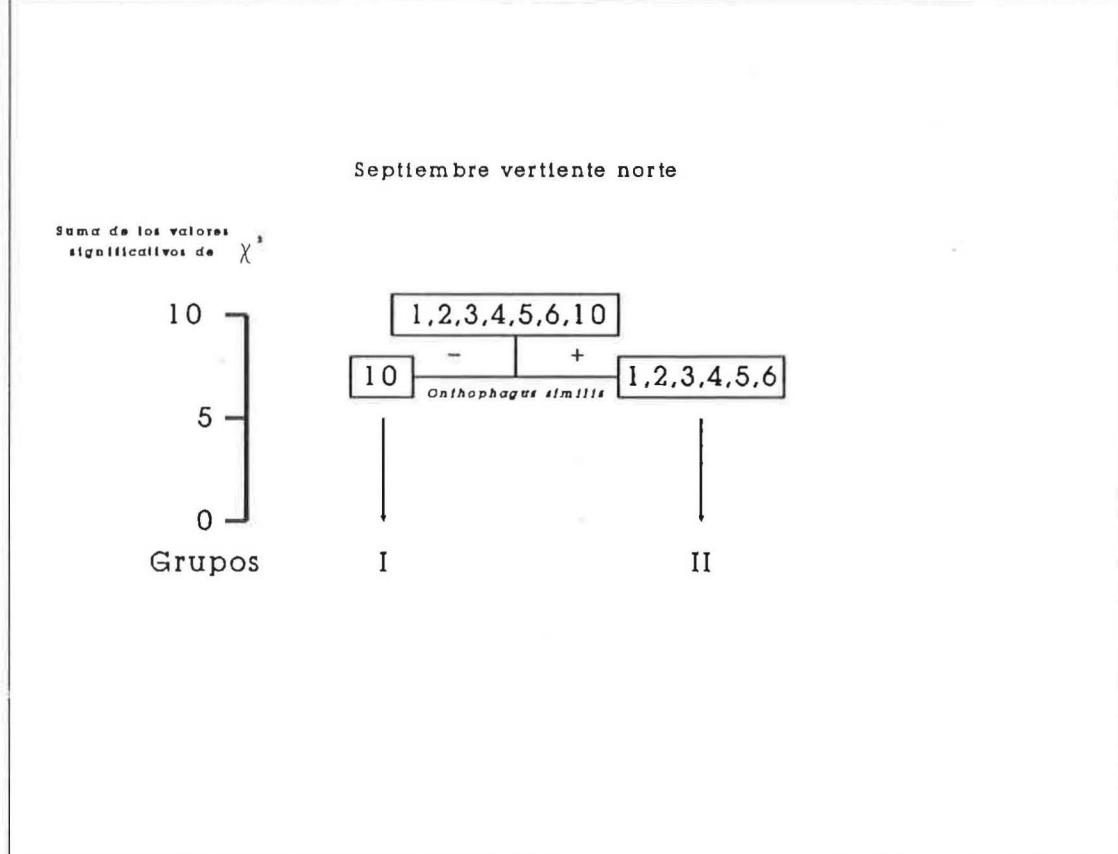


Figura 25.- Grupos de excrementos según su tiempo de permanencia (en días) tras la realización de un análisis de asociación con datos presencia-ausencia del muestreo de septiembre en la vertiente norte (ver Tratamiento de los Datos, página 44)

Por otra parte, los análisis de agrupamiento varían según las medidas de similitud y las estrategias de agrupamiento utilizadas. En todo caso, siempre se repite la separación de las muestras del octavo y décimo día (Figura 26a).

Con el conjunto de la fauna (Figura 26b) las muestras de la vertiente norte de los cuatro primeros días se separan claramente. Efectivamente, durante el quinto o sexto día se produce la decadencia de Escarabeidos y *Sphaeridium* y el auge de Estafilínidos y larvas de Dípteros (ver Tabla 6 y Figura 27), como consecuencia el IL manifiesta un segundo pico a partir del cuarto día (Figura 28).

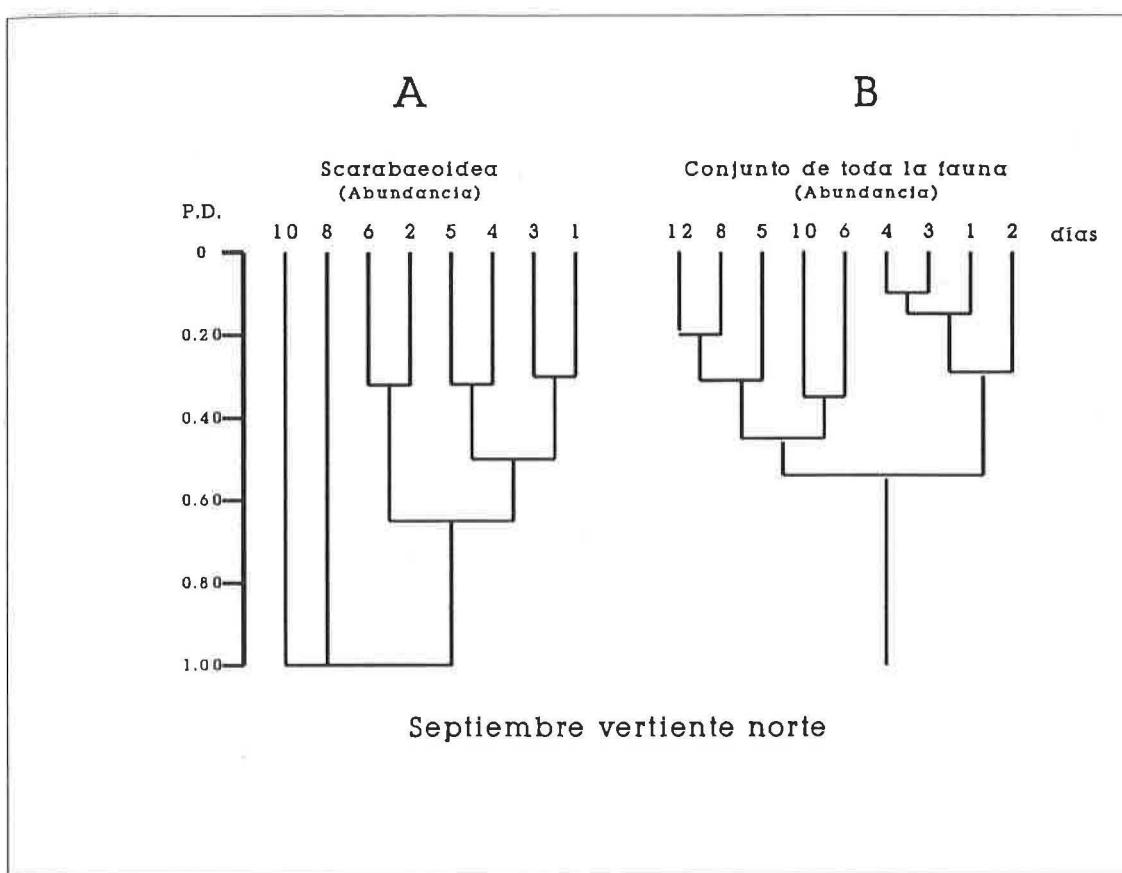
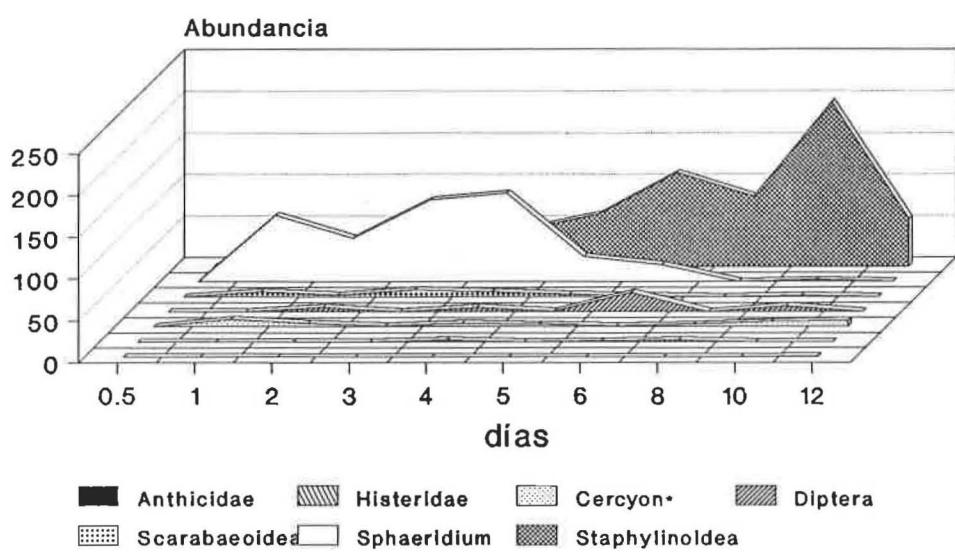


Figura 26.- Dendogramas de similitud entre los inventarios recogidos a diferentes intervalos durante septiembre en la vertiente norte. Texto como en la Figura 16.

## Septiembre vertiente norte



## Septiembre vertiente norte

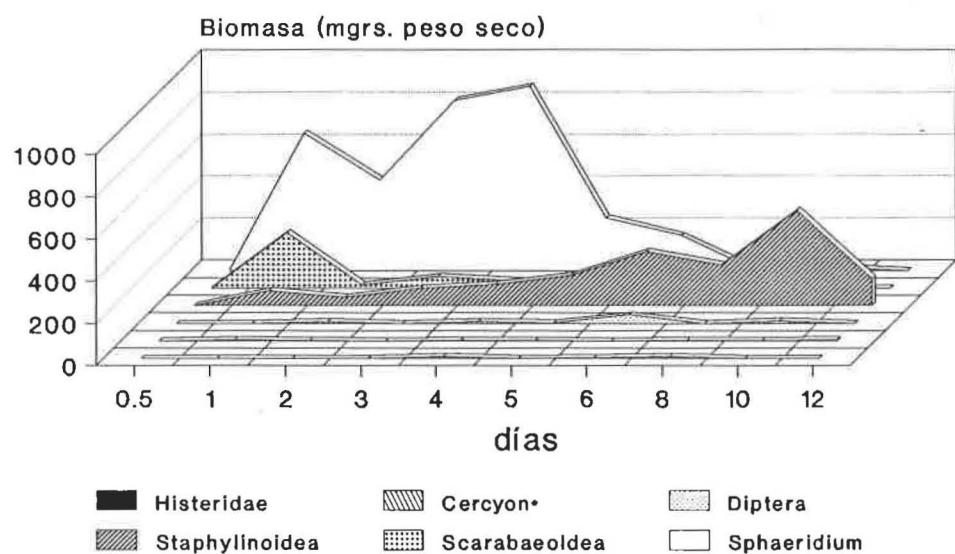


Figura 27.- Variación microsucesional de la abundancia y la biomasa de los diferentes grupos taxonómicos considerados, durante septiembre en la estación septentrional (grupos taxonómicos como en Tablas 6 y 7).

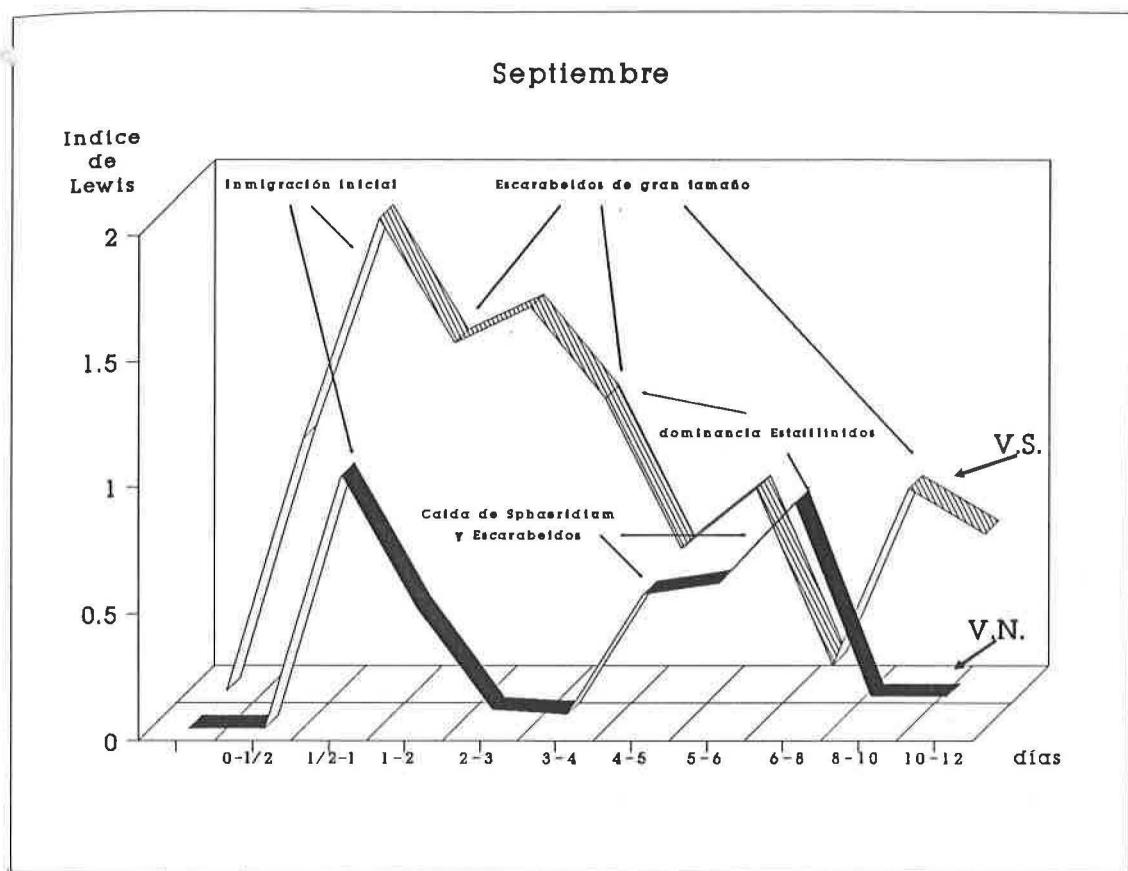


Figura 28.- Oscilación del índice de Lewis con los datos de todos los grupos taxonómicos durante septiembre (ver Tratamiento de los Datos, página 41).

En la vertiente sur, aunque aparecen 12 especies, la abundancia apenas se incrementa (Tabla 7). No hay ninguna especie que pueda considerarse abundante, si bien Geotrupes ibericus Baraud supone el 74% de la biomasa de Escarabeidos y el 33% de la biomasa total capturada. El índice de asociación global sugiere una posible asociación positiva que no es significativa (Tabla 5) y, así, el análisis de asociación no permite separar las muestras de diferentes edades. El análisis de agrupamiento tampoco aporta, en el caso de los Escarabeidos, ninguna información (Figura 29a y b). Las agrupaciones entre muestras de diferentes tiempos son débiles (altos valores del porcentaje de disimilitud) y solo aparecen agrupadas intensamente aquellas muestras que comparten a Geotrupes ibericus si se utilizan los valores de biomasa.

Tomando en consideración todos los grupos faunísticos (Figura 29c), se observa que las muestras de los tres primeros días constituyen una unidad y que las del cuarto al décimo día

otra, quedando los días cuarto y doceavo como momentos de clara discontinuidad, que tienen que ver con los períodos de incremento y decadencia de las poblaciones de Estafilínidos (ver Figura 30). De todas formas, la aparición de los Escarabeidos de gran tamaño del género Geotrupes, produce que los valores del IL sean altos casi constantemente, debido a su presencia o ausencia en las muestras (Figura 28).

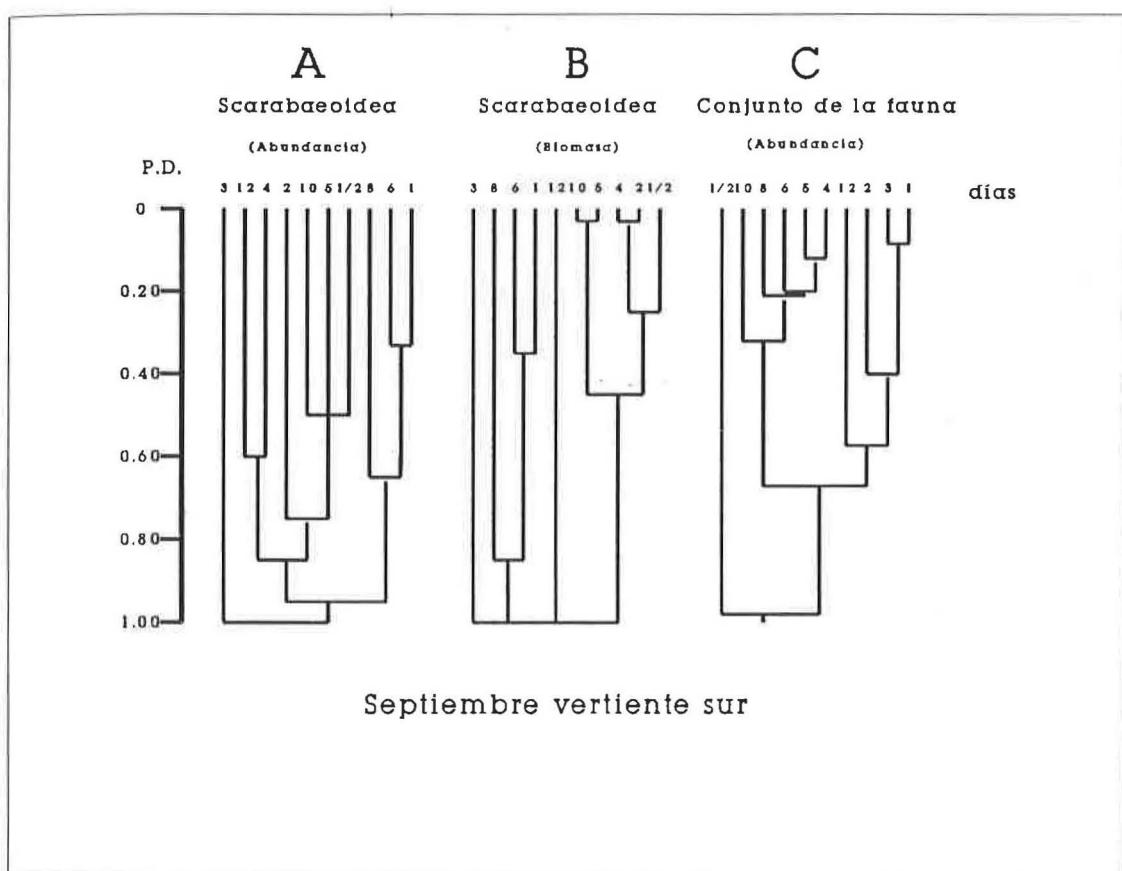
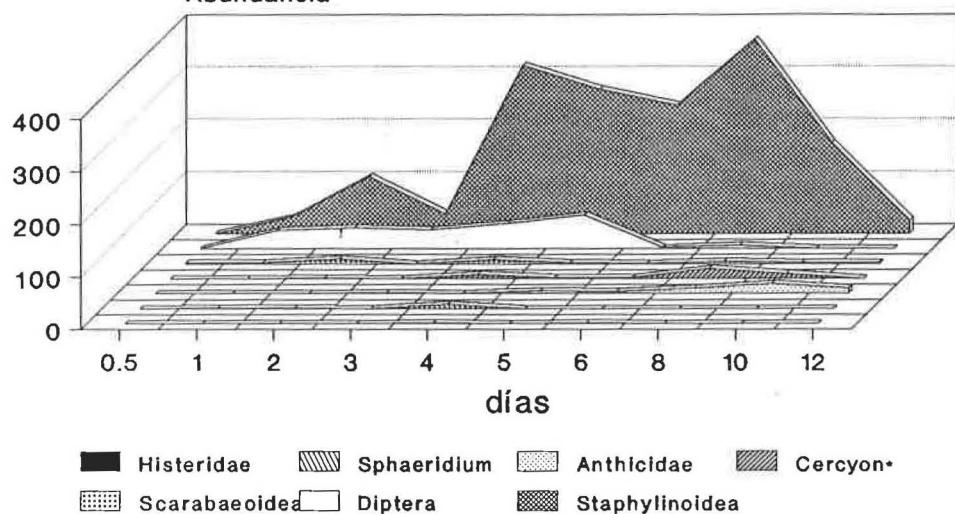


Figura 29.- Dendogramas de similitud entre los inventarios recogidos a diferentes intervalos durante septiembre en la vertiente sur. Texto como en la Figura 16.

## Septiembre vertiente sur

Abundancia



## Septiembre vertiente sur

Biomasa (mgrs. peso seco)

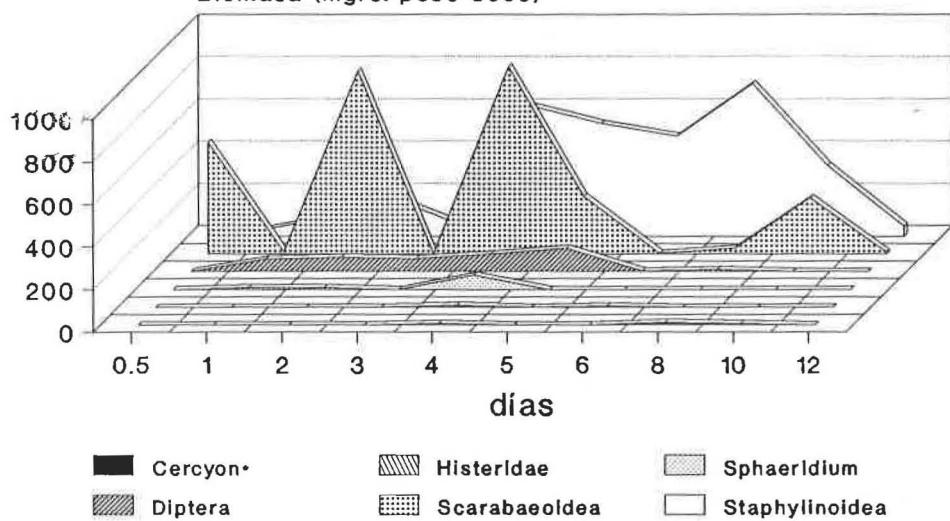


Figura 30.- Variación microsucesional de la abundancia y la biomasa de los diferentes grupos taxonómicos considerados, durante septiembre en la estación meridional (grupos taxonómicos como en Tablas 6 y 7).

#### 4.5.3. La Microsucésion y los distintos grupos taxonómicos implicados.

##### 4.5.3.1. Rasgos generales de la microsucésion.

Los excrementos depositados en el campo son invadidos por las especies coprófagas durante las primeras doce horas de insolación (Figuras 31 y 32). En aquellos grupos en donde abundan las especies depredadoras también se observan ejemplares tras las primeras doce horas de insolación (ver Figuras 36 y 37). En el caso de las larvas de Dípteros, su presencia suele manifestarse una vez que las puestas efectuadas por los adultos en las primeras horas han hecho eclosión (Figura 35).

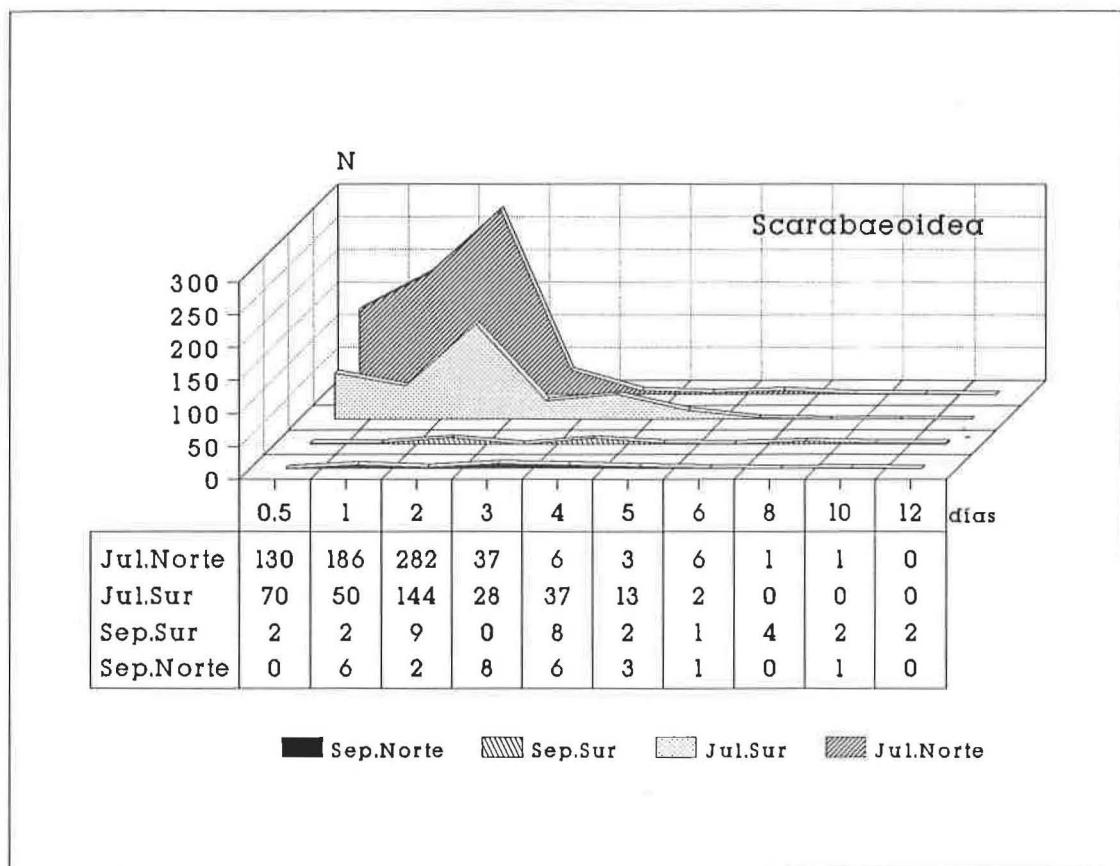


Figura 31.- Variación microsucesional de la abundancia de Escarabeidos en los cuatro muestreros.

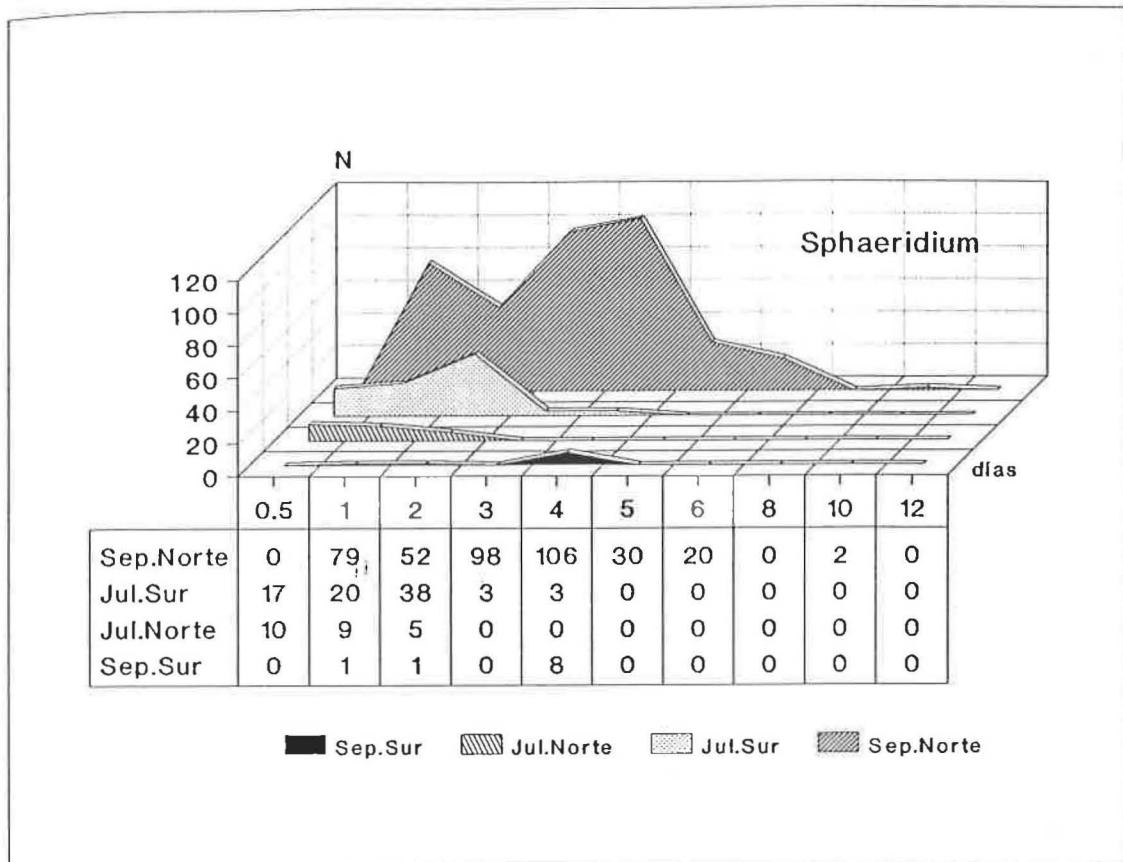


Figura 32.- Variación microsucesional de la abundancia de Hydrofílidos del género *Sphaeridium* en los cuatro muestreos.

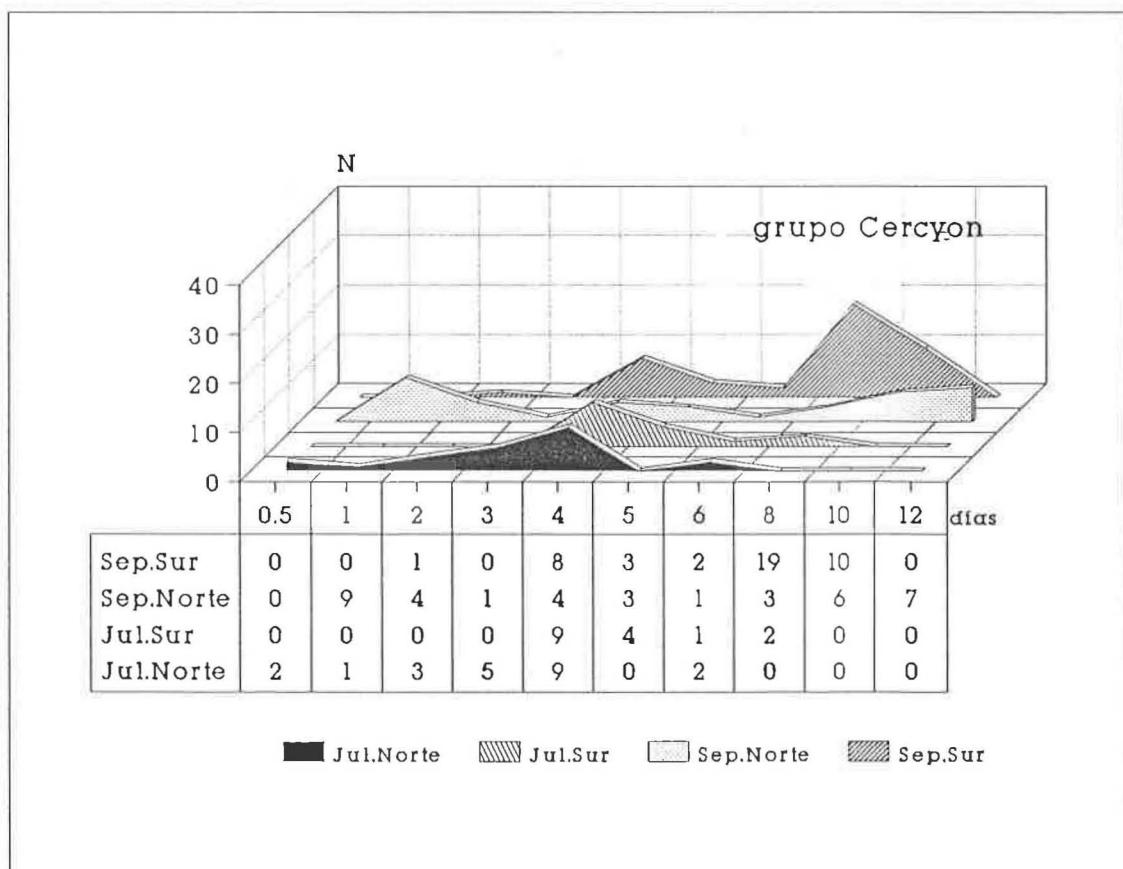


Figura 33.- Variación microsucesional de la abundancia de Hydrofílidos del grupo *Cercyon* (generos *Cercyon*, *Cryptopleurum* y *Megasternum*) en los cuatro muestreos.

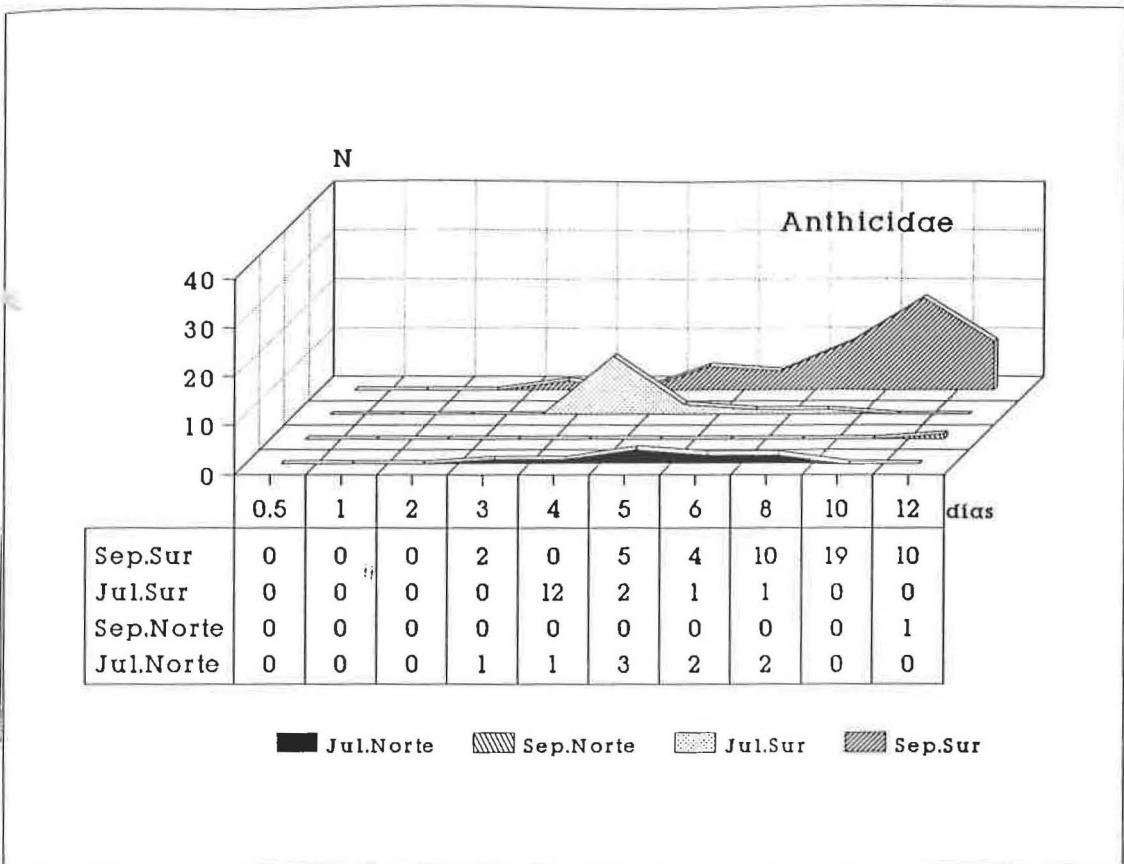


Figura 34.- Variación microsucesional de la abundancia de Antícidos en los cuatro muestreros.

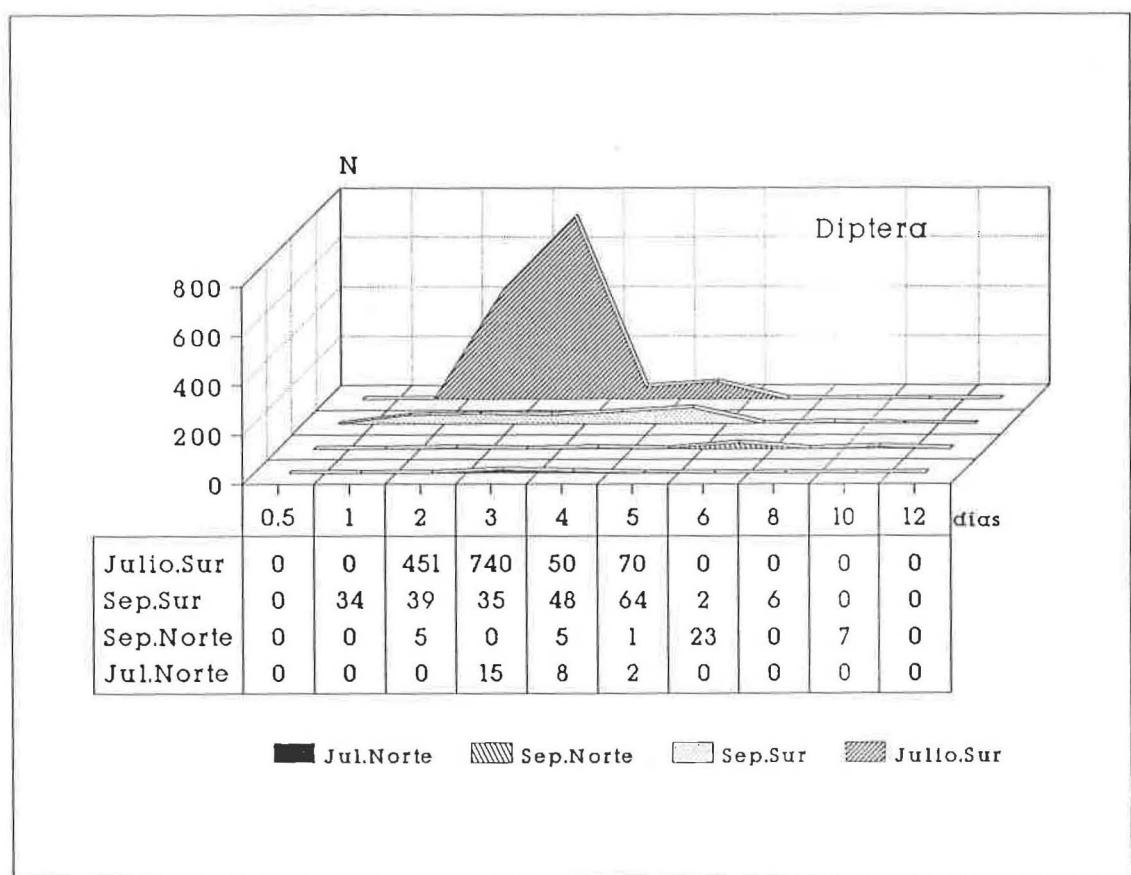


Figura 35.- Variación microsucesional de la abundancia de larvas de Dípteros en los cuatro muestreros.

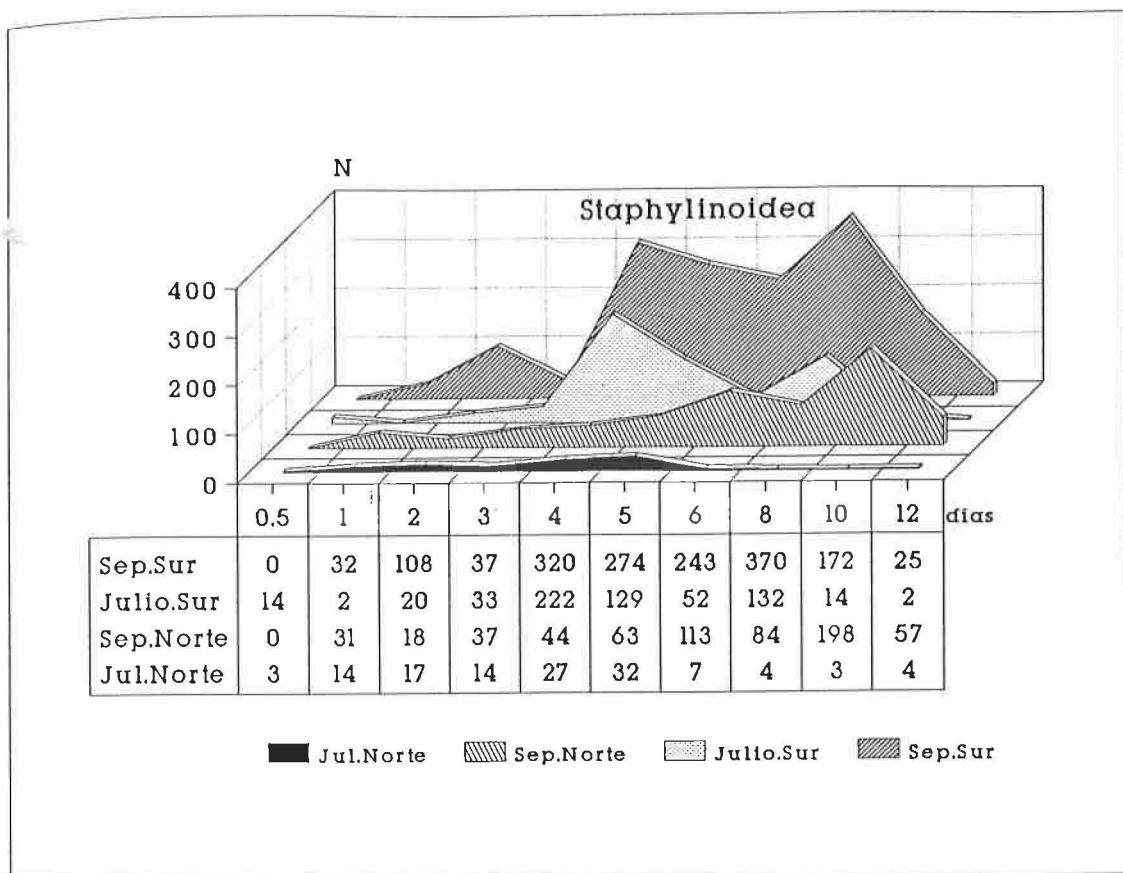


Figura 36.- Variación microsucesional de la abundancia de Estafilínidos en los cuatro muestreos.

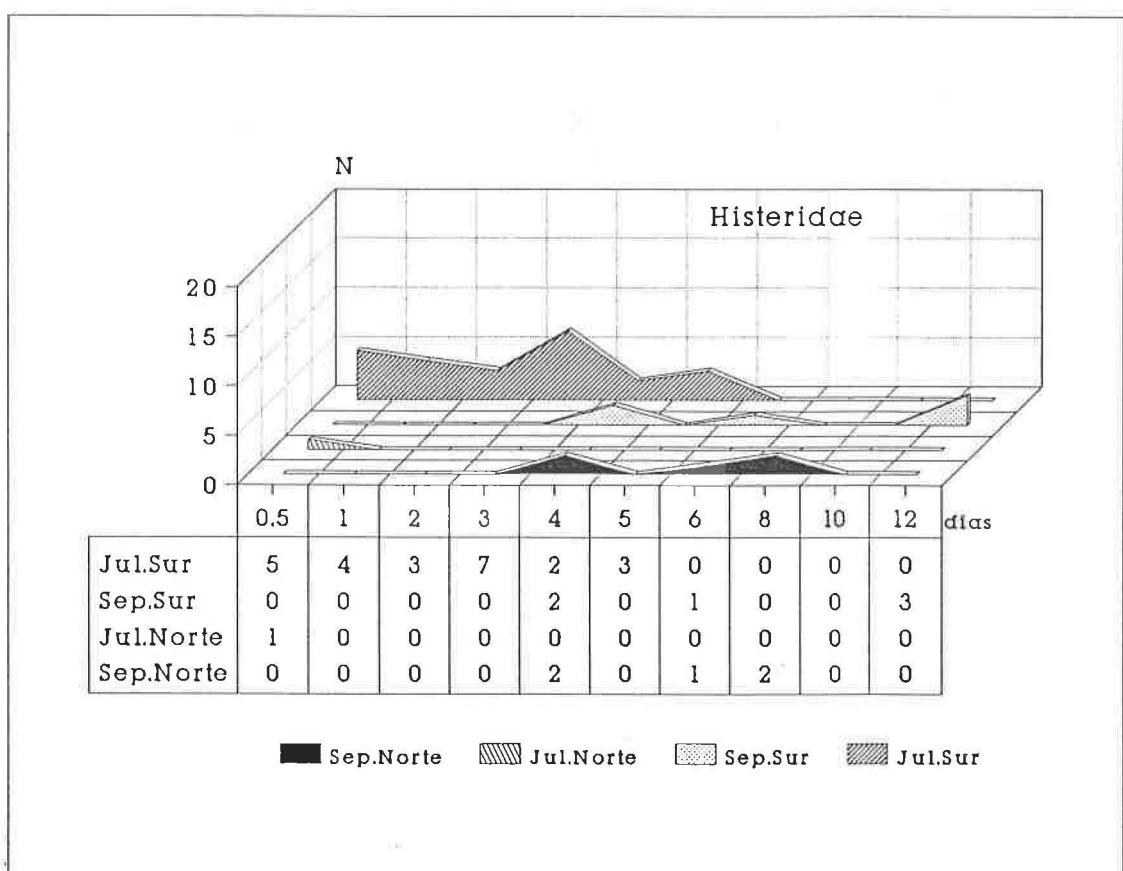


Figura 37.- Variación microsucesional de la abundancia de Histéridos en los cuatro muestreos.

Como puede desprenderse de las anteriores figuras, la aparición media sucesional (Tabla 8) y las curvas de colonización (Figura 38) son distintas para cada uno de los grupos taxonómicos considerados.

	JULIO		SEPTIEMBRE	
	Vert.Norte	Vert.Sur	Vert.Norte	Vert.Sur
<i>Sphaeridium</i>				
N	24	81	387	10
AMS	1.17	1.76	3.28	3.35
AN	2.80	3.05	4.82	1.52
B	198.5	669.9	3200.5	82.7
<i>Cercyon*</i>				
N	22	16	38	43
AMS	3.27	5.13	7.84	7.82
AN	3.90	2.51	6.62	3.43
B	15.8	11.5	27.4	31.0
<i>Staphylinidae</i>				
N	125	620	608	1441
AMS	4.83	5.79	8.11	6.69
AN	6.17	4.37	6.35	6.19
B	257.4	1330.5	1473.8	3059.7
<i>Histeridae</i>				
N	1	24	5	3
AMS	0.5	2.75	6.48	4.44
AN	1	5.14	2.78	1.80
B	5	120	25	15
<i>Diptera (larvas)</i>				
N	25	1311	41	228
AMS	3.40	2.81	6.49	3.80
AN	2.13	2.67	2.67	5.03
B	43.5	2281.1	71.3	396.8
<i>Anthicidae</i>				
N	9	16	1	50
AMS	6.06	4.51	12	9.40
AN	4.26	1.71	1	4.13
<i>Scarabaeidae</i>				
S	4	19	5	12
N	652	344	27	32
AMS	1.84	2.22	3.80	5.72
AN	3.21	3.89	4.83	5.63
B	4952.3	7422.3	398.8	2855.6

Tabla 8.- Valores de la riqueza (S), abundancia (N), aparición media sucesional (AMS), amplitud de nicho (AN) y biomasa expresada en miligramos de peso seco (B) para los diferentes grupos taxonómicos. \* En el grupo *Cercyon* están englobados los géneros de Hydrofilidos *Cercyon*, *Cryptopleurum* y *Megasternum*.

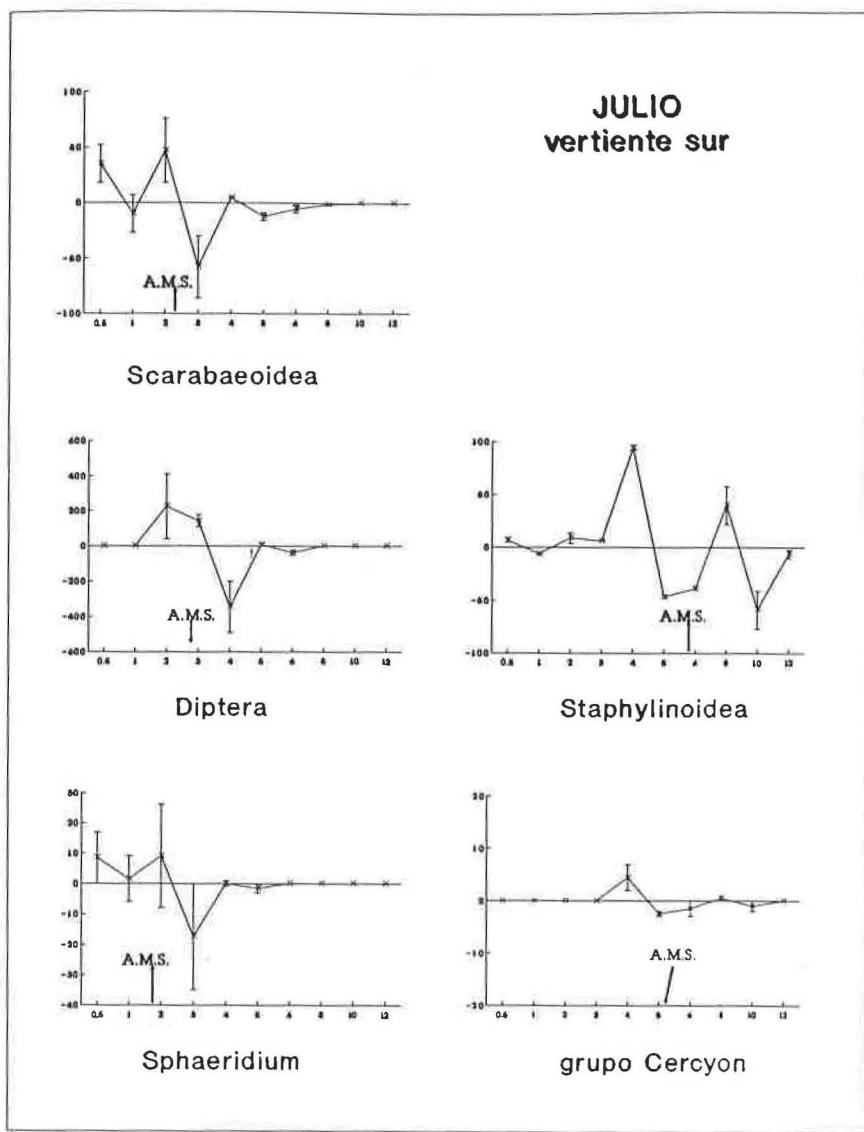


Figura 38.- Curvas de colonización de los diferentes grupos sistemáticos considerados, durante el muestreo meridional de julio. El número de individuos de cada periodo, es el resultado de la diferencia entre la abundancia recogida en ese periodo y la abundancia del periodo anterior. Ello puede suponer una tasa neta positiva (inmigración) o negativa (emigración). Las barras verticales indican la amplitud de dicha tasa y la aparición media sucesional (AMS) viene señalada con una flecha.

Los grupos estrictamente coprófagos: Escarabeidos (Figura 31) y Dípteros (Figura 35), no cabe duda de que poseen sus momentos óptimos de aparición en los primeros días tras la deposición de la hez.

Los Hydrofílidos aparecen en dos momentos diferentes. Por una parte, el género Sphaeridium (Figura 32), de hábitos tróficos inciertos, es propio de los primeros días y, por otra, los géneros Cercyon, Cryptopleurum y Megasternum (Figura 33) aparecen en las últimas fases. Las diferencias de tamaño entre los representantes de ambos grupos son más que notables (2.1 mm / 0.2 mm) y aunque Boving y Henriksen (1938) comentan que los estadios larvarios son eminentemente carnívoros,

Hafez (1939b), en una serie de estudios experimentales realizados con una de las tres especies de Sphaeridium existentes en la región paleártica, observa que las larvas poseen una alimentación coprófaga. También existen dudas sobre si la alimentación de los imágnes de Sphaeridium es coprófaga o carnívora pues hay indicaciones en ambos sentidos (Hammer, 1941; Mohr, 1943; Sanders y Dobson, 1966 o Koskela y Hanski, 1977). No parece haber dudas sobre la alimentación coprófaga de los adultos del género Cercyon (Benick, 1952).

Los Estafilínidos que habitan los excrementos constituyen un basto conjunto de especies cuya sistemática es todavía poco conocida y en el que se mezclan los hábitos coprófagos y predadores. En todo caso, considerado en su conjunto, nunca constituye un grupo con un momento de aparición máximo temprano (Koskela, 1972 ó Desiere, 1974). Muy posiblemente, la aparente bimodalidad de su aparición (Figura 36) y de sus curvas de colonización (Figura 38) se corresponden con los dos hábitos troficos.

Los Histéridos (Figura 37) que frecuentan las heces son predadores y, por lo visto, tan poco abundantes en estas latitudes como en norteuropa (Hanski y Koskela, 1977). Por último, los Anticídios (Figura 34) que aparecen en este estudio pertenecen posiblemente a una única especie del género Anthicus y no han sido citados antes en ningún otro estudio sobre fauna coprófila. Los ejemplares poseen un reducido tamaño (unos 3 mm) y su alimentación es probablemente saprófaga, lo que explicaría su aparición retardada.

La enumeración estricta de la sucesión de los diferentes grupos es difícil y el grado de solapamiento sucesional es grande. No puede rechazarse la hipótesis nula de un solapamiento completo en ninguno de los casos (Tabla 9), aunque el valor menor del solapamiento se produce en el muestreo que posee mayor abundancia, biomasa y, presumiblemente, riqueza (julio, vertiente sur). Sin embargo, aparecen valores de solapamiento específico significativos entre diferentes grupos, aunque nunca, excepto entre el grupo Cercyon y Anthicidae, se dan solapamientos recíprocos. Los valores significativos implican principalmente a grupos de reducida abundancia y aparición (Anticídios, Hydrofílidos o Histéridos) que solapan su aparición con la grupos de mayor abundancia (Escarabeidos ó Estafilínidos). Además, se producen generalmente entre grupos de idéntico comportamiento trófico. Cuando la aparición media sucesional se reduce debido a las condiciones climáticas, se pone de manifiesto que, a partir del sexto día aproximadamente, los elementos que aparecen son casi únicamente Estafilínidos (ver por ejemplo Tabla 4 ó Figura 20).

Durante los períodos más fríos disminuye la participación de los Escarabeidos y se incrementa la influencia de los Hydrofílidos del género Sphaeridium y de los Estafilínidos (Figura 39). Pese a ello, el orden microsucesional estimado en anteriores períodos se mantiene (ver Figuras 31 a 37). Dicho

Grupos	JULIO		SEPTIEMBRE	
	Vert.Norte 6	Vert.Sur 7	Vert.Norte 6	Vert.Sur 7
SG	0.756	0.560	0.741	0.879
V	480	2830.9	684.7	504.3
Chi-Cuadrado	57.49	72.13	57.49	72.13
	NS	NS	NS	NS
<u>Sphaeridium-Scarabaeidae</u>				
SNE	0.773	0.885	-	0.427
U	12.36	16.78	-	16.48
Chi-Cuadrado	16.92	16.92	-	16.92
<u>scarabaeidae-Sphaeridium</u>				
SNE	-	-	0.927	-
U	-	-	4.07	-
Chi-Cuadrado	-	-	15.51	-
<u>Cercyon-Staphylinidae</u>				
SNE	-	0.807	-	-
U	-	6.88	-	-
Chi-Cuadrado	-	16.92	-	-
<u>Cercyon-Anthicidae</u>				
SNE	-	0.907	-	-
U	-	3.14	-	-
Chi-Cuadrado	-	16.92	-	-
<u>Anthicidae-Cercyon</u>				
SNE	-	0.918	-	-
U	-	2.75	-	-
Chi-Cuadrado	-	16.92	-	-
<u>Anthicidae-Staphylinidae</u>				
SNE	-	0.673	-	-
U	-	12.67	-	-
Chi-Cuadrado	-	16.92	-	-
<u>Histeridae-Cercyon</u>				
SNE	-	-	-	0.221
U	-	-	-	9.04
Chi-Cuadrado	-	-	-	16.92
<u>Histeridae-Staphylinidae</u>				
SNE	-	-	0.306	0.349
U	-	-	11.83	6.32
Chi-Cuadrado	-	-	15.51	16.92
<u>Histeridae-Scarabaeidae</u>				
SNE	-	-	-	0.236
U	-	-	-	8.66
Chi-Cuadrado	-	-	-	16.92
<u>Histeridae-Diptera</u>				
SNE	-	-	-	0.138
U	-	-	-	11.89
Chi-Cuadrado	-	-	-	16.92

Tabla 9.- Valores del solapamiento general (SG) entre todos los grupos taxonómicos considerados para los estudios realizados en cada vertiente y mes; y valores del SNE que son significativos entre los diferentes grupos. Las cifras correspondientes a V, U y Chi-Cuadrado tienen por objeto comprobar la significación estadística, tanto de SG como de SNE, según Petraitis (1979, ver Tratamiento de los Datos, página 42).

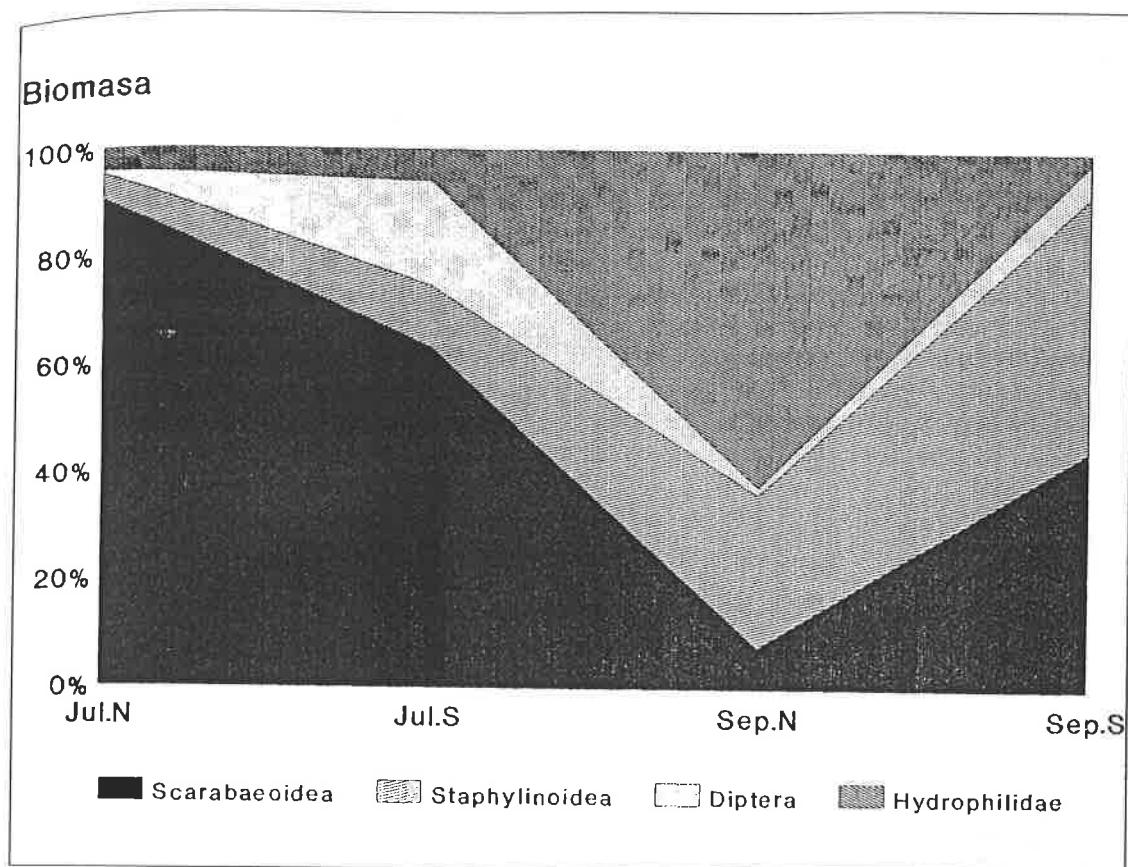


Figura 39.- Porcentaje de la biomasa total que representan los cuatro principales grupos taxonómicos en cada uno de los muestreos.

ordenamiento sucesional aparece asimismo en los diferentes análisis de agrupamiento realizados (Figuras 16d, 19d, 26b y 29c) y en el examen de la variación del Índice de Lewis (Figuras 24 y 28), en los que aparecen tres claros períodos de discontinuidad: uno primero sobre el segundo o tercer día que se corresponde con el auge de las poblaciones de Escarabeidos, un segundo que tiene lugar sobre el cuarto y sexto día debido a la aparición mayoritaria de los Estafilínidos y la caída de los coprófagos, sobretodo Escarabeidos; y un tercero sobre el décimo o duodécimo día que se corresponde con la práctica desaparición del único grupo abundante por entonces (Estafilínidos).

#### 4.5.3.2. Variación de los tiempos de aparición y permanencia con las condiciones ambientales.

La aparición media sucesional (AMS) varía dentro de cada uno de los taxones dependiendo de la época y la vertiente consideradas (Figura 40). Durante el mes de septiembre, los valores de la AMS son superiores a los de julio en todos los grupos, pero, en los muestreos realizados durante uno cualquiera de los meses, los valores de la AMS no varían uniformemente según la vertiente. En julio la AMS es incluso más temprana en la vertiente norte en casi todos los grupos.

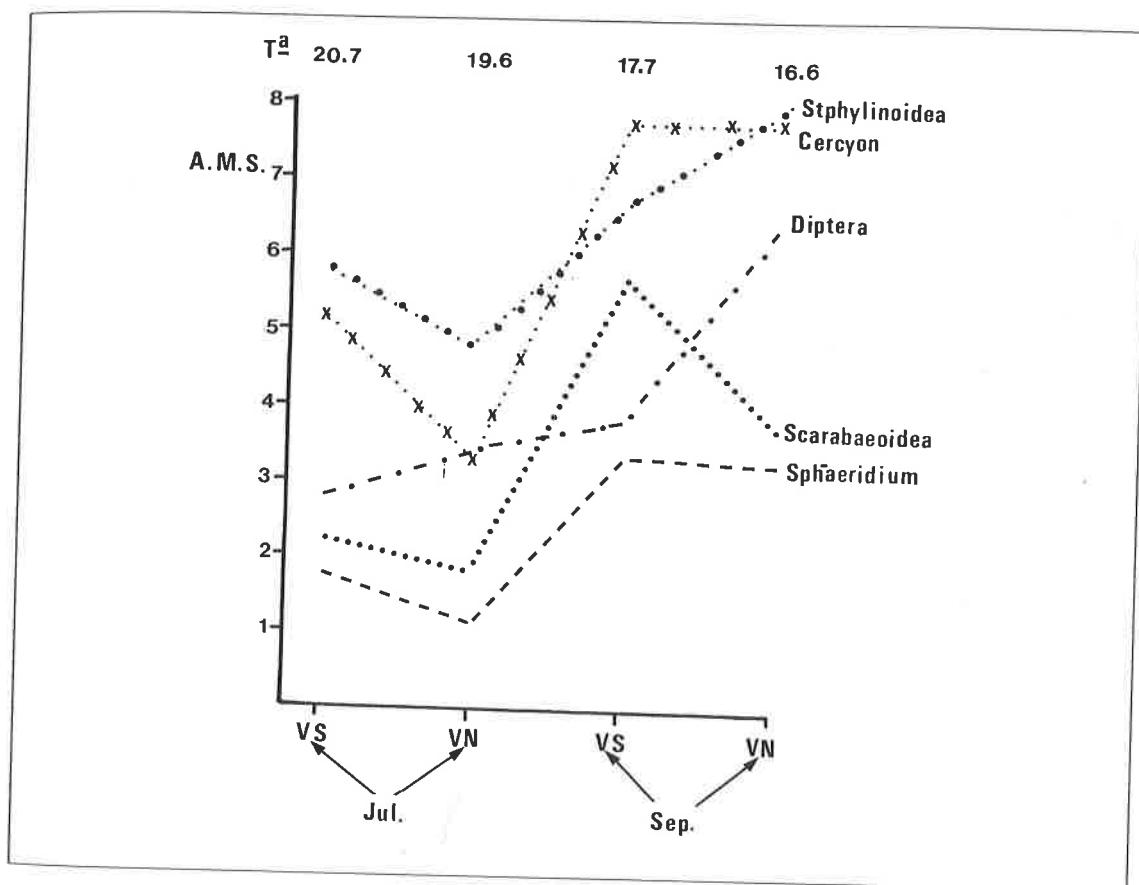


Figura 40.- Variación de la Aparición Media Sucesional (AMS, ver Tratamiento de los Datos, página 41) en los principales grupos taxonómicos durante los cuatro muestreos (VS = zona meridional, VN = zona septentrional). En la parte superior de la figura se señala, en grados centígrados, la temperatura media registrada en cada muestreo.

si bien la AMS no está correlacionada significativamente con la abundancia en ninguno de los grupos (Figura 41), la amplitud de nicho (AN) si lo está negativamente en Escarabeidos y positivamente en Sphaeridium e Histeridos (Figura 42), aunque en este último grupo los escasos valores de la abundancia hacen los resultados poco convincentes.

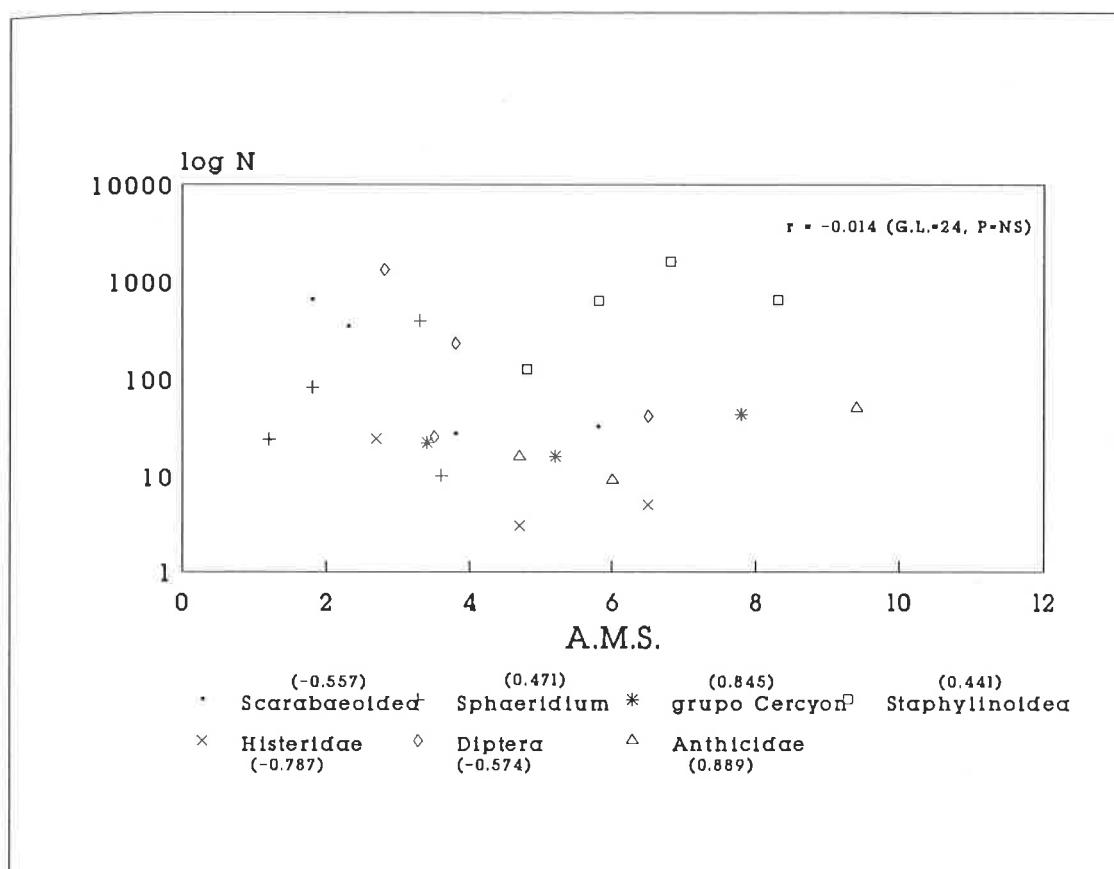


Figura 41.- Relación entre la Aparición Media Sucesional (AMS) y la Abundancia (N) para todos y cada uno de los grupos taxonómicos considerados.  $r$  es el coeficiente de correlación de Pearson y su valor dentro de cada grupo se indica entre paréntesis.

Además, en general la AN y la AMS están correlacionadas con un valor (0.344) cercano al significativo (0.388\*) y, dentro de cada uno de los grupos, los Escarabeidos muestran una correlación significativa (Figura 43).

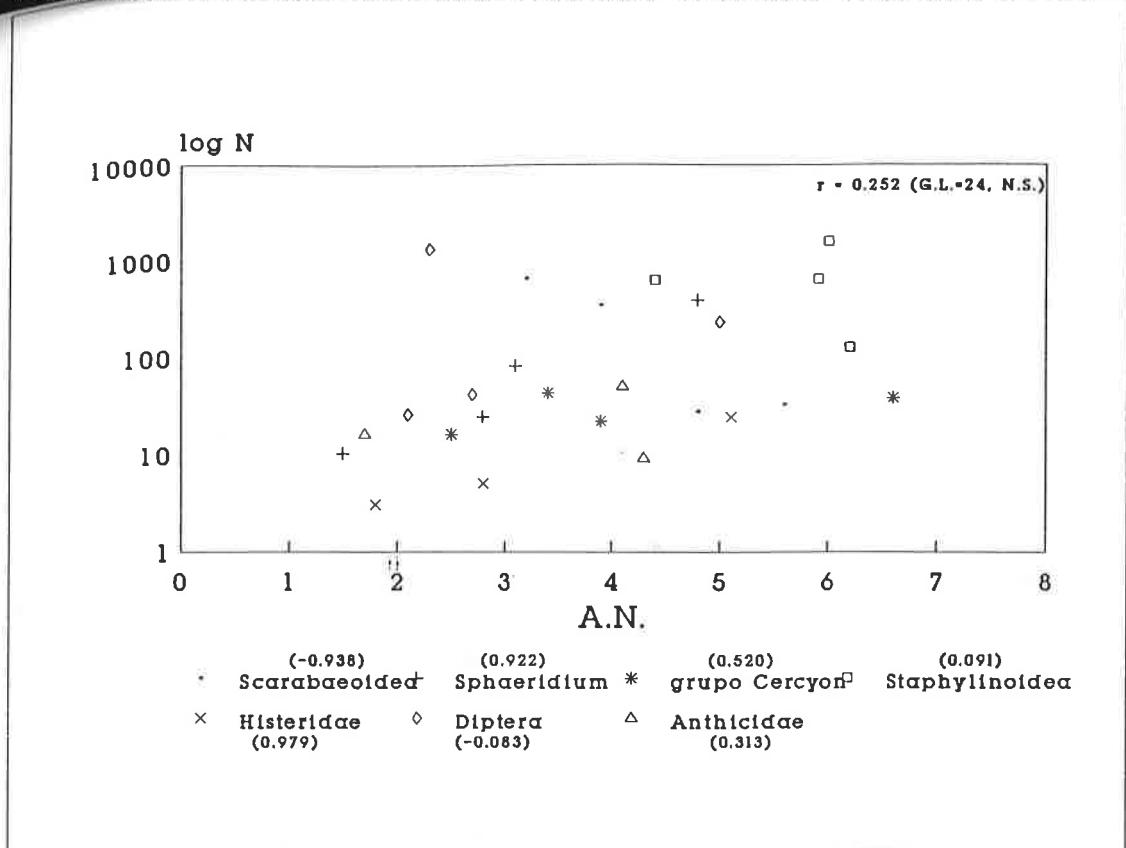


Figura 42.- Relación entre la Amplitud de Nicho (AN) y la Abundancia (N). Texto como en la figura anterior.

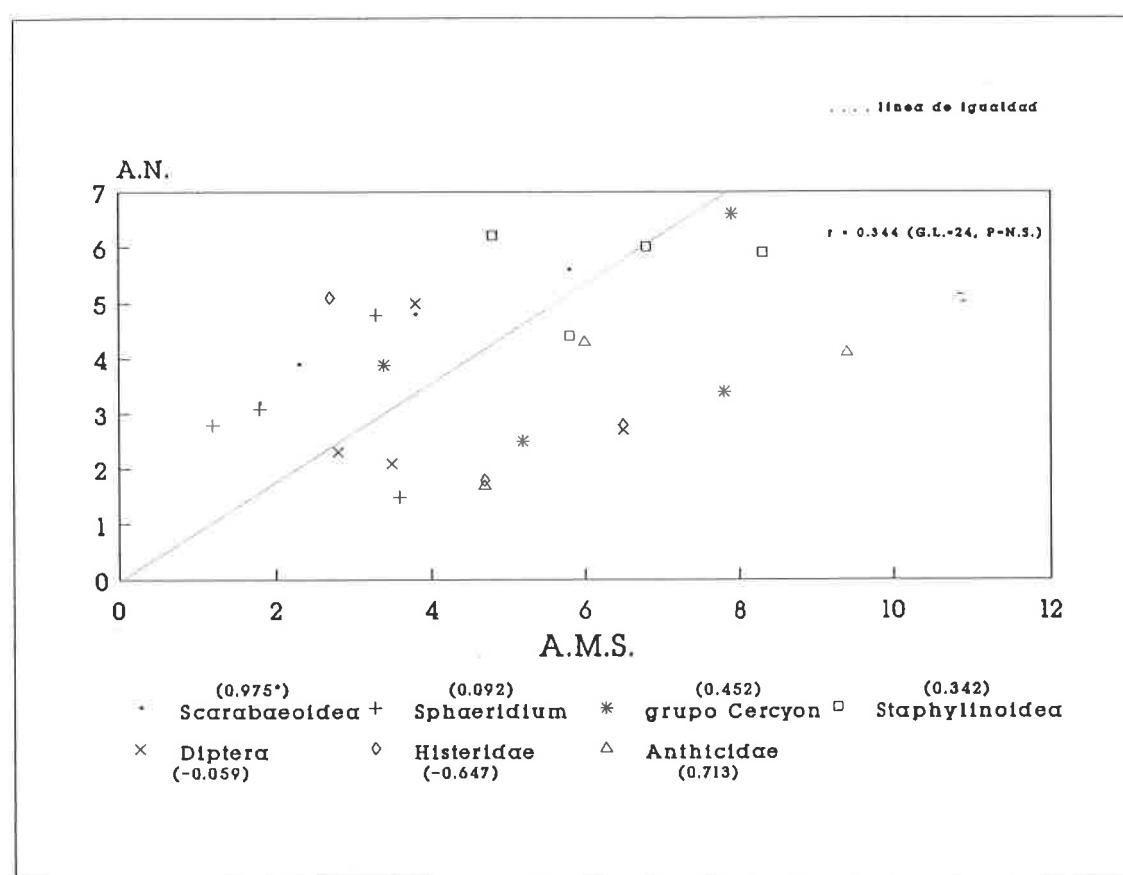


Figura 43.- Relación entre la Amplitud de Nicho (AN) y la Aparición Media Sucesional (AMS). Texto como en la figura 41.

Así pues, como tónica general, la AMS se retrasa de julio a septiembre, tal vez como consecuencia de la ralentización en la tasa de deshidratación. Los excrementos depositados durante el mes de septiembre, pierden entre 97.5 y 115 gramos de peso diarios durante los cuatro primeros días y los depositados en julio sufren pérdidas que oscilan entre los 127 y 135 gramos diarios. Por otra parte, entre las dos vertientes muestradas en un mismo periodo la AMS aumenta, disminuye o permanece constante, pero en todo caso sus variaciones son de menor cuantía. Sin embargo deben hacerse algunas consideraciones.

Durante julio, contra lo que cabía esperar, todos los grupos, excepto las larvas de Dípteros, disminuyen su AMS en las muestras situadas en la vertiente septentrional (ver Figura 40). En dicha vertiente se capturan menores biomassas de todos los grupos. Los Escarabeidos, el único caso en donde se determinaron a nivel de especie todos los ejemplares, posee además un riqueza mucho menor en esta vertiente (4/19). Por ello, no parece aventurado suponer que en este taxón, la AMS es mayor cuando la cantidad de especies es superior y esa riqueza puede estar más relacionada con la biomasa que con la abundancia, debido a la existencia de especies gran abundancia.

Las diferencias de tamaño dentro de cada uno de los grupos considerados son únicamente notables en Escarabeidos. En Estafilínidos son bastante menores y casi inexistentes dentro de cada uno de los dos grupos de Hydrofílidos considerados. De hecho, los tres anteriores grupos poseen un coeficiente de correlación altamente significativo entre abundancia y biomasa (0.813 \*\*), cosa que no ocurre en Escarabeidos (0.658 NS). Por ello, la abundancia en Escarabeidos no es el mejor indicador de la existencia de una comunidad rica y relevante en la descomposición de los excrementos.

La abundancia, como se ha comentado, no se correlaciona con la AMS, pero la AN si lo hace en dos grupos: *Sphaeridium* y Escarabeidos. Aunque en este último grupo la correlación entre N y AN sea negativa, podemos observar que la mayor riqueza, tanto en julio como en septiembre, se corresponde con una superior biomasa, mayor aparición media sucesional y mayor amplitud de nicho (Tabla 8).

Si los otros grupos taxonómicos: Estafilínidos, Dípteros y Cercyon, incrementan o no su AMS y AN con la abundancia es difícil de precisar. El grupo Cercyon varía poco su abundancia y biomasa entre los cuatro estudios y los Dípteros son un caso aparte. Efectivamente, se trata de poblaciones larvarias. Los adultos son atraídos mayoritariamente por los excrementos recién depositados, en donde realizan la oviposición hasta que la formación de una costra sobre el excremento se lo impide. De esta forma, las larvas van desarrollándose a un ritmo que, aunque varía según las condiciones térmicas tamponadas del excremento, no permite incrementar su permanencia más allá de la pupación. La AMS no puede prolongarse con la abundancia ya

que los individuos están constreñidos en su tiempo de aparición por la inevitabilidad de la pupación. En este caso pues, la variación de la AMS ha de deberse prioritariamente a la climatología y por ello se incrementa con el descenso de la temperatura media ambiental (Figura 40).

Durante el mes de septiembre, la AMS apenas varía en los dos grupos de Hydrofílidos, incrementa en la vertiente norte para los Dipteros y Estafilínidos como era de esperar y es mayor en la vertiente sur para los Escarabeidos coincidiendo con una mayor biomasa y riqueza.

#### 4.5.3.3. Relación entre pérdida de peso en el excremento y actividad faunística.

El total de la biomasa capturada sigue dos evoluciones en el tiempo distintas durante los muestreos de septiembre y julio (Figuras 44 y 45). En julio se recoge durante los primeros días el 46 % y el 79% del total, según la vertiente. En septiembre, en cambio, el reparto es más equilibrado a lo largo del periodo de tiempo muestreado, de manera que en la segunda mitad (del séptimo al duodécimo día) se capture entre el 29% y el 41% del total de la biomasa.

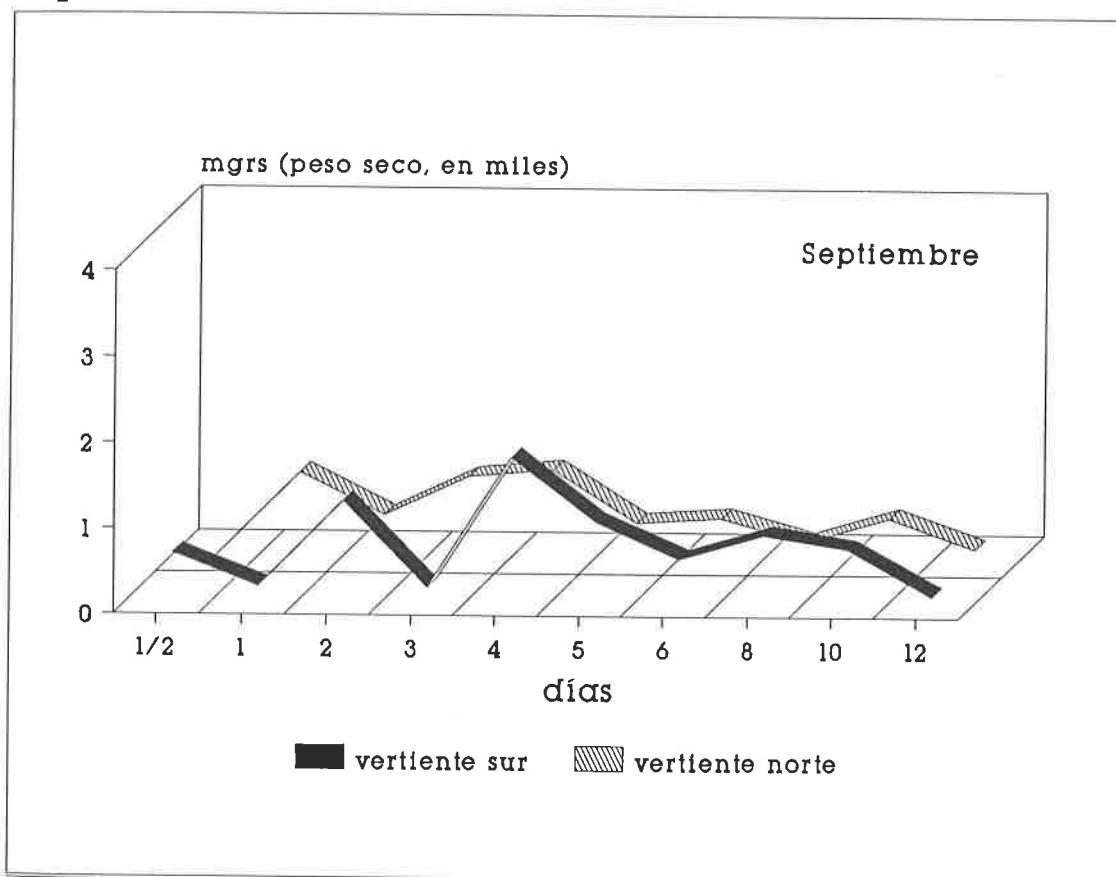


Figura 44.- Evolución del total de la biomasa capturada durante los dos muestreos efectuados en septiembre.

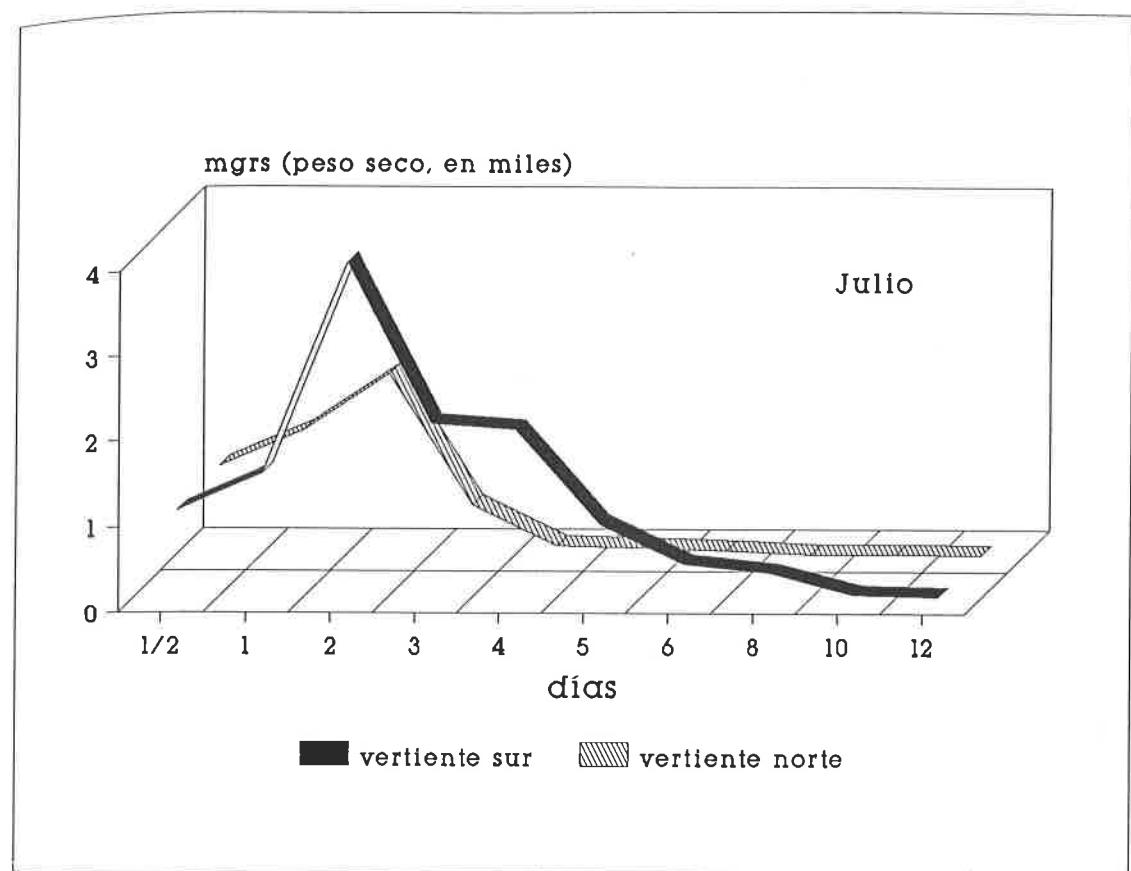


Figura 45.- Evolución del total de la biomasa capturada durante los dos muestreos efectuados en julio.

Si tomamos en consideración la evolución temporal del porcentaje de biomasa a diferentes tiempos sobre el total recogido (Figura 46), se observa gráficamente con más nitidez el fenómeno. En julio, la gran mayoría de la biomasa aparece durante los dos primeros días. El retraso de la AMS en septiembre, provoca que durante los tres primeros días el excremento no soporte una acción tan enérgica por parte de los insectos coprófilos. Además, dentro de un mismo periodo de muestreo, las muestras de la vertiente sur poseen, a partir del cuarto día, efectivos mayores que las de la vertiente norte, posiblemente debido a la existencia de comunidades más ricas y diversas.

Resulta interesante relacionar las gráficas anteriores y las correspondientes a la evolución del porcentaje de perdida de peso en los excrementos (Figura 13). Ya se comentó anteriormente que la pérdida de peso evolucionaba de manera diferente según las condiciones ambientales, de modo que la mayor temperatura media durante julio no aminoraba el ritmo de desecación hasta el cuarto o sexto día. Sin embargo, ahora

cabe preguntarse: ¿ Son las condiciones ambientales las principales responsables de éste efecto, o lo es la intervención de una biocenosis coprófila con mayor biomasa y capacidad degradativa durante los tres primeros días ?.

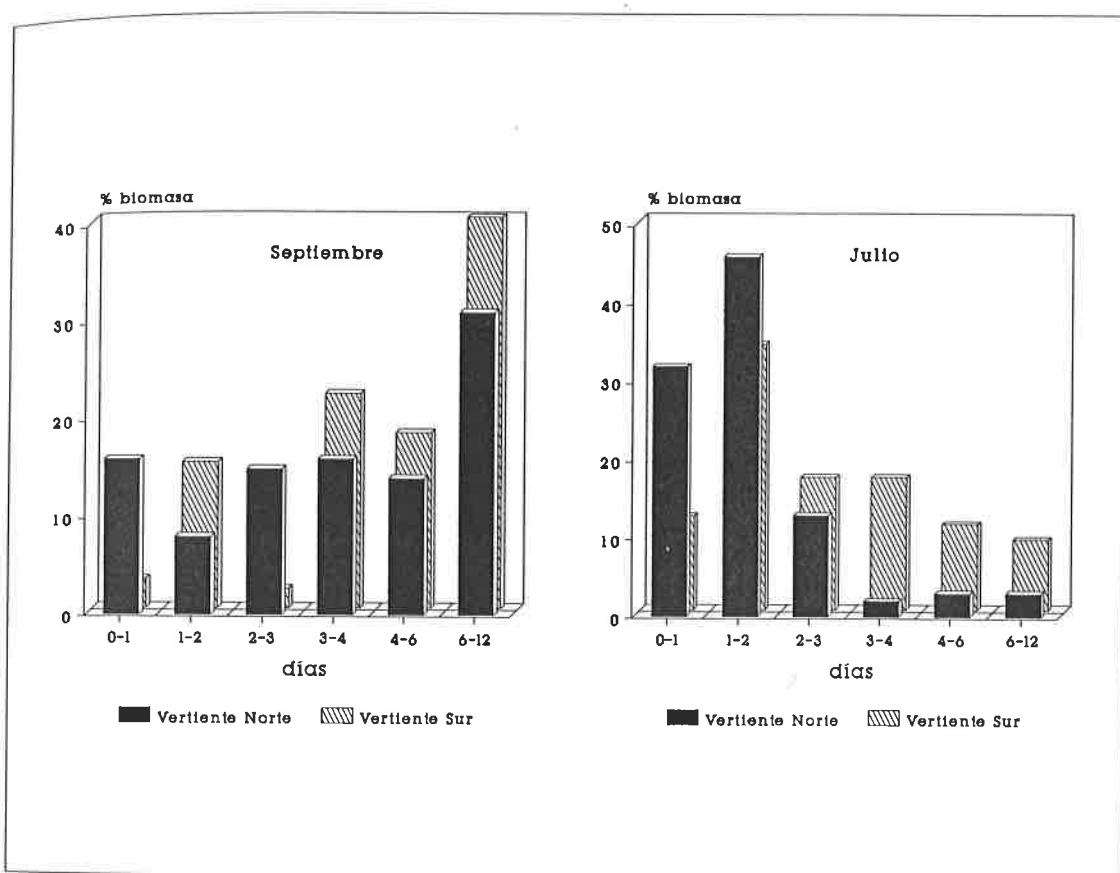


Figura 46.- Evolución del porcentaje de biomasa capturado a diferentes tiempos en los cuatro muestreos.

A tal efecto se realizó un experimento auxiliar colocando dos series de ocho excrementos de ganado vacuno, todos ellos de un kilogramo de peso. En una de las series, los excrementos fueron protegidos del exterior mediante una malla de plástico con luz de 1 mm para evitar la entrada de fauna. En la otra serie se permitió la colonización. Los excrementos se recogieron para la extracción de su fauna y su pesaje a uno, tres, cinco y diez días tras su colocación. La temperatura media ambiental fue claramente superior a la registrada en los estudios anteriores (24.5 grados centígrados).

La evolución del peso de los excrementos se muestra en la Figura 47 en donde, junto a los datos procedentes de este último experimento, se registran los aparecidos en la estación meridional de Gredos durante julio y septiembre. Los excrementos parecen sufrir pérdidas totales superiores cuando la temperatura ambiental es superior. Sin embargo, una estimación de la desviación típica del peso registrado a los tres días, realizada sobre 6 excrementos, arroja un valor de +/- 30 grs. Por ello, las diferencias en el total de peso perdido a diferentes temperaturas tras diez días hay que tomarlas con prudencia.

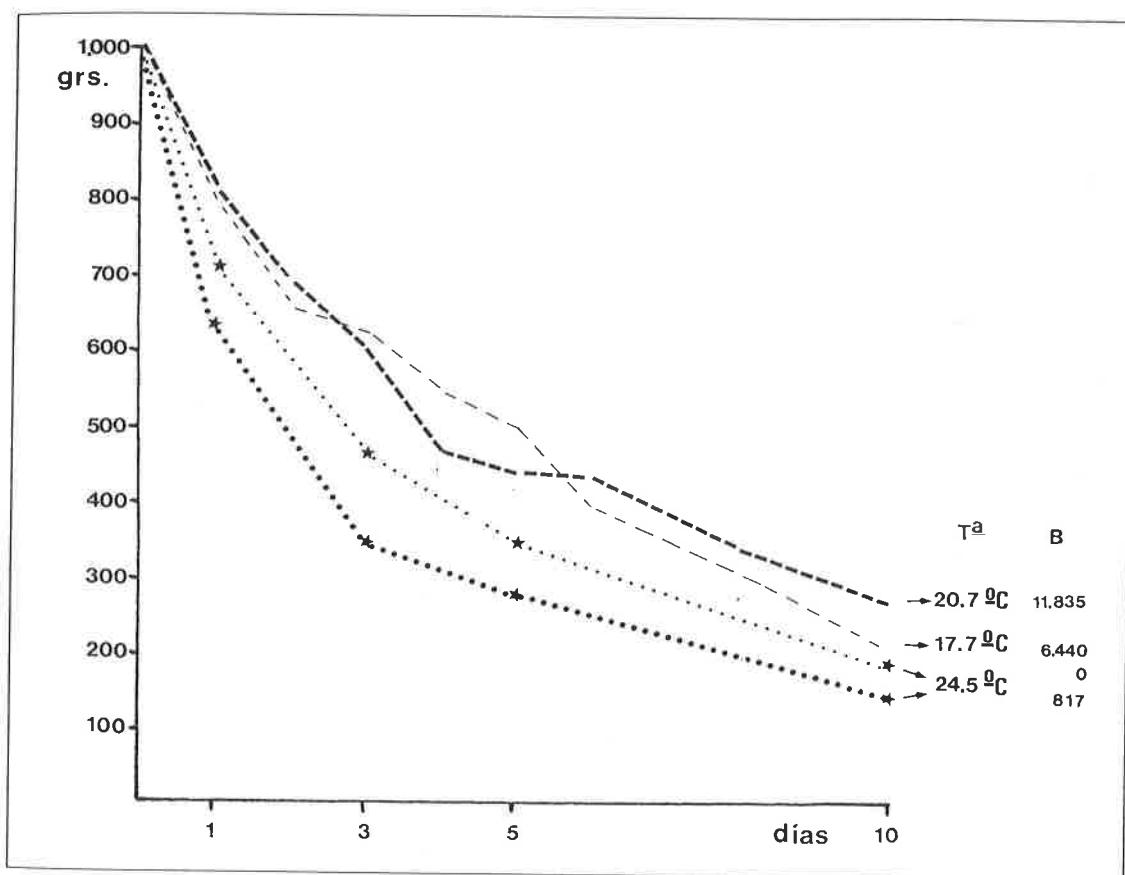


Figura 47.- Evolución del peso de los excrementos en cuatro situaciones diferentes, temperatura media y biomasa total capturada en cada caso. De arriba a abajo, datos procedentes de los muestreos meridionales de julio y septiembre, y de los muestreos auxiliares sin permitir y permitiendo la colonización faunística.

En cambio, si se aprecia que una mayor temperatura ambiental acelera el proceso de deshidratación durante los primeros días. Las pérdidas existentes en los excrementos que no contenían fauna coprófila son siempre menores a las que aparecen en excrementos colonizados. La Figura 48 muestra la evolución del porcentaje de pérdida de peso en cada periodo sobre el total perdido. Las pérdidas son mayores durante los tres primeros días si se permite la entrada de fauna, después estas se ralentizan considerablemente tal y como ocurría en los anteriores estudios. De nuevo un incremento en la temperatura ambiental acelera las pérdidas de peso en los primeros días, pero también la presencia de una escasa biomasa (817.3 mgrs, peso seco) acelera dichas pérdidas tempranas.

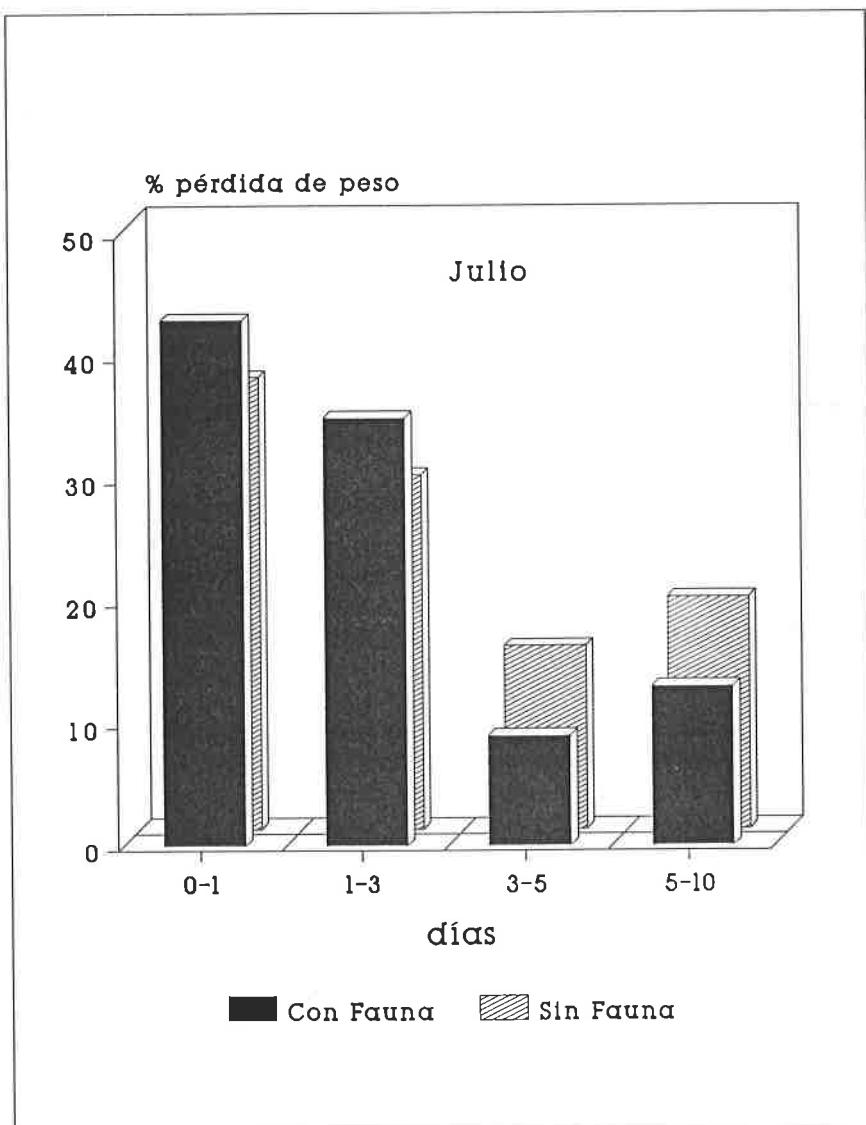


Figura 48.- Evolución del procentaje de pérdida de peso sobre el total perdido a diferentes intervalos de tiempo, durante el experimento auxiliar.

Aunque disminuyamos en 30 gramos (valor de la desviación típica mencionado anteriormente) el peso de los excrementos que no contenían fauna, e incrementemos en idéntica cantidad el peso de los que si la contenían, disminuyendo por tanto la diferencia de peso entre ambas series, el valor de la Chi-Cuadrado es de 11.4 ( $P=0.01$ ), siendo las diferencias de peso significativas estadísticamente. Realizando una estimación, se podría decir que durante los tres primeros días, entre un 9.5 % y un 27 % de las pérdidas de peso totales serían debidas a la acción faunística. Tras diez días, esas pérdidas oscilarían en tre un 2 % y 11% del total.

En las Figuras 49 y 50 se muestra la variación del peso de los excrementos en cada época de estudio para cada una de las vertientes. Existe una similitud en la forma de ambas figuras que tiene que ver con el momento elegido para la colocación de los excrementos (Figura 11). Durante el mes de septiembre, como se dijo, los excrementos se situaron al crepúsculo, y durante julio al amanecer. Como consecuencia, tras las primeras 12 horas la tasa de desecación es mayor en julio y se equipara después entre ambos meses tras el primer o segundo día. Esa diferencia en el momento de colocación, provoca disimilitudes fundamentales en la fauna capturada en las primeras doce horas. Los excrementos depositados al crepúsculo no capturan ningún ejemplar excepto 2 individuos de Geotrupes ibericus (ver Tablas 6 y 7).

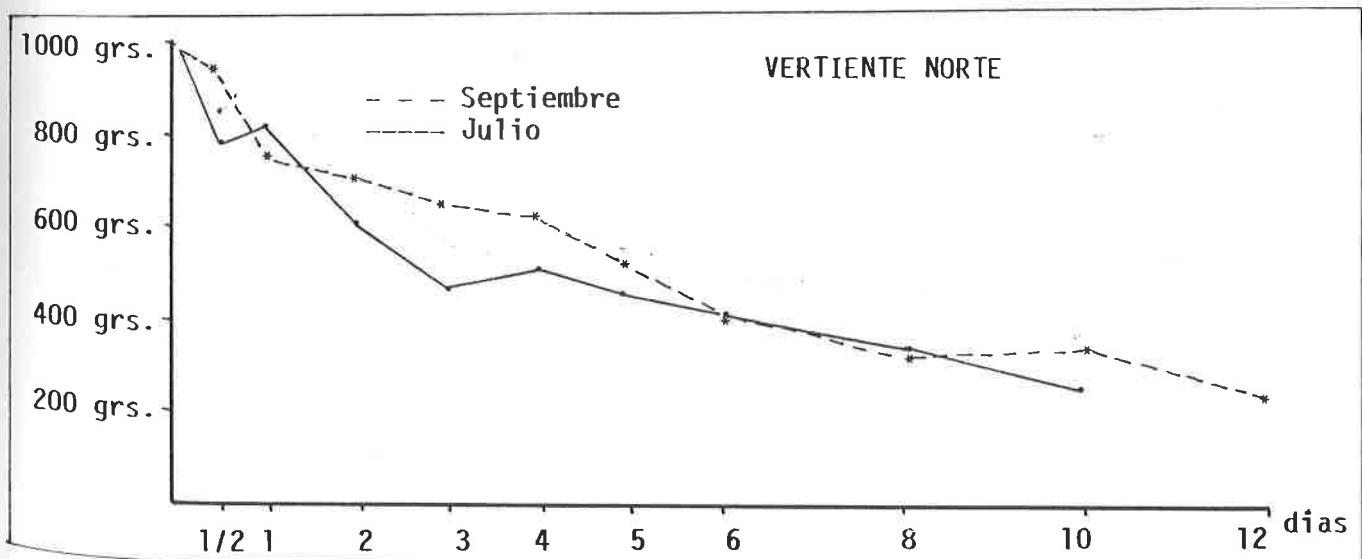


Figura 49.- Variación temporal del peso de los excrementos situados en la zona septentrional durante julio y septiembre.

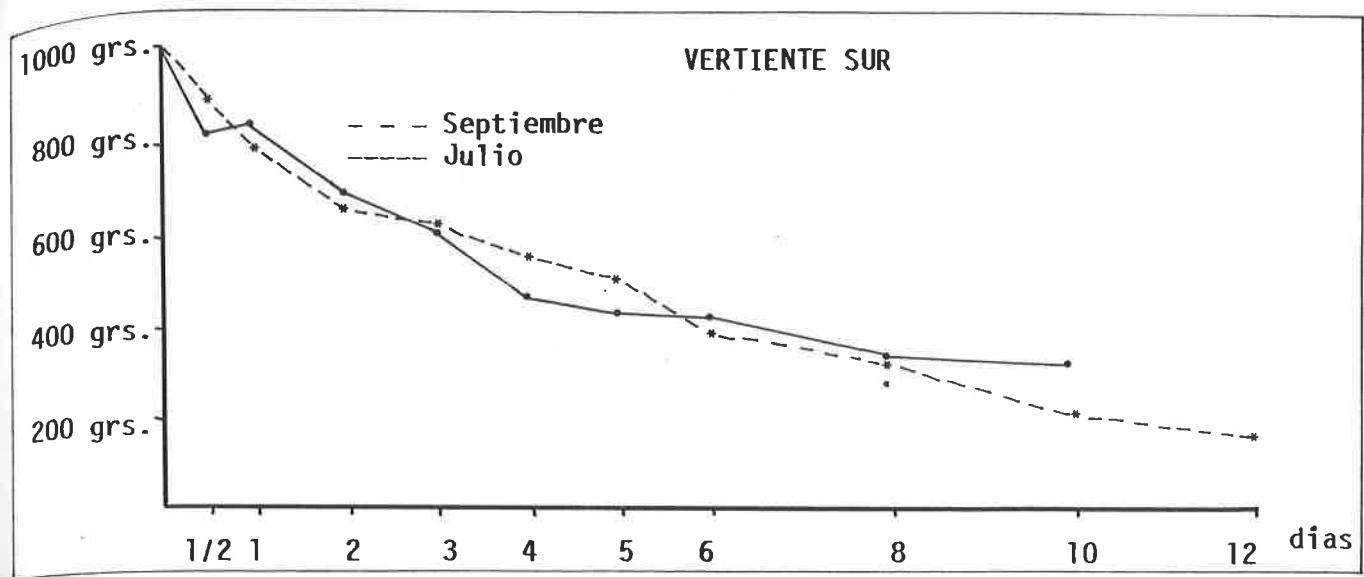


Figura 50.- Variación temporal del peso de los excrementos situados en la zona meridional durante julio y septiembre.

#### 4.5.4. El proceso microsucesional en los Escarabeidos.

Hasta ahora, por los resultados de los análisis efectuados, los Escarabeidos coprófagos incrementan sus efectivos con aumentos de la temperatura ambiental media, como los registrados entre ambos períodos de muestreo. Además, puede decirse que siempre aparecen ligados a los primeros momentos tras la deposición de un excremento (ver Figura 31). En general la AN y la AMS están correlacionadas positivamente en Escarabeidos y existen evidencias que permiten sospechar un incremento de la AMS y la AN con la riqueza y la biomasa.

	S	N	B	AMS	AN	N1	N2	E
JVS	19	344	7422.3	2.3	3.9	10.2	8.7	0.84
JVN	4	652	4952.1	1.8	3.2	1.3	1.1	0.46
SVS	12	32	2860.1	5.8	5.6	2.2	1.7	0.59
SVN	5	27	398.7	3.8	4.8	2.7	2.3	0.79

Tabla 10.- Valores de la riqueza (S), abundancia (N), biomasa (B), aparición media sucesional (AMS), amplitud de nicho (AN), diversidad (N1 y N2) y equitabilidad (E) según Hill (1973) para los cuatro estudios efectuados (JVS=julio, vertiente sur. JVN=julio, vertiente norte. SVS=septiembre, vertiente sur. SVN=septiembre, vertiente norte.)

La Tabla 10 informa de las características básicas de las comunidades de Escarabeidos en los cuatro estudios efectuados. Los valores del índice de diversidad de Hill ( $N_1$  y  $N_2$ ) nos indican el número de especies abundantes y muy abundantes, siendo bajos en todos los casos, excepto en el estudio efectuado durante julio en la vertiente sur. En estas situaciones de alta dominancia es interesante subrayar que el índice de asociación global no es significativo (Tabla 5).

Species	SNE	U	GL	dat.trans.
1-2	0.384	53.65	5	N.S.
2-1	0.044	199.43	5	N.S.
1-3	0.146	107.80	5	N.S.
3-1	0.039	409.63	5	N.S.
1-4	0.299	67.70	5	N.S.
4-1	0.017	861.88	5	N.S.
1-5	0.304	66.69	5	N.S.
5-1	0.034	414.03	5	N.S.
2-3	0.813	13.23	5	N.S.
3-2	0.824	24.32	5	N.S.
2-4	0.559	37.25	5	N.S.
4-2	0.897	22.97	5	N.S.
2-5	0.876	8.47	5	S.
5-2	0.874	16.44	5	N.S.
3-4	0.312	146.95	5	N.S.
4-3	0.846	35.55	5	N.S.
3-5	0.600	64.41	5	N.S.
5-3	0.702	43.10	5	N.S.
4-5	0.701	75.21	5	N.S.
5-4	0.266	161.59	5	N.S.
<hr/>				
S	SG	V	GL	
5	0.845	97.36	20	N.S.
19	0.724	222.45	108	N.S.
<hr/>				

Tabla 11.- Valores de los solapamientos de nicho específicos (SNE) entre las cinco especies abundantes del muestreo realizado durante julio en la vertiente sur y comprobación de su significación (S= significativo, NS= no significativo) según Petraitis (1975 y 1985). La ultima columna indica la existencia de significación utilizando datos transformados por Log  $x+1$ . Asimismo se recogen los datos del solapamiento general (SG) y su significación, según el mismo autor, para las cinco especies más abundantes y para el total de las especies recogidas. S = número de especies y GL = grados de libertad (para mejor comprensión ver el apartado Tratamiento de los Datos). 1=*E. fulvus*, 2=*O. vacca*, 3=*O. lemur*, 4=*O. similis* y 5=*A. bonvouloiri*.

Averiguar el solapamiento general, requiere pocos ceros en los datos. Cuando la dominancia es alta, el anterior requisito reduce la posibilidad de conocer dicho solapamiento y permite, únicamente, averiguar el solapamiento específico entre dos o tres especies a lo sumo. Por ello, la única medida de solapamiento general verosímil es la efectuada con los datos del estudio realizado durante julio en la vertiente sur (Tabla 11) que, aunque para las cinco especies abundantes ofrece un valor alto (0.845), no llega a ser significativo ( $V=97.36 > \text{Chi-Cuadrado} = 31.41$ ) y se rechaza la hipótesis nula que presupone un solapamiento general entre las especies tomando en consideración los diferentes tiempos microsucesionales. Sin embargo, los valores de solapamiento entre pares de especies son altos en algunos casos. La transformación de cada valor por  $\log x+1$  permite que exista una significación de los solapamientos, tanto si consideran las cinco especies más abundantes, el total de especies o cada una de las comparaciones entre pares de especies.

Si tenemos en cuenta a las especies, durante julio en la vertiente sur no aparece ninguna relación entre AN y AMS. En realidad la gran mayoría de las especies se concentran entre los dos y cuatro días de aparición media sucesional y 1,5 y 3,5 de amplitud de nicho sucesional (Figura 51).

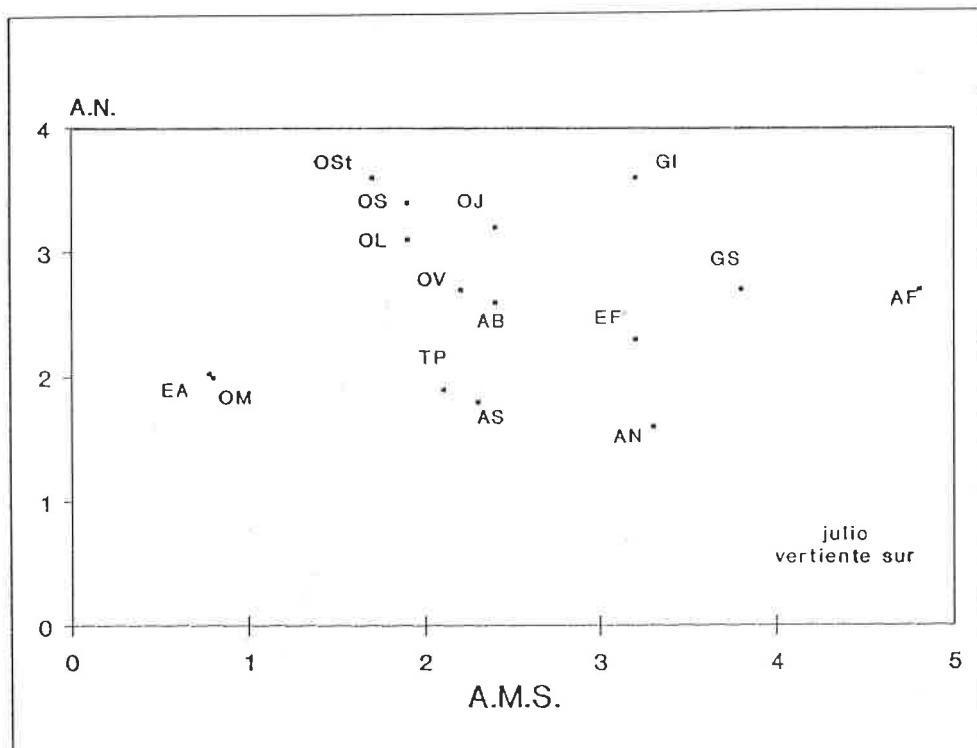


Figura 51.- Relación entre la Aparición Media Sucesional (AMS) y la amplitud de nicho sucesional (AN) en las especies de Scarabaeoidea que aparecen en la zona meridional durante julio. Se han utilizado las iniciales del género y la especie para representar la posición de cada especie (ver Tabla 4) y no se incluyen aquellas que aparecen en un sólo intervalo de tiempo.

Sin embargo, las especies abundantes de este estudio (con mas del 5% del total de jemplares) muestran una alta correlación positiva entre AN y abundancia (0.90, ver Figura 52) y otra negativa entre AMS y abundancia (-0.87, ver Figura 53), aunque en ambos casos no lleguen a ser significativas.

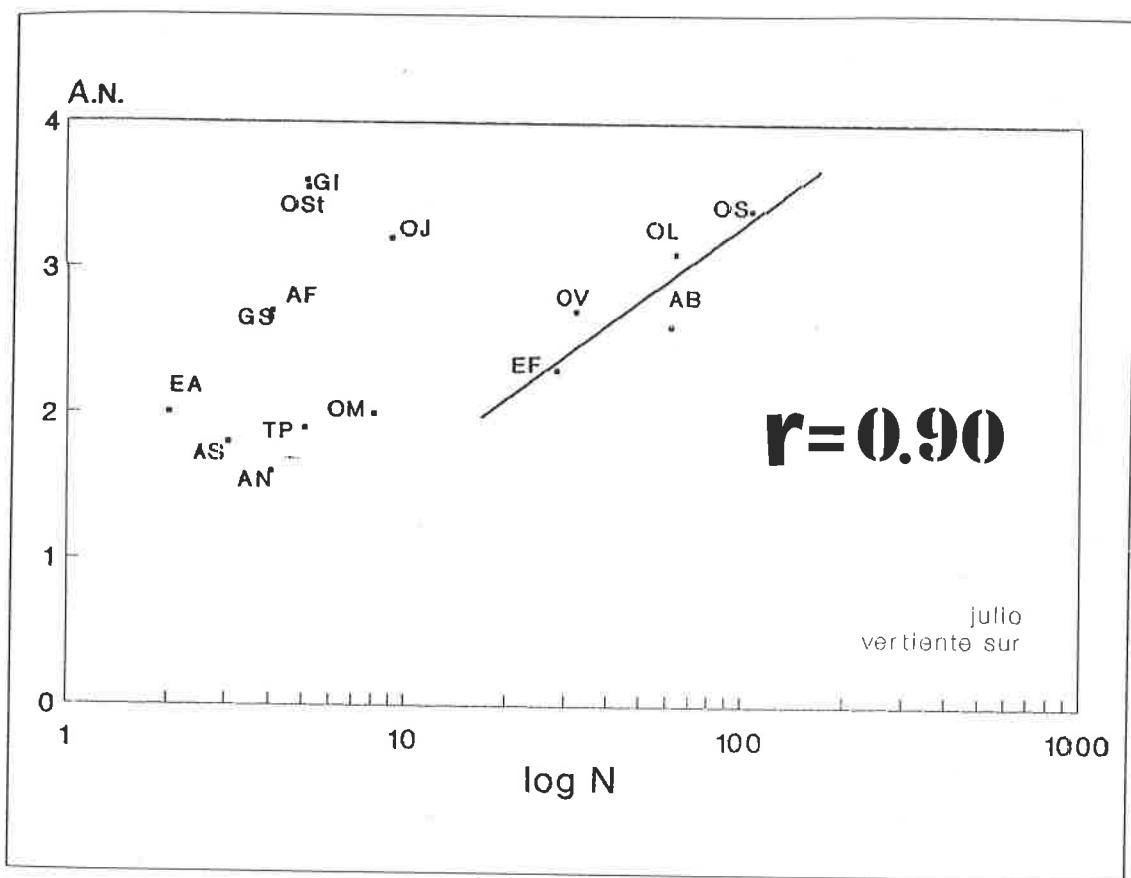
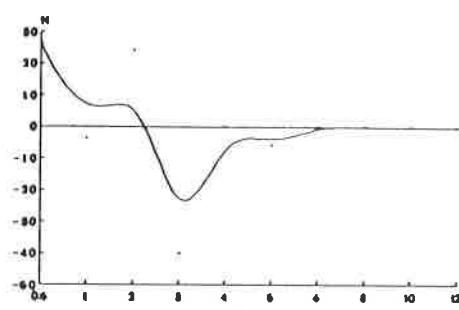


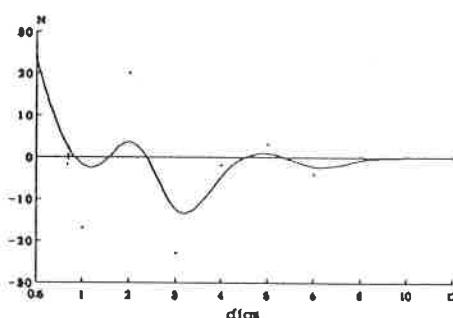
Figura 52.- Relación entre la Amplitud de Nicho (AN) y la Abundancia (N). Resto del texto como en la Figura anterior.

Examinando las curvas de colonización de esas mismas especies abundantes (Figura 54), vemos que todas ellas aparecen en las primeras 12 horas de insolación, durante la noche de ese primer día no existe colonización y entre el segundo y tercer día apenas existe inmigración, excepto en el caso de *Euoniticellus fulvus*. Además, las especies accesorias no muestran unos periodos de aparición diferentes a las abundantes. Independientemente del número de ejemplares, los individuos de todas las especies se encuentran en los primeros cinco días (ver Tabla 4).

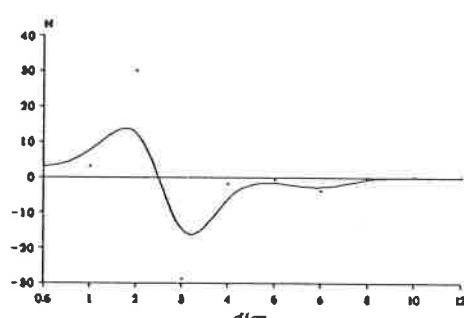
Julio  
vertiente sur



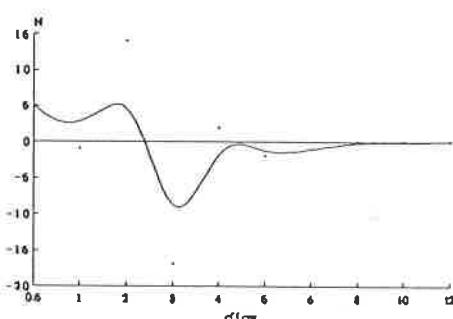
*Onthophagus similis*



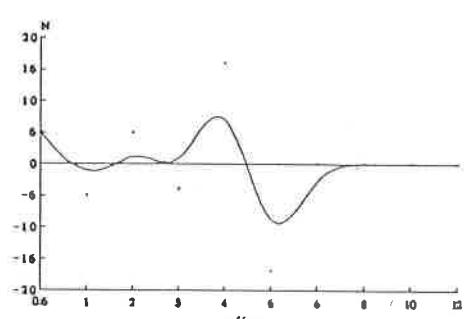
*Onthophagus lemur*



*Aphodius bonvouloiri*



*Onthophagus vacca*



*Euoniticellus fulvus*

Figura 54.- Curvas de colonización de las 5 especies más abundantes durante el muestreo meridional de julio. El número de individuos de cada periodo, es el resultado de la diferencia entre la abundancia recogida en ese periodo y la abundancia del periodo anterior. Ello puede suponer una tasa neta positiva (inmigración) o negativa (emigración).

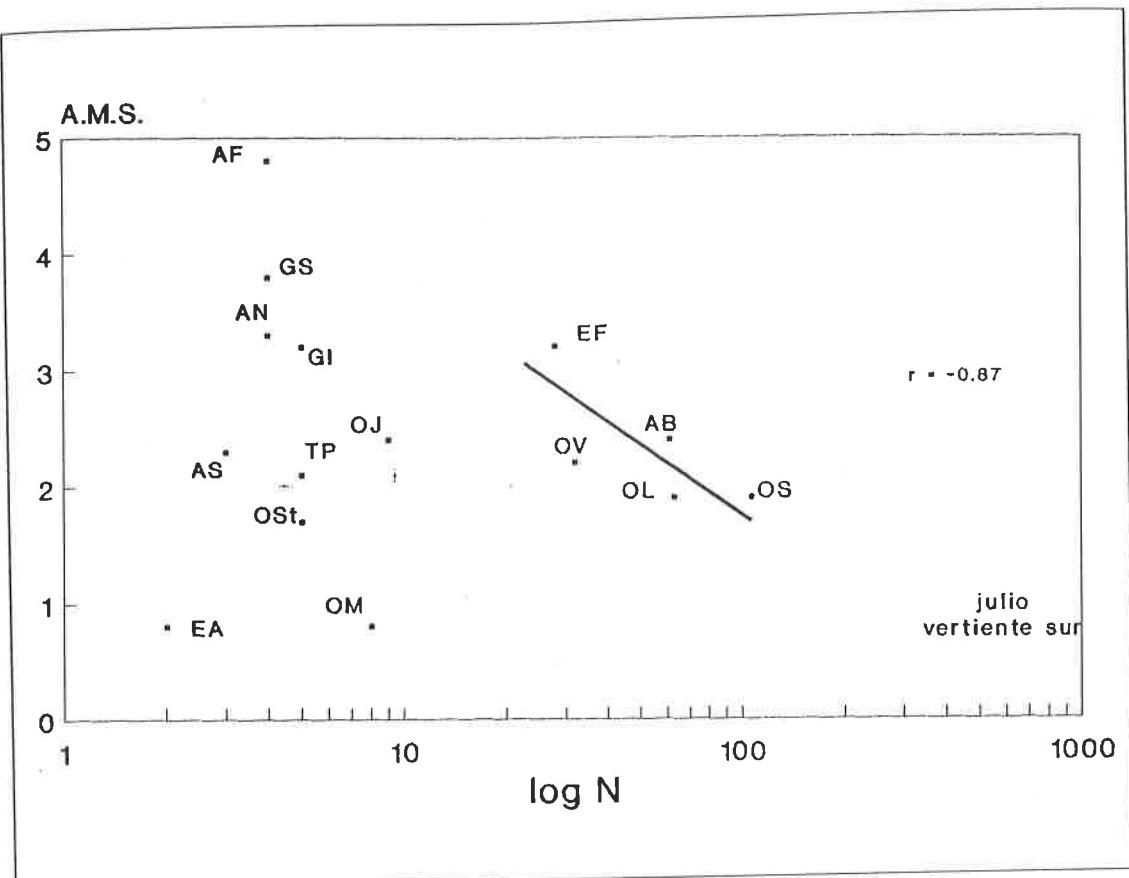


Figura 53.- Relación entre la Aparición Media Sucesional (AMS) y la Abundancia (N). Resto del texto como en la Figura 51.

En el resto de los muestreos realizados, la escasez de especies con cierta abundancia impide conocer si las relaciones entre AN, AMS y abundancia o tamaño, existen o no. No obstante, la variación de estos valores para una misma especie entre los diferentes estudios, aporta algunos resultados interesantes (Tabla 12).

		Jul.VS	Jul.VN	Sep.VS	Sep.VN
<i>Onthophagus similis</i>	N	106	-	-	17
	AMS	1.82	-	-	3.65
	AN	3.36	-	-	4.45
<i>Onthophagus joannae</i>	N	9	-	7	-
	AMS	2.33	-	5.24	-
	AN	3.24	-	3.27	-
<i>Aphodius bonvouloiri</i>	N	61	648	-	7
	AMS	2.42	1.83	-	2.27
	AN	2.60	3.19	-	2.58
<i>Geotrupes ibericus</i>	N	5	-	8	-
	AMS	3.15	-	4.65	-
	AN	3.57	-	4.57	-

Tabla 12.- Valores de la aparición media sucesional (AMS), amplitud de nicho sucesional (AN) y abundancia (N) en las cuatro especies comunes a los cuatro estudios en abundancia.

Tanto la AMS como la AN se reducen dentro de una misma vertiente durante el mes de julio y, cuando se incrementa la abundancia considerablemente, la AN se reduce menos que la AMS e incluso aumenta. La AMS reduce mucho su valor si existen altas abundancias.

La única especie en la que podemos comparar con fiabilidad sus curvas de colonización es Aphodius bonvouloiri (Figura 55). Las abundancias entre ambas vertientes para cada uno de los tiempos de captura considerados son significativamente diferentes (valor de Chi-Cuadrado = 63.96,  $P < 0.001$ ). Durante julio, en la vertiente septentrional en donde esa especie es dominante, A. bonvouloiri aparece en los excrementos más rápidamente. Sin embargo, la desaparición se produce mayoritariamente sobre el tercer día en ambos casos. Parece existir pues, una relación entre abundancia y rapidez de llegada que reduce el valor de AMS y explicaría la correlación negativa entre AMS y abundancia. No se observa, en cambio, que las escasas variaciones térmicas registradas o la abundancia afecten al momento elegido para abandonar mayoritariamente las heces. Además la AN se incrementa con la abundancia.

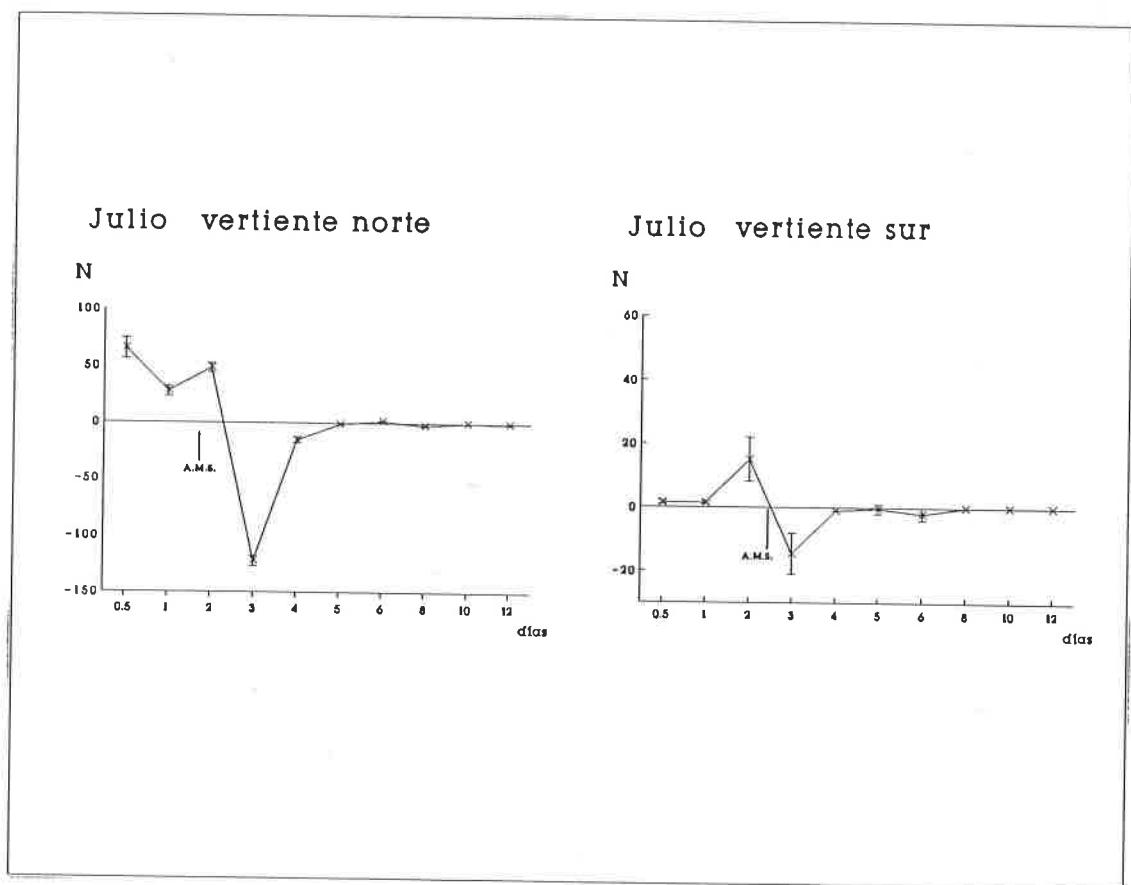


Figura 55.- Curvas de colonización de Aphodius bonvouloiri en los dos estudios efectuados durante julio. Resto del texto como en la figura anterior.

Por otra parte, la variación de los efectivos de las especies con el tiempo, no parece modificarse con el sexo. En ninguna de las especies abundantes las curvas de aparición difieren entre ambos sexos (vease, como ejemplo, la Figura 56).

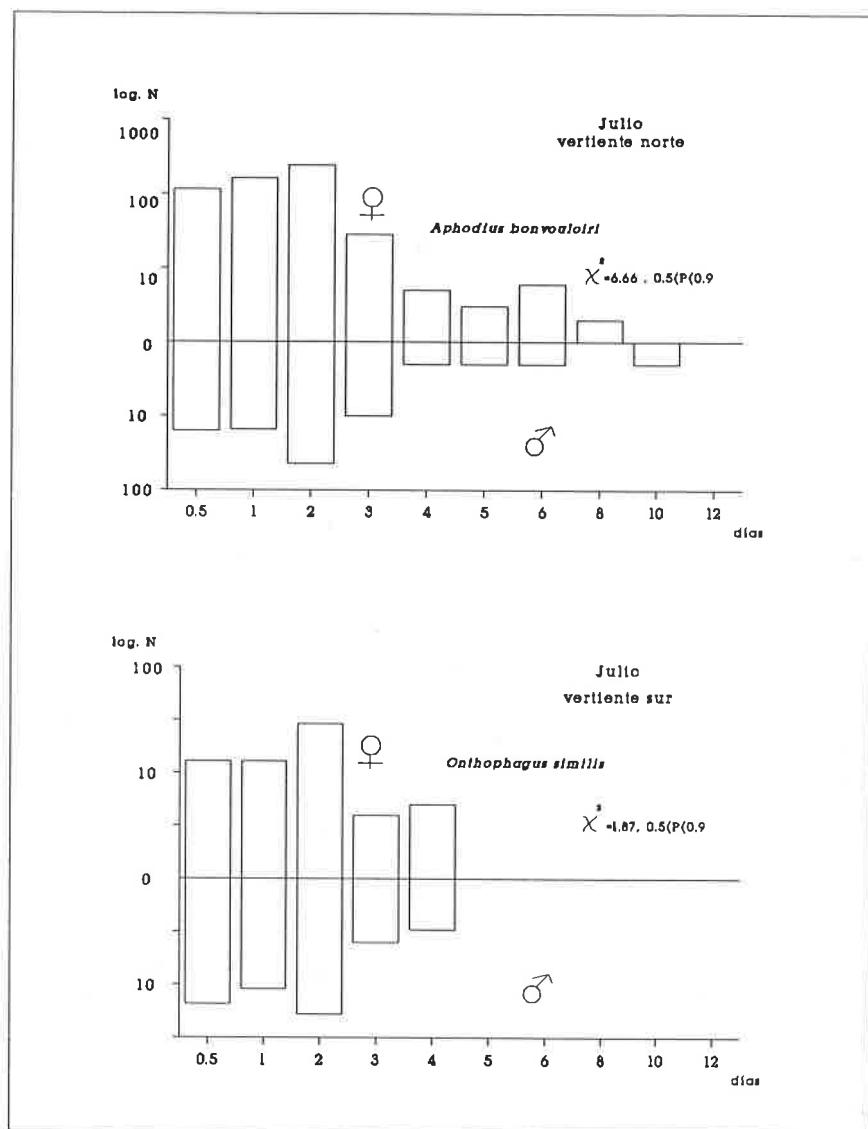


Figura 56.- Evolución microsucesional de las capturas de machos y hembras en las dos especies más abundantes y comprobación de la significación estadística de las diferencias de captura según sexo.

Durante el transcurso del "envejecimiento" de los excrementos, se detectan cambios en la composición faunística. Como vimos en capítulos anteriores (Figuras 18, 19 y 22) en el estudio realizado durante julio en la vertiente sur, se observa que al segundo y quinto día existen claras discontinuidades y que los excrementos de primer día, del segundo al quinto día y del sexto día, forman tres grupos homogéneos. Tanto la riqueza como la abundancia decrecen a lo largo de la microsucesión (Figura 21). Los tres grupos formados con los análisis de asociación, coinciden con las discontinuidades observadas en el análisis de agrupamientos y se corresponden, en el caso del segundo día, con el fin del periodo de aparición de algunas especies accesorias, con el apogeo de las abundantes y con la aparición de algunas otras como Geotrupes stercorarius y G. ibericus; y, en el caso del quinto día, con la reducción drástica de los efectivos de la mayoría de las especies. Estas discontinuidades quedan bien patentes en la variación del Índice de Lewis (Figura 23).

#### 4.6. Discusión.

##### 4.6.1. Segregación microsucesional y papel de la predación.

Se ha estudiado en este trabajo una de las cuatro "oleadas de invasión" descritas por Desiere (1974, ver apartado 4.2.2.), más concretamente la denominada segunda oleada de invasión, que tiene lugar aproximadamente durante la primera semana tras la deposición del excremento en latitudes templadas. Los imagoes de Dípteros, que aparecen mayoritariamente en las primeras horas (Hammer, 1942), constituyen la primera oleada de invasión, pero sus larvas se presentan y desarrollan en esta segunda. Aparte de estas, el resto de los grupos participantes son coleópteros.

Diferentes estudios (Hafez, 1939a; Mohr, 1943; Nakamura, 1975a y 1975b; Desiere, 1974 ó Thome y Desire, 1975; entre otros) han mostrado que entre los componentes de esas cuatro oleadas existe una clara segregación microsucesional de acuerdo con los postulados de Mohr: mayor grado de especialización en los componentes faunísticos que aparecen en las primeras etapas y mayor velocidad en el relevo entre ellas, por una parte, y aparición de las especies generalistas que se suceden más lentamente en las últimas etapas, por otra. Ello está de acuerdo con una dinámica consumidores-recursos, debida a la pronta degradación del recurso excremento y a la exigencia de adaptaciones específicas para su consumo, por un lado, y a la ulterior lenta homogeneización de dicho recurso con el medio circundante, por otro, lo que permite su colonización por especies generalmente frecuentes en la edafofauna exterior a él.

Podríamos decir que las dos primeras oleadas de invasión se caracterizan por la colonización de un medio que resulta efímero, discreto y heterogéneo respecto al exterior. ¿Se encuentran evidencias de segregación microsucesional en este estudio entre los diferentes grupos taxonómicos considerados?

La hipótesis de un solapamiento completo entre los diferentes grupos es rechazada y existen claras discontinuidades en todos los estudios efectuados, que se corresponden con los momentos de máxima aparición de los dos grupos tróficos existentes (Figuras 16, 19, 26 y 29). En términos generales, sobre el segundo o tercer día suele producirse la abundancia máxima de *Scarabaeoidea* y *Sphaeridium*, cuyas poblaciones decaen entre el cuarto y sexto día, cuando el excremento ha perdido un 50% de su peso aproximadamente. Las larvas de Dípteros apenas son visibles a partir de esos momentos, coincidiendo con la aparición masiva de los Estafilínidos e Hydrofílidos del grupo *Cercyon* (cuarto ó sexto día), cuyas poblaciones decaen ostensiblemente sobre el décimo día, cuando el excremento ha perdido un 75% de su peso aproximadamente. Estas diferencias en las apariciones entre coprófagos y carnívoros han sido hayadas también en otros estudios (Finne y Desiere, 1971; Koskela y Hanski, 1977 ó Hanski, 1986a).

Sin desdeñar a los Histéridos, los Estafilínidos constituyen el único grupo en donde aparecen predadores masivamente. Las curvas de colonización de este grupo manifiestan dos picos que, seguramente, se corresponden con los máximos de abundancia de las especies coprófagas (entre el cuarto y el sexto día) y carnívoras (entre el octavo y el décimo día) (Figuras 36 y 38). Esta hipótesis está apoyada por los datos de Koskela (1972), en donde ambos grupos tróficos manifiestan una clara separación microsucesional (los coprófagos decaen a partir del cuarto día y los carnívoros sobre el décimo), aunque los predadores mantienen una alta abundancia desde un comienzo. Los únicos solapamientos de nicho específicos entre los adultos aparecidos en este trabajo se producen entre *Sphaeridium* y Escarabeidos, por un lado; entre algunos grupos poco abundantes no estrictamente coprófagos, o entre estos y Estafilínidos (Tabla 10). La aparición tardía del grupo *Cercyon*, únicamente carnívoros cuando larvas, y su pequeño tamaño, limitan su importancia predadora.

Tanto en las comunidades coprófagas de latitudes templadas como en las de latitudes tropicales el número de especies predadoras con escasa abundancia es mayor que el número de especies coprófagas raras, probablemente a causa de la presencia de muchas especies carnívoras que utilizan el excremento de forma marginal (Hanski, 1986a). En hábitats forestales, en donde la cantidad de predadores de amplio espectro es más elevada, existe todavía una mayor riqueza de especies carnívoras en los excrementos (Koskela y Hanski, 1977). Las relaciones de biomasa entre coprófagos y predadores

son de 3/1 ó 4/1 en norteuropa (Hanski y Koskela, 1977), de 2/1 en centroeuropa (Desiere, 1987; considerando los Hydrofílidos como predadores), y de 4/1 en el sur de Estados Unidos (Schoenly, 1983). Estos valores son muy parecidos a los generales que se dan en los biomas herbaceos (Schwarz, 1980). En nuestro caso, aun considerando al total de los Estafilínidos como depredadores, los valores son parecidos a los mencionados durante septiembre (2/1 aproximadamente), pero se disparan durante julio (7/1 y 19/1), época más favorable para la presencia de Escarabeidos.

Según la literatura y a pesar de la riqueza en predadores, el único grupo coprófago que parece mostrar altas tasas de predación son los Dípteros. Según Oleochowicz (1974) la predación destruye el 98% de los huevos y larvas de Dípteros. Los Estafilínidos y los Histéridos han sido reconocidos como buenos predadores de larvas, huevos y pupas de Dípteros (Hammer, 1941; Landin, 1961; Mohr, 1943, ver más referencias en Koskela y Hanski, 1977). Según Fay y Doube (1983), ambos grupos causan mortalidades significativas sobre las larvas de las moscas, reduciendo las tasas de supervivencia al 10% y 23%, respectivamente. Un solo ejemplar de Hister abbreviatus F. reduce los huevos y larvas un 89.5 % y las pupas un 34.8% (Summerlin y col., 1982 y 1984). Algunos Carávidos y las larvas de Hydrofílidos podrían constituir grupos predadores importantes en ocasiones (Wingo y col., 1974), sin menospreciar el papel ejercido por algunos de los Acaros forésicos de Escarabeidos (ver Bornemissza, 1976 ó Hanski, 1986a). A pesar de ello, cuando han aparecido en E.E.U.U. y Australia diversas plagas de Dípteros coprófagos, el control de las mismas ha recibido tanto esfuerzo en la importación de predadores como de competidores (Escarabeidos) (Bornemissza, 1976; Waterhouse, 1974 o Bornemissza, 1979).

Sin embargo, apenas existen referencias sobre la depredación ejercida sobre los Escarabeidos coprófagos. Para Mohr (1943), tanto los Histéridos como algunos Hydrofílidos pueden depredar sobre Aphodius. Landin (1961) menciona que los Estafilínidos e Histéridos depredan sobre las larvas de Aphodius y los Carávidos lo hacen, además, sobre los adultos. Laurence (1954) dice haber encontrado Estafilínidos depredando sobre adultos de Aphodius y Nemátodos que atacan a ejemplares de ese mismo género. Desde luego, no existen evidencias morfológicas o comportamentales que presupongan una coevolución entre los Escarabeidos y sus predadores. La recolocación de excremento con el fin de aprovisionar los nidos pedotróficos, se asume que es el resultado de una presión competitiva por asegurar un recurso efímero (Halffter Y Edmonds, 1982), y ningún autor menciona la posibilidad de que esta estrategia pueda ser una adaptación tendente impedir la predación sobre las larvas. En Dípteros, en cambio, las altas tasas de desarrollo larvario (la tasa de desarrollo se haya correlacionada negativamente con la abundancia de las especies), la tendencia al carnivorismo en algunas especies, y

la capacidad de pupar con pequeño tamaño larvario, han sido tendencias aducidas a favor de una presión selectiva por parte de los predadores (Kuusela y Hanski, 1982).

Puede que la predación más efectiva sobre los Escarabeidos provenga de los vertebrados. Laurence (1954) apunta el papel jugado en este sentido por las aves, sobretodo corvidos, y Kingston y Coe (1977) sugieren que la presión predadora es la causa de la profundidad de enterramiento en una especie de *Heliocopris*. A lo largo de este y otros estudios he podido constatar, sin mensurarla, la energética acción de los mirlos, grajillas y zorros que llegaban a provocar la total destrucción del excremento. Tal vez las coloraciones marrones con manchas irregulares más oscuras, frecuentes en diversas especies de Escarabeidos ibéricos sistemáticamente distanciadas, pudieran ser casos de homocromía o cripsis. Cambefort (1991a) refiere casos similares en Escarabeidos de la savana africana. De igual manera podrían considerarse adaptaciones defensivas, la existencia de coloraciones ventrales, brillantes y destacadas, en los grandes Geotrupidos, o la inmovilización refleja que manifiestan la mayoría de las especies. Hasta el presente no existe ningún estudio que examine la influencia de la predación por vertebrados en las poblaciones de Escarabeidos.

Se puede estar perfectamente de acuerdo con Hanski (1986a) en que la predación ha debido ser la interacción principal en el caso de los Dípteros que habitan las áreas templadas, pero esta probablemente no ha ejercido una influencia similar en el caso de los Escarabeidos. A medida que se desciende en latitud aumenta la preponderancia de los Escarabeidos y los recursos son, probablemente, más escasos para los Dípteros. En esas situaciones la competencia ha de ser la principal fuerza estructuradora de esas comunidades (Hanski, 1986a). El pequeño tamaño, por lo general, de los Estafillínidos predadores respecto del de los Escarabeidos; la escasez de Histéridos y su marcado impacto sobre las poblaciones larvarias de Dípteros, así como la tardía aparición de las larvas carnívoras de Hydrofílidos, son factores que hacen todavía más sugerente la idea del escaso papel ejercido por la predación sobre los Escarabeidos, a no ser que incidiesen sobre los períodos preimaginales. Sin embargo, Geotrupidae y Scarabeidae protegen y aprovisionan sus larvas bajo el suelo, y la mayoría de los Aphodiidae parece que no efectúan su desarrollo en el excremento.

Si los dos principales grupos faunísticos coprófagos han sufrido o sufren presiones selectivas diferentes (por predación o por competencia, por ejemplo)), ello debería provocar patrones distintos en la estructura de sus comunidades. La predación evita la competencia interespecífica (Connell, 1975) y si esta se realiza sobre la presa más abundante o competitiva se permite la coexistencia, los recursos de las presas se encuentran infraexplotados y el medio posee la capacidad de sustentar nuevas especies

colonizadoras incrementándose, por tanto, la diversidad (ver por ejemplo, Glasser, 1979 y 1982a). Incluso si la predación es equivalente (no elige las especies sino la abundancia de presas en general), un competidor inferior puede sobrevivir si el competidor más efectivo se encuentra agregado. La facilitación de la coexistencia como consecuencia de una predación que no discrimina sus presas, es la norma prevista en hábitats como el excremento y así parece ocurrir en el caso de los Dípteros (Hanski, 1981 y 1983b). El alto número de especies de Dípteros que sustentan los excrementos de una localidad en las regiones templado-frías (unas 60), permite sospechar que allí las comunidades están saturadas y no han sido estructuradas, fundamentalmente, por la competencia por los recursos (Hanski, 1986a y 1987a). Hammer (1942) ya comentó que la predación era el factor limitante en el caso de los Dípteros.

En cambio, si las comunidades no están limitadas por la predación o ésta ejerce un papel escaso, los consumidores primarios han de estar más limitados por los recursos y las posibilidades de que la competencia estructure dichas comunidades son mucho mayores (Oksanen y col, 1981). En tal caso, es factible prever la existencia de segregaciones entre las especies en algunas dimensiones del nicho, aunque la existencia de esas segregaciones no demuestre que la competencia se produzca actual o anteriormente (Connell, 1980).

#### 4.6.2. Factores que influencian la aparición microsucesional.

En los Escarabeidos hemos observado que las discontinuidades aparecidas a lo largo de la microsucesión, están ligadas a los momentos de abundancia máxima y mínima. Es decir, a las modificaciones debidas a la emigración e inmigración. No pueden detectarse diferencias en la aparición media sucesional entre las diferentes especies con los análisis efectuados. Por otro lado, aunque el solapamiento microsucesional es grande, la hipótesis nula de un solapamiento completo se ve rechazada, tanto entre las especies abundantes como entre todas las especies (Tabla 11). Cabe la posibilidad, por tanto, que existan diferencias microsucesionales entre distintas especies. Sin embargo, existen otros factores que influyen notablemente en esas diferencias y que es necesario analizar previamente antes de emitir una hipótesis.

El factor que mayor variación produce, tanto en la AN como en la AMS, es la temperatura ambiental. Variaciones de tres grados centígrados en la temperatura media registrada, como los acontecidos entre ambos meses de muestreo, varían la AMS entre uno y tres días aproximadamente, no pudiendo decirse con fiabilidad si en determinados grupos dicha variación es

mayor que en otros (Figura 40 y Tablas 8 y 12). Las diferencias térmicas registradas entre ambas vertientes dentro de un mismo mes son menores (un grado centígrado aproximadamente) y, aunque existan ostensibles modificaciones en la biomasa, abundancia, grupos preponderantes y riqueza (solo en el caso de Escarabeidos), no pueden atribuirse claramente las diferencias en la AMS y la AN a dichas variaciones ambientales. Dentro de los Escarabeidos, las especies también reducen su AMS y su AN entre ambos meses (Tabla 12).

Indudablemente, las condiciones climáticas generales y sobretodo la temperatura son responsables, no solo de la participación diferencial de los taxones (ver por ejemplo la Figura 39), sino de la modificación en sus tiempos de permanencia y aparición. Como se observa en la Tabla 13, los Escarabeidos son bastante más abundantes en nuestras latitudes y su importancia se vería elevada sustancialmente si se considerara la biomasa, ya que su tamaño medio es significativamente superior al de los otros grupos. La aparición media sucesional también se ve afectada por efecto de la diferente climatología entre el norte y el sur de Europa. La AMS varía en nuestro caso entre 1.8 y 5.8 días para los Escarabeidos, y entre 1 y 10.4 días en el norte Europa (Hanski y Koskela, 1977).

	Norte Europa.	Centro Europa.	Sur Europa.
<i>Staphylinoidea</i>	79.0%	73.1%	63.5%
<i>Hydrophilidae</i>	13.8%	25.5%	13.3%
<i>Scarabaeidae</i>	7.1%	1.2%	22.5%
<i>Histeridae</i>	0.1%	0.2%	0.7%

Tabla 13.- Porcentajes sobre el total de individuos de los cuatro principales grupos de coleópteros que aparecen en los excrementos de Europa del norte (Finlandia, Hanski y Koskela, 1977), centroeuropa (Bélgica, Finne y Desire, 1971) y Gredos.

Diversos estudios han evidenciado también la influencia de la temperatura ambiental en la aparición microsucesional. Hanski (1980a) observa que, en Hydrofílidos, el valor mínimo de la AMS ocurre durante el verano. Holter (1982) comprueba que durante el verano el grado de solapamiento entre los *Aphodius* es mayor y que permanecen menos tiempo. Koskela (1979) comprueba que el momento elegido para la actividad diaria a lo largo del año, es diferente para especie según la temperatura específica requerida para volar, y Desiere (1987) constata que el número de especies estenocronas, limitadas a los dos primeros días tras la deposición de un excremento, es mayor en verano.

Entre los factores que podrían incidir en la variación de los tiempos de aparición y permanencia está el tamaño, de manera que para las especies menores la distancia entre excrementos sería mayor, y mayor su dependencia de los vientos y el costo energético. Hanski (1980a) examina esta hipótesis y solo en Hydrofílidos y *Philontus* (un género de Estafilínidos carnívoro) la AMS se correlaciona negativamente con el tamaño, aunque dentro de *Cercyon* la AMS esta correlacionada positivamente con el tamaño (Hanski, 1980b). Las relaciones entre tamaño y tiempo medio de aparición pueden ser difíciles de hallar ya que, aunque en las especies menores los condicionantes ambientales pueden influir negativamente, estas tienen más facilidad para obtener una temperatura apropiada para el vuelo y, si son predadores, pueden depender del tamaño de las presas. Los datos del presente estudio no dilucidan nada al respecto ya que, aunque las grandes especies de Geotrupidae son las únicas que aparecen durante septiembre tras las primeras doce horas de insolación, su escasa abundancia no permite ningún análisis (ver Tablas 6 y 7)

Otro de los factores que debería incidir en los tiempos de aparición media y permanencia es la abundancia. A priori, parece lógico suponer que cuanto mayor fuera la abundancia debería existir mayor amplitud de nicho y, por tanto, una aparición media más tardía, debido a que las poblaciones numerosas tienen más posibilidades de permanecer durante más tiempo. Sin embargo la AMS no se correlaciona significativamente con la abundancia en ninguno de los grupos (Figura 41), e incluso lo hace negativamente en Escarabeidos. La AN solo se correlaciona significativamente con la abundancia en *Sphaeridium* y Escarabeidos, aunque en este último grupo también lo hace negativamente (Figura 42). Como ya se comentó, este fenómeno resulta fácilmente entendible en el caso de las larvas de Dípteros, debido a que no pueden prolongar su permanencia por encima de su tiempo de pupación. Sin embargo, el caso de los Escarabeidos resulta paradógico. ¿Es posible que a mayor abundancia aparezca una amplitud de nicho y una aparición media menor?.

Desde luego, en los cuatro estudios las temperaturas ambientales son diferentes, hasta el punto de que las comunidades de Escarabeidos son claramente disimilares, incluso dentro de un mismo mes entre ambas vertientes. Por este motivo, las variaciones de AMS y AN de una única especie o del conjunto son difíciles de precisar causalmente, máxime si las oscilaciones en la abundancia no son grandes como en el caso de los Estafilínidos. A pesar de este inconveniente, una cosa si parece clara en los Escarabeidos: las mayores biomassas y riquezas dentro de cada mes se capturan en la vertiente meridional y se corresponden con mayores apariciones medias y amplitudes de nicho. Como se mencionó, la abundancia no resulta el mejor indicador de la importancia de las poblaciones de Escarabeidos a causa de la existencia, en ocasiones, de especies dominantes de pequeño tamaño.

Si a mayor riqueza se incrementa la AMS y la AN, podría pensarse que existen entre las especies diferentes tiempos de aparición y que, debido a ello, un conjunto mayor de especies posee mayores tiempos globales de permanencia y aparición. Sin embargo, las especies abundantes muestran una correlación negativa entre AMS y N y positiva entre AN y N (Figuras 52 y 53). Además, en el único caso en donde los datos lo han permitido (Aphodius bonvouloiri), una misma especie tiene un momento de aparición más temprano cuando sus poblaciones son numerosas (Figura 55). Por ello, cuando tratamos con taxocenosis con un alto índice de dominancia en donde una única especie es muy abundante, la AMS debe ser menor y la AN mayor. En taxocenosis más diversas, la conjunción de especies abundantes y con escasas poblaciones produce mayores valores de la AMS y la AN.

De esta manera, es difícil decidir si entre las diferentes especies de Escarabeidos existen discrepancias en los momentos de llegada, aparición media o permanencia, pues esos parámetros varían para cada especie, sobretodo según la temperatura ambiental y, en menor medida, según la abundancia. El conjunto de la comunidad varía esos mismos parámetros dependiendo de la diversidad y la dominancia. Parece mas bien que el solapamiento es extenso y la segregación microsucesional no existe por si misma. Las diferencias observables entre las especies son el resultado de otros condicionantes, entre los que aparece como primordial la temperatura. Holter (1982) no encuentra evidencia de coevolución entre competidores que pudiera producir segregación a lo largo de la microsucesión y Hanski y Koskela (1977) tampoco conceden grán importancia a esta dimensión del nicho a la hora de conformar la estructura de las comunidades de Escarabeidos.

Los Hydrofílidos sí muestran entre ellos una clara segregación microsucesional y trófica, consecuencia del diferente tamaño de los individuos de ambos grupos. Esta ha sido detectada en otros estudios europeos (Thome y Desiere, 1979, Hanski, 1980d y Hanski y Koskela, 1977) en donde los Hydrofílidos y los Estafilínidos constituyen los grupos coprófilos dominantes. Sphaeridium aparece en las primeras horas de exposición de las heces cuando todavía no existen ejemplares de otros grupos, excepto puestas de Dípteros, y Cercyon cuando las poblaciones coprófagas iniciales han desaparecido prácticamente, en un relevo faunístico que parece provocado por el diferente espectro trófico de ambos taxones.

Además, dentro del género Sphaeridium que posee únicamente tres especies, las dos especies de mayor abundancia muestran diferencias en su aparición media (Otronen y Hanski, 1983). La mayor de las dos especies posee un mayor tiempo de permanencia y una mayor capacidad de migración. Para Otronen y Hanski (op.cit) las diferencias microsucesionales son producidas por las distintas capacidades de vuelo (la especie que vuela a mayor distancia coloniza más tarde los

excrementos), y permiten disminuir la aparición simultánea de ambas especies a nivel regional y, por tanto, decrecer la competencia interespecífica e incrementar la coexistencia. Los datos presentes no permiten evaluar la importancia de este proceso en Escarabeidos pero, en todo caso, los diferentes tiempos de aparición serían consecuencia de la segregación espacial y no microsucesional.

La diferente movilidad y por tanto diferente permanencia entre machos y hembras, y entre hembras inmaduras y grávidas, ha sido mencionada como causante de las variaciones de la AMS y AN en Aphodius y Sphaeridium (Hanski, 1980b y Otronen y Hanski, 1983). Las hembras grávidas poseen una mayor movilidad pero permanecen más tiempo en el excremento cuando encuentran condiciones favorables para la puesta. Como en el caso precedente, las hembras poseen mayor capacidad de migración y pueden, mediante la fundación de poblaciones locales periféricas, favorecer la coexistencia. Esta podría ser una causa más que promoviera la disimilitud de la AMS y la AN de una misma especie en dos períodos diferentes, dependiendo del momento fenológico de la especie. En nuestro caso no se observa, en ninguna de las especies de Escarabeidos abundantes, divergencias en estos parámetros entre ambos sexos (Figura 56), aunque no se examinó el estado fisiológico de las hembras.

Parece comprobado que existen, entre las especies de Escarabeidos, distintos requerimientos térmicos asociados al vuelo, requerimientos que provocan diferencias en el momento elegido para el vuelo diario según la época (Koskela, 1979). Si eso es así, parecería lógico esperar que aquellas especies que necesitan mayor temperatura tuvieran una más tardía aparición media en los excrementos. (Hanski, 1980a) examina esta cuestión y no encuentra correlación alguna en ninguno de los grupos. El asunto necesita nuevos estudios en donde se tenga en cuenta la variación de la aparición media con la temperatura ambiental. En efecto, sería lógico esperar que las especies cuya temperatura óptima de vuelo es más baja que la ambiental, fueran capaces de iniciar este antes e incluso colonizar el excremento en los períodos diarios con menor temperatura (al amanecer y al crepúsculo, por ejemplo). Ese comportamiento variaría completamente si la temperatura ambiental fuese más baja que la óptima para el vuelo. De esta manera, si las apariciones medias microsucesionales son un promedio de las existentes en diferentes meses, como es el caso del estudio de Hanski, es difícil comprobar su correlación con la temperatura óptima de vuelo. Dos presupuestos básicos para esperar que esta hipótesis sea cierta parecen comprobados: las especies poseen diferentes requerimientos térmicos (Landin, 1961; Koskela 1979 y Bartholomew y Heinrich, 1978) y la temperatura ambiental modifica la aparición media microsucesional, como vimos antes.

En este sentido resulta interesante comparar, para las tres especies comunes a ambos estudios, los datos aportados por Landín (1961) sobre resistencia a la desecación y a la temperatura, con los de Koskela (1979) referidos a las temperaturas de vuelo y Hanski y Koskela (1977) sobre la aparición media sucesional (Tabla 14), todos ellos referidos a países norteuropeos.

Especie	RD	RT	TMV	AMS
---	---	---	---	-----
<i>A.fimetarius</i>	25h	44,4	23	7,78d
<i>A.rufus</i>	17h	40,1	13	3,74d
<i>A.rufipes</i>	8,6h	38,1	12,5	2,52d

Tabla 14.- Resistencia a la desecación (RD) medida en horas, resistencia a altas temperaturas (RT) medida en grados centígrados, temperatura media de vuelo (TMV) y amplitud media sucesional (AMS) medida en días. Datos tomados de Landin (1961), Hanski y Koskela (1977) y Koskela (1979).

De ellos parece desprenderse que las resistencias térmicas e hídricas no solo están correlacionadas entre sí, sino que también la temperatura necesaria para el vuelo y la aparición media sucesional es superior en las especies más resistentes. Podría ser que la adaptación a un funcionamiento térmico determinado de la maquinaria metabólica se manifieste en características muy dispares RD, RT, TMV, etc.), siendo esa una posible explicación de los diferentes tiempos de permanencia de algunos grupos de especies y del mantenimiento del orden microsucesional entre esos mismos grupos en distintas localidades. Como ya dijo Landin (1961, pag.139) "At least in the temperate regions of the world, the thermal factors might influence greatly their dispersal and distribution"

Los tiempos de permanencia diferentes entre machos, hembras inmaduras y hembras grávidas de Aphodius, junto a la menor tasa de migración de estas últimas, pudieran tener también una explicación causal en los requerimientos tróficos de las larvas de algunas de estas especies. Las relaciones especie-abundancia muestran dos picos que se mantienen con la microsucesión en Aphodius (Hanski y Koskela, 1977) y existen especies en los estudios de Europa del Norte que permanecen más tiempo en el excremento : Aphodius fimetarius, A.fosor, A.haemorroidalis, A.conspurcatus, A.foetens, A.piceus, A.borealis, A.fasciatus y en menor medida A.rufus, A.lapporum y A.erraticus (Hanski y Koskela, 1977 y Holter, 1982). De estas once especies, siete u ocho habitan los excrementos durante su estado larvario pudiendo invernar en él (Dellacasa, 1983).

Seis especies de las consideradas han invadido con éxito América del Norte. En la península Ibérica aparecen otras seis especies de este grupo, todas propias de pastizales de altura con fenologías primavero-estivales y, curiosamente, cinco de ellas pertenecen al grupo que precisamente coloniza Norteamérica. Los hábitos tróficos de las larvas de Aphodius son poco conocidos (ver Madle, 1935 y Cambefort, 1991b). En algunos casos se sabe que se alimentan de excrementos, pudiéndolas encontrar en heces prácticamente secas, pero existen numerosos casos de saprofagiae incluso hebivorismo (Carne, 1956; Ritcher y Morrison, 1955; White, 1960 ó Christensen y Dobson, 1976).

Así pues, no resulta incongruente relacionar la tardía aparición de esas especies y su mayor permanencia, con el régimen alimentario de sus larvas, lo cual explicaría asimismo la menor capacidad migratoria de las hembras grávidas y su permanencia más prolongada. Además, son especies que, en ocasiones, aparecen frecuentemente durante el estío en pastizales de montaña de la Península Ibérica y poseen altas temperaturas de vuelo y altas resistencias térmicas, características estas que, seguramente, han influido tanto en la extensión geográfica de su distribución como en su fenología. Parece lógico pensar que los requerimientos térmicos y las necesidades de temperatura corporal estén intimamente relacionadas entre sí y se manifiesten en una gran variedad de situaciones (acomodación a la altitud, a la estacionalidad, a la latitud, a la actividad diaria de vuelo, etc.).

Nosotros desconocemos la temperatura requerida para el vuelo de las especies que han aparecido en este estudio. Sin embargo, ninguno de los inventarios surgidos permite tan siquiera sospechar, que las especies cuya distribución geográfica corresponde groseramente a rangos geográficos "fríos", posean períodos de aparición o permanencia diferentes a aquellas que colonizan rangos geográficos con climas más cálidos. Durante julio en la vertiente meridional, las especies propias de las altas montañas ibéricas, europeas o de amplia distribución: Onthophagus stylocerus, O. joannae, Aphodius fimetarius, A. bonvouloiri, A. niger, Geotrupes ibericus o Trypocopris pyrenaeus tienen apariciones microsucesionales similares al resto.

Por último, se ha de señalar que la actividad faunística nocturna en nuestro caso resulta débil o nula. En las regiones templadas, los ritmos de actividad diarios no parecen ser una dimensión sobre la que se segreguen las especies de Escarabeidos coprófagos, si bien existen diferentes momentos de vuelo entre las especies, momentos que se modifican a lo largo del periodo fenológico de cada una de ellas (Fincher y col., 1971; Koskela, 1979) y, posiblemente, también con la latitud (Houston y McIntyre, 1985). Por contra, en las regiones tropicales en donde las variaciones climáticas anuales son mucho menores, los ritmos noche-día constituyen una de las principales dimensiones sobre las que se segregan las especies (Hanski, 1989).

#### 4.6.3. Influencia biótica en las pérdidas de peso.

La influencia ambiental en el desarrollo de la microsucesión se ha mostrado muy importante tal y como postulaba Mohr (1943). Como vimos, no solo se modifican los grupos taxonómicos implicados, sino sus tiempos de aparición y permanencia, por lo que, con diferentes temperaturas ambientales, la influencia de los coleópteros coprófilos es mayor o menor.

En nuestro caso, el aumento de temperatura es el principal responsable de que el ritmo de desecación no disminuya durante los primeros días. Después (a partir del tercer o cuarto día) las pérdidas de peso se aminoran pero no se detienen. Algunas propiedades físicas del excremento parecen ser responsables de este comportamiento. Desde su deposición, el excremento va desecándose en superficie, formándose una costra cada vez más gruesa que protege una parte interior húmeda. La deshidratación avanza de afuera hacia adentro, siendo mayor el grosor de esta costra en las partes laterales en contacto con el suelo. Además, el excremento queda fijado al suelo firmemente a medida que la desecación se produce en la parte externa. En este estado, la actividad faunística queda circunscrita al interior y debe acelerar, evidentemente, la aireación y desecación del excremento, además de incrementar las pérdidas a consecuencia del enterramiento de las heces.

La actividad biológica no ha sido muy importante en ninguno de los estudios. Un solo excremento de 1.5 kilogramos puede contener más de 13 gramos (peso seco) de Escarabeidos durante el mes de Octubre en cualquiera de las zonas de muestreo. En este caso se ha capturado como máximo 12 gramos, pero hay que tener en cuenta que se trata de 20 excrementos de un kilogramo (todo el periodo microsucesional) y de todos los grupos coprófilos. A pesar de ello, la presencia de fauna coprófila, principalmente Escarabeidos, acelera las pérdidas de peso durante los primeros días, al igual que lo hacia la temperatura ambiental. Esta fauna circumscribe su actividad a los momentos de mayor hidratación del excremento y por ello, la actuación de una comunidad rica y abundante, podría disminuir notablemente el tiempo de permanencia de los excrementos en el campo. Otros estudios han evidenciado la influencia faunística en las pérdidas de humedad y peso (Bryan, 1973; Ferrar, 1975 ó Stevenson y Dindal, 1987b). En nuestro caso, una actividad biológica leve es responsable, en promedio, de entre un 5 % y un 15 % de las pérdidas totales de peso (Figura 47). Una cifra parecida (aproximadamente un 10 %) se atribuye a la acción faunística, y la estimulación bacteriana asociada, en pastizales del norte de Europa (Breymeyer, 1974), lo que puede suponer la desaparición de entre un 20-25% de la materia orgánica de las heces en las dos primeras semanas (Holter, 1979b). Sin embargo, en EEUU la

fauna de Escarabeidos es responsable, como mucho, del 4% de las pérdidas de peso al mes (Fincher, 1991).

En el caso de biomasa 14 veces superiores, como las aparecidas en el estudio realizado durante julio en la vertiente meridional, desconocemos cual de los dos factores, la actividad biológica o la temperatura ambiental, tiene mayor incidencia en la pérdida temprana de peso, e incluso si ambos actúan sinérgicamente.

Sin duda, en otras ocasiones el efecto biológico es mucho más elevado. Una sola pareja de Copris hispanus puede, en nuestra península, enterrar 200 gramos de excremento (datos inéditos). En Kenia la acción de los Escarabeidos sobre los excrementos de elefante puede hacer desaparecer 1.500 gramos en dos horas (Anderson y Coe, 1974). En realidad, el enorme potencial de los Escarabeidos coprófagos a la hora de hacer desaparecer los excrementos ha promovido numerosos estudios e incluso introducciones de fauna, a fin de mejorar la productividad de los pastizales y el control sobre diversas plagas (ver por ejemplo, Gillard, 1967; Bornemissza, 1979; Fincher, 1981 ó Stevenson y Dindal, 1987a). En el sur de la Península Ibérica, el porcentaje de excremento que no es asequible a otras especies, debido a la fragmentación y enterramiento del mismo por los Escarabeidos coprófagos ("dung dispersal"), puede ser del 80 % y está positiva y significativamente correlacionado con la biomasa de este grupo (Ridsdill Smith y Kirk, 1981), siendo necesario duplicar la biomasa de los Escarabeidos para incrementar un 20 % dicha tasa de dispersión.

La favorable climatología de la Península Ibérica permite la actividad de los coleópteros coprófagos prácticamente durante todo el año. Si añadimos a ello la secular actividad ganadera, la infrautilización de los pastizales y el grado de adaptación de los pastos ibéricos al pastoreo intenso (Montoya Oliver, 1983), entonces se acrecienta la necesidad de evaluar el papel benéfico de esta fauna. El beneficio puede estar produciéndose en la actualidad y, tal vez, el rendimiento sea difícilmente mejorable. Sin embargo, un conocimiento de la capacidad de colonización de nuevas áreas por parte de esta fauna y de su sensibilidad ante el auge de pesticidas, herbicidas y antiparasitarios (Lumaret, 1986), puede depararnos sorpresas y posibilidades futuras de una intervención no agresiva con el medio.

#### 4.6.4. Algunas consideraciones teóricas y propuestas de investigación.

La evolución temporal de las diferentes taxocenosis a medida que el excremento se homogeneiza con el medio puede considerarse desde un punto de vista espacial. Los excrementos de diferentes "edades", y por tanto con diferentes cualidades

están situados en los pastizales a la vez. El análisis microsucesional se convierte así en un análisis de elección de recursos,

Las teorías de eficiencia alimentaria ("Optimal Foraging Theory", Pyke y col., 1977) predicen que solo es posible la especialización ante un recurso cuando este es lo suficientemente abundante para las poblaciones existentes. Si consideramos que los excrementos recién depositados constituyen el recurso óptimo, la elección de excrementos cualitativamente menos idóneos, o de mayor edad, solo es posible si los recién depositados no son capaces de sustentar a las poblaciones. Los diferentes tiempos de aparición entre especies con las mismas necesidades tróficas serían probables en una situación de escasez del recurso excremento. Pero ello, además, es imposible ya que los diferentes estados de este recurso son interdependientes y no tienen existencia propia (si decrece el número de heces recién depositadas u óptimas, indefectiblemente decrece el número de excrementos menos óptimos).

Por otra parte, como se aducía en los antecedentes, el tiempo generacional de las especies implicadas es mucho mayor que el tiempo microsucesional y la selección natural ha de tender a favorecer un rápido acceso hacia un recurso tan efímero, más que a la selección de unas adaptaciones hacia los diferentes estados del mismo según su "edad" ó degradación.

Como vemos, existen argumentos teóricos y empíricos que provienen de esta y otras investigaciones, que permiten sospechar con fundamento la existencia de un gran solapamiento microsucesional entre las diferentes especies de Escarabeidos y la ausencia de exclusión competitiva o desplazamiento de nicho en esta dimensión. Las diferencias en los períodos de permanencia y aparición, o lo que es igual, la elección de un recurso trófico efímero según un gradiente de calidad, no es evidente ni parece haber sido una presión selectiva en el grupo. Por el contrario, sí existen pruebas de que la pronta colonización de este recurso ha ejercido un papel selectivo primordial, aunque dependiente de factores intrínsecos de la población (abundancia, capacidad migratoria, estado fisiológico, etc.) y extrínsecos (grado de cobertura vegetal, altitud, estacionalidad, etc) en donde la temperatura, en sentido amplio, parece causar una profunda influencia en todas las dimensiones de nicho. Como dicen Hanski y Koskela (1977): "if there is a change along the habitat dimension in average temperature, moisture, etc., there will be a change along the other dimensions, too, but not necessarily viceversa". . . "it is practically impossible for the niche to be broad on the habitat dimension and simultaneously narrow on the other dimensions".

La presión selectiva por colonizar con rapidez los excrementos puede determinar la fenología o el reparto espacial de las especies, en el caso de existir diferentes condicionantes metabólicos de carácter térmico. Las especies con un metabolismo adaptado a altas temperaturas aparecerían

en las épocas o situaciones más "cálidas", porque sus exigencias térmicas les imperirían colonizar el excremento si la temperatura ambiental es baja y porque la mayor competencia por los recursos bajo esas condiciones, requiere temperaturas corporales altas. Como se ha visto anteriormente, existen pruebas que permiten postular la existencia de tales condicionamientos térmicos, cosa que por otra parte no resulta sorprendente en insectos (Andrewartha y Birch, 1954), y también hay evidencias a favor de una fuerte presión selectiva tendente a favorecer una rápida colonización.

Entre los dos principales grupos taxonómicos de la Península Ibérica parece existir una segregación espacio-temporal general del tipo Aphodiidae/condiciones "friás", Scarabaeidae/condiciones "calientes" (Martín Piera, 1984 ó Lobo, 1985). A continuación se plantea una hipótesis que explicaría dichas segregaciones, y por tanto la existencia de dichos condicionantes térmicos, como consecuencia de una presión selectiva que favoreciese la rápida colonización de las heces, independientemente de si dichas adaptaciones han surgido en el medio que la especie habita actualmente, o han aparecido o no por competencia.

En latitudes bajas existen condiciones ambientales favorables para la especies poiquilotermas. Los recursos, en estas condiciones, es más probable que sean limitantes y ha sido postulada y comprobada la existencia de una fuerte competencia interespecífica (Macqueen y Beirne, 1975; Hughes y col., 1978; Holter, 1979a; Heinrich y Bartholomew, 1980; Halffter y Edmonds, 1982; Ridsdill-Smith y col., 1982 ó Giller y Doube, 1989). La presión selectiva en estos biomas se ha dirigido a maximizar la rapidez de colonización y evitar el sobrecalentamiento corporal que, en ocasiones, está muy cerca de provocar la desnaturalización proteínica (entre 39 y 45 °C en escarabajos grandes). En este caso pues, resultaría ventajoso poseer una maquinaria metabólica adaptada a altas temperaturas. En latitudes altas la competencia no sería tan intensa y el excremento permanece asequible durante más tiempo. La selección natural en estas condiciones debe de haber favorecido la aparición de metabolismos capaces de funcionar a temperaturas más bajas. De esta manera existirían presiones selectivas diferentes según la latitud, que provocarían restricciones térmicas divergentes como consecuencia de la efimeridad del recurso y la necesidad de su pronta colonización. Así pues, dos taxones que hubiesen tenido sus centros de origen en biomas climáticamente diferentes, los encontrariamos segregados espacial y temporalmente conforme a sus requerimientos térmicos.

En otro orden de cosas es también interesante examinar el efecto ejercido por la abundancia. Si la aparición microsucesional depende de la abundancia de las poblaciones, las especies con escasas poblaciones en la comunidad deberían manifestar tiempos de aparición mayores. En nuestro caso las especies abundantes poseen una correlación negativa entre

en las épocas o situaciones más "cálidas", porque sus exigencias térmicas les imperirían colonizar el excremento si la temperatura ambiental es baja y porque la mayor competencia por los recursos bajo esas condiciones, requiere temperaturas corporales altas. Como se ha visto anteriormente, existen pruebas que permiten postular la existencia de tales condicionamientos térmicos, cosa que por otra parte no resulta sorprendente en insectos (Andrewartha y Birch, 1954), y también hay evidencias a favor de una fuerte presión selectiva tendente a favorecer una rápida colonización.

Entre los dos principales grupos taxonómicos de la Península Ibérica parece existir una segregación espacio-temporal general del tipo Aphodiidae/condiciones "friás", Scarabaeidae/condiciones "calientes" (Martín Piera, 1984 ó Lobo, 1985). A continuación se plantea una hipótesis que explicaría dichas segregaciones, y por tanto la existencia de dichos condicionantes térmicos, como consecuencia de una presión selectiva que favoreciese la rápida colonización de las heces, independientemente de si dichas adaptaciones han surgido en el medio que la especie habita actualmente, o han aparecido o no por competencia.

En latitudes bajas existen condiciones ambientales favorables para la especies poiquilotermas. Los recursos, en estas condiciones, es más probable que sean limitantes y ha sido postulada y comprobada la existencia de una fuerte competencia interespecífica (Macqueen y Beirne, 1975; Hughes y col., 1978; Holter, 1979a; Heinrich y Bartholomew, 1980; Halffter y Edmonds, 1982; Ridsdill-Smith y col., 1982 ó Giller y Doube, 1989). La presión selectiva en estos biomas se ha dirigido a maximizar la rapidez de colonización y evitar el sobrecalentamiento corporal que, en ocasiones, está muy cerca de provocar la desnaturalización proteínica (entre 39 y 45 °C en escarabajos grandes). En este caso pues, resultaría ventajoso poseer una maquinaria metabólica adaptada a altas temperaturas. En latitudes altas la competencia no sería tan intensa y el excremento permanece asequible durante más tiempo. La selección natural en estas condiciones debe de haber favorecido la aparición de metabolismos capaces de funcionar a temperaturas más bajas. De esta manera existirían presiones selectivas diferentes según la latitud, que provocarían restricciones térmicas divergentes como consecuencia de la efimeridad del recurso y la necesidad de su pronta colonización. Así pues, dos taxones que hubiesen tenido sus centros de origen en biomas climáticamente diferentes, los encontrariamos segregados espacial y temporalmente conforme a sus requerimientos térmicos.

En otro orden de cosas es también interesante examinar el efecto ejercido por la abundancia. Si la aparición microsucesional depende de la abundancia de las poblaciones, las especies con escasas poblaciones en la comunidad deberían manifestar tiempos de aparición mayores. En nuestro caso las especies abundantes poseen una correlación negativa entre

abundancia y aparición media, pero las accesorias poseen tiempos de aparición variados. Una explicación podría ser que las especies accesorias compensan su escasa abundancia con una mayor capacidad de vuelo ("especies fugitivas", Horn y MacArthur, 1972). Esa es una hipótesis postulada para otros habitats efímeros (Beaver, 1977) que es verosímil siempre y cuando dichas especies sean siempre accesorias. Pero, ¿qué decir en el caso de las especies cuyas poblaciones son poco numerosas debido a encontrarse alejadas de sus óptimos fenológicos o ecológicos?. Los Escarabeidos coprófagos manifiestan una fuerte estacionalidad y, en nuestras latitudes, el relevo entre las diferentes especies parece notorio (Lobo, 1982 ó Veiga, 1982). Es difícil de creer en la existencia de un "fugitivismo facultativo" dependiente de la densidad. Sin embargo, si las especies abundantes tuvieran un efecto agregativo suplementario por causas feromonales o de otro tipo nos encontraríamos con que estas, no solo colonizarían los excrementos más temprano debido a su alta densidad, sino que se acumularían en las heces promoviendo una menor aparición media sucesional. Las especies accesorias, en este caso, tendrían diferentes tiempos de colonización en un patrón aleatorio, como en efecto así parece ocurrir (Figuras 52 y 53).

Aunque la existencia de feromonas o reconocimiento químico en Escarabeidos coprófagos ha sido demostrado en pocas ocasiones (Tribe, 1975; Bellés y Favila, 1983; Favila, 1988), su actuación puede que sea más general de lo que parece (Halffter y Edmonds, 1982; Pluot-Sigwalt, 1983). Por otra parte, este efecto agregativo ha sido encontrado por Hanski (1981) en el caso de Dípteros coprófagos y el mismo autor señala que posiblemente también se encuentre en *Aphodius*. Dicho efecto se interpreta como una manera de incrementar la varianza espacial y la competencia intraespecífica entre las poblaciones, permitiéndose así la coexistencia (Hanski, 1987a ó Atkinson y Shorrocks, 1981). Las poblaciones numerosas tendrían, desde luego, más posibilidades de colonizar un excremento recién depositado, pero la agregación produciría un efecto iterativo añadido con el que no contaría las especies accesorias. Un argumento de este tipo ha sido aducido para explicar la escasa disminución de la riqueza entre trampas con cebo, cuyas capturas diferían notablemente en la abundancia total capturada (Lobo y col., 1988)

#### 4.7. Conclusiones.

- Los grupos taxonómicos implicados en las microsucesiones que tienen lugar en los excrementos de los pastizales de altura de la Sierra de Gredos, son idénticos a los que aparecen en otros estudios europeos, aunque destaca la mayor contribución de

los Escarabeidos respecto a regiones más septentrionales.

- La temperatura ambiental, y por tanto las condiciones climáticas generales, ejercen una profunda influencia sobre los tiempos de aparición y permanencia microsucesionales de todos los grupos taxonómicos, así como sobre la preponderancia de algunos de ellos. Como norma general, incrementos en la temperatura ambiental producen menores apariciones medias sucesionales.
- La única segregación microsucesional evidente, es la que discrimina a los coleópteros que son depredadores en alguna fase de su ciclo biológico, del resto de los grupos estrictamente coprófagos. De los datos presentes y de los de otros estudios, se desprende que los tiempos de aparición entre coleópteros predadores y coprófagos son diferentes y responderían a una lógica dinámica entre consumidores y recursos.
- No hay evidencia de diferencias en los tiempos de aparición y permanencia microsucesionales entre las especies de Escarabeidos, sobre todo a causa de su relación con la temperatura ambiental, y de que, posiblemente, el tiempo de aparición disminuye y el de permanencia aumenta con la abundancia. Además, existen otros factores como la capacidad migratoria, el tamaño o el sexo, que pueden incidir en la variación de dichos parámetros.
- La influencia biótica en las pérdidas de peso del excremento ha sido constatada, aunque su relevancia concreta está por averiguar. Incrementos en la temperatura ambiental, provocan un aumento de las pérdidas de peso en los primeros días y una disminución de la efectividad de la costra externa para aminorar dichas pérdidas.
- La influencia de la predación sobre los Escarabeidos coprófagos parece escasa y, como consecuencia, es más probable que la competencia por los recursos haya sido primordial a la hora de estructurar estas comunidades.

- Los argumentos teóricos y empíricos permiten sospechar que la elección de un recurso trófico y efímero como el excremento según su "edad" (calidad), no ha sido una presión selectiva importante en los Escarabeidos y si, en cambio, lo ha sido favorecer una rápida colonización. Debido a ello, se propone que la existencia de presiones selectivas divergentes han tendido a adaptar la temperatura metabólica según la latitud en diferentes líneas evolutivas. Las diferencias en dichas temperaturas entre taxones de alto rango, podrían ser causa primordial en la modificación de la aparición microsucesional de una misma especie, a medida que se modifica la temperatura ambiental.

## 5.- LA DISTRIBUCION ESPACIAL.

### 5.1.- Antecedentes generales.

El análisis de la distribución espacial de los organismos, ha sido acometido usualmente mediante el estudio de las relaciones existentes entre la media y la varianza de los individuos de diferentes poblaciones. Si la varianza es igual a la media, se dice que los individuos están distribuidos al azar entre las poblaciones. Si la varianza es superior a la media, los individuos se distribuyen de manera agrupada o contagiosa; y si esta es inferior a la media, la distribución es uniforme.

Cuando los individuos de diferentes especies están distribuidos espacialmente en unidades discretas, como en este caso, es posible sintetizar estos datos mediante una distribución de frecuencias, es decir, como el número de tales unidades que poseen 0, 1, 2, . . . etc. individuos. Existen ciertas distribuciones de frecuencias (la distribución de Poisson o la distribución binomial negativa) que, debido a sus propiedades, han sido utilizadas como modelos para algunos de estos tipos de distribuciones espaciales, siendo posible comprobar el grado de ajuste de los datos observados (Southwood, 1966 y Pielou, 1977).

Sin embargo, son muchos los factores que pueden producir este tipo de distribuciones (Quinn y Dunham, 1983 ó Southwood, 1966): las variaciones ambientales, la heterogeneidad espacial, las estrategias reproductivas y comportamentales, interacciones entre las especies tales como la predación o la competencia; pueden explicar una determinada pauta de distribución, por lo que comprobar su existencia, no significa conocer la causa que la motiva. Así pues, no existe una relación estricta entre un determinado patrón de distribución espacial y las causas por las que este se produce. En todo caso, la disposición al azar suele producirse si hay homogeneidad ambiental y/o ausencia de interacciones entre los individuos o especies (la presencia de un individuo no influye en la del otro). La distribución agrupada sugiere heterogeneidad ambiental y existencia de condiciones más favorables que implican un reparto de recursos, o atracción entre individuos semejantes. Por último, la distribución uniforme permite sospechar la existencia de interacciones negativas (competencia o predación) entre los individuos o las especies (Begon, Harper y Townsend, 1988).

Desde una óptica más generalista, la distribución de los organismos estaría relacionada con la estrategia evolutiva de las especies y con los procesos de estructuración de los ecosistemas. Para Margalef (1980b), tanto las fluctuaciones en el tiempo como las distribuciones en el espacio, siguen

modelos parecidos. Las presas, los organismos con mayor difusión pasiva, o los que siguen la estrategia  $r$ , tienden a poseer distribuciones agregadas en estas dos dimensiones. Los depredadores, los organismos con mayor movilidad activa, o los que siguen la estrategia  $K$ , tienden a distribuirse uniformemente y con densidad más baja.

Por otra parte, la distribución depende claramente de la escala espacial que se considere. Según la clasificación de escalas espaciales propuesta por Hanski (1980c), basada en el trabajo de Southwood (1977), existirían tres tipos. La comportamental, en la que se producen movimientos de corta distancia dentro de un mismo habitat. La ecológica, en la que se producen movimientos de larga distancia entre hábitats; y la geográfica, que implica verdaderos movimientos migratorios. Las tres escalas espaciales son interdependientes en su dinámica, pudiéndose generar patrones espaciales geográficos, a causa de repetidos movimientos en la escala ecológica, y patrones espaciales ecológicos, a causa de repetidos movimientos a escala comportamental. Ello significa, además, que la escala temporal a considerar en la generación de cada uno de estos patrones espaciales es diferente. El rango geográfico de una especie sería el resultado, no solo de las variaciones de sus rangos ecológicos y comportamentales, sino de considerar estos procesos a escala temporal evolutiva.

Estudiar la distribución espacial de los organismos a diferentes escalas, analizando la variación temporal de estas distribuciones, puede permitir establecer hipótesis previas acerca de las presiones selectivas que más han afectado a las especies y a la estructuración de las comunidades en las que se integran. Tres aspectos ecológicos, referidos a la distribución espacial, han sido investigados cuando se ha tratado con comunidades coprófilas: el estudio de la agregación intraespecífica, la correlación entre distribución regional y abundancia, y la relación densidad dependiente de la razón varianza/media de las poblaciones. Los dos primeros han derivado en la formulación de modelos que predicen la coexistencia entre especies, por mecanismos diferentes del clásico reparto de recursos, y tratan de aclarar cuál es la causa de la diversidad, el fundamento de las relaciones especie-abundancia, el papel ejercido por la competencia, o la relación entre dispersión y estabilidad.

#### 5.1.1. El modelo agregativo

En habitats efímeros, como los excrementos, ha sido postulada y comprobada la existencia de distribuciones agrupadas en los individuos de ciertas especies de dípteros. Los modelos propuestos y los análisis realizados por Shorrocks y col. (1979), Atkinson y Shorrocks (1981), Hanski (1981) y Rosewell y col. (1990), predicen que la coexistencia entre especies es posible en tales hábitats, si el competidor

superior se encuentra distribuido de manera agregada. Dicha coexistencia es posible, debido a que la agregación incrementa la competencia intraespecífica y reduce la competencia interespecífica.

El llamado "modelo agregativo" ha sido propuesto para las larvas de dípteros que viven en ambientes efímeros, examinándose el efecto de la agregación, tanto en las relaciones competitivas entre especies (Shorrocks y Rosewell, 1986), como en las relaciones entre un predador y sus presas (Hanski, 1981). La agregación intraespecífica, se ha demostrado también en el caso de los dipteros que ovipositan en cadáveres (Hanski y Kuusela, 1977; ó Beaver, 1977) y en este caso, parece comprobado el efecto de la agregación sobre la supervivencia de un competidor inferior (Kneidel, 1985). En los coleópteros coprofagos (Escarabeidos e Hydrofílidos) también ha sido demostrada la existencia de un moderado grado de agregación (Hanski, 1980c y 1987a), agregación que ha sido reconocida desde hace tiempo (Halffter y Matthews, 1966).

Como muy bien señala Ives (1988), el "modelo agregativo" podría considerarse un ejemplo de las teorías sobre reparto de recursos, en las que incrementos de la competencia intraespecífica aseguran la coexistencia. La exclusión competitiva entre especies (Gause, 1934) se ve disminuida, facilitándose la coexistencia, si existe suficiente disimilitud entre los recursos que utilizan (MacArthur y Levins, 1967). También se favorece la coexistencia si se tiene en cuenta los procesos dispersivos (Slatkin, 1974), si la predación se realiza sobre las presas más rentables o abundantes (Glasser, 1979), o si se considera la heterogeneidad ambiental (Levin, 1976 ó Beaver, 1977). Sin embargo, el "modelo agregativo" necesita dos requerimientos aún no suficientemente comprobados (Ives, 1988): a) las hembras de una misma especie deben de ser atraídas hacia algunos recursos, o estados de los mismos, en mayor medida que las hembras de otras especies, y b) las hembras no deben mostrar comportamientos de puesta que contrarresten la agregación inicial (por ejemplo, no ovipositar en aquellas parcelas con gran número de huevos contrarrestaría la agregación).

Si las hembras ovipositoras visitaran cada habitat efímero aleatoriamente, el grado de agrupamiento debería decrecer con la densidad (Green, 1986). Solo si los movimientos entre los lugares de puesta fueran no azarosos y distintas especies percibieran el medio de forma diferente, podría garantizarse que el agrupamiento de las especies no fuera densidad-dependiente. Hanski (1987a) describe que, en diversos experimentos, la microlocalización espacial de trampas con excremento influye en su grado de colonización por parte de las especies; que existe una correlación espacial positiva entre pares de especies, tanto mayor cuanto más proximas son taxonómicamente. Todo ello sugiere que las especies tienden a percibir las trampas que son más favorables y que, cuanto más parecidas son dichas especies, más

similarmente perciben las diferencias en sus recursos. Así pues, si esto fuera cierto, el modelo agregativo permitiría explicar la coexistencia en hábitats efímeros y significaría que, no solo un diferente uso de los recursos, sino cualquier diferencia interespecífica podría decrecer la covarianza espacial entre las especies.

#### 5.1.2.-La hipótesis de las especies centrales y satélites.

Para Hanski (1982b), la abundancia de una especie está correlacionada positivamente con su distribución regional. Dicha correlación parece constituir una regla en la naturaleza (McNaughton y Wolf, 1970; Bock y Riklefs, 1983; Brown, 1984 ó Gaston y Lawton 1988a), aunque recientemente ha sido contestada (Wright, 1991). De este modo, la dispersión desde poblaciones locales puede permitir la supervivencia a nivel regional (Hanski, 1985). Este autor admite que la probabilidad de extinción local, decrece si el número de parcelas ocupadas regionalmente es mayor o si la abundancia es elevada, y asume que dicha tasa de extinción local (ó, en el caso contrario, de colonización) varía al azar, es decir, se produce por causas demográficas o ambientales. Con estos postulados, modifica el modelo de distribución aplicado por Levins (1969) y comprueba que cada especie tiene dos posibilidades de distribución: o tiende a ocupar todos los sitios o tiende a permanecer en uno solo.

El modelo de Hanski (1982b: "the core and satellite hypothesis") está basado simplemente en la variación aleatoria de los parámetros típicos de la dinámica poblacional y permite explicar la distribución bimodal de las especies coprófagas en el espacio: algunas localmente abundantes y regionalmente comunes, y otras raras, local y regionalmente. Naturalmente, la existencia de este patrón puede explicarse considerando que las especies abundantes y comunes son las mejor adaptadas a las condiciones que imperan en su área de distribución (Brown, 1984), pero su hipótesis solo es aplicable, según él, en aquellos grupos de especies en donde la segregación de habitat no es presumible. Grupos homogéneos, en donde es difícil explicar la presencia de las especies debido al reparto de recursos. Actualmente se han realizado diversas investigaciones al objeto de comprobar experimentalmente esta hipótesis (Hanski, 1982c y 1982d; Bock y Riklefs, 1983; Gotelli y Simberloff, 1987; Gaston y Lawton, 1988a y 1988b ó Glenn y Collins, 1990).

Las connotaciones de esta hipótesis son importantes, como el mismo autor reconoce. Las interacciones competitivas se darían primordialmente entre las especies centrales, entre las que debería encontrarse un espacio mayor en sus nichos y a las que sería aplicable la teoría del equilibrio (MacArthur y Wilson, 1967). Los modelos de no equilibrio (Caswell, 1976) serían aplicables a las especies satélite, entre las cuales

apenas existiría la exclusión competitiva. Además, si la competencia se da primordialmente entre especies centrales, con el tiempo, la proporción de especies satélites o accesorias se incrementaría. Estas especies centrales han podido permanecer durante miles de años como dominantes en las comunidades coprófagas centroeuropeas (Hanski 1986b).

### 5.1.3.- La ley de Taylor.

La modificación de la varianza entre poblaciones, según sean las abundancias medias de esas mismas poblaciones, ha recibido mucha atención, tanto si se consideran las estimas a lo largo de un espacio dado (variación espacial), o a lo largo del tiempo (variación temporal). En un principio, Taylor (1961) mostró que las poblaciones pueden distribuirse al azar, regular, o agregadamente, pero que la distribución al azar es solo un caso particular en cada especie, ya que el tipo de distribución depende de la densidad poblacional. Según pudo observar, la varianza poblacional se encuentra relacionada con la media mediante una simple ley potencial, existiendo un regresión linear entre el logaritmo de la varianza y el de la media:

$$s^2 = am^b \quad , \quad \log s^2 = a + b \log m$$

... siendo  $s^2$  la varianza,  $m$  la media,  $b$  la pendiente de regresión, y  $a$  el punto en el cual la linea de regresión corta al eje de las  $y$ . Así pues, la varianza espacial de una especie en un punto particular del medio, es proporcional a una fracción de la densidad media de su población.

En trabajos posteriores (Taylor y Taylor, 1977; Taylor y col., 1978; Taylor y Woiwod, 1982) se constata la universalidad de dicha ley (ley de Taylor) y se propone un modelo teórico basado en la misma (el "Delta-Modelo", ver Taylor, 1981a y Taylor 1981b). Evidentemente, las tasas de crecimiento poblacionales han de tener en cuenta los procesos dispersivos (Southwood, 1977), pero los anteriores trabajos postulan que dicha dispersión depende de la densidad de las poblaciones, no resultando ser un proceso aleatorio. Segun ellos, la disposición espacial de las poblaciones sería el resultado de dos fuerzas comportamentales opuestas: una que tiende a maximizar los recursos y por tanto a separar a los individuos, y otra que tiende a maximizar la eficacia en su utilización y por tanto a congregar los individuos. La paradoja surge debido a que dicho efecto agregativo ocurre cuando las media poblacionales son mayores, y ello parece estar en contra de la lógica, pues la ventaja de dispersarse, y por tanto disminuir la varianza espacial, parece evidente si las poblaciones son numerosas (Lomnicki, 1978).

El comportamiento de los organismos gobernaría su distribución espacial y dicho comportamiento densidad dependiente sería propio de cada especie, una particularidad producida evolutivamente y que se reflejaría en el valor de  $b$ . Así, las poblaciones controlarían intrínsecamente su disposición espacial, mediante una dispersión que dependería del tamaño de sus poblaciones. También se han establecido modelos comportamentales densidad-dependientes para explicar los procesos de dispersión (Taylor, 1978 y Taylor, 1980), en donde el movimiento al azar no existe y es reemplazado por un juego comportamental de atracción-repulsión entre individuos.

La primera crítica a este modelo comportamental de la distribución espacial, provino del estudio de los coleópteros coprófagos (Hanski, 1980c). Para este autor, si se asume que el éxito reproductivo y la supervivencia son variables aleatorias en el espacio e independientes de la densidad, la varianza espacial cambia obligatoriamente con el cuadrado de la media poblacional y la regresión entre el logaritmo de la varianza y el logaritmo de la media es lineal, con una pendiente igual a 2. Esta hipótesis es comprobada mediante simulación. Evidentemente, la asunción no ha de ser totalmente cierta en la naturaleza. La heterogeneidad ambiental puede producir que el éxito reproductivo sea muy desigual en el espacio y, en ese caso, la pendiente de regresión podría ser mayor de 2. De todas formas, para Hanski (*op. cit*) no es necesario postular que al incrementar la densidad se incremente la varianza espacial, pues el aumento de ambas variables podría estar causado por otro factor. Solo unos pocos lugares del espacio serían muy favorables, y en ellos se incrementaría la agregación y la abundancia total. Las especies más frecuentes o abundantes se encontrarían en los mejores lugares y la abundancia podría crecer mediante un "feedback" positivo. En fin, en su modelo, la varianza espacial se incrementa debido a la variación espacial del éxito reproductivo y la supervivencia, como consecuencia de la heterogeneidad del ambiente. En escalas espaciales pequeñas, en donde el ambiente es más homogéneo, la pendiente de la regresión entre la varianza y la media será menor y a escalas espaciales mayores, o ambientes más heterogéneos, la pendiente ha de aumentar. En un trabajo posterior (Hanski, 1982a), analiza más en profundidad esta cuestión con diferentes taxones, corroborando además que el nivel de variación espacial de las especies, está negativamente correlacionado con su capacidad de dispersión o con su amplitud de nicho.

Posteriormente, las críticas a "la ley de Taylor" y el "Delta-Modelo" han proliferado en la literatura, estableciéndose un intenso debate. Anderson y col. (1982), utilizando simulaciones estocásticas, comprueban que la relación lineal entre el logaritmo de la varianza y el logaritmo de la media, es una simple e inevitable consecuencia de la variación de los consabidos eventos demográficos (natalidad, mortalidad, emigración e inmigración), influyendo

además la heterogeneidad ambiental. Los valores de  $b$  de una misma especie varían entre poblaciones y hábitats y caen siempre dentro del rango entre 1 y 2, lo que era lógico como demostró Hanski (1980c). Además, Downing (1986) estimó, utilizando datos reales, que efectivamente el valor de  $b$  varía mucho dentro de una misma especie y que, entre especies, dichos valores no son siempre significativamente diferentes. Asimismo, refutó la existencia de valores de  $b$  superiores a 2, ya que al incrementar el número de comparaciones entre la varianza y la media su valor decrece. Por su parte, Thórarinsson (1986) cuestiona la logica interna del "Delta-Modelo"

Los valores de  $b$  mayores de 2 pueden aparecer cuando las tasas de dispersión entre unidades espaciales son muy bajas, o cuando la escala espacial es grande y el ambiente resulta heterogéneo (Hanski, 1982a y Yamamura, 1990). Para Hanski (1987b) estos valores pueden generarse también cuando las regresiones temporales (datos consecutivos procedentes de muchas poblaciones) y espaciales (datos procedentes de poblaciones de diferentes sitios muestreadas al mismo tiempo) no están relacionadas. Según él, a una escala local, si la dinámica poblacional está perfectamente correlacionada, la varianza se incrementará con la media a lo largo del tiempo (variación temporal) igual que a lo largo del espacio (variación espacial). Cuando esto no ocurre, es decir, cuando aumentos de la densidad producen diferentes agregaciones según se considere la dimensión espacial o la temporal, la varianza espacial se incrementa en su conjunto, debido a que los máximos de las poblaciones abundantes pueden coincidir en el tiempo con los mínimos de las poblaciones poco abundantes. Hanski (op. cit) demuestra con un modelo numérico que esto puede ocurrir, y que entonces la pendiente de la regresión se ve afectada, pudiendo sobre pasar fácilmente el valor de 2. Según su modelo, cuando las especies se distribuyen uniformemente a lo largo del espacio (poca varianza espacial), las regresiones temporales y espaciales están bien relacionadas. Pero si las especies poseen una distribución en mosaico (mucha varianza espacial) la dinámica poblacional de las especies no está correlacionada y las pendientes de regresión son superiores a 2. Ello vendría a significar que el valor de  $b$  está negativamente correlacionado con la tasa de dispersión y positivamente correlacionado con la heterogeneidad espacial.

Hemos pasado de considerar a  $b$  como una característica de cada especie, reflejo de un comportamiento densidad-dependiente fijado evolutivamente, a suponer que su valor varía con la escala de muestreo y las condiciones ambientales, pudiendo facilitar datos acerca de la capacidad dispersiva del organismo y de su distribución espacial a nivel local en el momento del muestreo. No es posible realizar aseveraciones ni comparaciones de los valores de  $b$  entre organismos fuera de su contexto (Soberón y Loewinsohn, 1987), es decir, sin tener en cuenta las variables que se conoce afectan su valor.

Todo lo anterior no implica que no exista el movimiento dirigido en los organismos (no debido al azar), tal y como postula el "Delta-Modelo", pero sus consecuencias no tienen por que ser la causa de la "ley de Taylor". Southwood (1984) y Perry (1988) afirman que los procesos demográficos, la consideración de la heterogeneidad ambiental, y una respuesta comportamental dependiente de la densidad pueden dar lugar a los valores de  $b$  observados. El debate no está cerrado ni mucho menos y se han aducido inconvenientes metodológicos en las críticas formuladas al "Delta-Modelo", junto a nuevas defensas del mismo (Taylor y col, 1983 y 1988; y Perry, 1988).

#### 5.2.- La distribución espacial y los Scarabaeoidea coprófagos.

Los hábitats efímeros, tales como los excrementos de los grandes herbívoros, poseen dos peculiaridades de gran interés. Por una parte, cada uno de los excrementos constituye un sistema altamente inestable que sufre un proceso de degradación muy rápido, que obliga a las especies a poseer altas capacidades de dispersión. Sin embargo, a pesar de esta inestabilidad en cada uno de los excrementos, el conjunto de la comunidad establecida regionalmente parece estable. Por otra parte, resulta chocante que un habitat tan homogéneo desde el punto de vista microambiental, posea índices de diversidad elevados. La justificación de estas peculiaridades, ha originado los modelos teóricos descritos y ha sido el principal acicate de las investigaciones realizadas en ecología de coleópteros coprófagos.

Los modelos teóricos utilizados en el caso de un ambiente constituido por parcelas efímeras y separadas ("patchy environment" ó ambientes en mosaico), predicen que si el número de parcelas no supera un umbral determinado, las especies no pueden establecerse regionalmente (Hanski, 1987a). Así pues, debe de existir una relación entre la riqueza y la cantidad de excrementos que hay por unidad de área. Esta relación es similar a la predicha por MacArthur y Wilson (1967) en su modelo del equilibrio, solo que en este caso se trata de un ambiente en mosaico y la estabilidad regional está ligada a la dispersión. De esta manera, si existe una variación en el espacio de la densidad de excrementos, ello puede contribuir a la coexistencia. Este efecto no ha sido estudiado en coleópteros coprófagos.

La diversidad también podría justificarse si la hipótesis de especies centrales y satélites es correcta y existen ejemplos de su cumplimiento entre los Escarabeidos (Hanski, 1982b). También el modelo agregativo permitiría la coexistencia y la estabilidad regional, explicando la alta diversidad de estas comunidades. En este caso, Hanski (1980c)

demuestra que existen agregaciones moderadas entre los *Aphodiidae* y que la colonización entre excrementos cercanos no es aleatoria (Hanski, 1987a), requisito este fundamental para el cumplimiento del modelo agregativo.

Desde luego, también puede explicarse la coexistencia y el alto grado de diversidad de estas comunidades, suponiendo que existen diferencias ambientales y adaptaciones por parte de las especies a esas diferencias, siguiendo el pensamiento clásico del reparto de recursos. Las especies abundantes serían aquellas mejor adaptadas a las condiciones ambientales de cada lugar, condiciones que podrían modificarse espacio-temporalmente al igual que la harían las poblaciones. Una especie accesoria o satélite podría subsistir si su nicho trófico (larvario o imaginal) estuviera algo desplazado, si pudiera adquirir alguna ventaja fisiológica, comportamental, etc. Es muy poco lo que sabemos de la autoecología de las especies de Escarabeidos coprófagos, como para suponer que un uso diferencial de los recursos y del ambiente no pudiera ser la causa principal de la coexistencia y de la diversidad aparecida, aunque el recurso excremento parezca homogéneo. Ello sin necesidad de postular que dichas segregaciones o diferenciaciones hayan sido producidas por coevolución y competencia (Connell, 1980).

Sin conocer nada más acerca de las adaptaciones ambientales de estas especies, los modelos antes mencionados permiten explicar la coexistencia y la diversidad de estas comunidades. Son modelos en los que tiene mucha transcendencia la consideración de los procesos dispersivos y en los que, el desplazamiento de caracteres por competencia está siempre presente.

Las diferentes investigaciones llevadas a cabo sobre la distribución local (escala comportamental o entre excrementos cercanos) y regional (escala ecológica o entre grupos locales) de los Scarabaeoidea coprófagos sugieren que:

a.- Las especies que se encuentran en su óptimo fenológico tienden a poseer menor varianza regional en su distribución. Igual ocurre con aquellas especies que son capturadas fuera de su hábitat y, por tanto, se las supone gran capacidad migradora (Hanski, 1980e).

b.- La abundancia está correlacionada positivamente con la distribución regional de las especies y la dispersión decrece la varianza espacial (Hanski, 1980e y Hanski, 1982b).

c.- Modelos teóricos y la distribución bimodal de las especies por localidades, sugieren que, tal vez, sea inevitable la existencia de especies centrales (localmente abundantes y regionalmente comunes) y especies satélites (local y regionalmente escasas)

(Hanski, 1982b). Las abundancias medias en excrementos de 2 kgrs. son bajas. En Europa del norte (Holter, 1982), el 70% de las densidades son menores de 5 individuos por excremento

d.- En *Aphodius*, las hembras maduras (con ovarios desarrollados) están sobrerepresentadas entre las migrantes y, en general, todas las hembras parecen moverse más que los machos. Los machos muestran una mayor variación espacial entre excrementos cercanos (Hanski, 1980c). A la vez, las hembras maduras permanecen más tiempo en los excrementos, por lo que puede encontrarse en heces más secas (Hanski 1980a y b). Llegar pronto y permanecer un mayor tiempo, podría ser una estrategia para incrementar la distribución espacial y evitar los riesgos migratorios.

e.- La abundancia de una especie varía mucho entre prados cercanos, no existiendo relación entre dicha variación y la variación de la aparición estacional (Hanski, 1980e). La abundancia de una especie parece modificarse también considerablemente entre excrementos situados en una misma área local (Holter, 1982). El porcentaje de similitud en la composición de especies, es del 50% entre prados y del 70 u 80% entre excrementos dentro de un mismo prado (Hanski, 1980f).

f.- La regresión entre el logaritmo de la varianza y el logaritmo de la media de poblaciones locales de Aphodiidae norteuropeos, da valores de  $b=1,74$  (Holter, 1982) o  $b=1.42$  (Hanski, 1980c), no apareciendo distribuciones al azar significativas (Holter, 1982). En el caso de que dichas regresiones se realicen a una escala ecológica (entre prados), el valor de  $b$  es 1.85 (Hanski, 1980c).

g.- Se corrobora la distribución agregada, indicándose que diferentes especies tienden a aparecer simultáneamente en los mismos excrementos (Holter, 1982), sobretodo si son similares en su biología y están próximas sistemáticamente (Hanski, 1980c).

Las causas aducidas para explicar dicha agregación son: 1) diferencias microtopográficas y de atractividad entre excrementos supuestamente homogéneos (Holter, 1982, Hanski, 1980c y 1987a); 2) a escala ecológica y geográfica, la variación espacial del éxito reproductivo y la supervivencia incrementaría la varianza espacial y el valor de  $b$  podría acercarse o superar a 2, sin necesidad de postular que al incrementar la densidad se provoque un aumento de la varianza (Hanski, 1980c); c) mecanismos adaptativos destinados a favorecer el encuentro sexual a bajas densidades, que se mantienen en el caso de poblaciones numerosas, debido a no existir selección en contra (Holter, 1982).

### 5.3.- Objetivos.

Teniendo en cuenta los resultados de las investigaciones enumeradas, se pretende aportar nuevos datos e interpretaciones acerca de los diferentes modelos teóricos propuestos. A saber:

A.- Aquel que predice que la agregación intraespecífica es un fenómeno observable en las comunidades coprófagas.

B.- Aquel otro que considera la agregación intraespecífica como densidad dependiente.

C.- Por último, el que postula que la abundancia y la dispersión están negativamente correlacionadas con la varianza espacial regional, y que la distribución del número de localidades ocupadas por las especies es bimodal.

Sin perder de vista estas hipótesis generales, los objetivos concretos de esta investigación, han pretendido conocer la distribución espacial de los Scarabaeoidea coprófagos a escala local, regional y geográfica. Estos objetivos han sido básicamente tres:

1.- Conocer el tipo de distribución de las poblaciones entre excrementos cercanos y entre prados adyacentes.

2.- Averiguar la influencia de la abundancia, las condiciones ambientales, o las características biológicas particulares de cada especie, sobre estas distribuciones.

3.- Characterizar la comunidad establecida en los pastizales de altura de la Sierra de Gredos.

### 5.4.- Diseño experimental.

#### 5.4.1.- Trabajo de campo.

A fin de conseguir los objetivos anteriores se realizaron seis muestreos diferentes en las siguientes fechas: del 22 al 24 de septiembre y del 28 al 30 de octubre de 1984; del 1 al 3 de mayo, del 11 al 13 de junio, del 22 al 24 de Julio y del 21 al 23 de agosto de 1985. Durante la primera

semana de abril de 1985 y 1986 se realizaron también dos muestreos, pero en ambas ocasiones, la aparición de copiosas nevadas impidió la recogida de datos.

En cada uno de estos seis muestreos, se dispusieron durante dos días completos 15 excrementos en cinco zonas diferentes, a razón de tres excrementos por zona. Cada triplete de heces constituye una muestra y cada excremento una unidad muestral. De esta manera, el total del estudio estuvo constituido por 90 unidades muestrales, 30 muestras y 6 muestreos.

Como en el estudio anterior (ver apartado 4.4.1. página 38), los excrementos procedían de una cuadra para el descanso nocturno de vacas lecheras y se recogían entre 3 y 6 horas antes de su colocación en el campo. Desde la cuadra, el excremento se trasladaba en unidades de 1.5 kgrs. encerradas en bolsas de plástico, que a su vez se tasladaban en un contenedor hermético con capacidad para 50 kgrs.

Las heces se colocaban en el campo realizando un orificio de unos 10 cm en dichas bolsas y dejando caer su contenido desde una altura de un metro, de manera que la forma resultante se asemejase lo más posible a una boñiga naturalmente dispuesta. En todos los casos, los excrementos se dispusieron entre las 9 y las 12 horas, con una separación entre ellos en cada una de las muestras de 10 m. Tras dos días completos, se recogía cada una de las heces junto a los 10 cm. de suelo subyacente. Si se encontraban galerías, estas se excavaban para dar con la fauna correspondiente. Una vez en el laboratorio, se realizaba la extracción de la fauna coprófaga mediante el método de flotación preconizado por Laurence (1954), cuya efectividad es muy alta (Holter, 1975).

Como hemos dicho, en cada uno de los seis muestreos se colocaron tres unidades muestrales en cinco zonas o muestras. La situación geográfica de estas zonas queda especificada en la Figura 57. La elección de estas zonas ha venido motivada por una serie de requisitos ineludibles. Por una parte, debía de tratarse de zonas situadas dentro o en límite de los pisos supramediterráneo superior y oromediterráneo, además, tenían que ser zonas desprovistas de cubierta forestal y alejadas de las mismas, a fin de que las condiciones climáticas de cada zona estuvieran únicamente influenciadas por la altitud o la exposición. Por otra parte, debían de ser zonas que, abarcando ambas vertientes, no estuvieran excesivamente alejadas entre sí, ya que el acceso a ellas debía de efectuarse a pie. En este sentido, la elección de los puntos de muestreo se ha efectuado, siguiendo la abandonada vía natural de acceso más corta entre ambas vertientes: el Puerto de Candeleda.

A partir de ahora, las cinco zonas serán identificadas numéricamente como sigue:

- La zona 1 se encuentra en la vertiente septentrional a una altitud de 1500 metros, cerca de la Garganta de Prao Puerto, en el kilómetro 8 de la carretera que va desde la población de Hoyos del Espino hasta la Plataforma.

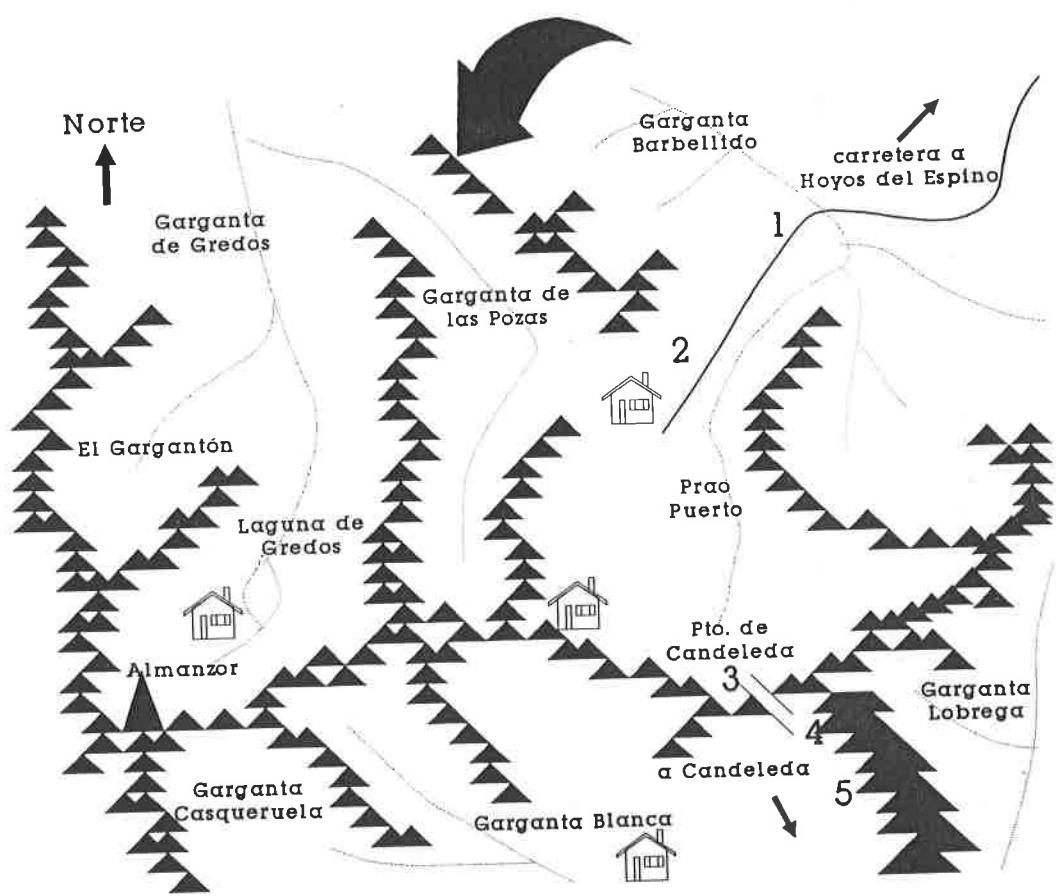
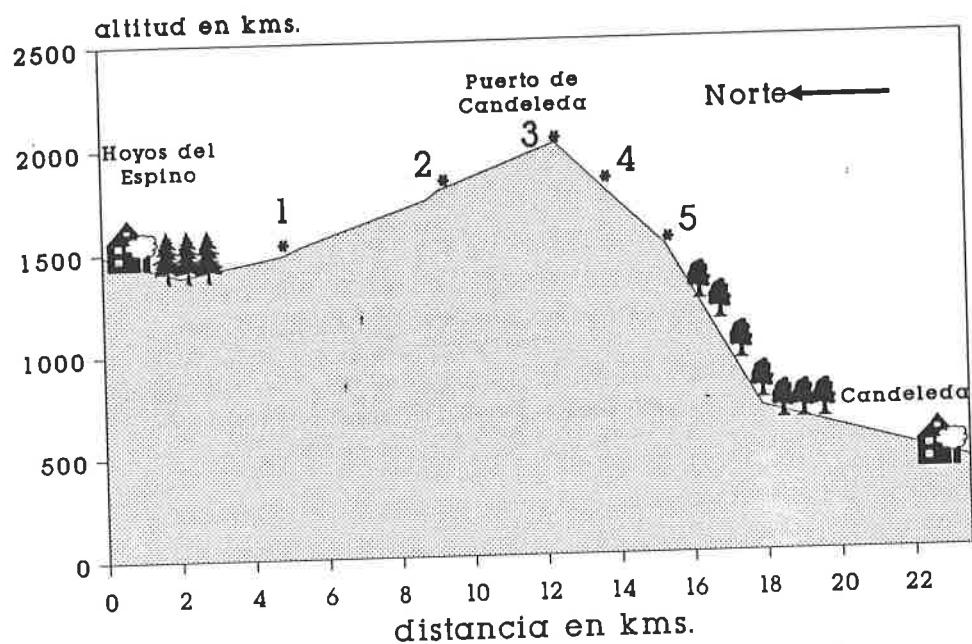


Figura 57.- Diagrama explicativo de la situación geográfica de las cinco zonas de muestreo.

- La zona 2 se situa unos 3.3 kilómetros más arriba, cerca ya de la Plataforma y posee una altitud aproximada de 1740 metros.
- La zona 3 se situa a unos 3.7 kilómetros de distancia de la anterior y se corresponde con el denominado Puerto de Candeleda, a unos 2000 metros de altitud.
- La zona 4 se situa a 1720 metros de altitud en la denominada Hiruela Cimera, apenas distante 1.6 kilómetros del Puerto de Candeleda, en pleno descenso a la población de Candeleda por la Trocha Real.
- La zona 5 se encuentra 1.3 kilómetros más abajo, descendiendo por ese mismo camino, a 1500 metros de altitud.

Como observamos, la distancia lineal entre las zonas oscila entre los 1.3 y los 3.7 kilómetros, con una media de 2.5 km. y una separación máxima entre las zonas 1 y 5 de prácticamente 10 km. Siguiendo a Hanski (1980c), consideramos que los movimientos entre estas zonas pueden denominarse de larga distancia, y designaremos a esta escala espacial como ecológica o regional. Los desplazamientos existentes entre los excrementos de cada zona serían de corta distancia y, en este caso, la escala espacial se denominará comportamental o local. La consideración de ambas escalas, no significa que ambos tipos de movimientos tengan una entidad real por si mismos. Una expansión de rango regional puede producirse como consecuencia de repetidos movimientos en la escala local, o por medio de verdaderos movimientos migratorios. Hasta el presente, no existe ninguna evidencia de que los Escarabeidos manifiesten este último tipo de movimientos.

#### 5.4.2.- Tratamiento de los datos

Si los individuos de una especie están distribuidos espacialmente en unidades discretas, como ocurre en el caso de los insectos coprófagos, pueden tratarse los datos como distribuciones de frecuencias y averiguar las medias y varianzas de estas poblaciones para su tratamiento.

Para el estudio de la distribución espacial se han usado dos índices: el índice de dispersión (ID en adelante) y el índice de Green (Green, 1966. IG en adelante), ambos recomendados por Ludwig y Reynolds (1988).

En índice de dispersión es simplemente la razón entre la media y la varianza de diferentes poblaciones:

$$ID = \text{varianza}/\text{media}$$

Si los individuos se distribuyen al azar, deberíamos esperar que esta razón sea igual a la unidad y que los datos estén de acuerdo con la distribución de Poisson. Puede comprobarse la significación estadística de los

desplazamientos de ID, respecto a este valor esperado, utilizando el estadístico Chi-Cuadrado, de modo que . . .

$$\text{Chi-Cuadrado} = \sum_{i=1}^N (X_i - \bar{X})^2 / \bar{X}, \text{ ó } ID(N-1)$$

. . . en donde  $X_i$  es el número de individuos de la unidad muestral  $i$  y  $N$  es el número total de unidades muestrales. Para muestras en donde  $N < 30$ , la estima de Chi-Cuadrado debe de caer entre los valores de  $P = 0.975$  y  $P = 0.025$  con  $N-1$  grados de libertad, para que la distribución aleatoria sea aceptada. Los valores de Chi-Cuadrado menores que los asignados a una  $P = 0.975$ , sugieren una distribución regular, mientras que los valores superiores a los asignados a una  $P = 0.025$  sugieren una distribución agregada.

Ahora bien, para medir el grado de agregación ID no es conveniente ya que, cuando la distribución es agregada, el valor de este índice está fuertemente influenciado por el número total de individuos en la muestra (Ludwig y Reynolds, 1988). En este caso está indicado el uso de IG, el cual varía de 0 (distribución al azar) a 1 (distribución agregada). El índice de Green es:

$$IG = (\text{varianza}/\text{media}) - 1 / n - 1$$

. . . en donde  $n$  es el número de individuos de cada muestra.

Cuando los datos lo han permitido, se ha comprobado el ajuste de la distribución de frecuencias observada con la de Poisson. La hipótesis nula es que el número de individuos por unidad muestral se distribuye al azar y, por tanto, sigue la distribución de Poisson. Dicha hipótesis se comprueba mediante el estadístico Chi-Cuadrado. Si la hipótesis no es rechazada es probable que la población se distribuya al azar. Una descripción detallada de las propiedades, el uso y los inconvenientes a tener en cuenta cuando se utiliza este tipo de distribución se encuentra en Snedecor y Cochran (1981). Por nuestra parte, hemos utilizado para los cálculos los programas para ordenadores personales anejos al libro de Ludwig y Reynolds (1988).

Las relaciones entre las especies y la abundancia han sido visualizadas mediante la utilización de la distribución lognormal (Preston, 1948), la cual es usual en muchas comunidades (Sugihara, 1980), y su cumplimiento es corriente en cualquier colección extensa, en donde sus componentes sean diferentes (May, 1975).

En primer lugar hemos de establecer una serie de clases u octavas en las cuales la abundancia de cada octava es el doble de la anterior: 0-1 individuos, 1-2 individuos 2-4 individuos, etc. Para cada una de esas clases, observamos el

número de especies cuyas abundancias se encuentran dentro de cada intervalo y comprobamos cual es la octava modal, es decir, aquella que posee un mayor número de especies. Dicha octava modal se designa como cero, y las que comprenden abundancias superiores o inferiores, se designan mediante números enteros positivos o negativos respectivamente. Cuando un valor cae en el límite entre dos octavas, se reparte el número de especies entre ambas.

Seguidamente ha de estimarse  $a$ , una medida inversa de la amplitud de la distribución ( $a = 1/2$  desviación standart) y cuya fórmula es :

$$a = \sqrt{\frac{\ln [S(0)/SR_{max}]}{2}} / R_{max}$$

. . . en donde  $S(0)$  es el número de especies observadas en la octava modal,  $SR_{max}$  es el numero de especies observadas en la octava más distante de la modal, y  $R_{max}$  es el valor asignado a esa octava más distante (+5, +7, -6, etc). El parámetro  $a$  oscila alrededor de 0.2 en una grán cantidad de casos, lo que parece ser una propiedad matemática de este tipo de distribución (May, 1975).

Después ha de hallarse  $S_0$ , una estima del número de especies en la octava modal, que puede igualarse a  $S(0)$  ó calcularse mediante . . .

$$S_0 = e^{(\overline{\ln S(R)} + a \overline{R^2})}$$

. . . en donde  $\overline{\ln S(R)}$  es la media del logaritmo neperiano del número de especies por octava, y  $R$  es el valor asignado a cada octava.

Usando los valores de  $a$  y  $S_0$  calculados deben estimarse las frecuencias esperadas mediante la formula. . .

$$S(R) = S_0 e^{(-a \overline{R^2})}$$

. . . en donde  $e$  es la base de los logaritmos neperianos y  $S(R)$  es el número de especies de la octava  $R$ .

De esta manera se calculan las frecuencias esperadas de cada una de las octavas y, mediante la Chi-Cuadrado, se comprueba si las frecuencias observadas y esperadas difieren significativamente. El proceso puede repetirse con diversas estimas de  $a$  y  $S_0$  hasta encontrar aquellas que menos difieren con las frecuencias observadas.

El total del área bajo la curva lognormal representa el número teórico de especies supuestamente existentes ( $S^*$ ) y puede computarse mediante. . .

$$S^* = 1.77 \text{ (So/a)}$$

Por último, mencionar que se han utilizado las medidas de amplitud de nicho y diversidad de Hill reseñadas en el apartado 4.4.2., página 40), así como el coeficiente de correlación de Pearson y el análisis de regresión linear simple, ya clásicos en la literatura (Sokal y Rohlf, 1969).

### 5.5.- Resultados

#### 5.5.1.- Distribución a escala local y regional.

Los inventarios con las capturas realizadas en cada uno de los excrementos, por zonas y meses, están desglosados en las Tablas 15, 16, 17, 18, 19 y 20.

Tomando en consideración aquellas especies con más de cinco individuos en cada periodo de muestreo, es decir con una abundancia media de 1 individuo por zona, se ha calculado el ID de cada una de estas especies en cada muestreo (15 excrementos) y se ha correlacionado con su abundancia en dicho muestreo (Figura 58).

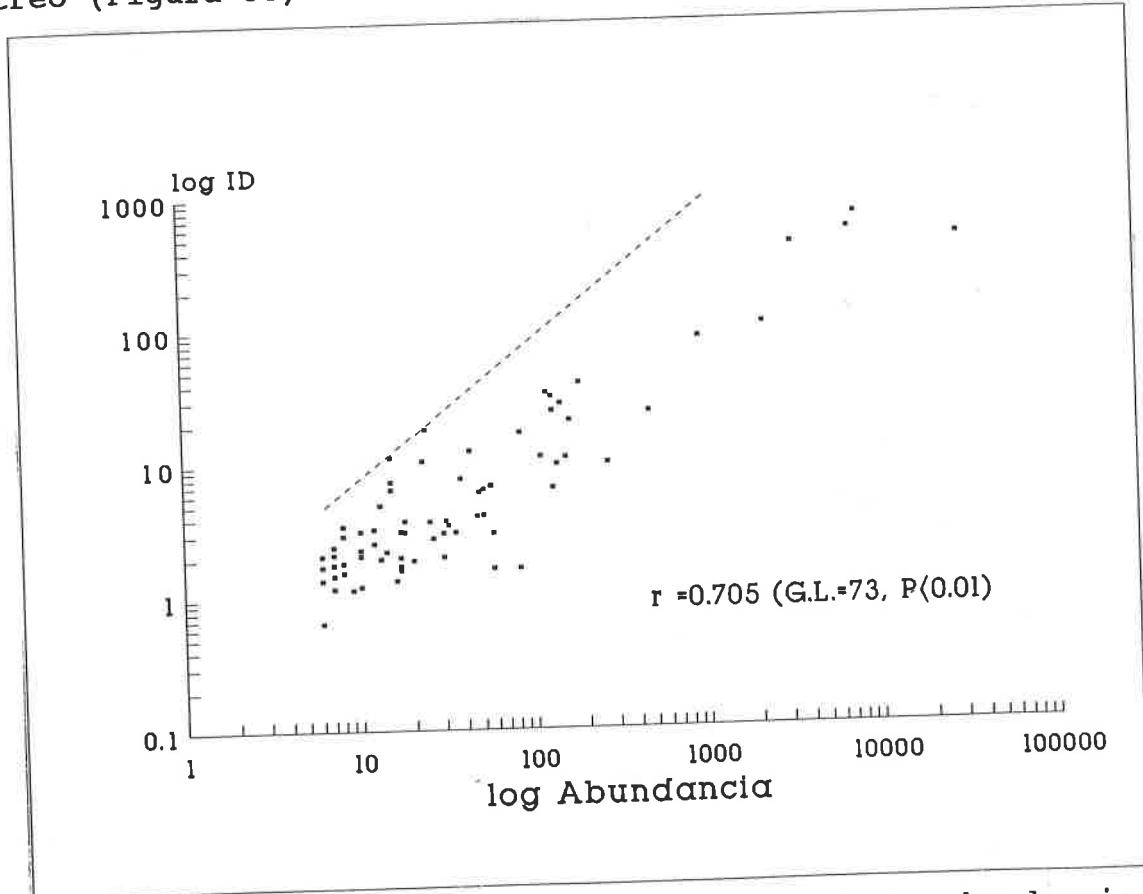


Figura 58.- Relación entre el logaritmo de la abundancia de cada especie en cada muestreo ( $n = 15$  excrementos) y el logaritmo del valor del índice de dispersión (ID).

## M A Y O

Muestras	1a	1b	1c	2a	2b	2c	3a	3b	3c	4a	4b	4c	5a	5b	5c	Total	
<b>Species</b>																	
<i>Copris lunaris</i>	3	1	5	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	10
<i>Euoniticellus fulvus</i>	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	2
<i>Euonthophagus amyntas</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	
<i>Onthophagus similis</i>	4	4	11	0	2	1	0	1	1	22	87	15	24	7	8	187	
<i>Onthophagus fracticornis</i>	3	1	0	0	0	0	0	0	0	3	3	0	3	2	2	17	
<i>Onthophagus vacca</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	4	0	0	1	1	7	
<i>Onthophagus joannae</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	10	4	1	0	0	15	
<i>Onthophagus stylocerus</i>	38	9	22	2	4	2	0	0	0	18	12	10	19	11	7	154	
<i>Onthophagus verticicornis</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	2	0	0	0	3	5		
<i>Onthophagus lemur</i>	0	0	0	4	0	0	1	0	0	4	8	1	58	24	28	128	
<i>Onthophagus taurus</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	2	0	0	0	0	3	
<i>Onthophagus maki</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	3	2	2	7	
<i>Aphodius fessor</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	2	0	2	4	
<i>Aphodius erraticus</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	1	1	0	3	
<i>Aphodius foetidus</i>	0	0	0	0	1	1	1	0	0	0	0	0	5	5	4	17	
<i>Aphodius bonvouloiri</i>	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	
<i>Aphodius fimetarius</i>	0	1	0	2	1	2	1	0	0	2	4	0	1	1	1	16	
<i>Aphodius conjugatus</i>	0	1	0	2	0	2	0	0	0	2	7	5	0	4	3	26	
<i>Aphodius sphacelatus</i>	373	163	293	60	154	40	9	7	7	314	294	67	106	149	123	2159	
<i>Aphodius distinctus</i>	1	0	0	0	1	1	0	0	0	1	0	0	1	0	1	6	
<i>Aphodius lineolatus</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	1	1	2	0	5	
<i>Aphodius merdarius</i>	22	8	8	0	0	0	0	0	0	2	1	0	1	1	0	43	
<i>Aphodius tersus</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	1	
<i>Aphodius granarius</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	2	0	2	0	0	0	4	
<i>Aphodius coenosus</i>	5	3	15	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	23	
<i>Aphodius scrofa</i>	3	5	1	0	0	0	0	0	0	3	1	1	1	0	2	17	
<i>Heptaulacus testudinarius</i>	0	0	2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	2	
<i>Geotrupes stercorarius</i>	0	0	0	1	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	2	
<i>Geotrupes mutator</i>	2	1	2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	5	
Abundancia total	455	197	359	71	164	50	12	8	9	375	437	106	227	212	188	2870	
Riqueza total	11	11	9	6	7	8	4	2	3	13	15	9	15	15	15	29	

Tabla 15.- Número de ejemplares capturados en cada una de las 15 unidades muestrales del muestreo de efectuado durante el mes de Mayo. Cada una de las cinco zonas están numeradas siguiendo la Figura 57. Los subíndices (a, b y c) corresponden a cada uno de los tres excrementos situados en cada zona.

## JUNIO

Muestras	1a	1b	1c	2a	2b	2c	3a	3b	3c	4a	4b	4c	5a	5b	5c	Total
Species	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	1
<i>Scarabaeus laticollis</i>	36	10	18	0	0	2	0	0	0	3	3	3	4	3	2	84
<i>Copris lunaris</i>													0	0	0	1
<i>Gymnopleurus flagellatus</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	1
<i>Caccobius schreberi</i>	2	0	1	0	0	0	0	0	0	4	0	0	2	3	1	13
<i>Euoniticellus pallipes</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1
<i>Euoniticellus fulvus</i>	22	18	19	4	11	12	7	5	17	3	0	0	2	5	3	128
<i>Euonthophagus amuytas</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	1	0	0	0	0	2
<i>Onthophagus similis</i>	13	15	17	18	21	33	14	7	27	279	90	83	104	111	83	915
<i>Onthophagus fracticornis</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	5	0	2	8
<i>Onthophagus vacca</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	2	1	5	0	4	0	12
<i>Onthophagus furcatus</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	52	31	32	0	0	120
<i>Onthophagus joannae</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	1	1	3
<i>Onthophagus grossepunctatus</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	1	0
<i>Onthophagus stylocerus</i>	10	14	12	6	35	32	21	22	39	12	37	23	4	3	3	14
<i>Onthophagus verticicornis</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	2	0	2	4	3	3	14
<i>Onthophagus lemur</i>	0	0	0	6	3	9	52	34	85	46	46	35	36	60	59	471
<i>Onthophagus taurus</i>	0	1	1	0	0	1	0	0	0	4	0	4	5	8	7	31
<i>Onthophagus punctatus</i>	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1
<i>Onthophagus maki</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	9	15	11	17	53	39	144
<i>Aphodius haemorrhoidalis</i>	0	1	2	0	0	0	0	0	0	1	1	0	0	0	0	5
<i>Aphodius frigidus</i>	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	2
<i>Aphodius erraticus</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	2
<i>Aphodius fossor</i>	0	2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	130
<i>Aphodius scrutator</i>	0	0	0	0	1	0	1	1	1	18	8	10	54	15	21	163
<i>Aphodius foetidus</i>	1	0	0	1	0	1	1	0	1	33	15	16	46	20	28	7510
<i>Aphodius bonvouloiri</i>	677	1207	1022	1487	601	1628	311	158	331	46	8	10	12	3	9	58
<i>Aphodius fimetarius</i>	3	0	1	8	2	7	6	7	6	5	3	1	2	3	4	4
<i>Aphodius coenosus</i>	0	2	1	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	1	2
<i>Aphodius lineolatus</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	24
<i>Aphodius consputus</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1
<i>Aphodius sphacelatus</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	1
<i>Aphodius striatulus</i>	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	3	0	4
<i>Aphodius merdarius</i>	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	4	0	0	7
<i>Aphodius granarius</i>	0	0	0	1	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	7
<i>Aphodius scrofa</i>	0	2	0	2	0	1	2	0	0	0	0	0	0	0	0	8
<i>Geotrupes ibericus</i>	0	0	0	0	0	1	0	2	0	3	1	1	0	0	0	38
<i>Geotrupes stercorarius</i>	13	10	9	4	0	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	4
<i>Geotrupes mutator</i>	0	2	0	1	0	1	0	0	0	0	0	0	1	2	0	4
<i>Sericotrupes niger</i>	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	2	0	0
Abundancia total	778	1285	1103	1538	674	1733	420	237	510	527	262	263	305	294	273	10202
Riqueza total	10	13	11	11	7	17	11	9	11	20	16	18	18	16	20	39

Tabla 16.- Texto como en la Tabla anterior para el muestreo efectuado durante el mes de Junio.

## J U L I O

Muestras	1a	1b	1c	2a	2b	2c	3a	3b	3c	4a	4b	4c	5a	5b	5c	Total
Species																
<i>Euoniticellus fulvus</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	2	3	6	4	3	18
<i>Onthophagus similis</i>	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	3	4	0	0	0	8
<i>Onthophagus vacca</i>	0	0	0	0	0	0	1	0	0	2	2	0	0	1	0	6
<i>Onthophagus taurus</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	2	0	0	2	6
<i>Onthophagus joannae</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	1
<i>Aphodius elevatus</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	1
<i>Aphodius haemorrhoidalis</i>	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	1	3
<i>Aphodius bonvouloiri</i>	2	4	8	10	11	11	0	1	1	0	0	0	0	0	0	48
<i>Aphodius ictericus</i>	0	1	2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	3
<i>Aphodius scrutator</i>	0	0	1	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	2
<i>Aphodius scybalarius</i>	0	0	0	3	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	3
<i>Aphodius fimetarius</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	2	2	1	0	0	0	5
<i>Geotrupes ibericus</i>	0	0	0	0	0	0	0	1	2	2	3	0	0	0	0	8
Abundancia total	3	5	11	10	14	11	3	1	2	8	14	12	6	7	5	112
Riqueza total	2	2	3	1	2	1	3	1	2	5	7	5	1	3	3	13

Tabla 17.- Texto como en la Tabla 15 para el muestreo efectuado durante el mes de Julio.

## A G O S T O

Muestras	1a	1b	1c	2a	2b	2c	3a	3b	3c	4a	4b	4c	5a	5b	5c	Total
Species																
<i>Gymnopleurus flagellatus</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	1
<i>Euoniticellus fulvus</i>	4	0	1	0	0	0	0	0	0	1	6	0	2	7	7	4
<i>Onthophagus similis</i>	0	0	0	0	0	0	1	1	1	1	0	0	0	3	5	12
<i>Onthophagus vacca</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	1
<i>Onthophagus taurus</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	3	0	0	3	3	10
<i>Onthophagus maki</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	1	2
<i>Onthophagus grossepunctatus</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	1
<i>Aphodius haemorrhoidalis</i>	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	2
<i>Aphodius elevatus</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1
<i>Aphodius ictericus</i>	2	2	2	2	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	10
<i>Aphodius scrutator</i>	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	2
<i>Aphodius fimetarius</i>	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	1
<i>Geotrupes ibericus</i>	2	1	0	0	1	1	0	0	2	0	0	0	0	0	0	7
Abundancia total	9	4	4	2	2	2	1	1	5	10	1	2	14	14	11	82
Riqueza total	4	3	3	1	2	2	1	1	4	3	1	1	6	4	4	13

Tabla 18.- Texto como en la Tabla 15 para el muestreo efectuado durante el mes de Agosto.

## SEPTIEMBRE

Muestras	Total													
	1a	1b	1c	2a	2b	2c	3a	3b	3c	4a	4b	4c	5a	5b
Especies	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1
<i>Scarabaeus laticollis</i>	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1
<i>Copris lunaris</i>	2	0	2	0	2	1	0	0	0	4	0	3	4	3
<i>Euoniticellus fulvus</i>	1	1	2	5	3	2	0	0	0	1	1	0	1	0
<i>Onthophagus similis</i>	0	3	1	1	0	0	0	0	0	1	0	0	0	6
<i>Onthophagus fracticornis</i>	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1
<i>Onthophagus joannae</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1
<i>Onthophagus maki</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	2
<i>Onthophagus taurus</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	1
<i>Aphodius scrutator</i>	0	0	0	0	2	1	1	2	1	3	2	3	3	7
<i>Aphodius contaminatus</i>	2	8	5	5	9	12	1	0	1	2	4	2	0	0
<i>Aphodius fimetarius</i>	0	0	0	1	2	8	1	1	0	0	0	0	0	13
<i>Aphodius foetidus</i>	15	12	9	3	9	6	0	0	1	0	0	0	0	57
<i>Aphodius ictericus</i>	13	2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	15
<i>Aphodius haemorrhoidalis</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1
<i>Aphodius annamariae</i>	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1
<i>Geotrupes ibericus</i>	3	13	5	4	7	3	3	1	1	0	1	1	8	5
<i>Geotrupes stercorarius</i>	1	1	3	0	1	0	0	1	0	1	0	0	0	9
<i>Geotrupes mutator</i>	0	2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	2
Abundancia total	39	42	28	19	35	33	6	5	4	12	9	9	16	24
Riqueza total	9	8	8	6	8	7	4	4	4	6	5	4	4	18

Tabla 19.- Texto como en la Tabla 15 para el muestreo efectuado durante el mes de Septiembre.

La existencia de una positiva y significativa correlación entre el ID y la abundancia manifestada en la Figura 58 ( $r=0.705$ ,  $gl=73$ ,  $p<0.01$ ), indica que las especies más abundantes tienden a tener una variación espacial mayor. Sin embargo, esta variación espacial en el total de excrementos de cada muestra, puede ser consecuencia de la variación local (entre excrementos cercanos), o de la variación regional (entre zonas).

Si tratamos solo con los datos de abundancia de cada especie entre excrementos cercanos (Figura 59: sólo se han considerado abundancias locales iguales o superiores a 3 individuos, uno por excremento), se comprueba que existe también una fuerte correlación positiva entre el ID y la abundancia y que la pendiente de la regresión ( $b$ ) es estadísticamente significativa. El incremento densidad dependiente del valor del índice de dispersión se hace patente con abundancias superiores a los 100 individuos (33 ind. por excremento). Con abundancias inferiores, el ID puede tomar

## O C T U B R E

Muestras	1a	1b	1c	2a	2b	2c	3a	3b	3c	4a	4b	4c	5a	5b	5c	Total
<b>Especies</b>																
<i>Euoniticellus fulvus</i>	2	2	0	3	1	0	0	0	0	3	7	4	8	12	5	47
<i>Onthophagus taurus</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	3	1	4
<i>Onthophagus vacca</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	3	0	2	6	
<i>Onthophagus similis</i>	1	3	2	24	26	23	10	13	18	5	6	2	0	1	2	136
<i>Onthophagus fracticornis</i>	4	15	3	1	1	13	6	2	4	1	0	1	0	0	0	51
	<u>274</u>	<u>354</u>	<u>216</u>	<u>371</u>	<u>675</u>	<u>568</u>	<u>1658</u>	<u>1214</u>	<u>987</u>	<u>213</u>	<u>102</u>	<u>134</u>	<u>41</u>	<u>16</u>	<u>39</u>	<u>6862</u>
<i>Aphodius affinis</i>																
<i>Aphodius contaminatus</i>	486	762	269	3203	2237	1720	2018	1634	1125	2871	2278	1876	3185	2766	2145	28575
<i>Aphodius sphaceletus</i>	815	575	825	172	359	253	105	79	28	7	3	7	0	0	0	3228
<i>Aphodius distinctus</i>	15	7	11	3	32	17	3	12	8	0	0	2	0	0	0	110
<i>Aphodius fimetarius</i>	0	1	2	1	4	1	4	9	6	4	0	3	0	0	0	35
<i>Aphodius conjugatus</i>	0	0	0	2	3	4	3	8	5	0	0	0	0	0	0	25
<i>Aphodius foetidus</i>	0	0	0	0	1	0	0	0	0	9	12	3	11	8	12	56
<i>Aphodius ictericus</i>	0	0	2	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	3	1	7
<i>Aphodius scybalarius</i>	2	1	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	7	5	2
<i>Aphodius merdarius</i>	3	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	4
<i>Aphodius porcus</i>	2	1	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	3	1	4
<i>Aphodius annamariae</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	2	0	2
<i>Aphodius haemorrhoidalis</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	82
- <i>Geotrupes ibericus</i>	6	10	3	5	10	8	1	3	1	4	6	3	7	6	9	20
- <i>Geotrupes stercorarius</i>	2	1	2	1	0	5	4	1	3	0	1	0	0	0	0	15
<i>Geotrupes mutator</i>	0	10	0	1	0	1	1	0	1	0	0	0	0	1	0	
Abundancia total	1612	1742	1335	3787	3350	2614	3814	2975	2186	3117	2415	2036	3265	2824	2218	39290
Riqueza total	12	13	10	12	12	12	12	10	11	9	8	11	8	12	10	21

Tabla 20.- Texto como en la Tabla 15 para el muestreo efectuado durante el mes de Octubre.

valores muy dispares, que oscilan entre el máximo posible (línea discontinua) y la uniformidad. Esto quiere decir que las poblaciones de pequeño tamaño establecidas localmente, pueden aparecer en un solo excremento, al azar o uniformemente; pero que, con abundancias superiores, la distribución de los individuos se aleja paulatinamente de la aleatoriedad. Cuando  $N > 100$ , el ID posee un menor rango de

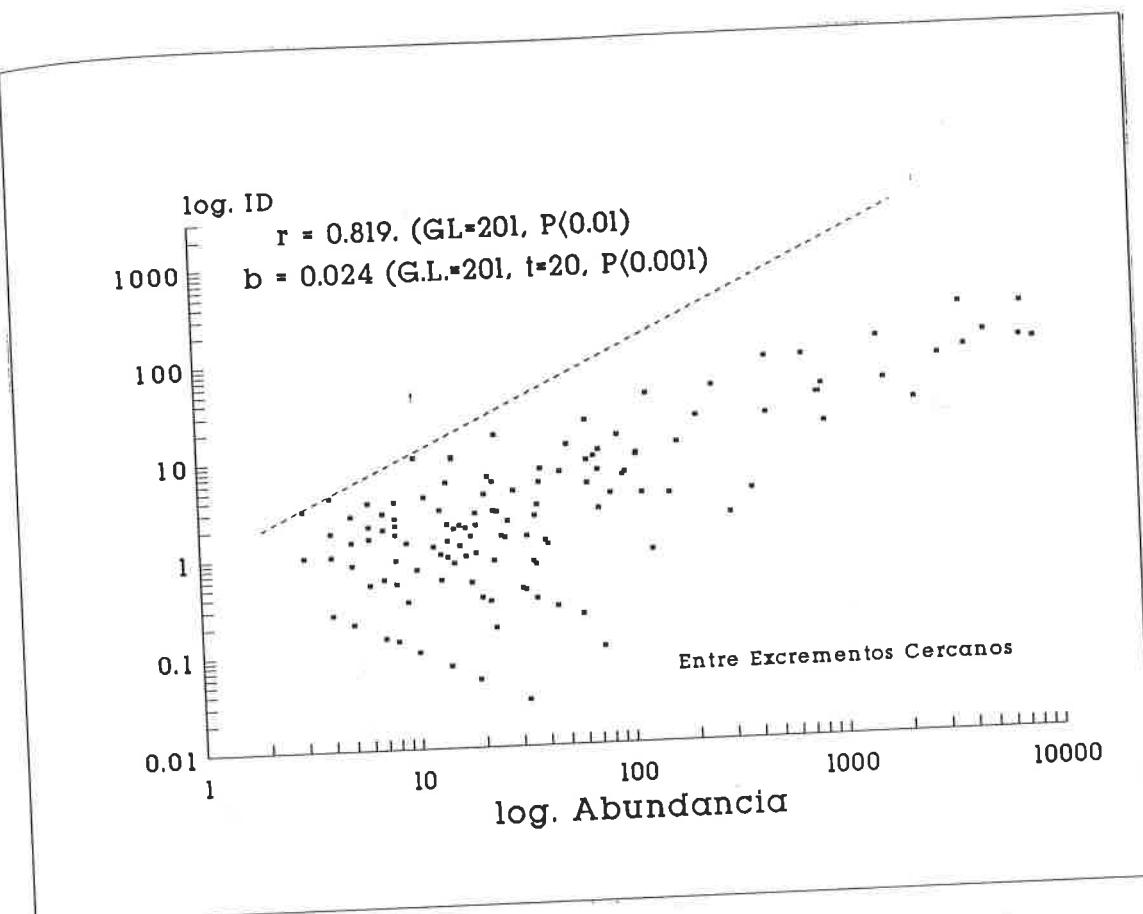


Figura 59.- Relación entre el logaritmo de la abundancia ( $n > \bar{n} = 3$ ) y el logaritmo del índice de dispersión (ID), teniendo en cuenta los valores entre excrementos cercanos (escala local). La linea de puntos señala el valor máximo que ID puede tomar.

variación y su valor no solo se aleja del propio de una distribución al azar ( $ID=1$ ), sino del máximo posible (línea discontinua).

Como dijimos, el ID no es una buena medida para comprobar el grado de agregación, ya que depende del tamaño de las poblaciones. Otra medida, el índice de Green (IG), ha sido utilizada en su lugar. A este nivel local, IG puede oscilar entre los valores negativos y 1, cuando la abundancia de las muestras es baja (menos de 3 ejemplares por excremento aproximadamente, Figura 60). Es decir, las especies pueden distribuirse en cada muestra regular, al azar o agregadamente. Después, a medida que la abundancia de las poblaciones se incrementa, las especies tienden a alejarse de la distribución agregada (el valor de IG se acerca a 0).

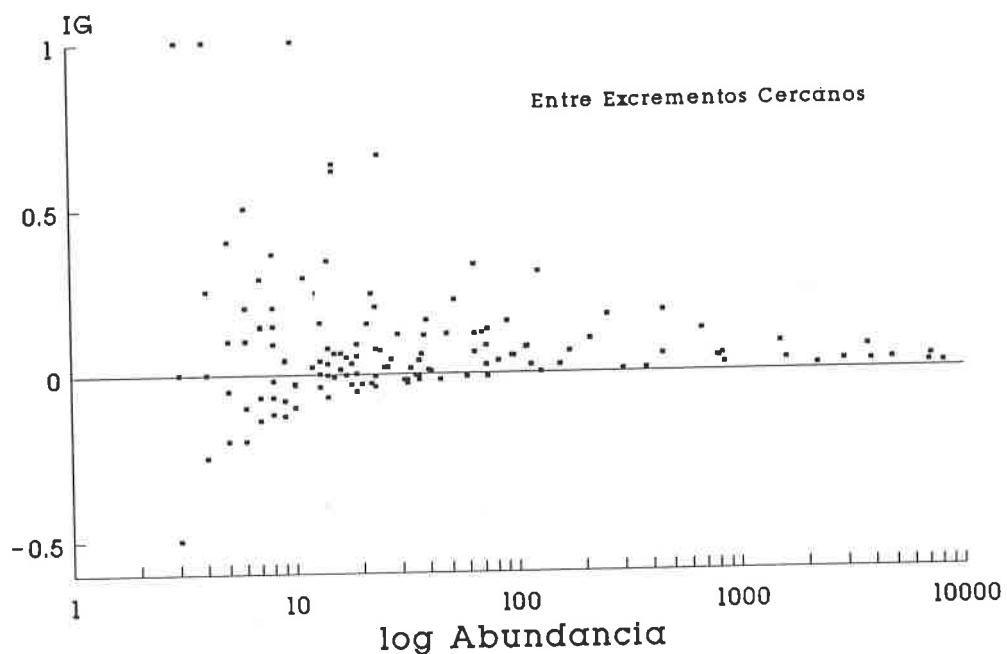


Figura 60.- Oscilación de los valores del índice de agregación (IG) entre excrementos cercanos conforme varía la abundancia.

Se han efectuado todas las posibles correlaciones de las abundancias locales entre pares de especies de cierta abundancia (más de 10 individuos por zona, Figura 61). Existen correlaciones positivas y altas en un buen número de ocasiones, pero también existen algunas correlaciones altas y negativas. Esto quiere decir que, cuando se incrementa o disminuye la abundancia de una especie, ocurre lo mismo en otra. Ahora bien, en ocasiones, un incremento en la abundancia de una especie da lugar a una disminución en otra. Estas correlaciones negativas se repiten pocas veces en una misma especie, excepto en el caso de *Onthophagus stylocerus*. En esta especie, de las 27 correlaciones establecidas con otras especies, 13 son negativas.

Considerando todos los tripletes locales de excrementos estudiados, se ha observado que por encima de 25 individuos (poco más de 8 individuos por excremento), todas las especies aparecen en los tres excrementos cercanos (Figura 62). A partir de 4 individuos (poco más de 1 individuo por excremento), más de la mitad de las especies aparecen en las tres boñigas. Ello indica que, desde el punto de vista cualitativo, cuando la abundancia apenas sobrepasa unos valores moderados, las especies suelen aparecer distribuidas homogeneamente entre excrementos cercanos.

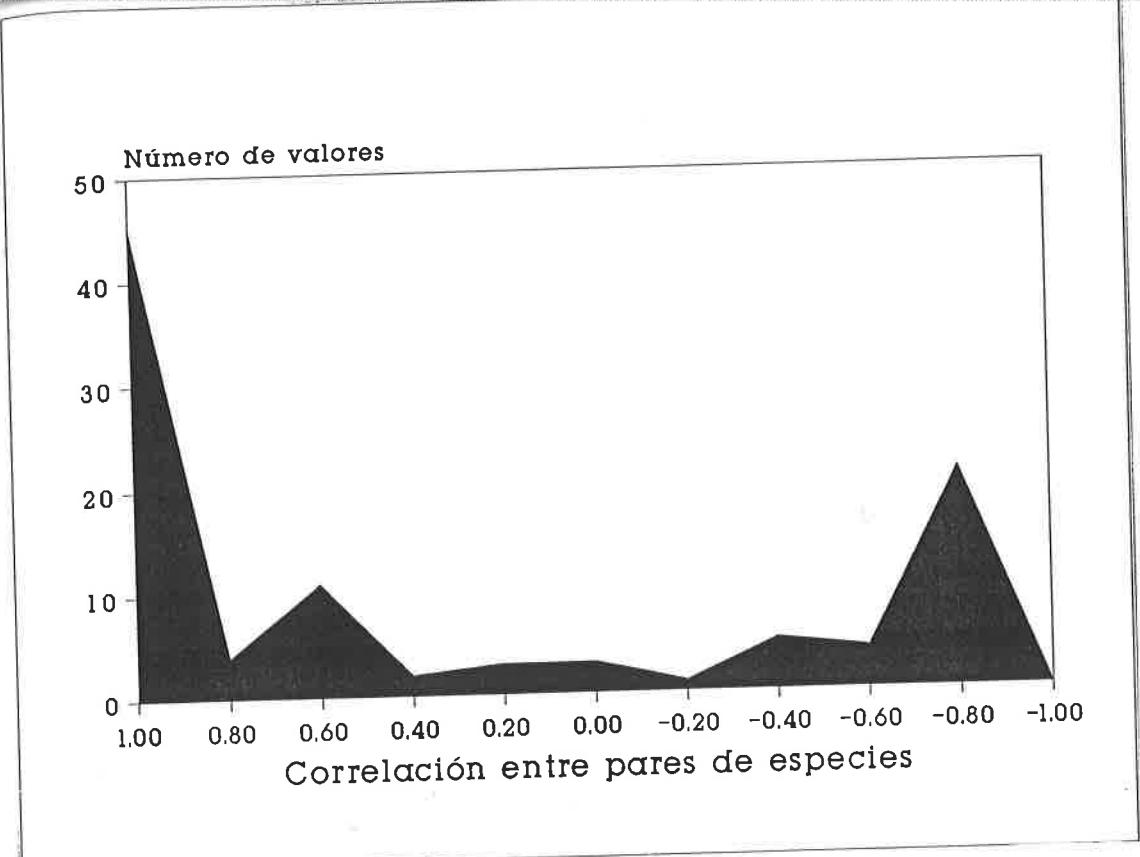


Figura 61.- Distribución de los valores del índice de correlación de Pearson entre todas las especies con  $n > 10$  en cada muestra a nivel local.

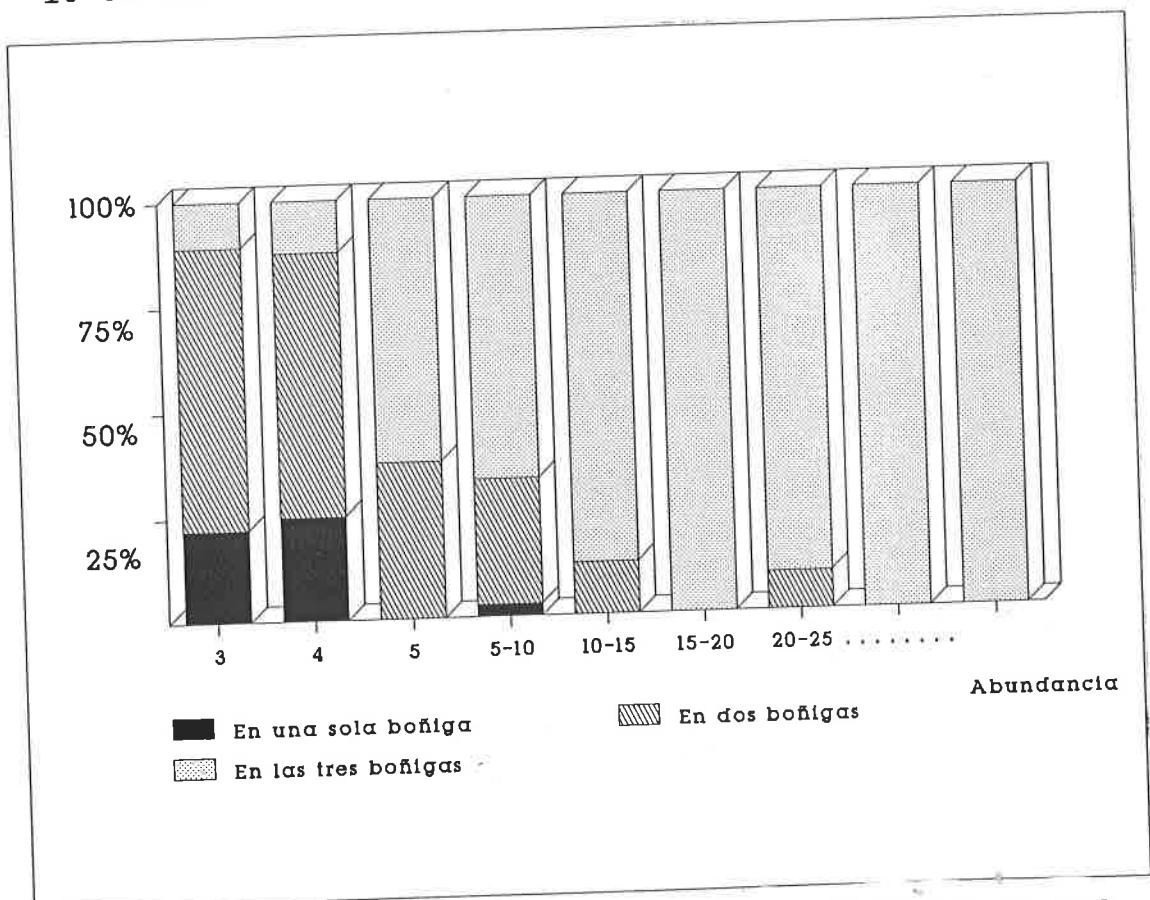


Figura 62.- Porcentaje de especies que aparecen en uno, dos o los tres excrementos cercanos, según diferentes rangos de abundancia.

Sin embargo, estas especies que aparecen en los tres excrementos ("comunes localmente"), suponen una escasa proporción sobre el total en casi todos los casos (Figura 63).

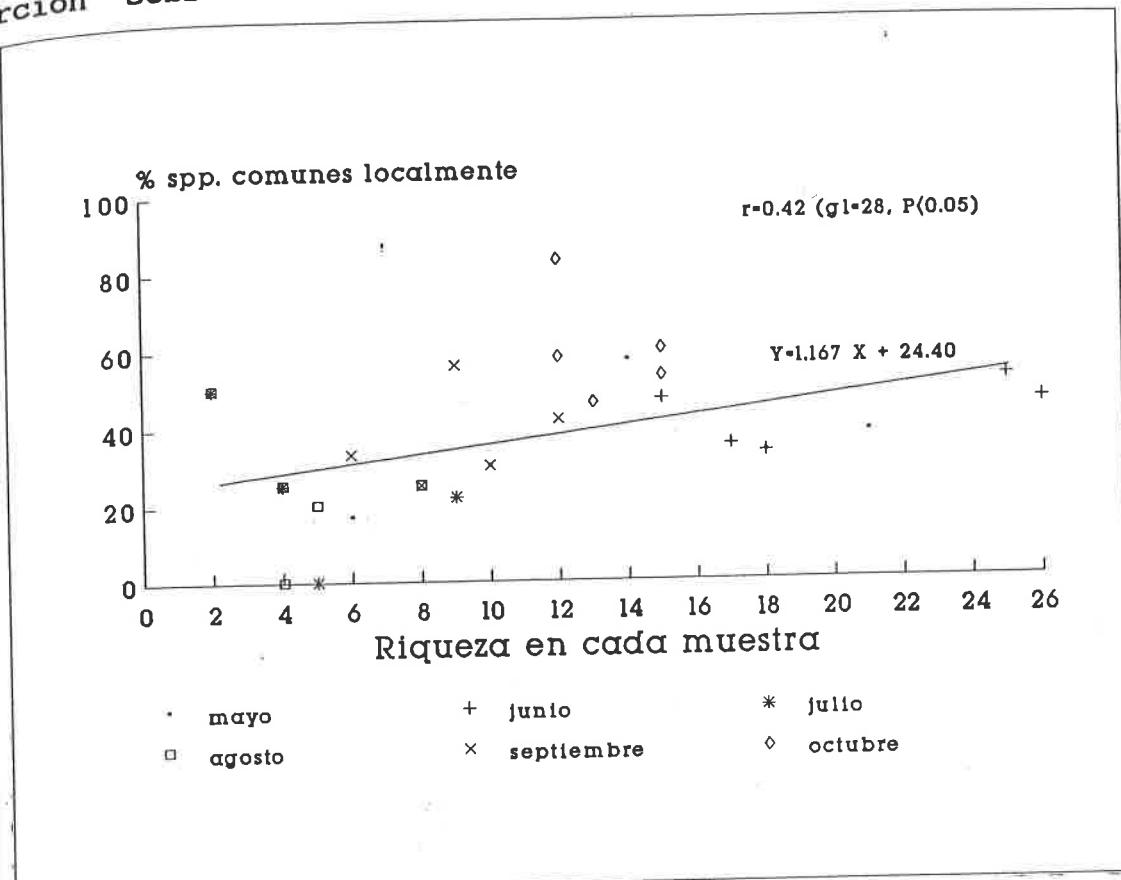


Figura 63.- Relación entre el porcentaje de especies comunes entre los tres excrementos de cada muestra y el número de especies de esa muestra.

La riqueza varía entre las zonas y los meses de muestreo, pero la proporción de especies que aparecen en los tres excrementos casi nunca sobrepasa el 60 %. Existe una correlación positiva y ligeramente significativa entre la riqueza y el porcentaje de estas especies sobre el total, de modo que cuantas más especies aparecen en una zona, mayor es el porcentaje de las que son comunes a las tres heces. También, cuando el número medio de individuos por especies es superior, se incrementa el número de especies comunes localmente (Figura 64). Por ello, el porcentaje de las especies capaces de aparecer en los tres excrementos cercanos con abundancias inferiores a los 10 individuos por muestra, se encuentra relacionado con la diversidad (Figura 65). En este último caso, tanto el valor de la pendiente de regresión (*b*) como el coeficiente de correlación, están cerca de la significación estadística. En realidad, basta soslayar el dato anómalo del muestreo de la zona 2 durante agosto, en el cual

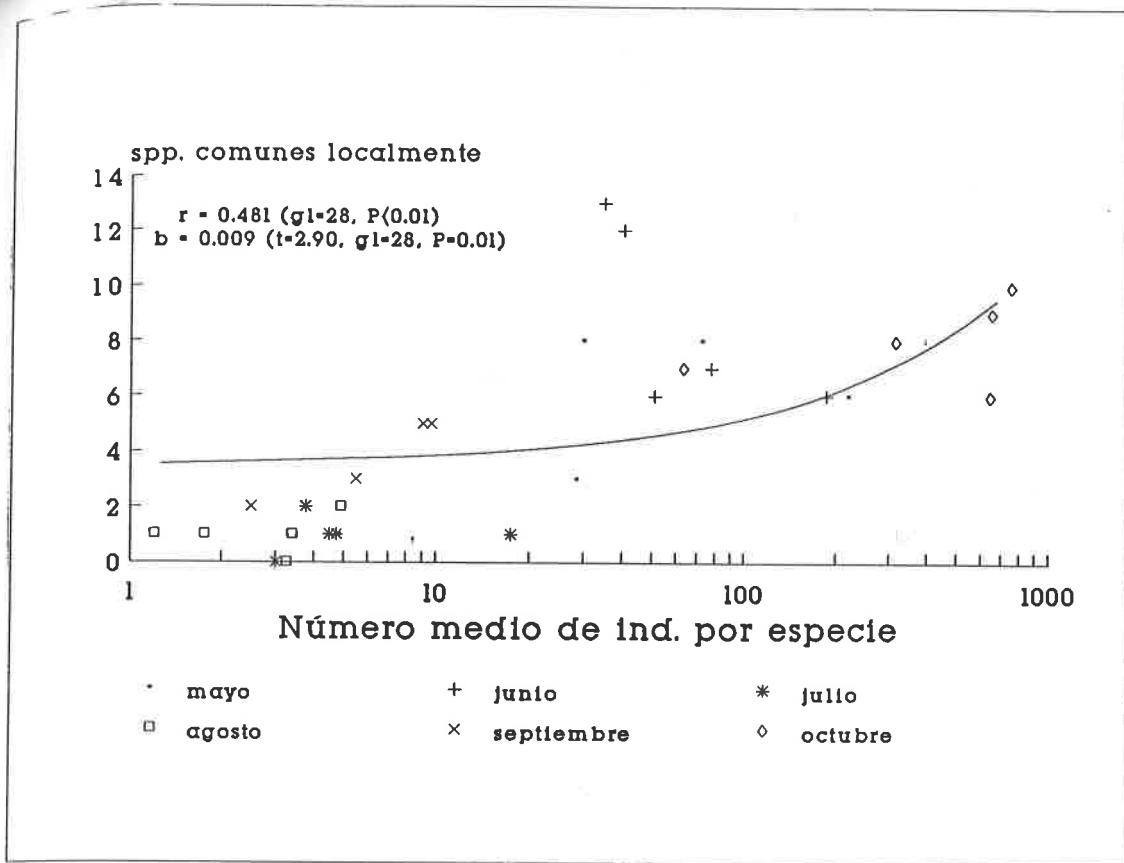


Figura 64.- Relación entre el número de especies que son comunes en los tres excrementos de cada muestra y el número medio de individuos por especie en esa muestra.

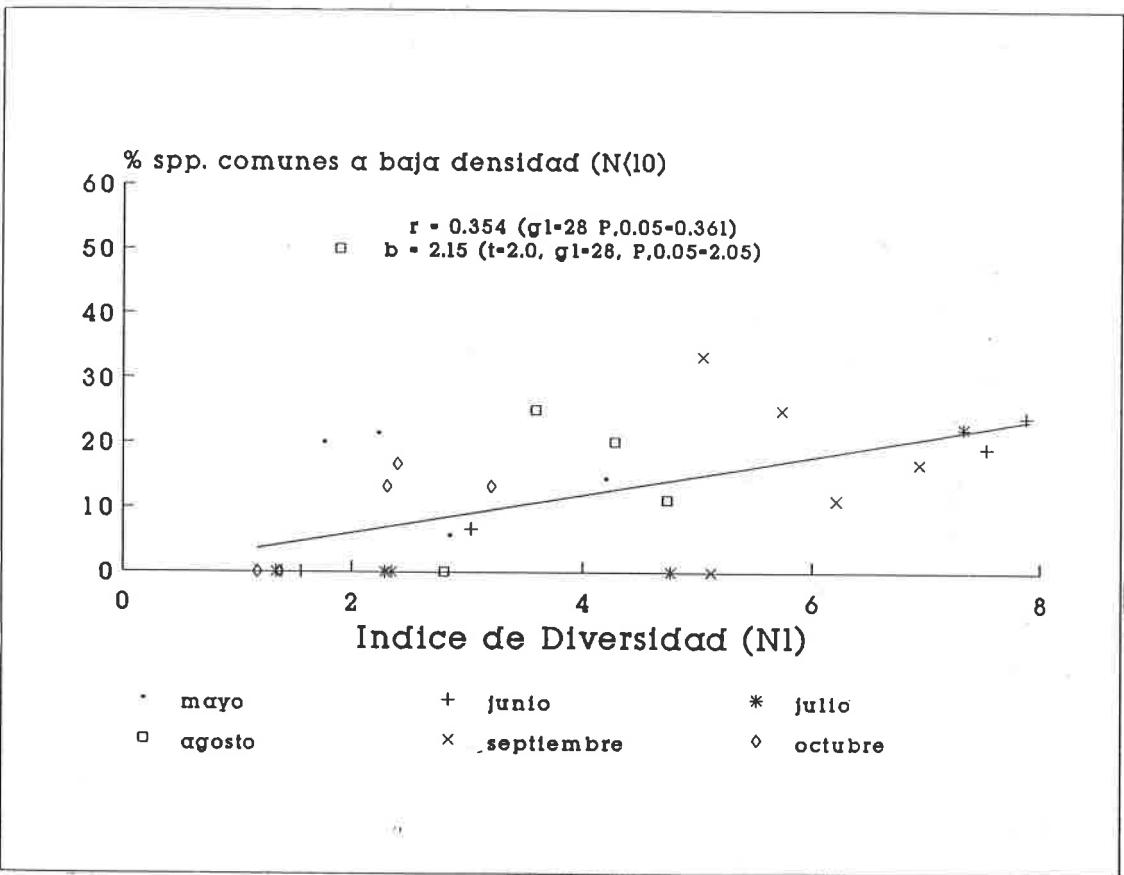


Figura 65.- Relación entre el porcentaje de especies que son comunes a los tres excrementos de cada muestra con  $N > 10$  y el índice de diversidad de Hill ( $N_1$ ). La linea de regresión está dibujada soslayando el dato anómalo de la zona 2 durante agosto.

se capturaron dos especies con 4 y 2 individuos respectivamente, para que los valores mencionados sean altamente significativos ( $r= 0.565$ ,  $P < 0.01$  y  $b= 2.90$ ,  $t= 3.56$ ,  $gl= 27$ ,  $0.005 > P > 0.001$ ). En general los datos de agosto son anómalos. Se trata de capturas escasísimas, tanto en abundancia como en riqueza, por lo que la aparición de una especie común localmente dispara el porcentaje. Con todo, el dato es interesante pues evidencia que, aunque las comunidades sean muy pobres, las especies pueden aparecer bien repartidas entre excrementos cercanos.

En octubre, cuando la abundancia media es muy elevada, la proporción de especies que aparecen en las tres boñigas es muy alta. Durante el estío se dan riquezas y abundancias bajas, siendo pocas las especies comunes. Sin embargo, en todos los muestreos realizados aparecen especies que son comunes localmente (Figura 66).

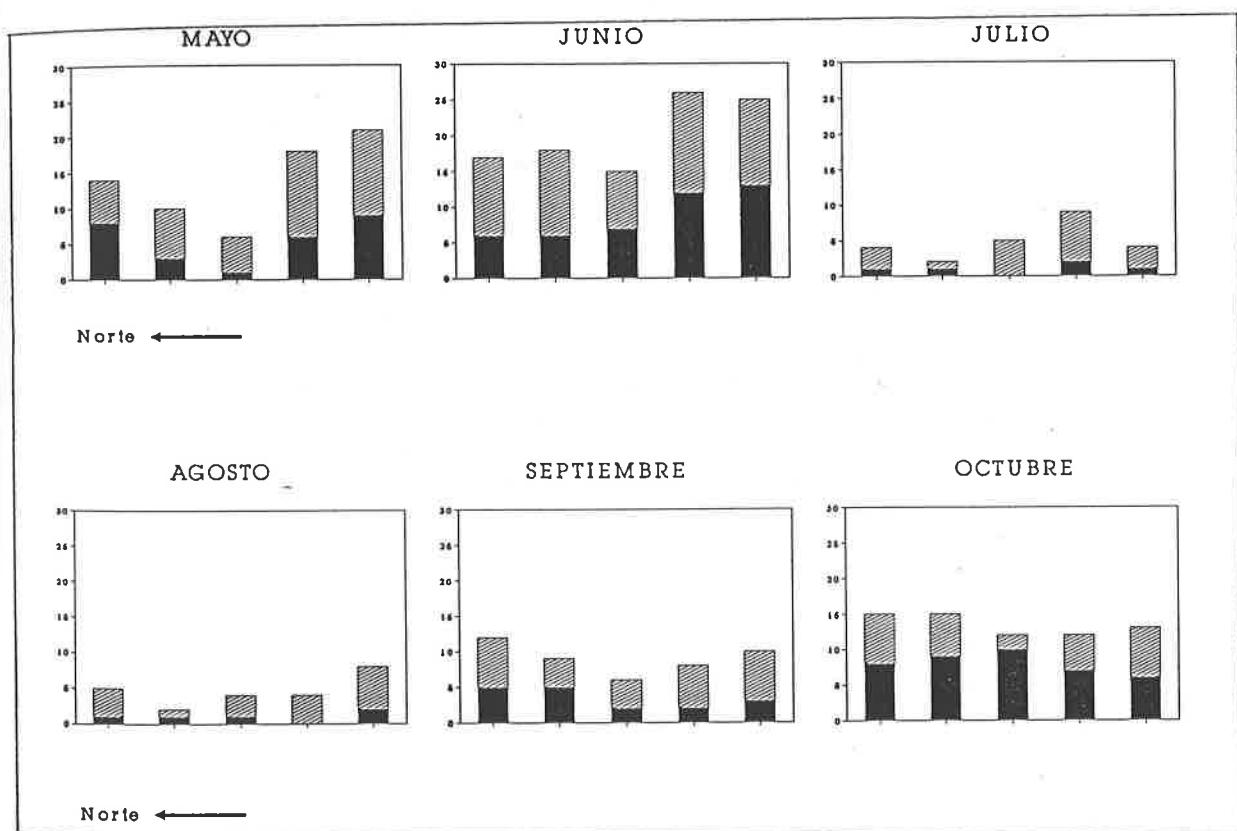


Figura 66.- Número de especies que aparecen en los tres excrementos de cada muestra (en negro) sobre el total. Cada barra representa una de las cinco zonas de cada muestreo, siendo la de la izquierda la zona 1.

Las especies comunes localmente pueden tener abundancias elevadas o no (Figura 67). Ya vimos como por encima de 8 individuos por excremento, todas las especies son comunes localmente. Sin embargo existen especies con abundancias medias inferiores o iguales a 10 individuos por muestra que son comunes localmente. Es decir, la presencia entre excrementos cercanos puede estar condicionada por la abundancia, pero puede aparecer con abundancias medias inferiores a los 3 individuos por excremento.

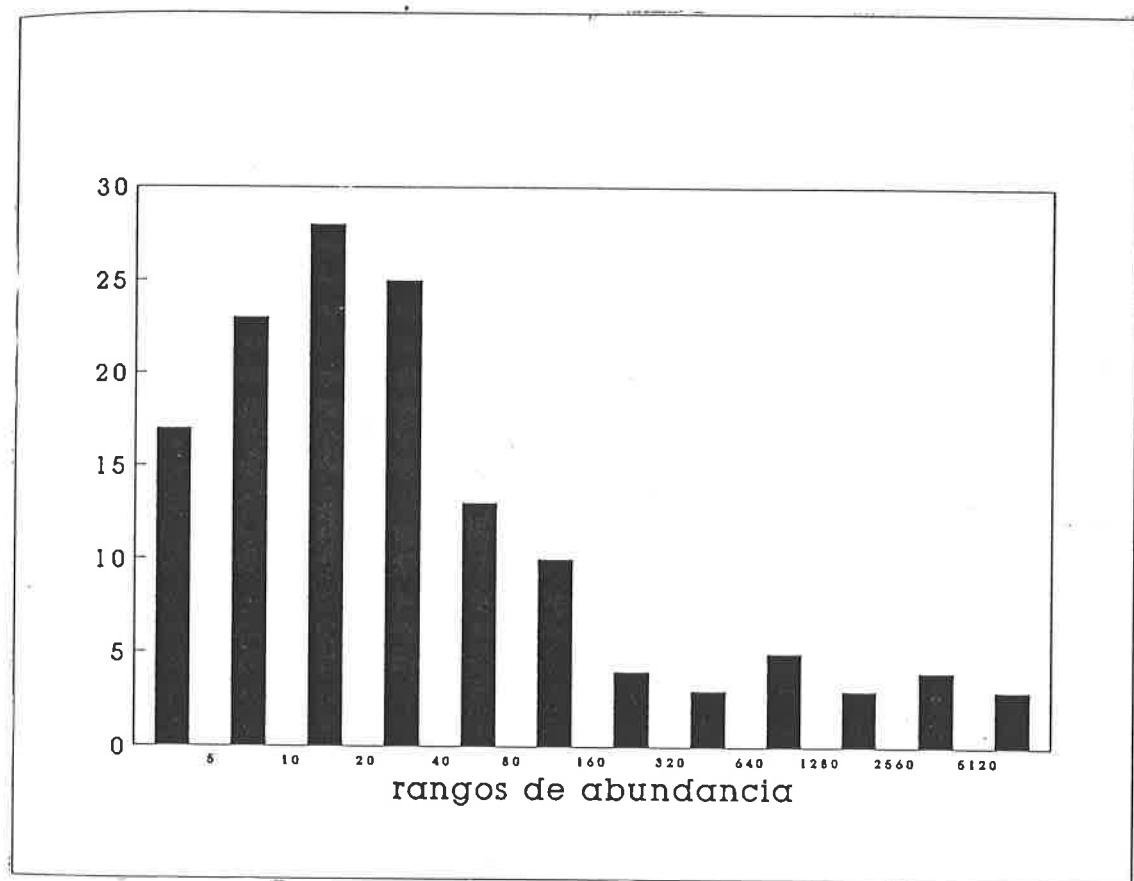


Figura 67.- Distribución del número de especies que aparecen en los tres excrementos de cada muestra, según diferentes rangos de su abundancia en esas muestras.

Existen 20 especies que son comunes localmente a baja densidad ( $N < 10$ ) en alguna ocasión (40% del total). De ellas, únicamente 6 lo son en más de dos ocasiones (Tabla 21). Tres de estas especies son las únicas de gran tamaño capturadas con cierta abundancia (*G.ibericus*, *G.stercorarius* y *C.lunaris*), dos son Aphodiidae de tamaño medio o grande (*A.fimetarius* y *A.scrutator*), y la restante es un Scarabaeidae de pequeño tamaño (*O.similis*).

<u>especie</u>	<u>ocasiones</u>
----------------	------------------

<i>Aphodius fimetarius</i>	6
<i>Geotrupes ibericus</i>	4
<i>Onthophagus similis</i>	4
<i>Geotrupes stercorarius</i>	3
<i>Aphodius scrutator</i>	3
<i>Copris lunaris</i>	3

Tabla 21.- Número de ocasiones en que aparece cada una de las especies señaladas en los tres excrementos cercanos, con densidades menores o iguales de 3,3 individuos por excremento.

*Aphodius fimetarius* aparece en 18 muestras (Figura 68) y en la mitad de las ocasiones lo hace en los tres excrementos. Solo en tres ocasiones aparece en un solo excremento y en las tres únicamente se recogió un ejemplar. Esta especie es capturada en todos los muestreos y, en nuestro caso, se la encuentra en altitud y en las épocas lluviosas. Los individuos otoñales aparecen más tempranamente en las zonas más elevadas y no se capturan en las zonas más bajas de la vertiente meridional.

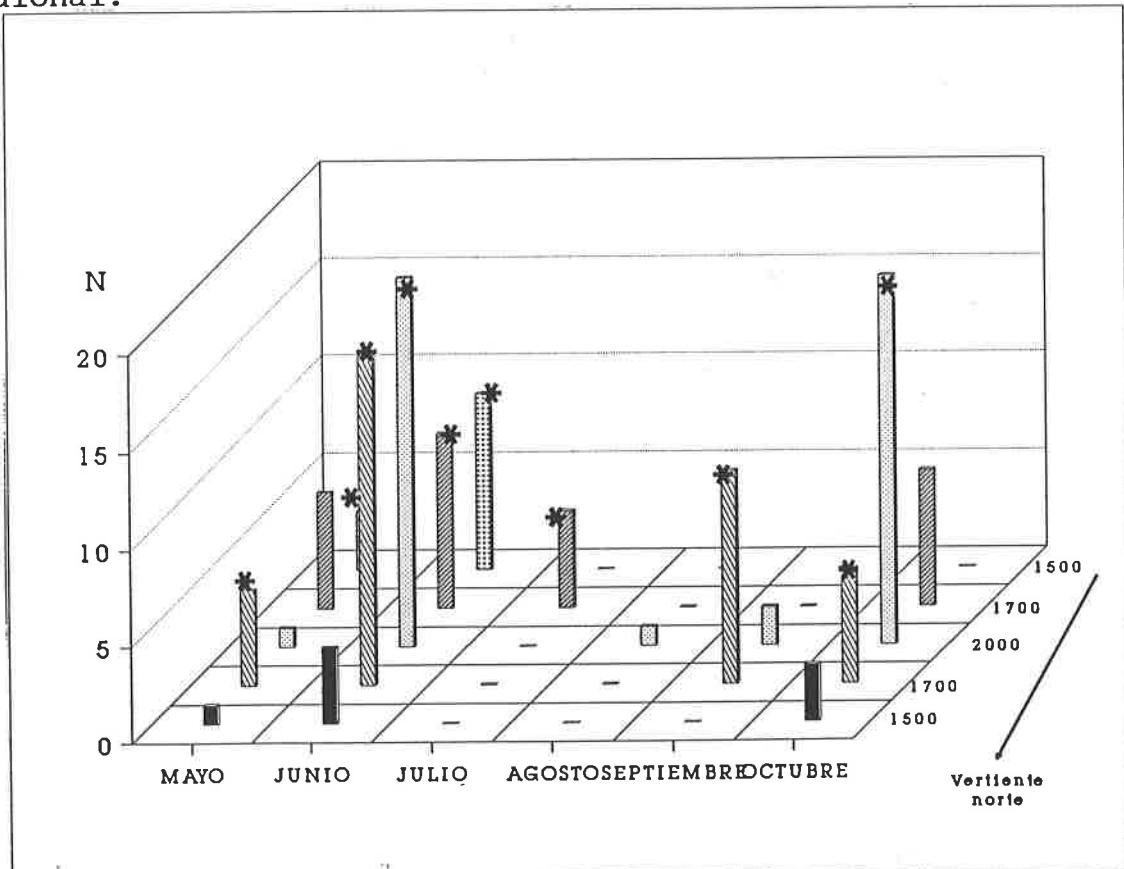


Figura 68.- Distribución del número de ejemplares capturados de *A. fimetarius* en cada una de las muestras. Con asteriscos se señalan aquellas en las que la especie apareció en los tres excrementos de cada muestra.

*Aphodius scrutator* es la otra especie del grupo que pertenece al género *Aphodius*. Como la anterior (Figura 69), también desaparece prácticamente durante el estío, en donde sólo es capturada en las altitudes más elevadas de la vertiente norte. Se trata posiblemente de una especie de altitud moderada que no está bien establecida en las altas cotas.

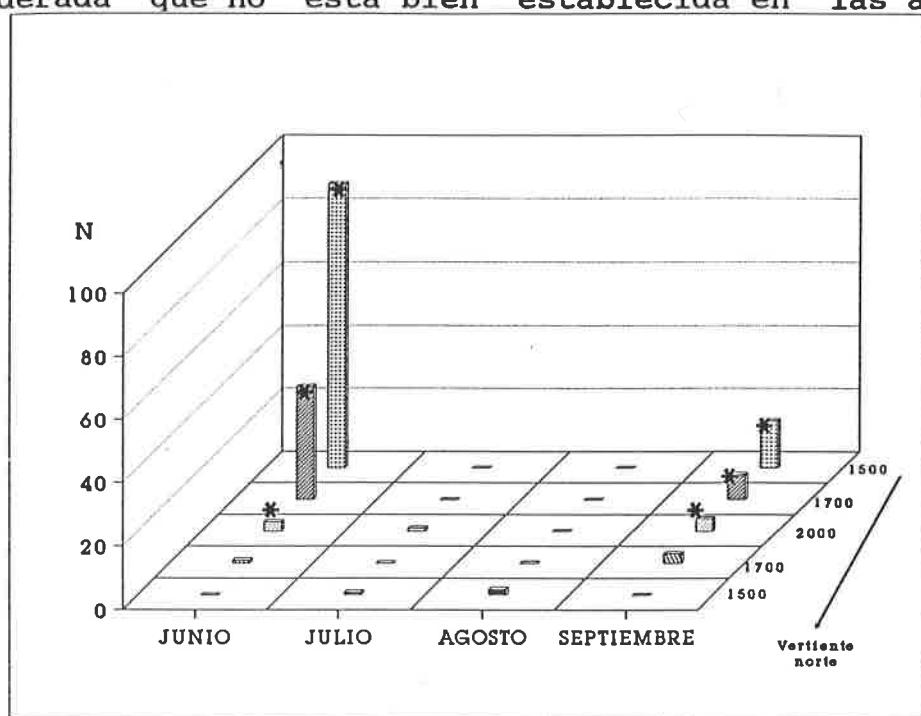


Figura 69.- Texto como en la figura anterior para *A. scrutator*.

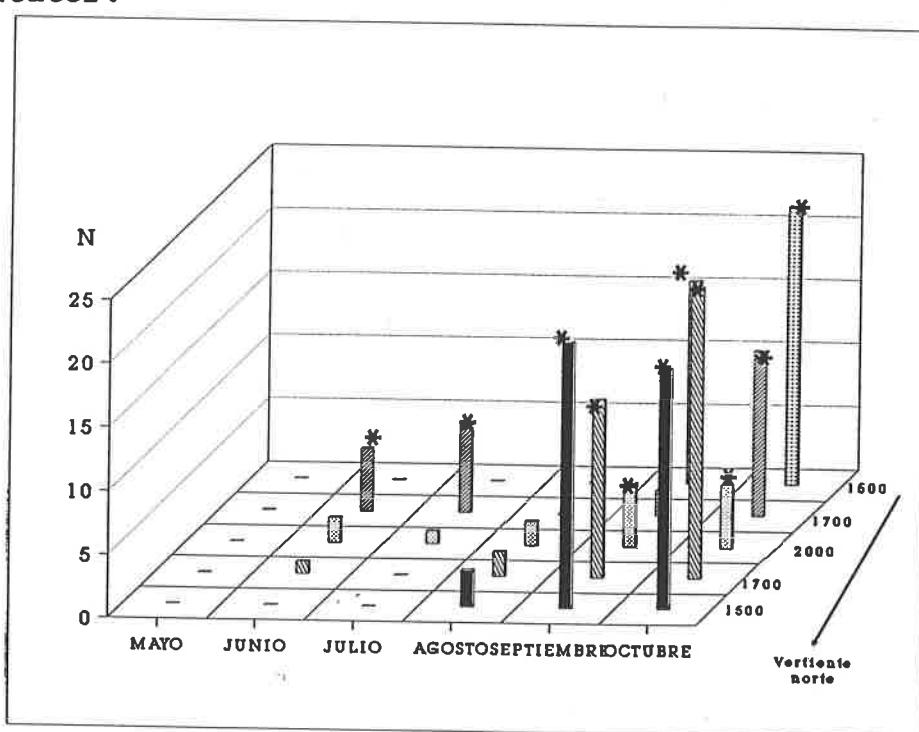


Figura 70.-Texto como en la figura 68 para *G. ibericus*.

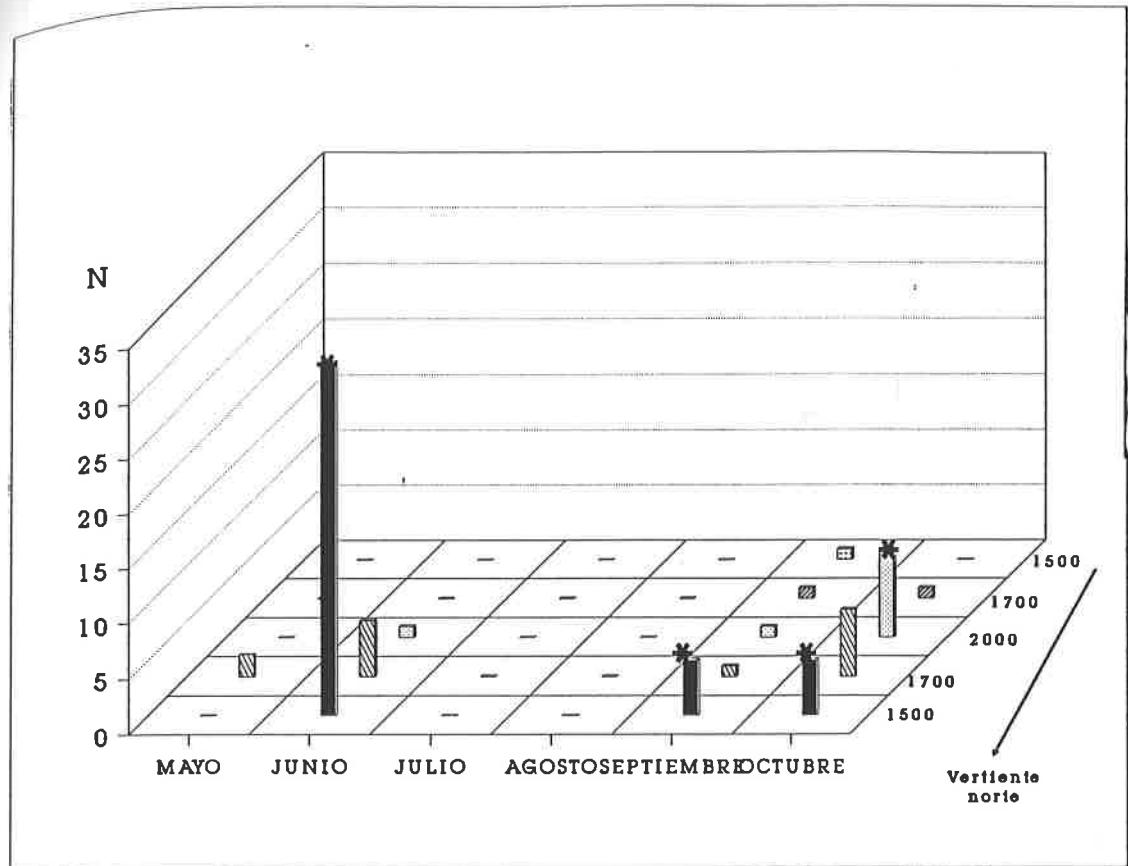


Figura 71.- Texto como en la figura 68 para *G. stercorarius*.

*Geotrupes ibericus* (Figura 70) es una especie otoñal que, en nuestro caso no se capturó abundantemente en las alturas más elevadas. Siempre que su abundancia local ha sido superior a tres ejemplares, apareció en los tres excrementos cercanos.

*Geotrupes stercorarius* (Figura 71) es algo más primaveral y se captura en menor medida durante el estío que la especie anterior. En tres de las cinco ocasiones en que aparece con abundancias medias bajas, pero superiores al individuo por excremento, lo hace en los tres excrementos. En las otras dos ocasiones aparece en dos excrementos cercanos.

*Copris lunaris* es una especie propia de la mitad septentrional de la Península Ibérica que, en nuestro caso, aparece predominantemente durante la primavera (Figura 72). Siempre que fue capturado más de un individuo por excremento, se encontró en las tres heces cercanas.

*Onthophagus similis* es la otra especie de este grupo, junto con la anterior, que pertenece a la familia Scarabaeidae. Por las capturas realizadas (Figura 73) es predominantemente primavero-otoñal, apareciendo durante el estío únicamente en altitudes elevadas. En la mitad de las ocasiones en que se capturó con abundancias de 1 a 3 individuos por excremento, apareció en las tres heces cercanas. En el resto de las ocasiones fue capturada en dos de las tres heces.

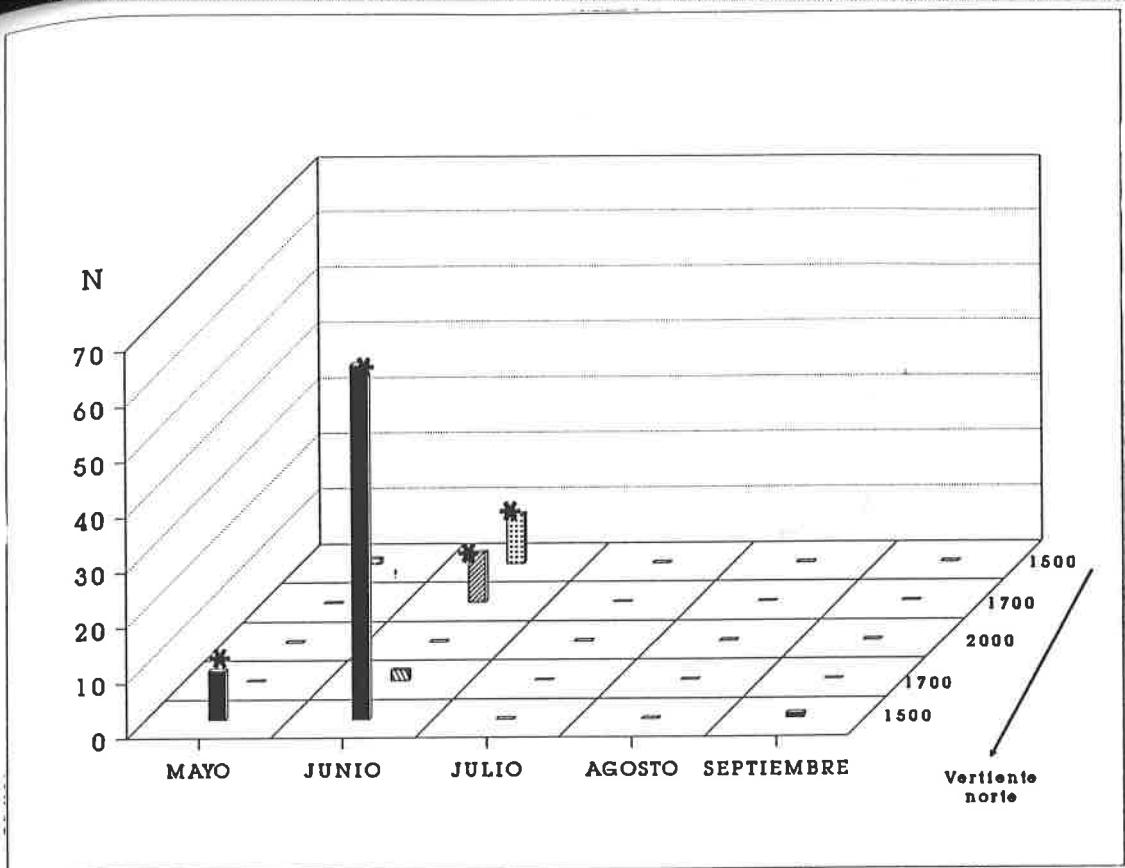


Figura 72.- Texto como en la figura 68 para *C. lunaris*.

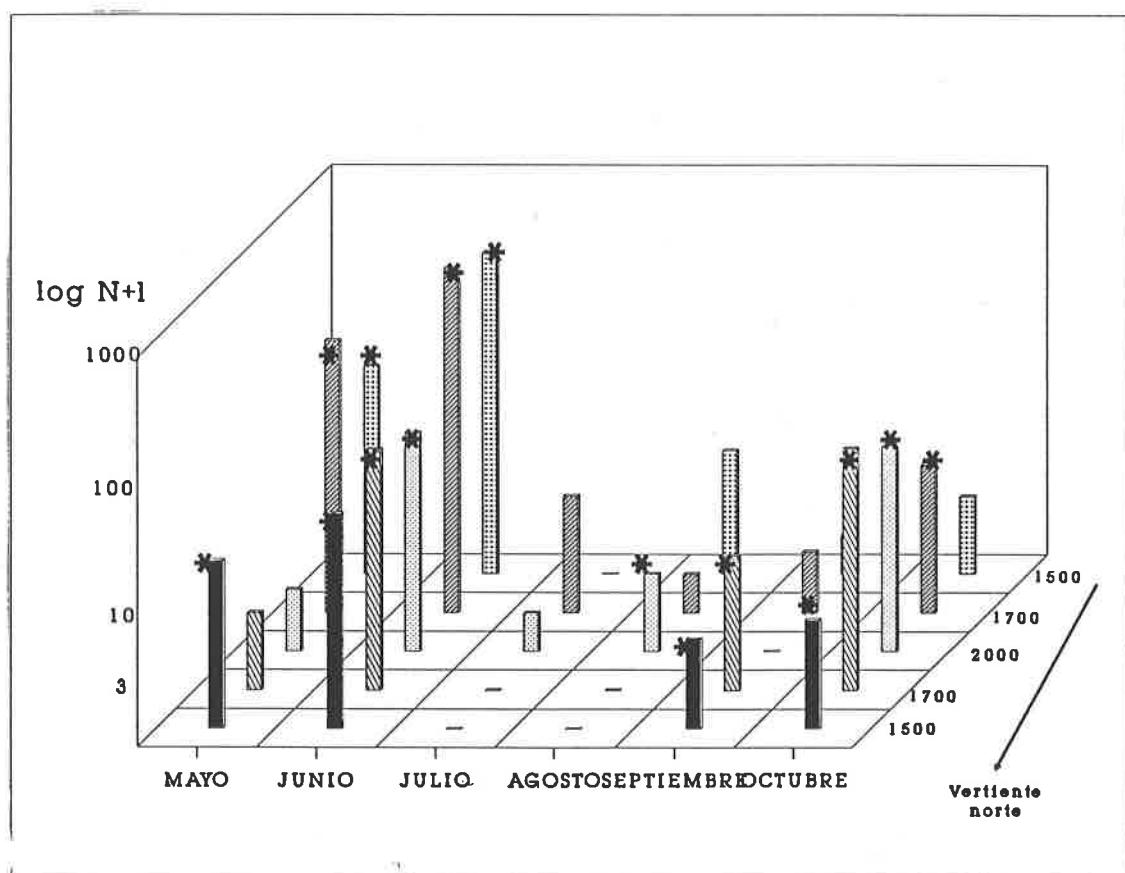
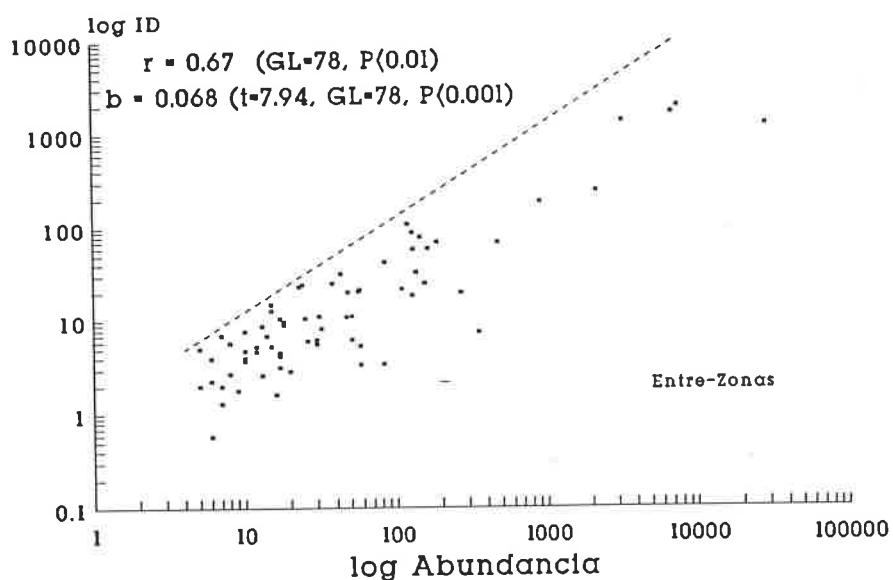
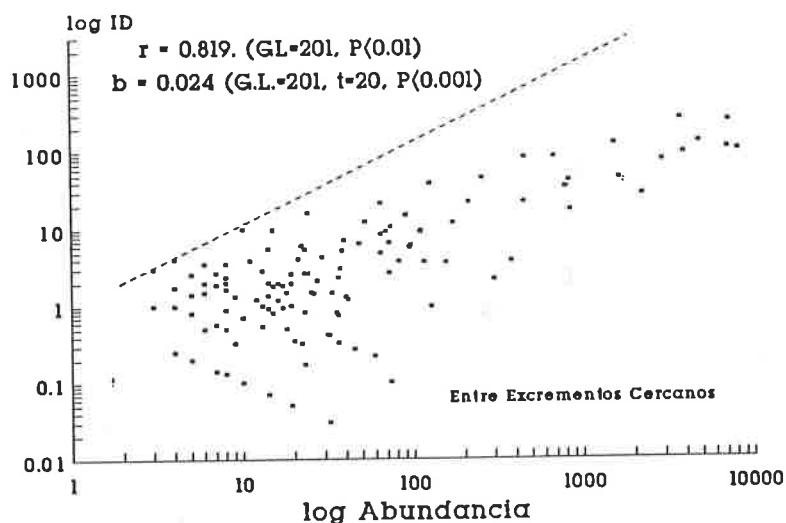


Figura 73.- Texto como en la figura 68 para *O. similis*.



Comparación Medias  $Sr^2$        $F = 205.08 (gl=78,201; P<0.001)$   
Cuadradas Residuales

Comparación Pendientes  
de Regresión       $b F = 18.79 (gl=1,279; P<0.001)$

Figura 74.- Relación entre el logaritmo de la abundancia y el logaritmo de ID, teniendo en cuenta los valores entre excrementos cercanos (escala local: Figura 59) y entre zonas o muestras (escala regional). La linea de puntos señala el valor máximo que puede tomar ID.

Si comparamos la anterior relación de ID y la abundancia entre excrementos de una misma muestra (escala local), con la relación entre esas dos variables entre zonas o muestras (escala regional), para cada una de las especies, observaremos que a escala regional también existe un incremento de ID conforme aumenta la abundancia (Figura 74). Sin embargo, las dos pendientes de regresión ( $b$ ) son significativamente diferentes, de modo que la heterogeneidad o disimilitud entre excrementos cercanos es menor que entre excrementos distantes; e incrementos en la abundancia similares, producen variaciones de  $b$  superiores entre las zonas que las que tienen lugar entre excrementos cercanos.

La relación entre IG y la abundancia es también diferente si consideramos las variaciones entre zonas (Figura 75). En este caso la distribución uniforme (Figura 60) no aparece y, únicamente a partir de poblaciones que superan los 200 individuos en toda el área, se observan valores bajos de IG que indican una distribución menos agregada.

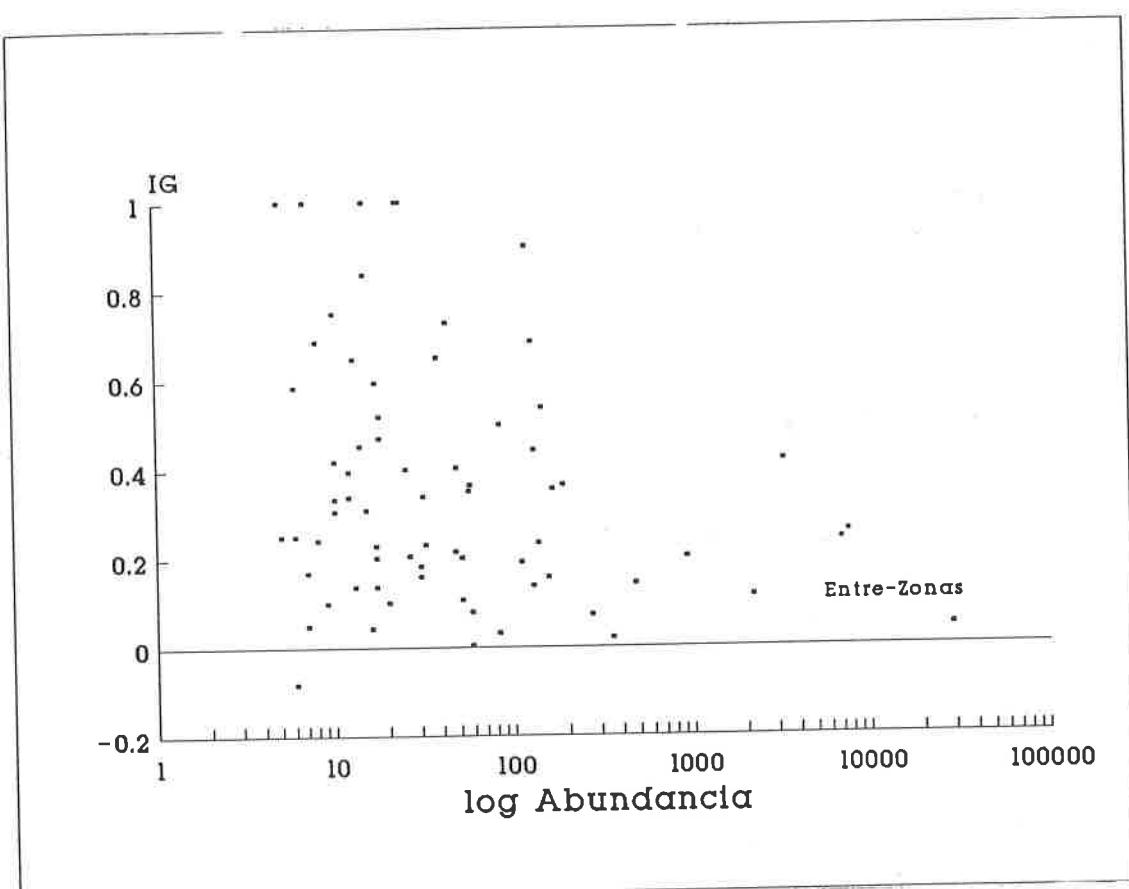


Figura 75.- Oscilación de los valores del índice de agregación (IG) entre zonas, conforme varía la abundancia.

Otra visión del fenómeno anterior lo tenemos en la relación entre la amplitud de nicho (AN) y la abundancia. Si calculamos la AN de las especies con  $n > 5$  en cada muestreo (15 excrementos), entonces existe una correlación positiva entre esta medida y la abundancia de cada especie en ese muestreo (Figura 76). Ello significa que si aumenta la abundancia de las especies, también aumenta su distribución regional. Ahora bien, si calculamos la AN de las especies en cada muestreo unificando los datos procedentes de cada tres excrementos (5 zonas ó muestras), entonces no existe ninguna correlación entre esta variable y la abundancia (Figura 77). Da la impresión, por estos resultados, que incrementos de la abundancia producen una mejor distribución de las especies en la escala local y, mucho más débilmente, en la escala regional.

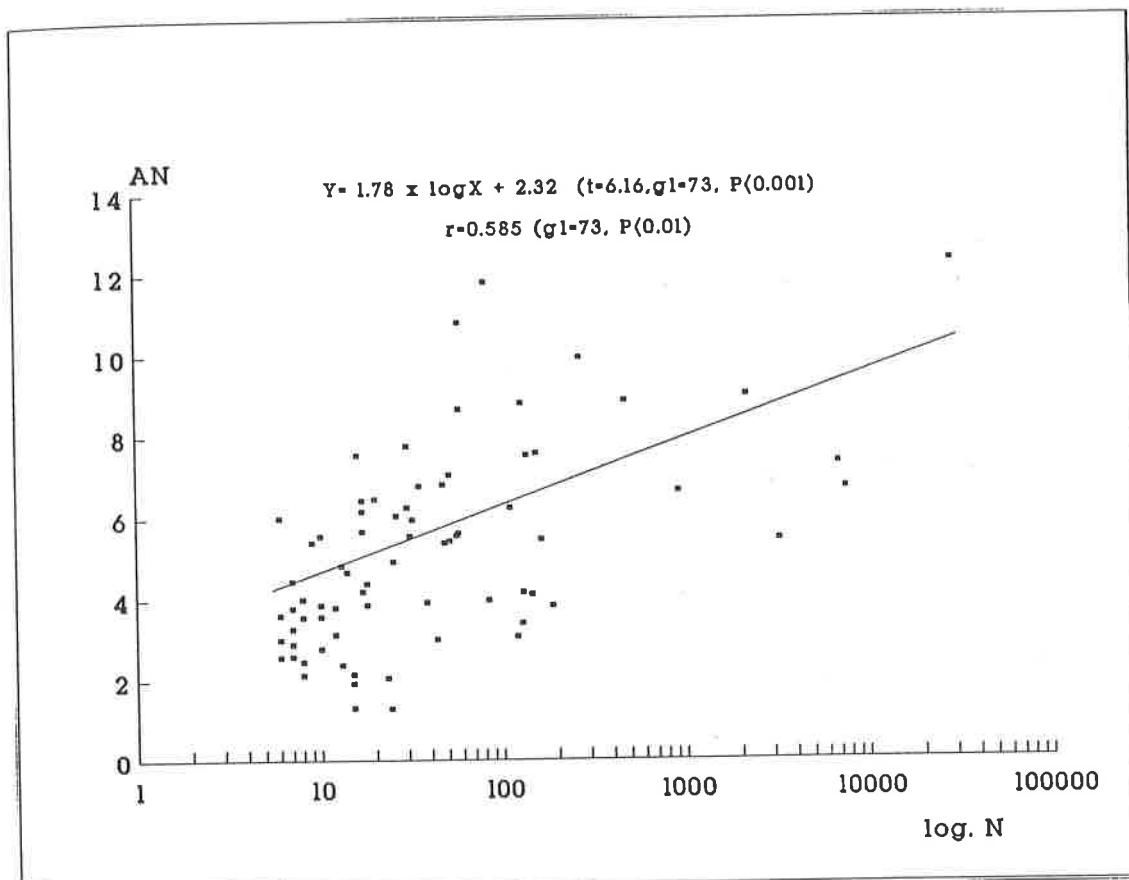


Figura 76.- Relación entre la amplitud de nicho (AN) de las especies con  $N>5$ , calculada sobre los 15 excrementos de cada muestreo, y el logaritmo de la abundancia de esas especies en cada muestreo.

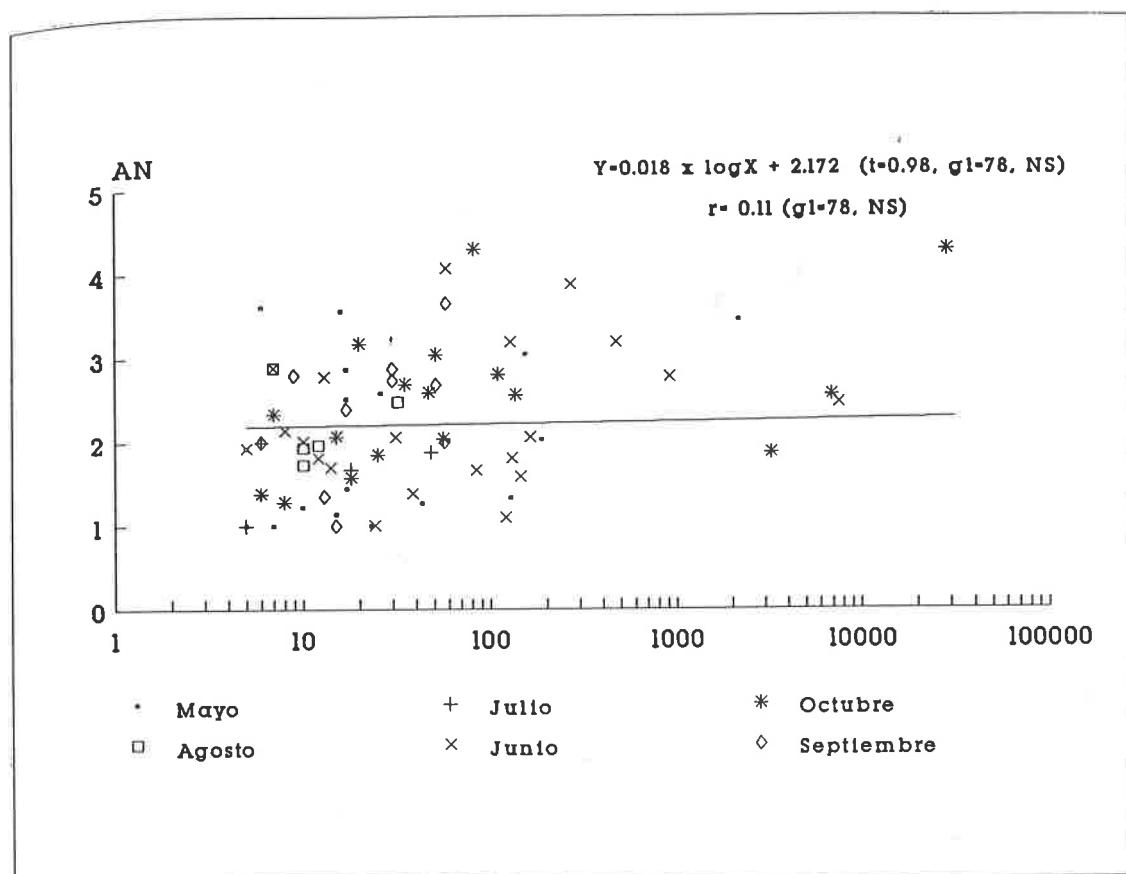


Figura 77.- Relación entre la amplitud de nicho (AN) de las especies con  $N > 5$ , calculada sobre las 5 muestras o zonas de cada muestreo, y el logaritmo de la abundancia de esas especies en cada muestreo.

Los trece únicos valores de AN por encima de tres en la escala regional (Figura 77), corresponden a 10 especies: *Onthophagus stylocerus*, *Onthophagus lemur*, *Onthophagus fracticornis*, *Euoniticellus fulvus*, *Aphodius sphacelatus*, *Aphodius distinctus*, *Aphodius fimetarius*, *Aphodius contaminatus*, *Geotrupes ibericus* y *Geotrupes stercorarius*. Están serían las especies candidatas a distribuirse homogéneamente a escala regional.

#### 5.5.1.1. Análisis mensual de los resultados

El cálculo de ID entre los 3 excrementos de cada zona, entre los 15 excrementos de cada muestra, ó entre las 5 zonas, puede efectuarse para cada una de las especies y averiguar su significación estadística. Tomando en consideración las

especies que aparecen en cada muestreo con más de cinco ejemplares, se ha calculado el ID y comprobado si dichas especies se distribuyen al azar. En la Tabla 22 se señalan los valores entre los cuales debe de encontrarse la Chi-Cuadrado calculada, para los tres casos.

	Valores Límite de Chi-Cuadrado		g.l.
	P=0.975	P=0.025	
Entre Excrementos Cercanos	0.05	7.38	2
Entre Excrementos Totales	5.63	26.12	14
Entre Zonas	0.48	11.14	4

Tabla 22.- Valores de Chi-Cuadrado entre los que deben estar los calculados para cada especie, si la distribución es al azar ( $P=0.975$  y  $P=0.025$  para  $N-1$  grados de libertad).

Debido a que el valor de ID depende del número de individuos, se ha calculado IG al objeto de comprobar el grado de agregación de cada especie. Cuando el valor de IG es superior a 0.20, la especie en cuestión se considera que es muy probable que se distribuya agregadamente.

Aunque el número de datos disponibles, para comprobar la distribución de una especie en un mismo periodo de muestreo es bajo (15 excrementos), se ha calculado si el numero de individuos por excremento se ajusta a una distribución de Poisson. Este cálculo se ha efectuado únicamente en aquéllas especies que manifiestan valores de ID significativos, y por tanto parecen distribuirse al azar, entre los 15 excrementos, ó entre las 5 zonas.

Es necesario mencionar que el tipo de distribución entre excrementos cercanos, responde claramente a una escala local, y el tipo de distribución entre zonas, a una escala regional. Pero el tipo de distribución que surge al considerar la totalidad de los excrementos de cada muestreo, está influido por ambas escalas y sería el resultado de la combinación de las fuerzas que regularían las distribuciones en los dos casos.

#### Mayo

Aparecen 16 especies con más de 5 ejemplares capturados. Entre excrementos cercanos de una misma muestra ó

zona, aparecen 6 especies cuyos valores de ID no se corresponden con los de una distribución aleatoria (Tabla 23). En total, en 11 de las 80 ocasiones (16 especies x 5 zonas), alguna de estas seis especies no se distribuye al azar entre excrementos cercanos. Por otra parte, únicamente 2 especies muestran valores de IG por encima de 0.20 y podría considerárse que se distribuyen agregadamente.

Especie	Zona	ID	Chi-Cuadrado	IG
<i>O.similis</i>	4	38.14	76.27	0.30
"	5	7	14	-
<i>O.vacca</i>	4	4	8	-
<i>O.joannae</i>	4	5.43	10.86	0.34
<i>O.stylocerus</i>	1	9.17	18.34	-
<i>O.lemur</i>	2	4	8	-
"	5	9.41	18.82	-
<i>A.sphacelatus</i>	1	40.65	81.30	-
"	2	43.76	87.52	-
"	4	83.66	167.32	-
"	5	3.72	7.44	-

Tabla 23.- Valores de ID entre excrementos cercanos de una misma zona en Mayo, Chi-Cuadrado asignada en el caso de que no esté comprendida entre los valores esperados en una distribución al azar (Tabla 22), e IG en el caso de que superen 0.20. Los números de cada zona, han sido asignados consecutivamente desde la de menor altitud de la vertiente septentrional, a la de menor altitud de la vertiente meriodional siguiendo la Figura 57.

Entre los 15 excrementos de cada muestreo, son 13 las especies cuya distribución no es aleatoria y 3 las que poseen valores de ID significativos (*Onthophagus fracticornis*, *Aphodius fimetarius* y *A.distinctus*), o sea se distribuyen al azar (Tabla 24). Del conjunto de las especies, 7 muestran valores de IG por encima de 0.20 y tendrían una distribución agregada.

Entre las capturas de cada especie en los cinco muestreos o zonas, los valores de ID no significativos son también 13 (Tabla 25). De estas especies, 10 poseen valores de IG superiores a 0.20 y puede considerarse que se distribuyen agregadamente. En esta ocasión, las especies que muestran una distribución espacial aleatoria son: *Onthophagus vacca*, *Aphodius fimetarius*, y *A.distinctus*.

Especie	ID	Chi-Cuadrado	IG
<i>C.lunaris</i>	3.14	44	0.24
<i>O.similis</i>	38.94	545.11	0.20
<i>O.vacca</i>	2.40	33.71	0.24
<i>O.joannae</i>	7.29	102	0.45
<i>O.stylocerus</i>	10.79	151.1	-
<i>O.lemur</i>	31.22	437.08	0.24
<i>O.maki</i>	2.10	29.43	-
<i>A.foetidus</i>	3.13	43.88	-
<i>A.conjugatus</i>	2.75	38.62	-
<i>A.sphacelatus</i>	103.21	1444.95	-
<i>A.merdarius</i>	12.35	172.93	0.27
<i>A.coenosus</i>	10.42	145.91	0.43
<i>A.scrofa</i>	2	28	-

Tabla 24.- Valores de ID entre el total de los excrementos del muestreo de Mayo, Chi-Cuadrado asignada en el caso de que no esté comprendida entre los valores esperados en una distribución al azar (Tabla 22), e IG en el caso de que superen 0.20.

Especie	ID	Chi-Cuadrado	IG
<i>C.lunaris</i>	7.75	31	0.75
<i>O.similis</i>	68.74	274.81	0.36
<i>O.fracticornis</i>	3.18	12.72	-
<i>O.joannae</i>	12.70	50.8	0.83
<i>O.stylocerus</i>	24.80	99.2	-
<i>O.lemur</i>	88	352	0.69
<i>O.maki</i>	7	28	1.00
<i>A.foetidus</i>	10.50	42	0.60
<i>A.conjugatus</i>	6.10	24.4	0.20
<i>A.sphacelatus</i>	24.20	968	-
<i>A.merdarius</i>	31.60	126.4	0.73
<i>A.coenosus</i>	23	92	1.00
<i>A.scrofa</i>	4.21	16.8	0.20

Tabla 25.- Valores de ID entre las zonas muestreadas durante Mayo, Chi-Cuadrado asignada en el caso de que no esté comprendida entre los valores esperados en una distribución al azar (Tabla 22), e IG en el caso de que superen 0.20.

Junio

Aparecen 22 especies con más de 5 ejemplares capturados. Entre excrementos cercanos de una misma muestra o zona y 14 especies cuyos valores de ID no se corresponden con los de una distribución aleatoria (Tabla 26). En total, en 21 de las 110 ocasiones (22 especies x 5 zonas) alguna de estas catorce especies no se distribuye al azar entre excrementos cercanos. Por otra parte, únicamente 6 especies muestran valores de IG por encima de 0.20 y podría considerarse que se distribuyen agregadamente.

Especie	Zona	ID	Chi-Cuadrado	IG
<i>C.lunaris</i>	1	8.31	16.62	-
<i>C.schreberi</i>	4	4	8	1.00
<i>E.fulvus</i>	3	4.28	8.55	-
<i>O.similis</i>	3	6.44	12.88	-
"	4	82.06	164.12	-
<i>O.furcatus</i>	5	4	8	1.00
<i>O.joannae</i>	5	4	8	1.00
<i>O.stylocerus</i>	2	10.45	20.9	-
"	3	3.74	7.48	-
"	4	6.54	13.08	-
<i>O.lemur</i>	3	11.74	23.48	-
<i>O.maki</i>	5	9.06	18.12	-
<i>A.scrutator</i>	5	14.70	29.40	-
<i>A.foetidus</i>	4	4.80	9.59	-
"	5	5.66	11.32	-
<i>A.bonvouloiri</i>	1	74.70	149.40	-
"	2	250.20	500.40	-
"	3	33.59	67.18	-
"	4	21.44	42.88	0.32
<i>A.conspitus</i>	4	16.13	32.26	0.66
<i>A.granarius</i>	4	4	8	1.00

Tabla 26.- Texto como en Tabla 23 para el mes de junio.

Los valores de ID no significativos, entre la totalidad de los excrementos de este muestreo, corresponden a 19 de las 22 especies (Tabla 27). Únicamente *Aphodius fimetarius*, *Geotrupes ibericus* y *Aphodius scrofa* muestran valores de ID significativos y se supone que se distribuyen aleatoriamente entre los excrementos. Asimismo, 5 especies aparecen con valores de IG por encima de 0.20 y podrían distribuirse agregadamente.

Especie	ID	Chi-Cuadrado	IG
<i>C.lunaris</i>	16.70	233.86	-
<i>C.schreberi</i>	1.95	27.39	-
<i>E.fulvus</i>	6.43	89.97	-
<i>O.similis</i>	82.61	1156.59	-
<i>O.fracticornis</i>	3.45	48.25	0.35
<i>O.vacca</i>	2.07	29	-
<i>O.furcatus</i>	3.25	45.50	0.21
<i>O.joannae</i>	33.45	468.25	0.27
<i>O.stylocerus</i>	9.76	136.66	-
<i>O.verticicornis</i>	2.21	31	-
<i>O.lemur</i>	23.33	326.61	-
<i>O.taurus</i>	3.77	52.71	-
<i>O.maki</i>	27.26	381.63	-
<i>A.scrutator</i>	24.29	340.08	-
<i>A.foetidus</i>	20.40	285.62	-
<i>A.bonvouloiri</i>	664.28	9299.94	-
<i>A.conspitus</i>	18.38	257.25	0.75
<i>A.granarius</i>	2.41	33.71	0.24
<i>G.stercorarius</i>	7.66	107.26	-

Tabla 27.- Texto como en Tabla 24 para Junio.

Los valores de ID de las especies entre las cinco zonas no son significativos en 18 de ellas (Tabla 28). Unicamente 4 especies (*Caccobius schreberi*, *Aphodius granarius*, *A.scrofa* y *Geotrupes ibericus*) poseen valores de ID que entran dentro

Especie	ID	Chi-Cuadrado	IG
<i>C.lunaris</i>	42.42	169.68	0.50
<i>E.fulvus</i>	18.39	73.56	-
<i>O.similis</i>	184.70	738.80	0.20
<i>O.fracticornis</i>	5.81	23.24	0.69
<i>O.verticicornis</i>	6.86	27.43	0.45
<i>O.vacca</i>	3.75	15	0.31
<i>O.furcatus</i>	5.33	21.32	0.39
<i>O.joannae</i>	107.90	431.60	0.90
<i>O.stylocerus</i>	19.56	78.24	-
<i>O.lemur</i>	67.28	269.12	-
<i>O.taurus</i>	11.16	44.64	0.34
<i>O.maki</i>	77.77	311.08	0.54
<i>A.scrutator</i>	57.94	231.76	0.44
<i>A.fimetarius</i>	3.45	13.38	-
<i>A.foetidus</i>	58.49	233.96	0.36
<i>A.bonvouloiri</i>	1934	7736	0.26
<i>A.conspitus</i>	24	96	1.00
<i>G.stercorarius</i>	25.04	100.16	0.65

Tabla 28.- Texto como en Tabla 25, para junio.

de los límites de la significación, y por ello se supone que se distribuyen aleatoriamente. Por otra parte, son 14 las especies con valores de IG superiores a 0.20, que presumiblemente poseen una distribución agregada entre las zonas.

### Julio

Durante Julio aparecen únicamente 6 especies con más de cinco individuos. Entre excrementos cercanos, ninguna de estas especies muestra valores de ID no significativos en ninguna de los las 30 ocasiones casos (6 especies x 5 zonas). Es decir, todas se distribuyen al azar.

Entre los 15 excrementos de cada muestra, se distribuyen al azar (valores de ID significativos) 3 especies: *Onthophagus vacca*, *O.taurus* y *Geotrupes ibericus*). Las otras tres no poseen valores de ID significativos, y solo una de ellas tiene un valor de IG superior a 0.20 (Tabla 29).

Especie	ID	Chi-Cuadrado	IG
<i>E.fulvus</i>	3.12	43.67	-
<i>O.similis</i>	2.91	40.75	0.27
<i>A.bonvouloiri</i>	6.13	85.75	-

Tabla 29.- Texto como en Tabla 24 para julio.

Los valores de ID entre las cinco zonas de muestreo no son significativos en cuatro de las seis especies (Tabla 30), y únicamente 2 especies puede presumirse que se distribuyen al azar (*Onthophagus vacca* y *Onthophagus taurus*). Las cuatro especies poseen valores de IG superiores a 0.20 y tendrían una distribución agregada entre zonas.

Especie	ID	Chi-Cuadrado	IG
<i>E.fulvus</i>	8.97	35.88	0.47
<i>O.similis</i>	5.81	23.24	0.69
<i>A.bonvouloiri</i>	19.90	79.60	0.40
<i>G.ibericus</i>	5.81	23.24	0.69

Tabla 30.- Texto como en Tabla 25 para julio.

### Agosto

Tampoco durante este mes aparece en las especies ningún valor de ID que no sea significativo entre excrementos cercanos. De 5 especies con más de cinco individuos, todas tendrían una distribución al azar en las 25 ocasiones (5 especies x 5 zonas).

Entre los 15 excrementos del muestreo, 3 especies poseen valores no significativos de ID, ninguna de ellas con un IG superior a 0.20 (Tabla 31). Así, se distribuirían al azar *Aphodius ictericus* y *Geotrupes ibericus*.

Especie	ID	Chi-Cuadrado	IG
---	--	-----	--
<i>E.fulvus</i>	3.47	48.63	-
<i>O.similis</i>	2.54	35.50	-
<i>O.taurus</i>	2.29	32	-

Tabla 31.- Texto como en Tabla 24 para agosto.

Por último, entre las zonas, se distribuye al azar únicamente *Geotrupes ibericus*. Las otras 4 especies poseen valores de ID no significativos y valores de IG superiores a 0.20, lo que indica que posiblemente aparezcan agregadas (Tabla 32).

Especie	ID	Chi-Cuadrado	IG
---	--	-----	--
<i>E.fulvus</i>	8.17	32.68	0.23
<i>O.similis</i>	4.71	18.84	0.34
<i>O.taurus</i>	4.75	19	0.42
<i>A.ictericus</i>	4	16	0.33

Tabla 32.- Texto como en Tabla 25 para agosto.

### Septiembre

Durante este mes se capturaron 10 especies con más de cinco individuos. Entre los tres excrementos cercanos solo encontramos valores de ID no significativos en dos especies y en dos ocasiones (Tabla 33), en ambos casos con un IG superior a 0.20.

Especie	Zona	ID	Chi-Cuadrado	IG
<i>A.fimetarius</i>	2	3.91	7.82	0.29
<i>A.ictericus</i>	1	9.80	19.60	0.63

Tabla 33.- Texto como en Tabla 23 para septiembre.

Entre los 15 excrementos del muestreo 7 especies muestran valores de ID no significativos y solo 2 valores de IG superiores a 0.20 (Tabla 34). Las especies cuyos valores de ID permiten suponer que se distribuyen al azar son: *Onthophagus similis*, *O.fracticornis* y *Geotrupes stercorarius*.

Especie	ID	Chi-Cuadrado	IG
<i>E.fulvus</i>	3	42	-
<i>A.scrutator</i>	2	28	-
<i>A.contaminatus</i>	4.11	57.53	-
<i>A.fimetarius</i>	4.92	68.92	0.33
<i>A.foetidus</i>	6.81	95.37	-
<i>A.ictericus</i>	11.29	158	0.74
<i>G.ibericus</i>	3.03	42.34	-

Tabla 34.- Texto como en Tabla 24 para septiembre.

Entre las cinco zonas de este muestreo solo dos especies se distribuyen al azar (*Onthophagus fracticornis* y *Geotrupes stercorarius*). Las otras 8 especies no poseen valores significativos de ID (Tabla 35), 5 de ellas con valores de IG mayores de 0.20.

Especie	ID	Chi-Cuadrado	IG
<i>E.fulvus</i>	6.25	25	-
<i>O.similis</i>	4.65	18.6	0.23
<i>A.scrutator</i>	5.58	23.32	-
<i>A.contaminatus</i>	11	44	0.20
<i>A.fimetarius</i>	8.77	35.08	0.65
<i>A.foetidus</i>	21.40	85.60	0.36
<i>A.ictericus</i>	15	60	1.00
<i>G.ibericus</i>	5.37	21.48	-

Tabla 35.- Texto como en Tabla 25 para septiembre.

Octubre

En este mes aparecen 16 especies con más de 5 individuos. Entre excrementos cercanos, aparecen 17 valores de ID no significativos de los 80 posibles, que pertenecen a 6 especies (Tabla 36). De estas, solo 3 muestran valores de IG superiores a 0.20.

Especie	Zona	ID	Chi-Cuadrado	IG
<i>O.fracticornis</i>	1	6.05	12.10	0.24
"	2	9.60	19.20	0.61
<i>A.affinis</i>	1	17.07	34.14	-
"	2	44.20	88.40	-
"	3	90.56	181.12	-
"	4	21.81	43.62	-
"	5	6.03	12.06	-
<i>A.contaminatus</i>	1	120.70	241.40	-
"	2	237.40	474.8	-
"	3	126	252	-
"	4	107	214	-
"	5	101.50	203	-
<i>A.sphacelatus</i>	1	27.13	54.26	-
"	2	33.65	67.30	-
"	3	21.71	43.42	-
<i>A.distinctus</i>	2	12.13	24.26	0.22
<i>G.mutator</i>	1	10	20	1.00

Tabla 36.- Texto como en Tabla 23 para octubre.

Especie	ID	Chi-Cuadrado	IG
<i>E.fulvus</i>	4.05	56.72	-
<i>O.vacca</i>	2.07	33.50	0.21
<i>O.similis</i>	9.65	135.10	-
<i>O.fracticornis</i>	6.42	89.88	-
<i>A.affinis</i>	514.93	7209.09	-
<i>A.contaminatus</i>	451.10	6315.39	-
<i>A.sphacelatus</i>	405.42	5675.84	-
<i>A.distinctus</i>	11.02	154.27	-
<i>A.fimetarius</i>	3.04	42.57	-
<i>A.conjugatus</i>	3.66	51.20	-
<i>A.foetidus</i>	6.79	95.07	-
<i>A.scybalaria</i>	3.71	52	-
<i>G.stercorarius</i>	1.89	26.5	-
<i>G.mutator</i>	6.43	90	0.39

Tabla 37.- Texto como en Tabla 24 para octubre.

Entre los 15 excrementos solo dos especies poseen valores de ID significativos (*Geotrupes ibericus* y *Aphodius ictericus*), aunque otra está en el límite de la significación (*Geotrupes stercorarius*). El resto de las especies, muestran valores de ID no significativos (Tabla 37), y solo dos de ellas tienen un IG superior a 0.20.

Entre las zonas solo una especie posee ID significativo (*Aphodius ictericus*), aunque dos más están en el límite (*Geotrupes ibericus* y *G.stercorarius*). El resto de las especies tienen valores de ID que no permiten sospechar una distribución aleatoria, aunque 9 tienen valores de IG superiores a 0.20 (Tabla 38)

Especie	ID	Chi-Cuadrado	IG
---	--	-----	--
<i>E.fulvus</i>	10.90	43.60	0.22
<i>O.vacca</i>	3.92	15.68	0.58
<i>O.similis</i>	32.40	129.60	0.23
<i>O.fracticornis</i>	8.25	33	-
<i>A.affinis</i>	1640	6560	0.24
<i>A.contaminatus</i>	1224	4896	-
<i>A.sphacelatus</i>	1348	5392	0.42
<i>A.distinctus</i>	21.70	86.80	-
<i>A.fimetarius</i>	7.50	30	-
<i>A.conjugatus</i>	10.60	42.40	0.40
<i>A.foetidus</i>	20.30	81.20	0.35
<i>A.scybalarius</i>	9.81	39.24	0.52
<i>G.iberius</i>	3.40	13.60	-
<i>G.stercorarius</i>	2.88	11.52	-
<i>G.mutator</i>	5.33	21.32	0.31

Tabla 38.- Texto como en Tabla 25 para octubre.

Como se observa en la Figura 78, el número de ocasiones en las que se ha examinado la distribución aleatoria entre excrementos cercanos fluctua con el tiempo. Esa fluctuación es proporcional a la riqueza de cada muestreo, ya que la cantidad de casos resulta ser el número de especies con  $N > 5 \times 5$  (zonas). Los casos que muestran una distribución aleatoria a nivel local, que sea estadísticamente significativa, son mayoría a lo largo del año, pero durante el estío dicha distribución aparece siempre.

El número de especies que posee valores de ID significativos, y por tanto son candidatas a distribuirse aleatoriamente, depende de la escala considerada (Tabla 39 y Figura 79). El número de especies que se distribuyen al azar localmente, disminuye durante la época de mayor riqueza (Junio), y todas aquellas especies con  $N > 5$  tienen una

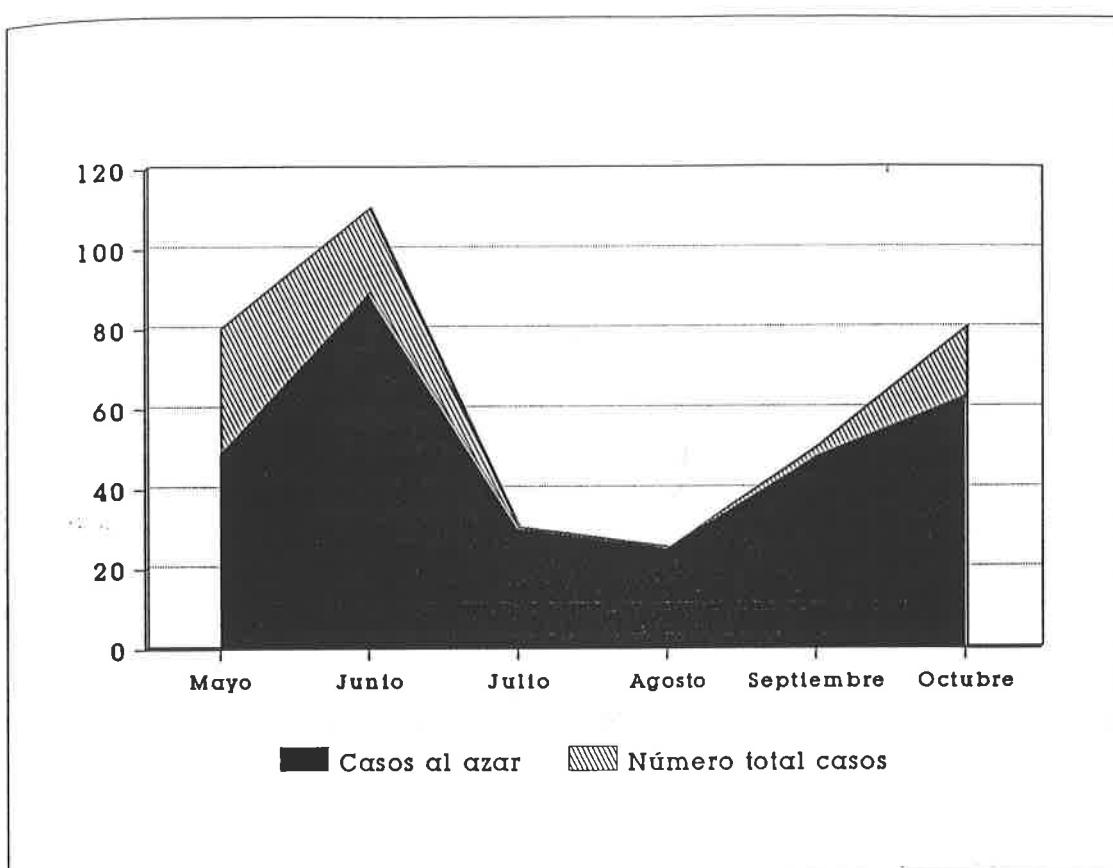


Figura 78.- Distribución mensual del número de casos en los que se estimó la distribución aleatoria entre excrementos cercanos y casos en los que esta fue estadísticamente significativa (en negro)

Muestreos	Ma.	Jn.	Jl.	Ag.	Se.	Oc.
S	29	39	13	13	18	21
S.n>5	16	22	6	5	10	16
-----Especies al Azar-----						
entre excrementos cercanos	10	8	6	5	8	10
entre total excrementos	3	3	3	2	3	2
entre zonas	3	4	2	1	2	1

Tabla 39.- Número total de especies de cada muestreo (S), número de especies con más de cinco individuos (S.n>5), y número de especies con valores de ID significativos en las tres escalas espaciales de análisis.

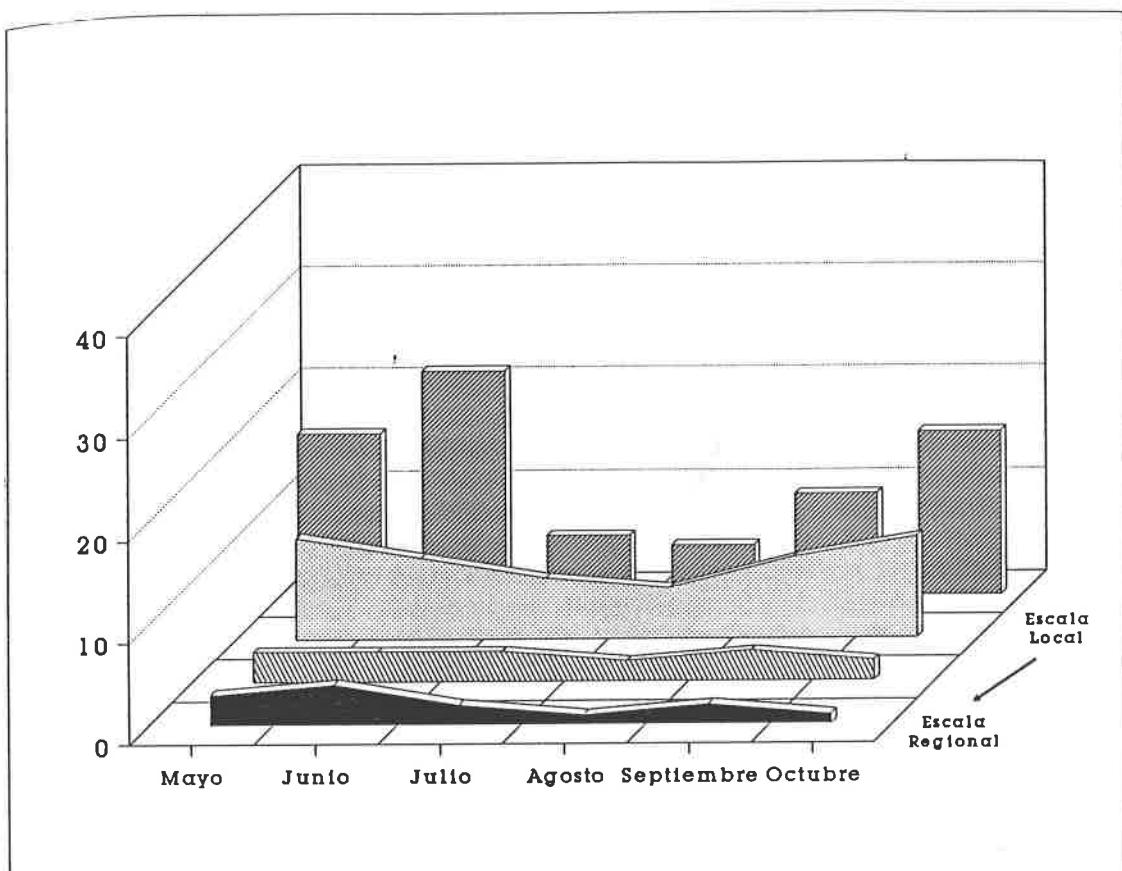


Figura 79.- Distribución mensual del número de especies con  $N > 5$  (en barras) y de aquellas que muestran una distribución al azar a diferentes escalas (entre excrementos cercanos:  $n=3$ , entre el total de excrementos:  $n=15$  y entre zonas:  $n=5$ ).

distribución aleatoria durante el estío. Sin embargo, a escala regional, ese número permanece casi constante, siendo muy pocas las especies que tienen esa característica.

Entre las cinco zonas de muestreo, aparecen con una distribución aleatoria 11 especies (Tabla 40). Como se observa, la abundancia media es bajísima (1.06 ind/excre. como máximo) y, por ello, los valores de ID serían un artificio en el caso de que existieran ceros, es decir, ausencia de capturas en alguna zona. Junto a la abundancia se señala, entre paréntesis, el número de zonas en las que aparece cada especie en estos muestreos. Unicamente dos especies: *A.fimetarius* y *G.stercorarius* aparecen en las cinco zonas y serían candidatas a distribuirse aleatoriamente entre zonas.

Especie	Mes	Abundancia en cada muestreo
<i>Caccobius schreberi</i>	Junio	13 (3)
<i>Onthophagus vacca</i>	Mayo	7 (3)
<i>O.vacca</i>	Julio	6 (3)
<i>O.taurus</i>	Julio	6 (2)
<i>O.fracticornis</i>	Septiembre	6 (3)
<i>Aphodius fimetarius</i>	Mayo	16 (5)
<i>A.distinctus</i>	Mayo	6 (4)
<i>A.granarius</i>	Junio	7 (3)
<i>A.scrofa</i>	Junio	7 (3)
<i>A.ictericus</i>	Octubre	7 (3)
<i>Geotrupes ibericus</i>	Junio	8 (3)
<i>G.ibericus</i>	Agosto	7 (3)
<i>G.stercorarius</i>	Septiembre	9 (5)

Tabla 40.- Especies con valores de ID significativos entre las zonas, muestreo correspondiente, abundancia y (entre paréntesis) número de zonas en las que aparece.

Entre los 15 excrementos de cada muestreo también aparecen 10 especies que se distribuyen aleatoriamente en diferentes muestreos (Tabla 41). Como en el caso anterior, la presencia de ceros debería tenerse en cuenta y, por ello, posiblemente solo *Aphodius fimetarius*, *Geotrupes ibericus* y, tal vez, *Onthophagus similis* y *Geotrupes stercorarius* se distribuyan verdaderamente al azar a esta escala espacial.

Especie	Mes	Abundancia en cada muestreo
<i>Onthophagus vacca</i>	Julio	6 (4)
<i>O.taurus</i>	Julio	6 (4)
<i>O.fracticornis</i>	Mayo	17 (7)
<i>O.fracticornis</i>	Septiembre	6 (4)
<i>O.similis*</i>	Septiembre	17 (9)
<i>Aphodius fimetarius*</i>	Mayo	16 (10)
<i>A.fimetarius*</i>	Junio	58 (14)
<i>A.distinctus</i>	Mayo	6 (6)
<i>A.scrofa</i>	Junio	7 (4)
<i>A.ictericus</i>	Agosto	10 (6)
<i>A.ictericus</i>	Octubre	7 (4)
<i>Geotrupes ibericus</i>	Junio	8 (5)
<i>G.ibericus</i>	Julio	8 (4)
<i>G.ibericus</i>	Agosto	7 (5)
<i>G.ibericus*</i>	Octubre	58 (15)
<i>G.stercorarius*</i>	Septiembre	9 (7)
<i>G.stercorarius*</i>	Octubre	20 (9)

Tabla 41.- Especies con valores de ID significativos entre los quince excrementos de cada muestreo, abundancia y (entre paréntesis) número de excrementos en las que aparece. Con \* se señalan aquellos casos en los que los datos se ajustan a una distribución de Poisson.

Examinando el ajuste a una distribución de Poisson, de los datos provenientes de las especies mencionadas en la Tabla 41 que aparecen al menos en siete excrementos, resulta que *Aphodius fimetarius* se ajusta a dicha distribución ( $\text{Chi-Cuadrado} = 0.16$ , g.l.= 2,  $P > 0.9$ ) durante Mayo. Esa misma especie también lo hace durante Junio ( $\text{Chi-Cuadrado} = 5.27$ , g.l.=5,  $0.25 < P < 0.50$ ). *Onthophagus similis* y *Geotrupes stercorarius* durante Septiembre ( $\text{Chi-Cuadrado} = 0.82$ , g.l.=2,  $0.50 < P < 0.75$  y  $\text{Chi-Cuadrado} = 0.61$ , g.l.=1,  $0.25 < P < 0.50$ ), y *Geotrupes ibericus* y *G.stercorarius* durante Octubre ( $\text{Chi-Cuadrado} = 4.98$ , g.l.=6,  $0.50 < P < 0.75$  y  $\text{Chi-Cuadrado} = 2.26$ , g.l.=2,  $0.25 < P < 0.50$ ).

La cantidad de especies que puede considerarse que manifiestan una distribución agregada ( $IG > 0.20$ ), se incrementa con la escala espacial (Tabla 42 y Figura 80).

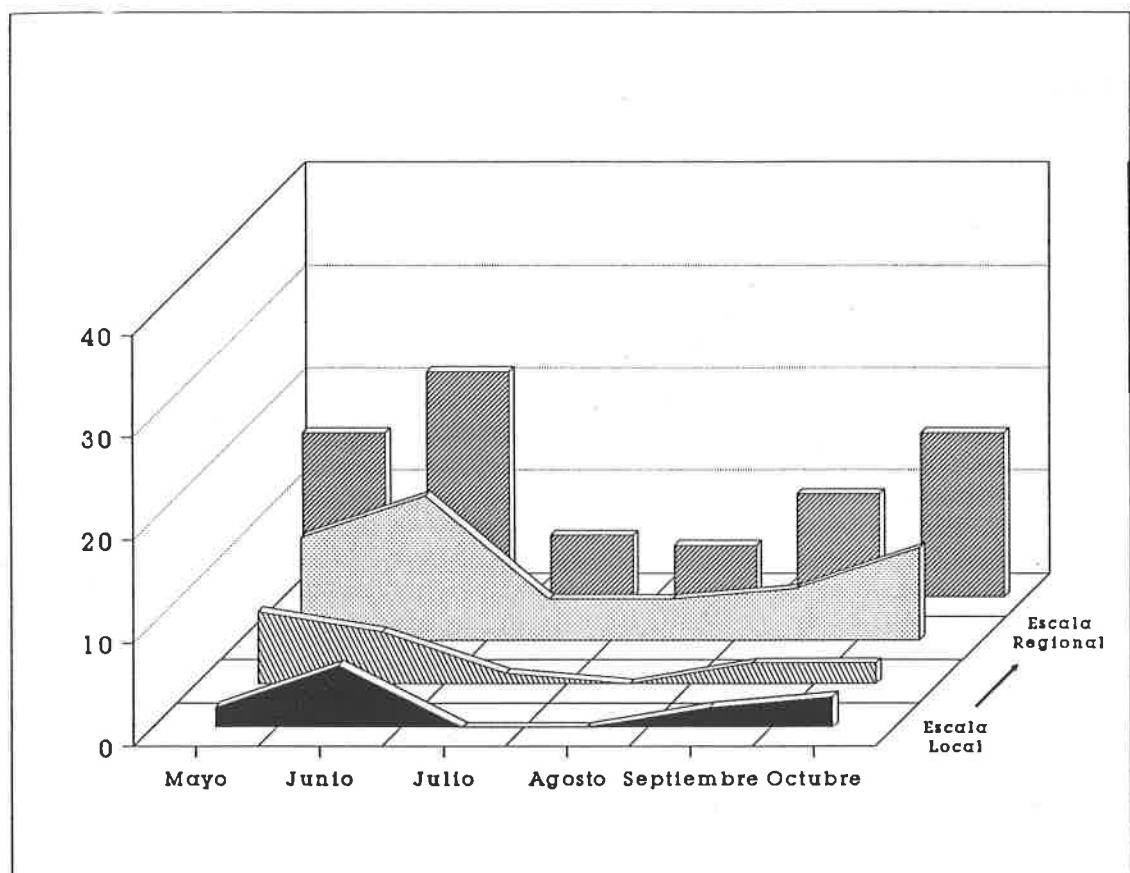


Figura 80.- Distribución mensual del número de especies con  $N > 5$  (en barras) y de aquellas que muestran una distribución agregada ( $IG < 0.20$ ) a diferentes escalas (entre excrementos cercanos:  $n=3$ , entre el total de excrementos:  $n=15$  y entre zonas:  $n=5$ ).

Muestreos	Ma.	Jn.	Jl.	Ag.	Se.	Oc.
S	29	39	13	13	18	21
S.n>5	16	22	6	5	10	16
entre excrementos cercanos	2	6	0	0	2	3
entre total excrementos	7	5	1	0	2	2
entre zonas	10	14	4	4	5	9
-----Especies Agregadas---						

Tabla 42.- Número total de especies de cada muestreo (S), número de especies con más de cinco individuos ( $S.n>5$ ), y número de especies con valores de  $IG > 0.20$  en las tres escalas espaciales de análisis.

La agregación espacial a escala regional oscila de forma parecida a como lo hace la riqueza, siendo mayor el número de especies que la manifiestan, cuando los muestreos poseen mayor riqueza. A escala local, son pocas las especies que se distribuyen agregadamente y también hay un ligero incremento de éstas si la riqueza es mayor. Si consideramos no solo aquellas especies con  $IG > 0.20$ , sino todas las que no han mostrado una distribución aleatoria significativa (Figura 81), tenemos que, a escala local, las especies de distribución no aleatoria son muy escasas durante el estío y se incrementan notablemente con la riqueza.

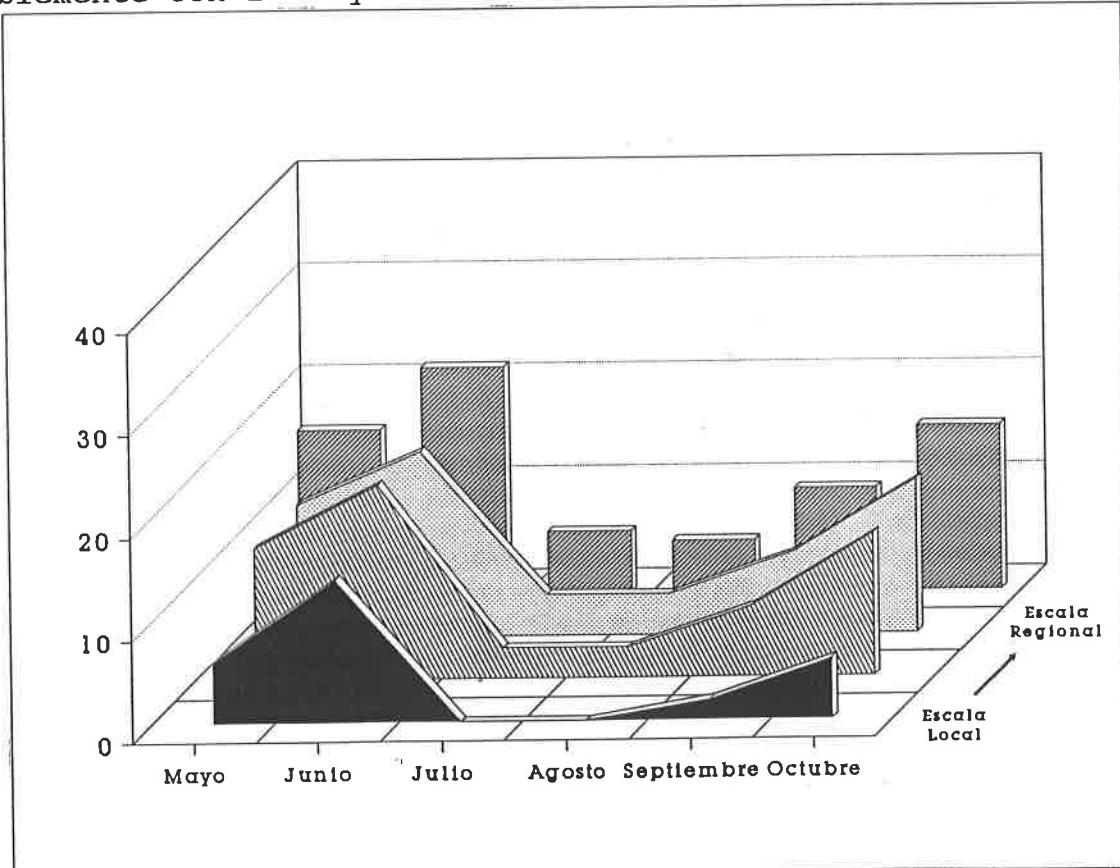


Figura 81.- Distribución mensual del número de especies con  $N > 5$  (en barras) y de las especies que no han mostrado una distribución aleatoria significativa estadísticamente en las tres escalas de análisis.

En realidad, entre excrementos cercanos, cuando el número de individuos es igual o superior a tres, únicamente aparecen con valores de  $IG > 0.20$  9 especies en 10 ocasiones (Tabla 43). Con la particularidad de que, durante la primavera las especies que se muestran agregadas lo hacen en la vertiente meridional y, durante el otoño, lo hacen en la vertiente septentrional. Además, en ningún caso las abundancias correspondientes son elevadas.

Especie	Zona	Mes	Abundacia en la muestra
<i>Onthophagus similis</i>	4	Mayo	124
<i>Onthophagus joannae</i>	4	Mayo	14
<i>Aphodius bonvouloiri</i>	4	Junio	64
<i>Aphodius consputus</i>	4	Junio	24
<i>Aphodius fimetarius</i>	2	Septiembre	11
<i>Aphodius ictericus</i>	1	Septiembre	15
<i>Onthophagus fracticornis</i>	1	Octubre	22
<i>Onthophagus fracticornis</i>	2	Octubre	15
<i>Aphodius distinctus</i>	2	Octubre	52
<i>Geotrupes mutator</i>	1	Octubre	10

Tabla 43.- Especies con valores de  $IG > 0.20$  entre excrementos cercanos, mes, zona y abundancia con la que aparecen (Zona 1= 1.500 m, vert. norte; Zona 2= 1.700 m, vert. norte; Zona 4= 1.700 m, vert. sur).

Como ilustra la Figura 82 cuanto mayor es la abundancia media por excremento, menor es el rango de valores sobre los que oscila  $IG$  entre excrementos cercanos. Si las densidades poblacionales son más elevadas los índices de agregación son inferiores en promedio. Entre las cinco zonas de muestreo (Figura 83), el valor de  $IG$  disminuye también por encima de una cierta abundancia (entre 10 y 20 individuos por excremento aproximadamente).

El cálculo, para una especie dada, de ID entre los tres excrementos cercanos y entre los 15 excrementos de cada muestreo, permite utilizar este cociente (ID local/ID regional). Dicho cociente tendrá un valor positivo, en el caso de que la distribución de dicha especie entre excrementos cercanos, sea menos aleatoria que la dispersión entre el total de excrementos. Es decir, difieran más las poblaciones de esos tres excrementos próximos, que el conjunto de las poblaciones establecidas en el área.

Estos casos son, evidentemente, raros y pueden deberse a una gran valencia ecológica o una gran capacidad de dispersión de la especie en cuestión, aunque también podrían ser, en algunos casos, resultado de la escasez de excrementos considerados a nivel local.

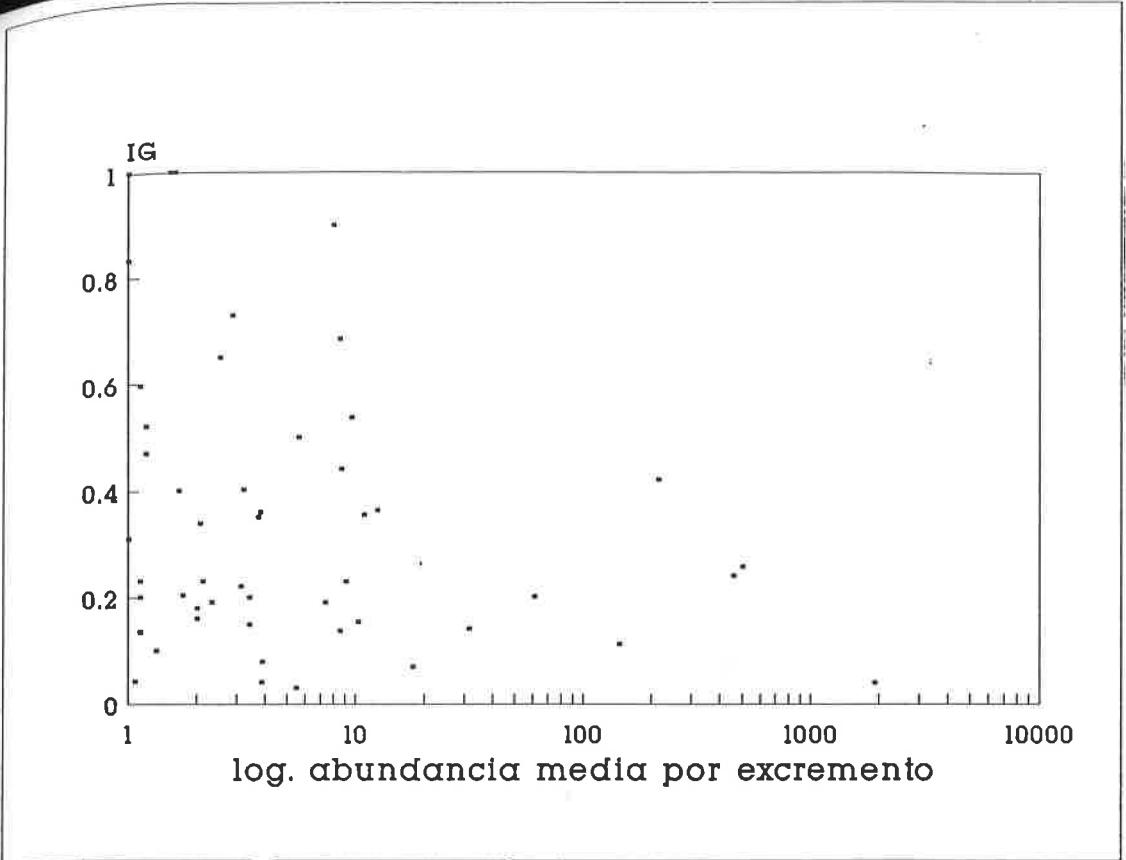


Figura 82.- Relación entre los valores del IG de las especies entre los excrementos cercanos ( $n = 3$ , escala local) y el logaritmo de su abundancia media por excremento.

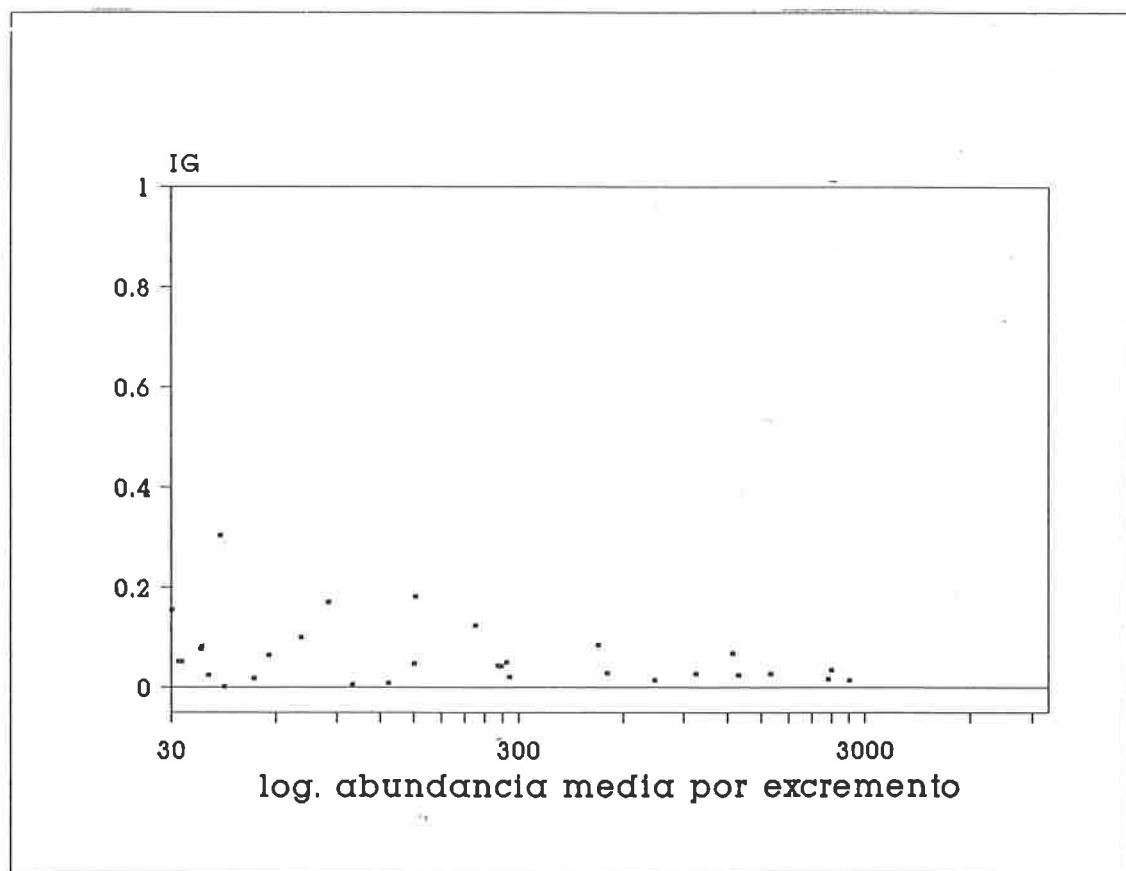


Figura 83.- Relación entre los valores del IG de las especies entre zonas o muestras ( $n = 5$ , escala regional) y el logaritmo de su abundancia media por excremento.

Teniendo en cuenta solo aquellas especies con al menos 15 individuos por muestreo, en trece ocasiones el ID local fue superior al ID regional. Estos resultados afectaron a 9 especies y solo en tres de ellas se repitió el cociente positivo (Tabla 44).

Especie	N	Mes	Zona	Presencia	IDl/IDr
<i>Aphodius fimetarius</i>	58	Jun	1	14	1.08
"	58	Jun	2	14	1.13
"	16	May	4	10	1.77
<i>Geotrupes ibericus</i>	58	Sep	1	14	1.32
"	82	Oct	1	15	1.20
<i>Onthophagus fracticornis</i>	17	May	1	7	1.08
"	51	Oct	2	11	1.50
<i>Onthophagus stylocerus</i>	268	Jun	2	14	1.07
<i>Euoniticellus fulvus</i>	32	Ago	4	8	1.01
<i>Aphodius distinctus</i>	110	Oct	2	10	1.10
<i>Geotrupes stercorarius</i>	20	Oct	2	9	1.85
<i>Geotrupes mutator</i>	15	Oct	1	6	1.56

Tabla 44.- Especies capturadas con más de 15 individuos por muestreo (1 ind/excre.) que muestran un valor positivo en el cociente entre ID local (3 excrementos de cada zona) e ID regional (15 excrementos de cada muestreo). N= abundancia total en cada muestreo, mes y zona del muestreo, y número de excrementos en los que se encontró (Presencia).

Como vemos en la Figura 78, tambien se dan valores positivos de este cociente en especies con densidades poblacionales menores ( $n > 5$  ind. por muestra). Los valores de ID en estas especies de baja densidad pueden dar resultados falsos, ya que si hay una excesiva presencia de ceros (excrementos en los que no se capture la especie), el ID de todos los excrementos puede ser muy bajo. Solo *Aphodius fimetarius*, *Onthophagus stylocerus* y *Geotrupes ibericus* tienen algun caso con este cociente positivo, a la vez que mantienen presencias y abundancias medianas importantes.

#### 5.5.2.- Razón varianza/media y abundancia.

Entre la varianza y la media existe una relación tal como la predicha por la Ley de Taylor. Se ha examinado dicha relación entre ambos parámetros, en tres tipos de datos diferentes: tomando en consideración las medias y las varianzas poblacionales de cada especie ( $n>3$ ) en el conjunto de los 15 excrementos de cada muestreo; tomando en

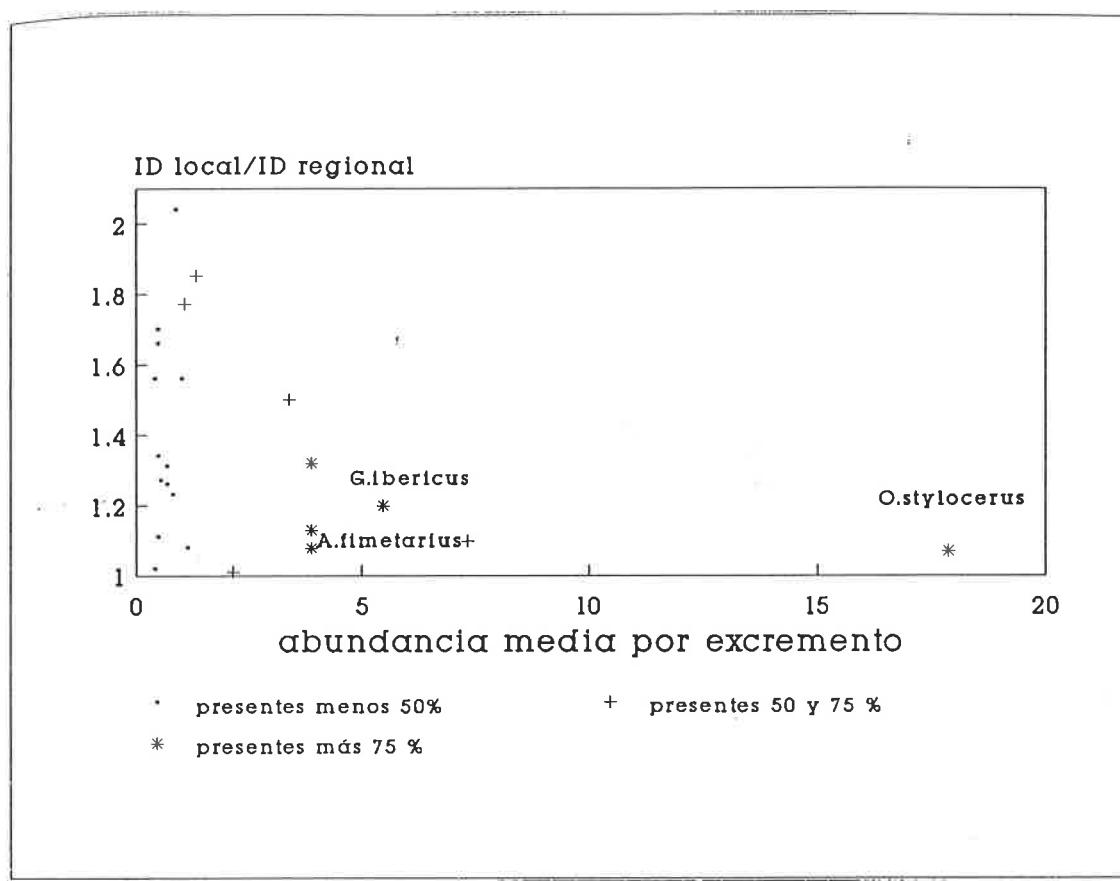
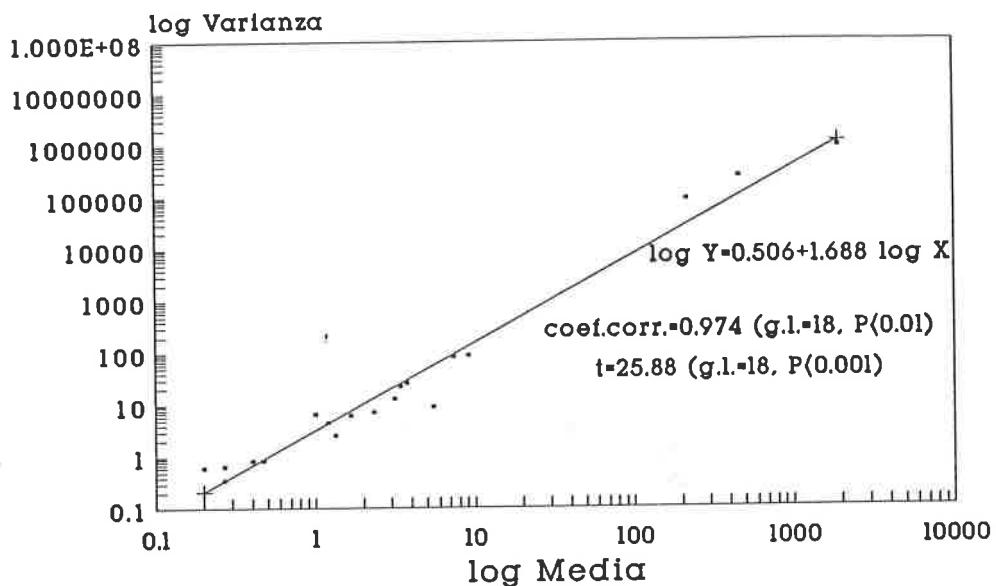


Figura 84.- Relación entre los valores positivos del cociente entre el ID local (entre los 3 excrementos cercanos) y el ID regional (entre los 15 excrementos de cada muestreo) de las especies y su abundancia media por excremento. Los valores están desglosados según el porcentaje de excrementos en los que estas especies están presentes.

consideración estos mismos parámetros para las cinco zonas o muestras de cada muestreo, y estimándolos a partir de los seis muestreos efectuados en una misma zona. Las regresiones producidas en los dos primeros casos, permiten averiguar el efecto de la escala espacial considerada; y las regresiones producidas en el último caso, permiten observar la relación entre la media y la varianza poblacionales, en el caso de una variación temporal.

Las Figuras 85 y 86 muestran que existe una clara regresión linear entre el logaritmo de la media y el logaritmo de la varianza. Las pendientes de regresión ( $b$ ) y los coeficientes de correlación producidos en los dos muestreos examinados, son siempre claramente significativos, observándose como los valores de  $b$  son superiores, cuando la escala espacial se incrementa (de 1.69 a 1.79 en Octubre y de 1.70 a 1.90 en Junio).

## Octubre entre excrementos



## Octubre entre zonas

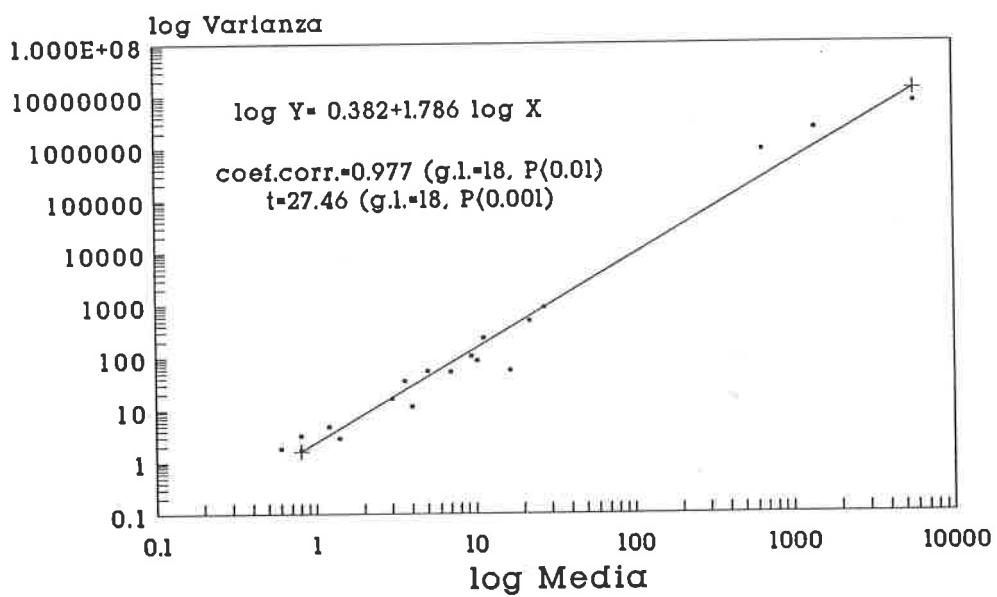
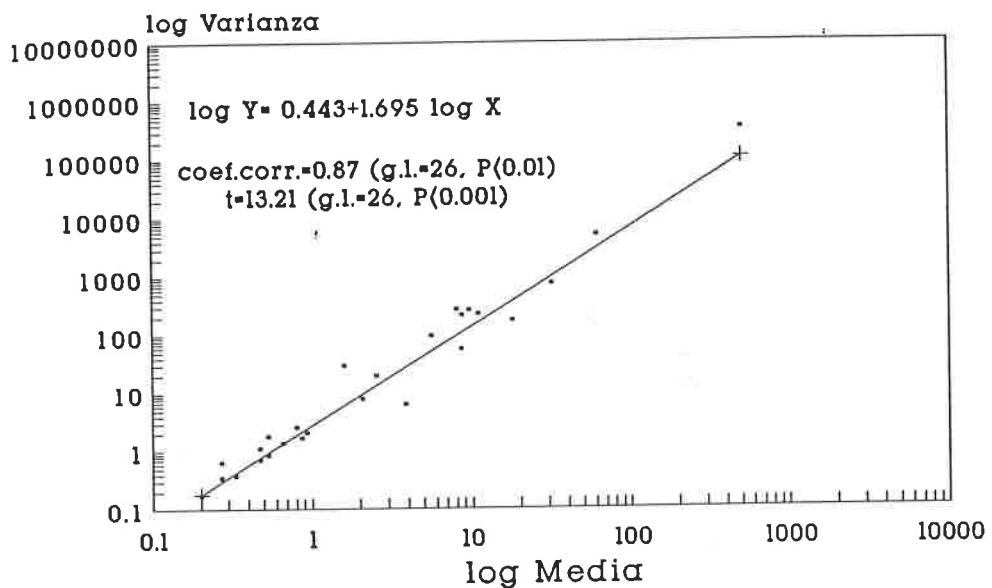


Figura 85.- Regresión lineal entre la media y la varianza poblacionales de las especies aparecidas durante octubre, con abundancias iguales o superiores a los 3 individuos. Los calculos de la media y la varianza se han efectuado teniendo en cuenta sus abundancias en los 15 excrementos de cada muestreo (entre excrementos) ó en las cinco muestras de cada muestreo (entre zonas).

## Junio entre excrementos



## Junio entre zonas

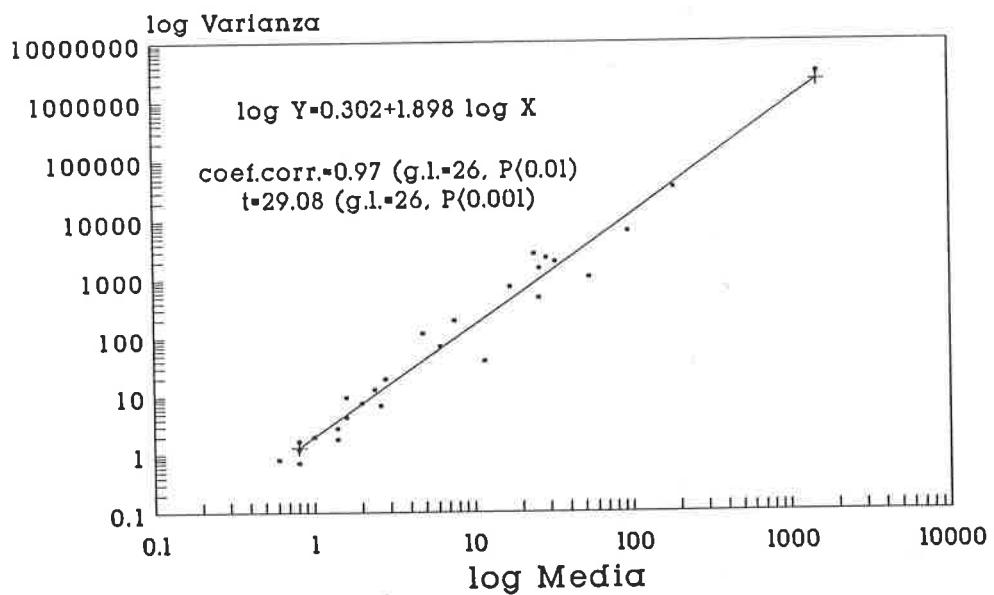


Figura 86.- Texto como en la figura anterior pero en el caso del mes de junio.

Si se analizan los datos desde una perspectiva temporal (Figura 87), también los coeficientes de correlación y las pendientes de regresión son significativas, pero en este caso los valores de  $b$  están alrededor de 2 (2.04 y 2.01). Sin duda, la heterogeneidad ambiental que existe en una misma zona a lo largo del tiempo, es mayor que la heterogeneidad ambiental entre las zonas de muestreo en un mismo periodo.

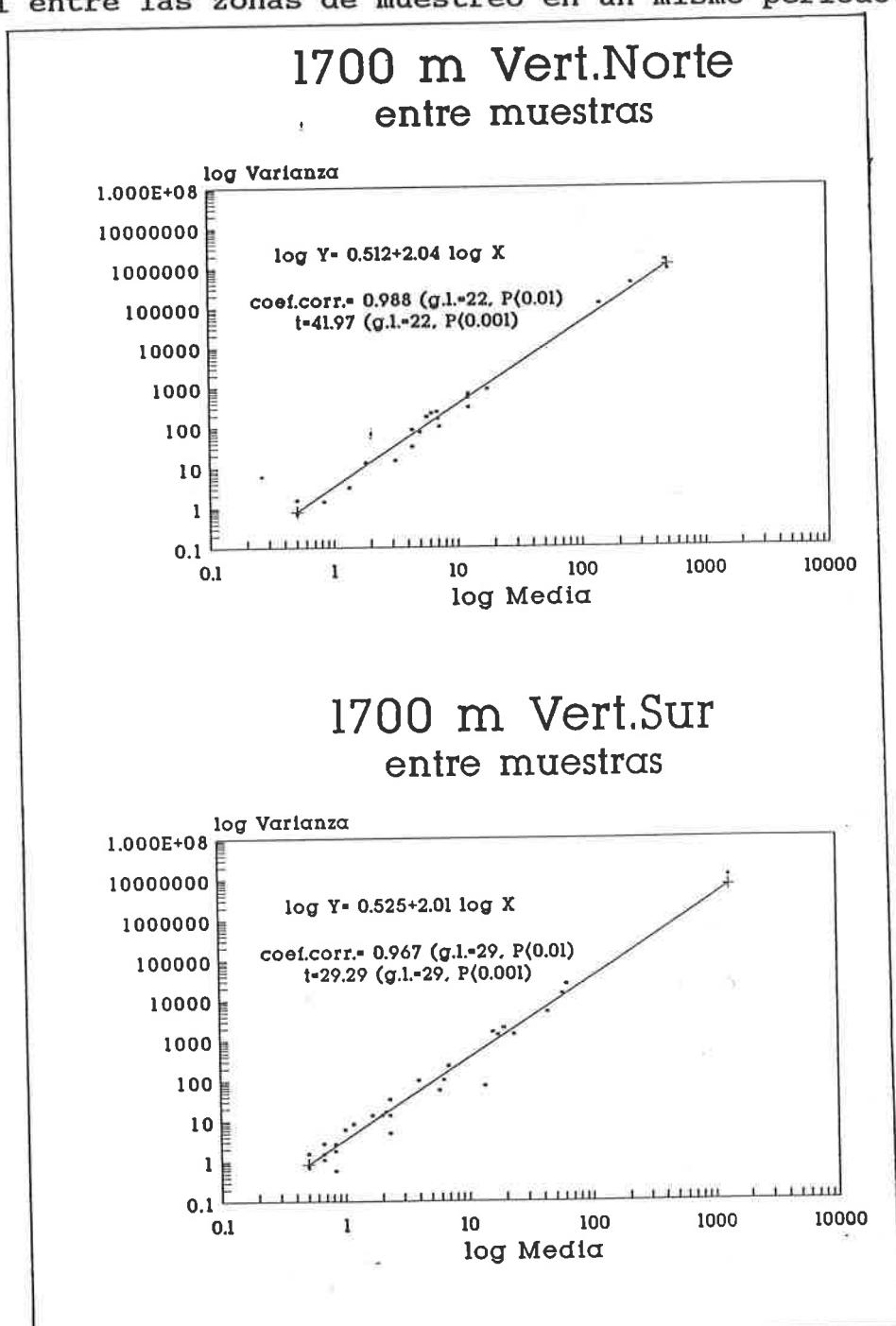


Figura 87.- Regresión lineal entre la media y la varianza poblacionales de las especies con más de 3 individuos, pero teniendo en cuenta sus abundancias en los 18 excrementos de dos zonas de diferente vertiente (6 meses ó muestreos x 3 excrementos)

Adscribiendo las especies capturadas en el estudio a tres grupos según su biomasa: menos de 5 mgrs., de 10 a 40 mgrs. y con más de 160 mgrs (peso seco), se ha calculado la abundancia de cada uno de los grupos en las treinta muestras (6 meses ó muestreos x 5 muestras ó zonas). De esta manera, se puede calcular la varianza y la media poblacionales de los tres grupos en cada muestra y efectuar el cálculo correspondiente de la regresión linear (Figura 88).

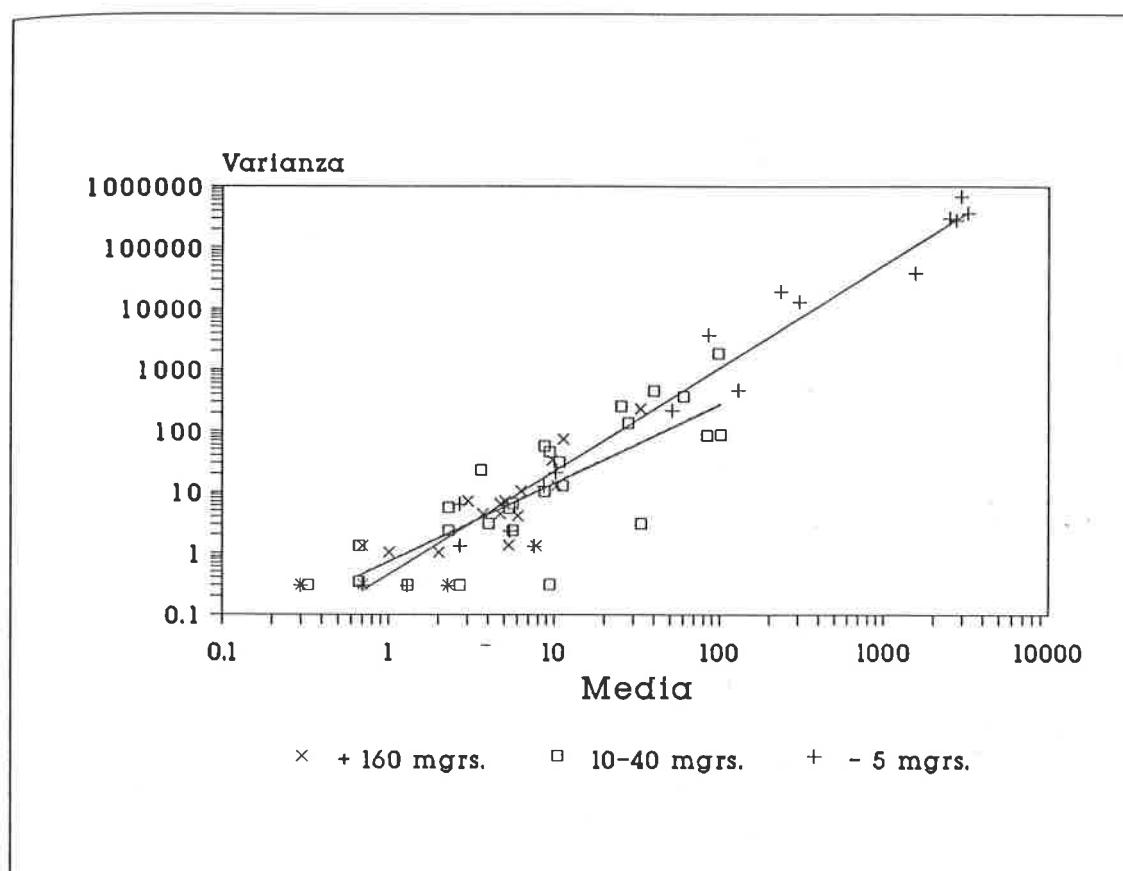


Figura 88.- Regresión linear entre la varianza y la media de las poblaciones de las especies según tres rangos de biomasa, teniendo en cuenta su abundancia en las 30 muestras (6 meses ó muestreos X 5 muestras ó zonas). Las líneas de regresión de los dos grupos de especies de mayor biomasa son idénticas prácticamente.

Los valores de estas regresiones en los tres grupos se ofrecen en la Tabla 45. En todos los casos, las correlaciones y los coeficientes de regresión son estadísticamente significativos, pero las rectas de regresión parecen, en algunos casos, diferentes (Figura 88).

	< 5mgrs	10-40 mgrs	>160 mgrs
grados de libertad	23	26	20
Coeficiente de Correlación probabilidad asociada	0.98 P<0.001	0.82 P<0.001	0.86 P<0.001
Pendiente de Regresión b a valor de t probabilidad asociada	1.69 -0.36 23.40 P<0.001	1.28 -0.14 7.42 P<0.001	1.28 -0.13 7.48 P<0.001

Tabla 45.- Valores de la regresión entre las medias y las varianzas poblacionales entre las muestras recolectadas, según tres grupos establecidos de especies atendiendo a su biomasa.

En efecto, las pendientes de regresión entre los individuos de mayor tamaño (más de 160 mgrs.) y los de menor (menos de 5 mgrs.), son significativamente diferentes ( $F=4.33$ , g.l.= 1,43;  $P=0.05$ ). Ello significa que, a medida que las densidades son más elevadas, la agregación predicha por la Ley de Taylor es menor si la biomasa o el tamaño de los individuos es superior.

Seguidamente se calcularon las regresiones lineares entre la varianzas y las medias poblacionales de las muestras, para tres especies de pequeño tamaño que fueron capturadas en gran abundancia: *Aphodius contaminatus* ( $n=28626$ , tamaño=  $5.94 \pm 0.52$ , biomasa= 3.84 mgrs., peso seco), *Aphodius bonvouloiri* ( $n=7559$ , tamaño=  $7.89 \pm 0.27$ , biomasa= 7.21 mgrs.) y *Aphodius sphacelatus* ( $n=5388$ , tamaño=  $5.34 \pm 0.26$ , biomasa 2.13 mgrs.). Dichas regresiones eran similares a las correspondientes al grupo de especies de menor tamaño (los valores de  $b$  oscilan entre 1.70 y 1.76). Sin embargo, si se consideraban separadamente los datos en donde las abundancias medias eran inferiores a 10 individuos por muestra, entre 10 y 100 individuos por muestra, o más de 100 individuos por muestra, entonces las rectas de regresión se diferenciaban entre sí claramente (Figura 89).

Parece pues, que el tamaño o la biomasa de los individuos de una especie no es la característica determinante de su relación varianza/media, sino la abundancia de sus poblaciones, la cual determina el valor de  $b$ . Como se ve en la Figura 90, la pendiente de la regresión entre la varianza y la media de las muestras, se incrementa con la abundancia media de dichas especies, y no guarda relación con el tamaño de estas mismas especies.

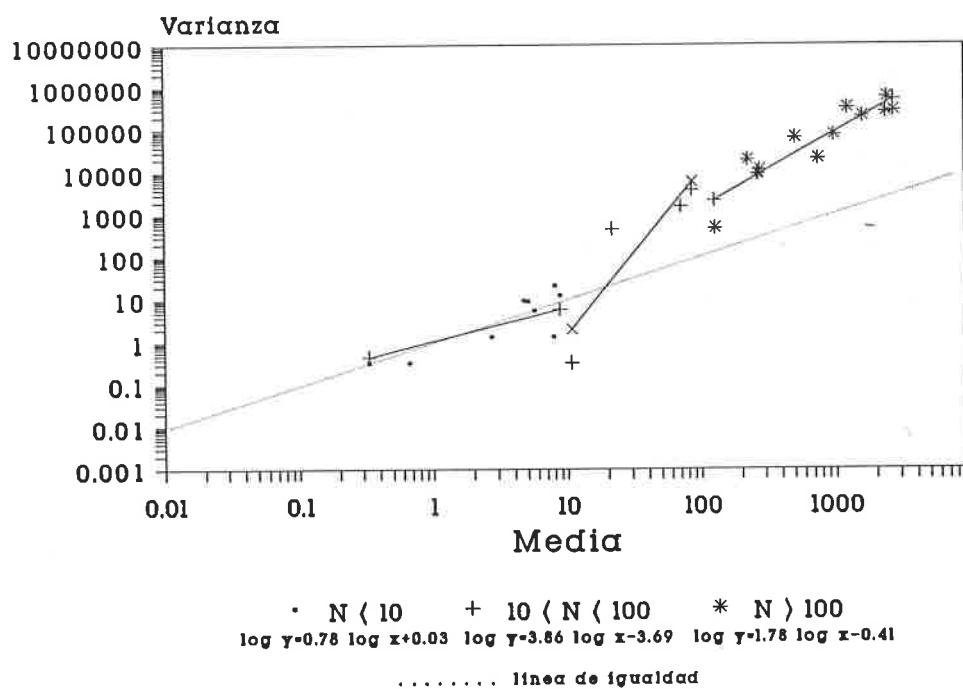
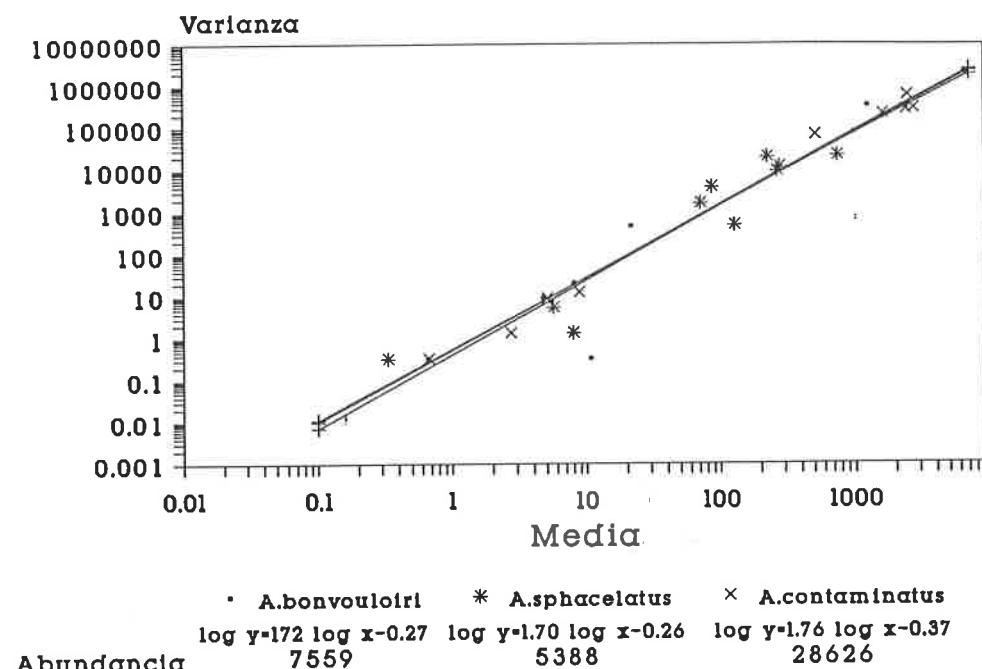


Figura 89.- Regresión linear entre la media y la varianza poblaciones en tres especies de Aphodiidae, teniendo en cuenta sus abundancias en las 30 muestras (6 meses X 5 zonas). En la figura inferior se han calculado las regresiones según tres rangos de abundancia, conjuntando los datos de las tres especies.

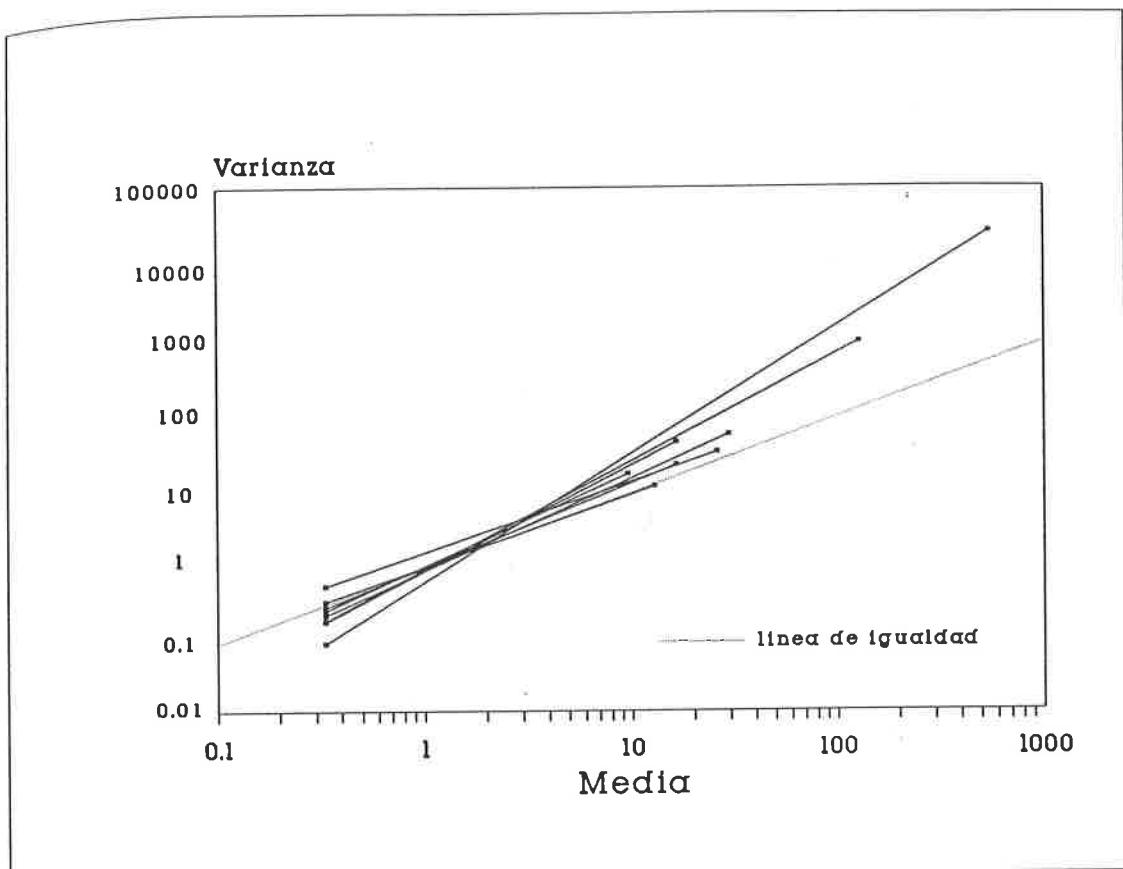


Figura 90.- Rectas de regresión varianza/media en ocho especies de Escarabeidos. La longitud de cada recta es proporcional a su abundancia. Cálculos realizados como en figura 88.

#### 5.5.3.- La influencia del tamaño

La distribución de frecuencias de las especies capturadas según su abundancia, siguiendo el modelo lognormal, posee un cierto carácter bimodal (Figura 91). Si observamos dicha distribución para cada una de las tres familias de Escarabeidos (Figura 92), vemos que solo en los Aphodiidae la gráfica es claramente bimodal: existe un grupo de especies de abundancia media y baja (hasta los 500 individuos aproximadamente) con moda alrededor de los 30 individuos, y otro grupo de especies de gran abundancia. Los Scarabaeidae poseen un reparto más equilibrado, aparecen especies raras y especies abundantes sin un intervalo modal claro. En los Geotrupidae hay especies raras y especies de abundancia media. Pero, sin duda, el hecho más significativo es que cuanto mayor es la talla media de cada una de las familias (Geotrupidae > Scarabaeidae > Aphodiidae), menor es la proporción de especies de gran abundancia.

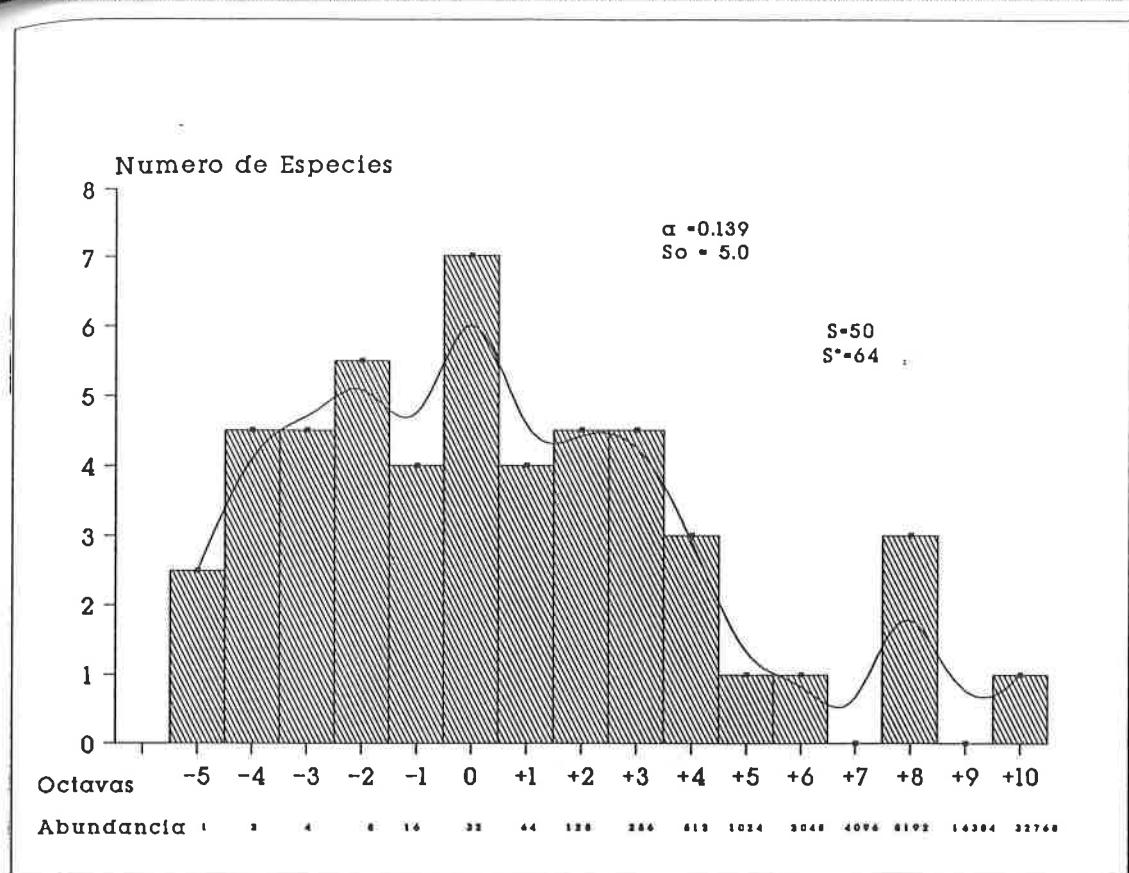


Figura 91.- Distribución de frecuencias de las especies capturadas según su abundancia siguiendo el modelo lognormal (ver Tratamiento de los datos, página 128).

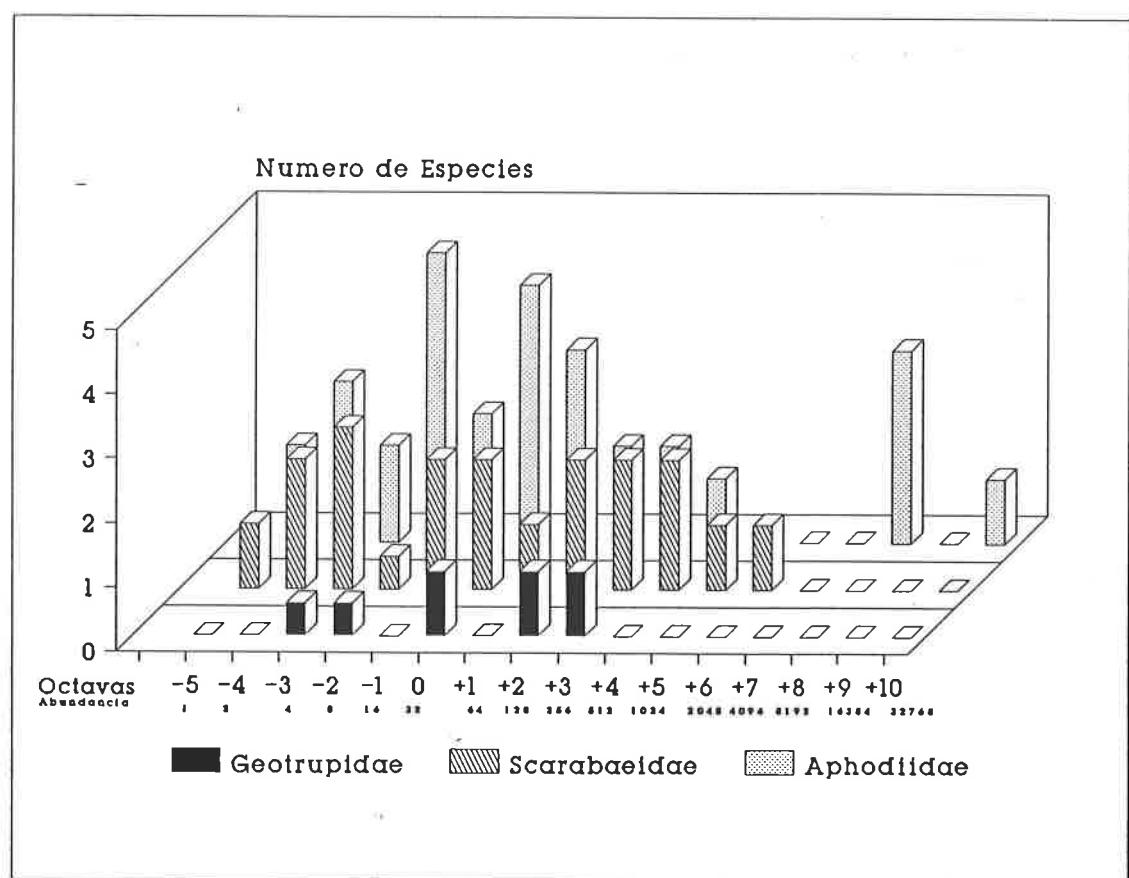


Figura 92.- Texto igual que la figura anterior, pero esta vez desglosando las frecuencias de las tres familias de Escarabeidos.

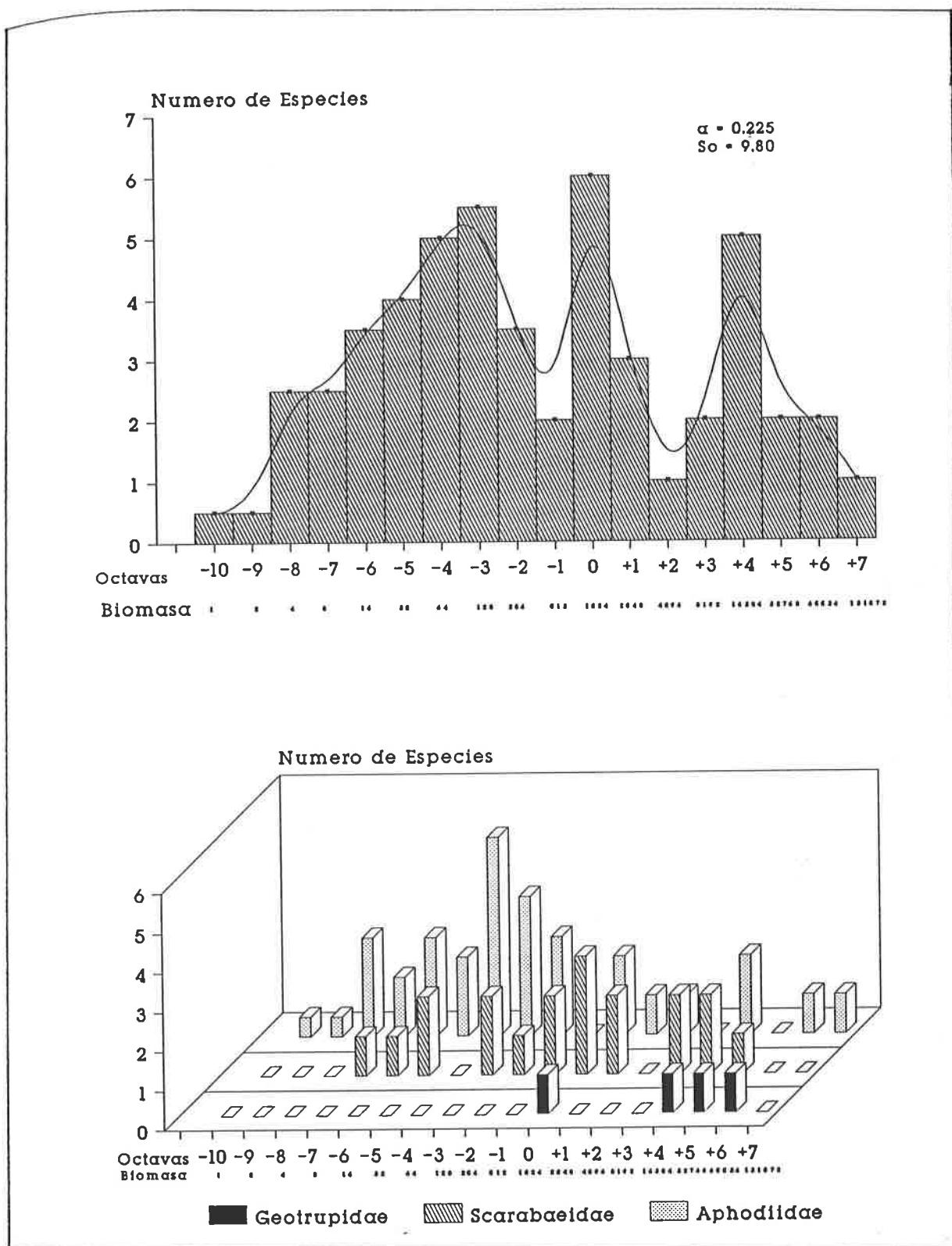


Figura 93.- Distribución de frecuencias de las especies capturadas según su contribución en biomasa, siguiendo el modelo lognormal (ver Tratamiento de los datos, página 128), y desglose por familias.

Examinando la distribución de frecuencia de las especies según su biomasa (Figura 93) aparece un patrón trimodal. Los Aphodiidae muestran su típica bimodalidad, los Scarabaeidae una tendencia plana y los Geotrupidae aparecen en los intervalos de mayor biomasa, debido a su gran tamaño. En realidad la distribución bimodal anterior se corresponde con esta trimodal al considerar la biomasa, en la que aparece un tercer pico intermedio como consecuencia de la contribución en biomasa de los Geotrupidae y los Scarabaeidae. En este caso, es evidente que, cuanto menor es el tamaño medio de cada familia, más especies posee con menor impacto en la degradación de las heces. Así, aunque las tres familias tienen abundancias totales disímilares, su impacto resulta más equitativo como consecuencia de su tamaño diferente.

El conjunto de las especies capturadas tiene una distribución bimodal según el tamaño o la biomasa (Figura 94). Los Geotrupidae pertenecen todos al grupo de las especies de gran tamaño. Entre los Scarabaeidae hay especies de gran y de pequeño tamaño, pero el reparto de estas es más equilibrado si se considera la biomasa (Figura 95), como consecuencia de su morfología. En efecto, las especies de *Onthophagus* de tamaño medio o pequeño tienen un aspecto ovoide, por lo que su longitud es proporcionalmente más variable que su biomasa. Los Aphodiidae poseen también una distribución bimodal, respecto al tamaño o la biomasa (Figura 96), con pocas especies que superan los 8 mm de longitud.

Si las especies capturadas en este estudio, se distribuyen bimodalmente según su tamaño y su biomasa, ello es debido principalmente a la existencia de seis especies de gran tamaño: las cuatro especies de la familia Geotrupidae capturadas (*Geotrupes ibericus*, 21.8 +/- 2.16 mm; *G.stercorarius*, 23.24 +/- 0.44mm; *G.mutator*, 22.18 +/- 1.10mm; y *Sericotrupes niger*, 20.60 +/- 0.67mm) y dos especies de Scarabaeidae (*Scarabaeus laticollis*, 19.35 +/- 2.05mm y *Copris lunaris*, 19.47 +/- 1.41mm).

Dos de ellas aparecen con escasa abundancia y es imposible analizarlas (*S.laticollis*, n=2 y *S.niger*, n=4). *Geotrupes mutator* (Figura 97, n=26) solo aparece en dos ocasiones con más de 3 individuos por muestra y poco se puede decir. Las otras tres especies han sido ya comentadas a propósito de su aparición en los tres excrementos de cada muestra con bajas densidades (Figuras 70, 71 y 72).

Como vimos, las especies de Aphodiidae que aparecen en este estudio se distribuyen bimodalmente, según el tamaño y la biomasa. El tamaño medio de estas especies es de 5.99 mm +/- 2.26. Si consideramos como grandes aquellas especies que poseen un tamaño superior a X+s, o sea más de 8.25 mm, tenemos: *Aphodius conjugatus* (8.84 +/- 0.74), *Aphodius fossor* (12.29 +/- 0.38) y *Aphodius scrutator* (11.74 +/- 0.27). A las que podrían añadirse aquellas otras que están en el límite, como *Aphodius foetidus* (7.02 +/- 0.37), *Aphodius fimetarius* (7.39 +/- 0.14), *Aphodius bonvouloiri* (7.89 +/- 0.27), *Aphodius scybalarius* (7.11 +/- 0.33) y *Aphodius erraticus* (7.93 +/- 0.41).

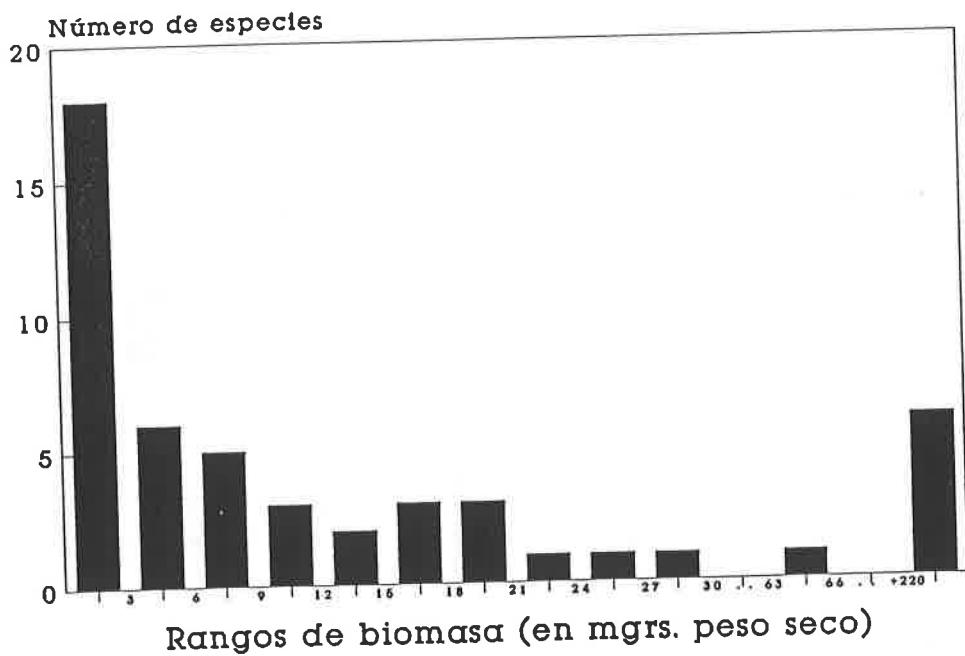
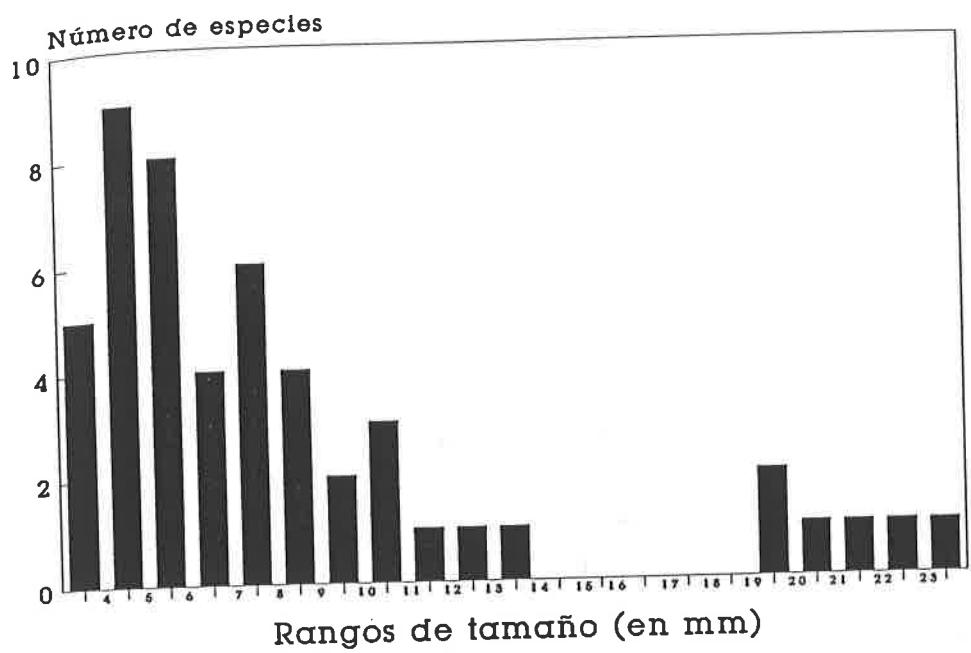


Figura 94.- Distribución de las especies de Scarabaeoidea según rangos de tamaño y biomasa.

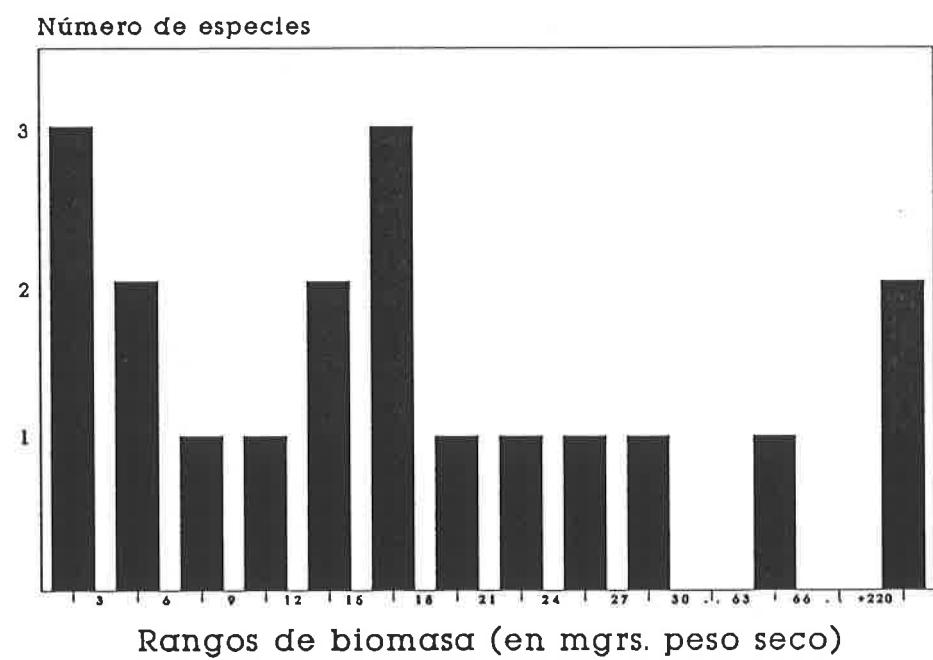
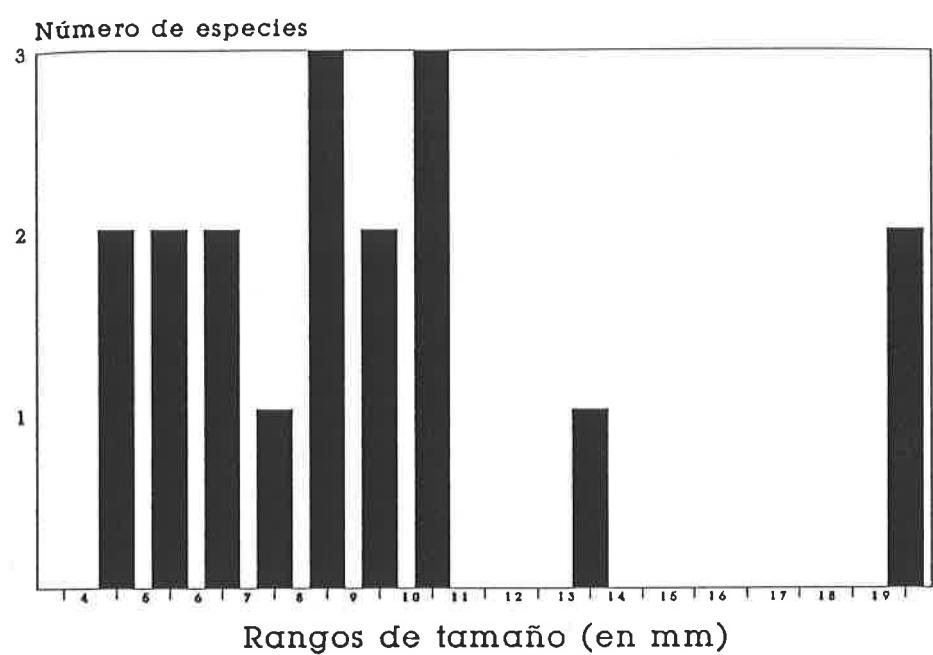


Figura 95.- Distribución de las especies de Scarabaeidae según rangos de tamaño y biomasa.

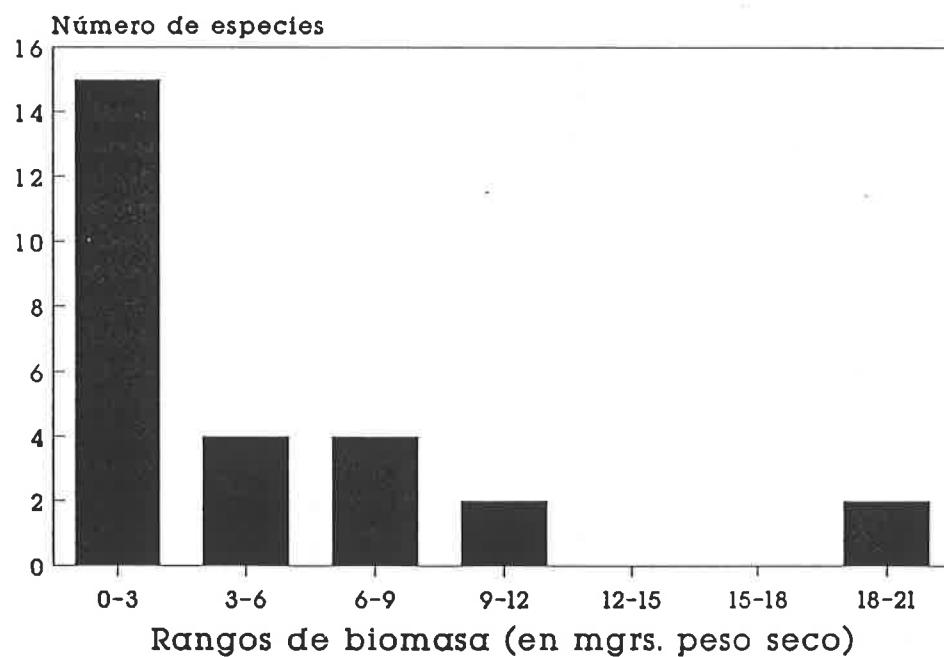
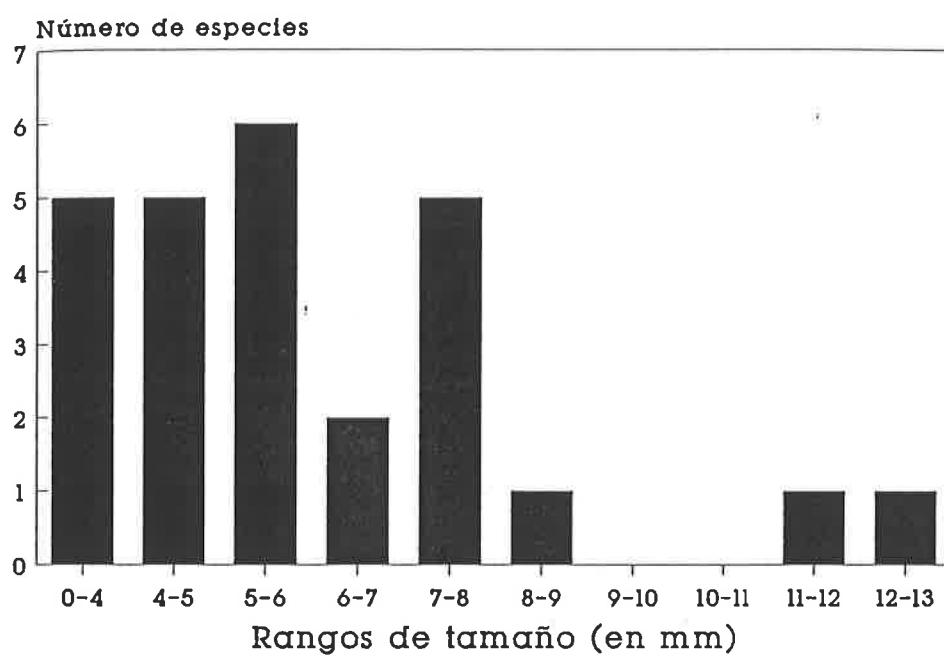


Figura 96.- Distribución de las especies de Aphodiidae según rangos de tamaño y biomasa.

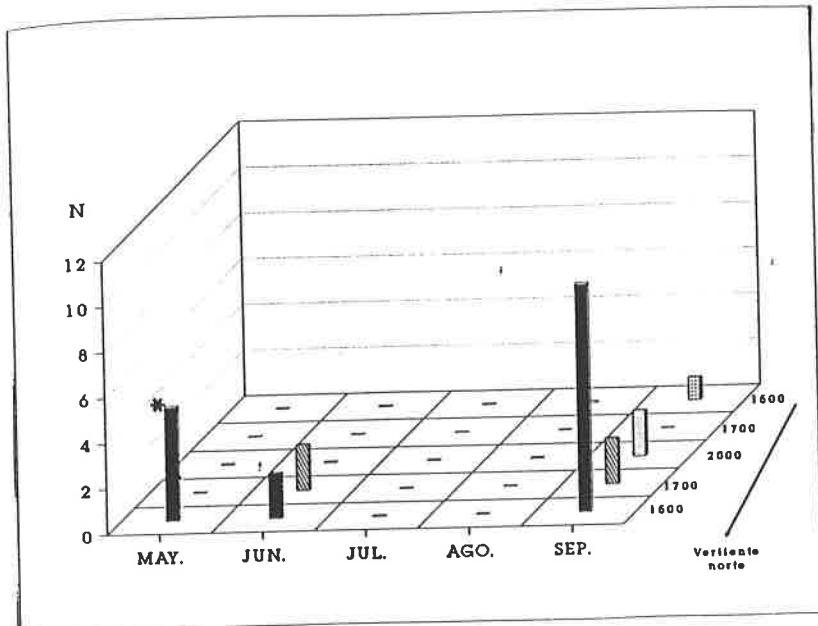


Figura 97.- Distribución del número de ejemplares capturados de *G. mutator* en cada una de las muestras. Con asteriscos se señalan aquellas en las que la especie apareció en los tres excrementos de cada muestra.

Las escasas capturas de *A. fossor* ( $n=6$ ) y *A. erraticus* ( $n=5$ ) no permiten ningún análisis. *A. scybaliarius* ( $n=21$ ) aparece en los tres excrementos cercanos, la única vez que es capturado con más de 3 ejemplares en una zona (4.7 ind. por excremento). *A. conjugatus* ( $n=51$ , Figura 98) es capturado en seis muestras, en tres de ellas aparece en los tres excrementos de la misma zona y, excepto en una ocasión en la cual solo se recogió un ejemplar, en el resto de las muestras aparece en dos de los tres excrementos cercanos.

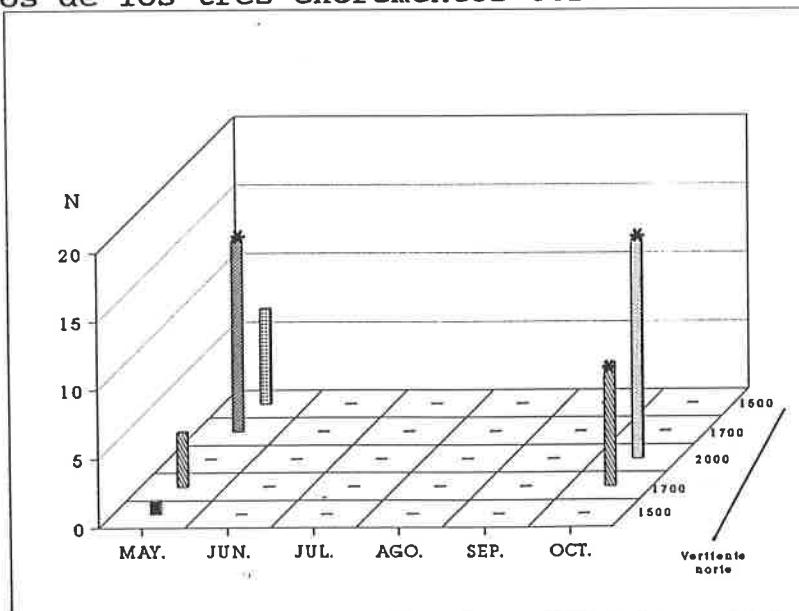


Figura 98.- Texto como en la figura anterior para *A. conjugatus*.

De *A. foetidus* no se puede decir mucho (Figura 99). O bien es capturado con densidades inferiores al individuo por excremento, o bien oscila entre los 4.7 y los 31.3 individuos por excremento, con lo cual no puede aventurarse cual es su distribución local a bajas densidades.

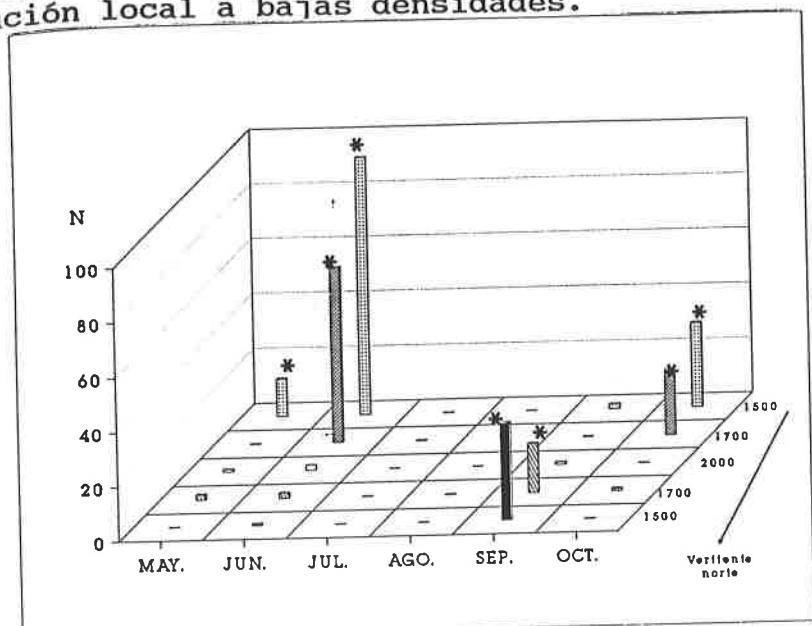


Figura 99.- texto como en la figura 97 para *A. foetidus*.

El caso de *A. bonvouloiri* es similar (Figura 100). Es capturado en cada muestra con densidades demasiado bajas (1 o 2 ejemplares por excremento), o con densidades de cierta entidad (entre 4.7 y 1238.7 individuos por excremento).

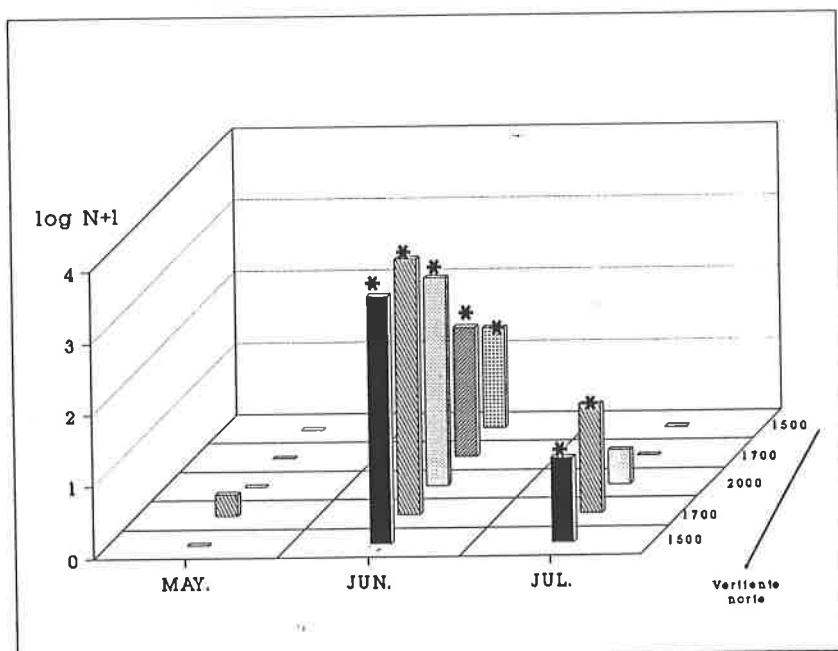


Figura 100.- Texto como en la figura 97 para *A. bonvouloiri*.

Los casos de *A.fimetarius* y *A.scrutator* fueron anteriormente mencionados (Figuras 68 y 69), al tratarse de dos especies que eran comunes localmente a baja densidad. Así pues, de las ocho especies de Aphodiidae de mayor tamaño; dos pueden considerarse comunes localmente, otras dos aparecen en tan escaso número que es imposible la especulación, de dos más no se tienen capturas a bajas densidades y las dos restantes (*A.scabalarius* y *A.conjugatus*) también parecen tender a capturarse en excrementos cercanos cuando la densidad es baja.

En la Figura 101, se observa que las especies con longitudes inferiores a la media pueden ser abundantes o no, pero que aquellas de mayor tamaño tienen abundancias totales inferiores.

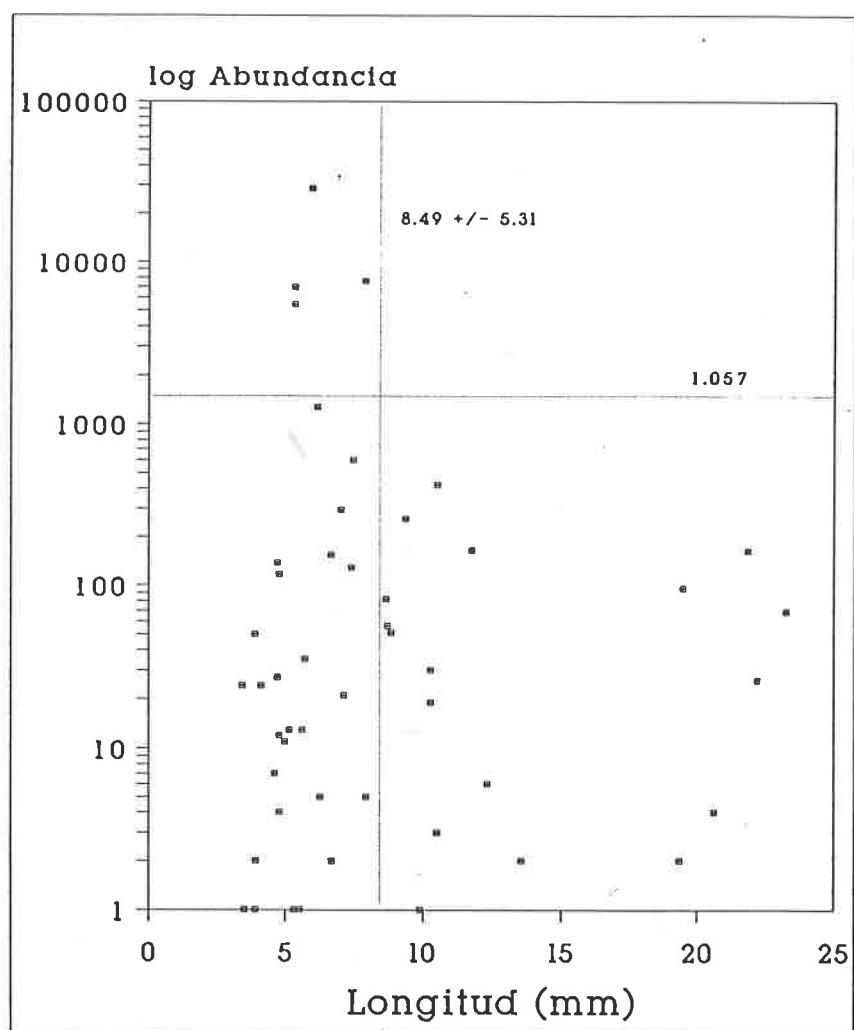


Figura 101.- Distribución de las especies de Scarabaeoidea según su longitud y abundancia total. En linea discontinua vertical la longitud media y en linea discontinua horizontal la abundancia media.

Como se deduce de la Tabla 46, la familia Aphodiidae posee la mayoría de sus especies (89%) con un tamaño inferior a la media ( $X-s$ ), y constituyen el 75% de las especies de ese rango de tamaños. Los Scarabaeidae se encuentran repartidos entre los valores inferiores y superiores a la media, constituyendo el 75% de las especies de tamaño moderado ( $X+s$ ). Por último, los Geotrupidae tienen sus cuatro especies dentro del rango de tamaños mayor ( $x+3s$ ).

	X $X-s$	X $X+s$	$X+s$ $X+2s$	$X+2s$ $X+3s$	Total
S	32	12	0	6	50
Scarabaeidae	8	9	0	2	19
Aphodiidae	24	3	0	0	27
Geotrupidae	0	0	0	4	4

Tabla 46.- Número de especies total (S) y número de especies de cada una de las familias según diferentes rangos de tamaño (X es el tamaño medio de todas las especies aparecidas en este estudio y s es la desviación típica de esa media).

Las especies de talla menor son las únicas que han sido capturadas con abundancias totales superiores a los 1000 individuos, las de tamaño moderado apenas superan los 400 individuos y las especies grandes llegan casi hasta los 170 individuos. Como se observa por la tabla anterior, si establecieramos tres rangos de tamaño según la media y la desviación típica, resultaría que cada una de las tres familias dominaría en riqueza en uno de tales rangos.

Como en el caso de las especies (Figura 94), la gran mayoría de los individuos capturados pertenecen a las especies de pequeño tamaño (Figura 102). El 97 % del total de los ejemplares poseen entre 4 y 8 mm. y el 80 % entre 4 y 6 mm. Pero la biomasa biomasa total capturada se reparte algo más equitativamente entre los diferentes tamaños. El 29 % pertenece a especies con más de 18 mm.

¿Sería posible que existiera un límite para el volumen que pueden ocupar estas especies dentro de un excremento?. Si ello fuera así, sería explicable que las abundancias máximas disminuyeran conforme decrece el tamaño de las especies.

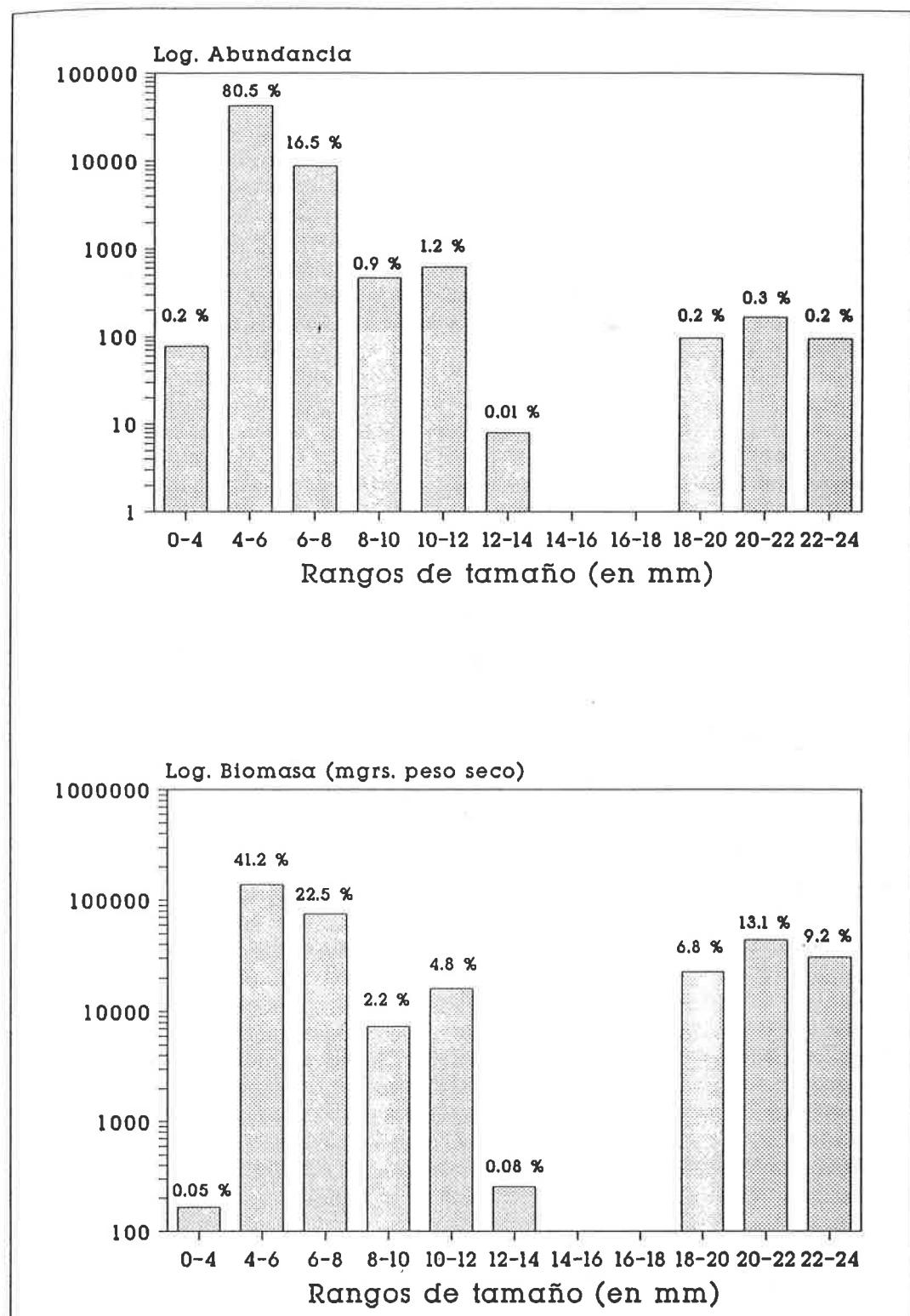


Figura 102.- Distribución de la abundancia y la biomasa total capturadas en Scarabaeoidea, segun rangos de tamaño.

Los excrementos de 1.5 Kgr. dispuestos en este estudio tenían un diámetro medio de 20 cm y una profundidad media aproximada de 5.5 cm. En un análisis grosero, podemos asemejar la forma de uno de tales excrementos, a un tronco de cono con un radio mayor de 10 cm y un radio menor de 7.5 cm. En este caso, el volumen de cada boñiga sería aproximadamente de 1332 centímetros cúbicos.

También podríamos asemejar la forma de un Escarabeido a un cilindro cuyo radio fuera la mitad de la altura del animal, y su altura igual a la longitud del mismo. Se han calculado de esta manera, los volúmenes aproximados de tres especies de diferente tamaño (Tabla 47).

Especie	Longitud aproximada	Volumen aproximado (en mm cúbicos)
<i>Copris lunaris</i>	19.47 mm	1239
<i>Aphodius scrutator</i>	11.74 mm	147.5
<i>Aphodius contaminatus</i>	5.94 mm	18.7

Tabla 47.- Longitudes y volúmenes aproximados de tres especies de Escarabeidos.

En un único excremento, la abundancia máxima capturada de la especie de menor tamaño fue de 3203 individuos, ello viene a suponer ocupar el 4.5 % del volumen total de un excremento. La abundancia máxima capturada de una especie de tamaño medio como *A.scrutator* fue de 54 individuos, lo que supone ocupar escasamente el 0.6% del volumen total. Por último, la abundancia máxima capturada de una especie de gran tamaño fue 36 individuos de *C.lunaris*, lo que supone ocupar el 3.4% del volumen total. Aunque dentro de un mismo excremento existieran las poblaciones máximas de las tres especies, el total del volumen ocupado rondaría únicamente el 8.5%. En realidad, los porcentajes de volumen ocupado por los Escarabeidos coprófagos suelen oscilar generalmente entre el 2 y el 5%.

Estas cifras de volumen ocupado parecen muy reducidas. Sin embargo, una sola pareja de *Copris lunaris* puede enterrar cerca de 200 gramos de excremento, y las poblaciones otoñales de Escarabeidos de pequeño tamaño (entre 3 ó 4 mil individuos por excremento), son capaces de convertir una boñiga de 20 cm de diámetro y 5.5 cm de profundidad, en una masa aplanada de cerca de 45 cm de diámetro y 1 cm de profundidad, en solo 24 horas (datos inéditos).

#### 5.5.4. Especies características y accesorias.

La distribución del número de especies según el número de muestras ( $30 = 6$  meses  $\times$  5 zonas) es claramente unimodal: son pocas las especies que aparecen en muchas muestras y muchas las que aparecen en pocas muestras (Figura 103). Si consideramos únicamente las especies presentes en cada zona, esta distribución de frecuencias es bimodal, con un mínimo de especies presentes en tres de las cinco zonas; pero si tenemos en cuenta las especies presentes en cada mes, la distribución es básicamente unimodal (Figura 103). Un análisis más detallado revela que, en cada una de las cinco zonas de muestreo, se mantiene la distribución unimodal del número de especies respecto al número de meses en los que aparecen (Figura 104). Eso significa, además, que cuanto menor es el tamaño del área, menor es la proporción de especies de amplia fenología.

Sin embargo, la distribución del número de especies según la cantidad de zonas oscila entre la unimodalidad y la bimodalidad más o menos manifiesta (Figura 105), en aquellos meses en los que las comunidades están dominadas numéricamente por unas pocas especies.

Entre la abundancia total de cada especie y el número de muestras en las que se encuentra, parece haber una relación lineal positiva (Figura 106). Si no consideramos los datos provenientes de las cuatro especies de mayor abundancia, cuanto mayores son las poblaciones capturadas a lo largo del año, mayor es el número de muestras en las que aparece. El hecho de que las cuatro especies más abundantes de este estudio, que suponen prácticamente el 92 % de los ejemplares capturados, se sitúen fuera de la tónica general, se debe a que las cuatro tienen una aparición estacional corta, durante la cual son demográficamente explosivas. Hay que tener en cuenta que la presencia en gran cantidad de muestras, puede significar una amplia aparición estacional, espacial, o ambas a la vez.

Si consideramos la aparición mensual en una, dos, tres, cuatro ó las cinco zonas (Figura 107), observamos que las especies que son capturadas en menos de cuatro zonas, no sobrepasan los 10 individuos por excremento, y que las especies bien distribuidas regionalmente, poseen abundancias que superan el individuo por excremento. Todas las especies recogidas con más de 10 individuos por excremento, están en cuatro o las cinco zonas sea cual sea el mes.

Aunque esto sea cierto, las especies pueden aparecer en todas o casi todas las zonas con abundancias medias muy variadas y con fenologías muy diferentes. Existen especies con una restringida aparición estacional, que se capturan en las cinco zonas de muestreo con abundancias muy variadas (por ejemplo: *Aphodius scrofa*, n=24; *Aphodius affinis*, n=6862); y existen especies con una fenología extensa, que también se capturan en las cinco zonas a diferentes abundancias (por ejemplo: *Aphodius fimetarius*, n=128; *Geotrupes ibericus*, n=163; *Onthophagus similis*, n=1275).

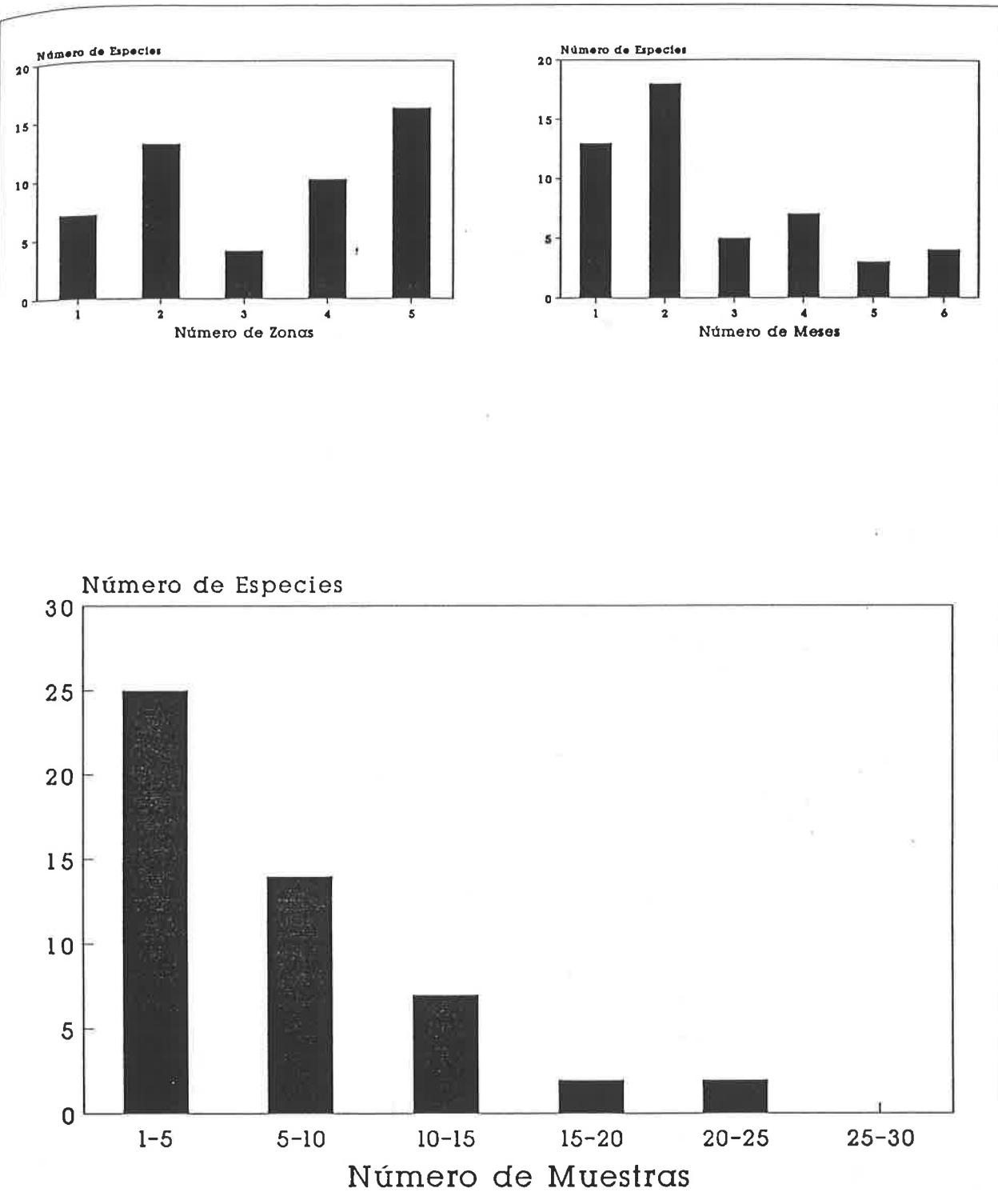


Figura 103.- Distribución del número de especies capturadas según la cantidad de muestras (6 meses X 5 zonas), la cantidad de muestreos ó meses (6) ó la cantidad de zonas (5).

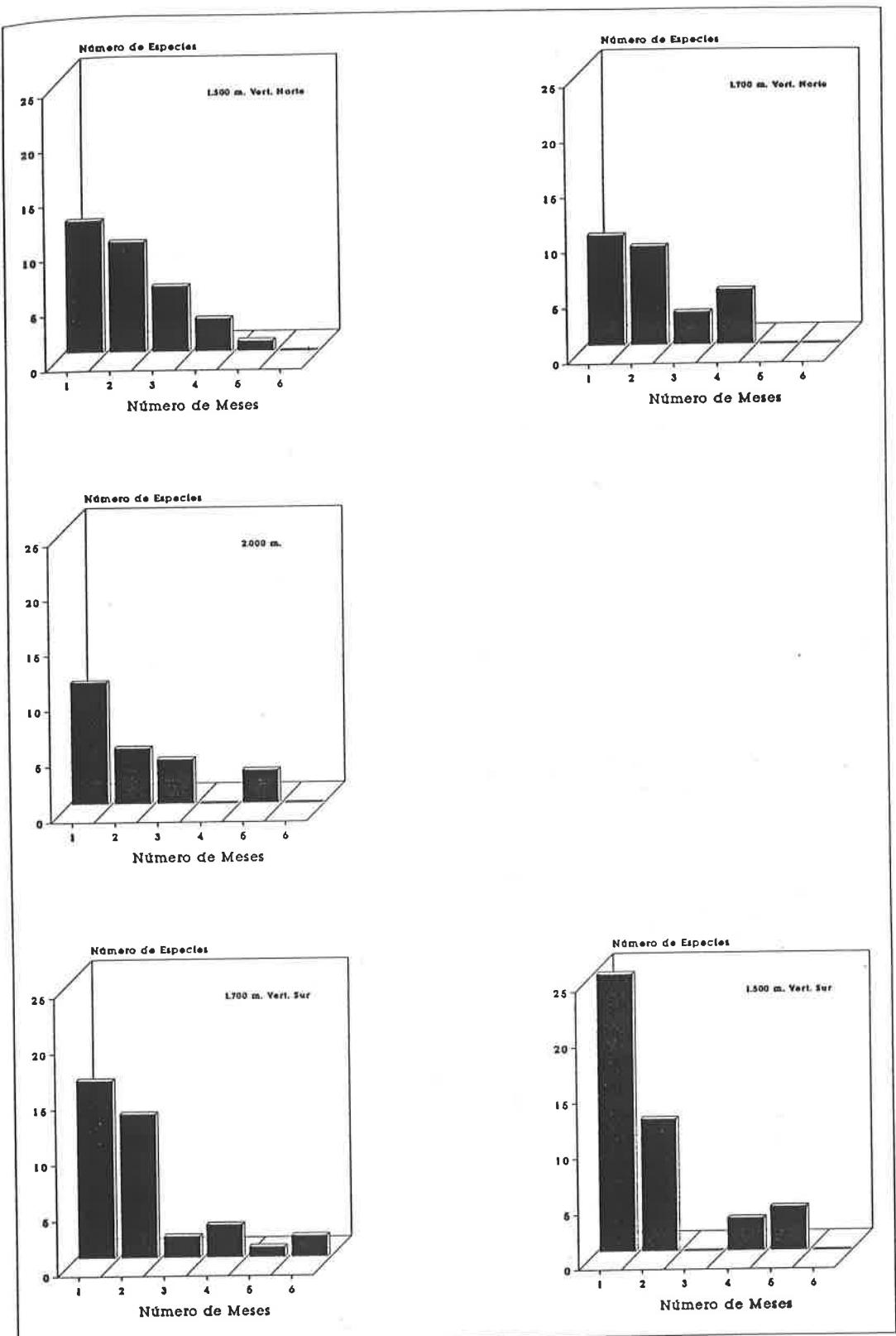


Figura 104.- Distribución del número de especies capturadas según la cantidad de meses (6) para cada una de las zonas de muestreo.

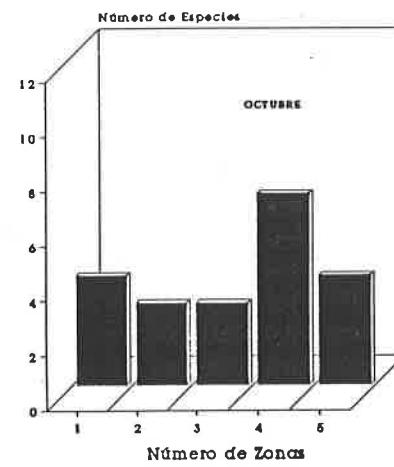
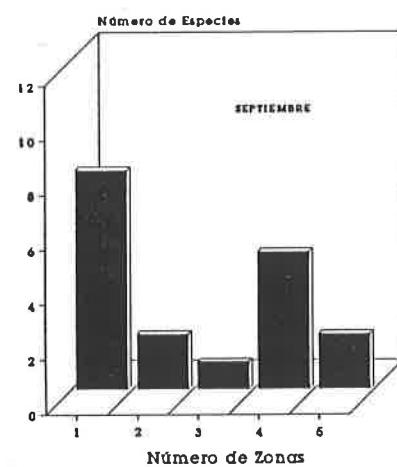
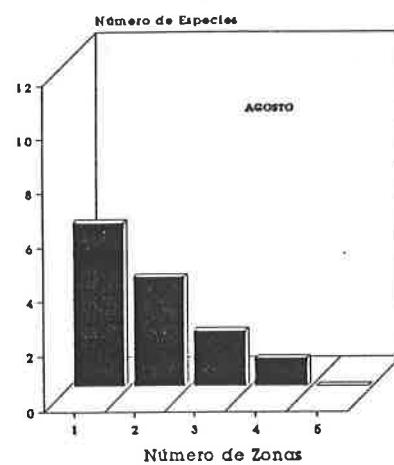
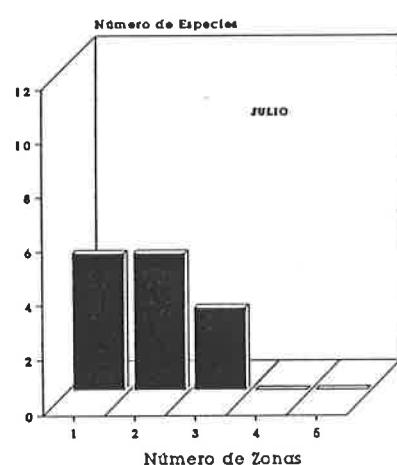
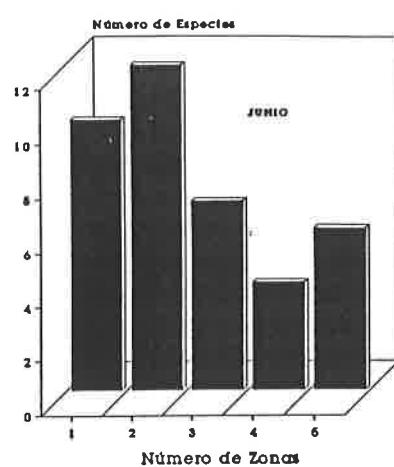
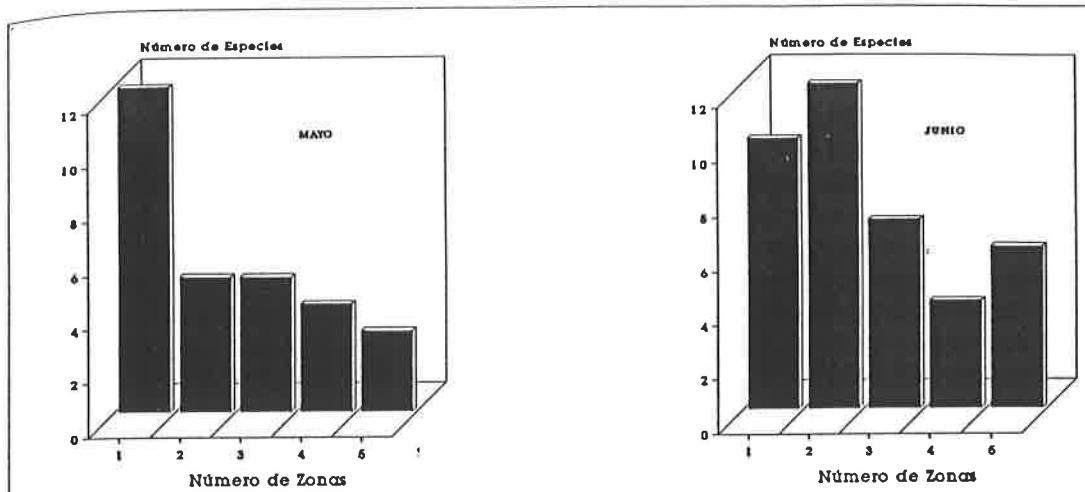


Figura 105.- Distribución del número de especies capturadas según la cantidad de muestras ó zonas (5) para cada una de los meses de muestreo.

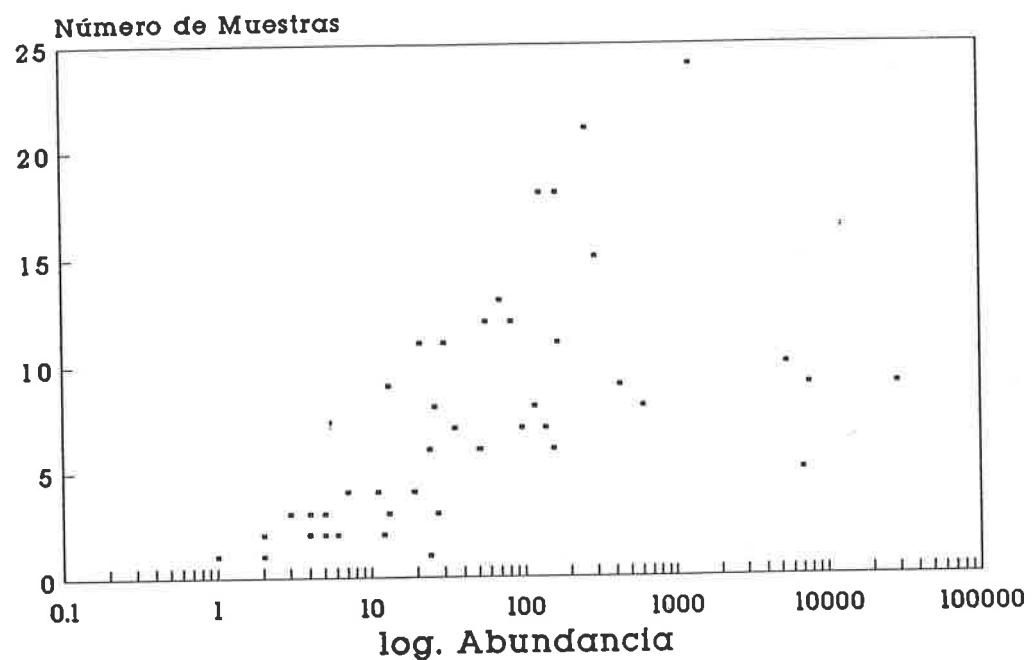


Figura 106.- Relación entre la abundancia total de las especies y el número de muestras en las que aparecen.

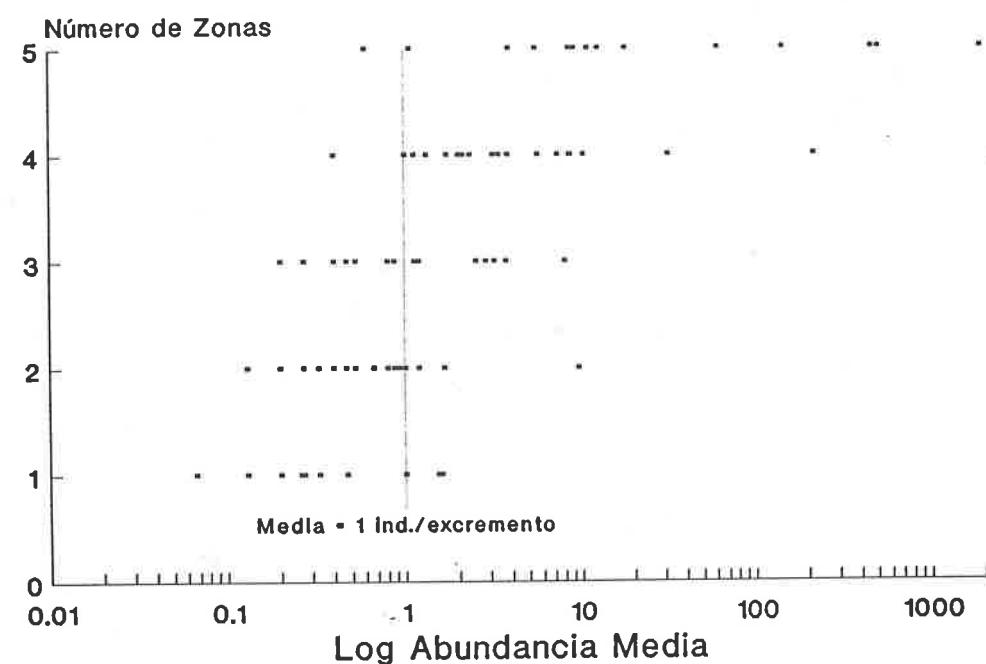


Figura 107.- Relación entre el número de zonas en que aparece una especie en cada uno de los meses y la abundancia media.

### Especies características

*Geotrupes ibericus*  
*Geotrupes stercorarius*  
*Aphodius bonvouloiri*  
*Aphodius foetidus*  
*Aphodius fimetarius*  
*Aphodius distinctus*  
*Aphodius sphacelatus*  
*Aphodius affinis*  
*Aphodius contaminatus*  
*Aphodius scrutator*  
*Onthophagus maki*  
*Onthophagus lemur*  
*Onthophagus stylocerus*  
*Onthophagus joannae*  
*Onthophagus fracticornis*  
*Onthophagus similis*  
*Euoniticellus fulvus*  
*Copris lunaris*

### Especies características?

*Geotrupes mutator*  
*Aphodius scrofa*  
*Aphodius merdarius*  
*Aphodius ictericus*  
*Aphodius scybalarius*  
*Aphodius conjugatus*  
*Onthophagus taurus*

Tabla 48.- Especies con poblaciones bien establecidas ( $n > 60$ ) en el área de estudio (especies características) y especies de abundancia moderada ( $20 < n < 60$ ) pero que aparecen en cuatro ó las cinco zonas de estudio.

De las 50 especies que aparecen en todo el estudio, 22 lo hacen con menos de 20 ejemplares, y otras 10 poseen un máximo fenológico poco acusado y han aparecido con cierta abundancia (entre 20 y 60 individuos). Las 18 restantes se puede decir que poseen poblaciones bien establecidas en el área de estudio. A este grupo de especies "características" (Tabla 48), tal vez pudieran añadirse las 7 especies de abundancia moderada ( $60 > n > 20$ ) que aparecen en la mayoría de las zonas de estudio (cuatro o cinco). Las 18 especies que pueden considerarse características aparecen todas en cuatro o las cinco zonas de estudio, excepto *Onthophagus maki* que únicamente ha sido capturado en la vertiente meridional.

Las 32 especies que tienen menos de 60 individuos, poseen un reparto entre ambos sexos que no se diferencia del esperado si los individuos se distribuyeran al azar (Figura 108), independientemente de la abundancia con que fueron capturadas.

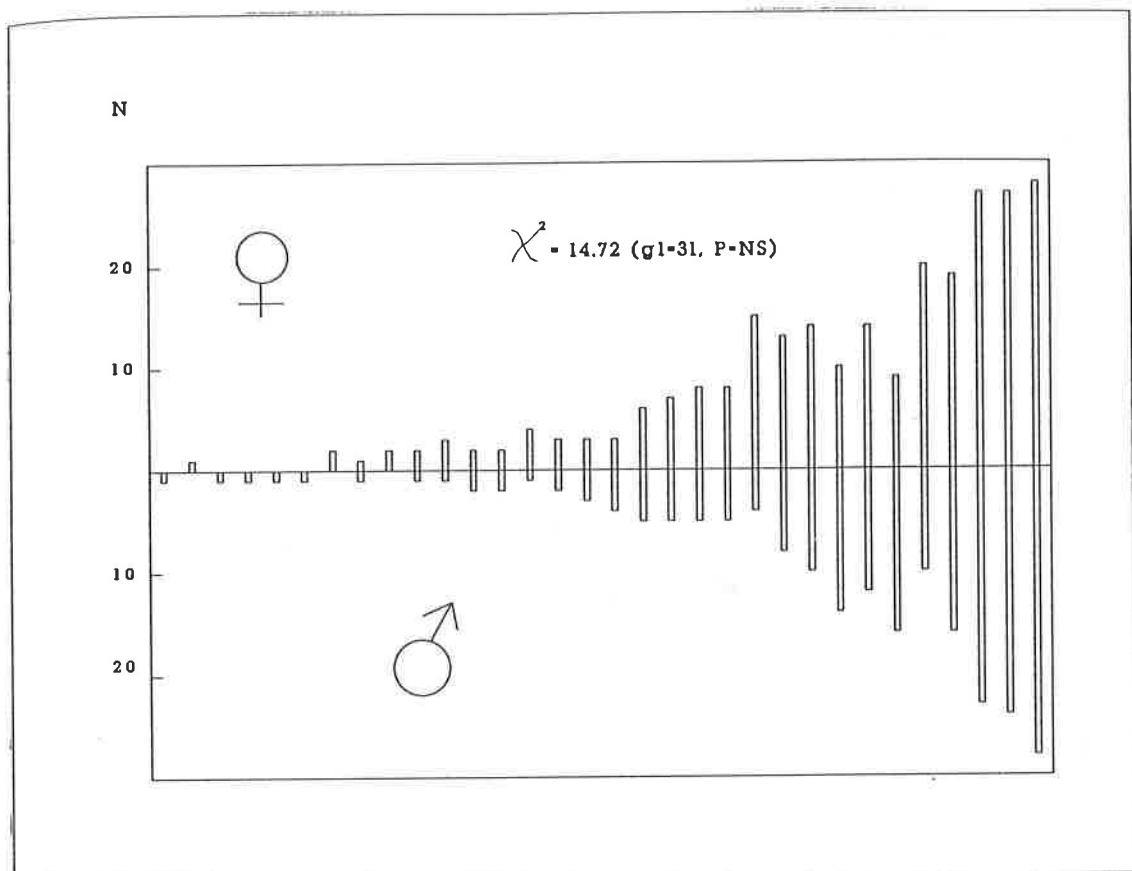


Figura 108.- Total de individuos de ambos sexos capturados, para cada una de las especies cuya abundancia total no supera los 60 individuos (2 ind/muestra) y comprobación estadística de la disimilitud entre las abundancias de ambos sexos. Cada barra representa una especie.

Cabría preguntarse si las especies con una menor representación, tienen ciertamente poblaciones poco numerosas, o sus requerimientos ambientales son diferentes y esa es la causa de la escasez de sus capturas. En el primer caso, esas especies podrían considerarse accesorias en sentido estricto. Estas especies, que hemos considerado "a priori" accesorias, se distribuyen en el área de estudio siguiendo tres patrones fundamentales (Figura 109):

- A.- Un grupo minoritario de 4 especies que ha sido capturado únicamente en las zonas de la vertiente septentrional y que también, en ocasiones, coloniza la zona de mayor altura.
- B.- Un segundo grupo de otras 14 especies que aparece en las zonas de ambas vertientes, llegando en ocasiones a la zona de mayor altitud. En este grupo están incluidas las siete especies cuya abundancia total oscila entre los 20 y los 60 individuos y que aparecen en cuatro o las cinco zonas.

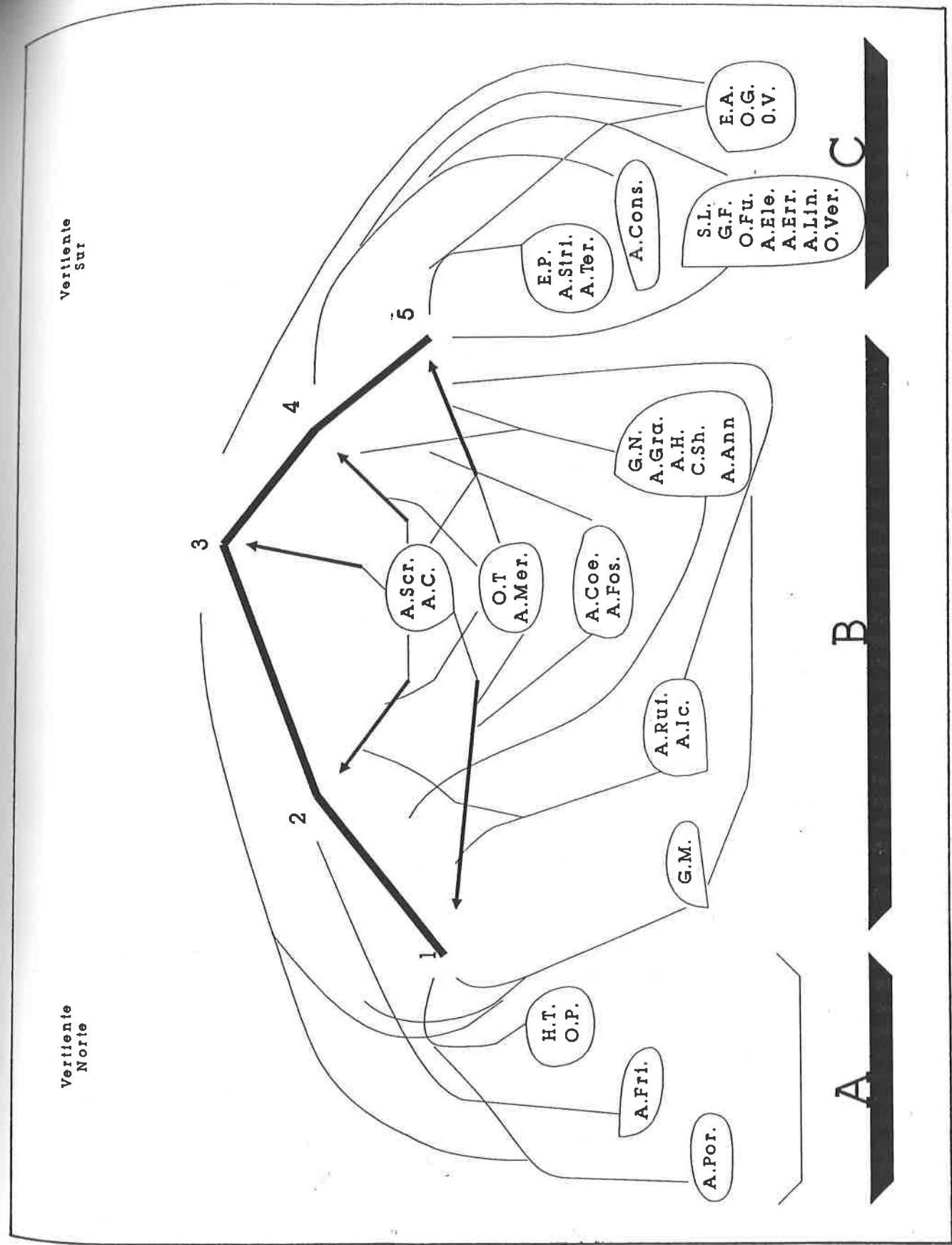


Figura 109.- Diagrama explicativo que establece grupos según las zonas en que han sido capturadas, para las especies con una abundancia total inferior a los 60 individuos.

C.- Un grupo de 14 especies, aparece en las zonas de la vertiente meridional, llegando en alguna ocasión a encontrarse en la zona de mayor altitud.

De las 14 especies con escasa abundancia que aparecen únicamente en la vertiente meridional (grupo C, Figura 109), 9 son capturadas solo durante los meses primaverales (Mayo y/o Junio), otra durante el estío (*A.elevatus*), tres durante Junio y Agosto o Junio y Septiembre (*S.laticollis*, *G.flagellatus* y *O.grossepunctatus*), y una única a lo largo de casi todo el año (*O.vacca*). Excepto esta última, todas aparecen en menos de cuatro ocasiones y con abundancias inferiores a los 20 individuos (aquí hay que excluir *A.conspitus*, de la cual se capturaron 24 individuos en un solo excremento).

*Euoniticellus pallipes* es una especie propia del este peninsular que tiene, prácticamente, en esta latitud su límite septentrional. Galante (1979) capture en Salamanca tres ejemplares en un arenal. *Aphodius striatulus* es una especie limitada sobretodo a Andalucía y Levante (Baraud, 1977) que ha sido capturada en las zonas serranas de Albacete (Ruano Marco y col., 1988). Siempre escasa, aparece en Sierra Nevada entre los 1100 y los 1300 m (Avila y Pascual, 1988b). *Aphodius tersus* es otra especie poco frecuente (Galante, 1983 ó Ruano Marco y col., 1988), cuya captura es algo más común en la mitad meridional de la península (Baguena Corella, 1967).

*A.conspitus* aparece en ambas mesetas nunca abundantemente (Salgado y Delgado, 1979; Galante, 1983 ó Salgado, 1983). En la meseta norte parece limitada al dominio del encinar, en Sierra Nevada llega a parecer a 1900 m (Avila y Pascual, 1988b). *Scarabaeus laticollis* es una especie que aparece prácticamente en toda la península, es capturada en las sierras del sur de Albacete (Ruano Marco y col., 1988) y en Sierra Nevada a altitud moderada (1200 m, Avila y Pascual, 1988b). También es frecuente en la meseta norte (Galante, 1979 ó Lobo, 1982), en donde su aparición es en ocasiones explosiva.

*Gymnopleurus flagellatus* es común en casi toda la península (Baguena Corella, 1967), se la encuentra hasta los 1500 m. en la meseta norte (Salgado y Delgado, 1982 ó Lobo, 1982) y hasta los 2500 m en Sierra Nevada, en donde se encuentran las poblaciones más abundantes (Avila y Pascual, 1988b). *Onthophagus furcatus* es una de las especies más frecuentes y abundantes de la península que puede ascender hasta los 1600 m en el sudeste (Martín Piera, 1984). Su carácter termófilo hace que posea una fenología claramente estival en la meseta norte (Lobo, 1982; Veiga, 1982; Galante, 1979 ó Salgado, 1983).

*Aphodius elevatus* aparece por toda la península, siendo más común en la mitad meridional (Baguena Corella, 1967) aunque nunca abundante. En Sierra Nevada asciende hasta los 2.200 m (Avila y Pascual, 1988b). *Aphodius erraticus* también aparece por toda la península, pero con poblaciones bastantes

más abundantes en media montaña. En Sierra Nevada las poblaciones más importantes se encuentran entre los 1700 y los 2400 m (Avila y Pascual, 1988b), en Albacete aparece por encima de los 900 m (Ruano Marco y col., 1988) y en el Valle del Alberche hasta los 1500 m (Lobo, 1982).

*Aphodius lineolatus* es una especie escasa en la península (Fernandez-Sigler, 1986 ó Galante, 1983) que parece ser más propia de la mitad meridional. En Mallorca, en cambio, parece ser abundante (Palmer y col., 1988a). *Onthophagus verticornis* está limitada, sin embargo, a la mitad septentrional. Aproximadamente, en esta latitud tendría su límite meridional con una frecuencia de aparición mayor entre los 900 y los 1200 m (Martín Piera, 1984), aunque no se capture con abundancias elevadas (Delgado y Salgado, 1982 ó Galante y col., 1989). Como la anterior, *O.grossepunctatus* es también relativamente frecuente en la mitad septentrional de la península y escasa en la meridional. Aparece con abundancias medias (Delgado y Salgado, 1982 ó Galante, 1979) y asciende hasta los 1400 m en el Sistema Central (Martín Piera, 1984 y Galante y col., 1989).

*Euonthophagus amyntas* y *Onthophagus vacca* son especies comunes por toda península, la primera más frecuente en la España mediterránea entre los 500 y los 1000 m y la segunda en ambas mesetas entre los 700 y 1300 m (Martín Piera, 1984). Las dos pueden superar los 2000 m. en Sierra Nevada (Avila y Pascual, 1988b) y son capturadas abundantemente.

Resumiendo, puede decirse que en la vertiente meridional de este estudio, cuatro de estas especies mantienen poblaciones numerosas en las zonas de altitud menos elevada de ambas vertientes (*E.amyntas*, *O.furcatus*, *A.erraticus* y *O.vacca*). De ellas, probablemente solo *O.vacca* tiene poblaciones bien establecidas en los pastizales de altura de la Sierra de Gredos. *S.laticollis* y *G.flagellatus* tal vez también posean poblaciones bien establecidas, pero a causa de su especial comportamiento (son especies que trasladan su alimento lejos del lugar de origen de éste) es inusual su captura dentro de las heces.

*O.verticicornis* y *O.grossepunctatus* son dos especies propias de la mitad septentrional de la península que, sin embargo, son capturadas únicamente en la vertiente sur de Gredos. Las sierras del centro peninsular constituyen el límite de su distribución y la abundancia con que son capturadas suele ser escasa, aunque en habitats forestales del Sistema Central se las encuentra abundantemente (castaño de El Tiemblo, datos inéditos). Nosotros creemos que se trata de especies con influencia atlántica, limitadas por la presencia de cubierta forestal y que, por tanto, no estarían bien establecidas en los pastizales de altura, pero sí en los robledales y castaños.

Del resto de las especies, cuatro son siempre capturadas en muy escasa abundancia y propias de la mitad meridional peninsular (*A.striatulus*, *A.tersus*, *A.lineolatus* y *E.pallipes*). El desconocimiento de su autoecología nos impide

aventurar la razón de su carácter accesorio, aunque su distribución asegura que no podemos considerarlas especies propias de los pastizales de altura de Gredos. Otra cosa son *A.conspitus* y *A.elevatus*, ambas pueden considerarse especies accesorias ó satélites en este área

Si analizamos ahora las 14 especies que hemos considerado accesorias y que han sido capturadas en zonas de ambas vertientes (Figura, 109: grupo B), tenemos que todas se recogen en primavera y otoño o poseen una amplia aparición fenológica en el área, excepto *C.schreberi*, *A.coenosus*, *A.scrofa*, *A.fossor*, *S.niger*, *A.granarius* y *A.annamariae*. Además, ocho de las 14 han sido capturadas con abundancias totales superiores a los 20 individuos.

*Aphodius scrofa* es una especie repartida por toda la península (Baguena Corella, 1967), que aparece con abundancias medias (Veiga, 1982 ó Salgado, 1983). En Sierra Nevada se la captura hasta los 2100 m (Avila y Pascual, 1988b) y en Salamanca asciende hasta los 1450 m (Galante, 1983). *A.conjugatus* es una especie rara y localizada de la mitad septentrional de la península (Baraud, 1977). Siempre es capturada en escasa abundancia, por encima de los 1000 m en León (Salgado y Delgado, 1979) y a 1500 m. en el Valle del Alberche (Lobo, 1982).

Tanto *Caccobius schreberi* como *Onthophagus taurus* son dos de las especies más frecuentes en toda la península. La primera alcanza los 1600 m., con óptimo entre los 700 y los 1100 m., la segunda tiene su máximo en los 1500 m. en las montañas mediterráneas (Martín Piera, 1984). Ambas prefieren habitar por debajo de los 1100 m. en el cercano Valle del Alberche (Lobo, 1982). *A.annamariae* es una especie descrita recientemente (Baraud, 1982a), sobre la cual han de recaer la mayoría de las antiguas citas de *A.castanaeus*. Por los datos actuales de confianza, parece estar bien establecida en Salamanca en el piso del encinar (Galante, 1984), en Guadarrama (Baraud, 1982a), Sierra de Guadalupe (Martín Piera, y col., 1986) y Granada (Avila y Fernández-Sigler, 1988b).

*Aphodius merdarius* es una especie repartida por toda la península que aparece con abundancias bajas (Lobo, 1982; Veiga, 1982 ó Salgado y Delgado, 1979) o moderadas (Avila y Pascual, 1988b ó Galante, 83). En Sierra Nevada aparece hasta los 1400 m. (Avila, 1984) y en León en zonas no muy montañosas (Salgado y Delgado, 1979). *A.coenosus* parece más propio de la mitad septentrional en donde es capturada siempre en escasa abundancia (Galante, 1983), en León y en Valle del Alberche aparece por encima de los 1100 m. (Salgado y Delgado, 1979 y Lobo, 1982). *A.fossor* es una especie sobretodo común en la mitad septentrional de la península, que tiende a la orofilia en las áreas más meridionales. Capturada con abundancias medias o bajas, aparece en los prados de más de 1000 m. en León (Salgado y Delgado, 1979), a 1500 m. en el Valle del Alberche (Lobo, 1982) y Guadarrama (Martín Piera y col., 1986) y hasta los 1500 m. en Salamanca (Galante, 1983).

*A.granarius* es una especie común en toda península que puede aparecer con abundancias medias bajas (Ruano Marco y col., 1988; Lobo, 1982; Veiga, 1982), moderadas (Avila, 1984, Galante, 1983 ó Salgado y Delgado, 1979) o altas (Salgado, 1983). Limitada al dominio del encinar en Salamanca (Galante, 1983) esta presente de los 700 a los 2500 m. en Sierra Nevada, aunque su mayor abundancia se da a altitudes bajas (Avila, 1984). *A.haemorrhoidalis* es también una especie común en toda la península, que tiende a la orofilia en las localidades meridionales (2600 m. en Sierra Nevada, Avila y Pascual, 1988b). En León siempre se captura por encima de los 1000 m. (Salgado y Delgado, 1979), en Salamanca llega a los 1500 m (Galante, 1983), idéntica altitud a la que puede encontrársela en Guadarrama y el Valle del Alberche (Martín Piera y col., 1986 y Lobo, 1982). Siempre es capturada es escasa abundancia.

*A.scybalaria* es una especie más propia de la mitad septentrional peninsular que puede aparecer con abundancias moderadas o medio-altas (Salgado y Delgado, 1979). En León llega a alcanzar los 1300 m., en Salamanca está limitado al dominio de *Q.pyrenaica* (Galante, 1983). *A.ictericus* está repartido por toda la península (Baguena Corella, 1967), aunque parece capturarse con abundancias superiores en la meseta norte, en donde Galante (1983) la encuentra preferentemente en zonas de influencia atlántica.

*Sericotrupes niger* es una especie abundante en las zonas montañosas del sur de Albacete (Ruano Marco y col., 1988) y entre 700 y 2200 m. en Sierra Nevada (Avila y Pascual, 1988b). También es capturada en las Sierras del norte de Cáceres (Galante y Rodriguez Romo, 1988) y en la provincia de Vizcaya (Bahillo y col., 1988), sin embargo esta ausente o es muy escasa en los estudios efectuados en la meseta norte (Galante, 1981), aunque para Baguena Corella (1967) era muy frecuente en toda la península. *Geotrupes mutator* es una especie más propia del norte peninsular cuya cita más meridional es Albacete (Ruano Marco y col, 1988). Aparece en las sierras del norte de Cáceres (Galante y Rodriguez Romo, 1988) por encima de los 1000 m., y en Salamanca por debajo de esa altitud (Galante, 1981). En el Valle del Alberche parece preferir las altitudes en torno a los 1500 m. (Lobo, 1982) y en Guadarrama se la halla también a esa altitud (Martín Piera y col., 1986).

Resumiendo nuevamente, las especies con menos de 60 individuos capturadas en ambas vertientes, muestran una serie de patrones variados. Hay especies ciertamente orófilas propias de la mitad septentrional, que siempre aparecen en escasa abundancia y que perfectamente podrían considerarse accesorias en este área, sobretodo a causa de capturarse en cierta abundancia (*A.conjugatus*, n=51; *A.coenosus*, n=27: y *G.mutator*, n=26). A estas podría sumarse *A.ictericus* (n=35). También hay especies septentrionales que suelen aparecer con abundancias moderadas a altitudes medias y para las que, tal vez, solo sean zonas favorables las de menor altitud

muestreadas (*A.scybaliarius* y *A.foscor*). Su inclusión como especies accesorias o satélites en la zona se hace con ciertas reservas.

Hay también especies de amplia distribución en nuestra península, que tienen buenas poblaciones establecidas en las zonas de altitud inferior. Se trata de *C.schreberi* y *O.taurus*. De estas, solo la última aparece en todas las zonas con una abundancia media (n= 56) y es muy posible que posea poblaciones bien establecidas aquí. Otro grupo de especies de amplia distribución nunca aparecen en grandes abundancias y encuentran, probablemente, su límite de condiciones óptimas en las altitudes inferiores muestreadas (*A.merdarius*, n=50; *A.scrofa*, n=24; *A.granarius*, n=11 y *A.haemorrhoidalis*, n=13). Las dos primeras aparecen en todas las zonas muestreadas y la última es capturada en cinco de los seis muestreros realizados, así que vamos a considerarlas accesorias o satélites en el área. *A.annamariae* es muy posiblemente una especie propia de zonas de menor altitud que las muestreadas.

El caso de *S.niger* es singular. Probablemente se encuentre en las zonas de menor altitud su límite, pero aparece en las sierras occidentales del Sistema Central con carácter accesorio, por lo que la consideraremos como tal.

Las 4 especies, con abundancias inferiores a los 60 individuos, que aparecen en las zonas de la vertiente septentrional (Figura, 109: grupo A), han sido capturadas con menos de 5 ejemplares. *Aphodius frigidus* es una especie siempre infrecuente, propia de la mitad septentrional de la península, aunque es capturada en Albacete (Ruano Marco y col., 1988). En León aparece en la zona montañosa del norte (Compte, 1975 y Salgado y Delgado, 1979), en Guadarrama es capturada alrededor de los 1500 m. (Martín Piera y col., 1986), y en Sierra Nevada alcanza los 2300 m. (Avila, 1984). Sin embargo, es capturada en abundancia en los robledales de la Sierra de Ayllón a 1300 m. (Baz, 1988) y en los castaños de El Tiemblo (datos inéditos). *A.porcus* es también una especie muy rara, vista por Baguena Corella (1967) de Vizcaya y Madrid, es capturada en Salamanca (Galante, 1983) y León (Salgado y Delgado, 1979). *Heptaulacus testudinarius* es etiquetada por Baguena Corella (1967) como común y repartida por la península, aunque sus capturas conocidas de la meseta norte son escasas (Galante, 1983 y Lobo, 1982). Por último *Onthophagus punctatus* es una especie que se encuentra por toda la península, aunque más frecuente en las áreas mediterráneas. Martín Piera (1984) señala que la cota máxima se sitúa alrededor de los 1600 m en la España mediterránea. Sus capturas nunca son abundantes (Galante, 1979; Delgado y Salgado, 1982 ó Lobo, 1982).

Así que en este grupo tenemos dos especies septentrionales que poseen siempre un carácter accesorio, una de ellas ligada a los biomas forestales, y otras dos de mayor distribución pero también raras. Desde luego *O.punctatus* no debe tener poblaciones bien establecidas en los pastizales de

altura de Gredos, además esta especie es un coprófago característico de las heces de conejo (Martín Piera, 1984 y Avila y col., 1988). Sin embargo, las otras dos especies podrían muy bien tener un carácter accesorio en este área.

Todas las consideraciones anteriores permiten reducir el inventario de aquellas especies que podemos considerar accesorias ó satélites en el área de estudio. De las 32 especies cuya abundancia total era inferior a 60 individuos, 6 poseen poblaciones abundantes en altitudes inferiores: *O.vacca*, *O.furcatus*, *O.taurus*, *C.schreberi*, *E.amyntas* y *A.erraticus*. Otras 6, tendrán seguramente buenas poblaciones a altitudes inferiores: *S.laticollis* y *G.flagellatus*, en zonas con cubierta forestal: *O.verticicornis*, *O.grossepunctatus* y *A.frigidus*, o en otros excrementos: *O.punctatus*. 6 más poseen un carácter más o menos accesorio en las comunidades coprófagas de altitudes inferiores, y están limitadas a las zonas muestreadas de menor altitud: *A.striatulus*, *A.tersus*, *A.lineolatus*, *A.granarius*, *E.pallipes*, *A.annamariae*.

Como consecuencia de ello, únicamente 14 especies de las que han aparecido con una abundancia escasa, puede decirse que habitan en el área y que su carácter accesorio es justificado. Si del resto de las especies que considerado a priori accesorias, hemos podido señalar algunas causas (comportamientos, preferencias de habitat o climáticas, etc.) que impiden su consideración como tales, es muy probable que algunas de éstas tampoco pueda otorgárseles este calificativo. Por ejemplo, *Heptaulacus testudinarius* y *Aphodius porcus* son especies que cleptoparasitan nidos de *Geotrupes* (Dellacasa, 1983) y que, por tanto, poseen una característica que, no solo hace difícil su captura, sino que tal vez las permita tener poblaciones poco numerosas. *A.elevatus* tiene una marcada predilección por otro tipo de heces que las de bóvido (Paulian y Baraud, 1982) y entre las once especies restantes, es posible que haya dos cuyas larvas no se alimenten únicamente de excrementos (*A.conspitus* y *A.coenosus*). Un desplazamiento de los hábitos tróficos larvarios o imaginales puede permitir la supervivencia de la especie, aunque esta tenga un carácter accesorio en comparación al resto.

A lo largo del tiempo, el número de especies recogidas varía, siendo superior en los muestreos de primavera y otoño. Las especies abundantes (con más de 5 individuos por muestreo ó por excremento) también varían en una proporción similar a lo largo del año, excepto, tal vez, durante Octubre en donde dichas especies son algo más frecuentes (Figura 110).

Por otra parte, puede examinarse la variación del IG entre las cinco zonas de estudio a lo largo del año, para cada una de 18 especies características (ver Tabla 48). Si exceptuemos *A.affinis*, que solo es capturado en Octubre, y por tanto es imposible la comparación temporal, las especies muestran diferentes patrones.

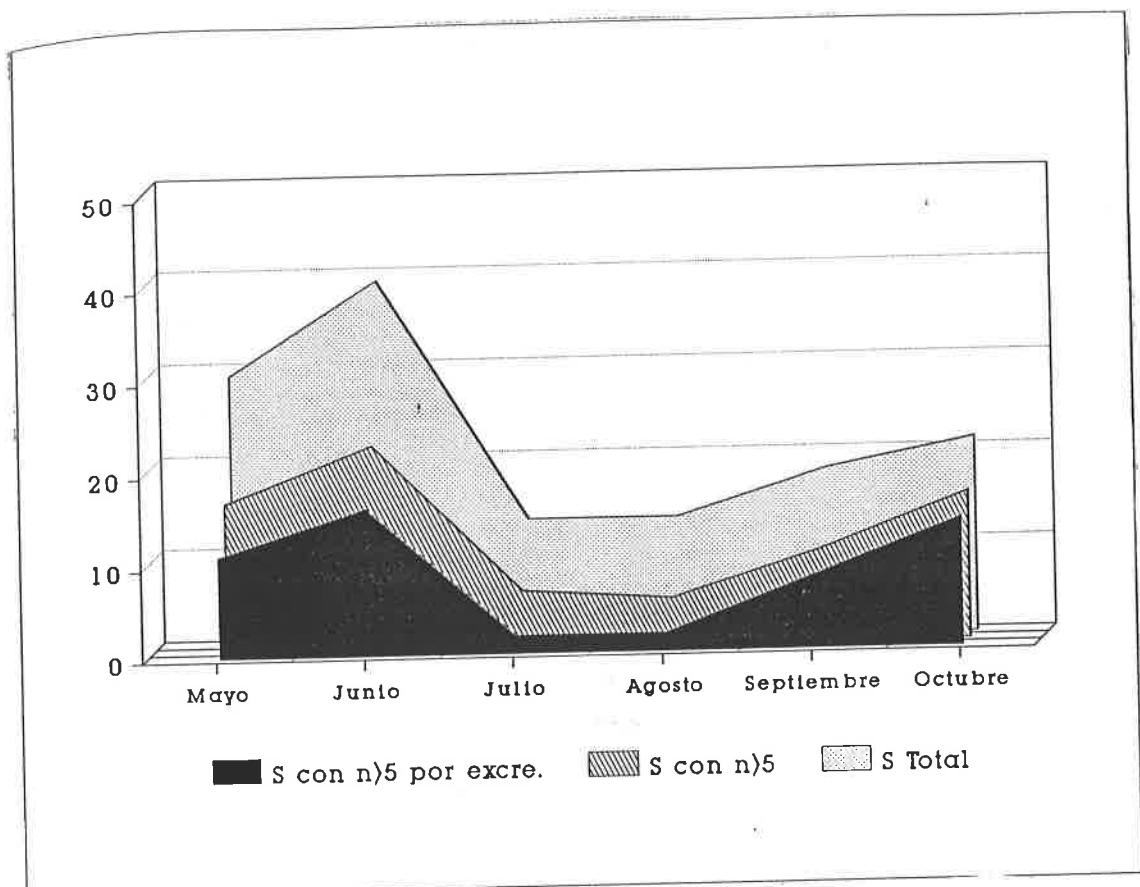


Figura 110.- Variación estacional de la riqueza, del número de especies con más de 5 individuos por muestreo y del número de especies con más de 5 individuos por excremento.

Existe un grupo de especies primaverales, con mayores o menores grados de agregación espacial, pero que manifiestan una disminución de dicha agregación con el máximo fenológico, y un incremento de la misma en los muestreos inmediatamente anteriores o posteriores a este (Figura 111). Algunas de estas especies, parecen estar limitadas temporalmente en el área y, en ocasiones también limitadas espacialmente. *O.maki*, *O.lemur* y *O.joannae* son buenos ejemplos de ello. Más propias de las zonas meridionales, poseen siempre índices de agregación notables que decrecen cuando ocurre la explosión demográfica. Si la restricción espacial dentro del área fuera muy grande (por motivos climáticos seguramente), los índices de agregación no variarían con la fenología, como ocurre con *O.joannae*. En otros casos las especies están limitadas temporalmente, pero no tanto espacialmente. Las otras tres especies de la Figura 111, aunque muestran cierta tendencia a aparecer más en la vertiente septentrional, son capturadas por todo el área y poseen índices de agregación menores cuanto menor es su limitación espacial (*O.stylocerus*).

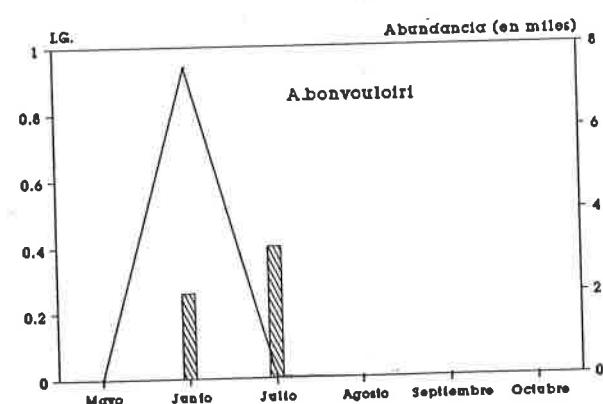
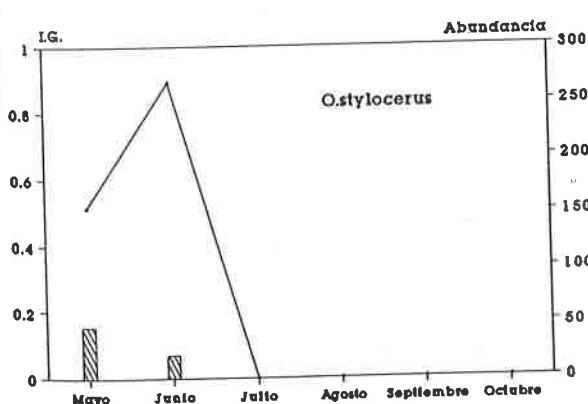
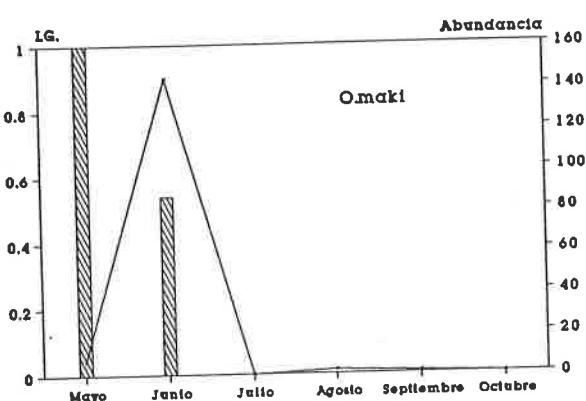
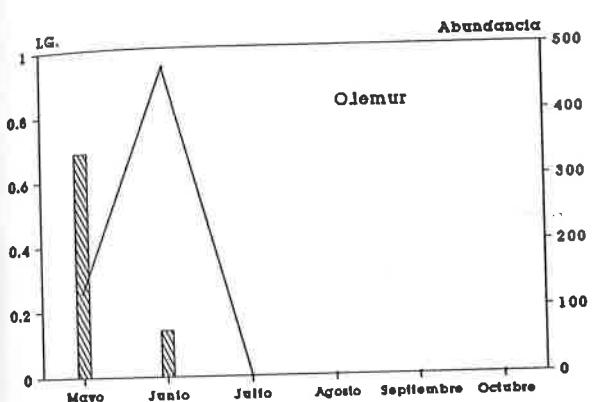
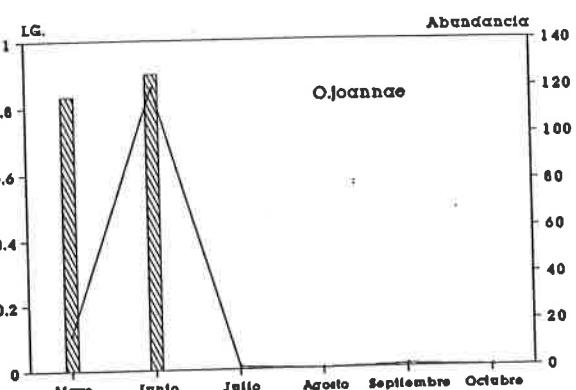
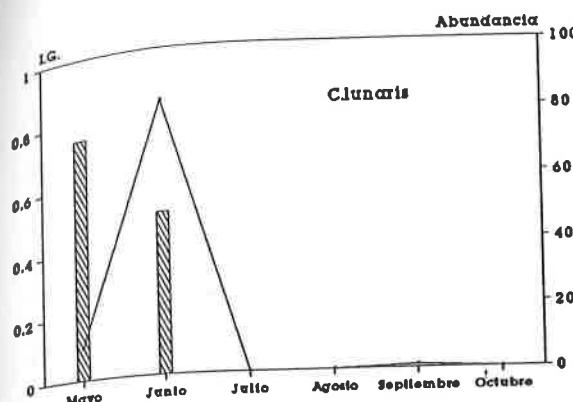


Figura 111.- Oscilación general de la abundancia (línea continua) y valores del índice de agregación (IG, en barras) para seis especies primaverales con más de 60 individuos capturados en total.

Existe otro grupo de especies con fenologías primavero otoñales (Figura 112) que también disminuyen su agregación espacial en los momentos de mayor densidad, y la incrementan en los muestreos anteriores o posteriores a dichos máximos, o durante el máximo secundario. Sin embargo, hay otro grupo de especies primavero-otoñales (Figura 113) que se comporta de manera totalmente diferente: las mayores agregaciones espaciales siempre se dan en los momentos de mayor densidad poblacional. Se da incluso el caso (*A.distinctus*) de una distribución regular a baja densidad, que se transforma en agregada cuando se incrementan las poblaciones.

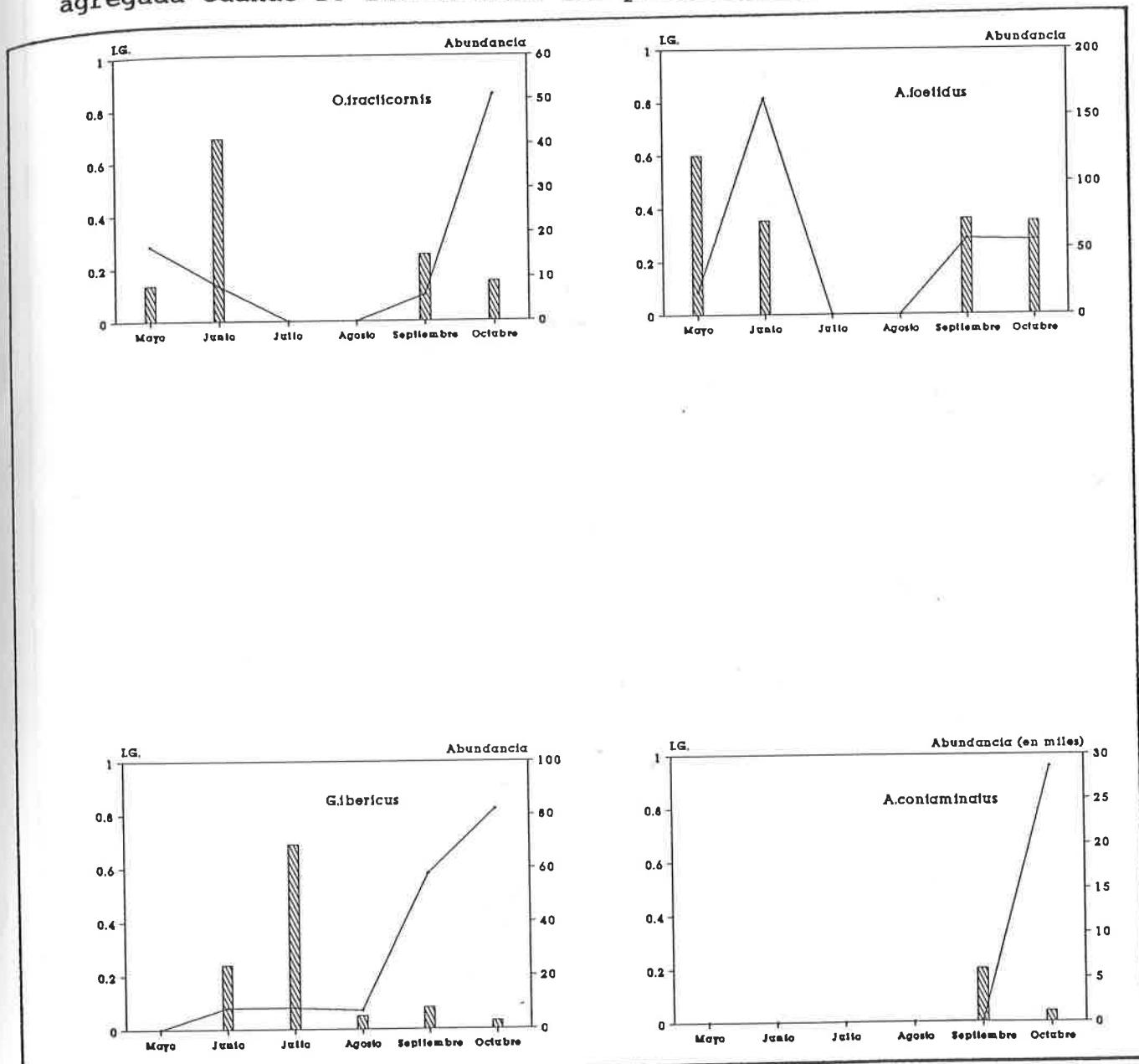


Figura 112.- Oscilación general de la abundancia (línea continua) y valores del índice de agregación (IG, en barras) para cuatro especies primavero-otoñales con más de 60 individuos capturados en total.

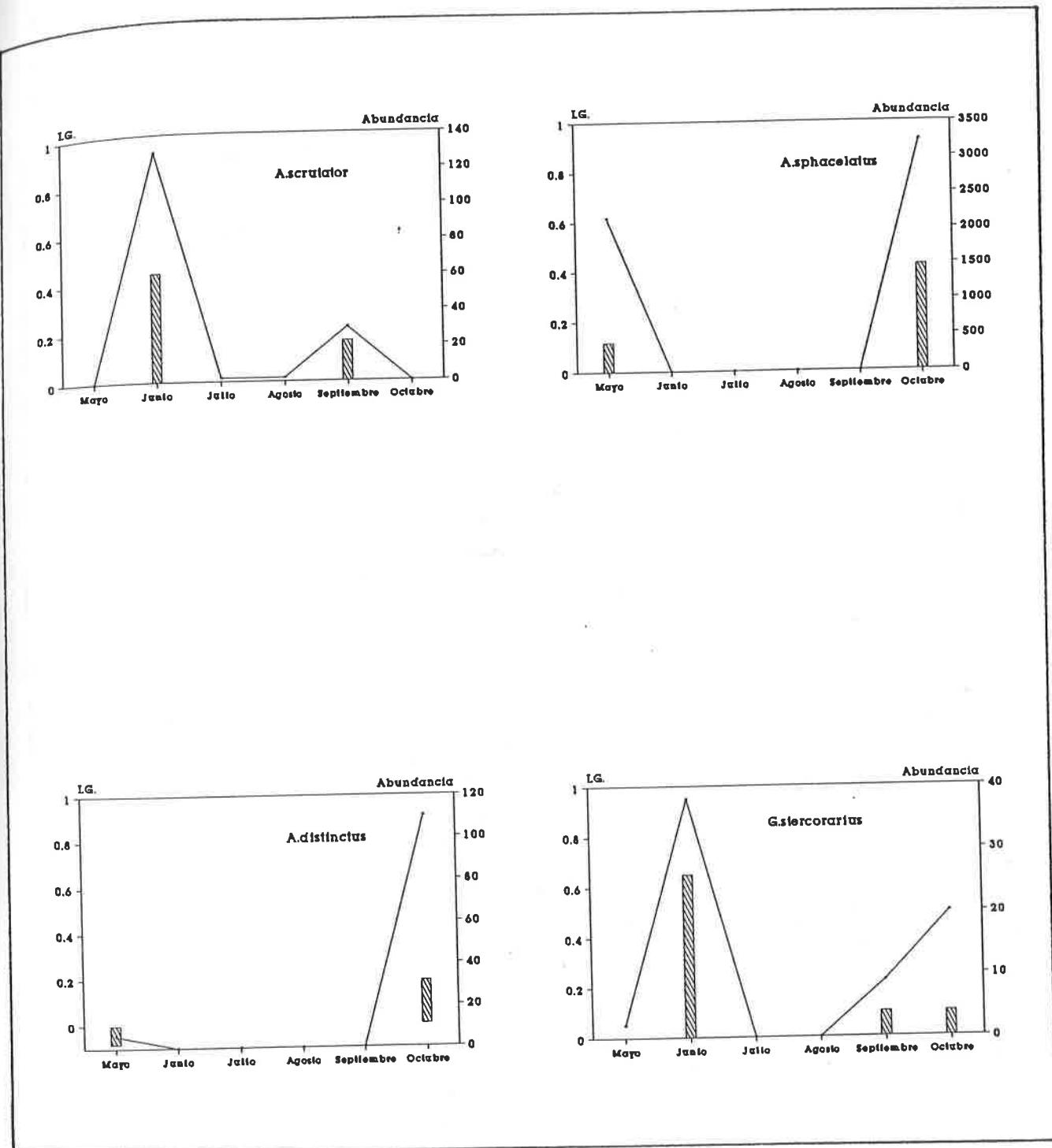


Figura 113.- Oscilación general de la abundancia (línea continua) y valores del índice de agregación (IG, en barras) para cuatro especies primavero-otoñales con más de 60 individuos capturados en total.

Aquellas especies de amplia fenología (Figura 104) pueden tener agregaciones mayores o menores durante todo el año (menor o mayor distribución en el conjunto del área) pero también incrementan su agregación en los períodos anteriores o posteriores a sus máximos fenológicos.

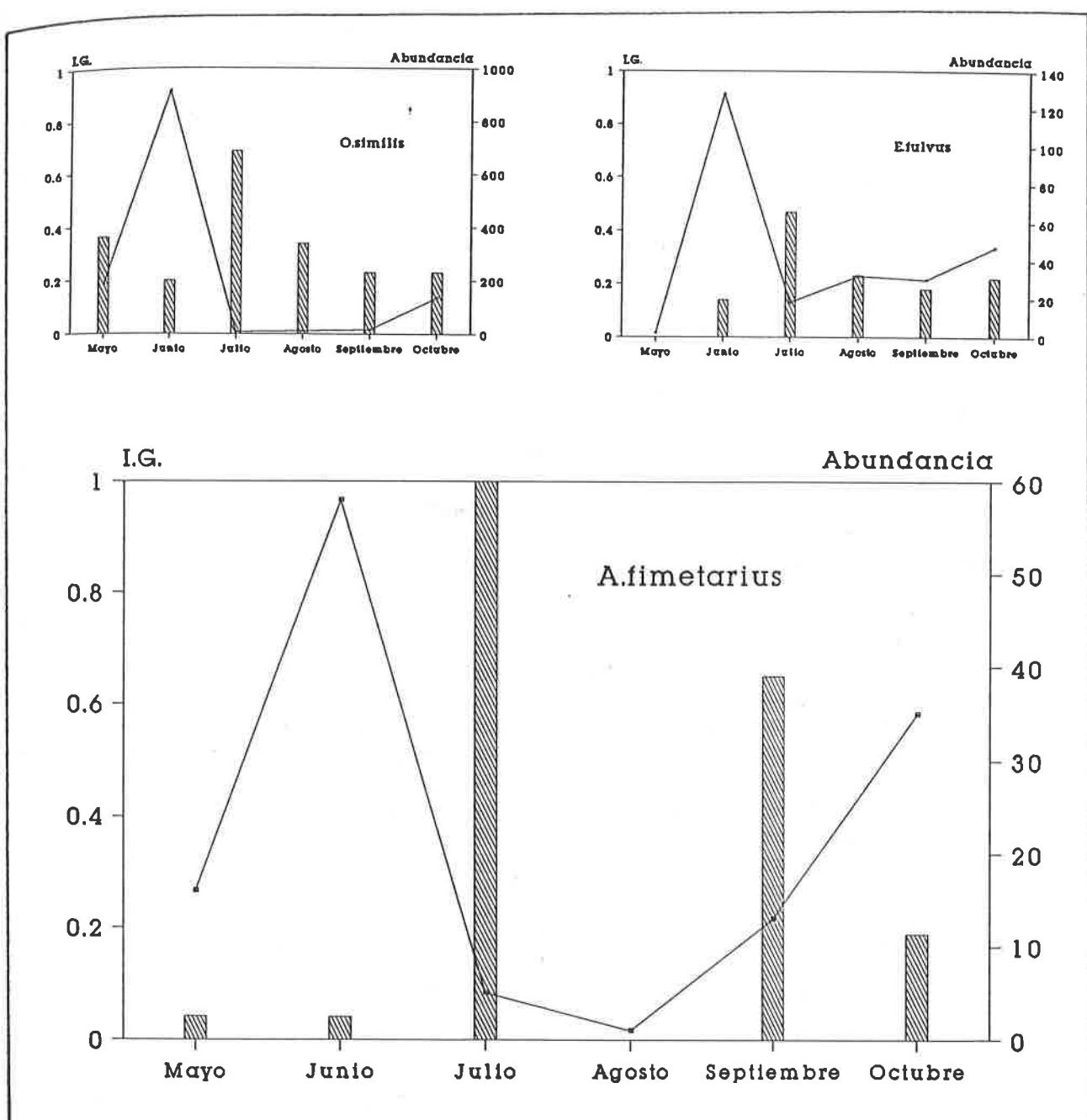


Figura 114.- Oscilación general de la abundancia (línea continua) y valores del índice de agregación (IG, en barras) para tres especies de amplia fenología con más de 60 individuos capturados en total.

## 5.6.- Discussion.

### 5.6.1.- El efecto de la escala espacial sobre la distribución.

El análisis de las abundancias poblacionales de las diferentes especies y su variación espacial, ha mostrado distintos resultados dependiendo de la escala considerada: entre excrementos cercanos de un mismo prado, entre el conjunto de excrementos de todo el área, o entre las cinco zonas en que se subdividió dicho área.

La variación espacial en las poblaciones, estimada mediante el Indice de Dispersion ( $ID = \text{varianza/media}$ ) es superior cuanto mayor es la escala considerada (Figura 74). Los valores de  $ID$  estadísticamente significativos, y que por tanto permiten suponer una distribución aleatoria de las especies, aparecen sobretodo entre excrementos cercanos (Figura 79). En realidad, en muy pocas ocasiones se han obtenido variaciones poblacionales mayores entre los tres excrementos cercanos, que entre el total de excrementos (Tabla 44). A una escala espacial mayor, también aumenta el número de especies con una distribución agregada o no aleatoria (Tabla 42 y Figuras 80 y 81).

Cuando la abundancia de las especies se incrementa disminuye la agregación, pero este efecto es más rápido a escala local que a escala regional (Figuras 60 y 75). También la amplitud de nicho de las especies sufre modificaciones que dependen de la densidad (Figuras 76 y 77), pero a escala regional, la abundancia parece ejercer un efecto mucho menor a la hora de ampliar y homogeneizar la distribución espacial.

Las regresiones entre la media y la varianza dependen asimismo de la escala, incrementándose los valores de  $b$  con el tamaño del espacio (Figuras 85 y 86). El valor de la pendiente de regresión a escala regional encontrado por Hanski (1980c), para prados situados entre si 1.5 km. aproximadamente, es de 1.85. Esta cifra es similar a las halladas en este trabajo (1.79 y 1.90), ya que en ambos casos la extensión del espacio considerado es parecido.

Que la distribución de las especies y los valores de  $b$  dependan de la escala considerada, es un resultado previsible (Hanski, 1982b, Anderson y col., 1982 ó Yamamura, 1990), lógicamente influido por la modificación de la heterogeneidad ambiental que supone. Este efecto escalar continuo, nos hace ser cautos a la hora de atribuir un carácter "homogéneo", a parcelas de hábitats o recursos semejantes y cercanos. La modificación de las poblaciones y las comunidades, o sea, la variación espacial de sus características, puede tener su origen en dicha heterogeneidad (Levin, 1976) y sería causa primordial en la explicación de las distribuciones de los Escarabeidos coprófagos, tal vez incluso a escala local.

### 5.6.2.- La distribucion aleatoria.

Supuestamente, cuanto más abundantes son las especies más se alejan estas de una distribución aleatoria, independientemente de la escala considerada (Figuras 58 y 74). Es este un resultado que se corresponde con la predicción de la Ley de Taylor y que se exemplifica en la variación densidad dependiente de la varianza (Figuras 85, 86 y 88). Sin embargo, ello no significa que la agregación deba de ser mayor si la abundancia se incrementa. Los valores de ID son cada vez mayores conforme aumenta la abundancia, pero también es verdad que se alejan cada vez más del máximo posible (ver por ejemplo la Figura 74). Además, la estimación de un índice de agregación como IG, permite comprobar que la distribución agregada tiende a ser menor cuando el tamaño de las poblaciones aumenta (Figuras 60, 75, 82 ó 83).

Entre excrementos cercanos, la distribución aleatoria se confirmó en una gran mayoría de las ocasiones (Figura 78) y entre un 36 % y un 100% de las especies con más de 5 individuos la manifestaron, dependiendo de los meses (Tabla 39).

Durante el verano, la distribución al azar entre excrementos cercanos aparece en todos los casos y es proporcionalmente menor el número de especies que la poseen, cuando la riqueza es más elevada (Figuras 78 y 79, Tabla 39). Ello está en consonancia con la aparición de más especies de distribución agregada, o no aleatoria, durante Junio y Octubre (Figuras 80 y 81, Tabla 42). Cabría pensar que, cuando las condiciones ambientales favorecen la existencia de una mayor riqueza, es decir, tras las primeras lluvias primaverales y otoñales, entonces las especies que están al comienzo de su aparición fenológica, poseen una distribución que tiende a la agregación. Después, la consecutiva colonización de nuevas heces, disminuye la varianza espacial en sus poblaciones.

Dos resultados más avalan este supuesto. Hemos observado que el número de especies capaces de aparecer en los tres excrementos cercanos, aumenta con la riqueza, la abundancia media, o la diversidad (Figuras 63, 64 y 65). Es decir, parece lógico que, cuantas más especies haya o más numerosas sean sus poblaciones, más posible es que encontremos especies comunes entre excrementos cercanos. Sin embargo, las especies que manifiestan distribuciones claramente agregadas a nivel local, aparecen durante la primavera en la vertiente meridional, y durante el otoño en la vertiente septentrional (Tabla 43). Ambas vertientes son zonas de cambio climático en épocas diferentes. En primavera, la emergencia de nuevas poblaciones debe producirse antes en la vertiente meridional y, en otoño, el nuevo cambio climático debe ocurrir antes en la vertiente septentrional.

Que las especies posean una distribución agregada a escala local, al comienzo de su periodo de actividad estacional, es una posibilidad que se confirma por la literatura. Hanski (1980e) observa que las especies que se encuentran en su óptimo fenológico, poseen una menor varianza regional. Además, las hembras inmaduras y los machos de ciertos Escarabeidos, tienden a volar menos que las hembras maduras y, entre las especies con escasa abundancia se encuentran más hembras (Hanski, 1980c). Aunque nosotros no hemos encontrado diferencias significativas en la razón de sexos de las especies menos abundantes (Figura 108), parece claro que las especies tienen menos posibilidades de disminuir su varianza espacial, al comienzo de su periodo fenológico.

Naturalmente, la distribución aleatoria de las especies depende de la escala, como vimos antes. Sin duda, los casos más interesantes son aquellos, en los que dicha distribución ocurre cuando la escala espacial es mayor.

Entre las cinco zonas de muestreo, dos especies: *A.fimetarius* y *G.stercorarius* son buenas candidatas a poseer este tipo de distribución (Tabla 40). Entre los 15 excrementos, *A.fimetarius*, *G.ibericus*, *O.similis* y *G.stercorarius* también se distribuyen aleatoriamente, ajustando alguna vez sus distribuciones a la de Poisson (Tabla 41).

Un análisis cualitativo de los datos, nos ha permitido constatar que cuando la abundancia de una especie se incrementa débilmente, esta tiende a aparecer en las tres heces cercanas. Esas especies, que hemos denominado comunes localmente, constituyen siempre un buen porcentaje del total, (Figura 66) en torno al 50%, pero ello es debido sobretodo a la escasa abundancia de sus poblaciones. Por encima de 2 individuos por excremento las especies aparecen en los tres excrementos en casi un 60% de las ocasiones, y por encima de 8 individuos por excremento aparecen en los tres excrementos en todas las ocasiones.

Si hacemos un recuento, vemos que existen: 1) Especies que muestran tendencia a aparecer en los tres excrementos cercanos, aún poseyendo poblaciones pequeñas (Tabla 21, grupo A). 2) Especies que tienen en alguna ocasión valores de ID locales superiores a los regionales con buena presencia en el total de los excrementos (Tabla 44, grupo B). 3) Especies que, alguna vez, se distribuyen aleatoriamente entre las cinco zonas (Tabla 40, grupo C), y 5) especies que alguna vez se distribuyen aleatoriamente entre los 15 excrementos de cada muestreo (Tabla 41, grupo D), ajustándose incluso a una distribución de Poisson, tal y como señalamos anteriormente. En todos los casos, estas especies son candidatas a poseer altas valencias ecológicas y/o altas capacidades de dispersión, que las permiten distribuirse aleatoriamente, tanto entre excrementos de un mismo prado, aún con densidades bajas, como en un área de cierta extensión y variabilidad. La especies que pueden incluirse en cada grupo, y satisfacen las

exigencias impuestas, mencionadas para cada caso en los resultados, son (con \* las que se ajustaron en alguna ocasión a la distribución de Poisson):

	A	B	C	D
<i>Aphodius fimetarius</i>	X	X	X	X *
<i>Geotrupes ibericus</i>	X	X	-	X *
<i>Geotrupes stercorarius</i>	X	-	X	X *
<i>Onthophagus similis</i>	X	-	-	X *
<i>Onthophagus stylocerus</i>	-	X	-	-
<i>Copris lunaris</i>	X	-	-	-
<i>Aphodius scrutator</i>	X	-	-	-

*A.fimetarius* y *O.similis* son, probablemente, las dos especies de Europa occidental con mayor valencia ecológica en cada una de sus familias (Aphodiidae y Scarabaeidae).

El tamaño medio aproximado de los ejemplares de *A.fimetarius* capturados fue de 7.39 mm. +/- 0.14, algo superior al tamaño medio estimado en otros estudios (Lumaret y Kirk, 1987). A pesar de ello, esta especie es de un tamaño mayor al promedio de la familia, solo superado por no más de una decena de especies en Europa occidental, en donde la longitud máxima oscila alrededor de los 13 mm. Es considerada como bivoltina y euroica (Paulian y Baraud, 1982), con una gran resistencia a la temperatura y la desecación (Landin, 1961). Su distribución abarca toda la región Paleártica, el norte de África, Australia y Norteamérica (Dellacasa, 1983), en donde posiblemente se ha introducido accidentalmente, llegando a establecerse con poblaciones numerosísimas (de 200 a 500 individuos por excremento, Merritt y Anderson, 1977).

*O.similis* es una especie de pequeño tamaño (6.15 mm. +/- 0.61) dentro de su familia, polimórfica (Palestrini, 1981) y de gran valencia ecológica (Martín Piera, 1984). Su distribución geográfica abarca desde el Báltico hasta el Magreb y desde la Península Ibérica hasta los Balcanes (Paulian y Baraud, 1982). De los Scarabaeidae es, sin duda, la especie más frecuente y abundante en nuestra península, colonizando todos los horizontes altitudinales. Ello es así, principalmente, debido a la existencia de dos fenotipos distintos (Palestrini, 1981) segregados espacialmente, aunque con una amplio margen de solapamiento en sus distribuciones. Al igual que la distribución espacial, su fenología es también amplia, así como lo es su espectro trófico (Martín Piera, 1984).

Las otras dos especies con más posibilidades de distribuirse aleatoriamente son *G.ibericus* y *G.stercorarius*. Ambas, junto a *C.lunaris*, son las tres especies de mayor tamaño capturadas en abundancia: 1.81, 0.77 y 1.06 individuos por excremento. Las otras especies de gran talla, se han recogido con densidades inferiores a 0.29 individuos por excremento.

*Geotrupes ibericus* es una especie endémica de la Península Iberica, validada mediante el estudio de la genitalia masculina y femenina, a pesar del parecido exterior con otra especie que se encuentra distribuida por toda Europa y Asia Menor: *G.spiniger* (Boggetti y Zunino, 1977). Puede encontrársela prácticamente a cualquier altitud y durante buena parte del año (Galante, 1981 ó Avila, 1984).

*Geotrupes stercorarius* está, en cambio, ampliamente distribuida por toda la región Paleártica e incluso introducida en Norteamérica (Paulian y Baraud, 1982). Por la literatura, parece ocupar altitudes algo superiores a *G.spiniger* ó *G.ibericus* (Baraud, 1977; Salgado y Delgado, 1982).

Las otras tres especies tienen menos posibilidades de distribuirse aleatoriamente. *O.stylocerus* es un endemismo ibérico propio del Sistema Central, que también es citado del Pinineo catalán (Mesa Pongiluppi, 1985) y de la mitad occidental peninsular (Martín Piera, 1984). Dentro de los *Onthophagini*, que constituyen el grueso de las especies de los Scarabaeidae en la Península Ibérica, esta especie posee un tamaño superior al medio (10.50 mm. +/- 0.70).

*C.lunaris* es también una de las tres especies de mayor tamaño (19.47 mm. +/- 1.41) capturadas en abundancia. Con una distribución geográfica limitada al mediterraneo occidental (Paulian y Baraud, 1982), posee un comportamiento subsocial en el cuidado de sus larvas, realiza puestas muy escasas y manifiesta una reducción ovárica funcional (Halffter y Edmonds, 1982; Klemperer, 1982).

Por último, *A.scrutator* es una especie de tamaño superior al medio dentro de su familia (11.74 mm. +/- 0.27), propia de las regiones meridionales de la Europa central y del sur (Dellacasa, 1983).

Las descripciones de las especies anteriores parecen tener dos rasgos en común: o bien se trata de especies de un tamaño superior al medio, o bien de especies reconocidas por su carácter euríoco. Cabría preguntarse si ambas características pueden capacitar a las especies que las poseen para una mejor distribución espacial.

El amplio rango geográfico de una especie, esta posibilitado en muchas ocasiones por su tolerancia climática, sin olvidar la notable incidencia de los factores históricos. La posesión de una gran valencia ecológica, término con el que se quiere significar la amplitud del nicho de una especie respecto a los factores que la condicionan, debe de favorecer la extensión de la distribución espacial a escala regional y local. A fin de cuentas, la ampliación del rango geográfico de una especie puede ser el resultado del agrandamiento repetido de su rango a escala ecológica (Hanski, 1980c). Si esto es así, no es extraño que *A.fimetarius* y *O.similis* posean distribuciones aleatorias en el conjunto de excrementos del área de muestreo.

Si la distribución aleatoria de las poblaciones y las especies entre excrementos cercanos, está fuertemente influida

por la abundancia, resulta sintomático que algunas especies sean capaces, además, de poseer distribuciones aleatorias a escala local con densidades poblacionales bajas. En este caso no es necesario invocar una gran capacidad dispersiva, sino que bastaría un incremento en la intensidad de movimientos entre excrementos en alguna fase. No cabe duda de que ambas estrategias: mayor intensidad de movimientos de corta distancia y/o movimientos de larga distancia, pueden ser la causa de las distribuciones observadas en estas especies, y las dos, podrían estar relacionadas con la tolerancia térmica o climática. Según los trabajos de Bartholomew & Heinrich (1978) y Heinrich & Bartholomew (1980), las especies de Escarabeidos de mayor tamaño son capaces de mantener su temperatura interna constante, independientemente de la temperatura ambiental. En un hábitat efímero como éste, no sería de extrañar que la capacidad de dispersión estuviera ligada al carácter eurióico y que, además, fuera una condición indispensable y una característica básica de las especies con gran capacidad competitiva. El tamaño podría ser una causa primordial a la hora de independizar a las especies de su medio, es decir, a la hora de incrementar su valencia ecológica.

#### 5.6.3.- Influencia del tamaño.

Ha sido comprobado, que las rectas de regresión entre la media y la varianza de las poblaciones de distintas especies, difieren según el tamaño de las mismas (Figura 88 y Tabla 45). Sin embargo, estas diferencias son debidas a la desigual abundancia con que se capturan las especies de diferente tamaño (Figuras 101 y 102). Si se consideraban separadamente los datos de las especies por rangos de abundancia, las rectas de regresión eran muy diferentes entre sí (Figuras 89 y 90). De hecho, puede decirse que las tres familias de Scarabaeoidea coprófagos tienen un tamaño medio distinto, y que por ello pueden alcanzar abundancias totales muy dispares (Figura 92 y Tabla 46).

Entre la abundancia local y el tamaño se ha constatado la existencia de una correlación negativa en diversos grupos biológicos (Damuth, 1981; Peters, 1983; Peters y Wassenberg, 1983; Brown y Maurer, 1986 ó Gaston y Lawton, 1988b). Esta relación se apoya en la argumentación, de que los individuos de mayor tamaño requieren más recursos y la disponibilidad de los mismos limita su abundancia. De esta manera, entre la densidad local y el peso corporal existe una relación potencial ( $\log D = \log a + b \log P$ ) en donde la pendiente ( $b$ ) oscila entre -1 y -0.75 (Damuth, 1981; Peters, 1983). Sin embargo, esta relación no aparece en algunas ocasiones (Peters y Wassenberg, 1983; Juanes, 1986; Griffiths, 1986; Morse y col., 1988 ó Gaston y Lawton, 1988a). Ello es debido a que se

tiende a ignorar aquellas especies de menor tamaño y abundancia. Es decir, las especies con más probabilidades de no capturarse en cualquier estudio.

Una visión más real de la situación, es aportada por Brown y Maurer (1987). En ella, las especies de pequeño tamaño pueden poseer altas o bajas densidades poblacionales y, en este último caso, tampoco tienen grandes rangos geográficos (ver también Gaston y Lawton, 1988a ó Lawton, 1989). Las especies de gran tamaño poseen bajas densidades poblacionales y no tienen rangos geográficos pequeños. Este trabajo muestra que existe una densidad poblacional mínima independiente del tamaño y señala que, tal vez, haya menos recursos utilizables para las especies de menor talla, por lo que éstas se verían impedidas de tener poblaciones muy elevadas (Figura 115).

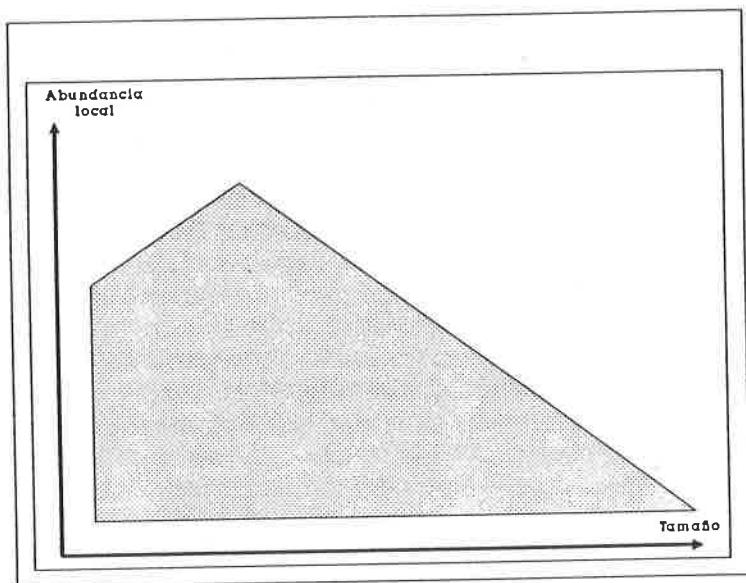


Figura 115.- Diagrama explicativo de la relación propuesta por Brown y Maurer (1987) entre el Tamaño y la Abundancia de las especies.

Las causas de la abundancia pueden ser múltiples y el tamaño es solo una de las posibles, aunque esté claro que las especies de gran talla parecen imposibilitadas de poseer altas poblaciones locales, probablemente a causa de que los recursos disponibles imponen una limitación. La relación entre la abundancia y el tamaño encontrada en este estudio, se asemeja a la predicha por Brown y Maurer (1987), pero difiere de ella en que las especies de pequeño tamaño sí poseen las máximas abundancias (Figura 101), lo que demuestra que no siempre la cantidad de recursos disponibles es menor para las especies pequeñas. La alimentación coprófaga de los Escarabeidos adultos es microfágica. Consiste en filtrar el componente líquido de los excrementos, para ingerir las partículas y los

microorganismos en suspensión (Hata y Edmonds, 1983; Halffter y Edmonds, 1982). Por ello, el tamaño de los recursos no difiere excesivamente entre las especies y, por tanto, aquellas de menor tamaño no tienen a su disposición una densidad menor de recursos, ni necesitan que estos se encuentren concentrados como ocurre en otros grupos.

Una cuestión diferente pero relacionada, es si la mayor abundancia de las especies de menor tamaño y la mayor biomasa de las grandes, supone que la importancia de ambos grupos en los flujos energéticos de los ecosistemas es pareja (Damuth, 1981; Peters, 1981 ó Peters y Wassenberg, 1983) o no (Brown y Maurer, 1986).

La utilización energética media de un individuo ( $U$ ), incrementa potencialmente con el peso ( $b = 0.67$ ; Peters, 1983) y, por tanto, la utilización energética total para una población ( $E$ ) sería:

$$E = D U = D P^{0.67}$$

. . en donde  $D$  es la densidad poblacional y  $P$  es el peso. Ahora, si entre la densidad poblacional y el peso corporal, la pendiente negativa de la relación potencial es menor de lo estipulado (-1, -0.75; Damuth, 1981 ó Peters, 1983), como consecuencia de tener en cuenta a las especies de pequeño tamaño y poblaciones escasas (Brown y Maurer, 1987), entonces la utilización total energética ( $E$ ) de cada especie se incrementaría con la biomasa. Brown y Maurer (1986) establecen que estas pendientes son menores (-0.30 en aves y alrededor de 0 en peces) y, por tanto, las especies de mayor talla utilizan un porcentaje superior de la energía disponible en los ecosistemas.

En nuestro caso, que las tres familias posean un tamaño medio diferente, puede provocar una idea equívoca respecto a su relevancia en la descomposición de las heces, si tenemos en cuenta la abundancia con que son capturadas (Figura 93). La Tabla 49 ofrece el número de especies capturadas, la abundancia y la biomasa de las tres familias. Por ella se puede observar que el reparto en biomasa es mucho más equitativo de lo que podría suponerse, si consideraramos la abundancia o la riqueza (ver también Figura 102).

Entre la abundancia total y el peso corporal de las especies capturadas no existe, lógicamente, correlación alguna ( $r = 0.00$ ), pero la regresión de los datos transformados tiene una pendiente muy pequeña ( $b = -0.018$ ,  $t = -0.08$ ,  $P > 0.5$ ,  $gl = 48$ ) con un 95 % de probabilidades de encontrarse entre 0.443 y -0.4803, ambos valores inferiores a los predichos. Es decir, entre los Escarabeidos coprófagos, también es probable que las especies de mayor tamaño, tengan una incidencia superior que las pequeñas en la utilización de los recursos. Aunque un 29 % de la biomasa total capturada en este estudio pertenece a las especies con más de 18 mm (Figura 102), cuatro especies de *Aphodius* de pequeña talla suponen un 57 % de ese total y una

	Riqueza	Abundancia	Biomasa
<i>Scarabaeidae</i>	19 (38%)	3164 (6%)	60.3 (18%)
<i>Aphodiidae</i>	27 (54%)	49426 (95%)	198.9 (60%)
<i>Geotrupidae</i>	4 (8%)	262 (0.5%)	74.7 (22%)

Tabla 49.- Número de especies, abundancia y biomasa en gramos (peso seco) de las tres familias de Escarabeidos a lo largo de todo el estudio. Entre paréntesis el porcentaje sobre el total.

sóla de ellas (*A. contaminatus*) el 33%. De esta manera, tal vez únicamente algunas de estas especies superabundantes, posean una importancia energética similar o superior que las pocas especies de gran tamaño.

Que las especies de mayor tamaño posean una capacidad superior de utilización del recurso excremento, es algo que no resulta extraño desde el punto de vista teórico (Schoener, 1983; Persson, 1985 o Bengtsson, 1987). En la interferencia competitiva entre las especies de Escarabeidos telecópridos está superioridad parece manifiesta (Hanski y Cambefort, 1991b). Recientemente, Hanski (1991a) ha propuesto que las especies de Escarabeidos de gran tamaño podrían seguir un modelo competitivo algo similar al propuesto por Sale (1979, "lottery competitive dynamics"), en donde los individuos de algunas especies serían capaces de impedir la presencia de otras cualesquiera, debido a su capacidad de explotar todos los recursos rápidamente y, como consecuencia, la diversidad de estas comunidades sería pequeña. Este modelo se basa en una supuesta mayor capacidad competitiva de los Escarabeidos de gran tamaño y trata de explicar la dominancia de algunas grandes especies en las comunidades.

Es posible que las especies de mayor tamaño sean competitivamente superiores en la mayoría de las ocasiones, pero también las especies de pequeño tamaño pueden explotar rápidamente todos los recursos disponibles si aparecen muy abundantemente. En los pastizales de altura de Gredos durante el otoño, no es infrecuente encontrar heces habitadas casi exclusivamente por una o dos especies de *Aphodius* del sugénero *Nimbus*, que aparecen con densidades de más de 5.000 individuos por excremento. La mayor capacidad competitiva de una especie está en relación con unas condiciones ambientales determinadas y las especies con una gran capacidad demográfica pueden también impedir la actividad de otras. De esta manera, la dinámica competitiva por sorteo podría ser aplicable a los Escarabeidos en algunas ocasiones, pero no necesariamente a las especies de gran tamaño únicamente. Más bien, sus

resultados serían esperables en cualquier comunidad en donde la capacidad competitiva de alguna especie es notoriamente superior, y las causas de esta mayor capacidad no tienen porque estar siempre directamente relacionadas con el tamaño.

El volumen de la fauna de Escarabeidos, que constituye la práctica totalidad de la biomasa dentro de las heces, sobrepasa raramente el 5% del total y con esa cifra es patente el efecto que producen en la degradación de los excrementos depositados. Según Landin (1961), las especies de *Aphodius* con longitudes entre 5 y 7 mm, requieren un volumen de excremento entre 30 y 70 veces mayor que su tamaño; y las especies con tamaños entre 9 y 13 mm, requieren un volumen entre 25 y 30 veces superior. Por encima de estas densidades puede ocurrir competencia

En nuestro caso, esto supone que poblaciones de más de 1.500 individuos de *Aphodius* de pequeño tamaño, podían estar en situación de estar sufriendo competencia. Giller y Doube (1989), estudiando tres especies de tamaño medio y grande, observan que únicamente con 4 parejas en un excremento de 1.5 kgrs. se disminuye la actividad enterradora. Holter (1979a) observa que si *Aphodius rufipes* (9-13 mm) incrementa su densidad por excremento (2 kgrs.) de 10 a 65 individuos, la tasa de oviposición por hembra se reduce como mínimo a la mitad, y ello puede suponer solamente un 0.5-1% del volumen del excremento. Yasuda (1987) ha comprobado también que la tasa de oviposición depende de la densidad.

Así que, efectivamente, aunque el volumen que la fauna de Escarabeidos coprófagos supone sobre el del excremento sea escaso, ello puede significar la existencia de poblaciones lo suficientemente numerosas, como para provocar efectos negativos sobre las especies en sus tasas de natalidad. La competencia intra e interespecífica, ha sido demostrada en este grupo por las investigaciones anteriores y por otras (Bornemissza, 1970; Macqueen y Beirne, 1975; Hughes y col., 1978; Ridsdill Smith y col., 1982, ver también Hanski y Cambefort, 1991b), con abundancias inferiores a las que encontramos en nuestro estudio. Aunque las especies de gran tamaño no puedan tener poblaciones numerosas, ello no significa que los inconvenientes de la agregación tengan que ser menores en estas especies.

Se han calculado las curvas de frecuencia de las especies capturadas en diferentes estudios según su tamaño (Fig. 116). Los datos han sido tratados a partir de las investigaciones realizadas en tres áreas centro y norteuropeas: Finlandia (Hanski y Koskela, 1977), Belgica (Desiere, 1984) y los Alpes Dolomitas (Carpaneto, 1988). Tres áreas tropicales: Borneo (Hanski, 1983a), Panamá (Peck y Howden, 1984) y Venezuela (Havranek, 1989). Y datos de cinco estudios de áreas mediterráneas: el Mediterraneo frances (grupo A. Lumaret, 1978/79), la fauna capturada en este estudio (grupo B), el Alto Valle del Alberche (grupo C. Lobo,

1982), Colmenar Viejo (grupo D. Veiga, 1982), y la Sierra de Alfacar en Granada (grupo E. Fernandez Sigler, 1986).

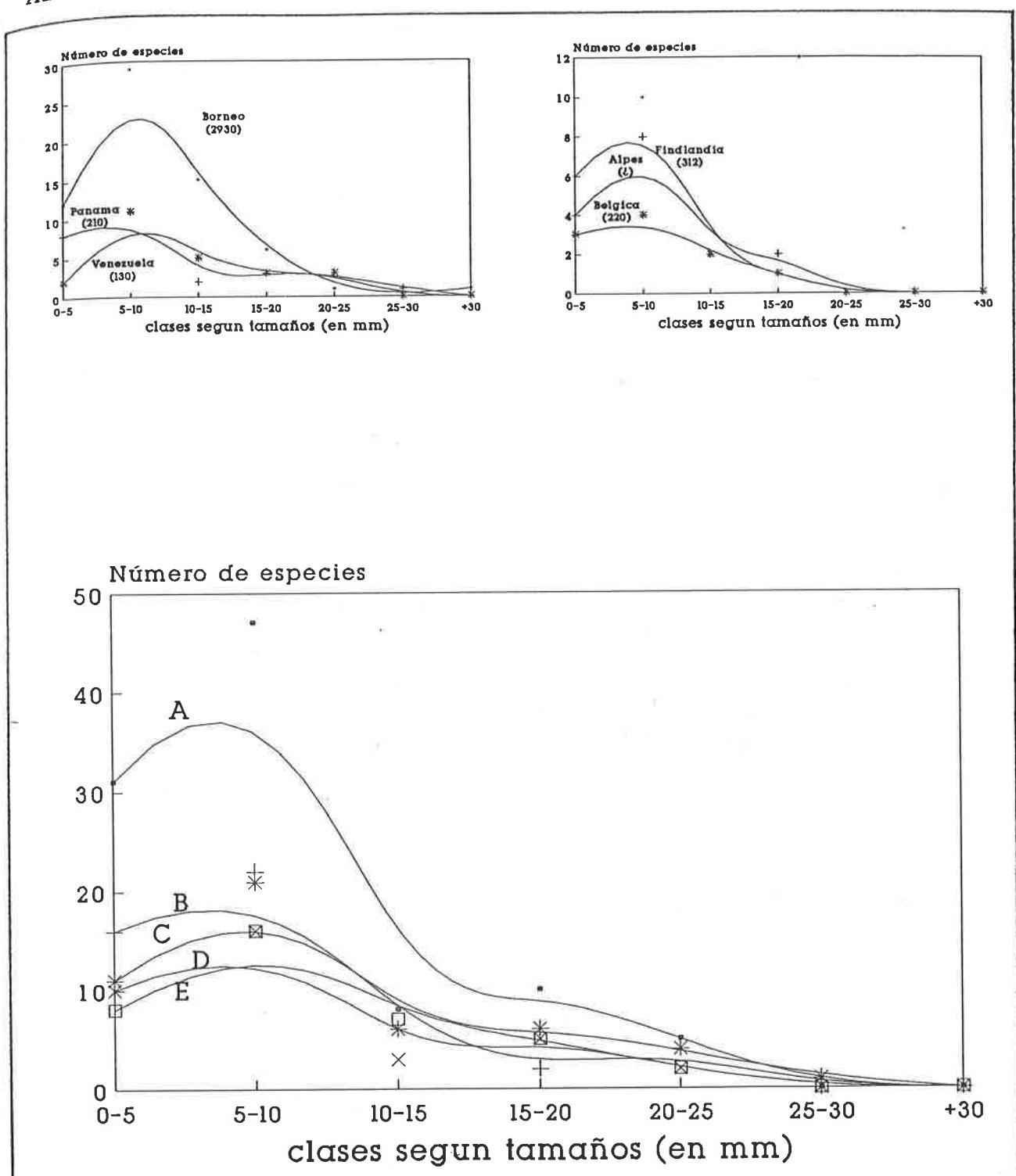


Figura 116.- Distribución por rangos de tamaño de las especies aparecidas en diferentes estudios. En la parte superior, a la izquierda áreas tropicales y a la derecha norte de Europa. En la parte inferior cinco estudios Ibéricos (ver texto). Entre paréntesis el número de unidades muestrales de cada estudio.

Estas curvas demuestran que incrementos en el tamaño del muestreo (Figura 116, entre paréntesis), implican mayores capturas de las especies de menor tamaño. Respecto al norte y centro de Europa, las comunidades del Mediterráneo se caracterizan por la existencia de especies de tamaño grande. Las curvas de frecuencia de las áreas tropicales, no difieren mucho en este aspecto de las que aparecen en el Mediterraneo.

El dominio en las regiones septentrionales de la familia Aphodiidae, es la causa de que apenas existan especies de gran tamaño. Parece pues que, a medida que descendemos en latitud y las condiciones climáticas son más favorables, aparecen especies de un tamaño mayor. Pero incluso entre los Aphodiidae que dominan en norte Europa, parece que existen dos grupos con una leve diferencia de tamaños y biomasa (Figura 117).

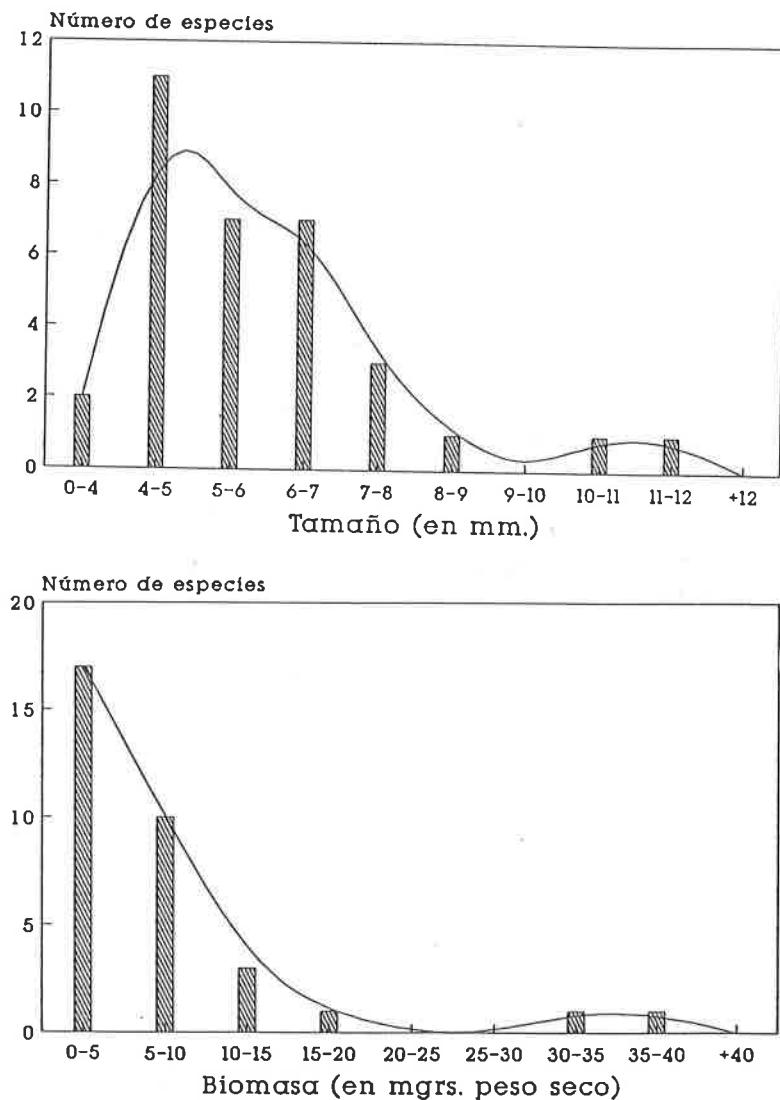


Figura 117. Distribución de las especies norteuropeas de Aphodiidae según rangos de tamaño y biomasa. Las 33 especies consideradas son aquellas aparecidas en los estudios de Rainio (1966), Hanski y Koskela (1977), Hanski (1980f) y Holter (1982).

En un examen superficial, las especies norteuropeas de esta familia con mayor tamaño (más de 7 mm. aproximadamente) son fundamentalmente seis: *A.foissor*, *A.depresus*, *A.rufipes*, *A.foetens*, *A.erraticus*, y *A.luridus*. Las seis están establecidas en nuestra península y excepto una (*A.foetens*), pertenecen al grupo de las pocas que han logrado colonizar recientemente América del Norte (Dellacasa, 1983 y Gordon, 1983).

De esta manera, las especies de mayor tamaño poseen irremediablemente bajas densidades poblacionales. Cada excremento constituye un microhabitat muy bien delimitado con una capacidad de sustentación fácilmente sobrepasable y desigual para las especies según su tamaño. La competencia puede establecerse a bajas densidades, si los individuos son de gran tamaño y a altas densidades, si los individuos son de pequeño tamaño. Así pues, la evitación de la competencia y la cantidad de recursos disponibles, pueden haber sido la causa de las desiguales abundancias entre especies de distinto tamaño. En este estudio, se ha evidenciado que, tanto en la superfamilia, como dentro de los Scarabaeidae y los Aphodiidae, el reparto de las especies por tamaños es bimodal (Figuras 94, 95 y 96). También hay datos que permiten sospechar que, entre las especies que son capaces de aparecer en excrementos cercanos a baja densidad, y entre las especies que muestran una distribución aleatoria entre las zonas, son frecuentes aquellas que poseen un tamaño mayor absoluto o relativo, es decir: en comparación al resto de las especies de su familia. Estas mismas especies manifiestan rangos de distribución más amplios y mayor capacidad colonizadora, su importancia en los flujos energéticos parece mayor y, aunque su número es siempre menor que el de las especies de pequeña talla, su presencia en las comunidades es más notoria en latitudes meridionales, es decir: en aquellas comunidades en donde la productividad y la competencia por los recursos ha de ser mayor.

El tamaño de un organismo ha sido relacionado con numerosas características, en unos casos más fehacientemente que en otros. Así, se ha propuesto que las especies de menor tamaño gozan de una capacidad de dispersión mayor (Southwood, 1977; ó Crawley, 1987), de unas tasas de incremento poblacionales superiores (Gaston, 1988) y de unas tasas de extinción menores (Leigh, 1981 ó Dickerson y Robinson, 1986). También se han establecido relaciones entre tamaño y diversas características biológicas (Schoener, 1968 ó Blueweiss y col., 1978). Sin duda, una de las relaciones más interesantes es la que predice una correlación negativa entre distribución y tamaño. Sin embargo, los datos no apoyan firmemente esta suposición (Gaston y Lawton, 1988a 1988b) y más bien ocurre que las especies de menor tamaño tienen áreas de distribución variables (como en el caso de la abundancia), y las de mayor tamaño, áreas de distribución amplias (Brown y Maurer, 1987). Ello estaría de acuerdo con la correlación positiva descrita

entre el tamaño y el área de actividad de los organismos (McNab, 1963; Schoener, 1968 ó Harestad y Bunnell, 1979), y con la mayor capacidad competitiva atribuida a las especies de gran tamaño (Schoener, 1983; Persson, 1985 ó Bengtsson, 1987).

También hay estudios que permiten relacionar estas cualidades ecológicas o biogeográficas con la fisiología de los Escarabeidos coprófagos. La capacidad metabólica necesaria para ejercer una intensa actividad, es solo posible a altas temperaturas corporales. La temperatura corporal de las especies de menor tamaño apenas se diferencia de la temperatura ambiental, pero las especies de mayor tamaño, con una menor relación superficie/volumen, son capaces de mantener su temperatura interna 15 ó 20 grados centígrados por encima de la temperatura ambiente durante períodos prolongados (Heinrich, 1974 y 1977; Bartholomew y Casey, 1977 ó Bartholomew y Heinrich, 1978). Estas especies se calientan mediante una repetida contracción de sus músculos alares y son capaces de mantener la temperatura alcanzada, sin que se produzca intención de vuelo. Dicha endotermia conlleva un fuerte incremento de la tasa de consumo de oxígeno y, por tanto del metabolismo, que excede la de mamíferos de similar tamaño (Bartholomew y Casey, 1977).

Esta endotermia ayuda poco a elucidar las causas de las ventajas adaptativas de las especies mayores. Según Bartholomew y Heinrich (1978), sólo las especies por encima de 2 gramos regulan sus pérdidas caloríficas y pueden considerarse endotérmicas, necesitando obligatoriamente altas temperaturas corporales para su actividad. A ese peso corporal se acercan muy pocas especies europeas. Además, la ventaja selectiva estaría en poseer una gran tolerancia térmica, que permitiera al individuo ser activo sobre una gama mayor de condiciones ambientales. Desde el punto de vista enzimático, si todas las rutas metabólicas han de trabajar a una misma temperatura, se necesita una maquinaria enzimática mucho más compelja (Watt, 1991).

Sin embargo, parece demostrado que cuanto mayor es el peso, mayor es la temperatura corporal necesaria para iniciar el vuelo (Bartholomew y Heinrich, 1978). De esta manera, la capacidad de colonizar las heces bajo unas condiciones ambientales determinadas, tiene que ser diferente para especies de distinto tamaño. Se ha demostrado que algunas especies europeas también calientan su cuerpo antes del vuelo (Krogh y Zeuthen, 1941). El mantenimiento de esa temperatura interna superior a la del ambiente, durante períodos más o menos prolongados, permitiría a las grandes especies una mayor independencia respecto del medio (mayor capacidad de vuelo en situaciones de baja temperatura, posibilidad de colonización nocturna o supervivencia en hábitats forestales), sin las exigencias metabólicas que exige la adaptación a altas temperaturas corporales (Watt, 1991). En otras palabras: las especies de mayor tamaño podrían adquirir su temperatura

metabólica de manera endógena, si la temperatura ambiental está por debajo de la necesaria, o pasivamente, si la temperatura ambiental lo permite. Sin embargo, las especies de pequeño tamaño se encuentran irremediablemente a merced de la temperatura ambiente. Así, las especies de gran tamaño dependerían menos de las condiciones ambientales a la hora de dispersarse, y podrían aumentar su distribución y disminuir su varianza espacial a cualquier escala.

Algunos datos bibliográficos complementarios avalarían aún más esta suposición. Rainio (1966) destaca el gran tamaño de las especies que penetran en los bosques finlandeses. También en los trópicos, parece que las especies de mayor tamaño son capaces de buscar alimento sobre áreas más extensas (Howden y Nealis, 1978; Peck y Howden, 1984), en una segregación en la que el tamaño del recurso juega un papel fundamental.

De esta manera, existen investigaciones que avalan los anteriores resultados. Dentro de un mismo grupo taxonómico, la regla parece ser que las especies de gran talla posean áreas de distribución más extensas, pero poblaciones locales menores; capacidades competitivas superiores, pero también mayores posibilidades de extinción local. Poseer unas poblaciones poco numerosas, tiene el inconveniente de agravar el riesgo de extinción al verse desfavorecido el encuentro sexual, pero sin embargo, incrementar el tamaño corporal puede permitir ampliar la distribución geográfica, e incrementar la valencia ecológica de las especies. Así, probablemente, optar por un incremento de la talla ha sido una estrategia evolutiva adoptada en líneas filogenéticamente distintas dentro de los Scarabaeoidea coprófagos, estrategia en la que puede haber tenido gran relevancia la evitación de la competencia interespecífica. Las presiones selectivas dentro de las poblaciones favorecerían ese incremento en tamaño (Brown y Maurer, 1987) y este hecho estaría detrás de la ley enunciada por Cope en el siglo XIX (Raup y Stanley, 1978) según la cual, en el curso de la filogenia, los grupos taxonómicos tienden a evolucionar hacia un tamaño mayor.

Este tipo de estrategia evolutiva se asemeja mucho a la propuesta para hábitats estables, en donde el incremento en tamaño va asociado con un incremento en la longevidad y un decrecimiento en la fecundidad, justo lo contrario de lo que se espera ocurra en hábitats efímeros (Southwood, 1977). Sin embargo, la existencia de estrategias típicas de hábitats estables entre estas especies, no es un caso anómalo. Al contrario que en los Aphodiidae, las especies de gran tamaño dentro de los Scarabaeoidea, pertenecen todas a líneas filogenéticas en donde las larvas no tienen vida libre y existen comportamientos, más o menos complejos, tendentes a asegurar la alimentación larvaria e imaginal, mediante el enterramiento de las heces. Todos estos comportamientos, van asociados en ocasiones con una serie de características anatómicas y fisiológicas, que entran de pleno en las propias de los "estrategas de la K" (Halfpter y Edmonds, 1982).

#### 5.6.4.- La distribución agregada

Entre excrementos cercanos la distribución de las poblaciones puede considerarse agregada en muy pocas ocasiones (Tabla 42). En realidad el índice de agregación (IG) tiende a poseer valores menores cuanto mayor es la abundancia media por excremento (Figuras 60 y 82). Las nueve especies candidatas a distribuirse agregadamente entre excrementos cercanos, no tienen en ningún caso abundancias elevadas, y entre ellas se hallan algunas candidatas a poseer una distribución aleatoria (Tabla 43). Como hemos comentado ya, dicha agregación coincidiría con los períodos de inicio de la actividad estacional.

La predicción de la Ley de Taylor, respecto a una respuesta densidad-dependiente por parte de la varianza espacial, ha sido constatada también en este estudio. Los pendientes de la regresión entre la varianza y la media, de las poblaciones de todas las especies en dos de los muestreos, rondan el valor de 1.69 cuando se trata de la variación en el total de excrementos, y de 1.79-1.89 cuando se trata de la variación entre zonas (Figuras 85 y 86). Hanski (1980c) ofrece un valor de  $b= 1.85$  entre prados cercanos y Holter (1982) estima  $b= 1.74$  en poblaciones locales. Los valores que se encuentran, cuando tratamos con las poblaciones de una misma especie son, en nuestro caso, también similares ( $b$  entre 1.70 y 1.76, Figura 89).

Así pues, los resultados son concordantes en gran medida. Sin embargo, como se ha demostrado anteriormente, los valores del índice de agregación no han permitido suponer que ésta se produzca, excepto en contados casos y nunca cuando las poblaciones son numerosas. Es más, a medida que la abundancia de las poblaciones se incrementa, es más probable encontrar valores de IG inferiores o valores de ID que se alejan cada vez más del máximo posible (Figura 74). Por encima de 3 individuos por excremento, los valores de IG entre excrementos cercanos disminuyen ostensiblemente (Figura 60), y por encima de 70 individuos por excremento, aproximadamente, también disminuyen los valores de IG entre las zonas (Figura 75).

Ahora bien, también es cierto que entre el total de excrementos de cada muestreo, nunca ha aparecido una especie con un valor de ID significativo que se hubiera capturado con abundancias elevadas (Tabla 41). Es decir no se ha encontrado una distribución aleatoria segura en especies de gran abundancia. Además, hay un buen número de casos en los que los valores de ID permiten sospechar una distribución no aleatoria entre excrementos cercanos (Tablas 23, 26, 33 y 36 y Figura 81). Ya hemos comentado que ID es un índice fuertemente influenciado por el número de individuos, por ello hemos tomado a IG como índice de agrupamiento. Aún así, los valores de IG entre excrementos cercanos han sido, en dos ocasiones, de cierta relevancia con abundancias altas. *Aphodius*

*sphacelatus* fue con mucho, la especie más abundante durante Mayo (n= 2159) y posee valores de IG de 0.17 y 0.12 en las zonas 2 (n= 254) y 4 (n= 675). *Onthophagus similis* durante Junio posee un valor de IG = 0.18 en la zona 4 (n= 452).

Así pues, en ocasiones, la variación del número de individuos entre excrementos cercanos es más o menos notable, aunque en términos generales la distribución de tipo aleatoria sea la dominante. Pero, en todo caso, dicho carácter agregativo no aparece imprescindiblemente en las especies con abundancias elevadas. Si consideramos el IG, solo en dos ocasiones especies abundantes han poseido valores de IG de cierta entidad (ver Tablas 23, 26, 33 y 36). Además, como vimos, la pendiente de la regresión entre la varianza y la media, era diferente según el tamaño de las especies (Figura 88). Si en las especies de menor tamaño es en las que pueden encontrarse las mayores varianzas espaciales, será en ellas en donde se manifieste con mayor intensidad la agregación y la competencia intraespecífica. Sin embargo, como vimos en el apartado anterior, es muy probable que la aparición de dicha competencia dependa de la densidad de una manera diferente según el tamaño de las especies.

Quizá, aunque los excrementos sean a simple vista similares, efectos microclimáticos y microtopográficos puedan influir en su elección por parte de las especies. Este hecho explicaría la razón de esta agregación intraespecífica como ya señalaron Ives (1988), Hanski (1980c) ó Holter (1982). En nuestro caso, las correlaciones realizadas entre las abundancias de todos los pares de especies capturadas en las heces, han resultado ser positivas en una gran cantidad de casos (Figura 61). Es decir, incrementos en la abundancia de una especie, suelen producir incrementos en la abundancia de otra; o lo que es igual, las supuestas diferencias ambientales entre excrementos cercanos, son percibidas de manera similar por la gran mayoría de las especies. Este hecho está de acuerdo con los resultados de Hanski (1987a). Aunque esto sea un argumento a favor de la detección de heterogeneidad por parte de las especies, entre excrementos aparentemente homogéneos, también es cierto que aparecen correlaciones negativas. Estas correlaciones podrían indicar algún tipo de interacción competitiva entre especies. *Onthophagus stylocerus* resulta una buena candidata, por nuestros datos, para detectar la existencia de competencia interespecífica.

Otra cuestión es la existencia de valores de  $b$  iguales o superiores a 2 cuando se efectúa un análisis de regresión con datos tomados a lo largo del tiempo (Figura 87). Ello viene a significar que la heterogeneidad ambiental a lo largo del tiempo, es superior a la heterogeneidad espacial en este área en cualquier momento (Hanski, 1982b y Yamamura, 1990). El hecho de que las pendientes de regresión temporales sean mayores que las espaciales, significa que, posiblemente, el área es lo suficientemente extensa como para que la dinámica poblacional de las especies no esté correlacionada debido a la fuerte varianza espacial (Hanski 1987b). La heterogeneidad

espacial (vertiente meridional y vertiente septentrional) en el conjunto del área de muestreo, es suficiente para procurar que los picos fenológicos de las especies no coincidan espacialmente.

El que la agregación intraespecífica se incremente con la densidad, contradice además los resultados de otros experimentos. Otronen y Hanski (1983) demuestran que, cuando aumenta la densidad de las poblaciones de *Sphaeridium* (un Hydrofílido coprófago), mayor es la emigración, tal y como predice Lomnicki (1978). Landin (1961) y Yasuda (1987) demuestran también que la emigración en coleópteros coprófagos depende de la densidad, un efecto que indudablemente debería decrecer la varianza entre heces. Además, cuando la densidad se incrementa se reduce la producción de puestas y/o la actividad enterradora (Bornemissza, 1970; Macqueen y Beirne, 1975; Hughes y col, 1978; Holter, 1979a ó Giller y Doube, 1989). Asimismo, Ridsdill-Smith y col. (1982) demuestran que incrementar las poblaciones de *Onthophagus binodis* de 10 a 40 indiv/excremento, produce que el 90% del excremento sea manipulado, con lo que se imposibilita la producción de puestas. Según ellos, es muy posible que las tasas de natalidad sean máximas cuando existen bajas densidades.

De esta manera, existen bastantes pruebas empíricas y teóricas (Anderson y col., 1982; Downing, 1986 ó Thorarinsson, 1986) en contra de un mecanismo aggregativo densidad dependiente. La existencia de agregación conforme se incrementa la heterogeneidad espacial, es una consecuencia lógica de la variación espacial del éxito reproductivo y la supervivencia, que ha sido constatada en éste y otros estudios (Hanski, 1980c y 1982b). Sin embargo, la agregación intraespecífica encontrada en coleópteros coprofagos, en el caso de excrementos cercanos, es otra cuestión, ya que puede suponerse que apenas existe heterogeneidad ambiental.

Según Holter (1982), esta agregación podría deberse a alguna serie de mecanismos adaptativos, tendentes a favorecer el encuentro sexual cuando las poblaciones son escasas, mecanismos que se mantendrían en el caso de poblaciones numerosas, debido a no existir selección en contra.

Si este supuesto fuera cierto, la agregación intraespecífica se encontraría también a bajas densidades. En un grupo en donde la dispersión ha de ser un requisito ineludible, debido a la propia efimeridad del recurso, no parece una buena estrategia decrecer la capacidad de dispersión para facilitar el encuentro sexual. Al contrario que en muchos grupos de insectos (Johnson, 1969), la migración en los Escarabeidos parece producirse más intensamente en los períodos postreproductivos (Hanski, 1980c) y, además, las distribuciones agregadas son más frecuentes al inicio del período fenológico. Así, tal vez, el encuentro reproductivo se vea favorecido por la agregación. En todo caso, ello es una consecuencia inevitable de la misma variación espacial del éxito reproductivo y la supervivencia.

Que el ambiente sea heterogéneo y que las especies elijan, para su alimentación y reproducción, unas parcelas determinadas más que otras, puede incrementar la agregación al comienzo del periodo fenológico, y eso también permite el encuentro sexual, debido a que esta agregación es prereproductiva.

La hipótesis más considerada, aduce que esta agregación puede explicarse suponiendo la existencia de heterogeneidad microambiental, y de una percepción diferencial de esa heterogeneidad por parte de las distintas especies (Hanski, 1980c y Holter, 1982). Este es, además, un requisito fundamental para el cumplimiento del modelo aggregativo (Ives, 1988 ó Green, 1986), que parece ser cierto en el caso de las especies coprófagas (Hanski, 1987a).

Esta razón fue ya postulada por Carne (1956), en el estudio autoecológico de una especie nativa de Australia: *Aphodius howitti*. Este autor señala que la agregación larvaria observada en el campo, es el resultado de la elección repetida en el tiempo de algunos lugares más favorables, no diferenciables a simple vista. Ives (1991) demuestra, en cambio, que la agregación intraespecífica en dípteros carroñeros es consecuencia de pequeñas diferencias en los cebos y no en su localización, independientemente de que estos cebos se encuentren ya colonizados o no. El modelo aggregativo presupone que la agregación se produce aunque no exista variación alguna en los recursos (Hanski, 1991c), pero en realidad la comprobación de una distribución agregada siempre va relacionada con alguna heterogeneidad en el medio o en el recurso. El mismo Hanski (1987a) comenta que existe una correlación espacial positiva entre pares de especies, mayor cuanto más proximidad taxonómica hay entre ellas. Nosotros también encontramos bastantes casos en los que las especies aumentan o disminuyen sus abundancias al unísono. Así, cualquier diferencia interespecífica podría ser la causa de una disminución en la presencia espacial simultánea de dos especies. En este sentido, destaca el momento elegido para la actividad de vuelo.

Como señalan Otronen y Hanski (1983) y Palmer y col. (1989b), las diferencias en los períodos de actividad diaria implican que todos los excrementos no tienen la misma probabilidad de ser colonizados por una especie y ello puede ser la causa de la agregación observada. Invirtiendo el argumento, la existencia de excrementos de diferente edad y capacidad atractiva en cualquier momento, podría causar este efecto aggregativo. Ello, sin duda, significa que el periodo de atractividad de las heces no es grande, pues de lo contrario serían colonizados independientemente del momento del día.

Hanski (1991b) duda que la agregación se produzca por diferencias entre las heces, ya que estas han sido dispuestas artificialmente y son homogéneas. En nuestro caso, todos los excrementos se supone que también fueron igualmente atractivos, ya que todos eran similares y se dispusieron a la

vez. A pesar de ello, la actividad diaria diferencial entre las especies, podría causar agregación intraespecífica y disimilitud faunística entre heces cercanas. Ahora, si además los excrementos se diferencian en su atractividad, deberíamos encontrar disimilitudes entre ellos aún mayores y efectos agregativos más pronunciados. Eso es lo que ha podido observarse cuando se han dispuesto trampas contiguas, diferenciables por la cantidad de cebo que poseían o por su capacidad de emisión odorífera (Lobo y col., 1988). En el campo, la heterogeneidad entre los excrementos es grande. Las heces van produciéndose a lo largo del tiempo y, en cualquier momento dado, los Escarabaeidos tienen a su disposición recursos con una atractividad muy diferente. Ello, por sí mismo, puede causar agregación. Pero, además, si los períodos de actividad diaria son muy distintos entre las especies, como parecen demostrar algunos estudios (Fincher y col., 1971; Koskela, 1979; Ridsdill-Smith y Kirk, 1985 ó Mena y col., 1989), este efecto agregativo puede verse incrementado. Por este motivo, es probable que la agregación local estimada en este estudio, sea inferior a la que realmente puede darse en la naturaleza.

Indudablemente, las especies no tienden a colonizar sólo los excrementos atractivos no habitados, que encuentran en su periodo de actividad diaria. Si eso fuera así, la distribución agregada entre excrementos cercanos sería mucho mayor. De esta manera, si la colonización de cualquier excremento atractivo es igualmente probable, con el tiempo de atraktividad, la composición cualitativa y cuantitativa de estas heces debería tender a ser semejante. Este supuesto no ha sido comprobado y podría implicar que cuanto más tiempo permanezcan atractivos los excrementos (situaciones de umbría, épocas de escasa insolación, etc.), menor tendría que ser la varianza entre ellos. La agregación intraespecífica y la disimilitud faunística entre heces próximas, serían así simples consecuencias de la propia efimeridad del recurso, que tenderían a ser menores con el tiempo y según la abundancia de las poblaciones de las especies. Y que se incrementarían a causa de las diferencias interespecíficas en los momentos de actividad diaria, o de cualquier otra característica; y a causa de la heterogeneidad existente entre heces, como consecuencia de la rapidez del proceso degradativo.

Con esta argumentación, la propiedad específica de estos hábitats, es decir, su carácter efímero y breve, adquiere una gran transcendencia a la hora de examinar la distribución espacial de las especies que los habitan. Se trata de imposiciones de este medio original, más que de cualidades surgidas a causa de la interacción entre las especies o los individuos.

### 5.6.5.- Especies centrales y especies accesorias.

Las especies de Escarabeidos coprófagos parecen distribuirse bimodalmente respecto a la abundancia, no existiendo una buena adecuación de los datos conforme a la distribución lognormal (Figura 91). El número de especies que previsiblemente deberían encontrarse en el área es de 64 (S\*), mientras que las capturadas han sido 50. Indudablemente, el número de especies que pueden encontrarse en la zona ha de ser mayor, pero estas habrían de ser fundamentalmente especies con abundancias pequeñas que no atenuarían la bimodalidad.

La mayoría de las especies tienen agregaciones regionales superiores, cuando poseen poblaciones poco numerosas (Figuras 111, 112 y 114). Si se evidencia una mayor agregación con el máximo fenológico (Figura 113), es que la especie aparece abundantemente en una vertiente y escasea en la otra, con lo que la agregación regional mayor coincide con el máximo de capturas. O lo que es igual, la aparición estacional varía espacialmente. Eso ocurre con *A.sphacelatus* y *A.distinctus*, localizados en la vertiente norte en Octubre; con *A.scrutator*, localizado en la vertiente sur en Junio, y con *G.stercorarius*, localizado en la vertiente norte también en Junio.

En el presente estudio, un 46 % de las especies capturadas aparecen con más de 5 individuos por excremento en alguna ocasión, y el porcentaje de las especies que aparecen en los tres excrementos cercanos, raramente sobrepasa el 60% (Figura 63 y 66). A priori, podría decirse que existe un número parecido de especies con poblaciones bien establecidas (características) y con poblaciones escasas (accesorias).

Hemos estudiado las 32 especies candidatas a ser accesorias y estas se distribuyen en el área de estudio siguiendo tres patrones (Figura 109): unas cuantas aparecen en las zonas de la vertiente meridional, otras en zonas de ambas vertientes, y algunas pocas solo en las zonas de la vertiente septentrional. De todas ellas, únicamente 14 tienen poblaciones pequeñas y es muy posible que habiten en los pastizales de altura de Gredos, e incluso entre estas, existen datos en la literatura que permiten explicar su carácter accesorio. Un análisis de los requerimientos climáticos, tróficos o de habitat de las especies, mediante los datos elementales que procura la bibliografía, basta para justificar la escasa abundancia hallada de la mayoría de las especies.

Así pues, no todas las especies capturadas con abundancias pequeñas tienen que tener poblaciones poco numerosas. En ocasiones, otros requerimientos climáticos, tróficos o de hábitat, pueden ser la causa de su exigua captura.

La abundancia de una especie es consecuencia de una gran variedad de factores combinados, originándose generalmente una distribución de frecuencias lognormal. Las distribuciones naturales de los individuos entre las especies, son simplemente la expresión de la estructura que resulta de la interacción entre los elementos de un sistema y se dan también, por ejemplo, en la frecuencia de distintas letras en el alfabeto, o en la distribución de la población humana en profesiones (Margalef, 1977; pág. 365). La relación entre las especies y la abundancia que surge de la distribución lognormal, puede ser un mero artificio estadístico (May, 1975) y, tal vez, solo permita calibrar el grado de equilibrio alcanzado por el sistema (Minshall y col., 1985) o la efectividad del muestreo. En el caso de los Escarabeidos coprófagos, existen especies que pueden tener poblaciones muy abundantes gracias a su tamaño reducido. Por ello, es lógico esperar que los Aphodiidae se distribuyan bimodalmente respecto a la abundancia de manera mucho más clara (Figura 92). Estas especies superabundantes son las causantes de que la distribución de las especies según su abundancia sea bimodal.

Esta bimodalidad respecto a la abundancia se encuentra también en las comunidades del norte de Europa (Hanski, 1986b), pero en este caso es debida a que se capturan pocas especies con abundancias moderadas (entre 32 y 64 individuos), mientras que en nuestro caso se debe a que apenas se capturan especies con abundancias altas (entre 1.000 y 4.000 individuos). En este trabajo hemos recogido más del doble de las especies capturadas en Europa del norte (50/22) y, comparativamente, aparecen menos especies de gran abundancia y más de abundancia moderada. Debido a que los Aphodiidae constituyen la casi completa totalidad de las comunidades coprófagas en Europa del norte, y ya que estas especies se caracterizan por su menor tamaño medio respecto a las otras familias de Escarabaeidos, no es de extrañar que en los inventarios de estas regiones septentrionales aparezcan más especies de grán abundancia.

Para Hanski (1986b), la distribución bimodal respecto a la abundancia, se debe a que la comunidad es una mezcla de especies bien establecidas localmente (abundantes) y especies que no son propias de la localidad (poco abundantes), las cuales parece que pueden presentarse o no (Hanski, 1991b). Como vemos ésta no es la única causa de la bimodalidad. Aunque elimináramos de la distribución, las especies que hemos considerado accesorias, la distribución bimodal seguiría manteniéndose en nuestro caso y no ocurriría lo mismo en Europa del Norte. Las relaciones entre las especies y la abundancia son diferentes dependiendo de los grupos sistemáticos implicados y, en última instancia, de las condiciones macroambientales. Cuando realizamos una comparación de estas relaciones entre las comunidades de Europa del norte, el mediterráneo, Africa del sur (Doube, 1983) o las regiones tropicales (Hanski, 1983a ó Cambefort,

1982), se hace patente que la bimodalidad desaparece, en aquellas regiones en donde los Aphodiidae apenas contribuyen a los inventarios de las especies coprófagas. Es decir, es una característica propiciada debido a que algunas especies pueden tener poblaciones muy abundantes respecto al resto. En Borneo, colocando unas 2.000 trampas, se capturan 66 especies y 5.897 individuos (Hanski, 1983a), en Inglaterra se capturan 22 especies y 32.256 individuos (Hanski, 1980f), y aquí se han capturado 50 especies y 52.852 individuos. Además, cuando se obtienen mayores abundancias, las cifras se disparan debido a la contribución desmesurada de muy pocas especies. En nuestro caso, cuatro especies de *Aphodius* suponen casi el 92% del total de los individuos capturados. Por todo ello, parece evidente que la existencia de especies características y accesorias en una localidad, no es la única causa de esta distribución bimodal. También puede tratarse de un artificio provocado por la presencia de un grupo sistemático de relativo menor tamaño, que, en ocasiones, tiene especies con poblaciones supernumerosas.

Si la distinción entre especies accesorias o raras y especies características puede ser arbitraria, en tanto no se conozca la autoecología de las especies, suponer que las especies capturadas en escasa abundancia son extrañas a la localidad parece aventurado. En nuestro caso, algunas de las especies de menor abundancia posiblemente no tengan poblaciones bien establecidas en el área de estudio, pero otras cuantas deben probablemente su rareza a otras causas.

Otra cosa es la distribución bimodal de las especies respecto al número de zonas ocupadas ("the core and satellite hypothesis", Hanski, 1982b). Uno de los pilares sobre los que se basa este modelo, es la documentada relación positiva existente entre la abundancia local y la distribución (McNaughton y Wolf, 1970; Hanski, 1982c y 1982d; Adams y Anderson, 1982; Bock y Riklefs, 1983; Brown, 1984; Bock, 1987; Gaston y Lawton, 1988a y 1988b, entre otros). Dicha relación interrelaciona dos conceptos clásicamente estudiados por disciplinas diferentes: Biogeografía y Ecología, y es objeto de una gran atención en la actualidad. Gaston y Lawton (1990) realizan una detallada enumeración de los estudios que comprueban esta relación y de los grupos taxonómicos sobre los que se ha comprobado.

En nuestro caso, hemos encontrado una correlación positiva entre la abundancia media de cada especie y el número de muestras en las que aparece (Figura 106), pero las especies de aparición estacional corta y explosiva que se encuentran en pocas muestras se alejan de esta relación. Además, una especie puede encontrarse por todo el área en cualquier mes con abundancias muy variadas (Figura 107). Naturalmente, poseer unas poblaciones pequeñas significa estar obligatoriamente en pocas zonas, pero hay especies con menos de un individuo por excremento presentes en todas las zonas y especies con 10 individuos por excremento restringidas espacialmente.

En esencia, es esperable que cuanto más generalista sea una especie en una o varias dimensiones de su nicho, más abundante sea dicha especie a escala local y más distribuida se encuentre a escala regional. Si las probabilidades de extinción decrecen con el incremento del tamaño de las poblaciones (MacArthur y Wilson, 1967), la correlación positiva entre distribución y abundancia puede ser inevitable. Pero además, esta correlación puede ser ineludible desde el punto de vista estadístico: la frecuencia con que una especie aparece en un conjunto de muestras está necesariamente correlacionada con la abundancia, sin que tenga que deducirse de ello ningún efecto biológico (Wright, 1991). En otras palabras, cuanto más abundante es una especie más probable es que aparezca en más muestras. Aparecer en más muestras no es sinónimo de mayor distribución geográfica y, evidentemente, los límites de las áreas de distribución de las especies son reales y constatados, por lo que un incremento de la abundancia no tiene por qué llevar aparejado un incremento de la distribución a partir de cierto límite. Como Brown (1984) señala, la correlación entre abundancia y distribución puede ser un artificio del tratamiento de los datos, cuando la escala espacial considerada es pequeña; pero a escala geográfica, incrementar por 10 el tamaño del muestreo solo multiplica por 1.3 la distribución (Brown, op. cit.)

Parece que la correlación entre abundancia y distribución no tiene excesivo misterio. Desde el punto de vista ecológico resulta coherente y desde el punto de vista matemático insoslayable, a un escala espacial como la presente. Además, existen excepciones comprobadas. Hay especies de alta densidad local que, sin embargo, poseen una distribución restringida debido a su adaptación hacia unos recursos ricos y limitados espacialmente (Brown y Maurer, 1987). Si el área sobre la que se examina la cuestión resulta heterogénea en sus condiciones ambientales o en sus hábitats, han de existir más enclaves peculiares de pequeño tamaño, en los que pueden aparecer especies con altas abundancias. En este caso, la relación entre abundancia y distribución puede no darse e incluso ser negativa (Ford, 1990 ó Gaston y Lawton, 1990). Por si fuera poco, esta relación depende de la productividad (Maurer, 1990).

De esta manera, la correlación positiva entre la abundancia media de una especie y el número de muestras en las que aparece resulta estadísticamente inevitable (Figura 106) y, efectivamente, la heterogeneidad estacional produce que algunas especies de gran abundancia se encuentren en pocas muestras. La marcada estacionalidad de una región y las diferencias ambientales espaciales, pueden ser la causa de las distribuciones observadas en un momento dado. Por ello, si no se utilizan inventarios anuales de cada zona, la heterogeneidad estacional puede provocar resultados discordantes, como lo hace la heterogeneidad espacial. Cuando no se tiene en cuenta la estacionalidad y solo se examina la relación entre abundancia y distribución, se observa que las

especies pueden aparecer por toda la región con abundancias medias muy variadas (Figura 107), y que por debajo de 10 individuos por excremento su presencia siempre es localizada. Las especies con poblaciones pequeñas no pueden aparecer por todas las zonas y las que lo hacen no tienen por que tener poblaciones numerosas.

Si relacionásemos la abundancia local media de cada especie con su distribución, en una serie de parcelas más o menos homogéneas (pequeña escala), sería ecológicamente esperable e inevitable una correlación positiva. La abundancia de cada especie no debería variar de una parcela a otra más que lo esperable al azar, y cuantos más individuos existieran de una especie, más probabilidades tendrían estos de encontrarse en estas parcelas. Ahora, si efectuásemos esa misma correlación en parcelas heterogéneas, lo que constituye la regla generalmente, el número de especies presentes por todo el área decrecería cuanto mayor fuera la variedad de hábitats, aumentando el número de especies localmente restringidas. Estas últimas especies pueden tener poblaciones numerosas o no. Este argumento puede extenderse más, si tenemos en cuenta que el área de distribución constituye únicamente una proyección espacial del nicho de una especie, sobre la que han influido fuertemente los factores históricos. Poseer una gran tolerancia ante determinadas variables ambientales, puede permitir que una especie tenga un área de distribución amplia, una capacidad competitiva mayor y unas poblaciones locales numerosas, pero no necesariamente todas las especies de amplia distribución tienen que poseer estas características. Hay muchos casos en la literatura en los que una especie tiene un área de distribución amplia y sin embargo sus abundancias locales no son elevadas (ver por ejemplo Rabinowitz, 1981 ó Brown y Maurer, 1987). En este estudio, tres de las cuatro especies de mayor abundancia son endemismos. Mayor tolerancia térmica, un espectro trófico más amplio, mayor capacidad dispersiva, más resistencia a la desecación, antiguedad del taxón en el área, . . . etc., son factores que podrían explicar la abundancia local de una especie o su distribución. El factor explicativo puede variar con la especie, pero siempre es necesario acudir al conocimiento de su fenología, biología o autoecología. La simple correlación entre abundancia y distribución es solo una demostración de que, frecuentemente, el éxito adaptativo de una especie (medido por la abundancia media de unas poblaciones, pero podría usarse más correctamente la biomasa), está asociado con una expansión de estas poblaciones ( medida por el tamaño del área que ocupan).

Sobre esta natural relación entre abundancia y distribución se asienta la hipótesis de las especies centrales y accesorias, en un intento por explicar la distribución bimodal del número de especies en una cantidad creciente de parcelas dentro de un área. Es decir, cual es la causa de que existan numerosas especies presentes en pocas parcelas,

algunas menos en todas las parcelas y muy pocas en un número intermedio de parcelas (Hanski, 1982b). A partir del modelo propuesto por Levins (1969), este autor desarrolla un nuevo modelo, en el que la extinción está negativamente correlacionada con la distribución y las poblaciones fluctúan al azar, en función de las modificaciones ambientales o las interacciones con otras especies. Para él todas las parcelas del área en cuestión deben ser homogéneas y, en ese caso, las especies tienden: o bien a ocupar todas las parcelas, o bien a presentarse solo en unas pocas, pudiendo variar esa distribución con el tiempo para una misma especie.

La bimodalidad en la distribución del número de especies según el número de parcelas consideradas no es la regla. También se han encontrado distribuciones de frecuencia unimodales, en las que numerosas especies aparecen en pocas parcelas y ese número decrece al incrementar la cantidad de parcelas, de modo parecido a como ocurre entre la abundancia y el número de especies (Fisher y col., 1943). Brown (1984) es el defensor de este tipo de relación. Para él la abundancia de una especie a lo largo de un gradiente se ajusta a la curva normal y las especies están menos adaptadas a las condiciones marginales de su rango sobre ese gradiente. Hay especies poco abundantes y restringidas porque se hayan en las condiciones marginales para las que están adaptadas. En realidad es la concepción clásica del nicho (Hutchinson, 1957). No existe la homogeneidad total entre dos parcelas y la distribución de una especie es invariable mientras no cambien las circunstancias abióticas y bióticas.

Ambos modelos tratan de justificar teóricamente las dos distribuciones de frecuencia que se han encontrado. El "modelo de las especies centrales y satélites" es dinámico, basado en las tasas de colonización y extinción de las poblaciones; mientras que el "modelo del nicho" es estático, presuponiendo que la desigual abundancia de las especies se debe a que las condiciones del área varían y las especies están desigualmente adaptadas a esas condiciones. Lo que verdaderamente distingue a ambas concepciones son las asunciones y las implicaciones que resultan de seguir cada una de ellas: ¿Puede hablarse de homogeneidad entre áreas?, ¿no depende ese efecto de la escala y de las especies consideradas?, ¿varían los rangos de distribución de las especies sin que se modifique el medio?, ¿por qué se mantienen las especies accesorias o raras?. Esta última cuestión es de gran importancia. El modelo de Hanski postula que las especies accesorias no están tan sujetas a competencia (Hanski, 1986b) y que se mantienen regionalmente debido a su colonización desde poblaciones locales. Sin embargo, Brown (1984) dice que las especies raras no pueden ser colonizadoras debido a su propia rareza. Para él, estas especies son las que se encuentran en el límite del rango de su nicho.

En este trabajo, la distribución de frecuencias del número de especies respecto a la cantidad de zonas es claramente bimodal, pero unimodal si se consideran las

muestras (Figura 103). La estacionalidad influye fuertemente, de modo que pocas especies están repartidas por todo el año y muchas son las que están restringidas a uno o dos meses (Figura 103). Las 30 muestras (6 meses x 5 zonas) son mucho más heterogéneas entre sí que las 5 zonas y, tal vez por ello, la distribución del número de especies pasa de la unimodalidad a la bimodalidad. La distribución unimodal del número de especies respecto a los meses se mantiene en todas las zonas (Figura 104), pero la distribución bimodal del número de especies respecto a las zonas, solo se mantiene en aquellos meses en los que las comunidades están dominadas por unas pocas especies (Figura 105). Esas especies dominantes aparecen por todo el área y constituyen el grupo de las centrales ("core species"). Así pues, la bimodalidad no es en nuestro caso un patrón constante y parece que depende de la cantidad de especies dominantes. Destaca, además, que estas distribuciones de frecuencias bimodales, encuentren su punto de inflexión mínimo en tres o cuatro zonas.

Hemos unificado los datos provenientes de las dos zonas de cada vertiente. Estudiando la distribución de frecuencias de las especies en los seis excrementos de cada vertiente, aumentamos evidentemente la homogeneidad del área tratada. En 82 ocasiones en la vertiente norte y en 104 en la vertiente sur, aparece una especie en alguno de los seis excrementos de las dos zonas contiguas (Figura 118).

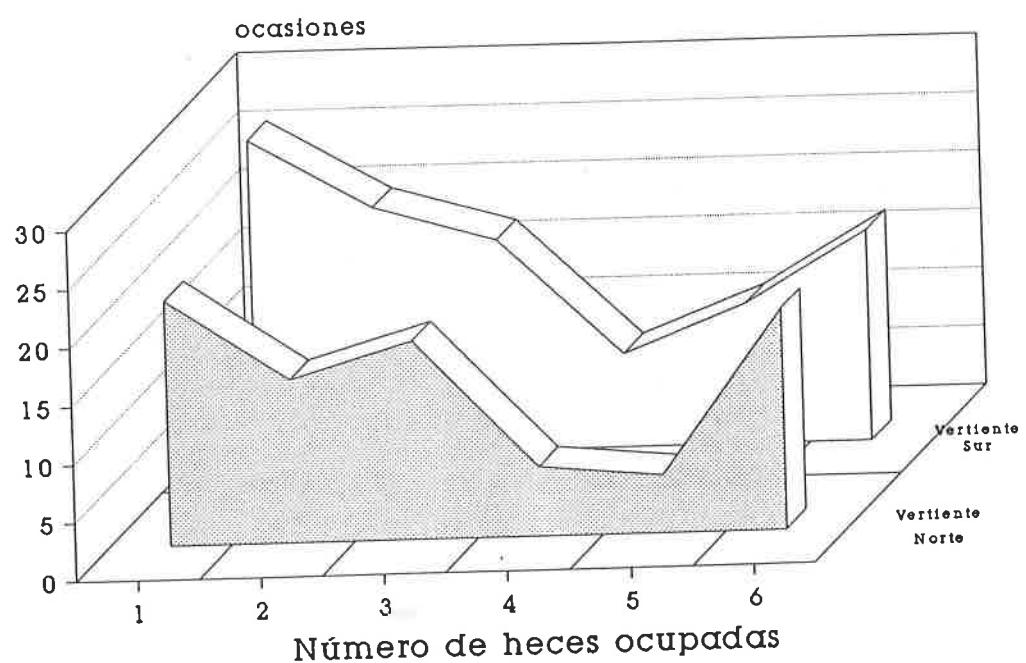


Figura 118.- Ocasiones en que aparecen especies en 1, 2, 3, 4, 5 ó las 6 heces de cada muestreo. Los datos se refieren a las seis heces dispuestas en cada muestreo en las dos zonas meridionales y las dos zonas septentrionales.

Las especies que se han mostrado accesorias en algún muestreo, engrosan obligatoriamente la parte izquierda de la distribución, y las especies centrales aparecen en la parte derecha, debido a la relación existente entre abundancia y distribución. Sin embargo, son pocos los casos en los que las especies aparecen en 4 ó 5 heces. Este efecto se confirma separadamente para cada uno de los cuatro meses con capturas suficientes (Figura 119).

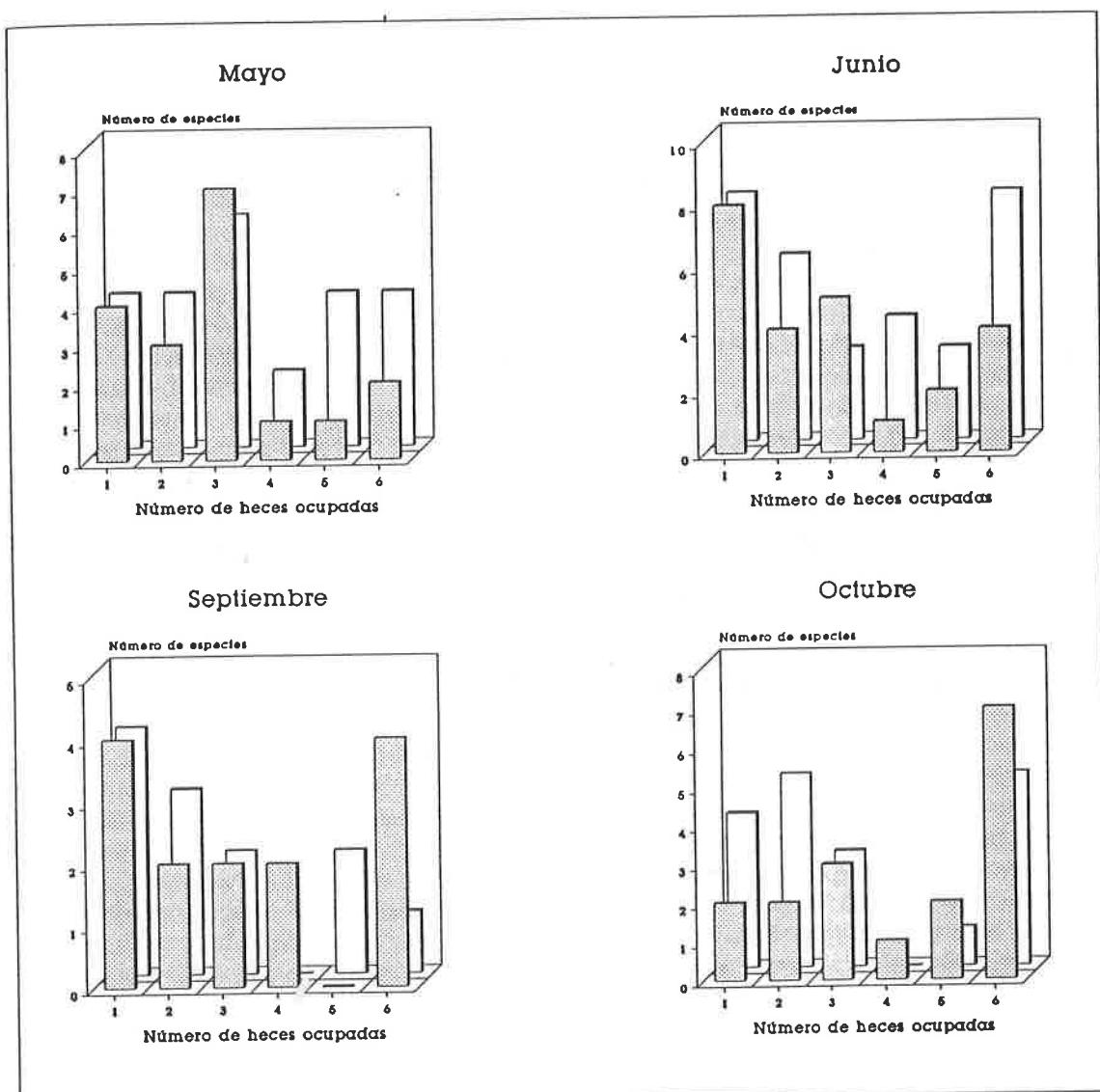


Figura 119.- Distribución del número de especies que aparecen en 1, 2, 3, 4, 5 ó las 6 heces durante los muestreos de mayo, junio, septiembre y octubre. Los datos se refieren a las seis heces dispuestas en cada muestreo en las dos zonas meridionales y las dos zonas septentrionales.

Parece que disminuye el número de especies que pueden presentarse en tres zonas (Figura 103) y disminuye el número de especies que pueden presentarse en cuatro o cinco excrementos (Figura 118). Hay que tener en cuenta la circunstancia de que tres ha sido el número de zonas con el que se inicia la mayor heterogeneidad regional, y cuatro el número de heces con el que pasamos de una zona a otra (dos zonas por vertiente y tres excrementos por zona). El incremento paulatino y constante del tamaño de un área, puede traer consigo un aumento brusco y discontinuo de la heterogeneidad ambiental, conforme se incorporan zonas con condiciones disimilares. La distribución bimodal podría ser así una consecuencia de esas disruptivas: unas especies localizadas en las zonas homogéneas y algunas establecidas por todo el área.

Una buena cantidad de trabajos han comprobado recientemente, si la distribución de frecuencias de la riqueza respecto del número de parcelas ocupadas es bimodal o unimodal (Hanski, 1982c y 1982d; Bock y Riklefs, 1983; Brown, 1984; Gotelli y Simberloff, 1987; Gaston y Lawton, 1988a y 1988b; Glenn y Collins, 1990 ó Collins y Glenn, 1990). Estos trabajos están realizados sobre grupos taxonómicos diferentes y tamaños de áreas distintos. La bimodalidad de este tipo de distribuciones no es, sin embargo, un efecto constatado recientemente. La denominada ley de frecuencias de Raunkier (Kenoyer, 1927), ya postulaba que la distribución del número de especies según su porcentaje de presencia en muestras era bimodal: existía un pico que se correspondía con las especies que aparecían entre el 1-20 % de las muestras, y otro pico para las especies que aparecían entre el 81-100 % de las muestras. La ley de Raunkier fue profusamente utilizada en fitosociología y la relación entre las clases de frecuencia 81-100% y 61-80%, se tomó como una medida de la homogeneidad de las comunidades vegetales. Las críticas hacia el uso de esta ley de frecuencias fueron profundas (Gleason, 1929; Romell, 1930; Penfound, 1942; Williams, 1950; Curtis y McIntosh, 1950 ó McIntosh, 1962) y se basaban en el hecho de que dicha relación dependía del tamaño de cada parcela, del número de parcelas y de la diversidad del área en cuestión. Aumentar el tamaño de las parcelas incrementaba la proporción de especies dominantes, y aumentar el número de parcelas incrementaba la proporción de especies raras. En realidad, ya Preston (1948) demostró que la distribución de las especies en clases de frecuencia varía con el tamaño de la muestra.

Actualmente, y tras la aparición de la hipótesis de las especies centrales y accesorias de Hanski, algunos trabajos han comprobado ese efecto de la escala (Collins y Glenn, 1991; Gotelli y Simberloff, 1987). A pequeña escala, la distribución es bimodal y a gran escala unimodal. Ya Hanski (1982c) observó que la bimodalidad no se cumplía si se consideraba el área a una escala geográfica. En realidad, como él mismo señala (Hanski, 1982b), su modelo solo es válido si existe homogeneidad de hábitat. Brown (1984) también informó de este

efecto escalar. Para él, la distribución bimodal es producto de muestrear un número limitado de parcelas y, si se incluye el rango geográfico completo de las especies, la distribución de frecuencias es unimodal. Por estos trabajos parece evidente que incrementar el número de parcelas consideradas, disminuye la proporción de especies centrales, aunque para Gotelli y Simberloff (1987) esta caída debería ser menor que la observada. Sería conveniente revisar también el efecto del tamaño de las parcelas y de la diversidad tal y como Williams (1950) lo hizo.

Sin realizar asunciones novedosas de ningún tipo que condicionen la argumentación, parece obvio que los resultados indican la presencia de especies localizadas espacialmente y especies de amplia presencia, pero en ocasiones aparecen muy pocas especies con presencias intermedias (modelo de las especies centrales y satélites) y en ocasiones aparecen muy pocas especies de amplia presencia por todo el área (modelo del nicho). Esta forma simplificada de observar la cuestión aporta una nueva perspectiva. Cuando se incrementa el tamaño de las parcelas en las que se subdivide el área, tiende a aumentar la heterogeneidad de cada parcela y a disminuir la heterogeneidad total entre parcelas, con lo que es más probable que haya especies presentes por todo el área. Cuando se incrementa en número de parcelas, aumenta la heterogeneidad del área y es menos posible que existan especies presentes por toda ella, especies adaptadas a un mayor rango de variabilidad ambiental. Así pues, asumiendo simplemente que las especies varían en sus adaptaciones ambientales, la distribución bimodal o unimodal del número de especies que ocupan una cantidad creciente de parcelas dentro de un área, es lógica y dependiente de la escala. La mera existencia de cualquiera de estas dos distribuciones de freecuencias, no indicaría nada acerca de las causas de la rareza, la diversidad o la extinción de las especies.

Como Collins y Glenn (1991) señalan, aunque ambos modelos sean válidos y dependientes de la escala, el hecho es que, en áreas más o menos homogéneas, las comunidades parecen estar compuestas fundamentalmente por una buena cantidad de especies localmente restringidas y por otras pocas frecuentes por todo el territorio. Sea como fuere, eso es una realidad para ellos. Las preguntas serían: ¿Por qué no hay especies de mediana presencia a pequeña escala? ó ¿por qué hay más especies de alta presencia a pequeña escala?. ¿Por qué hay menos especies de alta presencia a gran escala? ó ¿ por qué hay más especies de mediana presencia a gran escala?. Las respuestas a estas interrogantes podrían estar en que: 1) Cuando aumenta la heterogeneidad de un área, es más difícil que existan especies adaptadas a ese mayor rango de variabilidad ambiental y dichas especies se presentan, por ello, en un número menor de parcelas (paso de la bimodalidad a la unimodalidad); y 2) Cuando disminuye la heterogeneidad de un área, es más fácil encontrar especies presentes por toda

ella, especies mejor adaptadas al rango de variación ambiental que decrecerían la abundancia de las competitivamente inferiores (paso de la unimodalidad a la bimodalidad). Esta última hipótesis requiere del concurso de la competencia y en ella la heterogeneidad de un área, no es solo función de su tamaño, sino también de la diversidad abiótica y biótica. Podría predecirse que, en ecosistemas con una diversidad mayor, la distribución de frecuencias se alejaría de la bimodalidad, aunque el número de parcelas o su tamaño fuera igual que en otro área con menor diversidad.

En nuestro caso, pequeños incrementos de la heterogeneidad debido al cambio de vertiente o al cambio de zona, parecen estar en el origen de la bimodalidad de las distribuciones de frecuencias encontradas. En ellas, el punto de inflexión mínimo se corresponde con el número de unidades a partir del cual esa heterogeneidad se manifiesta (3 ó 4 zonas, 4 excrementos). O sea, un incremento de heterogeneidad a pequeña escala produce una distribución de frecuencias bimodal, algo contrario a lo hipotetizado anteriormente, pero conforme con la distribución esperable a pequeña escala. A una escala local, cualquier modificación ambiental puede provocar que existan algunas especies ceñidas o propias en ese momento de cada una de las parcelas. La bimodalidad no requiere, de esta manera, del concurso de la competencia actual, sino que es el resultado de que unas especies estén mejor adaptadas que otras a las variaciones ambientales que existen en un área. El mínimo en la bimodalidad sería consecuencia de la falta de especies en el ecotono, o del insuficiente muestreo gradual entre esas dos parcelas supuestamente homogéneas.

El ambiente puede modificarse brusca o gradualmente a lo largo del espacio, para una determinada variable. Corrientemente, las discontinuidades y los cambios de fase no se ajustan bien a la idea preconcebida e ideal de una modificación gradual y constante. Cualquier incremento no gradual o cualquier muestreo que no examine la gradación completa, puede dar lugar a la distribución de frecuencias bimodal. Según esto, son necesarios estudios basados en hábitats con muchas posibilidades de ser homogéneos entre sí. En ellos sería esperable que el número de especies se distribuyera unimodalmente. A medida que se incrementa paulatinamente la heterogeneidad, la bimodalidad seguirá apareciendo hasta que el número de especies capaces de estar presentes en ese rango de variación ambiental se hace cero (Figura 120).

Siguiendo a Hanski (1982b), la probabilidad de extinción local decrece si la distribución regional es amplia. Este requisito se cumple en una gran cantidad de especies que tienen abundancias dispares (no olvidemos que hay especies que se distribuyen aleatoriamente con abundancias moderadas) y entre las que aparecen como localizadas, se encuentran unas cuantas adaptadas a condiciones ambientales distintas de las examinadas en esta investigación. Es muy poco lo que conocemos

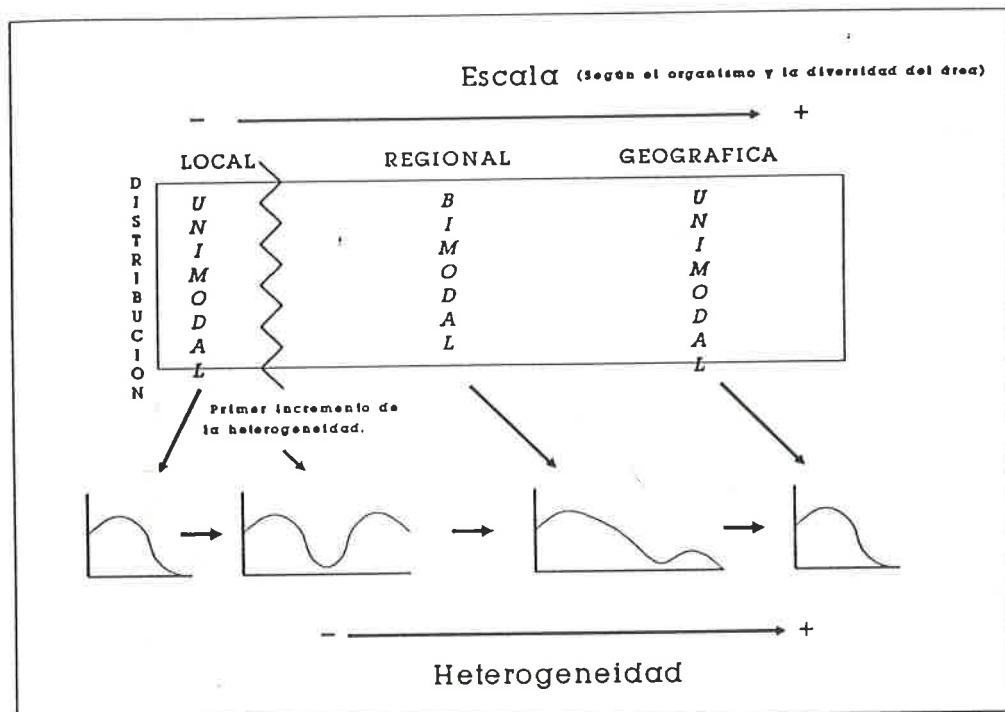


Figura 120.- Esquema ilustrativo del modelo propuesto para explicar la modificación de la distribución del número de especies según la cantidad de parcelas ocupadas

acerca de la autoecología de las especies, menos aún en el caso de aquellas que se capturan infrecuentemente. Por ello, no puede descartarse que las razones que mejor expliquen la desigual abundancia de las especies, sean las adaptaciones diferenciales, exista o no la competencia.

Resulta difícil y subjetivo decidir qué especies son características y cuáles son accesorias. Una inspección de éstas últimas, teniendo en cuenta la distribución espacial y la abundancia, puede permitir establecer con cierta aproximación y cuidado, cuál es el grupo de especies "típico" de unas determinadas condiciones ambientales. En nuestro caso, todas las especies incluidas en la Tabla 48, tienen seguramente poblaciones bien establecidas en los pastizales de altura de Gredos. A ellas deberían añadirse, como especies accesorias, *O.vacca*, *A.elevatus*, *A.porcus*, *A.conspicuus*, *A.coenosus*, *A.fossor*, *A.haemorrhoidalis*, *H.testudinarius*, *S.niger* y, probablemente, *S.laticollis* y *G.flagellatus*. En

total, es posible que 36 especies se reproduzcan en el área de estudio. Resulta curioso comprobar, que el porcentaje de especies que tienen poblaciones establecidas, sea similar en el norte de Europa (Hanski, 1986b) y aquí (72.7 % y 72.0 %).

Para Hanski (1986b), todas aquellas especies con menos de 0.5 individuos por excremento a nivel local, se encuentran con altas probabilidades de extinción en esas poblaciones locales. En este caso, nosotros únicamente tendríamos a *A.elevatus* y probablemente *S.niger*, *H.testudinarius* y *A.porus*, y aún entonces sería necesario desconfiar debido a lo poco que conocemos de su autoecología. Todas estas 36 especies van a ser objeto de un análisis posterior, con el fin de establecer su solapamiento temporal, y constituirán el centro de atención en la investigación biogeográfica.

Existen muchas razones que pueden motivar la rareza de una especie (Rabinowitz, 1981). Efectivamente, una especie puede ser poco abundante y localizada en un área porque este lejos de sus condiciones ambientales ideales, pero también porque su tamaño sea mayor (Gaston y Lawton, 1988b), porque estén aisladas por alguna barrera o pudieran haber sido abundantes en el pasado (causas históricas), por su baja eficiencia energética respecto a los recursos disponibles, por competencia, etc., o simplemente parecen raras porque no se han capturado. Si las especies raras se mantienen sobretodo a causa de su persistencia regional, su colonización continuada y la ausencia de competencia entre ellas, como propone Hanski (1982b), es una cuestión no elucidada. Posiblemente, las causas de la rareza sean una combinación de muchos factores, unos de mayor peso que otros dependiendo de la especie.

### 5.7.- Conclusiones.

1.- Entre excrementos cercanos, las especies se distribuyen aleatoriamente en la mayoría de los casos y, a medida que se incrementa la escala espacial, es más frecuente un tipo de distribución contagiosa, como consecuencia del aumento de la heterogeneidad ambiental y, supuestamente, de la variación espacial del éxito reproductivo y la supervivencia.

La agregación intraespecífica evidente entre heces cercanas, no se produce nunca cuando las abundancias son elevadas. La Ley de Taylor se cumple y los valores de  $b$  son similares a los de otros estudios, pero el fenómeno no es densidad dependiente. Ahora bien, en ocasiones, la abundancia varía notablemente entre excrementos, en cuyo caso podría hablarse de una distribución agregada a escala local. Dicha agregación no

tendría por qué incrementar forzosamente, la competencia intraespecífica de las especies que la posean, ya que un aumento del tamaño disminuiría la abundancia con la que aparece esta competencia.

Se propone que la agregación, al estar condicionada por la fenología, facilita el encuentro sexual por sí misma, y que algunas características intrínsecas de las especies, como la actividad diaria de vuelo, junto a la heterogeneidad ambiental y la atractividad diferencial de las heces, podrían causar estos fenómenos agregativos. Fenómenos que serían consecuencia de la propia efimeridad del hábitat, y que tenderían a desaparecer conforme aumente el tiempo de atractividad de las heces.

2.- Incrementos de la abundancia producen una disminución de la variación espacial de las poblaciones, mucho más acusadamente cuanto menor es la escala espacial considerada.

Al comienzo de los períodos fenológicos de las especies, se observa un aumento de las distribuciones agregadas. Como consecuencia, este tipo de distribuciones son más frecuentes en los períodos y las zonas que sufren cambio climático y, por tanto, poseen especies con poblaciones emergentes. Por ese mismo motivo, aquellas especies con restricciones climáticas más acusadas, que varían su aparición estacional entre prados adyacentes, muestran una distribución agregada a escala regional aunque tengan poblaciones numerosas.

La posesión de una alta valéncia ecológica por parte de algunas especies, parece estar positiva e intimamente relacionada con una distribución aleatoria a cualquier escala, ya que posiblemente, permite la dispersión y colonización de zonas con condiciones ambientales dispares.

El tamaño de las especies se ha evidenciado como un factor influyente sobre la distribución espacial. Mediante el aumento del tamaño, podría possibilitarse también una independencia mayor respecto a las condiciones ambientales y, como antes, una mejor capacidad colonizadora.

Se postula que la diferenciación por tamaños, ha podido ser una estrategia evolutiva aparecida en líneas filogenéticamente distintas, a causa de los procesos competitivos.

3.- Las especies capturadas muestran una distribución bimodal respecto a la abundancia, debido a la existencia de especies de Aphodiidae con poblaciones numerosas. Este patrón bimodal, no

está originado porque la comunidad sea una mezcla de especies autoctonas y especies aloctonas mal representadas numéricamente, sino que es consecuencia de la presencia de este grupo sistemático, caracterizado por su menor tamaño relativo y por su dominancia en las latitudes septentrionales.

Las especies también se distribuyen bimodalmente, en ocasiones, respecto al número de zonas o excrementos ocupados. En contraposición al modelo de las especies centrales y satélites, se propone que el incremento constante de un área se corresponde con un aumento de la heterogeneidad ambiental y esta bimodalidad se produce inevitablemente, encontrándose una disminución del número de especies en aquel intervalo en el que el número de parcelas aumenta notablemente dicha heterogeneidad. La bimodalidad dependería de la escala y desapareciendo a gran escala, debido a la ausencia de especies capaces de sobrevivir sobre un amplio rango de variación ambiental.

El escaso conocimiento de la autoecología de las especies, nos hace ser cautos a la hora de decidir si poseen poblaciones reducidas en el área de estudio. Únicamente 14 de las 50 especies recolectadas, es posible que estén bien establecidas en los pastizales de altura de Gredos y, a la vez, posean poblaciones poco numerosas. Aún en estos casos la afirmación debe tomarse con precaución. En conjunto, 36 especies de Escarabeidos (un 72% del total) tienen, seguramente, poblaciones bien establecidas en este área reproduciéndose en ella.

## 6.- LA ESTACIONALIDAD.

### 6.1.- Antecedentes generales.

La fenología de una especie, resulta del conjunto de adaptaciones que permiten sincronizar sus acontecimientos biológicos fundamentales con las condiciones climáticas, de modo que el conjunto y cada uno de esos acontecimientos (crecimiento, reproducción y desarrollo) eviten los períodos menos propicios para la especie. Las variaciones climáticas anuales en los ecosistemas templados, dan lugar a épocas desfavorables para algunas especies de insectos, a las que tienen que acomodarse los ciclos biológicos de las especies.

Una adaptación fundamental en los insectos a la estacionalidad es la diapausa. Para Tauber y col. (1986), la diapausa es un estado de baja actividad metabólica asociado a un incremento de resistencia, que aparece en una fase genéticamente determinada del ciclo vital de una especie y que se produce como consecuencia de algunos estímulos que preceden a las condiciones desfavorables. Tanto su carácter anticipatorio como la irreversibilidad del proceso una vez iniciado, son las características generales que diferencian la diapausa de la quiescencia, esta última en respuesta a la aparición de condiciones desfavorables de carácter acíclico (Tauber y col. op. cit.). Cualquiera de los estadios de una especie puede entrar en diapausa, pero es usual que solo uno de ellos la sufra para cada especie (Roff, 1980).

La existencia de diapausa requiere mecanismos medidores del tiempo y mecanismos de control neuroendocrino. Ambos parecen estar bajo control poligénico y son de fácil alteración, aunque no de supresión mediante selección artificial o natural (ver por ejemplo Danilevsky y col., 1970; House, 1967 ó Riedl y Croft, 1978). Por lo que respecta a los estímulos que hacen de señal anticipatoria para el inicio de la diapausa, destacan sobretodo el fotoperiodo y la temperatura. Esta última generalmente modula la respuesta al fotoperiodo, aunque puede ejercer de estímulo principal (Beck, 1983 y 1984). También la alimentación, la densidad poblacional o la humedad pueden actuar como estímulos iniciadores (ver por ejemplo Istock y col., 1975; Krysan, 1978 ó Hagstrum y Silhacek, 1980).

En los coleópteros coprófagos apenas existe información acerca de los estímulos que provocan la diapausa, aunque parece que la temperatura ejerce un papel fundamental (Edwards, 1986a; 1986b y 1988). En Dípteros coprófagos y necrófagos, la temperatura, la humedad y el acortamiento del fotoperiodo se han mostrado factores inductores de diapausa (Ring, 1967a, Cragg y Cole, 1952 y Fraser y Smith, 1963), existiendo también un efecto materno constatado (Ring, 1967b).

presumiblemente, tanto los fríos invernales como la fuerte desecación durante el estío, son períodos desfavorables para el desarrollo en estos insectos, pero la cuantificación de su importancia según los diferentes taxones no ha sido elucidada.

Según Hanski (1980e), ya que el recurso excremento varía poco a lo largo del año, debería esperarse que el momento de aparición estacional entre las especies fuera variable. Es decir, que la dimensión estacional fuera efectiva a la hora de decrecer la aparición simultánea de las especies y por tanto la posible competencia. La escasa variación anual del recurso excremento es una suposición "a priori" a la que hay que hacer dos salvedades. Por una parte, en los sistemas extensivos de explotación ganadera fuertemente condicionados por el hombre, el recurso excremento ha de resultar mucho más predecible que en los biomas herbaceos salvajes, en donde las migraciones anuales de los grandes herbívoros pueden incrementar la variación en la producción de estos recursos. Este efecto, que podría aparecer también como consecuencia de la trashumancia en el pastoralismo mediterráneo, no ha sido estudiado aún y desconocemos su influencia sobre la estacionalidad en los coleópteros coprófagos. Por otra parte, existen algunas investigaciones que destacan la variación en la composición de las heces de herbívoros según los períodos de crecimiento vegetal, de modo que la oviposición de Escarabeidos y Dipteros se ve afectada (Tyndale-Biscoe y col., 1981; Matthiessen y Hayles, 1983; Ridsdill-Smith, 1986 y Macqueen y col., 1986). Así pues, el recurso excremento podría no ser tan homogéneo estacionalmente como se supone y ello debería de tenerse en cuenta a la hora de interpretar la estacionalidad en los Escarabeidos.

En los Aphodiidae norteuropeos, existe mucha diferencia en la abundancia de una especie entre zonas contiguas, debido a que la aparición estacional se modifica notablemente a lo largo del espacio (Hanski, 1980e), incrementando por tanto la variación espacial de estas comunidades a escala regional. La amplitud de nicho en esta dimensión temporal no está relacionada con la abundancia (Hanski y Koskela, 1978), lo que significa que las poblaciones numerosas no tienen una mayor permanencia estacional. Es decir, no es una característica dependiente de la densidad, pues probablemente tiene que ver con adaptaciones biológicas al clima fijadas genética y neurohormonalmente.

Esta variación de la aparición estacional es notoria también latitudinalmente. Entre dos localidades de Inglaterra y Finlandia, existe una correlación positiva significativa en la aparición estacional de las especies que son comunes a ambas localidades (Hanski, 1980f). Este acomodamiento espacial del ciclo biológico es un fenómeno corriente en insectos y puede afectar al momento de inicio o a la duración de la diapausa, al estado sensitivo a la misma, o a las tasas de desarrollo pre o postdiapaúsicas (Coulson y col., 1976;

Ferrari y Hebert, 1982 ó Bradshaw y Lounibos, 1977; entre otros muchos).

Entre los Scarabaeoidea copro-necrófagos que habitan las áreas tropicales o subtropicales, la aparición desigual de las especies a lo largo del año, aumenta conforme incrementa la variación climática anual. En las sabanas, las épocas lluviosas marcan los períodos de actividad (Doube, 1987, Davis, 1987 ó Anderson y Coe, 1974). En los bosques tropicales, la estacionalidad es escasa o inexistente (Peck y Forsyth, 1982 ó Hanski, 1989), y aparece cuando la climatología alterna épocas secas y lluviosas (Janzen, 1983). En las regiones africanas de clima mediterráneo, existen dos picos de actividad principales, ligados a los períodos de lluvias otoñales y primaverales (Davis, 1987), tal y como ocurre en el área mediterránea (por ejemplo, Lumaret y Kirk, 1987 ó Lumaret, 1989) e incluso, dentro de los Aphodiidae, en Europa del norte (Hanski, 1980f). Todo ello viene a corroborar que los períodos de sequedad, además de los de intenso frío, son los que más condicionan el ciclo vital de estas especies, y que las lluvias parecen ejercer un efecto importante sobre la emergencia de las poblaciones, como han destacado algunas investigaciones en nuestro país (Veiga, 1985 y Palmer y col., 1989b).

En ocasiones se ha establecido que las condiciones de sequedad producen quiescencia en un estadio de ciclo biológico diferente del que sufre la diapausa, la cual se origina por otro tipo de estímulos y en una época climática distinta (Ando, 1972 ó Krysan, 1978). En los Scarabaeoidea no sabemos si los períodos secos inducen diapausa o quiescencia. Entre los Scarabaeidae, los estadios larvarios se encuentran protegidos y aprovisionados de alimento en una cámara, más o menos complicada, elaborada por los adultos bajo el suelo (Halffter y Edmonds, 1982), que permite a las especies resistir los períodos secos. Además, la arquitectura de los nidos producidos parece variar en condiciones de falta de humedad, de modo que se disminuye notablemente la relación superficie volumen de los mismos (Rougon y Rougon, 1983 ó Barkhouse y Ridsdill-Smith, 1986). Los Aphodiidae no manifiestan, en términos generales, este tipo de comportamiento. Sin embargo existen excepciones. Algunas especies (subgénero *Colobopterus*) poseen una estrategia nidificadora similar a la de los Scarabaeidae (Rojewski, 1983). En otras ocasiones son las larvas las que, como consecuencia de su movilidad, entierran su alimentación bajo el suelo (Lumaret, 1989; Romero Samper y Martín Piera, com. pers.) o van migrando dentro del excremento conforme este se seca (Lumaret, 1975). Por último, también hay casos en los que la sequedad modifica el comportamiento de las especies, de modo que estas tienden a cleptoparasitar los nidos de otras (Rougon y Rougon, 1980). Así pues, aunque con excepciones, parece que la tendencia general en los Aphodiidae es poseer ciclos vitales menos adaptados hacia las condiciones de sequedad.

Como hemos visto, si el recurso excremento resulta constante es posible esperar que la estacionalidad sea efectiva a la hora de separar las especies (Hanski, 1980e). Es esta una cuestión de importancia, sobre la cual se ha especulado tratando de evaluar el papel de la competencia. Entre los coleópteros coprófagos y sus recursos no existe interacción recíproca. Es decir, el nivel de los recursos no depende de la diversidad y abundancia de las poblaciones. En los coleópteros coprófilos predadores sí existe esa interacción y, por tanto, al variar su recurso estacionalmente, el solapamiento de las especies a lo largo del año es mucho mayor (Hanski y Koskela, 1977 y 1979)).

Las especies de Aphodiidae norteeuropeos se encuentran espaciadas estacionalmente más de lo esperado al azar (Hanski, 1980f) y se dividen en dos grupos fenológicos principales: uno primaveral y otro otoñal. Aunque pequeños grupos de especies solapan en su aparición estacional, la impresión general es que el conjunto de las especies están bien segregadas en esta dimensión (White, 1960; Hanski y Koskela, 1979; Hanski, 1980e ó Holter, 1982). Como el mismo Hanski (1980f) señala, este resultado hay que tomarlo con prudencia, ya que los períodos climáticos adversos y la adaptación del ciclo biológico a éstos, pueden disminuir el periodo sobre el cual es posible segregarse estacionalmente, con lo que el solapamiento real sería mayor del observado. Además, sería conveniente no perder de vista, como hemos comentado antes, la posibilidad de que el recurso excremento no sea tan constante a lo largo del año como era de prever. Sin embargo, cuando la diversidad es mayor la variación espacial de las comunidades entre prados adyacentes es superior (Hanski, 1980f y 1980c) y la variación espacial intraespecífica en el momento de aparición estacional es también mayor (Hanski, 1980e). Ello permite sospechar un cierto efecto competitivo y posibilita lanzar la hipótesis de que cuanto mayor sea la diversidad, menor ha de ser el solapamiento estacional de las especies.

Hanski y Kuusela (1983) aportan un resultado acerca de una especie (*Aphodius ater*) que, tal vez, modifique su fenología como consecuencia de la competencia con otras especies. También la diferencia de tamaño entre las especies que aparecen durante el verano en Europa del norte, podría ser una prueba más a favor de la importancia de la estacionalidad en el reparto de recursos (Hanski y Koskela, 1979).

En los coleópteros necrófagos, también se ha constatado el reparto estacional de las especies, proponiéndose éste como evidencia de segregación por competencia (Anderson, 1982). Según Hanski (1980f) aunque no haya muchas evidencias de competencia actual, el reparto estacional podría ser el resultado de interacciones pasadas. Para Holter (1982) el metabolismo microbiano en las heces no es constante a lo largo del año, mostrando un patrón bimodal en su actividad, y las especies con una grán relevancia en la descomposición de éstas, se segregan estacionalmente siguiendo este patrón. Es decir, el recurso alimentario de los Escarabeidos coprófagos

no sería homogéneo a lo largo del año y sólo sería limitante en unas épocas. Por ello, la segregación estacional observada entre grupos de especies no es posible que sea debida a competencia.

En nuestro país, la gran mayoría de las investigaciones realizadas se limitan a establecer la fenología de las diferentes especies capturadas (ver por ejemplo Galante, 1979, 1981 y 1983; Veiga, 1982; Salgado Costas, 1983; Avila y Sanchez-Piñero, 1988; Avila y Pascual, 1988a; Rodriguez-Romo y col., 1988 ó Galante y col., 1989), con algún caso aislado de clasificación por edades de las poblaciones de una especie a lo largo del tiempo, en base a diferentes tipos de caracteres (Lumbreras y col., 1990 y 1991). En otros casos se indica, además, la variación estacional de la riqueza y la abundancia de estas comunidades (Martín Piera y col., 1986; Avila y Pascual, 1988b, Avila y Fernandez-Sigler, 1988b; Palmer y col., 1988a y 1988b) corroborándose que en nuestras latitudes existen dos picos principales de actividad: uno primaveral y otro otoñal, con un solapamiento del nicho estacional entre las especies pequeño (Palmer y col., 1988b). Lobo (1982 y 1985) analiza la modificación de estas comunidades a lo largo del año y propone la existencia de un relevo faunístico estacional y espacial del tipo "Aphodiidae / condiciones frías y humedas - Scarabaeidae / condiciones cálidas y secas" que actuaría a grandes rasgos, condicionando incluso las preferencias troficas, dentro del marco de un modelo laxo. Dicho relevo faunístico es ratificado por Martín Piera (1984), proponiéndose que su origen podría estar en la distinta procedencia biogeográfica de ambos taxones (Lobo, 1985).

### 5.2.- Objetivos.

Los resultados y conclusiones del anterior capítulo de este trabajo y de las investigaciones anteriormente enumeradas, nos permiten plantear una serie de objetivos básicos con el fin de indagar acerca de: La importancia de la estacionalidad a la hora de facilitar la coexistencia y su relación con la distribución espacial a escala regional; y la posibilidad de que dicha segregación estacional se corresponda taxonómica y biogeográficamente. Dichos objetivos son:

- A.- Examinar la variación espacial y estacional en la composición de las comunidades de Scarabaeoidea coprófagos.
- B.- Conocer si la aparición estacional intraespecífica se modifica entre zonas adyacentes y cuales son sus características generales.

C.- Verificar la supuesta segregación estacional y espacial entre grandes grupos taxonómicos.

D.- Comprobar el grado de solapamiento estacional entre las especies y el valor de la estacionalidad como dimensión sobre la que se segregan las diferentes especies.

### 6.3.- Diseño experimental.

El trabajo de campo ha sido ya especificado en el apartado 5.4.1. (página 125) y el tratamiento de los datos no difiere del utilizado anteriormente (página 128). Los índices de diversidad de Hill, amplitud de nicho (AN) y aparición media estacional utilizados (AME), los de solapamiento general (SG) y solapamiento de nicho específicos (SNE), así como las características generales de los análisis de asociación y agrupamiento realizados, se describen en el apartado 4.4.2. (página 40).

Como novedades en el tratamiento de los datos se ha utilizado, en el análisis de agrupamiento, la Distancia de Cuerda (CRD) como medida de similitud entre las muestras. Pielou (1984) presenta una ilustración geométrica de esta medida, que valora más la proporción relativa de cada especie en las muestras, que su abundancia absoluta. Sobretodo por este motivo, Ludwig y Reynolds (1988) recomiendan el uso de este índice, cuyos resultados son altamente concordantes con los de la Distancia Euclídea Relativa (RED) y la Distancia Absoluta Relativa (RAD). CRD varía entre 0 y la raíz cuadrada de 2 (1.414) como valor de mínima similitud.

También se ha usado el ya famoso índice de diversidad de Shannon ( $H'$ , Shannon y Weaver, 1949) y el índice de equitatividad ( $E$ ) recomendado por Alatalo (1981), ya que su valor apenas se ve afectado por el número de especies presentes o el tamaño de la muestra, y tiende a cero cuanto más dominante es una especie en la comunidad. Este índice de equitatividad se calcula como:

$$E = \frac{(1/\lambda) - 1}{e - 1}$$

. . . en donde  $e$  es la base de los logaritmos neperianos,  $H'$  es el índice de diversidad de Shannon y  $\lambda$  es el índice de diversidad de Simpson (1949).

#### 6.4... - Resultados.

##### 6.4.1.- Características faunísticas generales de las zonas de estudio y similitud entre ellas.

Comparando el número total de especies capturadas en cada una de las cinco zonas (Figura 121), podemos comprobar que un incremento de la altitud, tanto en la vertiente meridional como en la vertiente septentrional, produce una disminución de la riqueza faunística. En la vertiente sur la riqueza disminuye un 48% en 500 metros de desnivel, mientras que en la vertiente norte ese descenso es del 28%. La diversidad, medida mediante los índices de Hill ( $N_1$ ) y Shannon ( $H'$ ), disminuye con la altitud en la vertiente septentrional como era de esperar, pero aumenta en la vertiente meridional a medida que ascendemos. La equitatividad ( $E$ ) presenta valores muy semejantes en las zonas de la vertiente norte y en la zona de mayor altura, y valores mucho menores pero semejantes entre si en las zonas de la vertiente sur. Así pues, aunque el número de especies es superior en las zonas más meridionales, los valores de la diversidad y la equitabilidad parecen asegurar que existe un reparto más desequilibrado entre las abundancias de estas especies.

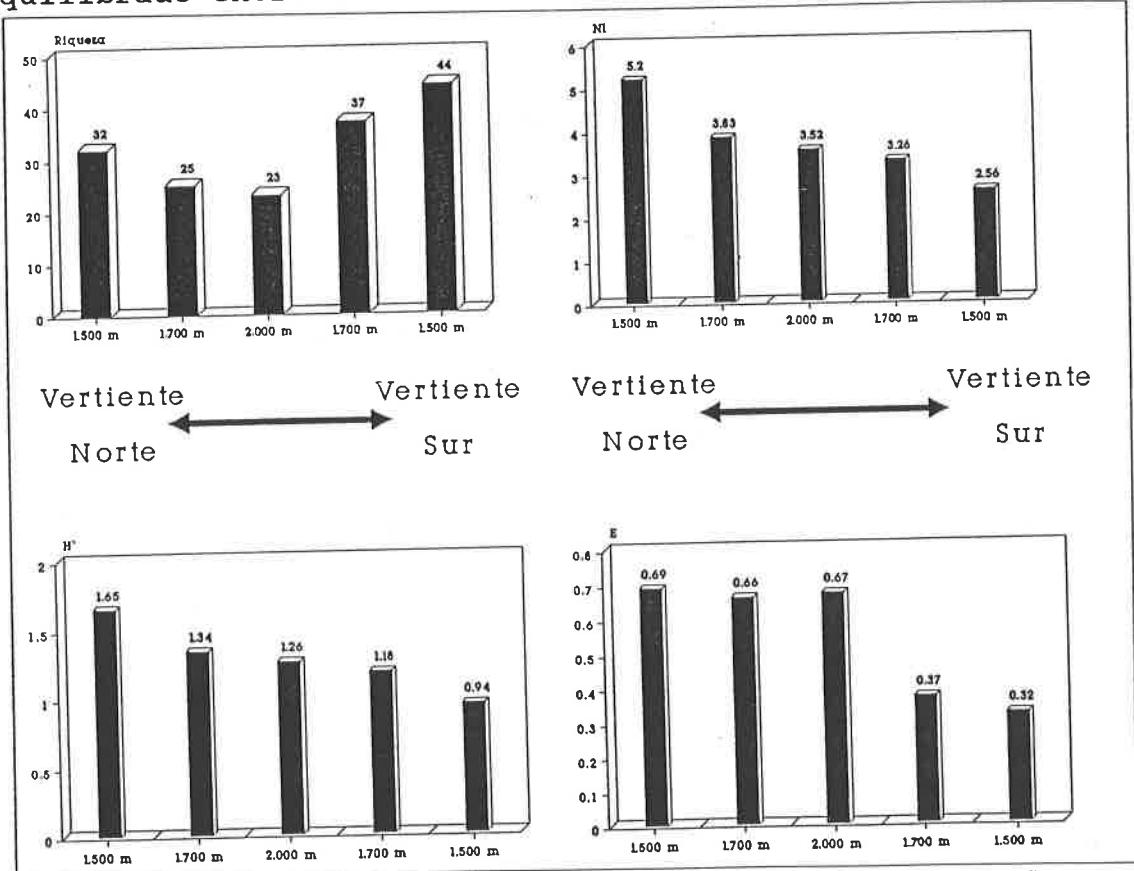


Figura 121.- Número de especies capturadas en cada una de las cinco zonas y valores de la diversidad de Hill ( $N_1$ ), de Shannon ( $H'$ ) y de la equitatividad ( $E$ ).

La abundancia y la biomasa son bastante inferiores en las zonas de la vertiente sur y apenas se modifican con la altitud (Figura 122). En la vertiente norte la abundancia se incrementa en la zona 2 y la biomasa se reduce ostensiblemente cuando alcanzamos la zona de mayor altura. De esta forma, aunque el número de especies se reduce con la altitud, la biomasa o la abundancia pueden no variar apenas e incluso aumentar. De idéntica manera, aunque las zonas de la vertiente meridional posean riquezas superiores, ello supone abundancias y biomassas menores.

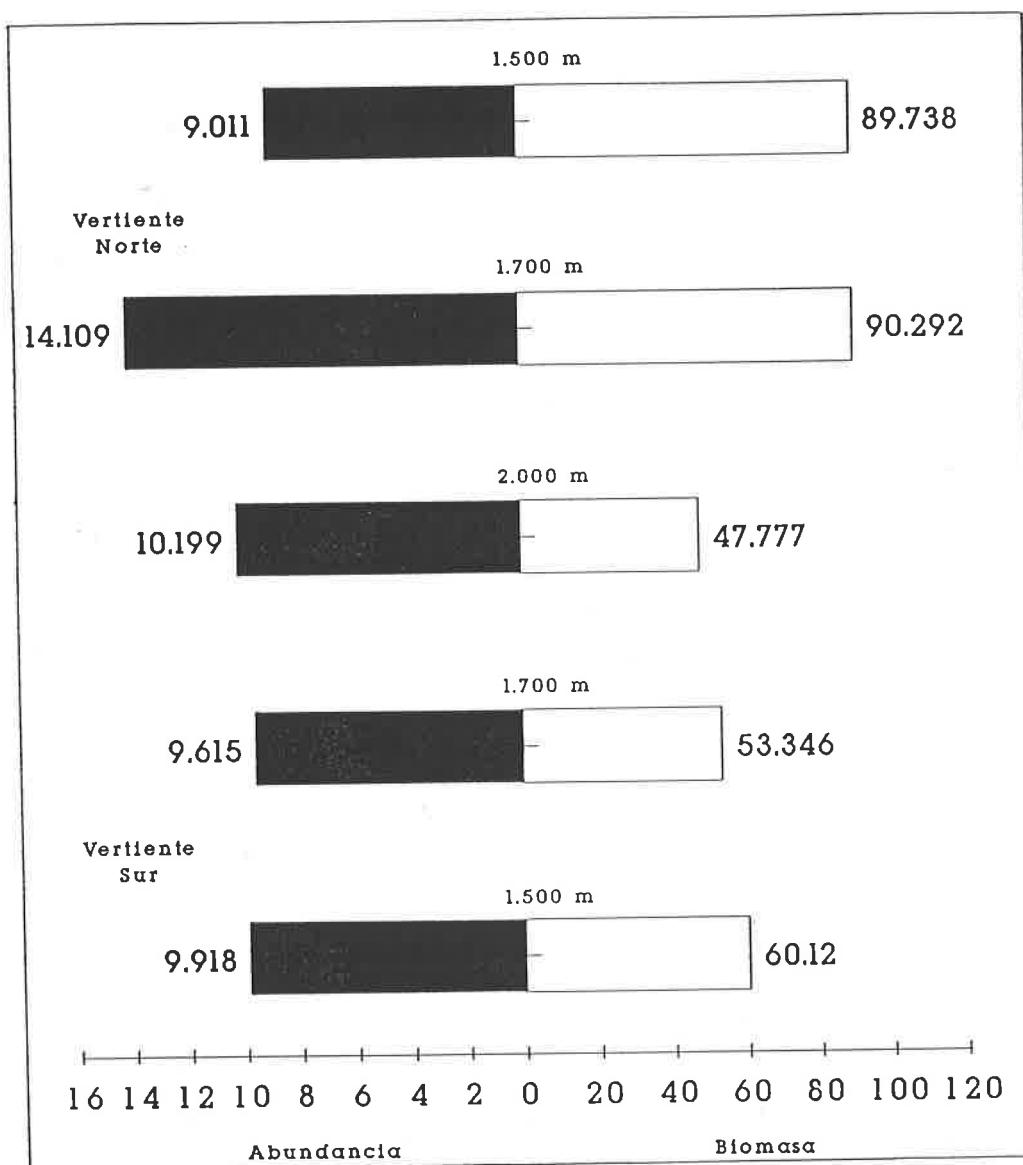


Figura 122.- Número total de individuos capturados (en miles) en cada una de las cinco zonas y valor de la biomasa total expresada en gramos de peso seco.

## 1.500 m. VERTIENTE NORTE

MUESTREOS ESPECIES	MAY	JUN	JUL	AGO	SEP	OCT	total	AN	AME
<i>Caccobius schreberi</i>	0	3	0	0	0	0	3	1	2
<i>Copris lunaris</i>	9	64	0	0	1	0	74	1,31	1,92
<i>Euoniticellus fulvus</i>	1	59	0	5	4	4	73	1,51	2,51
<i>Onthophagus similis</i>	19	45	0	0	4	6	74	2,25	2,23
<i>Onthophagus fracticornis</i>	4	0	0	0	4	22	30	1,74	5,2
<i>Onthophagus joannae</i>	0	0	0	0	1	0	1	1	5
<i>Onthophagus stylocerus</i>	69	36	0	0	0	0	105	1,82	1,34
<i>Onthophagus taurus</i>	0	2	0	0	0	0	2	1	2
<i>Onthophagus punctatus</i>	0	1	0	0	0	0	1	1	2
<i>Aphodius scrutator</i>	0	0	1	2	0	0	3	1,8	3,67
<i>Aphodius affinis</i>	0	0	0	0	0	844	844	1	6
<i>Aphodius contaminatus</i>	0	0	0	0	15	1517	1532	1,02	5,99
<i>Aphodius sphacelatus</i>	829	0	0	0	0	2215	3044	1,66	4,64
<i>Aphodius distinctus</i>	1	0	0	0	0	33	34	1,06	5,85
<i>Aphodius fimetarius</i>	1	4	0	0	0	3	8	2,46	3,38
<i>Aphodius foetidus</i>	0	1	0	0	36	0	37	1,06	4,92
<i>Aphodius conjugatus</i>	1	0	0	0	0	0	1	1	1
<i>Aphodius bonvouloiri</i>	0	2906	14	0	0	0	2920	1,01	2
<i>Aphodius scybalarius</i>	0	0	0	0	0	3	3	1	6
<i>Aphodius ictericus</i>	0	0	3	6	15	2	26	2,47	4,62
<i>Aphodius fossor</i>	0	2	0	0	0	0	2	1	2
<i>Aphodius haemorrhoidalis</i>	0	3	1	1	0	0	5	2,27	2,6
<i>Aphodius porcus</i>	0	0	0	0	0	3	3	1	6
<i>Aphodius merdarius</i>	38	0	0	0	0	3	41	1,16	1,37
<i>Aphodius coenosus</i>	23	3	0	0	0	0	26	1,26	1,12
<i>Aphodius scrofa</i>	9	2	0	0	0	0	11	1,42	1,18
<i>Aphodius annamariae</i>	0	0	0	0	1	0	1	1	5
<i>Heptaulaculus testudinarius</i>	2	0	0	0	0	0	2	1	1
<i>Geotrupes ibericus</i>	0	0	0	3	21	19	43	2,28	5,37
<i>Geotrupes stercorarius</i>	0	32	0	0	5	5	42	1,64	2,83
<i>Geotrupes mutator</i>	5	2	0	0	2	10	19	2,71	4,16
<i>Sericotrupes niger</i>	0	1	0	0	0	0	1	1	2
Abundancia total	1011	3166	19	17	109	4689	9011	2,46	4,01
Biomasa	7913	49270	133	936	8550	23080	89738	2,6	3,25
Riqueza	14	17	4	5	12	15	32		

Tabla 50.- Número de individuos capturados durante cada uno de los muestreos mensuales realizados en la estación septentrional ubicada a 1.500 metros. Se ofrecen los totales de abundancia, biomasa y riqueza por meses, además de la abundancia total de cada especie, su amplitud de nicho estacional (AN) y su aparición media estacional (AME).

## 1.700 m. VERTIENTE NORTE

MUESTREOS ESPECIES	MAY	JUN	JUL	AGO	SEP	OCT	total	AN	AME
<i>Copris lunaris</i>	0	2	0	0	0	0	2	1	2
<i>Euoniticellus fulvus</i>	0	27	0	0	3	4	34	1,53	2,74
<i>Onthophagus similis</i>	3	72	0	0	10	73	158	2,35	4,02
<i>Onthophagus fracticornis</i>	0	0	0	0	1	15	16	1,13	5,94
<i>Onthophagus stylocerus</i>	8	73	0	0	0	0	81	1,22	1,9
<i>Onthophagus lemur</i>	4	18	0	0	0	0	22	1,42	1,82
<i>Onthophagus taurus</i>	0	1	0	0	0	0	1	1	2
<i>Aphodius frigidus</i>	0	1	0	0	0	0	1	1	2
<i>Aphodius scrutator</i>	0	1	0	0	3	0	4	1,6	4,25
<i>Aphodius affinis</i>	0	0	0	0	0	1614	1614	1	6
<i>Aphodius contaminatus</i>	0	0	0	0	26	7160	7186	1,01	6
<i>Aphodius sphacelatus</i>	254	1	0	0	0	784	1039	1,59	4,77
<i>Aphodius distinctus</i>	2	0	0	0	0	52	54	1,08	5,81
<i>Aphodius fimetarius</i>	5	17	0	0	11	6	39	3,23	3,33
<i>Aphodius foetidus</i>	2	2	0	0	18	1	23	1,59	4,43
<i>Aphodius conjugatus</i>	4	0	0	0	0	9	13	1,74	4,46
<i>Aphodius bonvouloiri</i>	1	3716	32	0	0	0	3749	1,02	2,01
<i>Aphodius scybalarius</i>	0	0	3	0	0	1	4	1,6	3,75
<i>Aphodius ictericus</i>	0	0	0	4	0	1	5	1,47	4,4
<i>Aphodius granarius</i>	0	2	0	0	0	0	2	1	2
<i>Aphodius merdarius</i>	0	1	0	0	0	0	1	1	2
<i>Aphodius scrofa</i>	0	3	0	0	0	0	3	1	2
<i>Geotrupes ibericus</i>	0	1	0	2	14	23	40	2,19	5,45
<i>Geotrupes stercorarius</i>	2	5	0	0	1	6	14	2,97	3,79
<i>Geotrupes mutator</i>	0	2	0	0	0	2	4	2	4
Abundancia total	285	3945	35	6	87	9751	14109	1,8	4,77
Biomasa	1574	33200	252	541	4497	50229	90293	2,24	4,37
Riqueza total	10	18	2	2	9	15	25		

Tabla 51.- Número de individuos capturados durante cada uno de los muestreos mensuales realizados en la estación septentrional ubicada a 1.700 metros. Se ofrecen los totales de abundancia, biomasa y riqueza por meses, además de la abundancia total de cada especie, su amplitud de nicho estacional (AN) y su aparición media estacional (AME).

## 2.000 m. ZONA DE CUMBRES

MUESTREOS ESPECIES	MAY	JUN	JUL	AGO	SEP	OCT	total	AN	AME
<i>Euoniticellus fulvus</i>	0	29	0	1	0	0	30	1,07	2,07
<i>Euonthophagus amyntas</i>	0	1	0	0	0	0	1	1	2
<i>Onthophagus similis</i>	2	48	1	3	0	41	95	2,26	3,78
<i>Onthophagus fracticornis</i>	0	0	0	0	0	12	12	1	6
<i>Onthophagus joannae</i>	0	1	0	0	0	0	1	1	2
<i>Onthophagus grossepunctatus</i>	0	1	0	0	0	0	82	1	2
<i>Onthophagus stylocerus</i>	0	82	0	0	0	0	172	1,01	1,99
<i>Onthophagus lemur</i>	1	171	0	0	0	0	7	1,81	2
<i>Onthophagus vacca</i>	1	5	1	0	0	0	8	2,46	3,63
<i>Aphodius scrutator</i>	0	3	1	0	4	0	3859	3859	1
<i>Aphodius affinis</i>	0	0	0	0	2	4777	4779	1	6
<i>Aphodius contaminatus</i>	0	0	0	0	0	212	235	1,21	5,51
<i>Aphodius sphacelatus</i>	23	0	0	0	0	23	23	1	6
<i>Aphodius distinctus</i>	0	0	0	0	0	19	42	2,42	3,98
<i>Aphodius fimetarius</i>	1	19	0	1	2	19	4	2,67	2,5
<i>Aphodius foetidus</i>	1	2	0	0	1	0	16	1	6
<i>Aphodius conjugatus</i>	0	0	0	0	0	0	802	1	2
<i>Aphodius bonvouloiri</i>	0	800	2	0	0	0	1	1	6
<i>Aphodius porcus</i>	0	0	0	0	0	0	2	1	2
<i>Aphodius scrofa</i>	0	2	0	0	0	5	15	3,81	4,67
<i>Geotrupes ibericus</i>	0	2	1	2	5	5	10	1,52	5,5
<i>Geotrupes stercorarius</i>	0	1	0	0	1	8	2	1	6
<i>Geotrupes mutator</i>	0	0	0	0	0	2	23		
Abundancia	29	1167	6	7	15	8975	10199	1,27	5,52
Biomasa	110	12214	327	555	1747	32824	47777	1,86	4,89
Riqueza	6	15	5	4	6	12	23		

Tabla 52.- Número de individuos capturados durante cada uno de los muestreos mensuales realizados en la estación ubicada en la linea de cumbres a 2.000 metros. Se ofrecen los totales de abundancia, biomasa y riqueza por meses, además de la abundancia total de cada especie, su amplitud de nicho estacional (AN) y su aparición media estacional (AME).

## 1.700 m. VERTIENTE SUR

MUESTREOS ESPECIES	MAY	JUN	JUL	AGO	SEP	OCT	total	AN	AME
<i>Scarabaeus laticollis</i>	0	1	0	0	0	0	1	1	2
<i>Gymnopleurus flagellatus</i>	0	1	0	0	0	0	1	1	2
<i>Caccobius schreberi</i>	0	4	0	0	0	0	4	1	2
<i>Copris lunaris</i>	0	9	0	0	0	0	9	1	2
<i>Euoniticellus fulvus</i>	1	3	5	8	7	14	38	4,2	4,55
<i>Euonthophagus amyntas</i>	0	1	0	0	0	0	1	1	2
<i>Onthophagus similis</i>	124	452	7	1	2	13	599	1,63	1,9
<i>Onthophagus fracticornis</i>	6	1	0	0	1	2	10	2,38	2,5
<i>Onthophagus joannae</i>	14	115	1	0	0	0	130	1,26	1,9
<i>Onthophagus verticicornis</i>	2	4	0	0	0	0	6	1,8	1,67
<i>Onthophagus stylocerus</i>	40	72	0	0	0	0	112	1,85	1,64
<i>Onthophagus lemur</i>	13	127	0	0	0	0	140	1,2	1,91
<i>Onthophagus maki</i>	0	35	0	1	0	0	36	1,06	2,06
<i>Onthophagus vacca</i>	4	0	4	0	0	1	9	2,45	2,44
<i>Onthophagus furcatus</i>	0	8	0	0	0	0	8	1	2
<i>Onthophagus taurus</i>	3	8	3	3	1	0	18	3,52	2,5
<i>Aphodius elevatus</i>	0	0	1	0	0	0	1	1	3
<i>Aphodius erraticus</i>	1	0	0	0	0	0	1	1	1
<i>Aphodius scrutator</i>	0	36	0	0	8	0	44	1,42	2,55
<i>Aphodius affinis</i>	0	0	0	0	0	449	449	1	6
<i>Aphodius contaminatus</i>	0	0	0	0	8	7025	7033	1	6
<i>Aphodius consputus</i>	0	24	0	0	0	0	24	1	2
<i>Aphodius sphacelatus</i>	675	0	0	0	0	17	692	1,05	1,12
<i>Aphodius distinctus</i>	1	0	0	0	0	2	3	1,8	4,33
<i>Aphodius lineolatus</i>	2	1	0	0	0	0	3	1,8	1,33
<i>Aphodius fimetarius</i>	6	9	5	0	0	7	27	3,82	3
<i>Aphodius foetidus</i>	0	64	0	0	0	24	88	1,66	3,09
<i>Aphodius conjugatus</i>	14	0	0	0	0	0	14	1	1
<i>Aphodius bonvouloiri</i>	0	64	0	0	0	0	64	1	2
<i>Aphodius haemorrhoidalis</i>	0	2	1	0	0	0	3	1,8	2,33
<i>Aphodius granarius</i>	4	4	0	0	0	0	8	2	1,5
<i>Aphodius merdarius</i>	3	0	0	0	0	0	3	1	1
<i>Aphodius coenosus</i>	0	1	0	0	0	0	1	1	2
<i>Aphodius scrofa</i>	5	0	0	0	0	0	5	1	1
<i>Geotrupes ibericus</i>	0	5	7	0	2	13	27	2,95	4,41
<i>Geotrupes stercorarius</i>	0	0	0	0	1	1	2	2	5,5
<i>Sericotrupes niger</i>	0	1	0	0	0	0	1	1	2
Abundancia total	918	1052	34	13	30	7568	9615	1,56	5,07
Biomasa	4146	13323	2144	188	1198	32347	53346	2,28	4,46
Riqueza total	18	26	9	4	8	12	37		

Tabla 53.- Número de individuos capturados durante cada uno de los muestreos mensuales realizados en la estación meridional ubicada a 1.700 metros. Se ofrecen los totales de abundancia, biomasa y riqueza por meses, además de la abundancia total de cada especie, su amplitud de nicho estacional (AN) y su aparición media estacional (AME).

MUESTREOS ESPECIES	MAY	JUN	JUL	AGO	SEP	OCT	total	AN	AME
<i>Scarabaeus laticollis</i>	0	0	0	0	1	0	1	1	5
<i>Gymnopleurus flagellatus</i>	0	0	0	1	0	0	1	1	4
<i>Caccobius schreberi</i>	0	6	0	0	0	0	6	1	2
<i>Copris lunaris</i>	1	9	0	0	0	0	10	1,22	1,9
<i>Euoniticellus pallipes</i>	0	1	0	0	0	0	1	1	2
<i>Euoniticellus fulvus</i>	0	10	13	18	16	25	82	4,56	4,4
<i>Euonthophagus amyntas</i>	1	0	0	0	0	0	1	1	1
<i>Onthophagus similis</i>	39	298	0	8	1	3	349	1,35	1,98
<i>Onthophagus fracticornis</i>	7	7	0	0	0	0	14	2	1,5
<i>Onthophagus joannae</i>	1	4	0	0	0	0	5	1,47	1,8
<i>Onthophagus grossepunctatus</i>	0	2	0	1	0	0	3	1,8	2,67
<i>Onthophagus verticicornis</i>	3	10	0	0	0	0	13	1,55	1,77
<i>Onthophagus stylocerus</i>	37	5	0	0	0	0	42	1,27	1,12
<i>Onthophagus lemur</i>	110	155	0	0	0	0	265	1,94	1,58
<i>Onthophagus maki</i>	7	109	0	1	1	0	118	1,17	1,98
<i>Onthophagus vacca</i>	2	5	1	1	0	5	14	3,5	3,5
<i>Onthophagus furcatus</i>	0	4	0	0	0	0	4	1	2
<i>Onthophagus taurus</i>	0	20	3	7	1	4	35	2,58	3,03
<i>Aphodius elevatus</i>	0	0	0	1	0	0	1	1	4
<i>Aphodius erraticus</i>	2	2	0	0	0	0	4	2	1,5
<i>Aphodius scrutator</i>	0	90	0	0	15	0	105	1,32	2,43
<i>Aphodius affinis</i>	0	0	0	0	0	96	96	1	6
<i>Aphodius contaminatus</i>	0	0	0	0	0	8096	8096	1	6
<i>Aphodius sphacelatus</i>	378	0	0	0	0	0	378	1	1
<i>Aphodius distinctus</i>	2	0	0	0	0	0	2	1	1
<i>Aphodius lineolatus</i>	3	1	0	0	0	0	4	1,6	1,25
<i>Aphodius fimetarius</i>	3	9	0	0	0	0	12	1,6	1,75
<i>Aphodius foetidus</i>	14	94	0	0	2	31	141	1,99	2,82
<i>Aphodius conjugatus</i>	7	0	0	0	0	0	7	1	1
<i>Aphodius bonvouloiri</i>	0	24	0	0	0	0	24	1	2
<i>Aphodius striatulus</i>	0	1	0	0	0	0	1	1	2
<i>Aphodius scybaliarius</i>	0	0	0	0	0	14	14	1	6
<i>Aphodius ictericus</i>	0	0	0	0	0	4	4	1	6
<i>Aphodius fossor</i>	4	0	0	0	0	0	4	1	1
<i>Aphodius haemorrhoidalis</i>	0	0	1	1	1	2	5	3,57	4,8
<i>Aphodius tersus</i>	1	0	0	0	0	0	1	1	1
<i>Aphodius granarius</i>	0	1	0	0	0	0	1	1	2
<i>Aphodius merdarius</i>	2	3	0	0	0	0	5	1,92	1,6
<i>Aphodius scrofa</i>	3	0	0	0	0	0	3	1	1
<i>Aphodius annamariae</i>	0	0	0	0	0	4	4	1	6
<i>Geotrupes ibericus</i>	0	0	0	0	16	22	38	1,95	5,58
<i>Geotrupes stercorarius</i>	0	0	0	0	1	0	1	1	5
<i>Geotrupes mutator</i>	0	0	0	0	0	1	1	1	6
<i>Sericotrupes niger</i>	0	2	0	0	0	0	2	1	2
Abundancia total	627	872	18	39	55	8307	9918	1,4	5,31
Biomasa	4151	11335	278	548	5427	38381	60120	2,19	4,78
Riqueza total	21	25	4	8	10	13	44		

Tabla 54.- Número de individuos capturados durante cada uno de los muestreos mensuales realizados en la estación meridional ubicada a 1.500 metros. Se ofrecen los totales de abundancia, biomasa y riqueza por meses, además de la abundancia total de cada especie, su amplitud de nicho estacional (AN) y su aparición media estacional (AME).

Si observamos la Figura 123, vemos que hay más proporción de especies superabundantes ( $N > 1.000$  ind.) y abundantes ( $1.000 > N > 500$ ) en las zonas septentrionales que en las meridionales, en donde existen sin embargo más especies de abundancia moderada ( $100 < N < 500$ ) (ver también Tablas 50 a 54). En la vertiente meridional una única especie (*Aphodius contaminatus*) supone el 82% de los individuos capturados a 1.500 metros y el 73% de los capturados a 1.700 metros. En la vertiente septentrional son cuatro las especies de *Aphodius* (*A.affinis*, *A.contaminatus*, *A.sphacelatus* y *A.bonvouloiri*) superabundantes, que suponen el 93% de los individuos a 1.500 metros y el 96% a 1.700 metros. En la zona de máxima altitud son tres las especies superabundantes (*A.affinis*, *A.contaminatus* y *A.bonvouloiri*) que comprenden el 93% de los ejemplares recogidos. Así pues, el reparto de la abundancia entre las especies es efectivamente mucho más desigual en las zonas de la vertiente meridional. La abundancia total no se modifica tanto entre ambas vertientes, debido a que es mayor el número de especies que poseen abundancias medias, y la biomasa decrece en las zonas meridionales a causa de la menor contribución de estos *Aphodius* superabundantes y de los Geotrupidae de gran tamaño, como veremos más adelante.

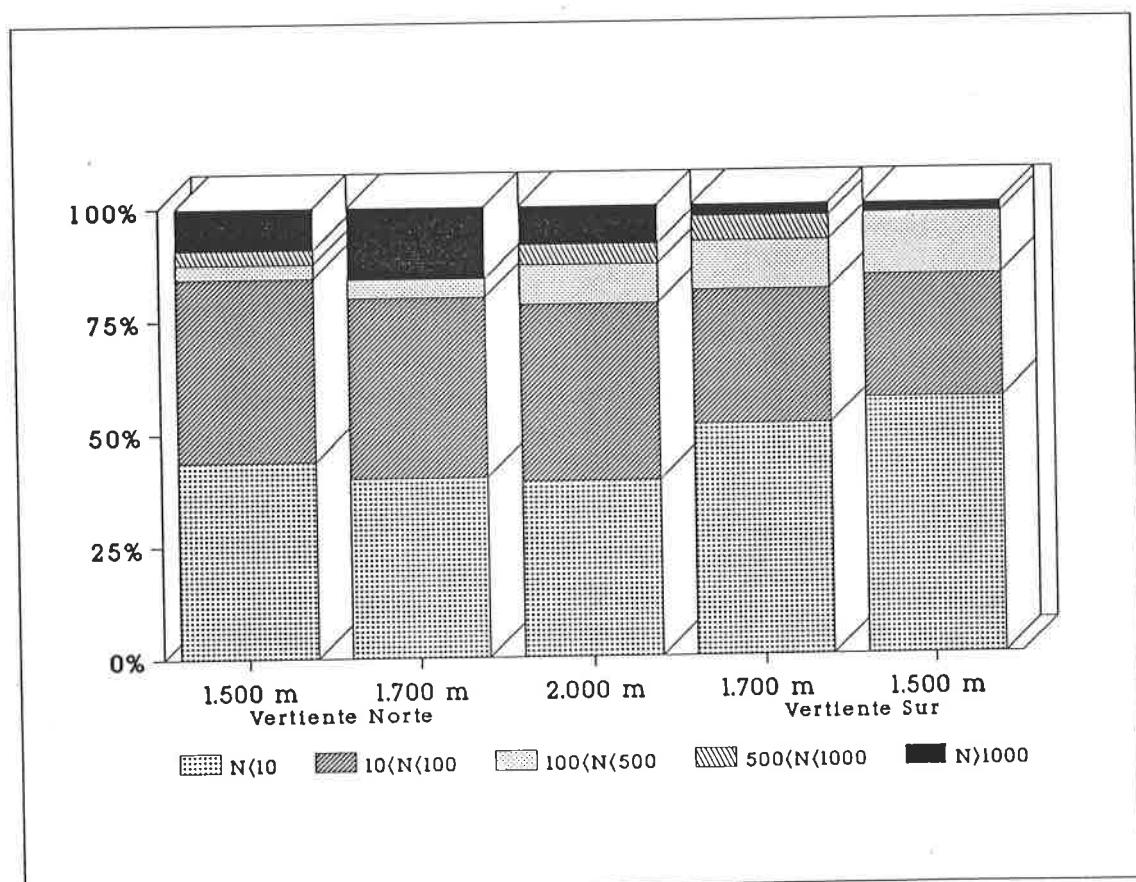


Figura 123.- Porcentaje de especies según su abundancia en cada una de las zonas consideradas.

En realidad, si consideramos que las especies tienen poblaciones bien establecidas cuando poseen en algún muestreo abundancias iguales o superiores a los 5 individuos por excremento, entonces aproximadamente la mitad de las especies que aparecen en las zonas septentrionales tienen estas poblaciones, mientras que en las zonas meridionales esas especies constituyen alrededor de un tercio del total. Como se observa en la Figura 124, el número de tales especies no varía excesivamente entre las cinco zonas de estudio, e incluso llega a ser superior en la zona de menor altura de la vertiente norte. Ello viene a demostrar que la mayor riqueza de las zonas meridionales se debe a la presencia de especies con poblaciones escasas.

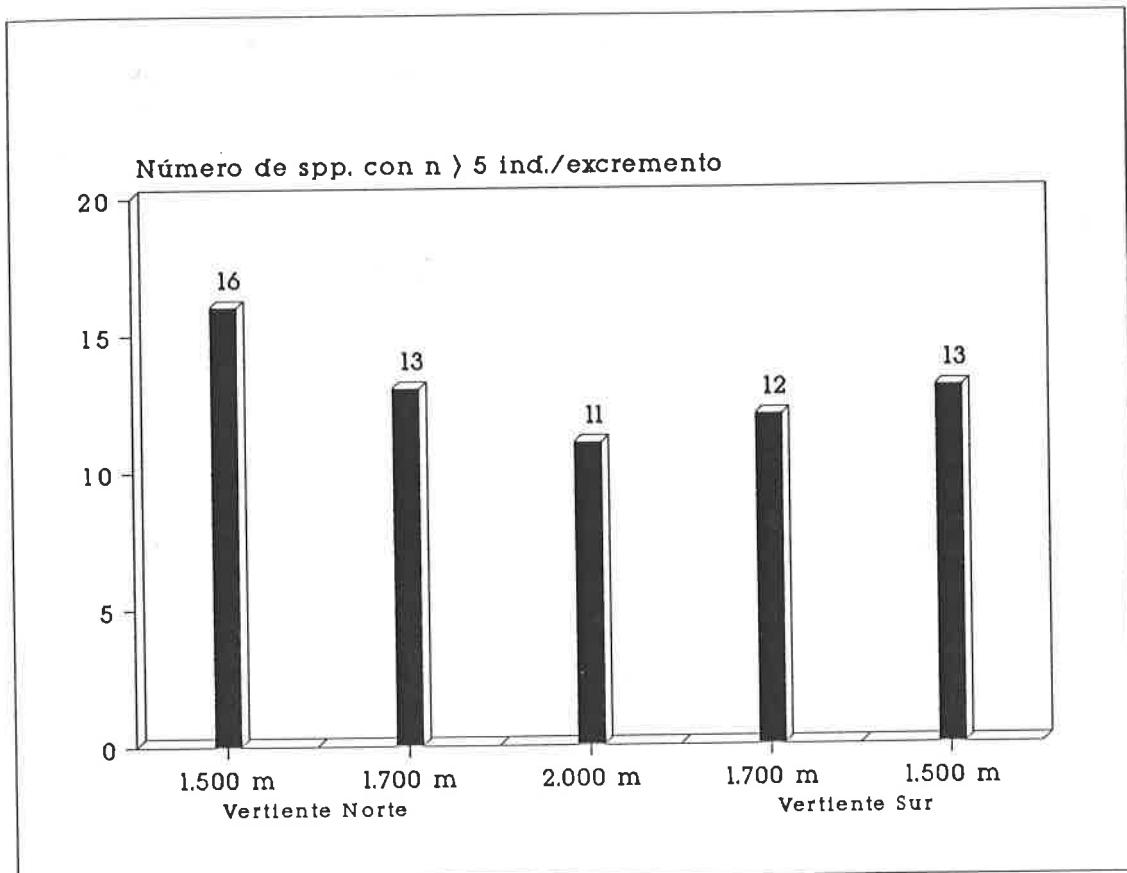


Figura 124.- Número de especies con más de 5 individuos por excremento en cada una de las zonas.

Se ha calculado la AN media y la AME media de todos los ejemplares capturados en cada zona, teniendo en cuenta la abundancia y la biomasa (Figura 125). La zona de mayor altitud posee una amplitud estacional menor que el resto, es decir, el periodo fenológico de aparición faunística es más reducido. A

medida que ascendemos por la vertiente norte, la AN es menor y la AME se desplaza hacia el otoño. Pero si ascendemos por la vertiente sur la AN aumenta y la AME disminuye cuando pasamos de los 1.500 a los 1.700 metros. Una vez más, ello es reflejo de la alta contribución de las especies otoñales superabundantes en las zonas meridionales, tanto a la biomasa como a la abundancia total recogida. En las zonas septentrionales, las especies superabundantes aparecen tanto en primavera como en otoño, pero en las zonas meridionales únicamente se presentan en otoño, por lo que la AME se desplaza hacia esta época y la AN tiende a ser menor. Cuanto más cálida es la zona, tanto mayor es ese dominio en biomasa y abundancia de las especies otoñales.

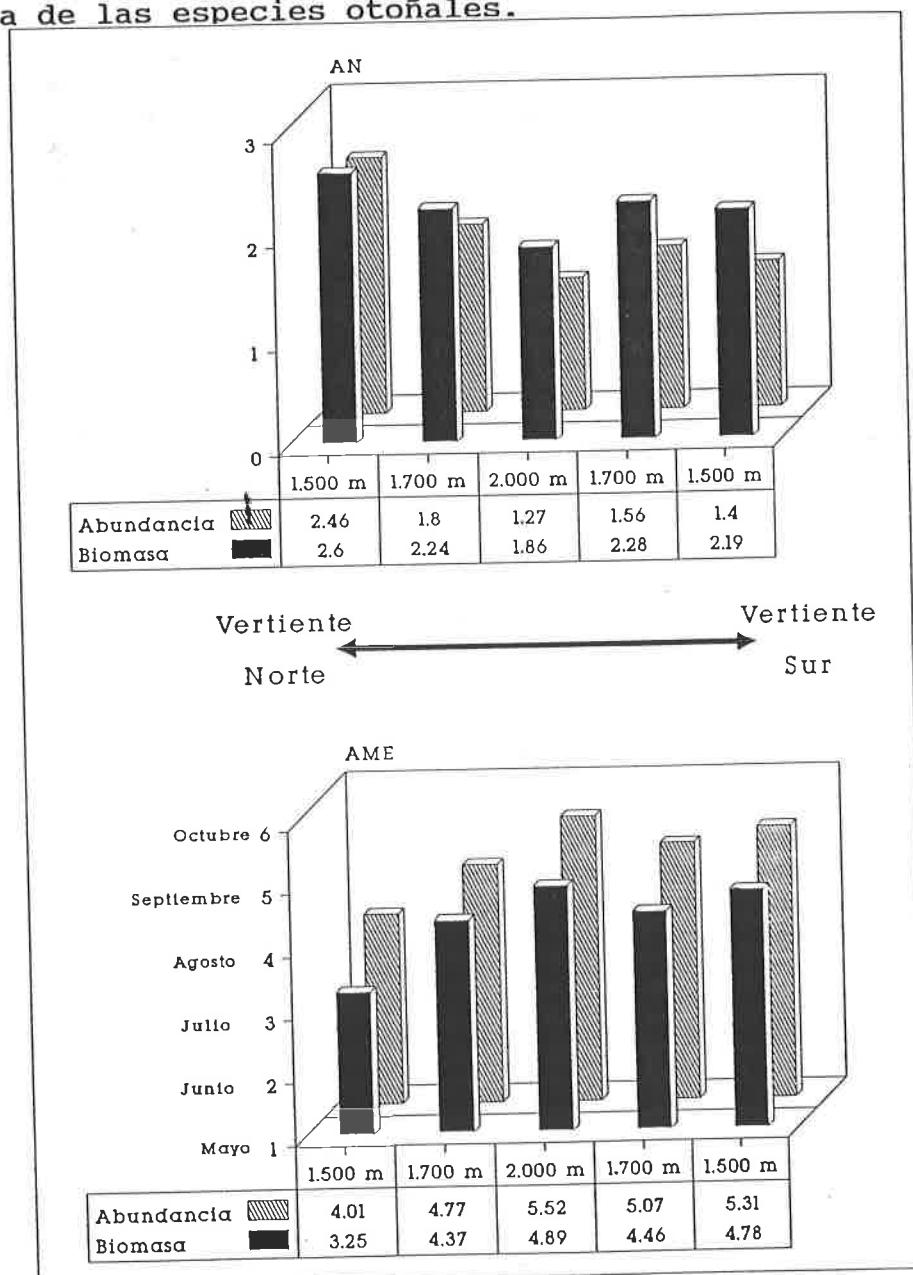


Figura 125.- Amplitud de nicho estacional (AN) y aparición media estacional (AME) de todos los ejemplares capturados en cada zona, teniendo en cuenta los valores de abundancia y biomasa.

La similitud entre los inventarios totales de las cinco zonas se ha valorado realizando análisis de agrupamiento y análisis de asociación. Los análisis de agrupamiento efectuados con dos medidas de similitud: el índice de disimilitud de Bray-Curtis y la distancia de cuerda; y con cuatro estrategias de agrupamiento diferentes, producen idénticas secuencias de agrupamientos (ver apartado 6.3.). La Figura 126 ejemplifica estos análisis, realizados tomando en consideración la abundancia de las especies aparecidas en cada zona. Por ellos se desprende que las dos zonas de la vertiente meridional son claramente similares y que cada una de las tres restantes podrían muy bien considerarse unidades independientes.

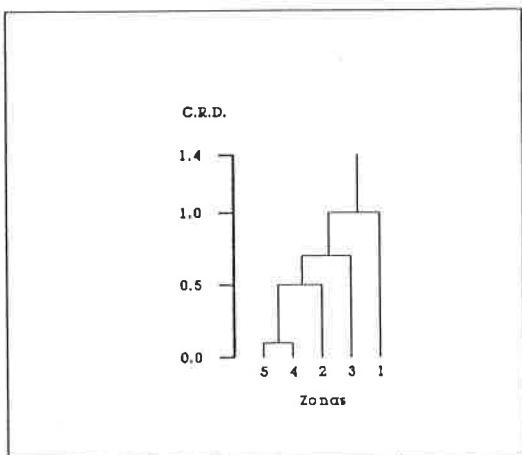


Figura 126.- Análisis de agrupamiento utilizando como medida de similitud la distancia de cuerda (CRD) y como estrategia de agrupamiento el método UPGMA (ver apartado 4.4.2.). Los datos utilizados son el número de individuos de todas las especies aparecidas en cada zona. Numeración de las zonas como en figura 57.

Si únicamente tomamos en consideración las abundancias de aquellas especies que aparecen en algún muestreo con 5 o más individuos por trampa, entonces la secuencia de agrupamiento es, o bien similar a la anterior, o bien tal y como se muestra en la Figura 127. En este caso, la zona septentrional de menor altitud está claramente diferenciada y se asocian la otra zona septentrional, junto a la de mayor altura.

Tomando en consideración datos de presencia-ausencia, el índice de asociación global (VR) de Schlüter (1984) entre las zonas tiene un valor de 2.05, lo que sugiere una asociación positiva entre las zonas. Bajo la hipótesis de no asociación, existe un 90% de probabilidades de que el valor de W caiga entre los límites:  $34.76 < W < 67.50$  ( $n = 50$ ). El valor de W es 102.42 y está fuera de estos límites, por lo que no se

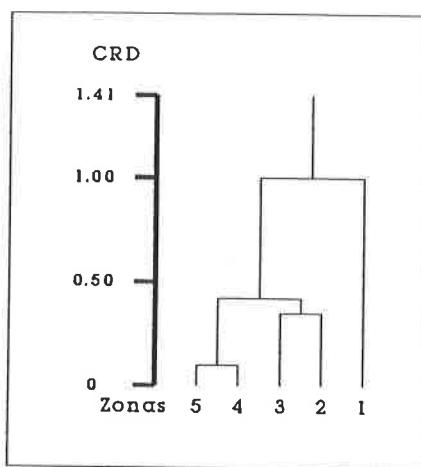


Figura 127.- Texto como en la figura anterior pero utilizando sólo la abundancia de aquellas especies con más de 5 individuos por excremento.

acepta la hipótesis de no asociación. Es decir, la asociación entre las zonas es muy probable. La Tabla 55 señala los valores del test de asociación para cada par de zonas mediante la Chi-Cuadrado.

Comparaciones	Tipo de Asociación	Valor de Chi-Cuadrado	Indice de Jaccard
Zona 1-Zona 2	+	8.21	0.611
Zona 1-Zona 3	+	4.99	0.528
Zona 1-Zona 4	+	0.02	0.533
Zona 1-Zona 5	-	0.10	0.583
Zona 2-Zona 3	+	9.90	0.581
Zona 2-Zona 4	+	0.66	0.500
Zona 2-Zona 5	+	1.99	0.556
Zona 3-Zona 4	+	2.57	0.500
Zona 3-Zona 5	+	1.21	0.489
Zona 4-Zona 5	+	3.71	0.761

Tabla 55.- Asociación de las diferentes zonas de estudio con datos de presencia-ausencia de las especies, utilizando el test de Chi-Cuadrado con la corrección de Yates (Ludwig y Reynolds, 1988) y el índice de Jaccard. La numeración de las zonas corresponde a la de la figura 57.

Como vemos, únicamente cuatro valores superan o se acercan al previsto de 3.84 aplicando la corrección de Yates y

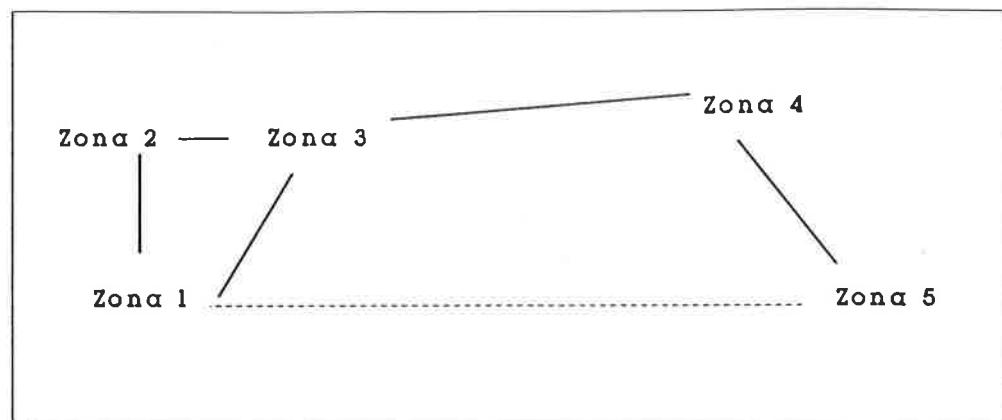


Figura 128.- Diagrama representativo de las asociaciones entre las cinco zonas de estudio mediante el uso del test de Chi-Cuadrado y la corrección de Yates con datos presencia-ausencia. La longitud de las líneas es proporcional al grado de asociación y la linea discontinua significa asociación negativa (ver tabla 55).

solo en un caso (entre las zonas de menor altitud de ambas vertientes) aparece una asociación negativa. Los valores de asociación mayores ocurren siempre entre zonas de una misma vertiente, uniéndose la zona de mayor altitud con las dos zonas de la vertiente septentrional (Figura 128).

La realización de un análisis de asociación con los datos de los test de Chi-Cuadrado entre todos los pares de especies (ver Tratamiento de los Datos, apartados 4.4.2, 5.4.2. y 6.3.) también corrobora la separación en dos grupos de todas las zonas (Figura 129).

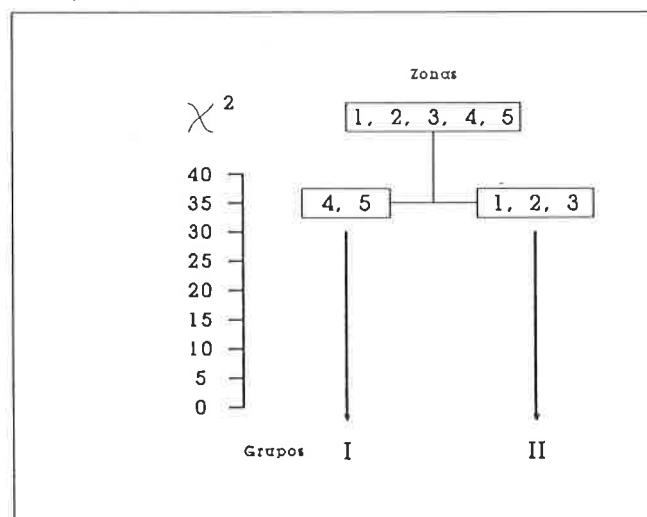


Figura 129.- Representación gráfica de los resultados de un Análisis de Asociación con datos presencia-ausencia sobre las especies de cada zona.

La Tabla 56 muestra los resultados de los índices de asociación global entre las zonas, con los datos de presencia-ausencia de todas las especies para cada uno de los muestreos. Como puede observarse, únicamente durante mayo y junio los valores de W caen fuera de los límites que permiten estimar correcta la hipótesis de no asociación. Es decir, durante esos muestreos y en menor medida también durante julio y agosto, puede decirse que hay asociación global entre las zonas y es factible realizar un análisis de asociación para diferenciar grupos homogéneos.

	Mayo	Junio	Julio	Agosto	Septiembre	Octubre
VR	5.75	2.91	1.97	2.09	1.42	0.58
W	28.73*	14.53*	9.85	10.47	7.14	2.88

Tabla 56.- Valores de índice de asociación global de Schlüter (VR) entre las zonas, con los datos de presencia-ausencia de las especies en cada uno de los muestreos. Valores de W y, con asterisco, aquellos casos en los que éstos caen fuera de los límites  $1.14 < W < 11.07$  ( $n=5$ ).

Realizando idénticos análisis de agrupamiento y asociación, pero con los inventarios de cada uno de los muestreos mensuales (Figuras 130 y 131), se puede establecer que:

- 1.- En mayo la similitud entre las zonas es grande y, tal vez, únicamente la zona de menor altitud de la vertiente meridional se disocia del resto claramente.
- 2.- En junio y julio existen dos grupos bien establecidos, uno que incluye ambas zonas meridionales y otro que agrupa las zonas septentrionales con la de mayor altitud.
- 3.- En agosto las similitudes son confusas. Con seguridad únicamente puede establecerse que las dos zonas septentrionales son similares y que aparece disociada la de menor altitud meridional.
- 4.- En septiembre, las zonas meridionales y la de mayor altura están asociadas y la zona de menor altura septentrional constituye un grupo segregado claramente, aunque probablemente asociado a la otra zona septentrional, ya que el análisis de asociación no es fiable debido a valor no significativo del índice de asociación global (Tabla 56).
- 5.- El muestreo de Octubre produce resultados contradictorios. Desde el punto de vista cuantitativo, el análisis de agrupamiento permite disociar del resto la zona de menor de altura septentrional. Pero desde el punto de vista

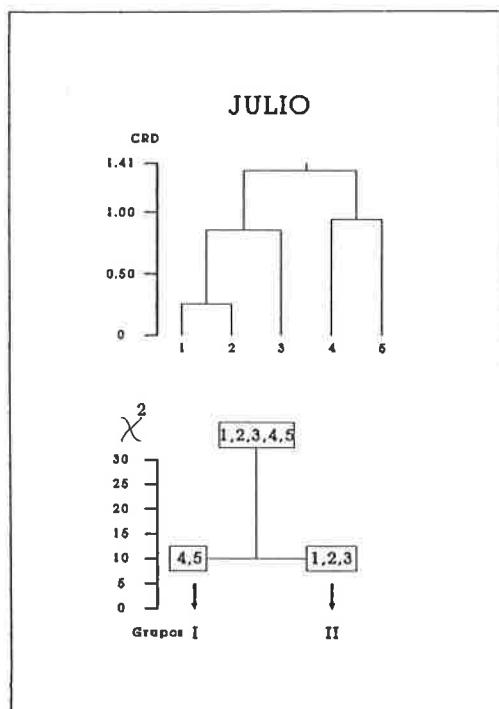
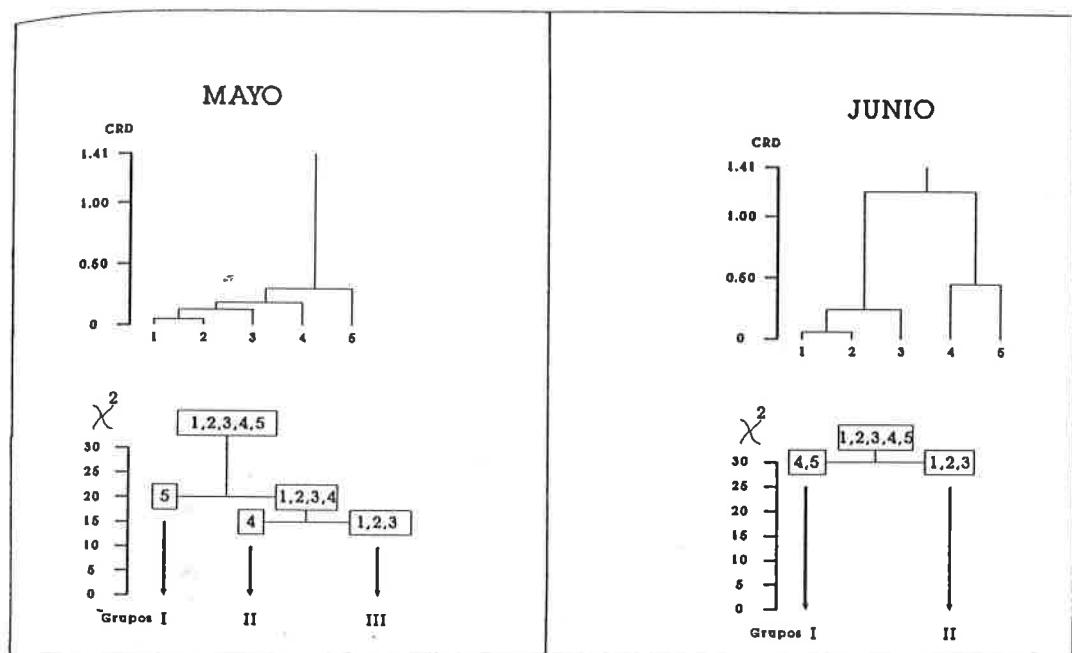


Figura 130.- Textos identicos a los de las figuras 126 y 129 pero utilizando los datos de abundancia o presencia-ausencia de las especies aparecidas en cada zona durante los muéstreos de mayo, junio y julio.

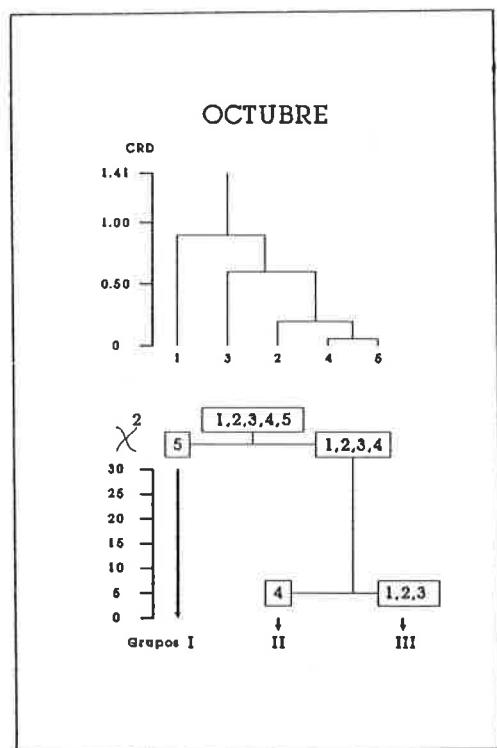
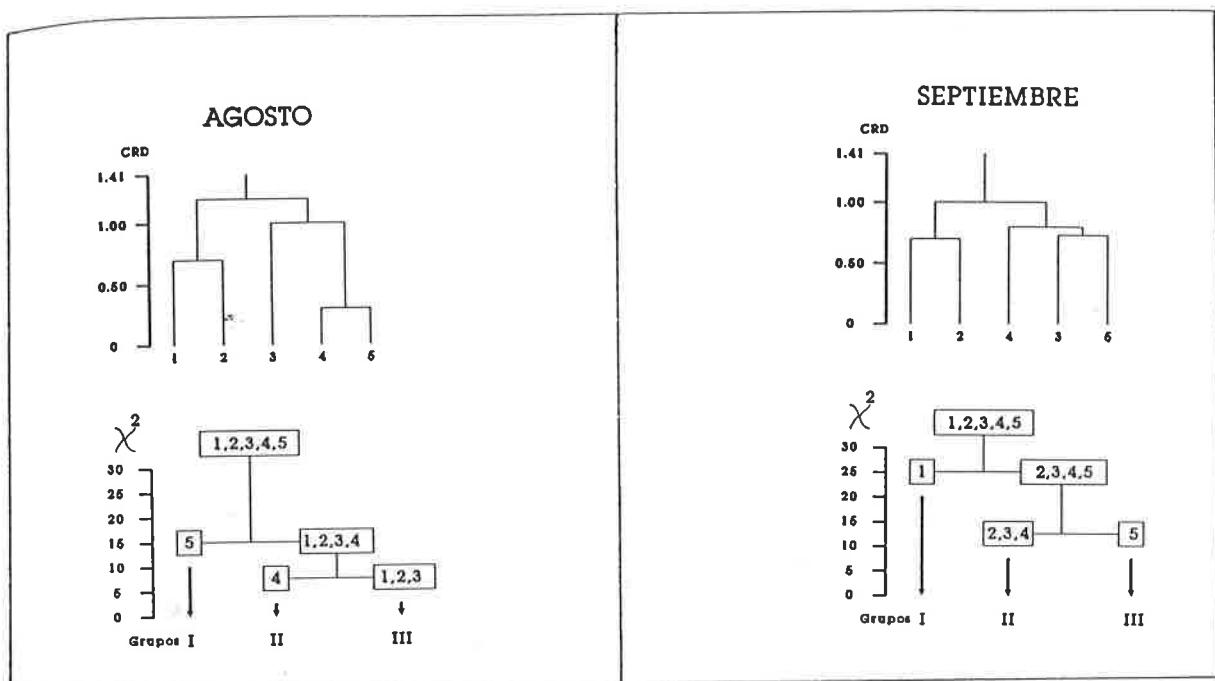


Figura 131.- Textos identicos a los de las figuras 126 y 129 pero utilizando los datos de abundancia o presencia-ausencia de las especies aparecidas en cada zona durante los muestreos de agosto, septiembre y octubre.

cualitativo, el análisis de asociación distingue la zona de menor de altitud meridional. Aunque los valores de VR y W sugieren una posible asociación global negativa no significativa entre las zonas (ver Tabla 56), resulta claro que la zona meridional de menor altura, en la que aparecen 13 especies, se distingue en este muestreo por la presencia exclusiva de tres especies y por la ausencia de cinco que aparecen en las otras zonas (ver Tablas 50 a 54).

Con estos resultados, puede sugerirse la existencia de un patrón temporal en la similitud entre las cinco zonas de estudio (Figura 132).

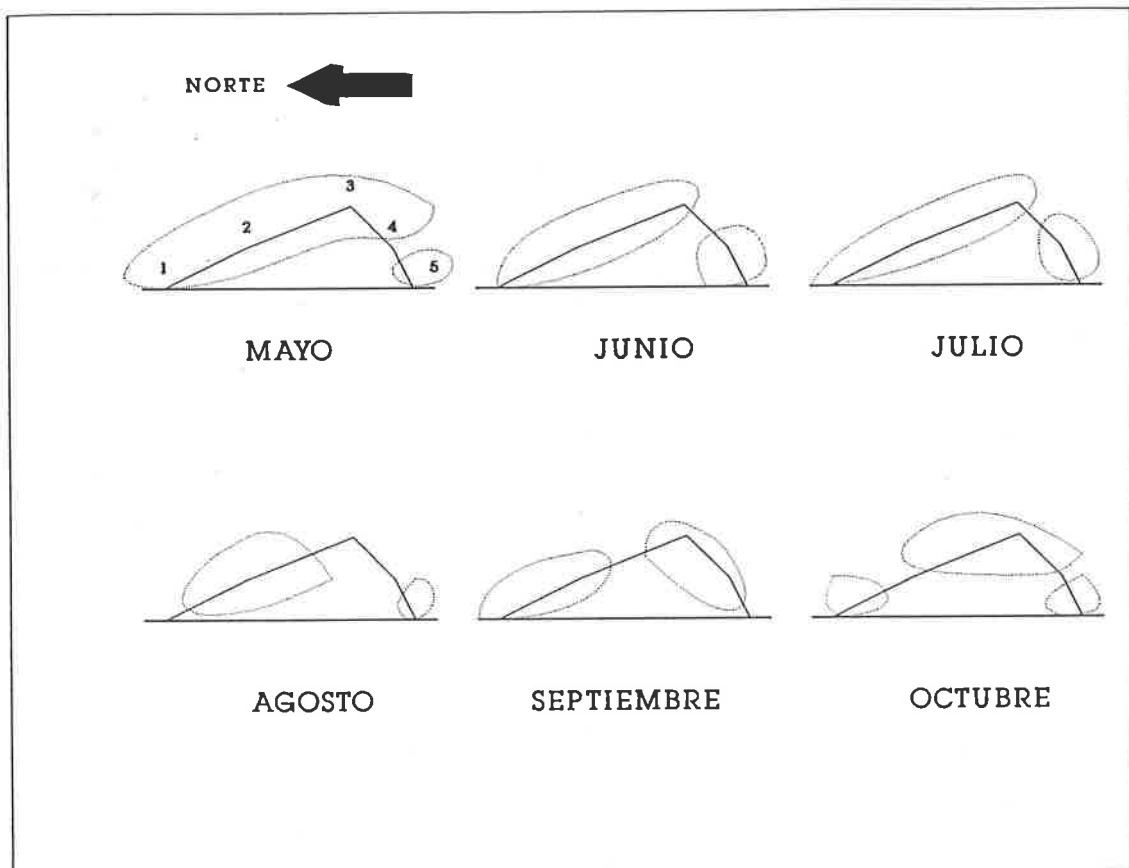


Figura 132.- Diagrama resumen de las afinidades entre las diferentes zonas en cada muestreo. La similitud entre las zonas se basa en las figuras 130 y 131.

Con la llegada de la primavera, la zona de menor altitud meridional es claramente disimilar al resto. En ella se capturan algunas especies de Scarabaeidae (*Euonthophagus amyntas*, *Onthophagus maki*, *O.verticicornis*, *O.joannae* y *O.vacca*) y de Aphodiidae (*Aphodius fossor*, *A.lineolatus*, *A.erraticus* y *A.tersus*) que no aparecen en la vertiente septentrional. También se capturan en mucha mayor abundancia

otras (*O.lemur*, *O.similis* y *A.foetidus*) y no aparecen algunas recogidas en las zonas septentrionales (*Geotrupes stercorarius*, *G.mutator*, *Heptaulacus testudinarius*, *A.coenosus* y *A.bonvouloiri*)

Hasta el inicio del verano (junio y julio), las dos zonas meridionales se distinguen del resto porque en ellas aparecen, en alguno de los dos muestreos, muchas especies propias, sobretodo Scarabaeidae (*Scarabaeus laticollis*, *Gymnopleurus flagellatus*, *Euoniticellus pallipes*. *Onthophagus fracticornis*, *O.joannae*, *O.taurus*, *O.verticicornis*, *O.maki*, *O.furcatus*, *Aphodius erraticus*, *A.conspitus*, *A.lineolatus*, *A.striatulus*, *A.elevatus* y *A.fimetarius*). Otras muchas especies desaparecen en estas zonas, sobretodo Aphodiidae (*Aphodius bonvouloiri*, *A.rufus*, *A.ictericus*, *A.frigidus*, *A.sphacelatus*, *A.foscor*, *A.scrofa*, *Geotrupes stercorarius*, *G.mutator* y *Onthophagus punctatus*); unas cuantas disminuyen mucho su abundancia (*Copris lunaris*, *A.bonvouloiri*) y otras la incrementan (*O.similis*, *O.joannae*, *O.lemur*, *A.scrutator* y *A.foetidus*).

Durante el mes de agosto, las escasas capturas hacen que las similitudes entre las zonas sean menos fiables. Las dos zonas septentrionales resultan similares en su composición faunística y en ellas aparecen algunas especies propias (*A.scrutator*, *A.ictericus* y, en menor medida, *G.ibericus*), pero sobretodo estas zonas se diferencian por capturarse una sola especie de Scarabaeidae (*E.fulvus*).

Hasta el momento, a medida que las condiciones climáticas se vuelven más áridas y secas, el límite que separa las zonas de estudio en dos grupos según su vertiente se va trasladando de sur a norte. Durante el mes de septiembre, este límite imaginario se establece en la vertiente septentrional, asociando la zona de mayor altitud a las de la vertiente meridional. En estas zonas de la vertiente sur aparecen exclusivamente algunas especies (*Scarabaeus laticollis*, *Onthophagus maki*, *O.taurus* y *Aphodius haemorrhoidalis*), y aumentan su abundancia otras (*A.scrutator* ó *E.fulvus*); y desaparecen, o reducen mucho su abundancia, otras (*Copris lunaris*, *O.joannae*, *A.ictericus*, *A.annamariae*, *Geotrupes mutator*, *A.contaminatus* y *A.foetidus*).

La llegada de las lluvias otoñales modifica el panorama. Desde el punto de vista cualitativo, únicamente la zona de menor altitud meridional se diferencia del resto, debido a la aparición exclusiva en ella de algunas especies que, anteriormente, poseían una distribución más amplia en el área (*O.vacca*, *O.taurus*, *A.haemorrhoidalis* y *A.annamariae*), o la ausencia de otras recién emergidas presentes en el resto de las zonas (*O.fracticornis*, *A.sphacelatus*, *A.distinctus*, *A.fimetarius* y *G.stercorarius*). Desde el punto de vista cuantitativo destaca la segregación espacial existente entre las tres especies del género *Aphodius* superabundantes: *A.affinis*, *A.contaminatus* y *A.sphacelatus* (Figura 133). *A.contaminatus* domina claramente sobre las otras dos especies en las zonas meridionales. *A.affinis* domina sobre

*A.sphacelatus* a medida que se asciende en altura, y esta última especie es más abundante que las otras en la zona septentrional de menor altitud.

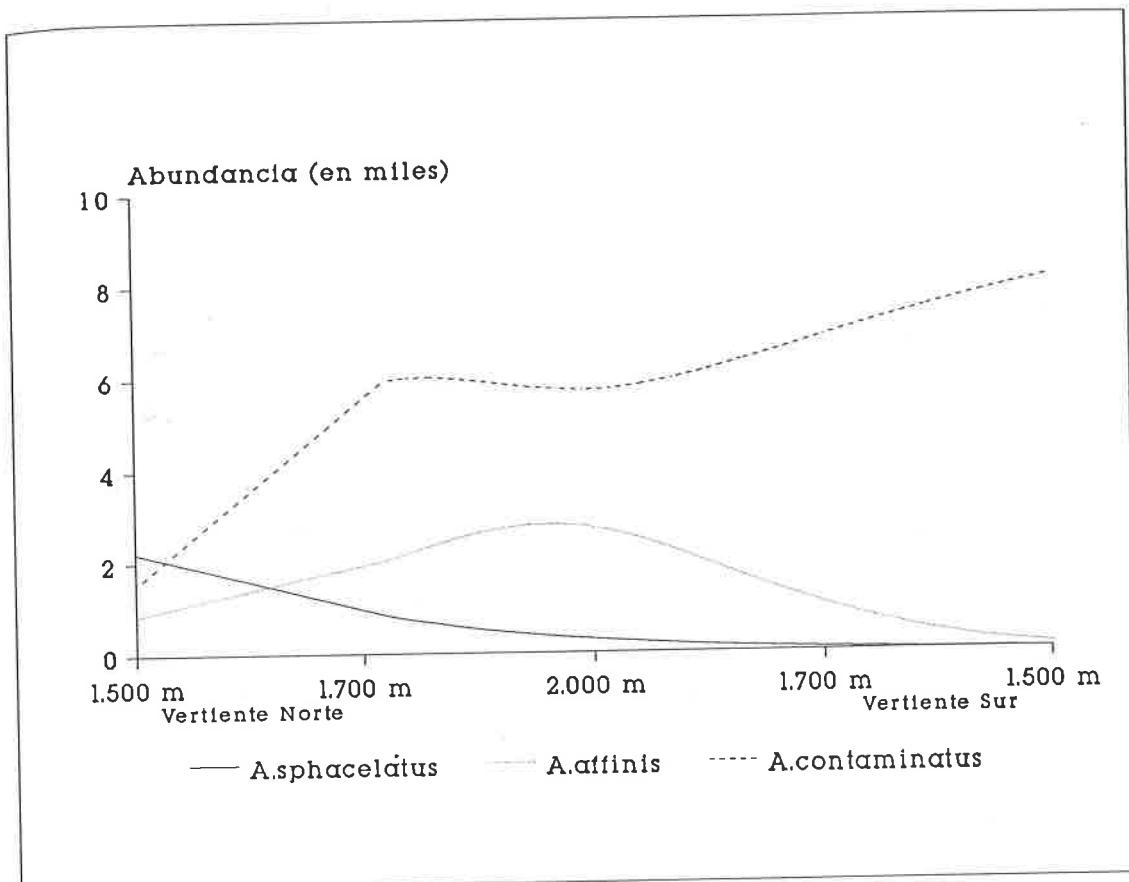


Figura 133.- Oscilación de la abundancia según las zonas de las tres especies del género *Aphodius* dominantes durante el muestreo de Octubre.

#### 6.4.2.- La estacionalidad y su modificación a escala regional.

El número medio de especies e individuos capturados por trampa (Figura 134) desciende bruscamente durante los muestreos estivales en cualquiera de las zonas, existiendo dos máximos que coinciden con la primavera y el otoño. La oscilación de la abundancia, riqueza y biomasa en cada una de las cinco zonas, pone de manifiesto que la caída de estos parámetros durante el estío es común a todas ellas. A medida que ascendemos por la vertiente septentrional (Figura 135), esta bimodalidad estacional se mantiene y el inicio del pico primaveral aparece antes a altitud inferior. En las zonas de la vertiente meridional (Figuras 136), el máximo primaveral de la riqueza tiene más preponderancia que el otoñal, pero también es más temprano a menor altitud.

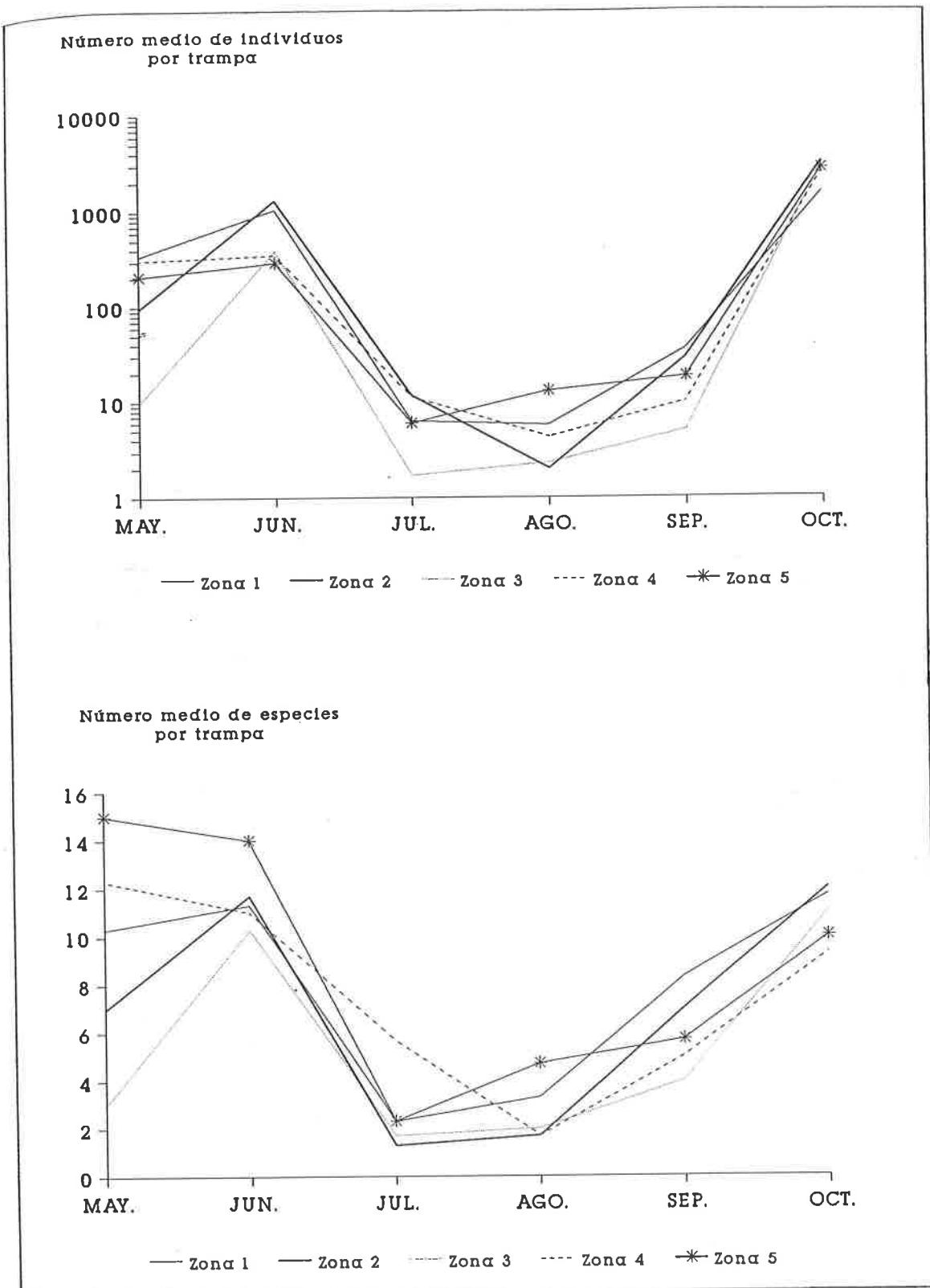


Figura 134.- Variación estacional del número medio de individuos y especies por excremento en cada una de las zonas de muestreo. Numeración de las zonas como en figura 57.

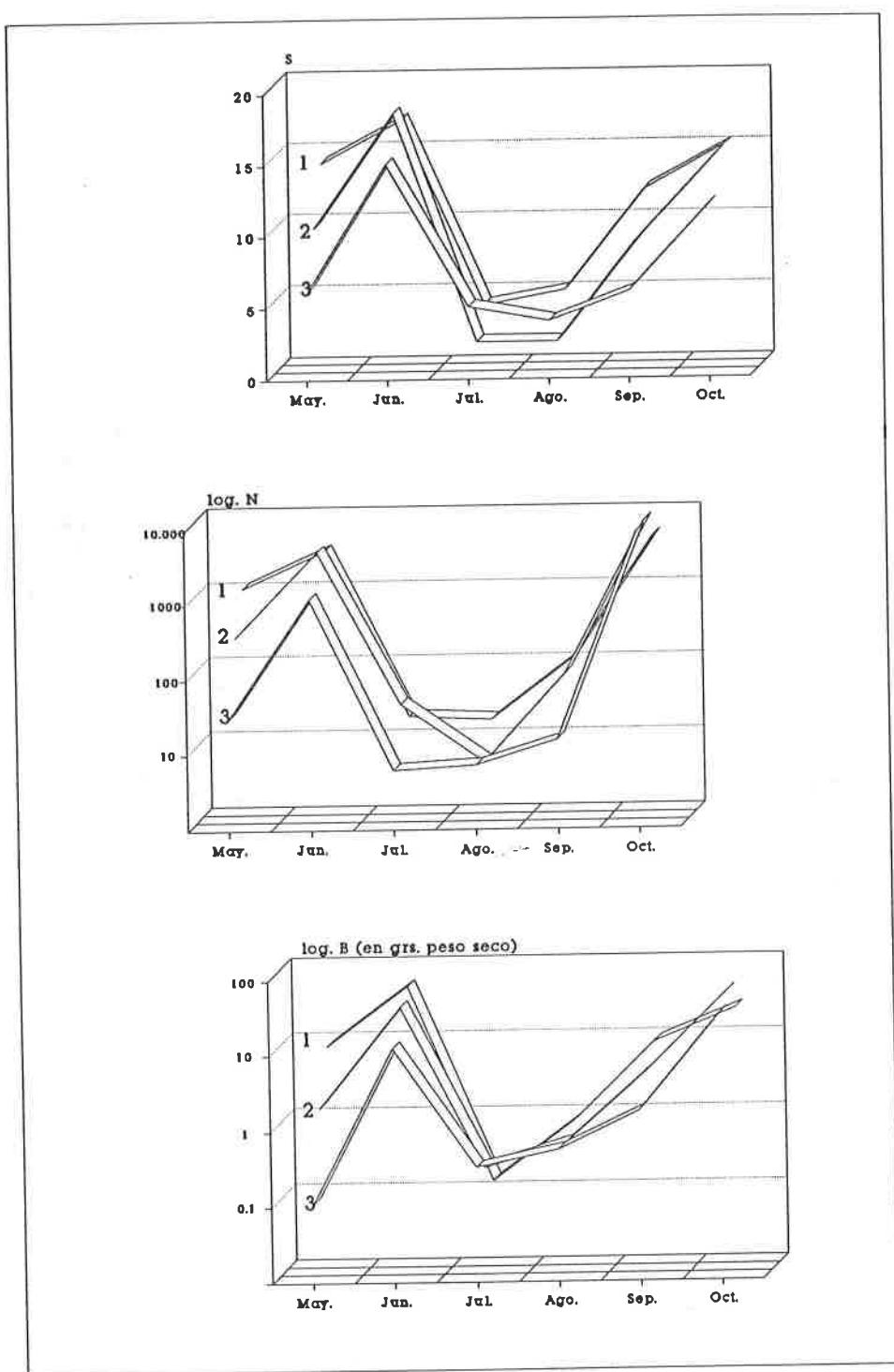


Figura 135.- Variación estacional del número de especies (S), individuos (N) y biomasa (B) en las zonas septentrionales (1 = 1.500 m., 2 = 1.700 m.) y de mayor altura (3 = 2.000 m.).

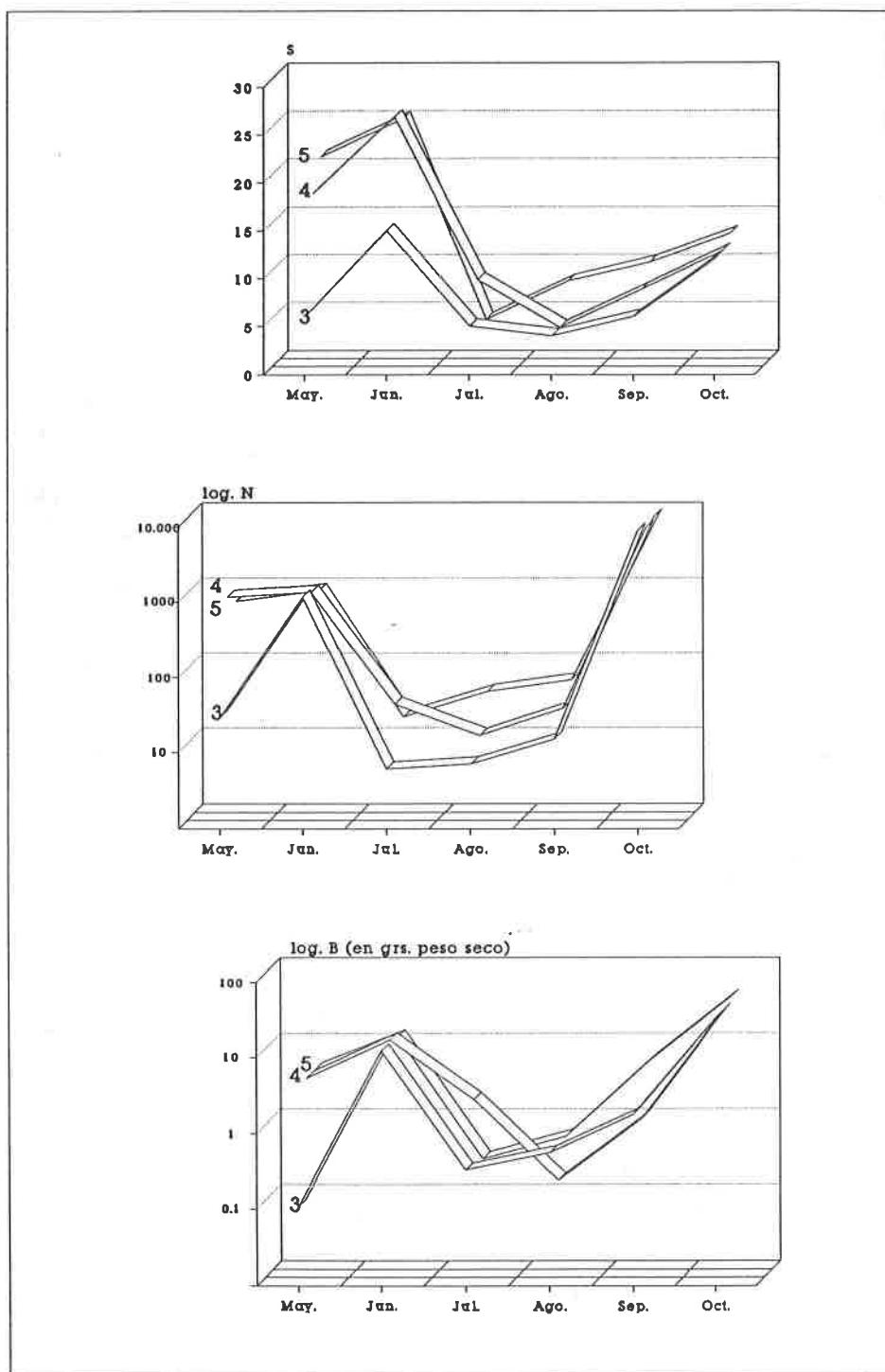


Figura 136.- Variación estacional del número de especies (S), individuos (N) y biomasa (B) en las zonas meridionales (5 = 1.500 m., 4 = 1.700 m.) y de mayor altura (3 = 2.000 m.).

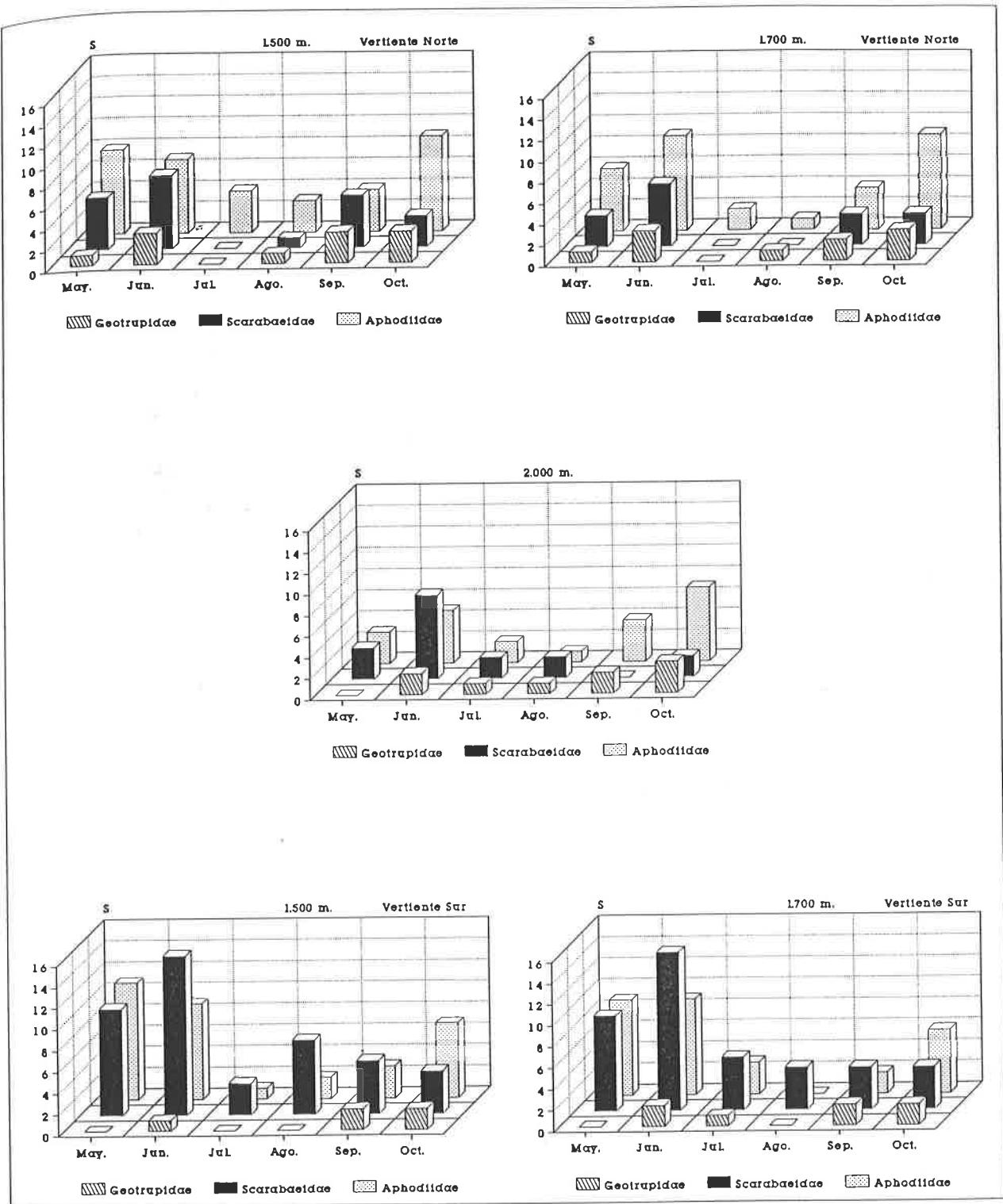


Figura 137.- Número de especies capturadas de las tres familias de Scarabaeoidea en cada una de las zonas y meses.

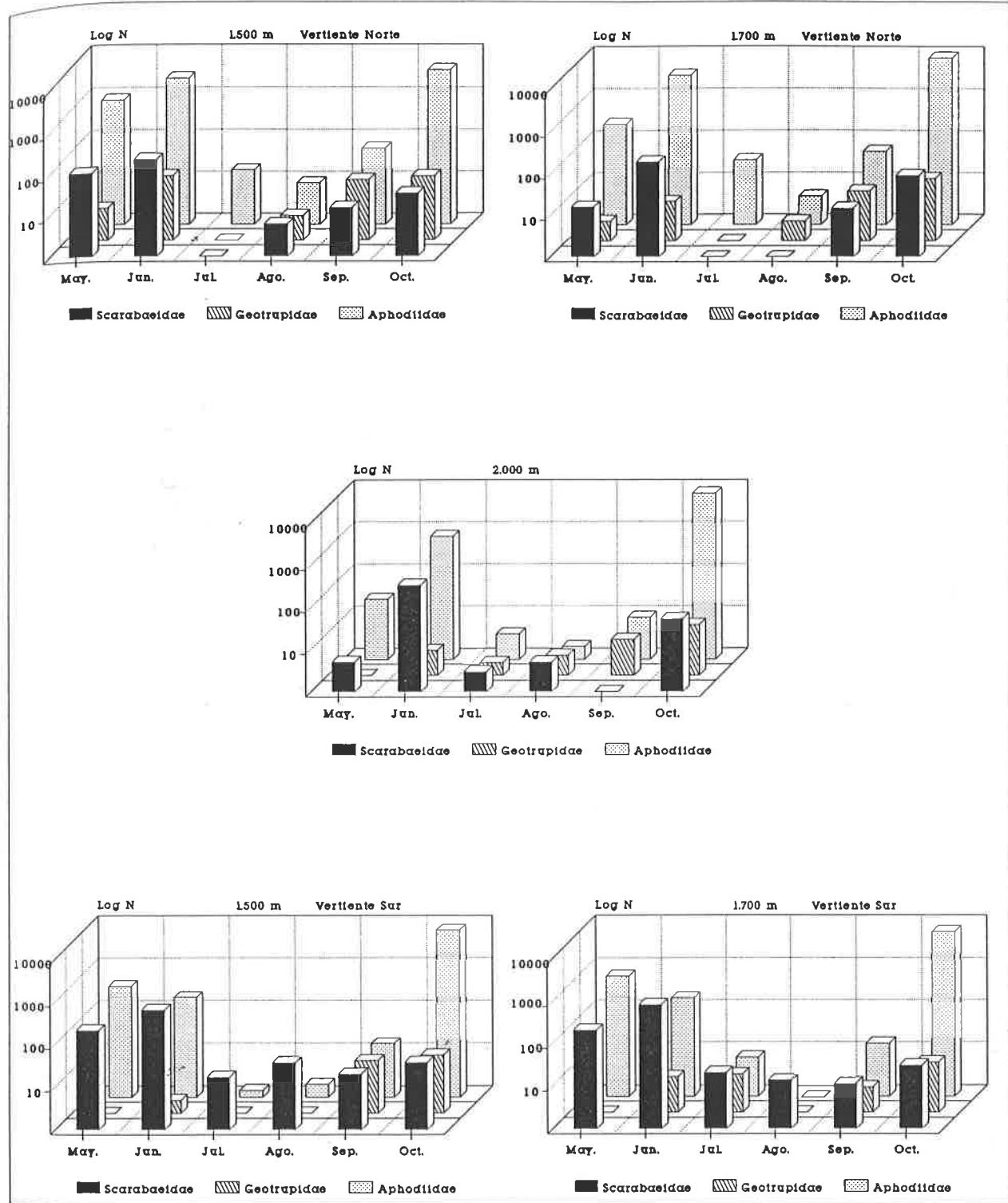


Figura 138.- Logaritmo de la abundancia de las tres familias de Scarabaeoidea en cada una de las zonas y meses.

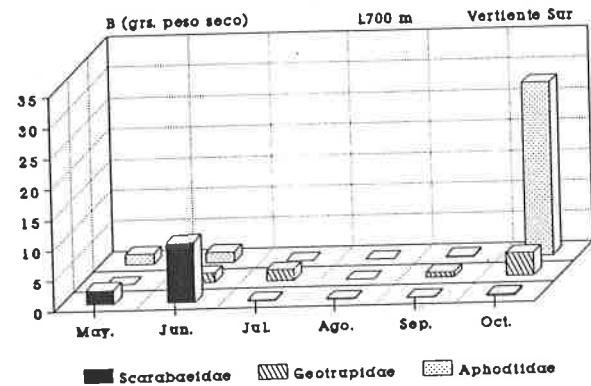
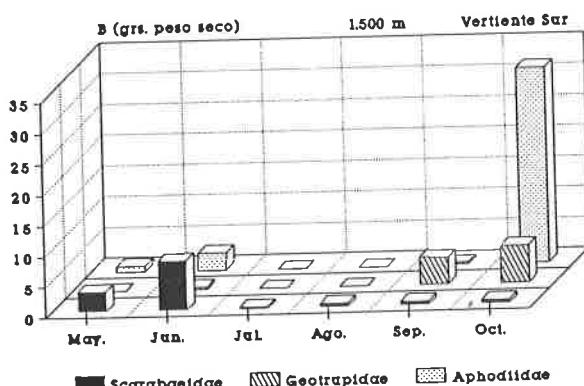
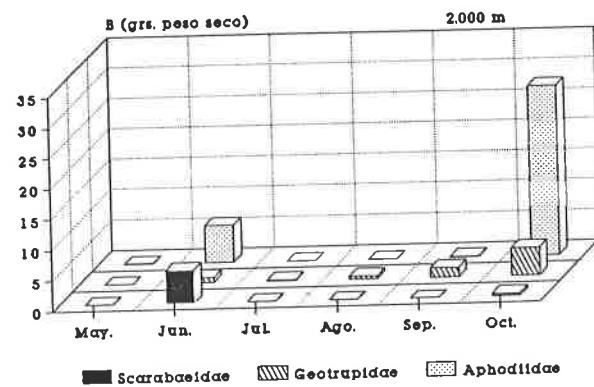
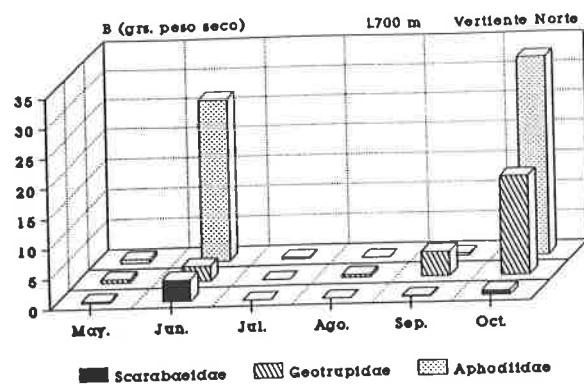
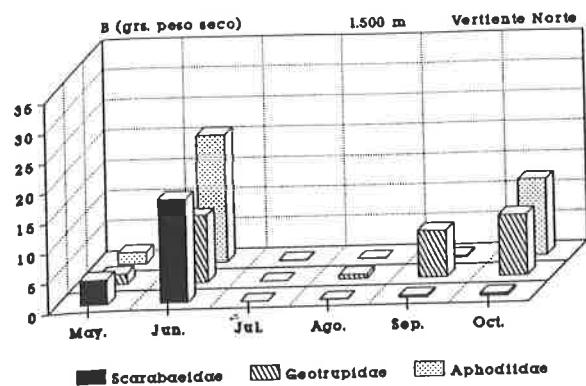


Figura 139.- Biomasa de las tres familias de Scarabaeoidea en cada una de las zonas y meses.

En la vertiente septentrional, la riqueza disminuye durante el estío en las tres familias de Escarabeidos (Fig. 137). A diferencia del resto de las zonas, en la zona de mayor altitud, los Geotrupidae están presentes durante el verano y, en las zonas meridionales, hay más especies pertenecientes a la familia Scarabaeidae desde julio a septiembre. Además, la bimodalidad estacional de los Aphodiidae se atenua, siendo aquí preferentemente primaverales o primavero-estivales. Este patrón se repite si consideramos la abundancia (Fig. 138). Las tres familias disminuyen sus efectivos durante el verano en la vertiente norte y los Aphodiidae son los que más contribuyen al total de los individuos capturados. Sin embargo, en la vertiente sur los Scarabaeidae son más abundantes desde junio a septiembre y tampoco muestran una clara bimodalidad estacional. Considerando la biomasa (Fig. 139) se observa la importancia general de los Geotrupidae de gran tamaño y la gradual dominancia de los Scarabaeidae en la vertiente sur y durante los meses más cálidos.

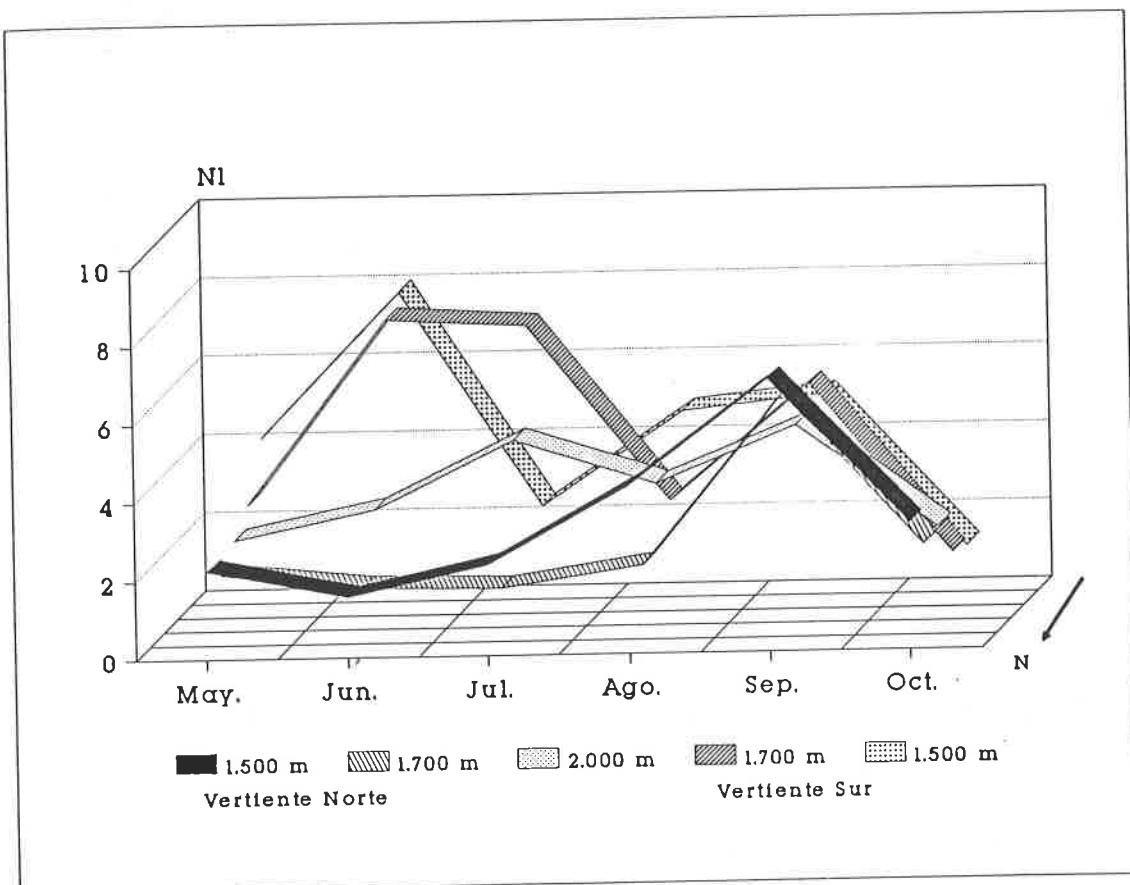


Figura 140.- Variación estacional del índice de diversidad de Hill (N1) en cada una de las zonas.

Examinando la variación estacional del índice de diversidad de Hill (N1) en cada una de las zonas (Figura 140),

se observa que en las zonas septentrionales la primavera resulta una época de baja diversidad, como consecuencia de la gran abundancia de unas pocas especies. En el estío, la diversidad aumenta debido a la escasez de capturas, para volver a decaer en el otoño por la alta abundancia de unas pocas especies. Por idénticos motivos, en las zonas meridionales la diversidad sigue siendo alta durante el verano y disminuye en el otoño, pero en primavera aparece otro incremento en la diversidad que no tiene sus causas en la escasez de capturas.

Las especies capturadas en escasa abundancia han de tener indefectiblemente una AN pequeña, pero las especies con abundancias entre 10 y 100 individuos poseen valores de AN muy dispares. Sin embargo, se observa que las especies con más de 100 individuos poseen también amplitudes estacionales inferiores a 2. Es decir, parece que las especies abundantes están frecuentemente limitadas a una época del año y no aparecen con fenologías amplias (Figura 141).

La AME no está relacionada con la abundancia (Figura 142). Como vimos antes, hay menos especies superabundantes en las zonas meridionales, sin embargo las especies con abundancias entre 100 y 1000 individuos son más frecuentes en estas zonas. Las especies de abundancia moderada (entre 10 y 100 individuos) aparecen a lo largo de todo el año en las zonas septentrionales, excepto durante el estío; pero en las zonas meridionales se observa que estas tienden a ser predominantemente primaverales. Un fenómeno similar podría decirse que ocurre con las especies accesorias ( $N < 10$ ).

Entre AN y AME existe una relación difícil de interpretar (Figura 143). En las zonas septentrionales, parece que las especies con una aparición media alrededor del estío son las que poseen una mayor AN. Es decir, la presencia en los períodos cálidos se limita a las especies de amplia fenología. No existiría, por tanto, una fauna estival típica. En las zonas meridionales, así como en la de mayor altitud, se repite este patrón, aunque en este caso la mayor AN se desplaza algo más hacia el otoño, como si el periodo desfavorable se prolongara hasta septiembre.

En realidad, durante julio y agosto solo aparecen especies de amplia fenología como *Euoniticellus fulvus*, *Geotrupes ibericus*, *Onthophagus similis* o *Aphodius fimetarius*, junto a algunas más o menos estivales (*Aphodius scrutator*, *A.haemorrhoidalis*, *A.elevatus* o *Gymnopleurus flagellatus*) y otras primaverales que se encuentran con sus poblaciones muy disminuidas (*Onthophagus vacca*, *O.joannae*, *O.maki*, *O.taurus*, *O.grossepunctatus* o *Aphodius bonvouloiri*) (ver Tablas 50 a 54).

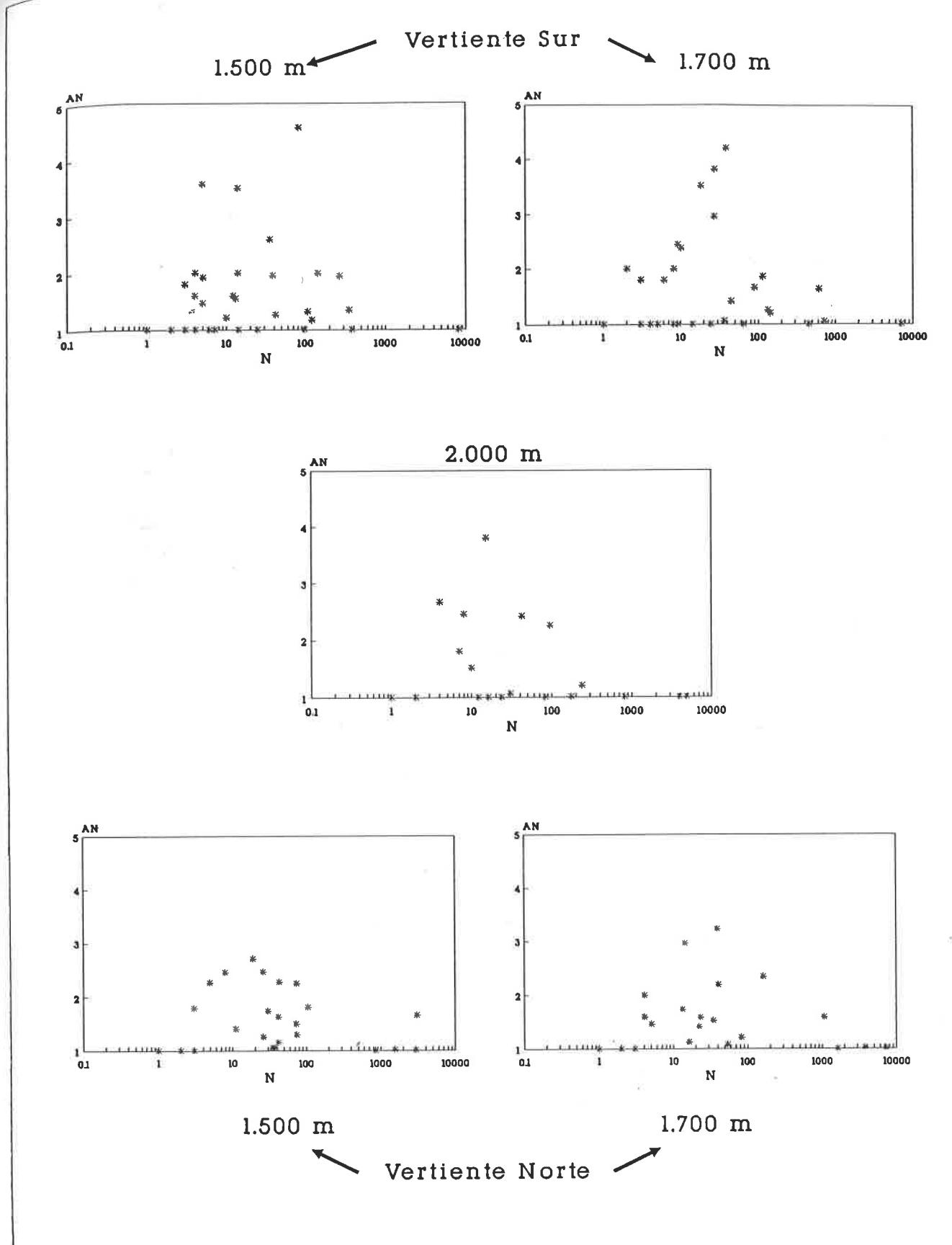


Figura 141.- Relación entre la Amplitud de Nicho Estacional (AN) y el logaritmo de la abundancia (N) tomando en cuenta todas las especies capturadas en cada zona.

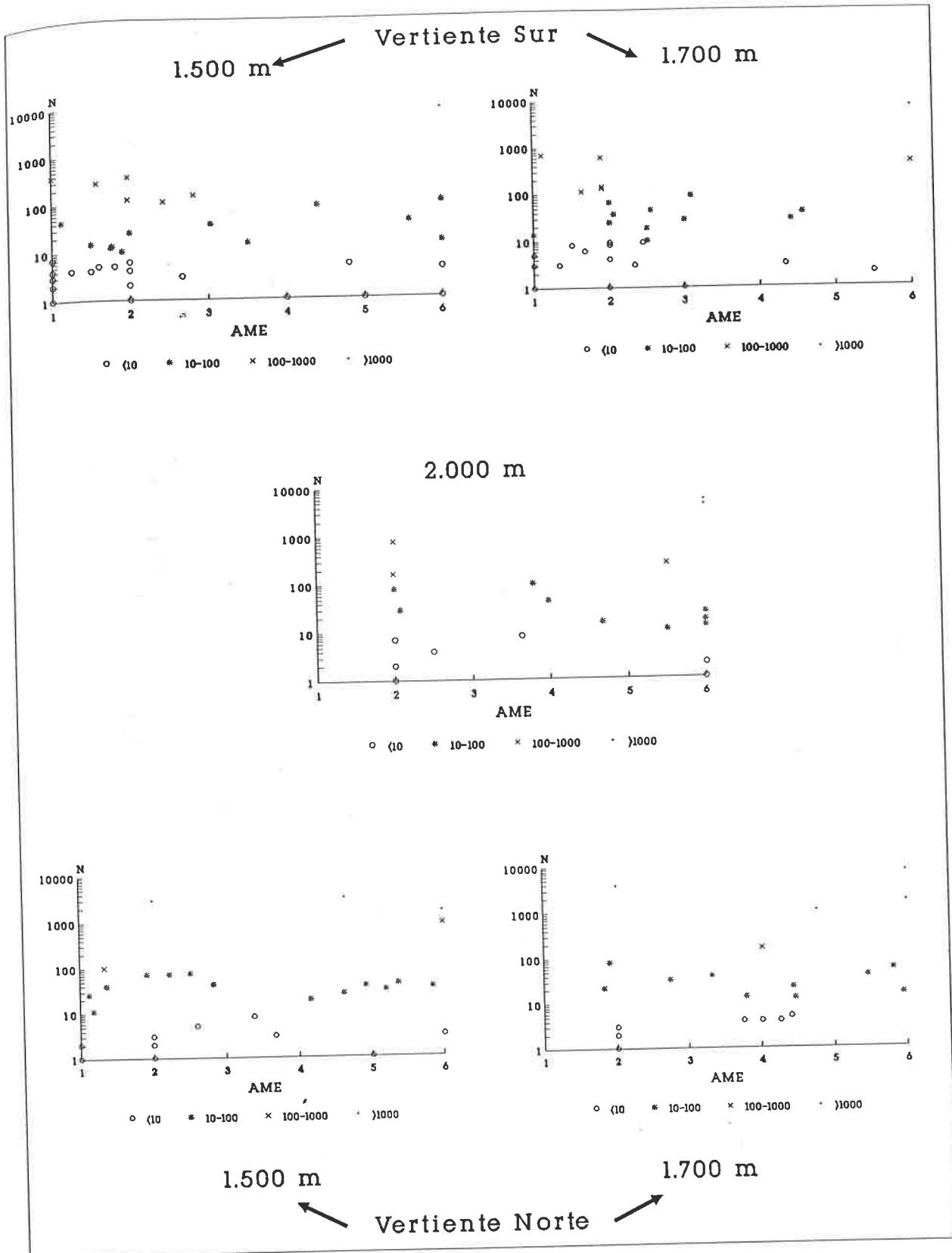


Figura 142.- Relación entre la Aparición Media Estacional (AME) y el logaritmo de la abundancia (N) de las especies capturadas en cada zona.

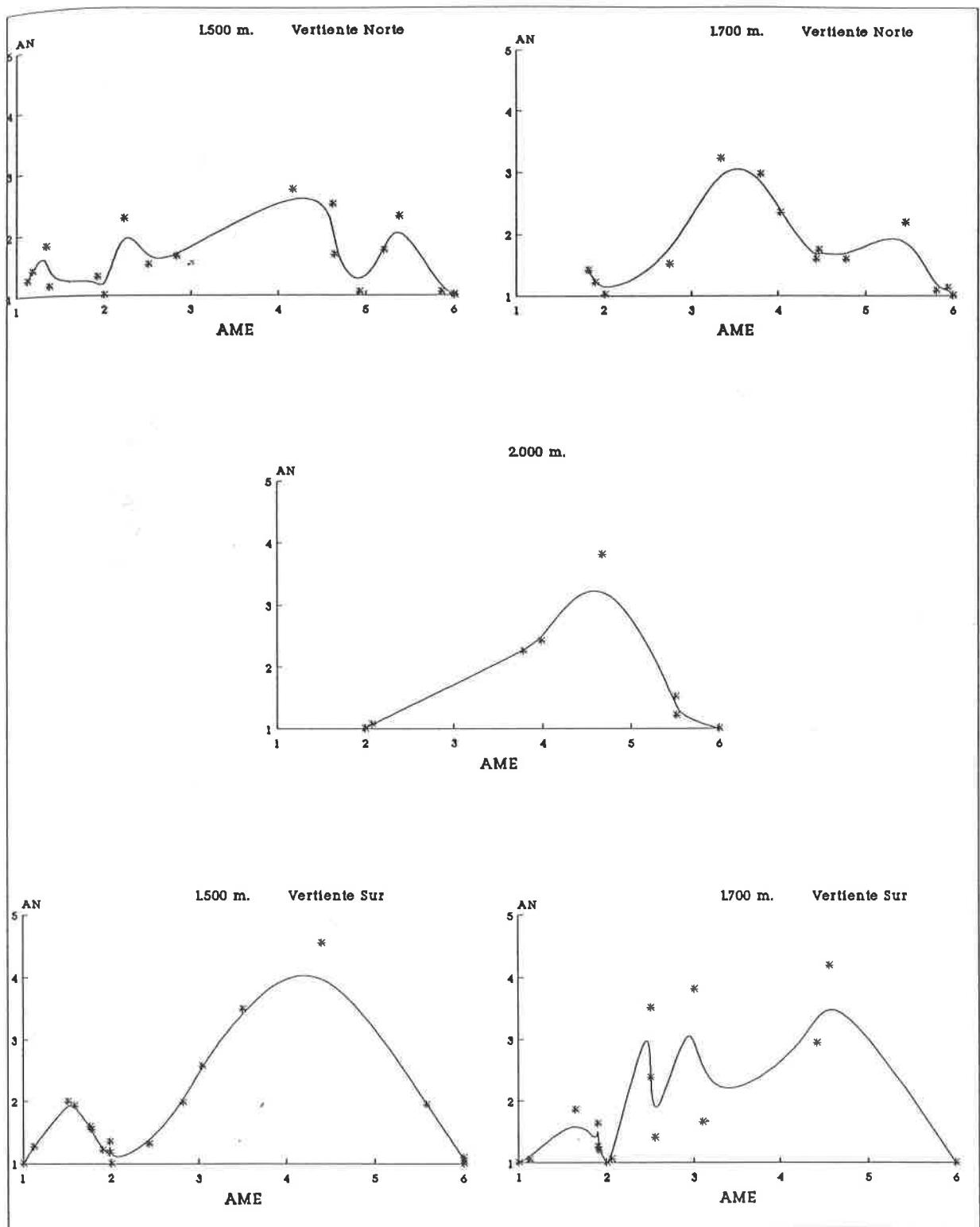


Figura 143.- Relación entre la Amplitud de Nicho Estacional (AN) y la Aparición Media Estacional (AME) de las especies en cada una de las zonas. Unicamente se han considerado aquellas especies capturadas con más de 10 ejemplares en total.

#### 6.4.2.1. El caso de los Scarabaeidae.

Las cuatro especies de Scarabaeidae que han aparecido en las cinco zonas, muestran dos patrones de variación espacial de la aparición media estacional (Figura 144). *Euoniticellus fulvus* posee una aparición media mucho más tardía en las zonas de la vertiente meridional. Sin embargo, *Onthophagus similis* y *O. fracticornis* aparecen más tempranamente en estas zonas, manifestando una AME superior cuando las condiciones climáticas son más frías. *O. stylocerus* apenas varía su AME entre las zonas.

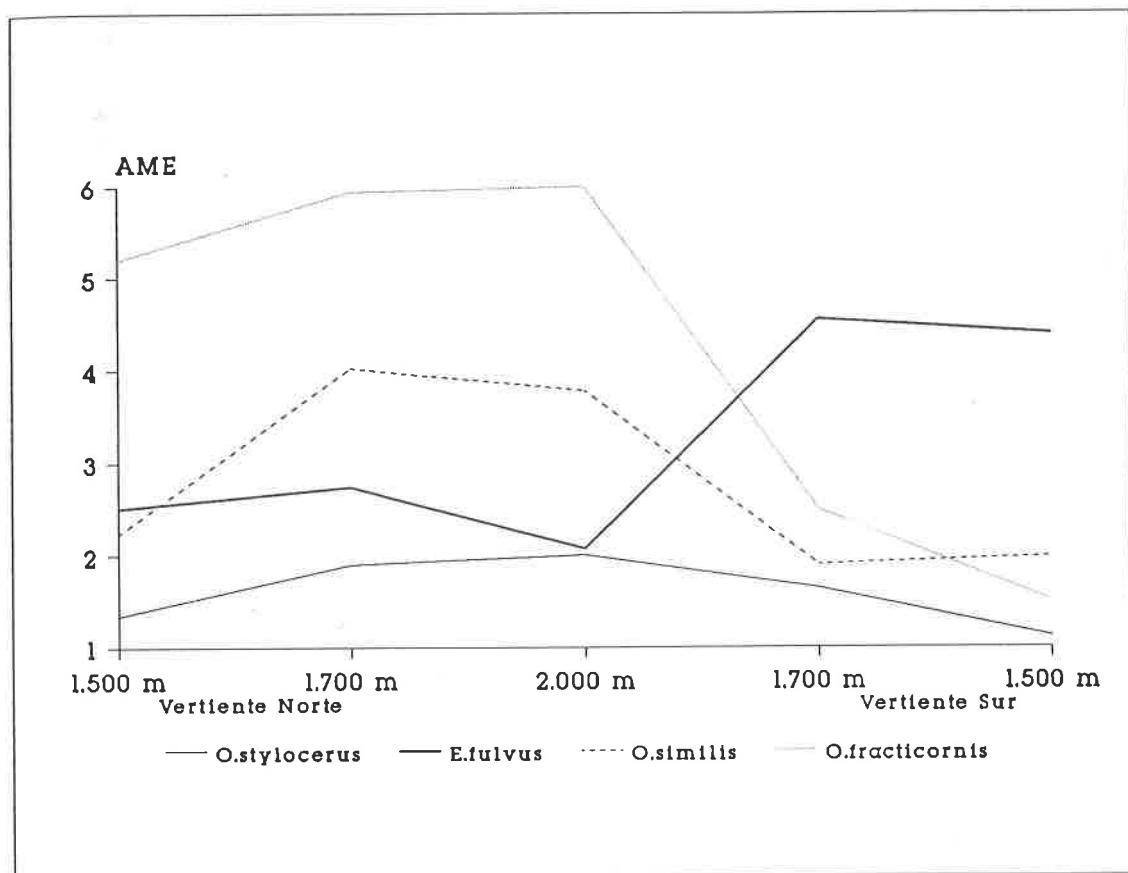


Figura 144.- Variación de la Aparición Media Estacional (AME) según las zonas, para las cuatro especies de Scarabaeidae capturadas en todas ellas.

Como se observa en la Figura 145, *O. stylocerus* es una especie netamente primaveral que posee el máximo fenológico en mayo cuando se encuentra en las zonas de menor altitud. *O. similis* aparece en todos los muestreos de la vertiente meridional, pero con un máximo fenológico primaveral muy acusado. Sin embargo, en la vertiente septentrional su

fenología es claramente bimodal, con una nueva emergencia de imagos tras el estío. Algo similar ocurre con *O. fracticornis*. En este caso, la fenología bimodal en la zona septentrional de menor altitud se transforma en otoñal con la altura, y en primaveral con el cambio de vertiente. *E. fulvus* manifiesta en la vertiente norte una fenología eminentemente primaveral, mientras que en la vertiente sur aparece durante todo el año con su máxima abundancia en el otoño.

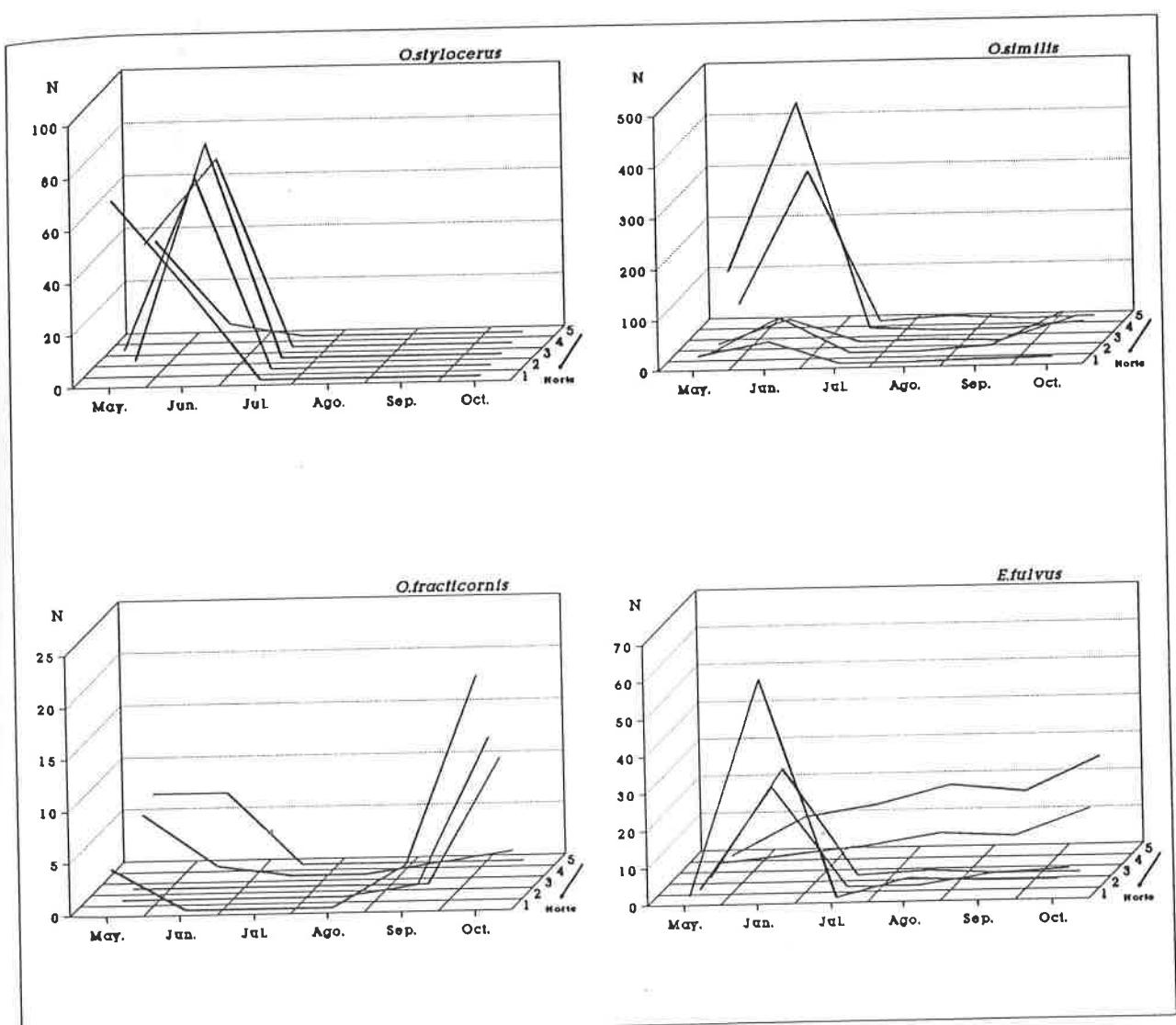


Figura 145.- Distribución del número de individuos de las cuatro especies de Scarabaeidae capturadas en todo el área según meses y zonas.

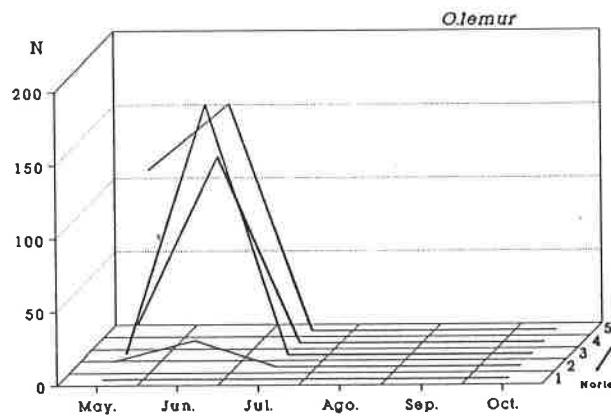
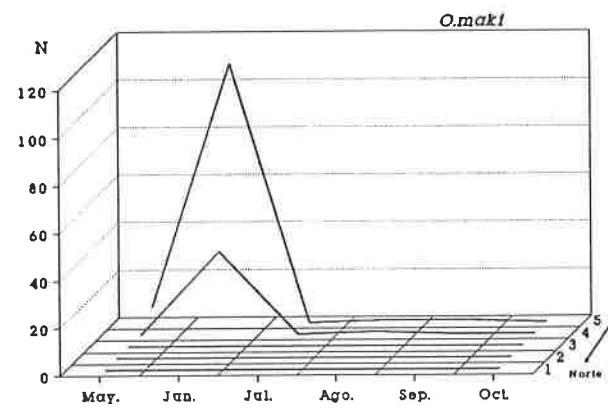
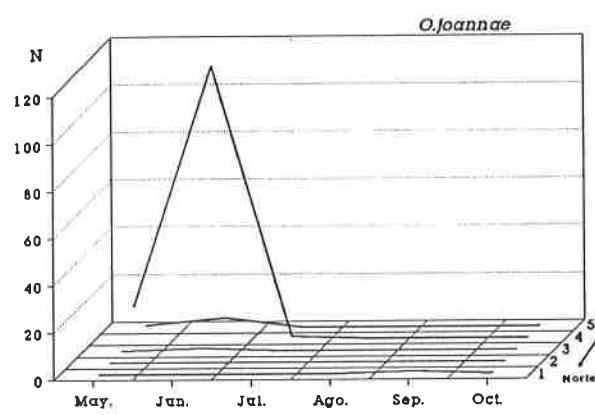
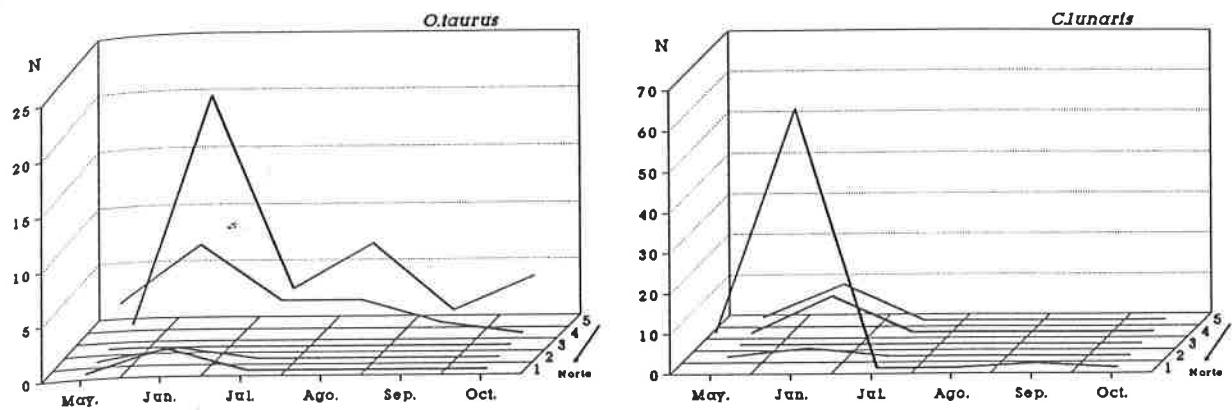


Figura 146.- Distribución del número de ejemplares capturados por meses y zonas en cinco especies de Scarabaeidae.

Número de meses en  
los que aparecen



Número de meses en  
los que aparecen

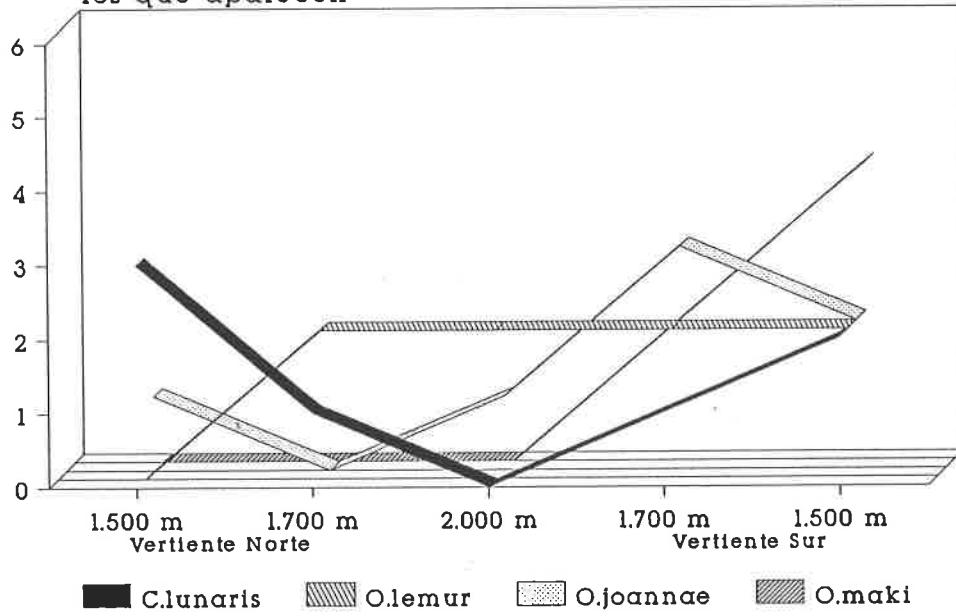


Figura 147.- Número de meses o muestreos en los que aparecen las diferentes especies de Scarabaeidae según las zonas.

Las otras especies de la familia Scarabaeidae que han sido capturadas en abundancia (Figura 146), también permiten observar en algunos casos esta modificación espacial de la aparición estacional. *O.lemur* aparece más tempranamente en las zonas inferiores, *O.taurus* posee una fenología mucho más amplia en las zonas meridionales y se capturan algunos ejemplares de *C.lunaris* durante el otoño en la zona en la que se encuentran las mayores poblaciones. Las otras dos especies de Scarabaeidae: *O.maki* y *O.joannae*, aparecen únicamente en las zonas meridionales con una fenología netamente primaveral.

Así pues, los Scarabaeidae que han aparecido en este estudio modifican su actividad estacional con las variaciones espaciales de las condiciones ambientales. Excepto *C.lunaris*, *O.fracticornis* y *E.fulvus*, las poblaciones son mucho más abundantes en las zonas meridionales. La aparición estacional tiende a ser más temprana en las zonas más cálidas, en donde la tónica es una fenología unimodal centrada en la primavera. Solo *O.taurus* y *E.fulvus* amplían su aparición estacional en las zonas meridionales, demostrando que pueden habitar los meses más secos en las zonas meridionales, pero no en las septentrionales. Con estas pautas, sería de esperar que la amplitud del periodo fenológico de estas especies fuera menor en las zonas septentrionales. Algunas especies disminuyen el número de meses en los que aparecen cuando habitan la vertiente septentrional, y la mayoría decrece este número en la zona de mayor altitud (Figura 147). Esta disminución de la amplitud estacional también puede darse en algunas especies, cuando se encuentran en la zona meridional de menor altura (*O.joannae*, *O.fracticornis*, *O.similis*), demostrando que las condiciones cálidas también decrecen su aparición estacional.

#### 6.4.2.2.- El caso de los Aphodiidae

Las cuatro especies de *Aphodius* superabundantes (Figura 148A) no modifican espacialmente su aparición estacional, excepto *A.sphacelatus*. Son especies de aparición explosiva estrictamente otoñales (*A.affinis* y *A.contaminatus*) o primaverales (*A.bonvouloiri*). *A.sphacelatus* es primavero-otoñal y posee una fenología con un máximo primaveral muy acusado en las zonas meridionales, por lo que su AME disminuye en esas zonas.

Las especies de Aphodiidae abundantes (Figura 148B) también reducen su AME en las zonas meridionales, mucho más acusadamente en el caso de *A.distinctus*. Además, no existe ningún caso en donde una especie incremente su AME en las zonas meridionales y en todas, excepto en *A.foetidus*, la AME aumenta en la zona de mayor altura.

Como vemos en la Figura 149, *A.sphacelatus* aparece más abundantemente en las zonas septentrionales y muestra una fenología bimodal con máximo otoñal en la vertiente norte,

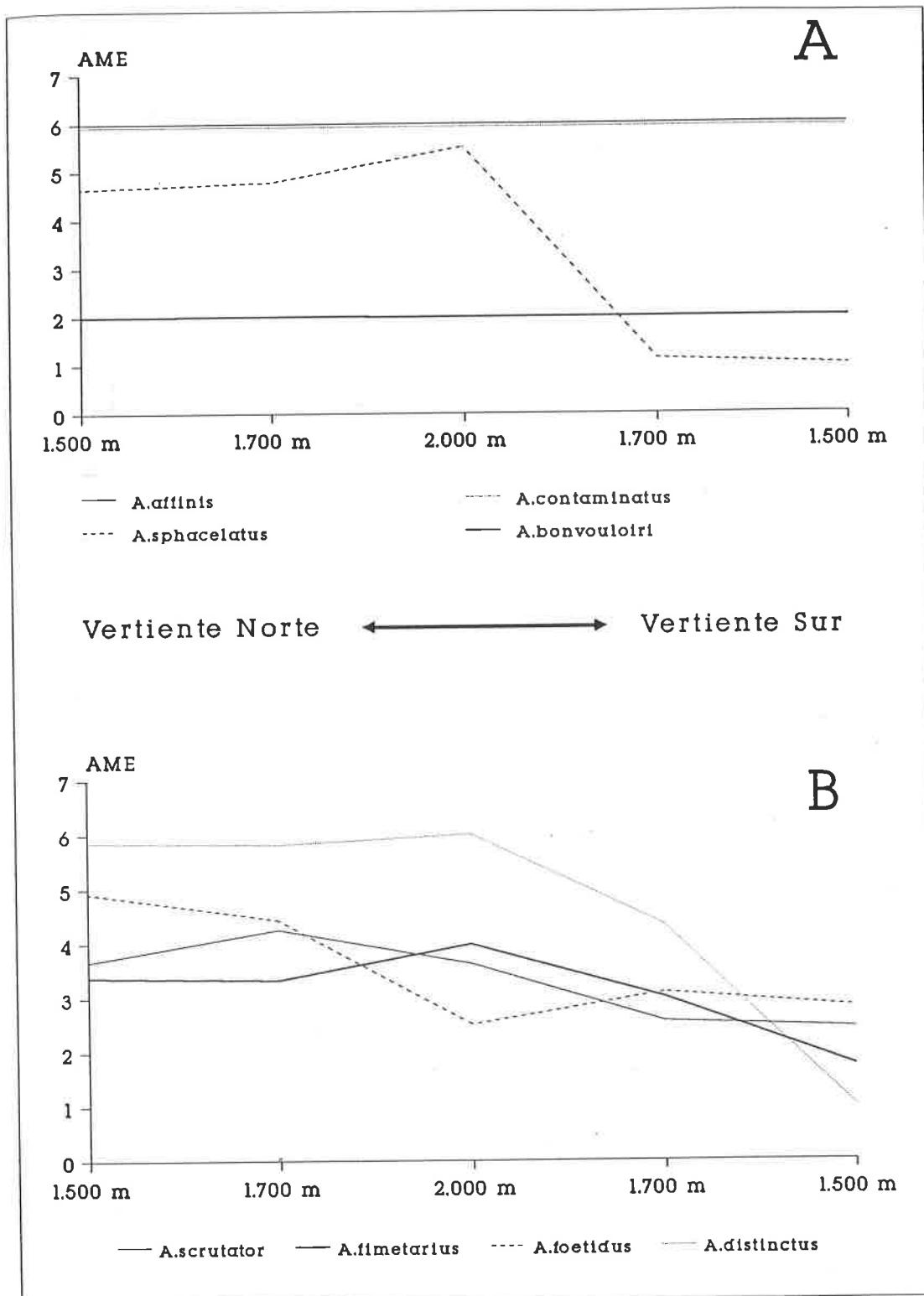


Figura 148.- Variación de la Aparición Media Estacional (AME) según las zonas para diversas especies de Aphodiidae.

pero estrictamente primaveral en la vertiente sur. Es posible que, en este caso, el máximo otoñal aparezca más tarde (noviembre o diciembre), pero es indudable que el máximo primaveral es más acusado en la vertiente meridional. *A.affinis* y *A.bonvouloiri* también tienen poblaciones más numerosas en la vertiente septentrional, pero la primera es estrictamente otoñal, mientras que la segunda es estrictamente primaveral. *A.contaminatus* es asimismo estrictamente otoñal, pero aparece abundantemente por todas las zonas. Como vimos anteriormente (Figura 133), es más que probable que entre las tres especies que aparecen abundantemente durante el otoño exista una cierta segregación espacio-temporal.

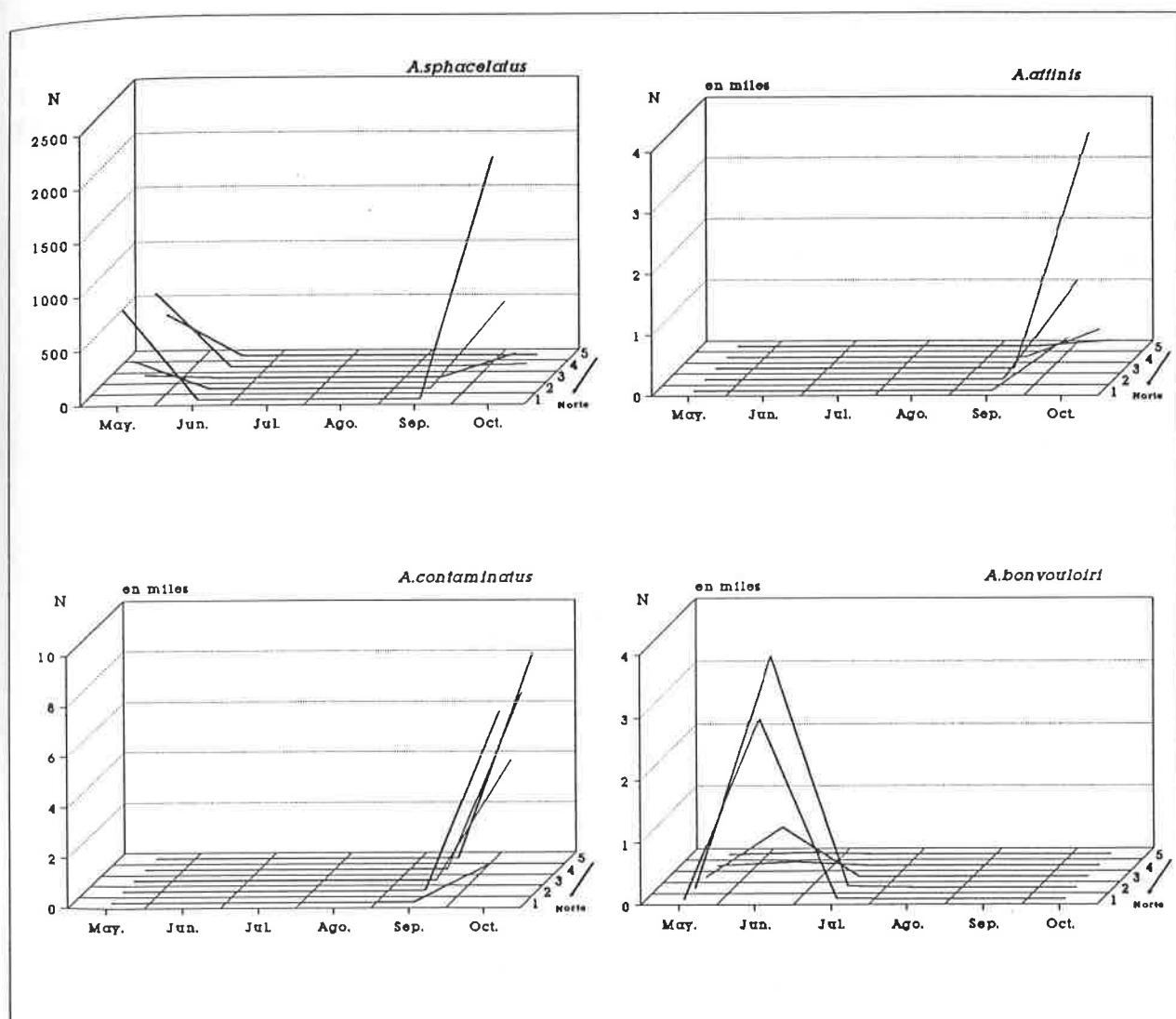


Figura 149.- Distribución del número de individuos de las cuatro especies de Aphodiidae superabundantes según meses y zonas.

Entre el resto de las especies de Aphodiidae (Figura 150) también se dan casos de modificación espacial de la fenología. *A.distinctus* aparece sobretodo en la vertiente septentrional durante el otoño y los únicos ejemplares recogidos en la otra vertiente son primaverales. *A.fimetarius* resulta ser primavero-otoñal en las zonas septentrionales y estrictamente primaveral en las zonas meridionales. Es posible que en estos dos casos, como en *A.sphacelatus*, el pico otoñal aparezca más tarde, pero aún así no cabe duda que el máximo primaveral es más pronunciado en la vertiente meridional y que la aparición otoñal se retrasa. *A.foetidus* ejemplifica este supuesto, ya que siendo también primavero-otoñal, el máximo de abundancia aparece durante el otoño en las zonas septentrionales y en primavera en las zonas meridionales. El caso de *A.scrutator* es diferente. Esta especie es también primavero-otoñal con máximo primaveral en la vertiente sur, pero en las zonas septentrionales su fenología resulta estival.

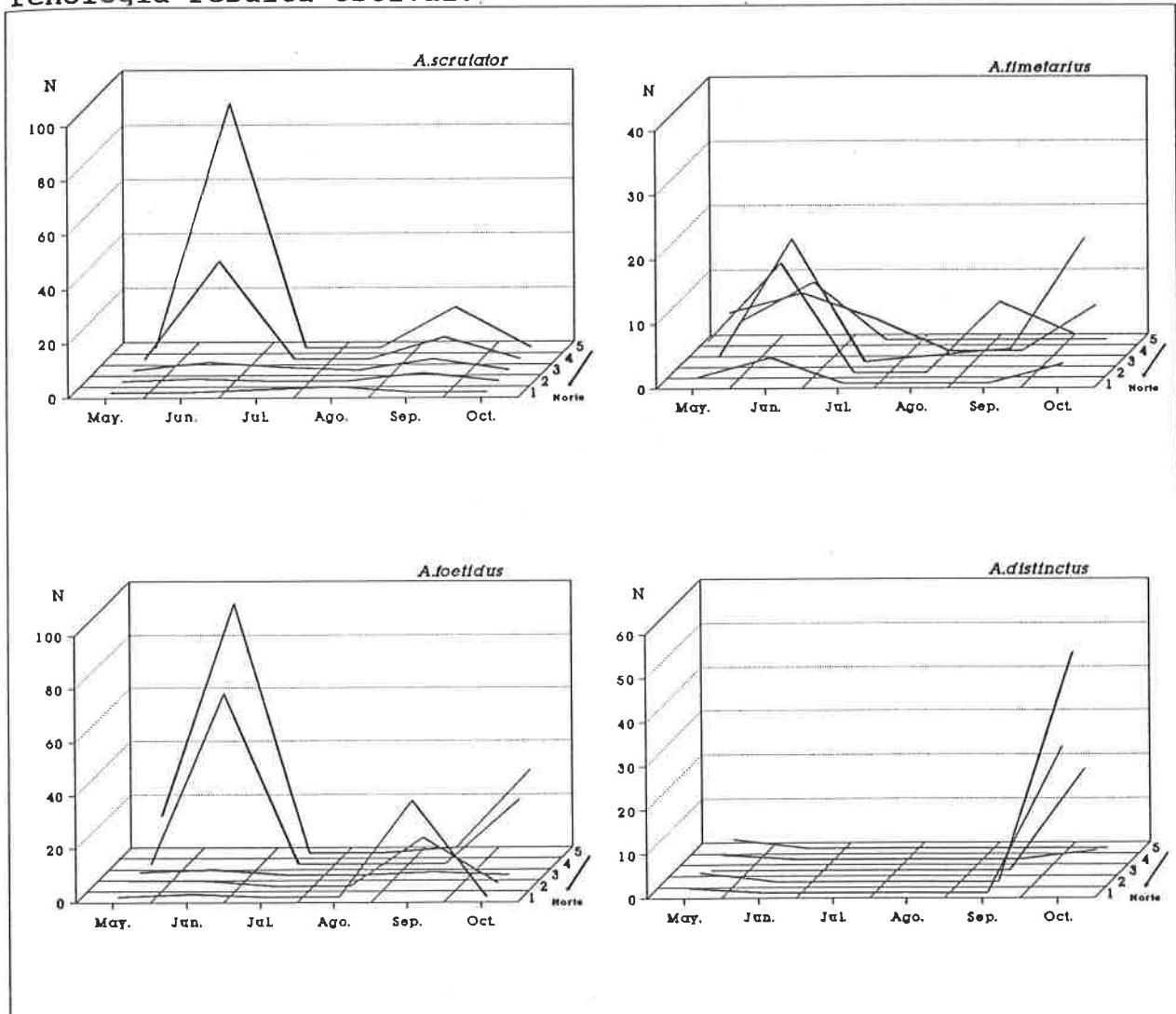


Figura 150.- Distribución del número de individuos de las cuatro especies de Aphodiidae abundantes capturadas en todo el área según meses y zonas.

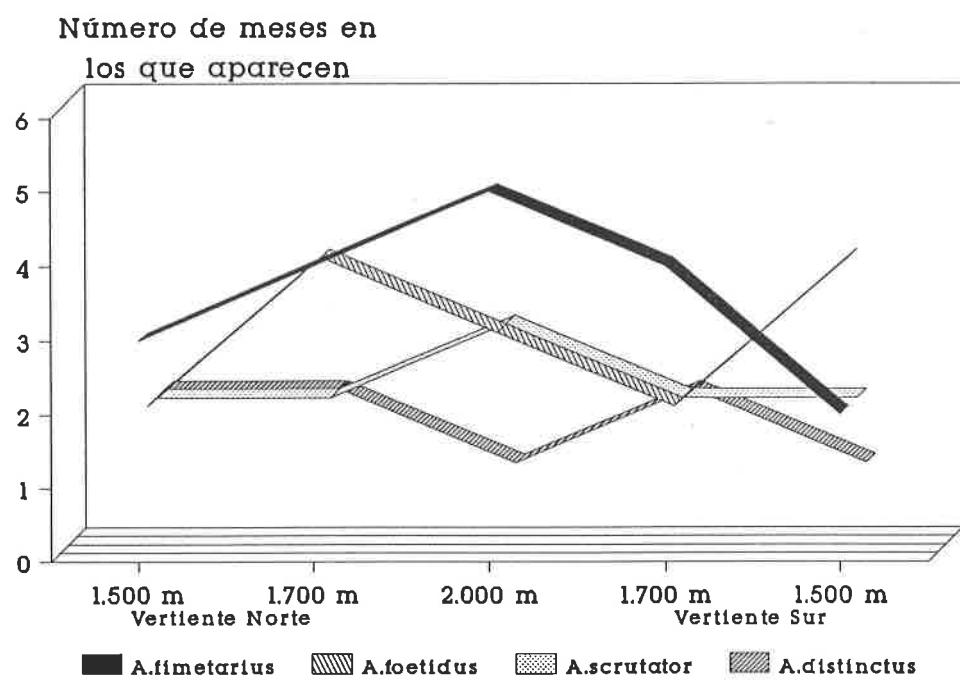
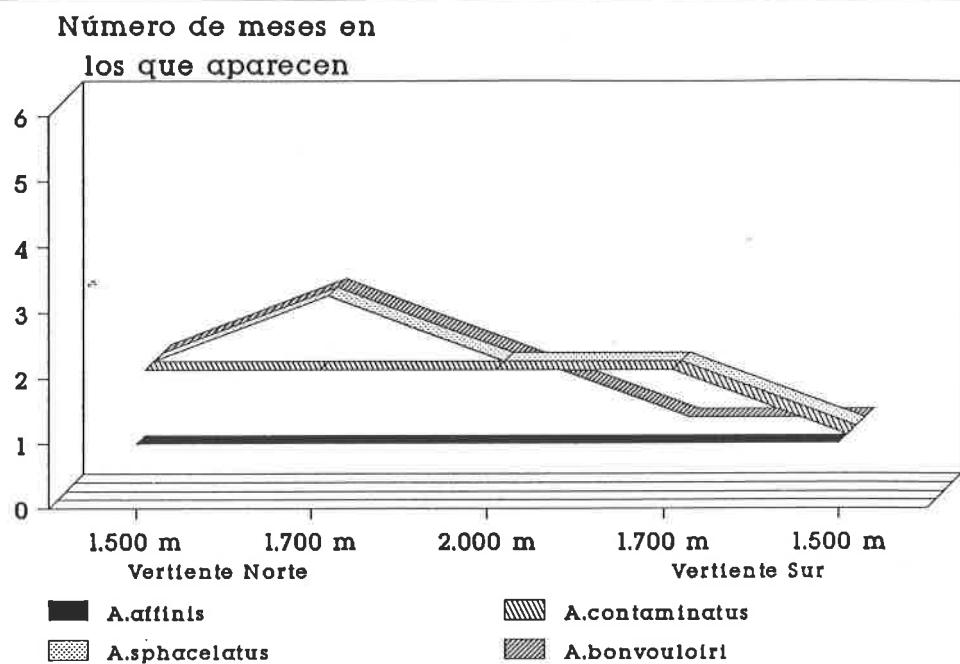


Figura 151.- Número de meses o muestreros en los que aparecen las diferentes especies de Aphodiidae según las zonas.

Los periodos más desfavorables para los Aphodiidae pueden ser los de sequía. Cuando las especies habitan en las zonas septentrionales, las oviposiciones primaverales dan lugar a una nueva generación tras el estío. Pero en las zonas meridionales, al ser este periodo desfavorable más prolongado, la emergencia otoñal se retrasa o desaparece, por lo que no es de extrañar que el máximo de abundancia de las poblaciones se encuentre en la primavera. Este parece ser el caso de *A.sphacelatus*, *A.fimetarius*, *A.foetidus* y *A.distinctus*. En las especies más termófilas como *A.scrutator*, el estío resulta ser el periodo de aparición de los imagos en la vertiente septentrional y, en este caso, la mayor sequedad de las zonas meridionales produce que el patrón fenológico sea primavero-otoñal, evitándose esta época desfavorable. Los casos de *A.bonvouloiri*, *A.affinis* y *A.contaminatus* son diferentes. Las tres son especies propias de los pastizales de altura, en donde aparecen abundantemente y, tal vez, sus restricciones geográficas y estacionales estén relacionadas e impidan que se modifique espacialmente su fenología.

Por ello no es de extrañar que, en general, la aparición estacional sea mayor en la vertiente septentrional y no exista tendencia a disminuir el número de meses en los que se capturan las especies con la altitud (Figura 151). *A.foetidus* es la única especie en la que la amplitud estacional es mayor, en la zona meridional de menor altura.

#### 6.4.2.3.- El caso de los Geotrupidae.

Las únicas dos especies de esta familia que han sido capturadas con cierta abundancia, muestran una pauta diferente de variación espacial de la aparición estacional (Figura 152).

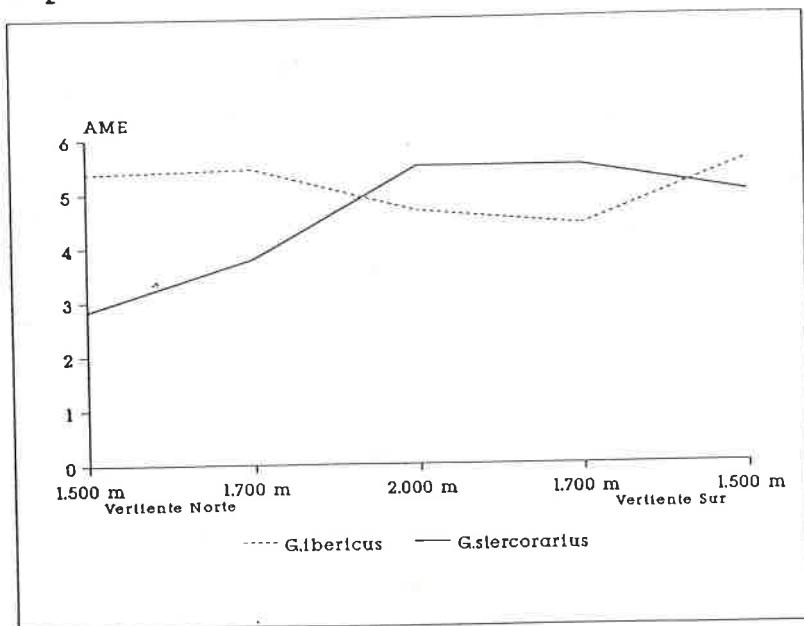


Figura 152.- Variación de la AME según las zonas para las dos especies de Geotrupidae capturadas en abundancia.

*G.ibericus* posee valores de la AME similares en todas las zonas y *G.stercorarius* tiene una aparición media superior en las zonas meridionales. La primera especie aparece por todo el área, manifiestando fenologías amplias en las zonas de mayor altitud y fenologías predominantemente otoñales en el resto. *G.stercorarius*, en cambio, es una especie primavero-otoñal con abundancias máximas durante la primavera, que aparece muy escasamente en las zonas meridionales y únicamente en otoño (Figura 153). Ambas especies se capturan en un menor número de meses en las zonas meridionales (Figura 154), y *G.ibericus* es capturada en más meses en la zona de mayor altitud.

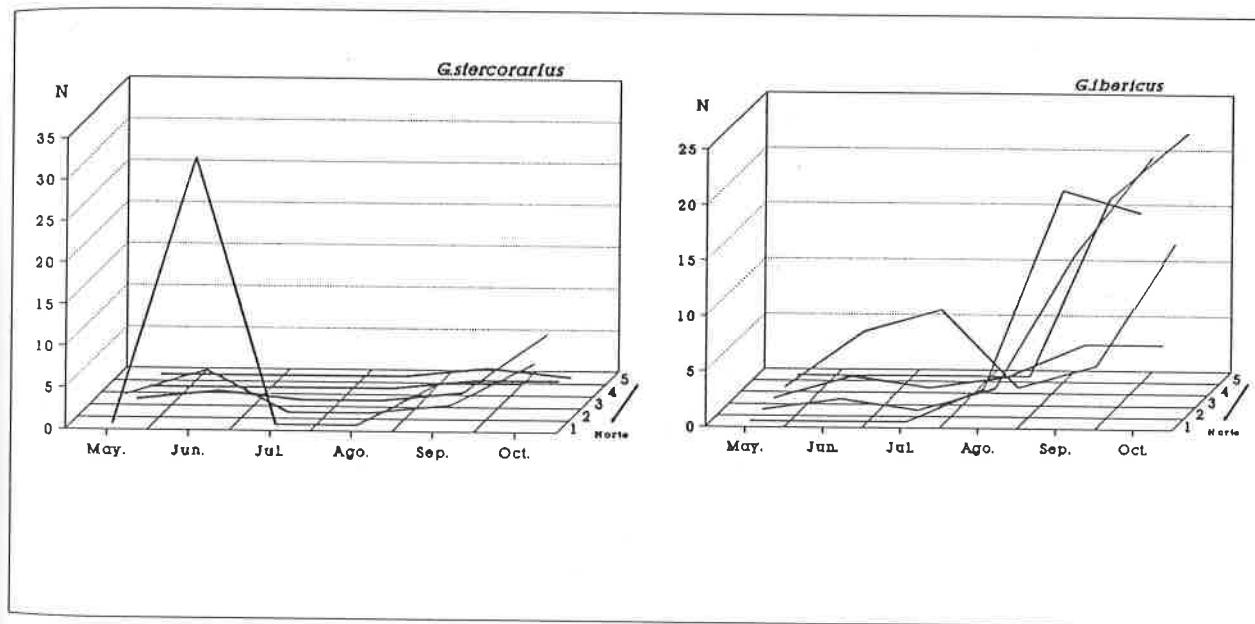


Figura 153.- Distribución del número de individuos de las dos especies de Geotrupidae abundantes según meses y zonas.

Durante el estío, ambas especies disminuyen sus efectivos, pero *G.ibericus* llega a colonizar las heces del verano depositadas en la zona más elevada de las muestradas, no así *G.stercorarius*. En la vertiente meridional, *G.ibericus* constituye prácticamente la única especie de la familia con

Número de meses en  
los que aparecen

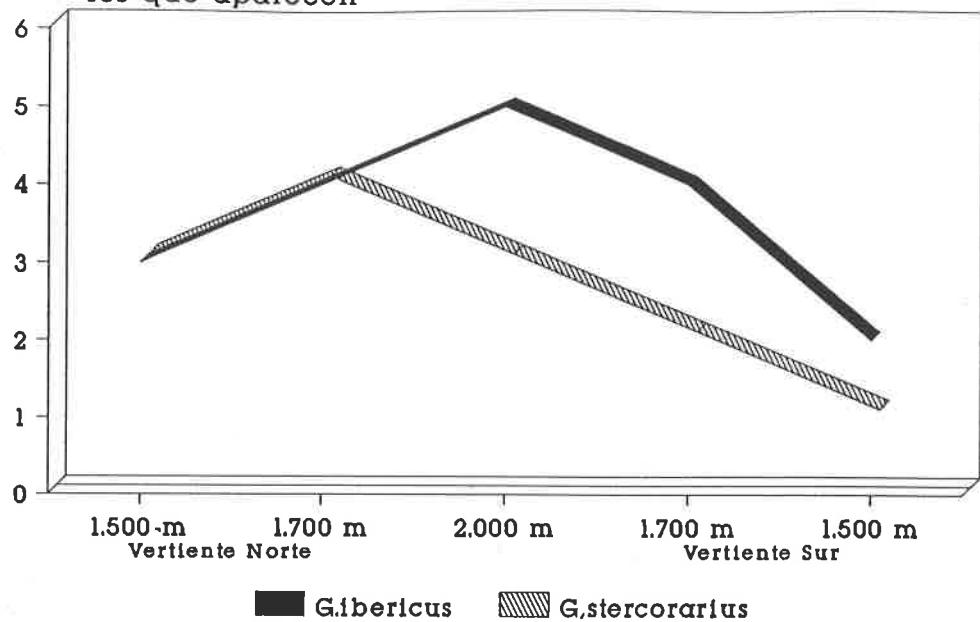


Figura 154.- Número de meses o muestreos en los que aparecen las dos especies de Geotrupididae abundantes según las zonas.

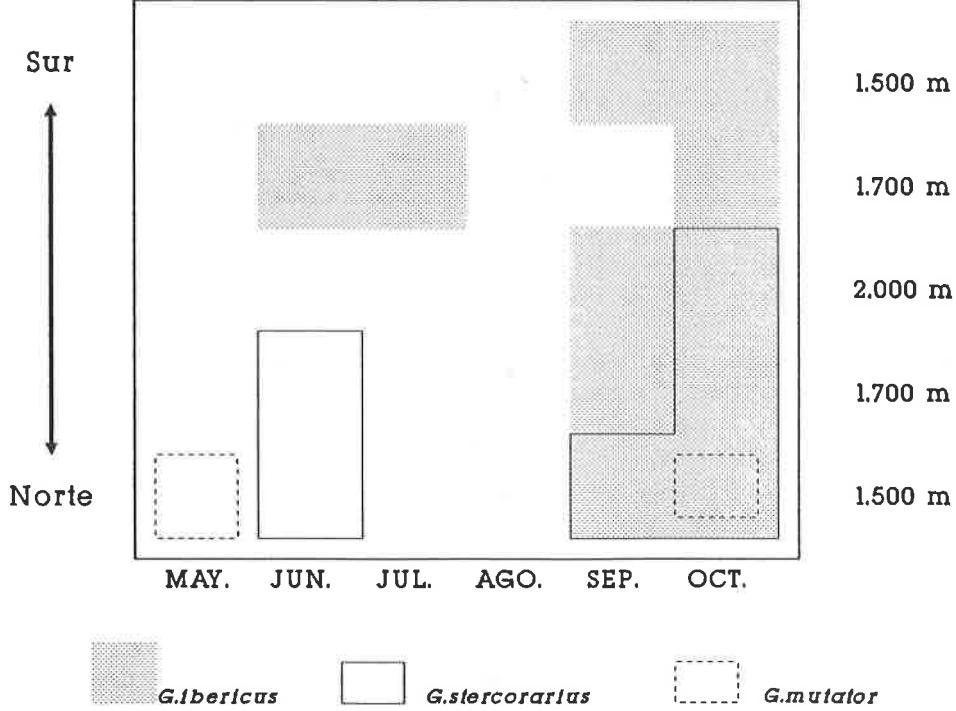


Figura 155.- Representación gráfica de la presencia de tres especies de Geotrupididae en cada una de las zonas y meses. La especie se considera presente cuando al menos aparece 1 ind./excremento.

relevancia. En la vertiente septentrional, aunque ambas especies posean abundancias similares, apenas coinciden debido a su diferente aparición estacional: primaveral en el caso de *G.stercorarius* y otoñal en el caso de *G.ibericus*. En esta vertiente, otra especie de la familia: *G.mutator*, tiene cierta importancia en la degradación de las heces. Los datos de este estudio, apuntan a que esta especie habita primordialmente las zonas septentrionales de menor altitud, por lo que estaría segregada espacialmente de las otras dos. La Figura 155 ilustra la segregación espacio-temporal de estas especies.

#### 6.4.3.- El solapamiento de nicho estacional.

Se ha calculado el solapamiento general (SG, véase apartado 6.3.) en cada una de las cinco zonas, con los datos de todas aquellas especies cuya abundancia fue superior a los 10 ejemplares. La significación estadística de SG se realiza mediante V. Si V excede el valor de Chi-Cuadrado para  $P=0.05$  con  $(S-1)(r-1)$  grados de libertad, siendo S el número de especies y r el numero de intervalos (6 meses), entonces la hipótesis nula de un solapamiento general completo es rechazada (Petraitis, 1979 y 1985).

Como vemos en la Tabla 57 los valores de V son muy superiores en todos los casos a los de la Chi-Cuadrado, por lo que el solapamiento general estacional entre las especies es rechazado en las cinco zonas.

	SG	V	g.l.	valor de Chi-Cuadrado
Vert. Norte	1.500 m	0.466	13717	85
	1.700 m	0.526	18107	70
	2.000 m	0.697	7337	65
Vert. Sur	1.700 m	0.556	11198	85
	1.500 m	0.606	9855	90

Tabla 57.- Valores del índice de solapamiento general (SG) de Petraitis (1979 y 1985) para cada zona entre las especies con al menos 10 individuos, valor de V y de la distribución de Chi-Cuadrado para  $P=0.05$  y los correspondientes grados de libertad (g.l.).

Asimismo se han calculado los solapamientos de nicho específicos (SNE) entre cada par de especies con abundancias superiores a 10 individuos por zona (ver también Tratamiento de los datos, apartados 4.4.2, 5.4.2 y 6.3). La hipótesis nula presupone que el SNE entre dos especies es completo y, si el valor de U está por encima del de Chi-Cuadrado para una  $P=0.05$  y  $g.l.=5$  (número de meses -1), entonces se rechaza esta hipótesis nula.

Existen muy pocos casos en los que el valor de U sea inferior a 11.07 (Chi-Cuadrado,  $P=0.05$ ,  $g.l.=5$ ). Es decir, en contadas ocasiones puede demostrarse el solapamiento completo entre pares de especies (Tabla 58). Sin embargo, existen más solapamientos estacionales completos entre especies en la zona de mayor altitud y en la de menor altura meridional. Ello viene a significar que en estas zonas, es más probable que dos especies coincidan fenológicamente.

	Número de comparaciones	SNE significativos
Vert. Norte	1.500 m	306
	1.700 m	210
	2.000 m	182
	1.700 m	306
Vert. Sur	1.500 m	342

Tabla 58.- Número de comparaciones de los valores de solapamiento de nicho específico (SNE) entre pares de especies con más de 10 individuos para cada zona y cantidad de los que son significativos estadísticamente, con porcentaje entre paréntesis (Petrailis, 1979 y 1985). El número de comparaciones es igual a  $S \times S - 1$ , siendo S el número de especies.

Puede ocurrir que la especie A solape su nicho completamente con la especie B, pero que ésta no lo haga con A. Estos casos son frecuentes cuando el periodo fenológico de una especie, es menor pero coincidente con el de la otra. Los solapamientos completos de nicho entre pares de especies se dan reciprocamente en contadísimas ocasiones. En las zonas septentrionales dichos solapamientos aparecen entre *A.coenosus* y *A.scrofa* a 1.500 m y entre *O.stylocerus* y *O.lemur* a 1.700 m, especies que únicamente se encuentran durante los meses de mayo y junio. En la zona de mayor altura, dichos solapamientos se dan entre 4 especies que aparecen únicamente durante el

muestreo de octubre (*O.fracticornis*, *A.affinis*, *A.conjugatus* y *A.distinctus*). En las zonas meridionales solapan completa y reciprocamente algunas especies primaverales: *A.consputus* y *A.bonvouloiri* a 1.700 m y *C.lunaris*, *A.fimetarius*, *O.fracticornis*, *O.verticicornis* y *O.lemur* a 1.500 m; y algunas otras especies otoñales (*A.affinis*, *A.contaminatus* y *A. scybalaria*) que aparecen en la zona de menor altitud.

Como vemos, estos solapamientos no se repiten entre las zonas y atañen generalmente a especies del mismo género que, por otra parte, no son muy disimilares en cuanto a sus tamaños y hábitos alimentarios. Desde luego la separación mensual entre cada uno de los muestreos está influyendo en los resultados y es muy probable que, a intervalos temporales más próximos, el solapamiento estacional entre estas especies sea menor. En todo caso, se trata de especies cuyas fenologías coinciden en alguna medida en el área de estudio y que, por tanto, serían buenas candidatas a padecer competencia interespecífica.

Si calculamos el solapamiento general entre todas las especies capturadas con más de 60 individuos en todo el área ( $S=18$ ), tomando en consideración los datos producidos en los 30 muestreos (6 meses x 5 zonas), entonces el valor de SG es 0.440 y el de V 86140 (g.l. = 493). En este caso, el solapamiento general entre las especies características en todos los muestreos es también rechazado. Los SNE entre todos los pares de especies posibles ( $S \times S - 1 = 306$ ) son siempre no significativos estadísticamente y están por encima del valor de Chi-Cuadrado 42.56 ( $p=0.05$ , g.l.=29), por lo que se rechaza la hipótesis nula de un solapamiento completo entre cualquier par de especies.

De esta manera, la consideración de la variación espacio-temporal de las poblaciones produce que los solapamientos completos entre especies se reduzcan. Si podía existir alguna coincidencia estacional entre dos especies, las variaciones espaciales de sus poblaciones disminuyen esta coincidencia. De todos modos, resulta interesante conocer la aparición simultánea de las principales especies presentes, en los muestreos con más abundancia y riqueza (octubre, mayo y junio). La importancia de las especies en cada muestreo, se ha valorado considerando su biomasa media por excremento. Esta medida, entre las asequibles, está posiblemente más relacionada con la tasa de utilización del recurso de las especies y, por tanto, con la trascendencia de las interacciones intra e interespecífica.

Durante el mes de octubre, los excrementos depositados en las zonas septentrionales poseen unas biomassas medias muy elevadas, a causa de la contribución de seis especies de Aphodiidae y Geotrupidae, que aparecen en todos o casi todos los excrementos muestreados (Tabla 59). Ambas familias difieren notablemente entre si en sus tamaños, pero la diferencia de tamaños entre las especies de cada familia es mínima.

Especies	Biomasa	Presencia	Tamaño
<i>A.contaminatus</i>	5740	100 %	5.9
<i>A.affinis</i>	1572	100 %	5.3
<i>G.ibericus</i>	1379	100 %	21.8
<i>A.sphacelatus</i>	760	100 %	5.3
<i>G.stercorarius</i>	667	89 %	23.2
<i>G.mutator</i>	344	56 %	22.2
<i>O.fracticornis</i>	94	100 %	8.7
<i>O.similis</i>	91	100 %	6.2
<i>A.conjugatus</i>	32	67 %	8.8
<i>A.distinctus</i>	24	100 %	4.8
<i>A.fimetarius</i>	21	89 %	7.4

Tabla 59.- Biomasa media (en mgrs. peso seco) por excremento de las principales especies que aparecen en las zonas septentrionales y la de mayor altura durante octubre, porcentaje de presencia en las heces de estas zonas y tamaño medio de los ejemplares (en mm).

Por ello, sobretodo entre *A.affinis*, *A.contaminatus* y *A.sphacelatus*, sería conveniente averiguar la influencia de la competencia interespecífica. Las especies de Geotrupidae muestran una pauta de aparición espacio-temporal algo diferentes (Figura 155), y las especies de Aphodiidae también (Figuras 133 y 149). Las únicas especies de Scarabaeidae (*O.similis* y *O.fracticornis*) relativamente importantes, difieren en su biomasa media (6.84 y 17.28 respectivamente, en mgrs. de peso seco) aunque su tamaño no sea tan distinto (6.15 y 8.65 mm.), debido a su forma ovoide. Ademas, ambas poseen una muy diferente aparición espacio-temporal (Figura 145).

En las zonas meridionales, son dos las especies que contribuyen primordialmente a la biomasa de las heces durante octubre (Tabla 60) y ambas difieren notablemente en tamaño. Excepto *A.affinis*, el resto de las especies poseen algún rasgo que permite concebir la razón de la coexistencia: *E.fulvus* es un Scarabaeidae, y por tanto posee un modo de alimentación diferente, y *A.foetidus* tiene un tamaño medio algo superior a las otras especies de su familia.

Especies	Biomasa	Presencia	Tamaño
<i>A.contaminatus</i>	9677	100 %	5.9
<i>G.ibericus</i>	1540	100 %	21.8
<i>A.affinis</i>	204	100 %	5.3
<i>E.fulvus</i>	107	100 %	9.4
<i>A.foetidus</i>	59	100 %	7.0

Tabla 60.- Texto como la tabla anterior para las las zonas meridionales durante octubre.

Durante el mes de mayo destaca la mayor contribución de la familia Scarabaeidae. Las biomasas que aparecen son mucho más reducidas y las especies con mayor contribución poseen características que aseguran la coexistencia en una buena parte de los casos (Tabla 61).

A	Especies	Biomasa	Presencia	Tamaño
	<i>A.sphacelatus</i>	385	100 %	5.34
	<i>O.stylocerus</i>	365	100 %	10.50
	<i>G.mutator</i>	287	50 %	22.18
	<i>C.lunaris</i>	232	50 %	19.47
	<i>G.stercorarius</i>	88	33 %	23.24
	<i>O.similis</i>	25	83 %	6.15

B	Especies	Biomasa	Presencia	Tamaño
	<i>A.sphacelatus</i>	374	100 %	5.34
	<i>O.stylocerus</i>	365	100 %	10.50
	<i>O.lemur</i>	255	100 %	7.45
	<i>O.similis</i>	186	100 %	6.15
	<i>A.conjugatus</i>	41	83 %	8.84
	<i>O.fracticornis</i>	37	83 %	8.65

Tabla 61.- Biomasa media (en mgrs. peso seco) por excremento de las principales especies que aparecen en las zonas septentrionales (A) y meridionales (B) durante mayo, porcentaje de presencia en las heces de estas zonas y tamaño medio de los ejemplares (en mm).

En las zonas septentrionales, tres de las cuatro especies con mayor relevancia pertenecen a familias distintas y, por tanto, poseen una manera diferente de explotar el excremento. Además, *C.lunaris* y *G.mutator* no tienen porcentajes de presencia altos. Las dos especies pertenecientes a la familia Scarabaeidae tienen tamaños muy distintos. En las zonas meridionales no aparecen los Geotrupidae y entre las especies más importantes, *O.lemur* es la única que, tal vez, podría interaccionar con los otros Scarabaeidae.

Durante el mes de junio el dominio de los Scarabaeidae es todavía más patente, sobretodo en las zonas meridionales (Tabla 62). En las zonas septentrionales las tres especies más relevantes pertenecen a familias distintas. Además, de las cuatro especies de Scarabaeidae, tres poseen tamaños distintos (*C.lunaris*, *O.stylocerus* y *O.similis*) y la otra (*E.fulvus*), pertenece a un género etíopico (*Euoniticellus*) cuyo comportamiento alimentario y nidificador es muy variable, siendo similar al de los Aphodiidae en las regiones más humedas de su área de distribución (Rougony Rougon, 1982).

A	Especies	Biomasa	Presencia	Tamaño
	<i>A.bonvouloiri</i>	7957	100 %	7.89
	<i>C.lunaris</i>	2552	67 %	19.47
	<i>G.stercorarius</i>	1949	67 %	23.24
	<i>O.stylocerus</i>	516	100 %	10.50
	<i>E.fulvus</i>	237	100 %	9.35
	<i>G.mutator</i>	229	50 %	22.18
	<i>O.similis</i>	133	100 %	6.15
	<i>A.fimetarius</i>	23	83 %	7.39

B	Especies	Biomasa	Presencia	Tamaño
	<i>O.similis</i>	855	100 %	6.15
	<i>C.lunaris</i>	696	100 %	19.47
	<i>O.lemur</i>	584	100 %	7.45
	<i>A.scrutator</i>	429	100 %	11.74
	<i>O.stylocerus</i>	365	83 %	10.50
	<i>O.maki</i>	230	100 %	6.65
	<i>G.ibericus</i>	220	50 %	21.84
	<i>A.foetidus</i>	169	100 %	7.02
	<i>G.niger</i>	114	33 %	20.60
	<i>A.bonvouloiri</i>	106	100 %	7.89
	<i>O.taurus</i>	62	83 %	8.70
	<i>O.verticicornis</i>	47	83 %	9.00
	<i>O.joannae</i>	42	67 %	4.71
	<i>E.fulvus</i>	36	67 %	9.35
	<i>O.fracticornis</i>	23	50 %	8.65
	<i>A.fimetarius</i>	20	100 %	7.39

Tabla 62.- Biomasa media (en mgrs. peso seco) por excremento de las principales especies que aparecen en las zonas septentrionales (A) y meridionales (B) durante junio, porcentaje de presencia en las heces de estas zonas y tamaño medio de los ejemplares (en mm).

En las zonas meridionales el análisis es más complicado, debido a la similar contribución en biomasa de una gran cantidad de especies, lo que permite sospechar la posibilidad de interacciones entre ellas, sobretodo en aquellas de menor tamaño y grán abundancia de la misma familia (*O.similis*, *O.lemur* o *O.maki*). Entre los Aphodiidae las biomassas no son elevadas y la especie más relevante (*A.scrutator*), se caracteriza por su grán tamaño respecto a las otras especies de la familia.

#### 6.4.4.- Los grandes grupos taxonómicos y la estacionalidad.

En las Figuras 137, 138 y 139 hemos visto como; tanto en riqueza, abundancia y biomasa, Aphodiidae y Geotrupididae

dominan sobre Scarabaeidae en las zonas septentrionales y en la zona de mayor altura. Sin embargo, la familia Scarabaeidae llega a contribuir más que las otras dos, tanto en número de especies como en biomasa, en los muestreos primaverales realizados en las zonas meridionales. En estas zonas, el dominio de la familia Scarabaeidae está relacionado con un notable decrecimiento del máximo primaveral de los Aphodiidae, cuya aparición estacional primavero-otoñal se transforma en casi exclusivamente otoñal.

Indudablemente, la riqueza de los Scarabaeidae es muy superior en las zonas de la vertiente sur, en donde prácticamente se duplica (Figura 156). Con la abundancia ocurre otro tanto (Figura 157), no así con la biomasa, la cual es superior en la zona de menor altura septentrional, debido a la presencia de una especie de gran tamaño (*Copris lunaris*) que supone el 77% de toda la biomasa de esta familia en la zona.

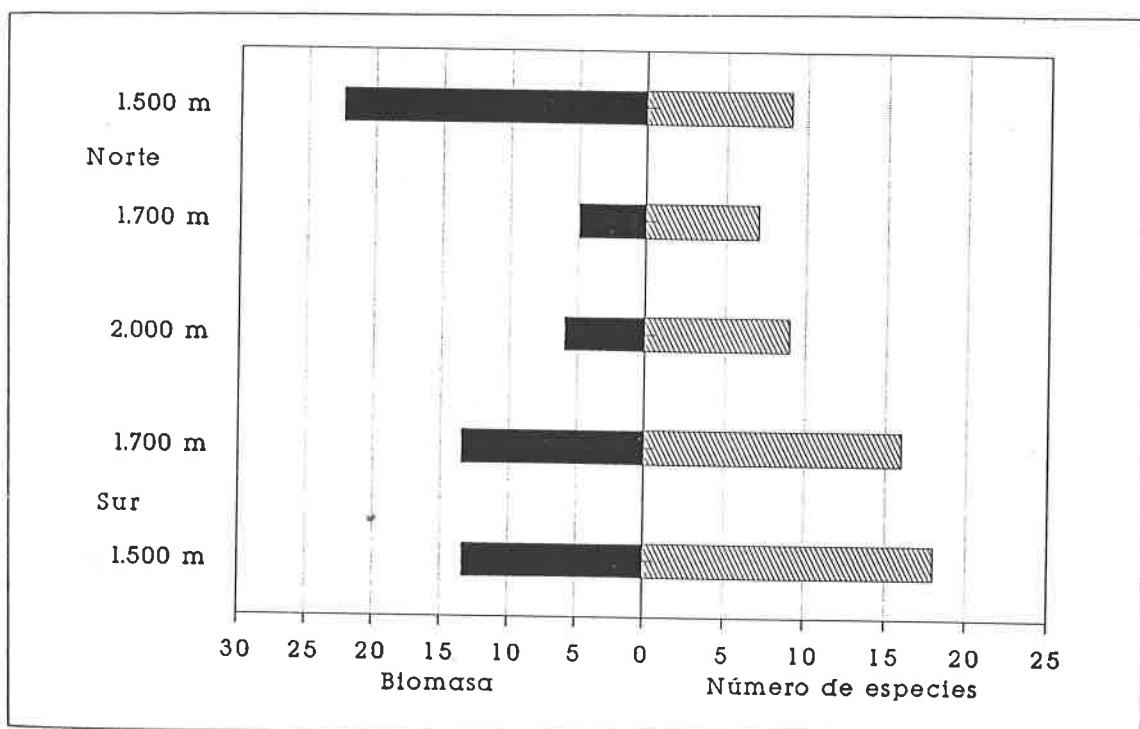


Figura 156.- Número de especies y biomasa (en gramos, peso seco) de la familia Scarabaeidae en cada una de las zonas.

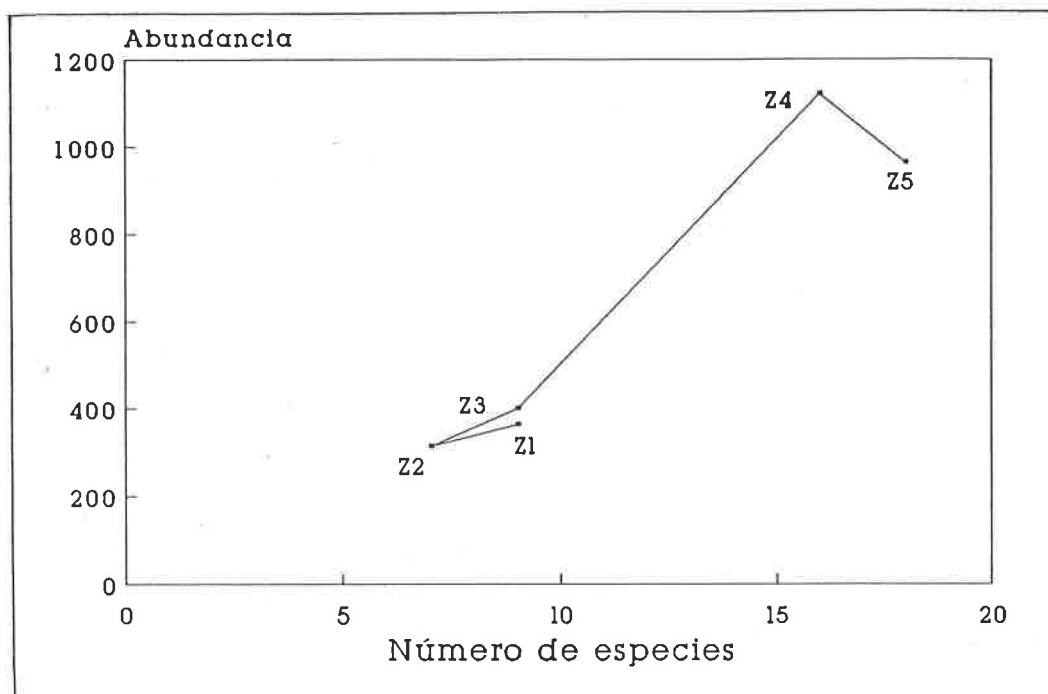


Figura 157.- Oscilación de la riqueza y la abundancia en la familia Scarabaeidae según las zonas. La numeración de las zonas como en la figura 57.

Respecto a la estacionalidad, no cabe duda de que los Scarabaeidae son eminentemente primaverales si tenemos en cuenta la abundancia o la biomasa (Figura 158). En las zonas meridionales se capturan bastantes más especies y ejemplares que en las zonas septentrionales, pero, como vimos antes, la biomasa es superior en la zona septentrional de menor altura. Durante el verano existe un notable descenso en todos los parámetros. Sin embargo, durante el estío, es de destacar que se capturan más especies y las poblaciones son más numerosas, en las zonas más meridionales. Es decir, en las zonas de mayor sequedad es en las que menos pronunciado es el declive estival. Por último, cabe señalar que únicamente en las zonas septentrionales se manifiesta una clara bimodalidad estacional, sobretodo en la riqueza, capturándose algunos imágos tras el estío. Es posible que los Scarabaeidae aparezcan en las zonas meridionales más tarde durante el otoño y que, por tanto, el máximo relativo otoñal no aparezca por nuestros muestreos. De todas maneras, de lo que no cabe duda es que el máximo primaveral es mucho más importante en las zonas meridionales.

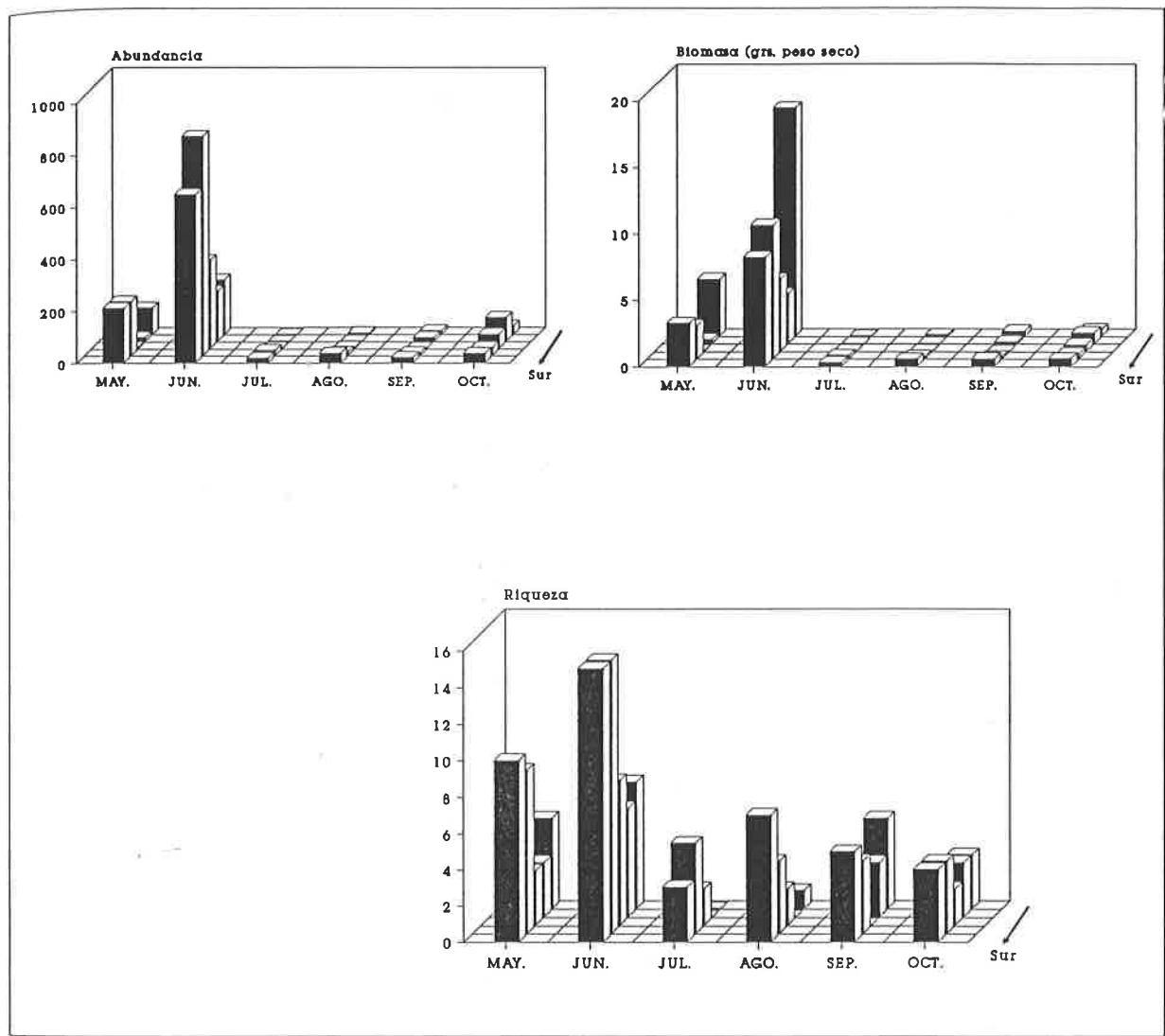


Figura 158.- Abundancia, biomasa y riqueza de la familia Scarabaeidae en las cinco zonas y por meses.

El número de especies de Geotrupidae en cada una de las zonas es constante (3 o 4 solamente), pero la abundancia o la biomasa de esta familia es sensiblemente superior en las zonas septentrionales (Figura 159) e inferiores cuanto mayor es la altura, independientemente de la vertiente.

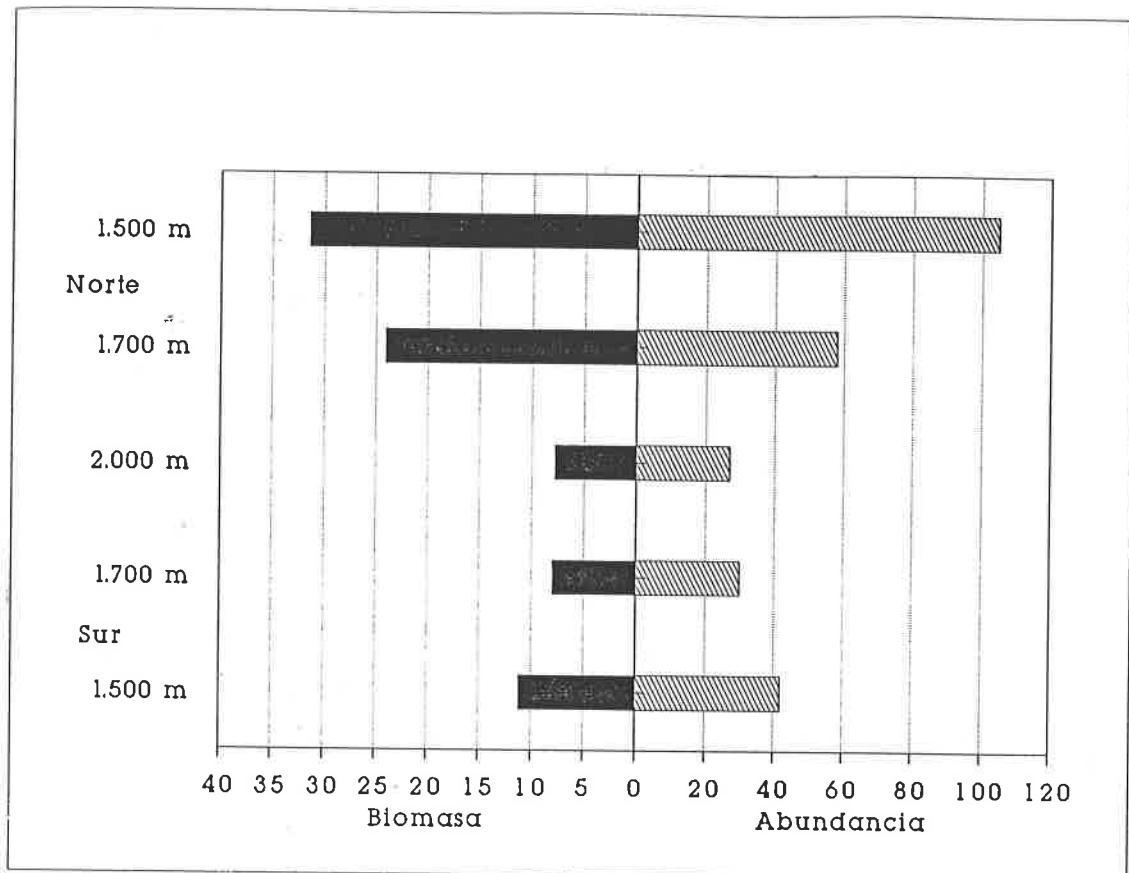


Figura 159.- Oscilación del número total de individuos y la biomasa de Geotrupidae en cada una de las zonas.

Estacionalmente, durante el otoño es cuando esta familia más contribuye en biomasa y abundancia (Figura 160), aunque durante la primavera existen poblaciones importantes en la zona septentrional de menor altura. El patrón fenológico claramente primavero-otoñal de la zona de menor altura situada en la vertiente norte, se transforma en otoñal con la altura y con el cambio de vertiente. Durante el estío, solamente encontramos algunos ejemplares en las zonas septentrionales.

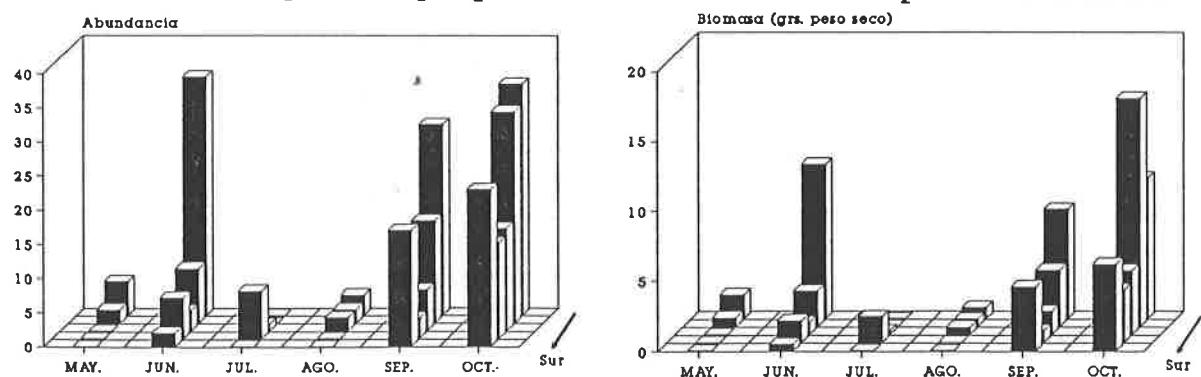


Figura 160.- Abundancia y biomasa de Geotrupidae para cada zona y mes.

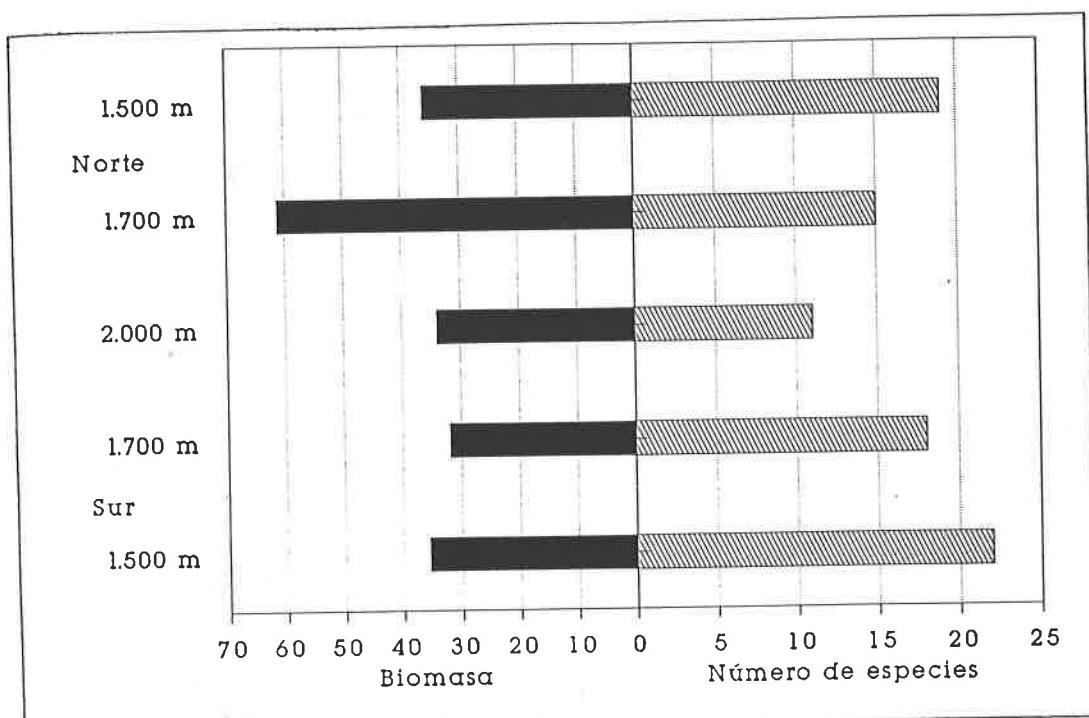


Figura 161.- Número total de individuos capturados de la familia Aphodiidae y biomasa en las cinco zonas de muestreo.

El número de especies de Aphodiidae disminuye algo con la altura y con el paso a la vertiente septentrional, pero su biomasa es muy similar en todas las zonas, excepto en la situada a 1.700 m. en la cara norte (Figura 161), como consecuencia de la contribución de las especies otoñales superabundantes. La abundancia también se incrementa en esta zona, mientras que se mantiene prácticamente constante en el resto (Figura 162).

Al igual que en el caso de los Geotrupidae, los Aphodiidae poseen su mayor abundancia y biomasa durante el otoño, manifestando un claro patrón estacional primavero-otoñal en las zonas septentrionales (Figura 163). El número de especies de esta familia es importante tanto en primavera como en otoño, con un descenso de la riqueza con la altura que no se manifiesta durante el muestreo de octubre, cuando las poblaciones de las especies son más numerosas.

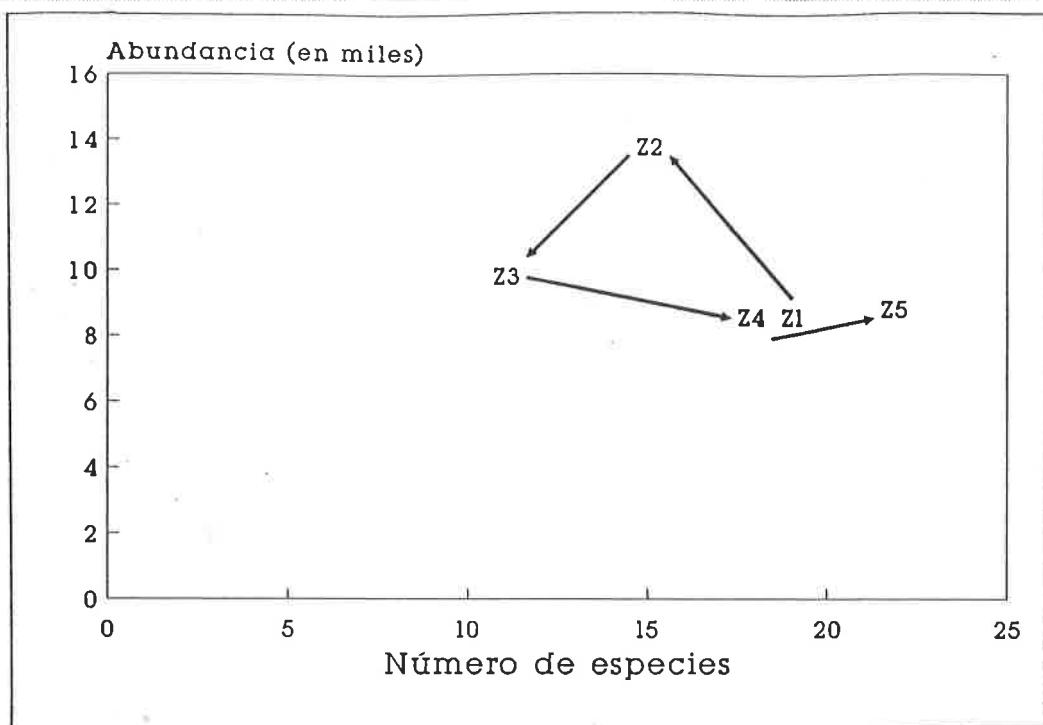


Figura 162.- Oscilación de la abundancia y la riqueza de la familia Aphodiidae capturadas en cada zona.

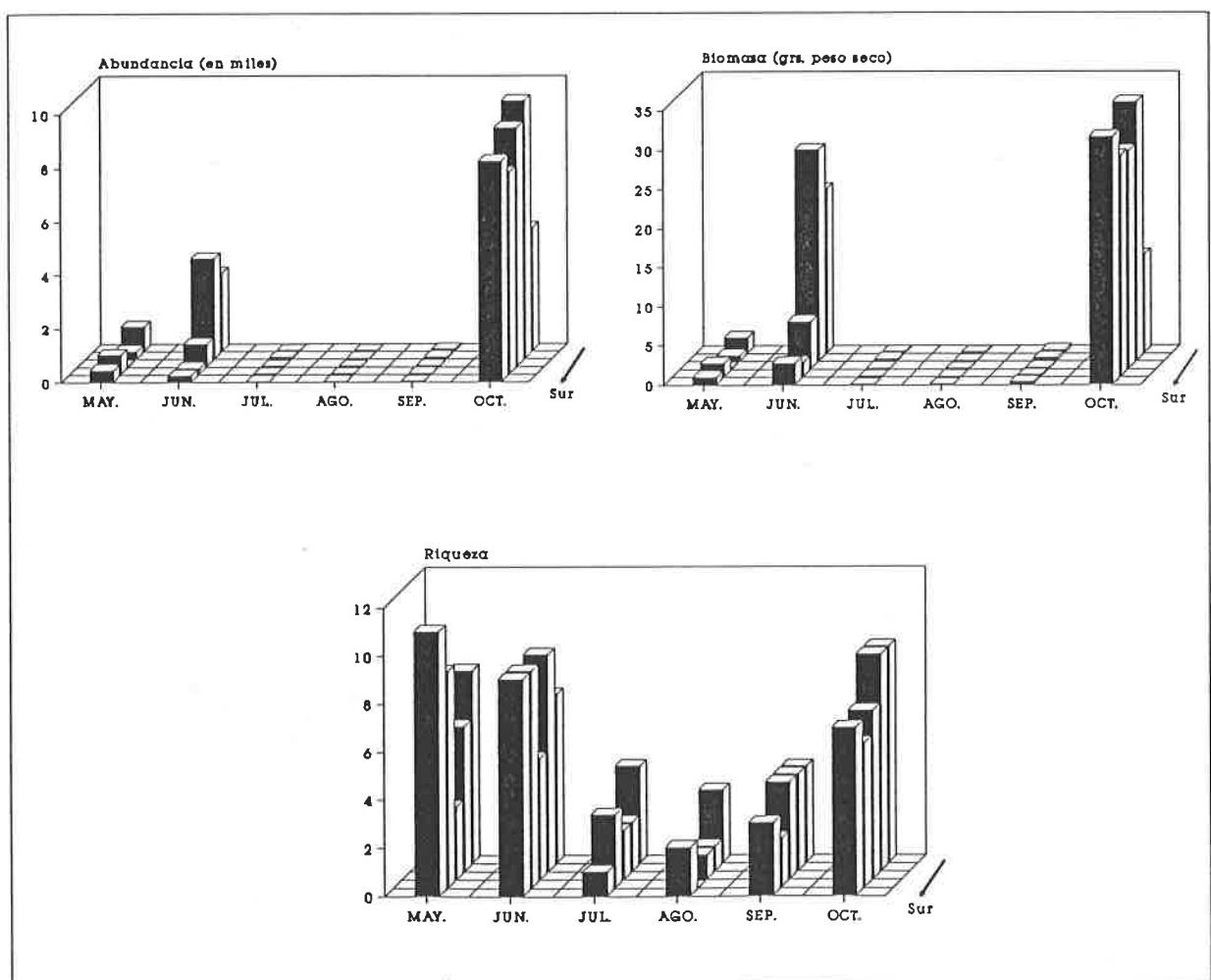


Figura 163.- Abundancia, biomasa y riqueza de la familia Aphodiidae en las cinco zonas y por meses.

Si consideramos la variación espacial del número de especies de las tres familias, según estas posean o no más de 5 individuos por excremento en cada muestreo, el análisis taxonómico de la estacionalidad adquiere otra significación (Figura 164). El número de especies que podríamos considerar bien establecidas no varía mucho a lo largo del año y, únicamente en la estación meridional de menor altura, los Scarabaeidae tienen tantas especies como los Aphodiidae. El incremento en riqueza de las zonas meridionales se debe a las especies con menos de 5 individuos por excremento, y al contrario, la disminución de la riqueza en las zonas septentrionales se debe a que son escasas las especies con poblaciones poco numerosas.

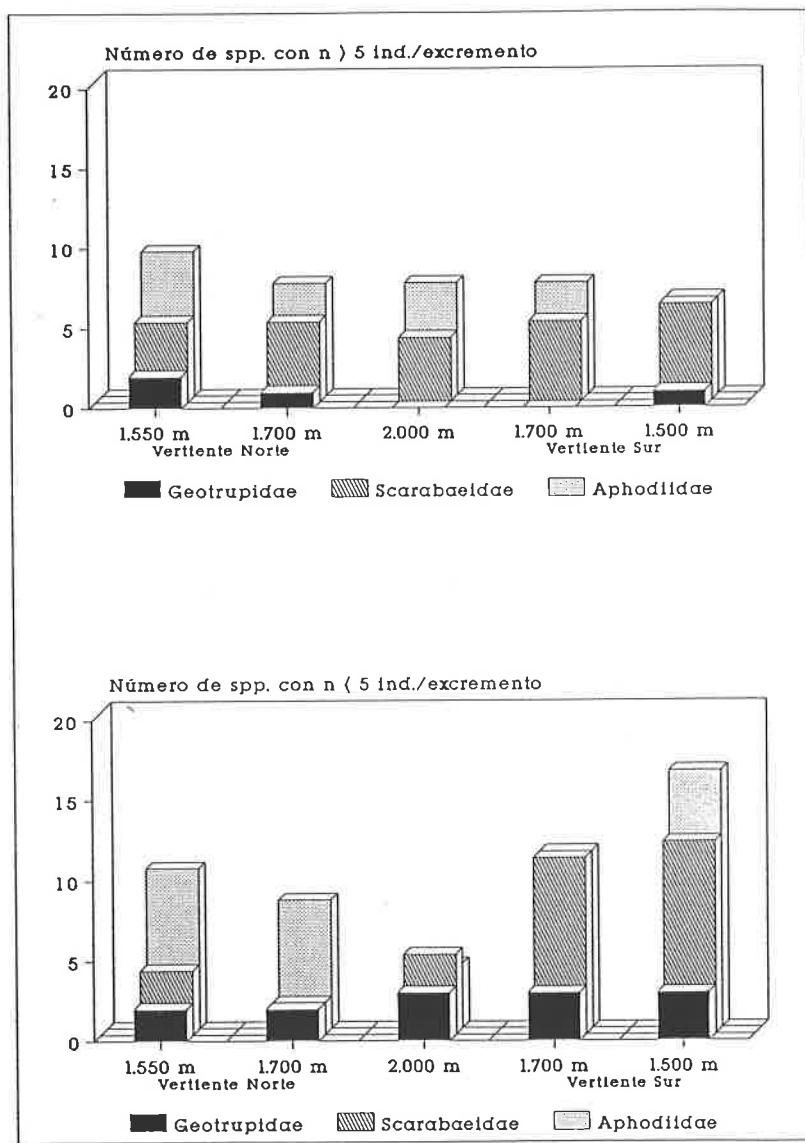


Figura 164.- Oscilación del número de especies de Scarabaeoidea por familias y zonas, según éstas hayan sido capturadas o no con densidades superiores a 5 ind./excremento.

Hay más especies de Scarabaeidae con poblaciones bien establecidas durante la primavera que durante el otoño, justo lo contrario que en Aphodiidae (Figura 165). La primera familia posee más especies características durante junio, no solo en las zonas meridionales sino en todas.

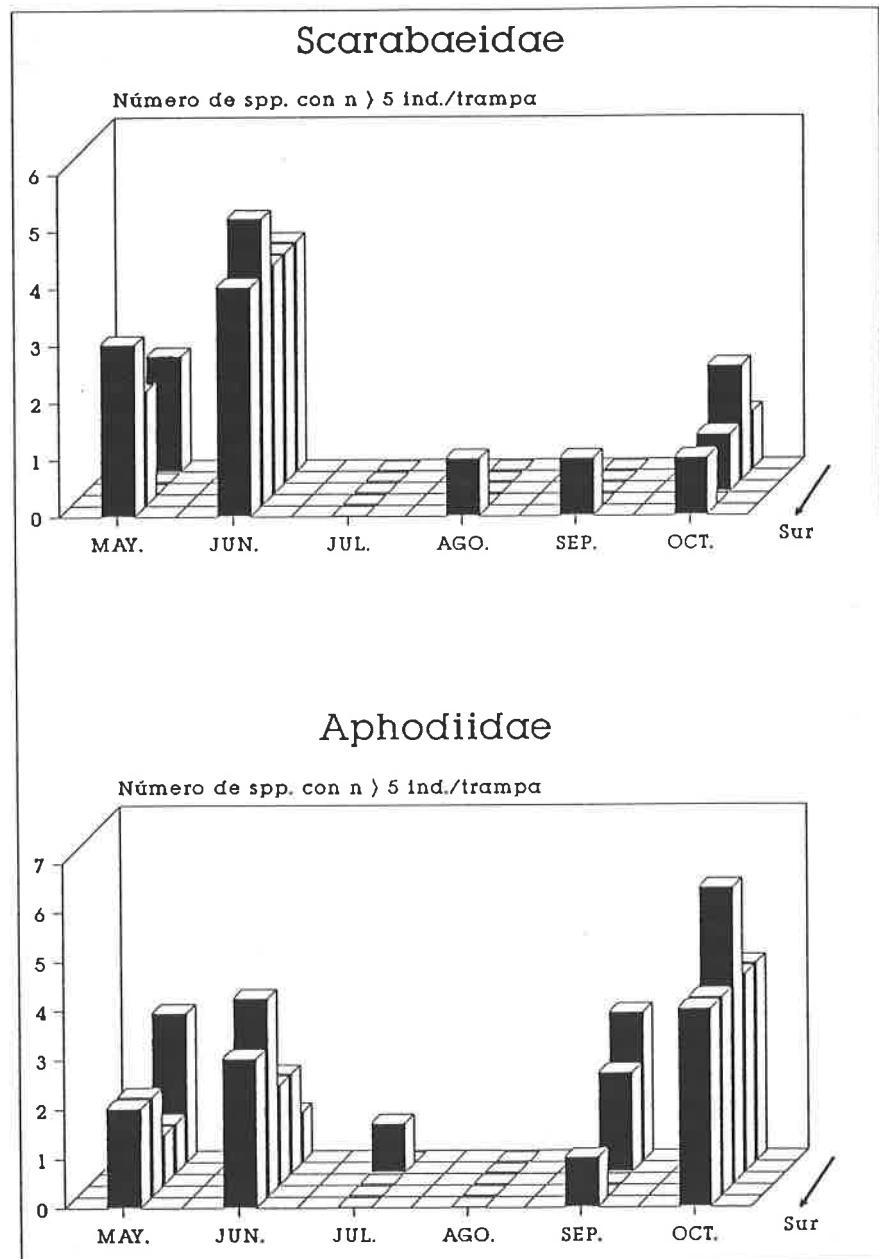


Figura 165.- Variación de la riqueza en las dos familias de Scarabaeoidea principales según zonas y meses. Unicamente se han considerado aquellas especies con más de 5 ind./excremento en cada muestreo.

## 6.5. Discusión

### 6.5.1. La similitud entre las comunidades locales.

La distinta altura y exposición de cada una de las zonas de estudio y, por tanto, la diferente modificación de sus condiciones mesoclimáticas a lo largo del tiempo, influencia fuertemente la estructura de las comunidades coprófagas que pueden encontrarse en ellas. Aunque la diferencia de altura entre las zonas no es importante, es evidente la existencia de un relevo altitudinal entre ciertas especies (ver por ejemplo Figuras 144 ó 155). Un relevo similar entre especies ha sido constatado en otras ocasiones entre los Escarabeidos (Hanski, 1983a ó Matthews, 1965) y es un fenómeno corriente en insectos, debido a su sensibilidad ante el acortamiento del periodo climaticamente favorable que provoca un aumento de altura. En general, conforme se incrementa la altitud, las comunidades locales están compuestas por un número menor de especies (Figura 121). Este descenso en la riqueza es del 48 %, en los 500 metros de desnivel que separan la zona de menor altura meridional de la zona más elevada, pero resulta mucho menor (28 %) en el caso de la vertiente septentrional. Ello indica que habitar las cotas más elevadas de la sierra, resulta problemático para muchas de las especies presentes en los pastizales de altura meridionales.

Entre las comunidades locales establecidas en ambas vertientes a una misma altura, hay exactamente 12 especies de diferencia, destacando el hecho de que estas especies han sido capturadas primordialmente en escasa abundancia (Figuras 121 y 124). De esta manera, las comunidades coprófagas locales meridionales están compuestas por un número superior de especies, debido a la presencia de más especies de carácter accesorio que, generalmente, no son capaces de colonizar los excrementos situados a mayor altura y que pertenecen tanto a la familia Aphodiidae como a la familia Scarabaeidae (Figura 164). En Sierra Nevada las comunidades de Escarabeidos coprófagos de ambas vertientes, no difieren ostensiblemente en su riqueza y abundancia, aunque parece que también hay una marcada disimilitud cualitativa entre ellas (Avila y Pascual, 1986).

El área sobre la que se distribuye una especie, podría considerarse el resultado del equilibrio dinámico entre su capacidad de dispersión y las barreras que se oponen a esta dispersión, entendiendo que toda barrera lo es por su carácter ecológico (Udvardy, 1969). En este sentido, parece que, dentro de los pastizales de altura del Macizo Central de Gredos, hay el gradiente climático suficiente como para que existan, para algunas especies, dificultades insuperables para la dispersión en todo el área, provocando la presencia de disimilitudes

faunísticas importantes entre las diferentes comunidades locales. En su composición cualitativa, las comunidades de las zonas meridionales y las comunidades de las zonas septentrionales y de mayor altura son claramente disimilares (Figuras 128 y 129). Desde el punto de vista cuantitativo, las comunidades meridionales son también muy semejantes, pero las del resto de las zonas resultan menos parecidas entre sí (Figuras 126 y 127), debido principalmente a la diferente contribución numérica de algunas especies superabundantes (Figura 133, por ejemplo). Podría decirse que existe una frontera geográfica que delimita dos tipos de comunidades coprófagas (Figura 132). Dicha frontera virtual se situaría en las altitudes más elevadas meridionales del Sistema Central y significaría la existencia de una "barrera" ecológica fluctuante estacionalmente.

Sin embargo, dicha barrera modifica su situación espacial a lo largo del año (figura 132). Tras el deshielo, la frontera entre ambas comunidades se sitúa entre los 1.500 y los 1.700 metros en la vertiente sur, para después ascender hasta las zonas elevadas meridionales y llegar durante el estío a las zonas de mayor altura septentrionales. Durante el otoño se produce una situación similar a la que ocurría tras el deshielo, y las comunidades meridionales establecidas a menor altura son cualitativamente diferentes del resto, aunque en este caso algunas especies que aparecen en la zona septentrional más baja tienen abundancias distintas.

El número de individuos capturados es similar en las zonas de ambas vertientes, a pesar de la oscilación de la riqueza (Figura 122). Las zonas meridionales poseen comunidades en las que el reparto de la abundancia entre las especies resulta más desigual, debido a la existencia de una única especie superabundante (*A. contaminatus*). A pesar de ello, en estas zonas la abundancia total no disminuye tanto, como consecuencia de la aparición de un número superior de especies con abundancias totales moderadas (entre 500 y 1.000 individuos, Figura 123). Sin embargo, es de destacar el incremento de la abundancia en la zona septentrional situada a 1.700 metros y la mayor contribución en biomasa de estas comunidades septentrionales (Figura 122). La aparición de las especies superabundantes del género *Aphodius*, junto a la mayor contribución de las especies de gran tamaño (*Geotrupes* y *Copris*), son la causa de este resultado.

Así pues, las comunidades coprófagas septentrionales del área de estudio están diferenciadas de las establecidas en las zonas meridionales por: 1) estar compuestas de un menor número de especies, 2) poseer una mayor contribución de especies superabundantes y de gran tamaño, y 3) por soportar una relación biomasa/recurso superior.

El mantenimiento de la abundancia total y la biomasa en las zonas de mayor altura, en donde la riqueza disminuye, ha sido observado en diferentes estudios (Lumaret y Stiernet, 1991; Hanski y Krikken, 1991 ó Hanski, 1983a). En todos ellos, la dominancia se incrementa con la altura, en lo que parece un

mecanismo compensatorio para adecuar las poblaciones a los recursos disponibles. En realidad, ello es una evidencia indirecta de la importancia de la competencia en la estructuración de las comunidades coprófagas.

#### 6.5.2. Modificación estacional de las comunidades y variación espacial de la fenología.

Por lo anterior, podría argumentarse que con la llegada paulatina de la estación seca, las comunidades coprófagas de las zonas más elevadas tienden a parecerse a las establecidas en las zonas meridionales. En esta época disminuiría la imposibilidad de colonización de estos enclaves, por parte de las especies propias de los pastizales meridionales. Sin embargo, la abundancia y la riqueza media por excremento desciende bruscamente durante el estío en todas las zonas (Figura 134), y alcanza valores bajísimos en los excrementos situados en los pastos de mayor altitud. En Agosto, dos de los tres excrementos colocados en esta zona contenían únicamente un ejemplar, y el otro cinco de un total de cuatro especies. Además, las especies con una aparición media alrededor del estío, son las que poseen mayor amplitud fenológica (Figura 143).

Resulta chocante la escasez de capturas en una época en la que la actividad ganadera es muy importante en toda la sierra. Este brusco descenso de la abundancia y la riqueza estivales, contrasta con el declive moderado manifestado en otros estudios, realizados a menor altitud en zonas más o menos próximas (Figura 166). Avila y Pascual (1989) destacan también que el numero medio de especies e individuos por excremento es mucho más bajo, en los pastizales de Sierra Nevada situados a 2.500 metros de altitud, capturándose una sola especie en un 60 % de las muestras. Sin embargo, sus datos no permiten conocer si el descenso estival en la abundancia y la riqueza, es más acusado en las comunidades establecidas a mayor altitud.

En un grupo como los Scarabaeoidea coprófagos, basicamente univoltinos, las especies que colonizan los excrementos de cualquier época, deben de ser capaces de completar todo su ciclo biológico bajo las condiciones climáticas que imperen en el área durante todo el año. La climatología invernal en el área de estudio es muy rigurosa (unos -18 grados centígrados de mínima absoluta) y, aunque las poblaciones larvarias de las especies que potencialmente podrían colonizar estos pastos durante el verano, se encuentren protegidas bajo el suelo en algunos casos, ello debe causar fuertes restricciones a la hora de mantener poblaciones estables en el área. De esta manera, es muy posible que muchas de las especies capturadas en escasa abundancia, lleguen a colonizar las heces desde enclaves situados a menor altitud, pero que sean incapaces de mantener poblaciones bien establecidas en el área.

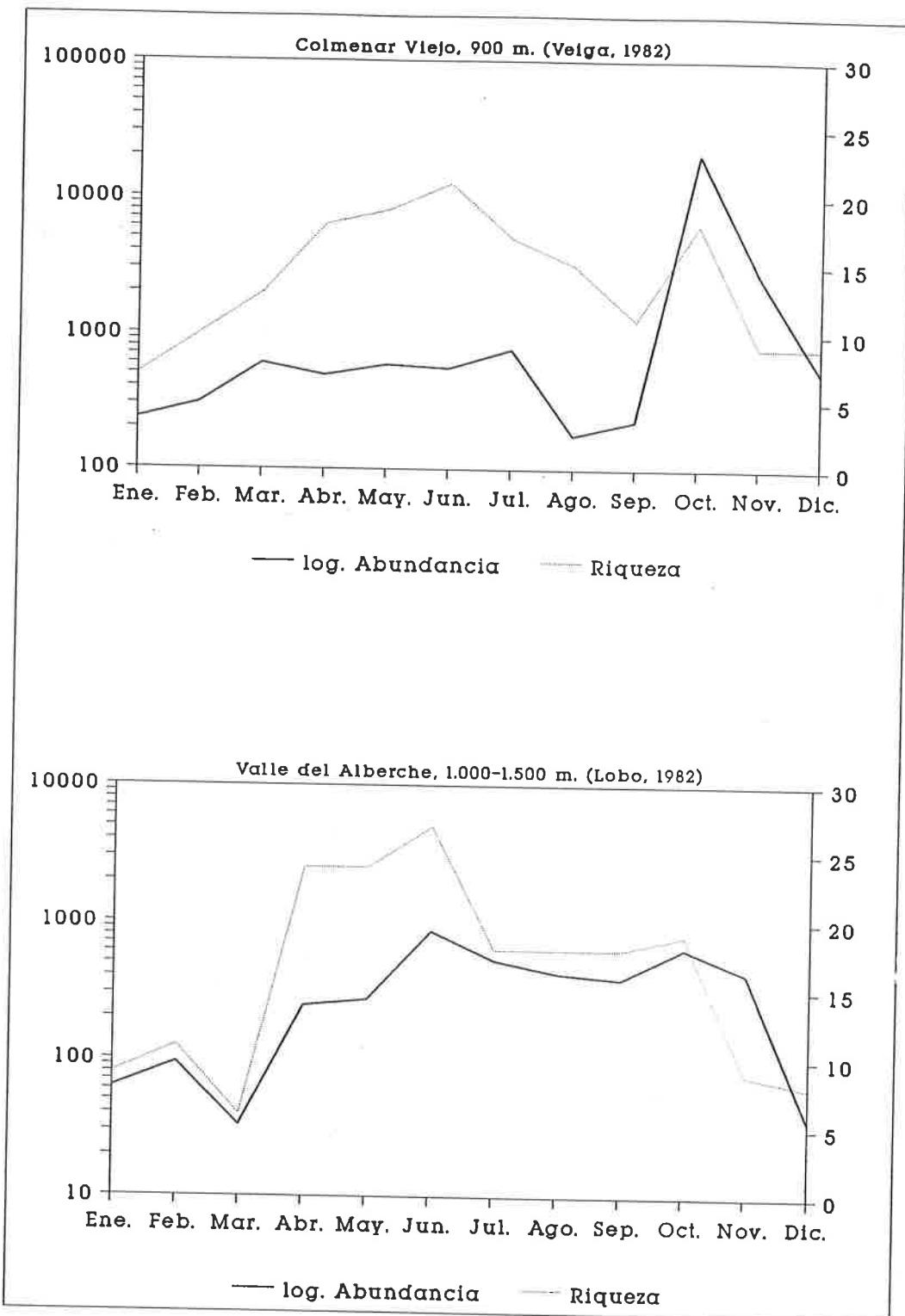


Figura 166.- Oscilación mensual de la abundancia y la riqueza en dos comunidades estudiadas del centro peninsular.

Con este presupuesto lógico, si la aparición estacional y espacial son primordialmente el resultado de la adaptación a unas condiciones climáticas y se modifican con estas, entonces es de esperar que las especies de fenología tipicamente estival, encuentren serias dificultades para desarrollar su ciclo biológico completo cuando habiten los pastizales de altura, ya que ello significaría que la especie debería estar adaptada también a sobrevivir a las bajas temperaturas en algún estadio de su ciclo. Esta sería, a nuestro juicio, la causa de la brusca disminución de la riqueza y la abundancia durante el estío. De esta manera, cuanto más prolongado fuera el periodo seco en una zona de altura sometida a bajas temperaturas durante el invierno, menor debería ser el número de especies que fueran capaces de poseer poblaciones estables durante el verano. Como hemos visto, en Sierra Nevada las comunidades coprófagas de altura destacan por su pobreza (Avila y Pascual, 1989). En nuestro caso, un tercio de las especies que habitan las zonas meridionales han sido capturadas con mas de 5 individuos por excremento, mientras que en las zonas septentrionales la mitad de las especies se han recogido con esta densidad (Figura 124).

Las comunidades de Escarabeidos poseen dos máximos acusados que coinciden basicamente con la primavera y el otoño (Figura 134), tal y como es común en las regiones mediterráneas (Lumaret y Kirk, 1987; Lumaret, 1989; Davis, 1987; Martin Piera y col., 1986; Avila y Pascual, 1988b, Avila y Fernandez-Sigler, 1988b ó Palmer y col., 1988a). Generalmente, la diversidad disminuye durante estos máximos debido a la presencia de especies superabundantes, pero en las zonas meridionales es alta durante la primavera porque no existe la dominancia de las especies del género *Aphodius* (Figura 140).

El máximo primaveral aparece más tempranamente en las zonas meridionales y cuanto menor es la altura (Figuras 135 y 136), adquiriendo preponderancia sobre el otoñal, sobretodo a causa de especies con abundancias moderadas o bajas (Figura 142). Las especies superabundantes poseen amplitudes de aparición estacional pequeñas (Figura 141) y están frecuentemente limitadas a una época, sin poseer fenologías amplias. Ese es el caso de las cuatro especies de *Aphodius* superabundantes (Figura 148). Sin embargo, en el resto de las especies es común la variación espacial de la aparición estacional, modificándose no solo el periodo de máximo fenológico con la altura o la vertiente, sino el carácter de la propia fenología (unimodal-bimodal, unimodal-amplia, etc.) con una serie de características según el grupo taxonómico (ver Figuras 145 a 154):

- Tendencia general en los Scarabaeidae a manifestar una fenología predominantemente primaveral en las zonas meridionales, que posiblemente sea bimodal debido a la aparición tardía de la nueva generación. En el caso de tratarse de especies termófilas, la tendencia es tener

una amplia fenología en las zonas meridionales (*Euoniticellus fulvus*, *Onthophagus taurus*). La aparición estacional es más temprana en las zonas cálidas y menos amplia en las zonas septentrionales y de mayor altura.

- En los Aphodiidae superabundantes, la fenología no se modifica y es explosiva en la mayoría de los casos. En general se reduce la aparición media estacional en las zonas meridionales y los patrones bimodales otoño-primaverales de las zonas de la vertiente norte, pasan a unimodales primaverales en las zonas meridionales, aunque también aquí es posible que la nueva generación no haya sido capturada. En el caso de las especies termófilas (*Aphodius scrutator*), la fenología estival pasa a primavero-otoñal en las zonas meridionales. En general, esta familia aparece durante más meses en las zonas septentrionales sin influirles la altura.

La abundancia de las poblaciones de insectos primaverales en los ecosistemas templados, parece guardar una evidente relación con la capacidad de sobrevivir a las bajas temperaturas invernales (Bale, 1991). Tal vez por ello, el máximo primaveral está dominado por las especies de Aphodiidae en las zonas septentrionales, y por las especies de Scarabaeidae en las zonas meridionales. De idéntica manera, las condiciones de la sequía estival y su influencia sobre las diferentes especies, causarían un decrecimiento en la abundancia, según la distinta capacidad de supervivencia y desarrollo bajo estas condiciones.

La modificación espacial de la aparición estacional en los Scarabaeoidea coprófagos, ha sido comprobada también entre zonas cercanas y lejanas (Hanski, 1980e y 1980f; Edwards, 1986a ó Lumaret y Kirk, 1991) y es un fenómeno frecuentemente constatado en insectos (ver Tauber y col., 1986 y referencias allí citadas). La causa principal de dicha modificación ha de ser, obviamente, la acomodación del ciclo biológico a las condiciones climáticas imperantes en cada lugar. Aunque en algún caso, la existencia de un polimorfismo ecológico en las especies, puede explicar la modificación fenológica observada (Edwards, 1988). Ello significa que estas especies han de estar fuertemente condicionadas en su aparición estacional por las condiciones abióticas. Estos mismos condicionamientos deberían de mostrarse en la distribución espacial. De hecho, la amplitud de nicho estacional y la amplitud de nicho espacial de las especies con una abundancia total superior a los 20 ejemplares, se encuentran correlacionadas positiva y significativamente (Figura 167). O sea, la capacidad de aparecer en las cinco zonas de estudio está relacionada con la de poseer una fenología amplia, lo que hace sospechar que las especies poseen unas adaptaciones climáticas diferenciales y que dichas adaptaciones se manifiestan espacio-temporalmente, facilitando la coexistencia al disminuir la aparición simultánea a escala regional.

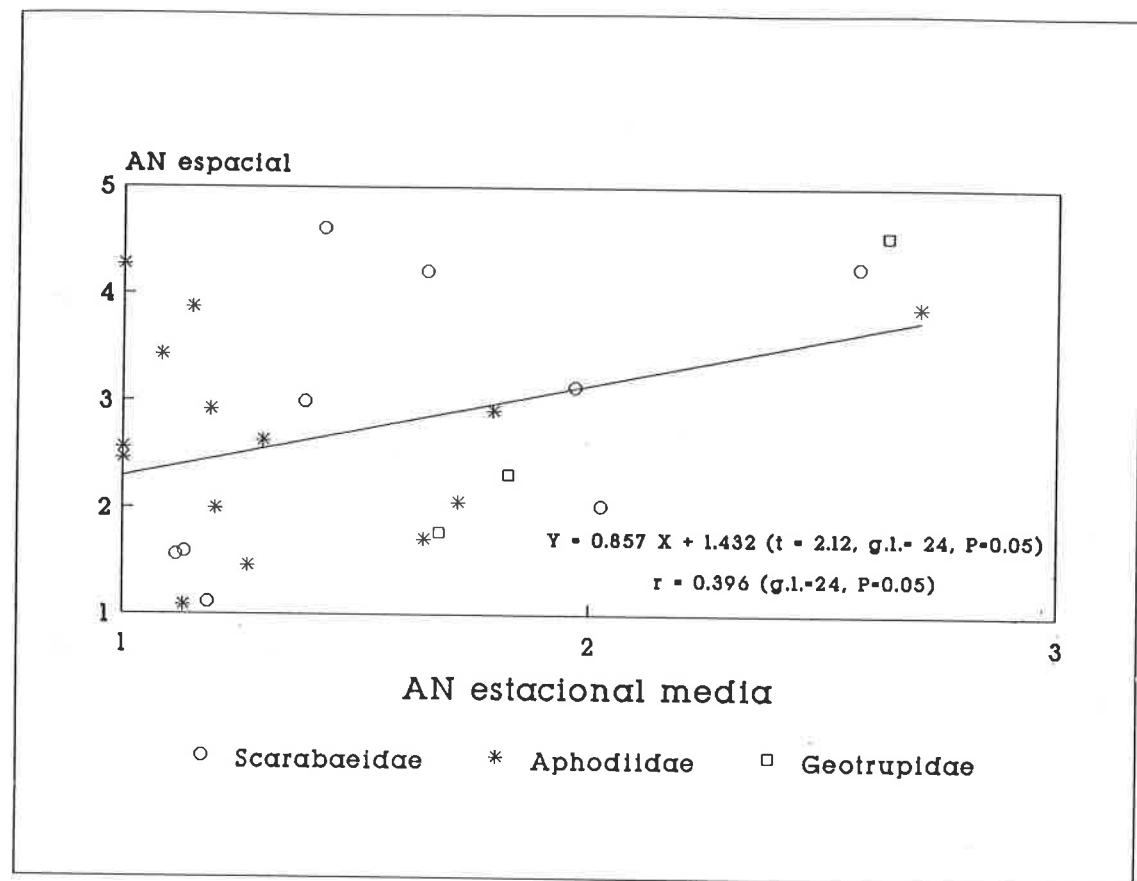


Figura 167.- Relación entre la Amplitud de Nicho espacial (entre las 5 zonas) y la Amplitud de Nicho temporal (la media de la AN entre los seis meses establecida en cada zona) para aquellas especies con una abundancia total superior a los 20 ejemplares.

Otra manifestación de dichas adaptaciones, estaría detrás de la relación entre la abundancia y la amplitud de nicho estacional de las especies (Figura 141). Hanski y Koskela (1978) no observan relación alguna entre estos parámetros. En nuestro caso tampoco hay correspondencia, pero sin embargo, las especies con poblaciones numerosas poseen siempre amplitudes estacionales pequeñas. Es decir, aquellas especies superabundantes tienen una fenología restringida, por lo que su relevancia dentro de la comunidad podría no estar vinculada a una valencia ecológica alta. De hecho, estas especies (*A. affinis*, *A. contaminatus*, o *A. bonvouloiri*) poseen también una distribución geográfica restringida a los pastizales montanos existentes, sobretodo, en la mitad septentrional de la Península Ibérica. De esta manera, cabría suponer que la restricción espacio-temporal de estas especies, proviene de su adaptación hacia unas condiciones climáticas muy limitadas,

compensada mediante un incremento notable en su tasa de fecundidad.

Los datos fenológicos de los diferentes estudios ibéricos (Salgado y Delgado, 1979; Galante, 1979 y 1983; Lobo, 1982; Veiga, 1982; Salgado Costas, 1983; Avila, 1984 ó Rozas y Avila, 1990) no pueden compararse con fidelidad, debido a que los tamaños muestrales no son equivalentes y a que, en ocasiones, la fenología interactúa con la altitud o la latitud de las diferentes localidades consideradas en cada estudio. A pesar de ello, puede observarse también que la fenología de las especies se modifica espacialmente.

En los Scarabaeidae, es notorio por estos estudios que cuanto más septentrionales son las localidades, más se desplazan los máximos fenológicos hacia el estío, por lo que algunas especies tipicamente meridionales llegan a poseer un único máximo fenológico en regiones septentrionales (*Euoniticellus fulvus*, *Caccobius schreberi*, *Euonthophagus amyntas* u *Onthophagus furcatus*). Otras especies no muy favorecidas por los periodos secos, poseen fenologías primavero-otoñales en las localidades septentrionales y tienden a aparecer más tempranamente en las regiones meridionales, por lo que su fenología se transforma en unimodal (*Bubas bubalus*, *B.bison* u *Onthophagus lemur*). En los Aphodiidae se observa que, en las localidades meridionales, las especies primaverales tienden a aparecer durante la estación fría y las especies otoñales son más invernales, pudiendo incluso no hibernar. Además, *Aphodius fimetarius*, la única especie seguramente bivoltina en el norte de Europa (Landin, 1961), parece tener aquí en ocasiones tres generaciones (Veiga, 1982).

Las dos familias de Escarabeidos predominantes (Scarabaeidae y Aphodiidae), manifiestan en este estudio unos patrones fenológicos algo diferentes. Los Scarabaeidae son primaverales o primavero-otoñales, aparecen más tempranamente en las zonas meridionales, y sus especies termófilas tienen una amplitud fenológica mayor en estas zonas. Entre los Aphodiidae algunas especies son también primaverales o primavero-otoñales, modificando su aparición estacional de igual manera (*A.sphacelatus*), pero es mucho más frecuente una fenología tipicamente univoltina, bien centrada en la primavera, bien centrada en el otoño. Estas peculiaridades que se apuntan brevemente en este estudio, se corroboran con los datos de la anterior bibliografía ibérica.

Los Scarabaeidae muestran en nuestro país dos modelos fenológicos principales. Por una parte se encuentran una serie de especies con el máximo de abundancia alrededor del estío. Tales especies no aparecen o lo hacen accesoriamente en este estudio. Por otra parte, se encuentran aquellas especies con dos máximos de abundancia anuales, uno entre finales del invierno y la primavera y otro desde el verano hasta finales de otoño. A esta categoría pertenecen la gran mayoría de las

especies de esta familia capturadas en este estudio que, como hemos visto, poseen generalmente su maximo principal durante la primavera (Figuras 145 y 146). Es muy probable que en estas especies, la tónica general sea pasar la diapausa invernal como adulto y que la larva, protegida y alimentada bajo el suelo, no paralize generalmente su desarrollo durante el verano, para aparecer los nuevos imagos antes de los fríos. Esta nueva generación no realiza generalmente nuevas puestas. Desconocemos si los adultos sufren algún tipo de quiescencia estival pero, presumiblemente, las larvas si deben de sufrirla en ocasiones, ya que los tiempos de desarrollo oscilan entre 5 y 33 semanas (ver Edwards, 1986b y referencias allí citadas).

Los Aphodiidae, sin embargo, manifiestan en nuestro país una mayor variedad de patrones fenológicos. En primer lugar, existe una mayoría de especies que efectuan su puesta durante la primavera, no emergiendo la nueva generación hasta la primavera siguiente. Unas pocas especies, cuyo representante sería *A.sphacelatus*, se reproducen durante la primavera y la nueva generación emerge con las lluvias otoñales para invernlar sin realizar puestas (Hanski, 1980f). Luego existen algunas especies univoltinas primavero-estivales (*A.erraticus*, *A.scrutator*, *A.haemorrhoidalis* o *A.foscor*) u otoño-invernales (*A.affinis*, *A.contaminatus*, *A.distinctus* o *A.conspitus*) y, por último, hay unas pocas tipicamente multivoltinas (*A.fimetarius* o *A.foetidus*). Estos patrones fenológicos se modifican espacialmente, como hemos visto, pero se mantienen en términos generales en sus principales características. Excepto en contadas ocasiones, en las que los imagos deben de sufrir diapusa invernal (*A.fimetarius*, *A.foetidus* o *A.sphacelatus*), la siguiente generación no emerge hasta el próximo año.

En la mayoría de las especies de Aphodiidae primaverales, la sequía estival debe de paralizar el desarrollo, de modo que las especies invernarian sobretodo como larvas de tercera edad o como pupas. En las especies otoño-invernales de esta familia, el desarrollo también debe paralizarse durante el estío, pero la época fría la tienen que pasar como huevo o larva joven. Ello resulta bastante inaceptable si el modo de vida larvario es coprófago, por lo que los estados preimaginariales de estas especies podrían no desarrollarse en las heces (Hanski, 1980e). Las especies primavero-estivales resultarían singulares, ya que deberían de ser capaces de desarrollarse, al menos parcialmente, durante el estío, para pasar el invierno como larvas de tercera edad o pupas. En algunas de estas especies se ha demostrado una estrategia nidificadora similar a la de los Scarabaeidae (Rojewski, 1983) y, en otros casos, son las larvas las que entierran bajo el suelo su alimento (Lumaret, 1989; Samper y Martín Piera, com. pers.).

Como se deduce, la estrategia fenológica de la mayoría de los Scarabaeoidea en nuestra península consiste, primordialmente, en pasar la diapausa invernal en un estado de desarrollo avanzado, con la particularidad de que en los

Aphodiidae la nueva generación no suele aparecer hasta el siguiente año, por lo que es más que probable que sus huevos o larvas jóvenes sufran algún tipo de diapausa o quiescencia estival. Los ciclos biológicos de estas especies, han de estar adaptados para sobrellevar los imperativos de las épocas más desfavorables. Bajo un clima mediterráneo, las épocas de sequía y de frío intenso han de ser evidentemente las más adversas para la mayoría de las especies. De ahí que los dos máximos en riqueza, abundancia y biomasa se den durante la primavera y el otoño en estas comunidades. A los Scarabeidae se les supone propios de biomas herbaceos subtropicales (Halffter y Edmonds, 1982). En tales condiciones, la época más desfavorable para el desarrollo y la supervivencia es probablemente la de sequía. Los procesos de nidificación propios de esta familia, podrían ser así una adaptación que ha permitido el desarrollo larvario durante esta época desfavorable. El género *Euoniticellus*, ampliamente distribuido por todo el planeta, puede exemplificar este supuesto. Las especies de este género modifican su proceso de nidificación según las condiciones climáticas (Rougon y Rougon, 1982), ovipositando directamente dentro del excremento en las regiones húmedas, pero realizando las camaras de nidificación propias de la familia en las regiones con época de sequía.

#### 6.5.3. Segregación espacio-temporal de los taxones de alto rango.

Las especies de Aphodiidae y Geotrupidae predominan en las comunidades coprófagas establecidas en las zonas septentrionales y de mayor altura, mientras que las especies de Scarabaeidae poseen una contribución en biomasa y abundancia superior en las zonas meridionales durante la primavera (Figuras 137, 138, y 139).

El número de especies de Aphodiidae disminuye en la zona de mayor altitud, pero se mantiene más o menos constante entre ambas vertientes. La abundancia y la biomasa totales también son constantes en todas las zonas, incrementándose solo en la zona situada a 1.700 m. en la vertiente Septentrional (Figuras 161 y 162). Además, su contribución en biomasa y abundancia está repartida entre la primavera y el otoño en las zonas septentrionales, pero resulta eminentemente otoñal en las zonas meridionales (Figura 163). El número reducido de especies de la familia Geotrupidae también se mantiene constante en todas las zonas, pero su mayor contribución numérica y en biomasa se presenta en las zonas septentrionales (Figura 159) y durante el otoño (Figura 160). En resumidas cuentas, estos dos taxones tienen una mayor relevancia en las zonas de climatología más continental y durante el otoño en las zonas meridionales.

En cambio, el número de especies y la abundancia total de la familia Scarabaeidae es superior en las zonas

meridionales (Figuras 156 y 157), aunque la biomasa es más elevada en la zona de menor altitud septentrional, por la contribución de una única especie de gran tamaño (*Copris lunaris*). Además, como era de esperar, predominan en las comunidades primaverales de las zonas meridionales (Figura 158), al contrario que las otras dos familias.

Otros trabajos permiten inferir o mencionan una segregación altitudinal de este tipo en el Caucaso (Dzhambazishvilli, 1973) o en la denominada Zona de Transición Mexicana (Halffter y Matthews, 1966; Halffter, 1976 ó Halffter, 1987). Así pues, aunque con salvedades, parece claro por los datos presentes que existe una segregación espacio-temporal que se corresponde taxonomicamente, segregación tanto más evidente cuando únicamente se consideran aquellas especies capturadas con cierta abundancia (Figura 165). La acomodación del ciclo vital a las condiciones ambientales resultaría diferente en ambas familias, como ya se comentó anteriormente y, tal vez por ello, aparece una segregación espacial a escala regional entre ambos taxones. ¿Se mantiene dicha segregación a escala geográfica?.

Utilizando los datos aportados por diferentes estudios ibéricos (Lobo, 1982; Veiga, 1982 o Avila y Pascual, 1988b), puede observarse que, tanto en el número de especies como en la abundancia, el relevo estacional entre Scarabaeidae y Aphodiidae es notorio (Figuras 168, 169 y 170). Con los datos provenientes de otras áreas mediterráneas, aportados por Carpaneto y Piatella (1985) del Lazio italiano (Figura 171) y por Lumaret y Kirk (1987) de la Camarga francesa (Figura 172), también se observa el mismo fenómeno.

Además si se usan los datos provenientes de diferentes estudios y catálogos europeos y norteafricanos (Britton, 1956; Miksic, 1956; Landin, 1957; Panin, 1957; Janssens, 1960; Balthasar, 1963; Miedviediev, 1965; Machatschke, 1969; Stebnicka, 1976; Paulian y Barraud, 1982; Barraud, 1982b; Carpaneto, 1985; Lumaret y Kirk, 1987; Veiga y Martín Piera, 1988), puede observarse que, a escala geográfica, el porcentaje de especies de la familia Scarabaeidae se incrementa en las regiones meridionales respecto a los Aphodiidae (Figura 173). Estos últimos, únicamente constituyen el grupo taxonómico dominante en las comunidades del norte de Europa (ver Hanski, 1980f y 1986b), mientras que los Scarabaeidae dominan en las comunidades tropicales de Asia y África (Hanski, 1983a; Cambefort, 1982 o Walter, 1978).

Por otra parte, en Gran Bretaña existen evidencias paleontológicas que indican un predominio de los Aphodiidae durante los interludios de la última glaciación, y un predominio de los Scarabaeidae durante los períodos interglaciares más cálidos (Coope, 1974 y 1979; Coope y Angus, 1975).

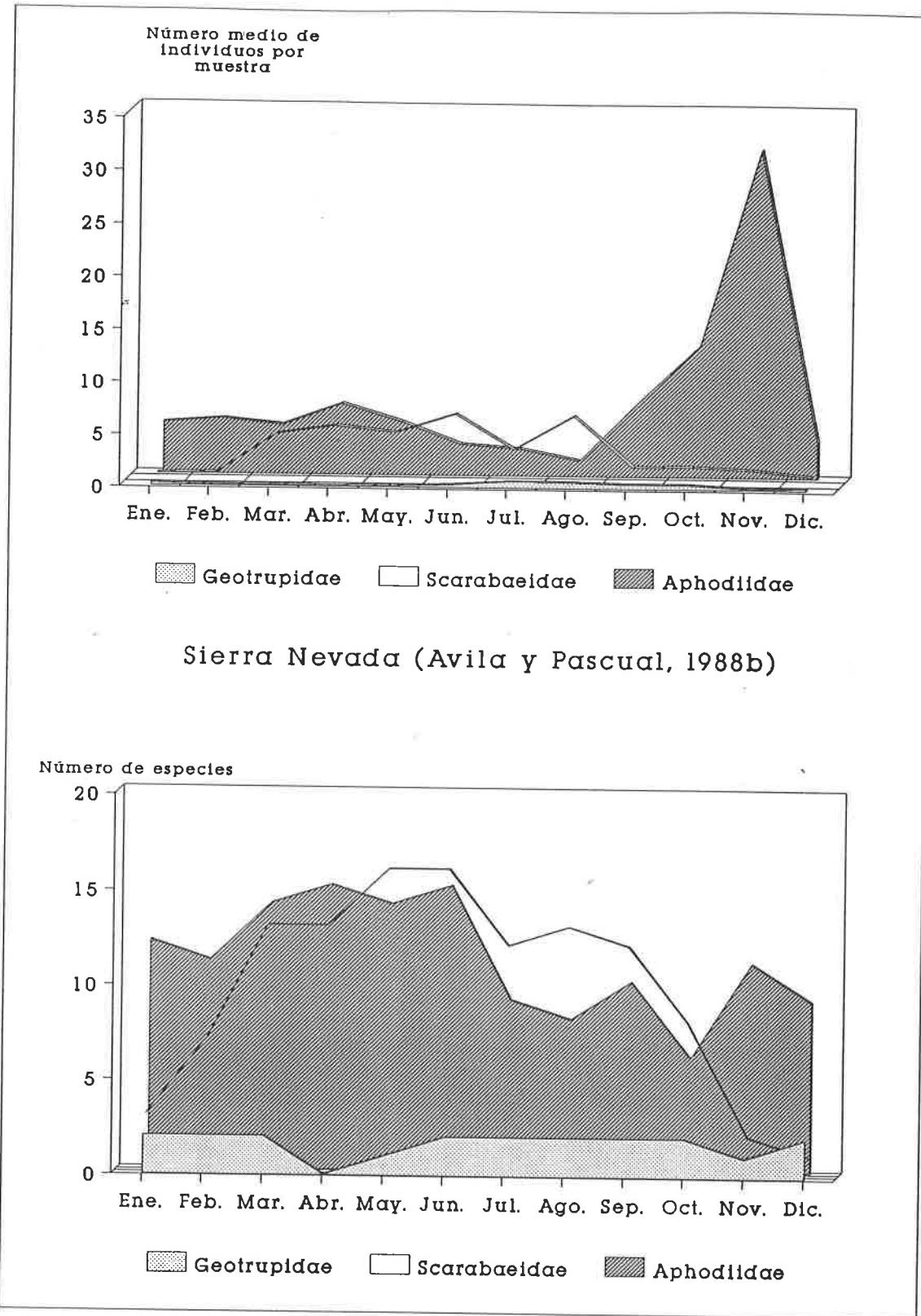


Figura 168.- Oscilación mensual de la abundancia y la riqueza en Sierra Nevada para las tres familias de Scarabaeoidea coprófagos.

Colmenar Viejo (900 m., Veiga, 1982)

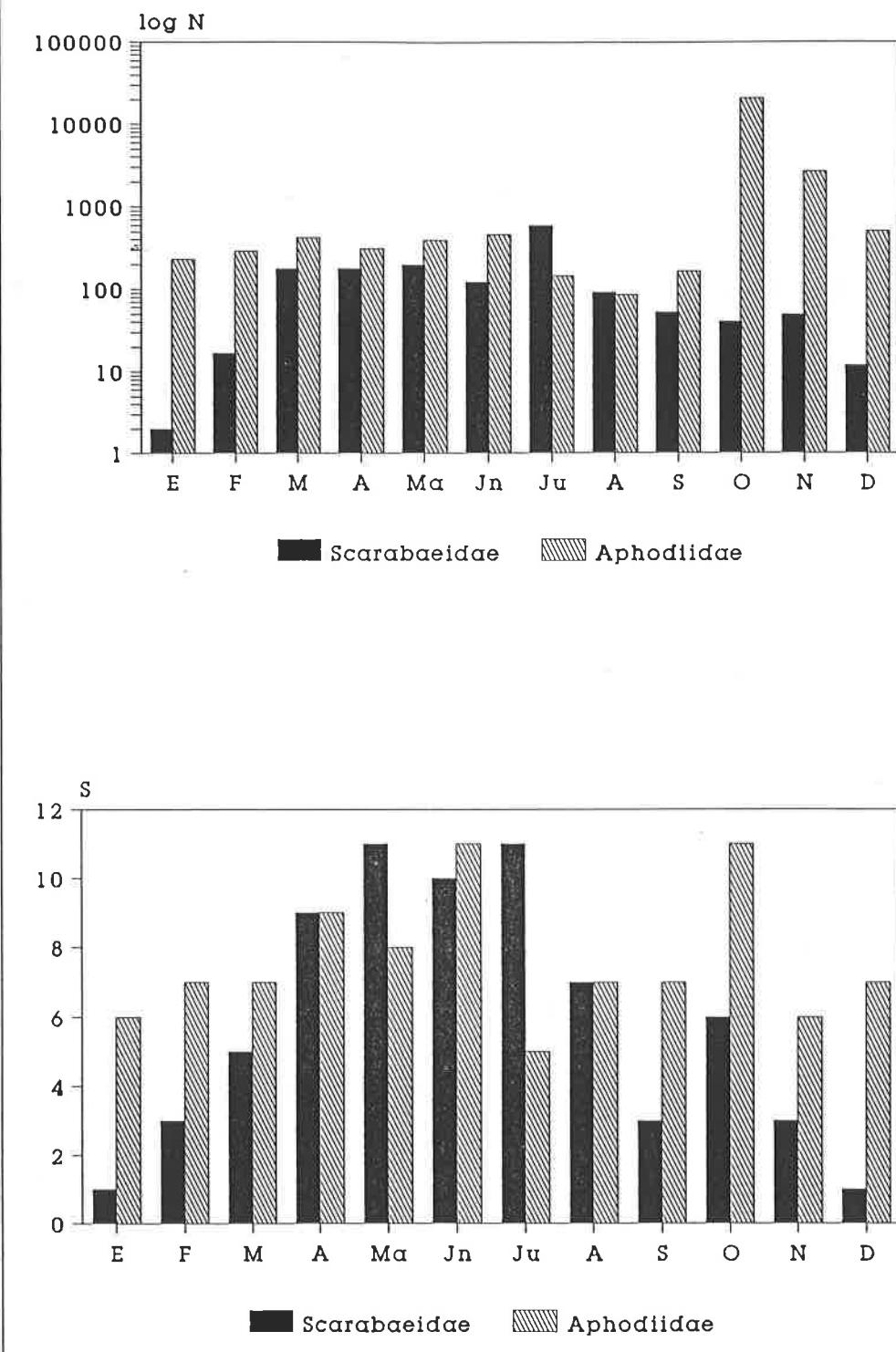


Figura 169.- Oscilación mensual de la abundancia y la riqueza en Colmenar Viejo (Madrid) de los Scarabaeidae y Aphodiidae coprófagos.

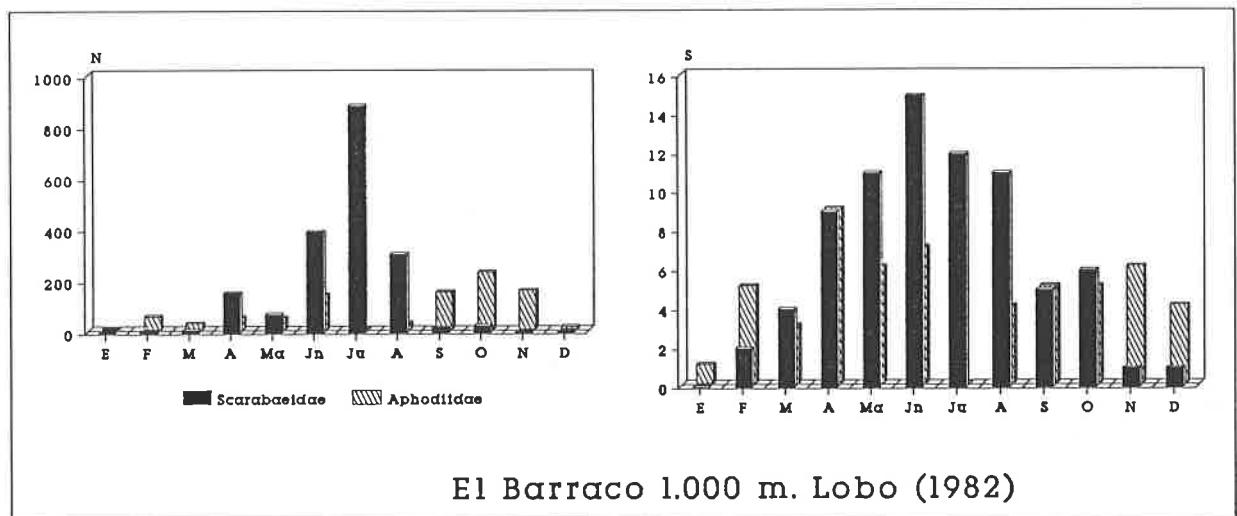
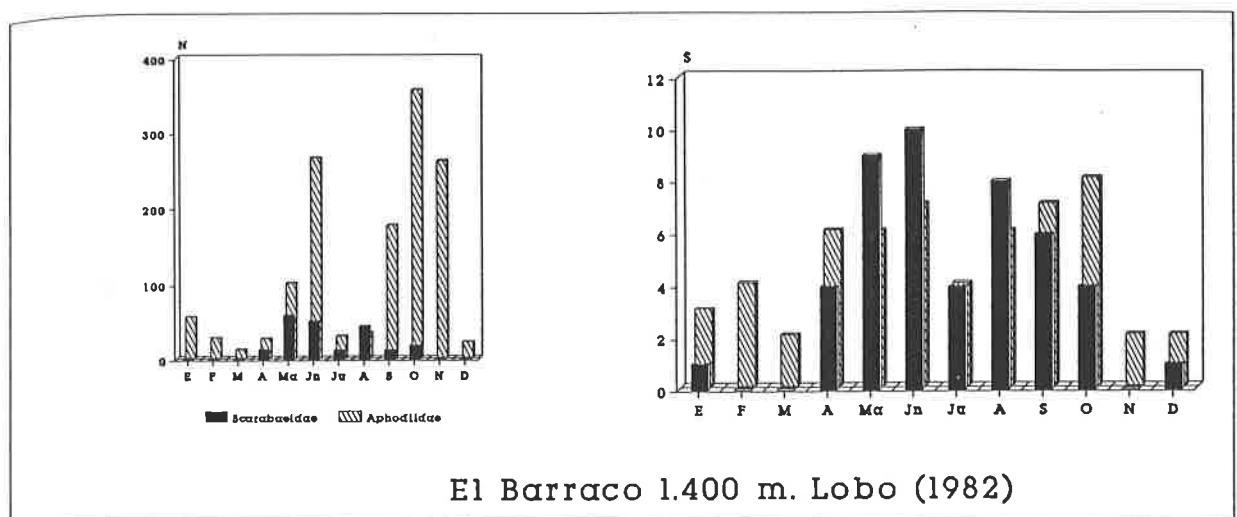


Figura 170.- Oscilación mensual de la abundancia y la riqueza en El Barraco (Avila) de los Scarabaeidae y Aphodiidae coprófagos capturados en dos altitudes diferentes.

Lazio Italiano (Carpaneto y Piatella, 1985)

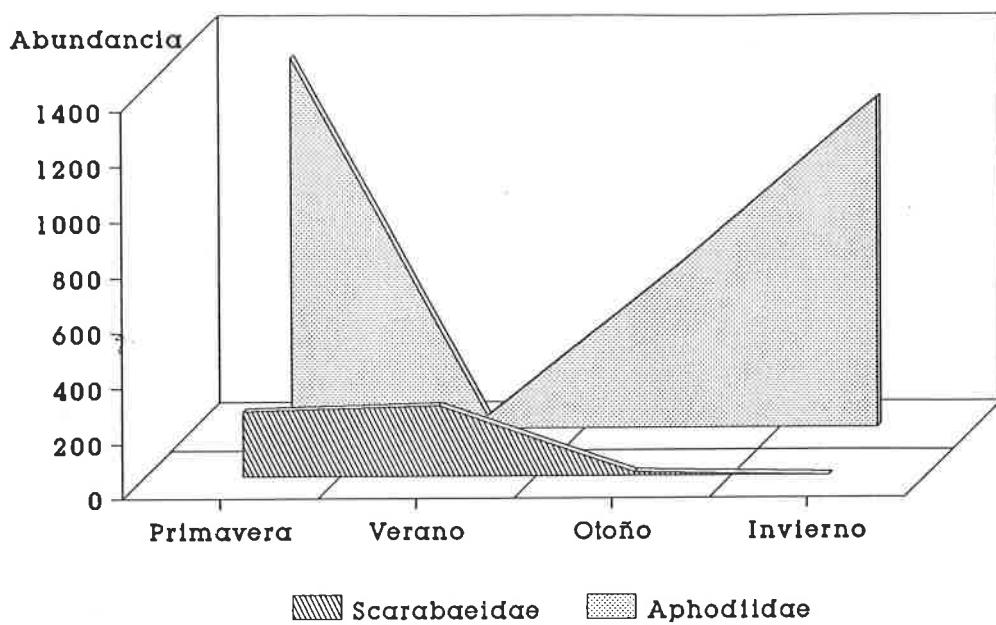


Figura 171.- Oscilación estacional de la abundancia de Aphodiidae y Scarabaeidae en el Lazio italiano.

Camarga francesa (Lumaret y Kirk, 1987)

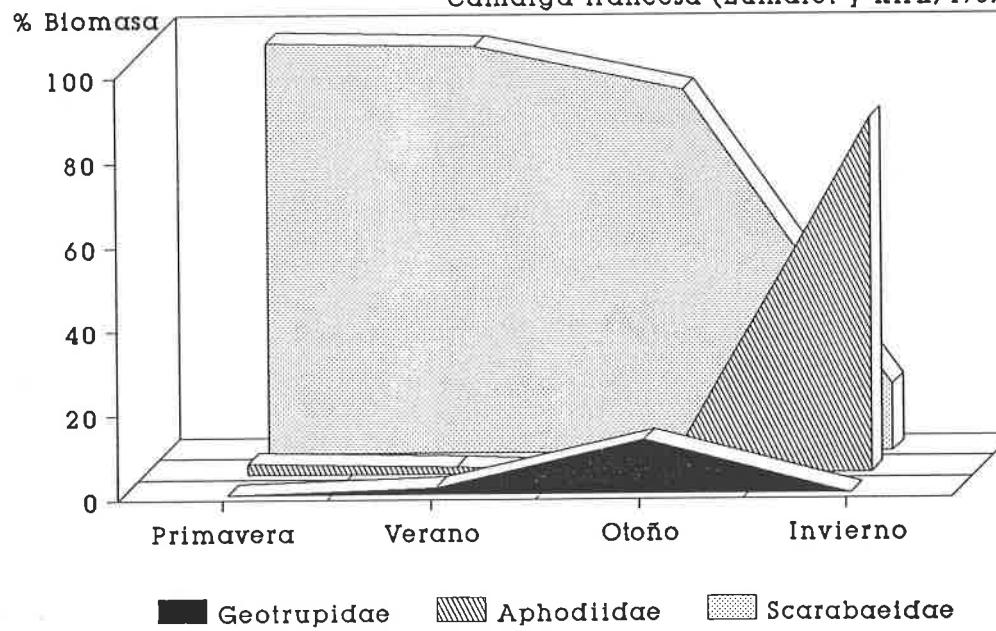


Figura 172.- Oscilación estacional del porcentaje de biomasa sobre el total que representan las tres familias de Scarabaeoidea coprófagos en la Camarga francesa.

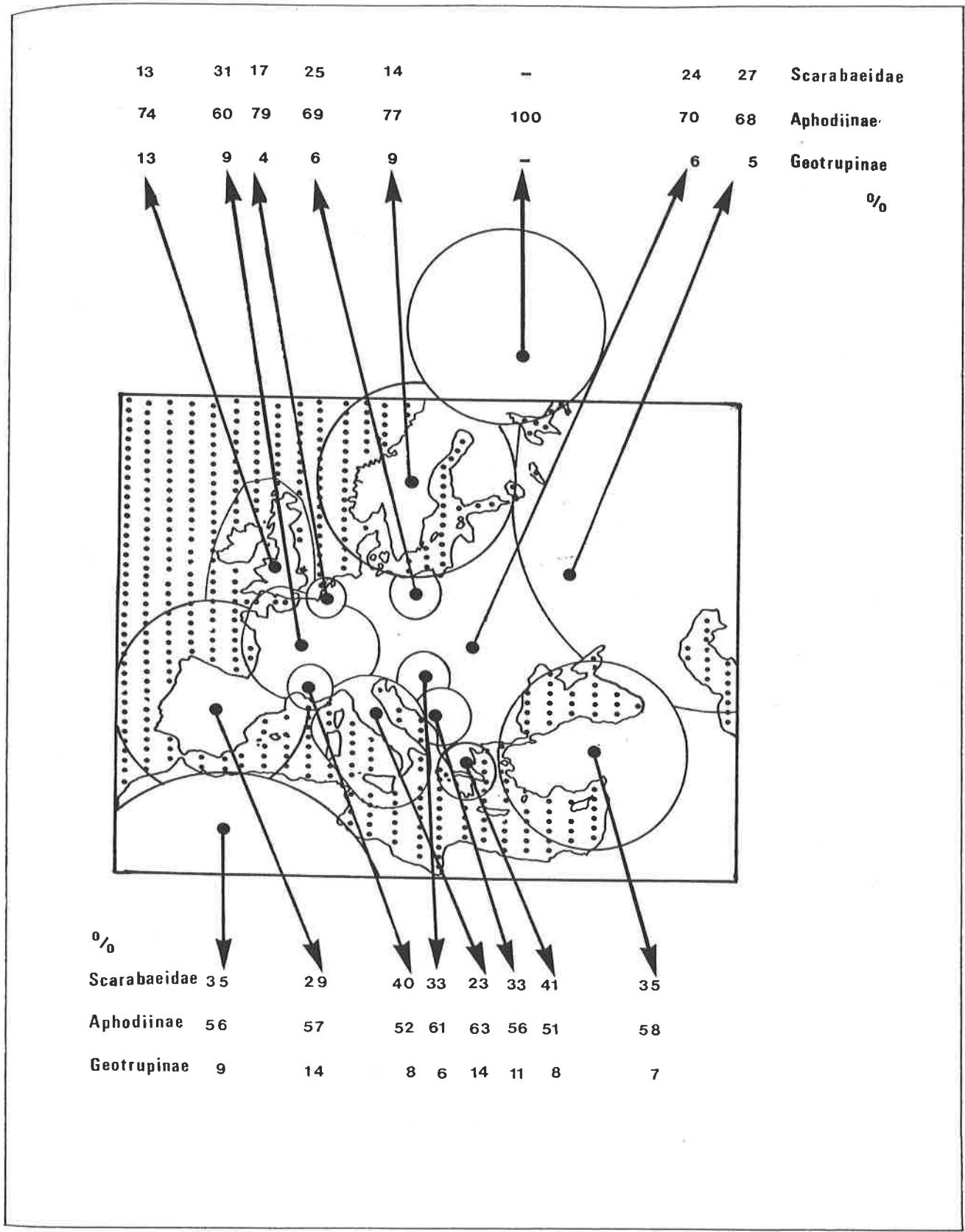


Figura 173.- Porcentaje de especies de las tres familias de Scarabaeoidea coprófagos en diferentes catálogos europeos y norteafricanos. (ver texto).

#### 6.5.3.1. Los patrones ecogeográficos.

Hemos estudiado la corología, distribución altitudinal y fenología de las especies capturadas, definiendo para cada una de estas variables una serie de categorías o rangos. De acuerdo con esto, se ha asignado a cada especie el conjunto de rangos que determinan su óptimo para cada variable. Naturalmente, los límites de cada rango dentro de una variable no son siempre precisos y bien delimitados y, por ello, no están exentos de cierta carga de subjetividad. El resultado es la sustitución del nombre latino de cada especie, por un nuevo código portador de mayor información biogeográfica y ecológica, al que llamaremos patrón ecogeográfico. El objetivo es la realización de un análisis de similitud entre las cinco zonas de muestreo, utilizando este nuevo código, para comprobar si las afinidades surgidas con las listas faunísticas se repiten o no.

La primera variable considerada es la corología. Las cinco categorías de esta variable se basan en la distribución actual de cada especie y están inspiradas en los criterios de La Greca (1964).

- 1.- Elementos de amplia distribución: Se entienden como tales las especies de distribución eurocentroasiática, euroasiásita, paleártica, holártica y cosmopolita. Todas las especies pertenecientes a esta categoría colonizan y rebasan la cuenca mediterránea, la cual no constituye su principal centro de gravitación (A).
- 2.- Elementos eurosiberianos: En esta categoría hemos incluido las especies claramente europeas, eurosiberianas o boreoalpinas. Una constante común, es que en ningún caso se alcanza el conjunto del área mediterránea (Eu).
- 3.-Elementos euroturánicos: Se incluyen aquí las especies cuya distribución se extiende desde la mayor parte de Europa, hasta la llanura aralo-cáspica. Frecuentemente colonizan el mediterraneo septentrional (Et).
- 4.- Elementos mediterráneos: Son aquellas especies cuya distribución tiene la cuenca mediterránea como centro principal de gravitación, sin superar en ningún caso el desierto del Sahara (M).
- 5.- Elementos endémicos: Las especies pertenecientes a esta categoría, se encuentran limitadas en su distribución a la Península Ibérica (En).

La segunda variable considerada es la distribución altitudinal. Tanto en este caso como para la siguiente (fenología), la asignación de una especie a un rango, se ha efectuado teniendo en cuenta la información que existe sobre la región (Lobo, 1982; Veiga, 1982; Martín Piera y col., 1986 y Baz, 1988). Es decir, limitando la variabilidad de

preferencias que podrían surgir, si se tuvieran en cuenta los datos de muchas regiones más o menos distantes. Los rangos de esta variable son:

- 1.- Especies cuyas poblaciones se encuentran preferentemente en aquellas localidades por debajo del piso supramediterraneo inferior (I).
- 2.- Especies cuyas poblaciones se encuentran preferentemente en aquellas localidades por encima del piso supramediterraneo superior (S).

Por ultimo, la tercera variable considerada es la fenología y sobre ella se han establecido cinco rangos:

- 1.- Especies primavero-otoñales en las que la nueva generación emerge con las lluvias otoñales (P-O).
- 2.- Especies tipicamente primaverales en donde la nueva generación no emerge hasta la primavera siguiente (P).
- 3.- Especies primavero-estivales (P-E).
- 4.- Especies estivo-otoñales (E-O).
- 5.- Especies otoño-invernales (O-I).

Las 50 especies capturadas en el presente estudio, se reparten entre las categorías de las tres variables según como se observa en la Tabla 63.

	Distribucion Geografica					Altitud		Fenologia				
	A	Eu	Et	M	En	S	I	P-O	P	P-E	E-O	O-I
SCARA.	0	2	12	4	1	2	17	1	4	13	1	0
APHOD.	6	8	2	9	2	12	15	5	9	9	0	4
GEOTR.	1	1	0	1	1	1	3	3	0	0	1	0

Tabla 63.- Distribución de las especies pertenecientes a las tres familias de Scarabaeoidea, según los diferentes rangos de cada una de las tres variables consideradas.

Las especies de Scarabaeidae presentes son eminentemente Euroturánico-Mediterráneas, propias de los horizontes altitudinales inferiores y con fenologías eminentemente primavero-estivales. Las especies de Aphodiidae, en cambio, se reparten entre las distribuciones geográficas Amplias-Eurosiberianas y el resto; muestran preferencias altitudinales también divididas, y fenologías variadas.

Si dos especies se encuentran dentro de los mismos rangos de cada variable, asumimos que dichos taxones es más probable que hayan compartido, al menos parcialmente, su historia evolutiva, máxime si son filogeneticamente afines. Esta asunción esta implicita en la teoría de los "Pulsos

"Taxonómicos" de Erwin (1985) y tiene su precedente en la idea de Williams (1964 en Hutchinson, 1979) de que "los organismos con un antepasado común es más probable que hereden una forma de vida común". De esta manera, si tras los análisis de similitud, dos áreas resultaran disimilares mediante el uso de listas faunísticas y mediante el uso patrones ecogeográficos, ello supondría que ambas áreas no solo poseen faunas taxonómicamente diferentes, sino que cada uno de estos conjuntos faunísticos está formado por especies con una distribución geográfica y unas características ecológicas más similares entre si que con el resto; es decir, por especies con más probabilidad de haber compartido historia evolutiva. Por el contrario, si las áreas resultaran disimilares mediante el uso de listas faunísticas, pero semejantes con la utilización de los patrones ecogeográficos, entonces dichas áreas se encontrarían habitadas por especies diferentes que, sin embargo, poseen similares adaptaciones ecológicas, distribución geográfica y, probablemente, historia evolutiva.

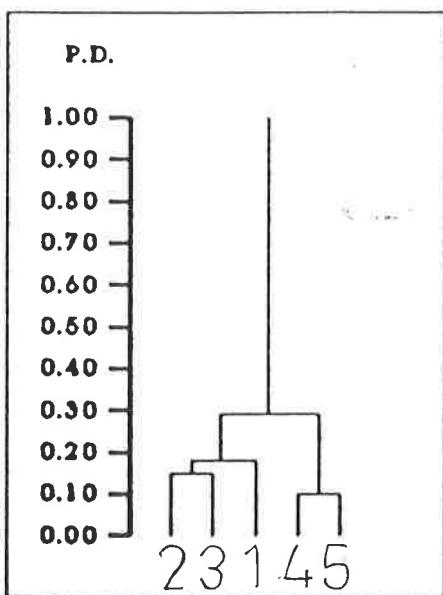


Figura 174.- Dendograma de similitud entre las cinco zonas de muestreo, utilizando la abundancia de individuos con un determinado patrón ecogeográfico capturados en cada zona. El análisis de agrupamiento ha utilizado como medida de similitud el Porcentaje de Disimilitud (PD. Bray y Curtis, 1957). y como estrategia de agrupamiento en método UPGMA (ver apartado 4.4.2 página 40). Las zonas están numeradas como en la figura 57.

Se realizaron diversos análisis de agrupamiento entre las cinco zonas de muestreo, mediante el uso de los patrones ecogeográficos. Las medidas de similitud utilizadas han sido el Porcentaje de Disimilitud (Bray y Curtis, 1957) y la Distancia de Cuerda (Ludwig y Reynolds, 1988), aplicando cuatro estrategias de agrupamiento diferentes (ver apartado 4.4.2., página 40) para garantizar, como siempre, la estabilidad de los grupos a que nos referimos. Dichos análisis nos procuran dos grupos principales, exemplificados en la Figura 174, grupos concordantes con los que surgían mediante el uso de listas faunísticas (Figuras 126 a 129). De esta manera, puede afirmarse que el conjunto del área de muestreo se divide en dos zonas diferenciadas, no solo por la disimilitud de sus listas faunísticas y la desigual participación de las especies de las dos familias principales de Escarabeidos, sino a causa de que ambas faunas poseen adaptaciones ecológicas y distribuciones geográficas diferentes. O lo que es igual, por faunas que tienen menos probabilidad de haber compartido historia evolutiva.

#### 6.5.4.- La segregación estacional.

El solapamiento general de nicho estacional entre las especies capturadas es rechazado (Tabla 57), y el solapamiento de nicho entre cada par de especies es significativo en pocas ocasiones (Tabla 58) y recíproco en muchas menos. En realidad, la coincidencia fenológica se produce generalmente entre especies congenéricas y atañe a un número relevante de especies, solo en la zona meridional de menor altura. De esta manera, la estacionalidad parece ser una buena dimensión para el reparto de los recursos, como ya habían señalado otros autores (Hanski y Koskela, 1979; Hanski, 1980e y 1980f; Holter, 1982; Yasuda, 1984; Yoshida y Katatura, 1985; Palmer y col., 1988b; Lumaret y Stiernet, 1991).

La variación interespecífica en el periodo de aparición estacional, junto a la modificación espacial de la fenología de las especies, están en el origen de la heterogeneidad de las comunidades entre prados adyacentes. Así, si se considera la variación espacio-temporal, no se presenta ningún solapamiento significativo entre las especies. Es decir, aunque existe la coincidencia estacional entre las poblaciones de un par de especies, la modificación espacial de las condiciones climáticas a escala regional, permite disminuir la coincidencia real y, por tanto, las posibilidades de competencia interespecífica.

Un examen más detallado de la composición y estructura de las comunidades establecidas en los períodos de máxima riqueza (Tablas 59, 60, 61 y 62), permite comprobar que la competencia interespecífica tiene posibilidades de ocurrir durante el otoño, entre *A. contaminatus* y *A. affinis* en los pastizales septentrionales, y entre algunas especies del

género *Onthophagus* establecidas en las zonas meridionales durante la primavera. En el resto de los casos, las biomassas por excremento no son importantes o existen marcadas disimilitudes en el tamaño y/o el comportamiento alimentario de las principales especies.

Hanski y Koskela (1979) indican que las diferencias de tamaño entre especies que aparecen simultáneamente, podrían ser un indicio de interacciones competitivas en el pasado. Hanski y Cambefort (1991c) y Hanski (1991b) realizan especulaciones similares. Desde luego, en nuestro caso las interacciones competitivas actuales son posibles en ocasiones y las especies con mayor relevancia en la descomposición de las heces, poseen con frecuencia tamaños y modos de alimentación muy diferentes. Así que no se descarta la existencia de competencia interespecífica actual o pasada. Sin embargo, a nuestro juicio, ello no significa que el escaso solapamiento estacional entre las especies haya sido producido por esta causa.

Para Hanski (1980e), como el recurso excremento parece constante a lo largo del año, es posible esperar que la estacionalidad sea efectiva a la hora de separar a las especies. Las especies de Aphodiidae norteuropeas se encuentran separadas estacionalmente más de lo esperado al azar (Hanski, 1980f) y existen algunas evidencias que permiten sospechar que la competencia podría ser el factor responsable en ocasiones (Hanski, 1980c, 1980e y 1980f; Hanski y Kuusela, 1983; Hanski y Cambefort, 1991b), aunque hay serias dudas acerca de la constancia estacional de los recursos (Holter, 1982 ó Tyndale-Biscoe y col., 1981) y el periodo real sobre el que las especies pueden segregarse, posiblemente es menor que el considerado (Hanski, 1980f), debido a las restricciones que impone el clima sobre la fenología y a que el recurso excremento no es tan constante como se supone.

Si en norteuropa los Aphodiidae se dividen en dos grupos fenológicos principales, uno primaveral y otro otoñal (Hanski, 1980f), ello puede ser causado por la diferente adaptación del ciclo biológico al clima, tal y como proponemos aquí para las segregaciones espacio-temporales entre Scarabaeidae y Aphodiidae. La existencia de unas adaptaciones climáticas diferenciales, y la acomodación espacio-temporal de las especies según estas adaptaciones, pueden ser la causa del reparto estacional entre los grupos principales de Escarabeidos, sin que haya tenido que intervenir necesariamente el desplazamiento competitivo. Además, ello permite conjeturar que las especies que coinciden, parcial o totalmente, en su tolerancia climática, tienen más posibilidades de competir. Pero el desplazamiento competitivo, en ese caso, tiene pocas posibilidades de modificar la fenología de la especie competitivamente inferior, sin cambiar también su distribución espacial, ya que esta se encontraría condicionada asimismo por dicha tolerancia climática. De esta manera, el papel de la competencia puede o no ser fundamental en la estructuración de estas comunidades, pero en todo caso

sus consecuencias habrían de manifestarse a una escala espacio-temporal.

El desplazamiento competitivo en estas circunstancias, tiene pocas posibilidades de haber sido el responsable de las segregaciones estacionales observadas, aunque bien pudiera ser que la competencia interespecífica delimitara el nicho real de algunas especies, razón por la que se observan ampliaciones del rango de aparición espacio-temporal cuando dicha competencia disminuye o desaparece. Hanski y Kuusela (1983) y Graef y Desiere (1984) aportan ejemplos concretos en los que la disminución en las poblaciones de una especie, ha significado el incremento en las de otras. *Aphodius fimetarius*, una especie frecuente pero nunca superabundante en los estudios europeos e introducida en época histórica en América del Norte, tiene allí poblaciones abundantísimas, constituyendo entre el 50 y el 98 % del total de biomasa coprófila durante 5 meses al año (Merrit y Anderson, 1977). De manera parecida, como hemos visto anteriormente, la abundancia no disminuye con la altura al contrario que la riqueza, lo que podría significar que la competencia mantiene el tamaño de las poblaciones. Los Escarabaeidos introducidos en Australia incrementan también sus poblaciones en ausencia de competencia (Doube y Macqueen, 1991; Doube y col., 1991; Wallace y Tyndale-Biscoe, 1983). Estos ejemplos podrían considerarse pruebas, a favor de la importancia de la competencia en la estructuración de estas comunidades, competencia que ha sido constatada experimentalmente en diversos estudios (Landin, 1961; Bornemissza, 1970; Macqueen y Beirne, 1975; Hughes y col., 1978; Holter, 1979a; Ridsdill Smith y col., 1982; Yasuda, 1987 y Giller y Doube, 1989) y se reconoce implícitamente su actuación en muchas ocasiones (Hanski y Cambefort, 1991b).

Para Hanski (1980c, 1980e y 1980f), cuando la riqueza es mayor, más varían las comunidades y más varía la fenología de las especies entre prados cercanos y similares. Nuestros datos no permiten corroborar esta suposición, ya que las condiciones climáticas de las zonas eran lo suficientemente distintas, como para causar por sí solas las diferencias observadas en las comunidades y en la fenología. En todo caso, estos efectos podrían ser debidos a la reducción por competencia del nicho potencial de las especies en torno a su óptimo fenológico, óptimo que, debido a la heterogeneidad ambiental, varía espacialmente y produce las diferencias en la aparición estacional observadas. De nuevo, que la competencia interespecífica exista y afecte a la aparición estacional de las especies, no tiene por qué significar que dicha competencia se encuentre en el origen de las segregaciones estacionales observadas.

#### 6.6.- Conclusiones.

- 1.- La estructura de las comunidades de Scarabaeoidea coprófagos se modifica sustancialmente en el área de muestreo, como consecuencia de los fuertes gradientes climáticos provocados por la altitud y la orientación. Un incremento en altura de 500 m. produce una simplificación notable de las comunidades y una diferente orientación, origina una alteración importante en ellas. De esta manera, puede decirse que las condiciones imperantes en las cotas más elevadas, ejercen un efecto "barrera" sobre un buen número de especies presentes a altitudes inferiores, efecto más acusado en el caso de las especies que habitan las comunidades meridionales.
- 2.- Estas comunidades tienen dos periodos de máxima abundancia y riqueza, coincidentes con las lluvias primaverales y otoñales, tal y como ocurre en otras regiones de clima mediterráneo. Sin embargo, destaca en este caso la brusca disminución del número de especies e individuos adultos durante el periodo de sequía, a pesar de que el nivel de los recursos se mantiene prácticamente inalterado.  
Se propone que las especies poseen tolerancias climáticas diferenciales manifestadas, por ejemplo, en su fenología y que, por ello, las especies típicamente estivales han de ser las más desfavorecidas a la hora de desarrollar su ciclo biológico completo en una zona de cumbres, debido a los rigores invernales.
- 3.- Los dos periodos de máxima riqueza y abundancia de las comunidades, se modifican entre las zonas como consecuencia de la variación espacial de la fenología de las diferentes especies, en respuesta a las distintas condiciones mesoclimáticas locales. Dicha variación resulta una estrategia lógica y frecuente, que permite acomodar las necesidades del ciclo biológico al clima imperante en cada área. El grado de tolerancia de las especies ante las alteraciones climáticas estacionales, no solo se ha mostrado distinto entre las especies, sino correlacionado positivamente con la distribución espacial. Es decir, cuanto mayor rango espacial de distribución (local, regional, geográfico) mayor rango de aparición fenológico. Ello constituye un argumento a favor de la hipótesis que atribuye, a las especies de Scarabaeoidea coprófagos, adaptaciones y tolerancias climáticas diferentes entre si.

4.- El análisis fenológico de las especies aparecidas, permite observar la existencia de dos estrategias diferentes que se corresponden, básicamente, con las dos familias de mayor relevancia en las comunidades coprófagas. Dichas estrategias, que se distinguirían principalmente por la posibilidad de continuar el desarrollo larvario durante el periodo de sequía, se encuentran relacionadas, a grandes rasgos, con la distribución espacial a escala regional y geográfica. Esta sería la causa principal de las segregaciones espacio-temporales observadas entre estas dos familias, constatadas por éstos y otros datos a diversas escalas espaciales y temporales.

Debido a que las comunidades encontradas en las dos vertientes difieren, no solo en sus listas faunísticas y en la desigual participación de ambas familias, sino en las adaptaciones ecológicas y distribuciones geográficas generales que muestran sus especies, se argumenta que ambos conjuntos faunísticos tienen menos probabilidades de haber compartido historia evolutiva. De esta manera, las segregaciones espacio-temporales observadas podrían tener una explicación histórica.

5.- La estacionalidad parece ser una buena dimensión para el reparto de recursos y la coincidencia real entre las especies es menor si se considera además la variación espacial.

El papel de la competencia en el reparto estacional de los recursos es difícil de valorar. Si bien no se descarta la existencia de interacciones competitivas, y su influencia sobre la aparición estacional, se propone que su actuación causaría segregaciones estacionales y espaciales, debido a que ambas se encontrarían condicionadas por las tolerancias climáticas diferenciales de las especies. Así, la competencia podría afinar la distribución espacio-temporal de las especies, pero las distribuciones generales de los taxones de alto rango tienen más probabilidades de estar provocadas por factores históricos.

## 7. BIOGEOGRAFIA

### 7.1. Sistemática y Biogeografía general.

Tres familias integran fundamentalmente los Scarabaeoidea coprófagos: *Aphodiidae*, *Geotrupidae* y *Scarabaeidae* (*sensu* Balthasar, 1963). No hay un consenso general sobre la clasificación de los *Scarabaeidae*. Siguiendo a Cambefort (1991b), esta familia se divide en dos subfamilias: los *Coprinae* de comportamiento paracóprido y los *Scarabaeinae* telecóprido. La división en tribus y subtribus de ambas subfamilias varía entre los autores (Tabla 64). Sea como fuere, se admite que los *Scarabaeidae* se encuentran mucho más diversificados en el hemisferio sur, que la colonización holártica se debe primordialmente a un sólo género (*Onthophagus*) y que las tribus dotadas de los caracteres más primitivos (*Canthonini* y *Dichotomiini*) se encuentran exclusivamente en el hemisferio austral.

#### A

<i>Onthophagini</i>
<i>Onitini</i>
<i>Oniticellini</i>
<i>Oniticellina</i>
<i>Drepanocerina</i>
<i>Helictopleurina</i>
<i>Copriini</i>
<i>Coprina</i>
<i>Phanaeina</i>
<i>Dichotomiina</i>
<i>Ennearabdina</i>
<i>Eurysternini</i>
<i>Scarabaeini</i>
<i>Eucranina</i>
<i>Sisyphina</i>
<i>Gymnopleurina</i>
<i>Scarabaeina</i>
<i>Canthonina</i>
<i>Alloscelina</i>

#### B

<i>Coprinae</i>
<i>Onthophagini</i>
<i>Onitini</i>
<i>Oniticellini</i>
<i>Coprini</i>
<i>Dichotomiini</i>
<i>Phanaeini</i>
<i>Scarabaeinae</i>
<i>Scarabaeini</i>
<i>Eucranini</i>
<i>Sisyphini</i>
<i>Gymnopleurini</i>
<i>Canthonini</i>
<i>Eurysternini</i>

Cosm. (Afrotr-Palea)  
Afrotr (75%)-Pale-Orie  
Cosm.-no Austr (Afrotr)  
Cosm. (65 % Afrotr)  
Neotro-Afrotr-Austr.  
Neotropical  
Afrotr-Palear  
Neotropical  
Cosmopolita  
Palear-Afrotr-Orien  
Neotro-Afrotr-Austr  
Neotropical

Tabla 64.- División sistemática de los *Scarabaeidae* según: A, Halffter y Edmonds (1982) y B, Cambefort (1991b y c). Zunino (1985) incluye los *Phanaeina* dentro de los *Onitini*. A la derecha se resumen las distribuciones generales de las tribus según los datos aportados por Cambefort (1991c) y Halffter (1974). La primera región de cada tribu es la que más especies posee.

Además, la familia Scarabaeidae es eminentemente coprófaga y adaptada a los biomas abiertos. Por todo ello, se ha propuesto que los Scarabaeidae son un grupo Gondwanico, evolucionado a partir de unos ancestros saprófagos durante el Mesozoico (Halffter y Matthews, 1966). La aparición de los primeros biomas herbaceos durante el Eoceno y la expansión de los mamíferos herbívoros desde inicios del Terciario, podrían estar relacionados con la radiación adaptativa de esta familia (Cambefort, 1991b).

Dentro de los Geotrupidae se reconocen cuatro subfamilias (Zunino, 1984a y b): *Taurocerastinae*, *Lethrinae*, *Bolbocerinae* y *Geotrupinae*, aunque tampoco en este caso existe consenso sobre la sistemática y la filogenia (ver Howden, 1982; Howden y Peck, 1986 y D'Hotman y Scholtz, 1990a). Según Zunino (*op. cit.*), las dos primeras subfamilias son las más primitivas y poseen un evidente carácter relictico (Figura 175). *Geotrupinae* y *Bolbocerinae*, las dos subfamilias más diversificadas y modernas, serían vicariantes, la primera Holártica, la segunda tropical. Aunque estas subfamilias solapan extensamente en su área de distribución, buena parte de las zonas septentrionales habitadas por los *Bolbocerinae* están representadas por un escaso número de especies (Zunino, 1984a). Además, aunque dentro de los *Geotrupinae* los hábitos saprofágicos se dan en un buen número de especies, únicamente en esta subfamilia se ha producido la adaptación hacia el consumo de heces.

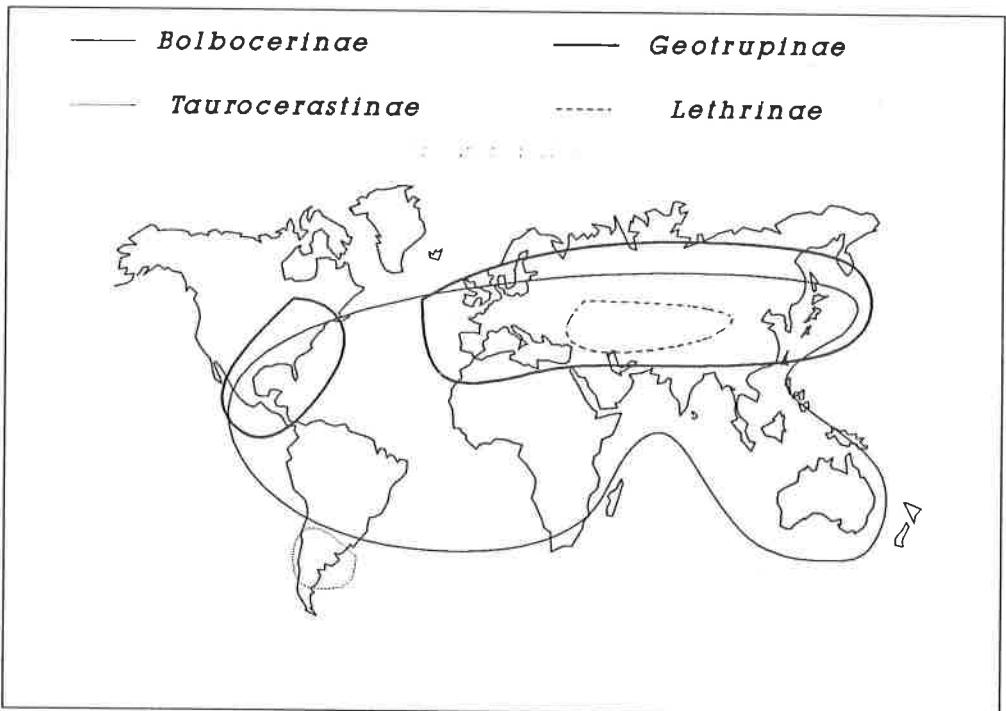


Figura 175.- Distribución de las subfamilias de Geotrupidae según Zunino (1984a).

Para Zunino (*op cit*), el origen de la familia hay que buscarlo en la primera mitad del Mesozoico. Los *Geotrupinae* estarían presentes como tales desde el Cretácico y su probable centro de origen se encontraría en el margen noreste del Tethys. Se trataría pues de un grupo básicamente Laurásico.

Los Aphodiidae están subdivididos en ocho subfamilias (Dellacasa, 1987). No existen estudios filogenéticos que validen estas agrupaciones y nos permitan teorizar acerca de su antigüedad diferencial. El conocimiento biogeográfico de las especies es también preliminar en la mayoría de las

%	PALE	NEAR	NEOT	AFRO	ORIE	MALG	AUST	S
Aphodiinae								
Aphodiini	44	9	5	33	7	0.6	1.4	1740
Didactyliini	11	-	11	60	-	6	11	63
Corythoderinae	-	-	-	12	88	-	-	34
Eupariinae	2.5	10	44	13	8	3.5	19	593
Odochilinae	11	-	-	-	89	-	-	9
Psammodiinae	31	6	12	25	13	7.5	5.5	409
Rhyparinae	11	-	21	4	41	6	17	47
Termitoderinae	-	-	57	7	36	-	-	14
Thynorichterinae	100	-	-	-	-	-	-	6
						Total	2913	

Tabla 65.- Porcentaje de especies de cada subfamilia de Aphodiidae según las regiones biogeográficas. Los datos se han calculado teniendo en cuenta el *locus typicus* de cada especie (Dellacasa, 1987). En el caso de los Aphodiini se han examinado el 50% de las especies.

ocasiones. Como aproximación, se ha buscado el *locus typicus* de cada una de las especies en su descripción original, siguiendo a Dellacasa (*op cit*), y se han calculado los porcentajes de especies para cada una de las regiones biogeográficas comúnmente aceptadas (Tabla 65).

Dentro de los Aphodiinae se encuentra el género *Aphodius*, que comprende el 90% de las especies descritas de la subfamilia. Como puede observarse, esta subfamilia es cosmopolita, pero más de la mitad de sus especies han sido descritas en localidades Holárticas. La penetración en las regiones Oriental y Neotropical parece muy escasa, pero en la región Afrotropical se han descrito aproximadamente un tercio de las especies. La ausencia de estudios filogenéticos, impide cualquier aseveración acerca de la antigüedad de las líneas filogenéticas de ambas regiones. El resto de las subfamilias poseen proporciones de especies importantes en el hemisferio austral. De hecho, da la impresión que se repite el patrón vicariante de las subfamilias de Geotrupidae. Sólo los Aphodiinae, el grupo primordialmente Holártico, pueden considerarse coprófagos (Cambefort, 1991b), aunque entre ellos no sea infrecuente la saprofagia tanto en larvas como en adultos.

Como vemos en la Tabla 66, los Scarabaeidae constituyen el grupo coprófago más diversificado a nivel mundial, mientras que Aphodiinae y Geotrupinae apenas tienen

el 30 % de todas las especies. Sin embargo, tanto en Europa occidental como en la Península Ibérica, estas dos subfamilias comprenden más del 70% del total de las especies y la gran mayoría de las que pertenecen a sus respectivas familias. Estos datos son, evidentemente, consecuencia: i) de la predominancia tropical de los Scarabaeidae, ii) del carácter holártico de las distribuciones de Geotrupinae y Aphodiinae y iii) de la escasa representación del resto de las subfamilias saprófagas de Geotrupidae y Aphodiidae en la región paleártica.

	MUNDO	EUR.	PI	GR
<i>Geotrupidae</i>	900	38	31	8
<i>Geotrupinae</i>	160	33	28	8
<i>Scarabaeidae</i>	4900	62	54	22
<i>Aphodiidae</i>	2900	160	129	31
<i>Aphodiinae</i>	1800	136	109	31
Total	8700	260	214	61
Total coprófagos	6860	231	191	61

Tabla 66.- Número de especies de las tres familias de Scarabaeoidea y de las subfamilias eminentemente coprófagas, en el mundo (aproximado), Europa occidental (EUR), Península Ibérica (PI) y las capturadas en este estudio (GR). Datos tomados de Halffter y Edmonds (1982), Dellacasa (1987), Hanski y Cambefort (1991) y Zunino (1984a).

En Europa existe un gradiente latitudinal entre los diversos taxa coprófilos (Tabla 13, página 102), con un predominio de los Scarabaeoidea en latitudes meridionales. Pero, dentro de los Scarabaeoidea, también existe un relevo faunístico latitudinal en el que los Scarabaeidae incrementan notablemente su importancia en los países meridionales a costa, sobretodo, de los Aphodiinae (Figura 173, página 316 y Hanski 1986b).

Hanski y Cambefort (1991d) realizan también un examen de la diferente contribución de las familias coprófilas según la latitud y los resultados son coincidentes. Los Scarabaeidae constituyen el grupo taxonómico dominante en las comunidades tropicales y subtropicales, mientras que los Aphodiinae lo son en las comunidades templadas de Europa y América. Sobre los Geotrupinae apenas ofrecen datos, pero están ausentes en las comunidades subtropicales y tropicales. Los Aphodiinae, en cambio, no desaparecen en las localidades subtropicales

africanas, en donde se encuentran alrededor de la treintena de especies, una cifra muy similar a la encontrada en este y otros estudios ibéricos. Ello corrobora que, dentro de esta subfamilia, es muy posible que existan líneas filogenéticas Gondwanicas adaptadas a la coprofagia.

Se admite que el enterramiento de las heces y las variadas y complejas estrategias de alimentación y reproducción de los Scarabaeidae, son consecuencia de la fuerte competencia por un recurso efímero (Halffter y Edmonds, 1982). En principio, en los biomas herbaceos templado-fríos, el carácter efímero del recurso excremento debe ser inferior, debido a que la climatología desfavorece la actividad de los poiquilotermos y las heces tardan más en desecarse. Tal vez por ello, sólo algunos Aphodiinae estivales o meridionales manifiestan estrategias comportamentales que tienden a preservar la fuente nutricia (Rougon y Rougon, 1980; Rojewski, 1983; Lumaret, 1989; Zunino y Barbero, 1990; Samper y Martín Piera, en preparación) y algun Scarabaeidae (*Euoniticellus fulvus*) se comporta como endocóprido en su área de distribución más septentrional (Rougon y Rougon, 1982). Parece claro que los comportamientos endocópridos tienen desventaja en condiciones cálidas. Así, la presencia en todo el hemisferio austral de los Scarabaeidae, mucho más competitivos y adaptados hacia el consumo de heces, puede haber impedido la radiación adaptativa de las líneas coprófagas Laurásicas de Geotrupinae y Aphodiinae en las regiones tropicales.

Sin embargo, en las latitudes más septentrionales de la región Holártica, los Scarabaeidae no han sido capaces de desplazar a los Aphodiinae y los Geotrupinae. Los comportamientos paracópridos y telecópridos no deberían haber sido un obstáculo para la colonización septentrional de los Scarabaeidae (los Geotrupini son paracópridos). Aunque sea difícil encontrar un motivo, parece obvio que estas subfamilias son competitivamente superiores bajo condiciones climáticas templado-frías y, por ello, aparece el relevo latitudinal mencionado anteriormente.

#### 7.2.- Análisis biogeográfico

Se puede considerar que la distinción biológica de las especies es una manifestación de la historia evolutiva de los organismos. En este contexto evolucionista, uno de los objetivos de la Biogeografía, tal vez el más importante, es reconstruir la historia de la diferenciación de los taxones actuales, a la luz de los datos paleogeográficos y paleobiológicos. Este es un empeño difícil, impregnado siempre de un mayor o menor grado de subjetividad. Así pues, utilizar esa reconstrucción histórica o evolutiva, para inferir el origen y la antigüedad de esos taxones en un determinado territorio, como la Península Ibérica, sólo

permite producir hipótesis no falsables, pero de probabilidad creciente con la aportación de nuevas evidencias. Estas hipótesis pueden adquirir visos de certidumbre, si se producen coincidencias entre estudios efectuados con diferentes grupos taxonómicos.

La zoogeografía histórica necesita de la aportación de la filogenia, de los datos paleontológicos, paleoclimáticos y paleogeográficos, de la tectónica de placas y de los conocimientos ecológicos actuales del grupo en cuestión. Pero también necesita de una serie de asunciones que aportan el componente subjetivo:

i) Que exista un actualismo ecológico, es decir, una cierta constancia en las aptitudes ecológicas de un taxón. Si esto no fuera así, sería imposible emitir cualquier hipótesis sobre la distribución anterior o el origen de un taxón, a la luz de los datos paleoclimáticos o paleogeográficos.

Los caracteres ecológicos son tan heredables como los morfológicos y los organismos con un antepasado común, es más probable que hereden una forma de vida común (Williams, 1964 en Hutchinson, 1965). Esto significa, que las condiciones ambientales de los territorios que actuaron como centro de diversificación de un taxón, se manifiestan todavía en las adaptaciones de sus descendientes. Esta "memoria biogeográfica" implicaría, que parte de las adaptaciones ambientales de una especie no son una respuesta a las condiciones que imperan en su área de distribución actual, sino que son características heredadas (Connell, 1980). Esta asunción está implícita en la teoría de los Pulsos taxonómicos de Erwin (1985) y en el método de reconstrucción paleoclimática de Atkinson y col. (1987).

ii) Que exista una relación entre la distribución actual y la filogenia. Por ejemplo, que las especies filogenéticamente primitivas se localicen cerca del centro de origen del grupo, mientras que las especies derivadas se localicen en la periferia (Hennig, 1968; Brundin, 1972). Si los taxones primitivos y derivados no se distribuyen actualmente de una manera que refleje la filogenia (Darlington, 1957), es imposible reconstruir la historia biogeográfica del grupo (Ball, 1976; Cracraft, 1972). La importancia de esta asunción es evidente y la estudiaremos más detalladamente.

La relación entre los denominados "centros de origen" y las hipótesis filogenéticas es controvertida (Pielou, 1979; página 73). Las especies se diferencian a partir de un ancestro, tanto evolutiva como geográficamente, y el descendiente apomórfico sustituye a la especie primitiva en el centro de origen (Darlington, 1957) o aparece en la periferia de su distribución (Hennig, 1968). La especiación parapátrica de Mayr ("efecto fundadores") está de acuerdo con la generación de especies por medio de poblaciones periféricas

(Carson, 1987). La diferencia entre ambas concepciones es tal, que impide la ubicación del centro de origen de un taxón partiendo de las distribuciones actuales y, por tanto, altera las consideraciones acerca de la antigüedad y las vías de penetración en una región dada. Además, no hay manera de casar la reconstrucción filogenética con la distribución actual de un taxón (Cracraft, 1972; Müller, 1974).

Es corriente que el número de especies o géneros de un taxón, disminuya concentricamente alrededor de un enclave geográfico determinado o centro de distribución (Rapoport, 1975). Las variaciones ambientales y la modificación consecuente de los rangos geográficos de las especies (Coope, 1970 y 1979), hacen difícil la coincidencia entre esos actuales centros de distribución y los "centros de origen". De hecho, el problema puede considerarse como una comparación entre la velocidad de evolución y la velocidad de dispersión geográfica. Si ambas velocidades son altas, la coincidencia entre el centro de distribución actual y el centro de origen es poco probable. Además, los actuales enclaves de máxima diversidad de un taxón, pueden ser lugares de contacto entre regiones biogeográficas o áreas en donde subsiste una heterogeneidad ambiental suficiente, como para permitir la coexistencia de un gran número de especies. Es decir centros de refugio o "centros de dispersión" en el sentido de Müller (1974): áreas en las que las poblaciones sobrevivieron a la última fase de condiciones ambientales adversas. El que los centros de dispersión sean además centros de origen, es algo que sólo puede deducirse mediante el estudio de las afinidades filogenéticas de la fauna de ese centro.

Existe otro problema. La diferenciación de poblaciones espacial o ecologicamente aisladas (alopatría), sigue siendo el mecanismo de especiación más comúnmente aceptado (Avers, 1989) y hay controversia sobre si éste tipo de especiación es inconsistente o no con la noción de centro de origen (Pielou, 1979). Para algunos autores, no existe un centro de origen a partir del cual se produce la secuencia evolutiva y geográfica de la especiación, sino que la aparición de barreras es la causa generadora de las especies (Croizat y col., 1974). Ello significa que el conocimiento de la presencia actual de un especie en un territorio, necesita acudir a los fenómenos de vicarianza y que la separación precede a la especiación. Puede que los modos de especiación sean variados y el valor explicativo de los fenómenos de vicarianza y dispersión dependa de la escala espacio-temporal de observación.

Los inconvenientes son muchos e importantes. Sin contar con las dificultades para establecer una relación entre similitud fenotípica y filogenia (Ridley, 1986), es comprometido decidir cual es el centro de origen y/o dispersión de un taxón, cual es la antigüedad y ubicación de los eventos cladogenéticos y cual la vía y época geológica de penetración en un territorio. Una vez asumida una hipótesis filogenética, sólo tenemos a nuestra disposición una

cronología relativa y conocemos más o menos completamente la distribución actual, algunas informaciones paleogeográficas generales y algunos datos paleontológicos fragmentarios. ¿Qué podemos hacer entonces?

En este trabajo hemos procurado realizar una correspondencia entre líneas filogenéticas y patrones biogeográficos actuales, teniendo en cuenta los datos de la tectónica de placas. En el estudio de los patrones biogeográficos se ha realizado una nueva asunción, que se suma a las anteriormente mencionadas: los taxones (géneros o subgéneros) que contienen pocas especies actualmente, pero que están presentes en la Península Ibérica y tienen distribuciones restringidas, proceden de ancestros mucho más antiguos en la región, que aquellos otros bien diversificados mundialmente pero con pocos elementos ibéricos.

El pequeño tamaño del área de un organismo puede permitir definirlo como endémico, pero sólo si ese tamaño es consecuencia de un efecto refugio, de una contracción del área, puede considerársele relict. Por ello se asume que, si dentro de un grupo natural de especies, coincide un área reducida con una escasa diversificación, las posibilidades de considerar como antiguo relict a ese grupo son grandes, máxime si ha sido caracterizado como filogenéticamente primitivo.

#### 7.2.1. Inventario de especies.

Al objeto de mejorar el conocimiento de la fauna de Scarabaeoidea coprófagos del Macizo Central de Gredos, se enumeran a continuación las capturas realizadas fuera de los muestreos regulares descritos en capítulos anteriores (ver tablas 3, 4, 6, 7, 15, 16, 17, 18, 19 y 20). Dichas capturas complementarias suponen un total de 1.085 individuos y permiten confirmar la presencia de 7 especies más para la zona: *Typhoeus typhoeus*, *Anoplotrupes stercorosus*, *Scarabaeus puncticollis*, *Thorectes escorialensis*, *Bubas bubalus*, *Chironitis hungaricus* y *Aphodius constans*. De estas, las cuatro últimas podría considerarse que habitan los pastos de altura en alguna ocasión, según las localidades en las que se capturaron.

-.-

- Garganta de Gredos. 1700 m. (U.T.M. 30TUK069612).  
3/V/85. Excremento de cabra montés.
  - Euoniticellus fulvus* 1 ejem.
  - Onthophagus similis* 19 ejem.
  - Onthophagus fracticornis* 1 ejem.
  - Onthophagus lemur* 6 ejem.
  - Onthophagus stylocerus* 3 ejem.
  - Aphodius frigidus* 2 ejem.
  - Aphodius fimetarius* 3 ejem.
  - Aphodius coenosus* 3 ejem.
  - Aphodius sphacelatus* 37 ejem.
  - Aphodius bonvouloiri* 1 ejem.
  - Trypocopris pyrenaeus* 1 ejem.

- Garganta de Chilla. 1550 m. (U.T.M. 30TUK043553).  
12/VI/87). Excremento humano.  
*Anoplotrupes stercorosus* 1 ejem.
- Puerto del Arenal. 1600 m. (U.T.M. 30TUK244637). 7/X/88.  
Excremento vacuno.  
*Euoniticellus fulvus* 1 ejem.  
*Onthophagus fracticornis* 1 ejem.  
*Aphodius fimetarius* 6 ejem.  
*Aphodius conjugatus* 4 ejem.  
*Aphodius contaminatus* 9 ejem.  
*Geotrupes stercorarius* 2 ejem.
- Hiruela Cimera. 1700 m. (U.T.M. 30TUK096563). 5/V/85.  
Excremento de cabra montés.  
*Euoniticellus fulvus* 1 ejem.  
*Onthophagus similis* 1 ejem.  
*Onthophagus lemur* 5 ejem.  
*Aphodius fimetarius* 4 ejem.  
*Aphodius foetidus* 5 ejem.  
*Aphodius granarius* 3 ejem.  
*Aphodius coenosus* 4 ejem.  
*Aphodius merdarius* 1 ejem.  
*Thorectes escorialensis* 1 ejem.
- Hiruela Cimera. 1700 m. (U.T.M. 30TUK096563). 21/V/85.  
Excremento vacuno.  
*Bubas bubalus* 3 ejem.
- Hiruela Cimera. 1700 m. (U.T.M. 30TUK096563). 25/VII/85.  
Excremento humano.  
*Chironitis hungaricus* 1 ejem.  
*Onthophagus lemur* 4 ejem.
- Puerto de Candeleda. 2018 m. (U.T.M. 30TUK095579).  
14/VI/85. Cadáver de cabra montés.  
*Aphodius bonvouloiri* 300 ejem. (aproximadamente)
- Puerto de Candeleda. 1900 m. (U.T.M. 30TUK095576).  
2/V/85. Excremento de cabra montés.  
*Gymnopleurus flagellatus* 3 ejem  
*Onthophagus similis* 1 ejem.  
*Onthophagus lemur* 8 ejem.  
*Aphodius frigidus* 1 ejem.  
*Aphodius haemorrhoidalis* 1 ejem.  
*Aphodius granarius* 8 ejem.  
*Aphodius coenosus* 2 ejem.  
*Aphodius sphacelatus* 2 ejem.
- Prado de las Pozas. 1900 m. (U.T.M. 30TUK089606).  
1/VII/84. Excremento de cabra montés.  
*Onthophagus similis* 1 ejem.  
*Onthophagus lemur* 3 ejem.  
*Onthophagus stylocerus* 4 ejem.  
*Aphodius bonvouloiri* 14 ejem.

- Prado de las Pozas. 1900 m. (U.T.M. 30TUK089606).  
 1/VII/84. Excremento de vacuno.  
*Onthophagus similis* 1 ejem.  
*Onthophagus lemur* 25 ejem.  
*Onthophagus stylocerus* 21 ejem.  
*Aphodius fimetarius* 9 ejem.  
*Aphodius foetidus* 1 ejem.  
*Aphodius bonvouloiri* 125 ejem.  
*Aphodius coenosus* 2 ejem.  
*Aphodius constans* 2 ejem.  
*Aphodius frigidus* 1 ejem.  
*Geotrupes stercorarius* 2 ejem.
  
- Prado de las Pozas. 1900 m. (U.T.M. 30TUK089606).  
 20/VII/85. Excremento de vacuno.  
*Onthophagus similis* 3 ejem.  
*Aphodius fimetarius* 2 ejem.  
*Aphodius fossor* 2 ejem.  
*Aphodius bonvouloiri* 162 ejem.
  
- Prado de las Pozas. 1900 m. (U.T.M. 30TUK089606).  
 10/IX/84. Excremento de vacuno.  
*Onthophagus similis* 5 ejem.  
*Aphodius fimetarius* 1 ejem.  
*Aphodius bonvouloiri* 4 ejem.  
*Aphodius contaminatus* 1 ejem.  
*Aphodius scybalarius* 5 ejem.
  
- Prado de las Pozas. 1900 m. (U.T.M. 30TUK089606).  
 14/IX/85. Excremento de vacuno.  
*Onthophagus similis* 3 ejem.  
*Aphodius haemorrhoidalis* 2 ejem.  
*Aphodius bonvouloiri* 13 ejem.  
*Aphodius fimetarius* 5 ejem.  
*Geotrupes ibericus* 2 ejem.
  
- Prado de las Pozas. 1900 m. (U.T.M. 30TUK089606).  
 22/IX/85. Excremento de vacuno.  
*Euoniticellus fulvus* 1 ejem.  
*Caccobius schreberi* 1 ejem.  
*Onthophagus similis* 2 ejem.  
*Geotrupes ibericus* 2 ejem.
  
- Prado de las Excomuniones. 1500 m. (U.T.M. 30TUK124643).  
 15/IX/85. Excremento vacuno.  
*Aphodius granarius* 1 ejem.  
*Aphodius erraticus* 3 ejem.  
*Geotrupes mutator* 2 ejem.
  
- Garganta de Prao Puerto. 1500 m. (U.T.M. 30TUK123640).  
 27/VII/85. Excremento vacuno.  
*Chironitis hungaricus* 1 ejem.

- Garganta de la Vega. 2000 m. (U.T.M. 30TTK793558).  
12/VI/89. Excremento de cabra montés.  
*Onthophagus similis* 4 ejem.  
*Onthophagus lemur* 2 ejem.  
*Onthophagus stylocerus* 6 ejem.  
*Aphodius fimetarius* 12 ejem.  
*Aphodius foetidus* 6 ejem.  
*Aphodius granarius* 9 ejem.  
*Aphodius coenosus* 1 ejem.  
*Aphodius bonvouloiri* 3 ejem.  
*Geotrupes stercorarius* 1 ejem.
  
  - Garganta de San Martín. 2200 m. (U.T.M. 30TTK773564).  
10/VI/89. Excremento de cabra montés.  
*Aphodius frigidus* 1 ejem.  
*Aphodius foetidus* 2 ejem.  
*Aphodius granarius* 9 ejem.  
*Thorectes escorialensis* 3 ejem.
  
  - Hiruela Mediana. 1500 m. (U.T.M. 30TUK096553). 2/V/86.  
*Scarabaeus laticollis* 2 ejem. (andando)
  
  - Hiruela Mediana. 1500 m. (U.T.M. 30TUK096553). 20/IX/85.  
 Excremento vacuno.  
*Scarabaeus puncticollis* 2 ejem.
  
  - Hiruela Mediana. 1500 m. (U.T.M. 30TUK096553). 28/X/85.  
 Excremento vacuno.  
*Scarabaeus laticollis* 4 ejem. (rodando bolas)  
*Aphodius contaminatus* 115 ejem.  
*Aphodius affinis* 7 ejem.
  
  - Hiruela Mediana. 1500 m. (U.T.M. 30TUK096553). 13/XI/86.  
*Typhoeus typhoeus* 2 ejem. (enterrados en su galería)
- 

De esta manera, en este trabajo se han capturado un total de 61 especies de Scarabaeoidea coprófagos, en los pastizales por encima de los 1.500 metros del Macizo Central de Gredos. Un número muy cercano al previsto según la distribución lognormal ( $S^* = 64$ , ver figura 91, página 178). A continuación se enumeran dichas especies, siguiendo los criterios taxonómicos de Zunino (1984a) para los Geotrupidae, Dellacasa (1983) para los Aphodiidae; y Halffter y Edmonds (1982), Martín Piera (1984a) ó Veiga y Martín Piera (1988) para los Scarabaeidae. Al lado del nombre de cada tribu figura, entre paréntesis, el número de especies existentes en la Península Ibérica y el porcentaje que suponen las especies capturadas en nuestro área de estudio sobre ese total. Además, se señalan con un asterisco las especies que se capturaron a partir de 1.700 metros de altitud y con dos asteriscos las recolectadas a partir de 1.900 metros.

Familia GEOTRUPIDAE

Subfamilia GEOTRUPINAE

tribu CHROMOGEOTRUPINI (2, 50%)

*Typhoeus typhoeus* (Linnaeus, 1758)

tribu GEOTRUPINI (26, 27%)

- Anoplotrupes stercorosus* (Scriba, 1796)
- \*\* *Geotrupes ibericus* Barraud, 1958.
- \*\* *Geotrupes mutator* Marsham, 1802.
- \*\* *Geotrupes stercorarius* (Linnaeus, 1758)
- \*\* *Sericotrupes niger* (Marsham, 1802).
- \*\* *Trypocopris pyrenaeus* (Charpentier, 1825)
- \*\* *Thorectes escorialensis* Jekel, 1865.

Familia SCARABAEIDAE

Subfamilia SACARABAEINAE

tribu GYMNOPLEURINI (3, 33%)

\*\* *Gymnopleurus flagellatus* (Fabricius, 1787).

tribu SCARABAEINI (11, 27%)

- \* *Scarabaeus (Ateuchetus) laticollis* Linnaeus, 1767.
- Scarabaeus (Ateuchetus) puncticollis* (Latreille, 1819)

tribu COPRINI (2, 50%)

\* *Copris lunaris* (Linnaeus, 1758).

tribu ONITICELLINI (3, 67 %)

- \*\* *Euoniticellus fulvus* (Goeze, 1777).  
\*\* *Euoniticellus pallipes* (Fabricius, 1781).

tribu ONITINI (7, 29%)

- \* *Bubas bubalus* (Olivier, 1811).
- \* *Chironitis hungaricus* (Herbst, 1798).

tribu ONTHOPHAGINI (31, 45%)

- \*\* *Euonthophagus amyntas* (Olivier, 1789).
- \*\* *Caccobius schreberi* (Linnaeus, 1767).
- \* *Onthophagus (Furonthophagus) furcatus* (Fabricius, 1781).
- \*\* *O. (Onthophagus) taurus* (Schreber, 1759).
- \*\* *O. (Palaeonthophagus) fracticornis* (Preyssler, 1790).

- \*\* *O. (Palaeonthophagus) similis* (Scriba, 1790).
- \*\* *O. (Palaeonthophagus) grossepunctatus* Reitter, 1905.
- \*\* *O. (Palaeonthophagus) joannae* Goljan, 1953.
- \*\* *O. (Palaeonthophagus) lemur* (Fabricius, 1781).
- \*\* *O. (Palaeonthophagus) stylocerus* Gräells, 1851.
- \*\* *O. (Palaeonthophagus) vacca* (Linnaeus, 1767)
- \* *O. (Paleonthophagus) verticicornis* (Laicharting, 1781).
- O. (Parentius) punctatus* (Illiger, 1803).
- \*\* *O. (Trichonthophagus) maki* (Illiger, 1803).

#### Familia APHODIIDAE

##### Subfamilia APHODIINAE

###### Tribu APHODIINI (109, 28%)

###### Género *Aphodius*

- \*\* *A. (Agolius) bonvouloiri* Harold, 1860.
- \*\* *A. (Agrilinus) constans* Duftschmidt, 1805.
- \*\* *A. (Agrilinus) scybalaria* (Fabricius, 1781).
- \* *A. (Ammoecius) elevatus* (Olivier, 1789).
- \*\* *A. (Ammoecius) frigidus* Brisout, 1886.
- \*\* *A. (Anomius) annamariae* Baraud, 1982.
- \*\* *A. (Aphodius) conjugatus* (Panzer, 1795).
- \*\* *A. (Aphodius) fimetarius* (Linnaeus, 1758).
- \*\* *A. (Aphodius) foetidus* (Herbst, 1783).
- \*\* *A. (Bodilus) ictericus* (Laicharting, 1781)
- \*\* *A. (Calamosternus) granarius* (Linnaeus, 1767).
- \*\* *A. (Calamosternus) unicolor* (Olivier, 1789).
- \*\* *A. (Chilothonax) distinctus* (Müller, 1776).
- \* *A. (Chilothonax) lineolatus* Illiger, 1803.
- \* *A. (Colobopterus) erraticus* (Linnaeus, 1758).
- \*\* *A. (Coprimorphus) scrutator* (Herbst, 1789).
- \* *A. (Esymus) merdarius* (Fabricius, 1775).
- \*\* *A. (Euoradalus) coenosus* (Panzer, 1798).
- A. (Euoradalus) tersus* Erichson, 1848.
- \*\* *A. (Liothorax) niger* (Panzer, 1797).
- A. (Mecynodes) striatulus* Waltl, 1835.
- \* *A. (Melinopterus) consputus* Creutzer, 1799.
- \*\* *A. (Melinopterus) sphacelatus* (Panzer, 1798).
- \*\* *A. (Neagolius) heydeni* Harold, 1871.
- \*\* *A. (Nimbus) affinis* Panzer, 1823.
- \*\* *A. (Nimbus) contaminatus* Herbst, 1873.
- \*\* *A. (Otophorus) haemorrhoidalis* (Linnaeus, 1758).
- \*\* *A. (Sigorus) porcus* (Fabricius, 1792).
- \*\* *A. (Teuchestes) fossor* (Linnaeus, 1758).
- \*\* *A. (Trichonotulus) scrofa* (Fabricius, 1787).

###### Género *Heptaulacus*

*Heptaulacus testudinarius* (Fabricius, 1775).

---.---

### 7.2.2.- La Fauna Ibérica.

Los porcentajes de especies capturadas en Gredos, sobre el total existente en la Península Ibérica para cada tribu, resultan muy interesantes. Como se observa en la Figura 176, cuantas más especies posee una tribu en la Península Ibérica, más especies han sido capturadas. Esta es una relación esperable. Sin embargo, es interesante anotar que no existen tribus de Scarabaeoidea bien representadas en la Península Ibérica, de las que no se haya capturado, al menos, el 25 % del total de sus especies ibéricas. Unicamente los *Sisyphini*, representados por una única especie en la Península Ibérica, no están entre las capturas. Este patrón es observable igualmente si consideramos los géneros (Figura 177). También en este caso, sólo 5 de los 22 géneros presentes en la Península Ibérica no han sido recolectados (*Ceratophyus*, *Onitis*, *Sisyphus*, *Euheptaulacus* y *Oxyomus*), aunque de los tres primeros se han capturado especies en el Sistema Central en altitudes inferiores (Lobo, 1982; Martín Piera y col., 1986). De esta manera, en una pequeña parte de un territorio de transición como este, es posible encontrar muy bien representados, la gran mayoría de los géneros presentes en la Península Ibérica.

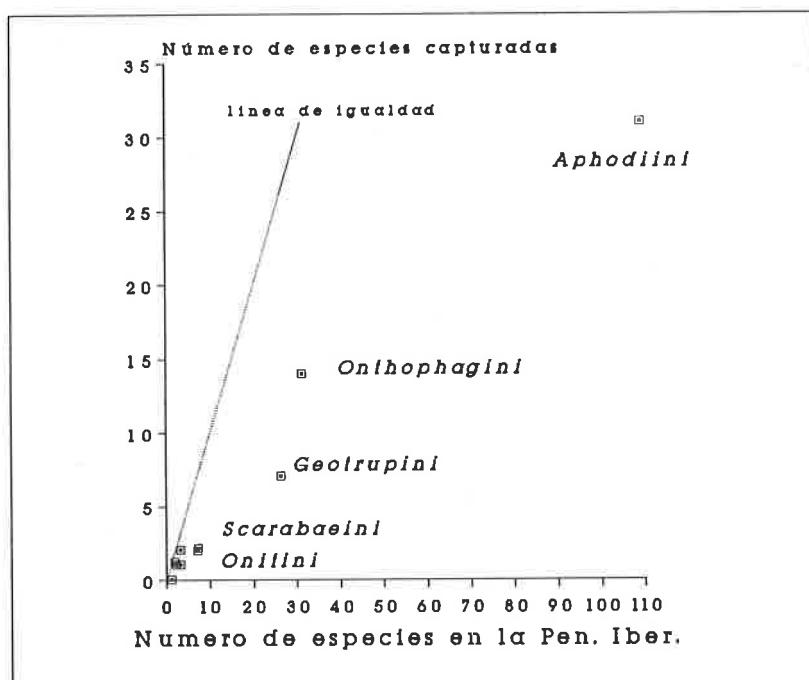


Figura 176.- Relación entre el número de especies ibéricas y el número de especies capturadas en Gredos, para cada tribu de Scarabaeoidea coprófagos.

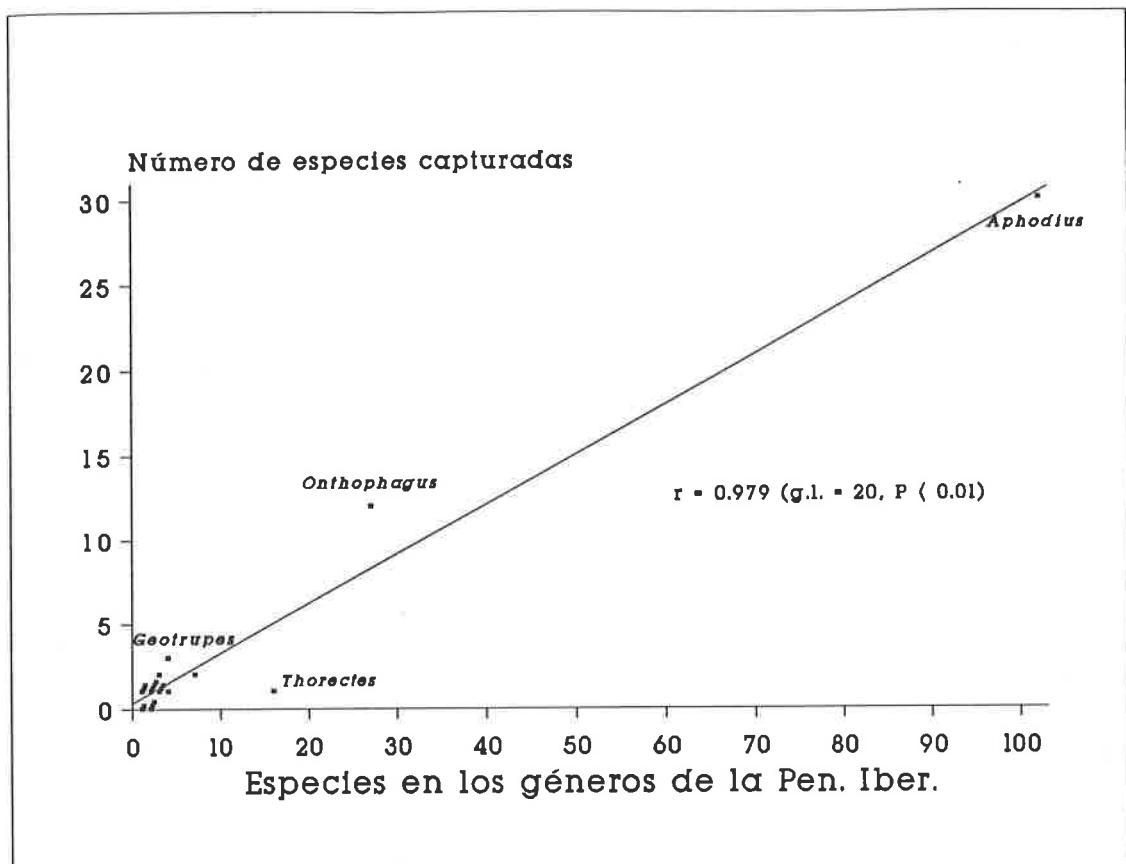


Figura 177.- Relación entre el número de especies ibéricas y el número de especies capturadas en Gredos, para cada género de Scarabaeoidea coprófagos.

Otra consideración que puede hacerse a la vista de las figuras anteriores, es que la gran mayoría de los géneros están representados en la Península Ibérica por muy pocas especies. Efectivamente, como vemos en la Figura 178, de los 22 géneros de Scarabaeoidea coprófagos ibero-baleares, el 73% tiene menos de 4 especies en nuestra península. Además, las tribus o los géneros representados por pocas especies en nuestra península, casi siempre se encuentran entre las capturas realizadas.

Sería esperable que cuanto menor fuera el tamaño del área de muestreo, menor debería de ser la representación de los géneros con pocas especies. Sin embargo, esto no es así. Podría pensarse que las escasas especies de estos grupos taxonómicos, poseen una capacidad adaptativa superior o que dichos grupos carecen de especies muy especializadas, con nichos estrechos. El único género que incumple esta regla es *Thorectes* (Figura 177), ya que es un género bien diversificado

en la Península, pero escasamente capturado. Pero en este caso, se trata un grupo eminentemente saprófago cuyas especies son ápteras o micrópteras y que manifiesta un alto porcentaje de endemismos, como veremos más adelante.

Ahora bien, muchos de estos géneros con pocas especies en la Península Ibérica poseen a su vez pocas especies a nivel mundial. Como se observa en la Figura 179, todos los géneros de Geotrupinae presentes en nuestra península, excepto

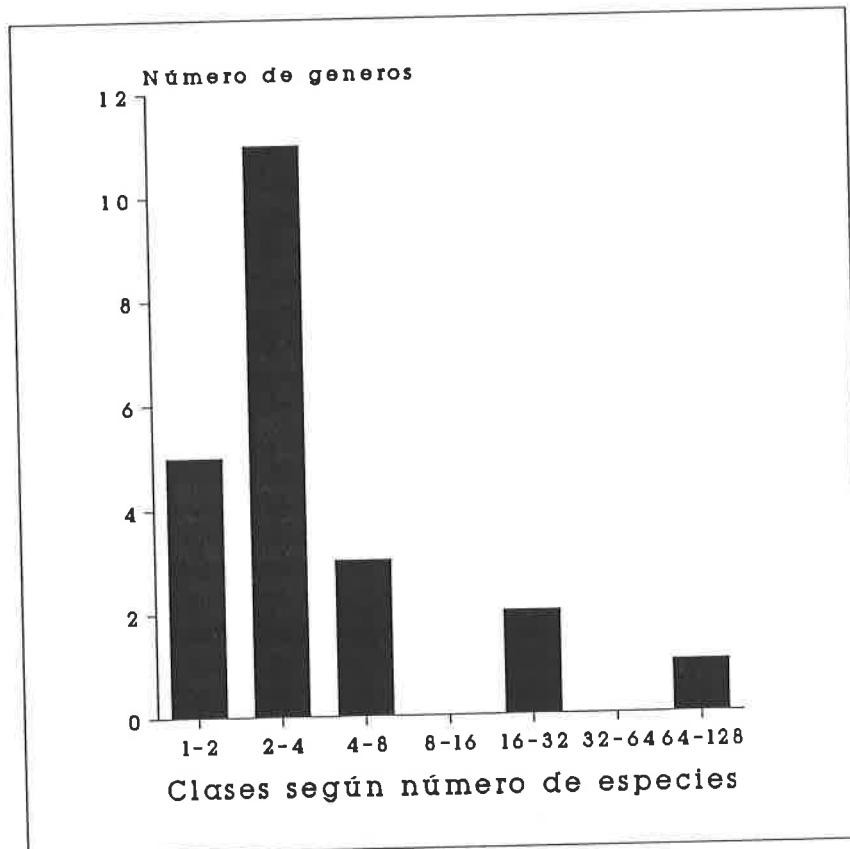


Figura 178.- Distribución del número de géneros de Scarabaeoidea coprófagos según las especies que contienen.

*Thorectes*, tienen menos de 10 especies y, en todos los casos, el porcentaje de especies que habitan el territorio ibérico es generalmente alto. Se trata, en todos los casos, de géneros de una distribución eminentemente paleártica que gravita generalmente en torno al margen superior del antiguo Tethys (Tabla 67 y Zunino, 1984a). Entre los Aphodiinae, el género *Heptaulacus* se comporta de idéntica manera y, entre los Scarabaeidae, otro tanto ocurre con los géneros *Bubas*, *Scarabaeus*, *Chironitis*. El resto de los géneros con pocas especies en la

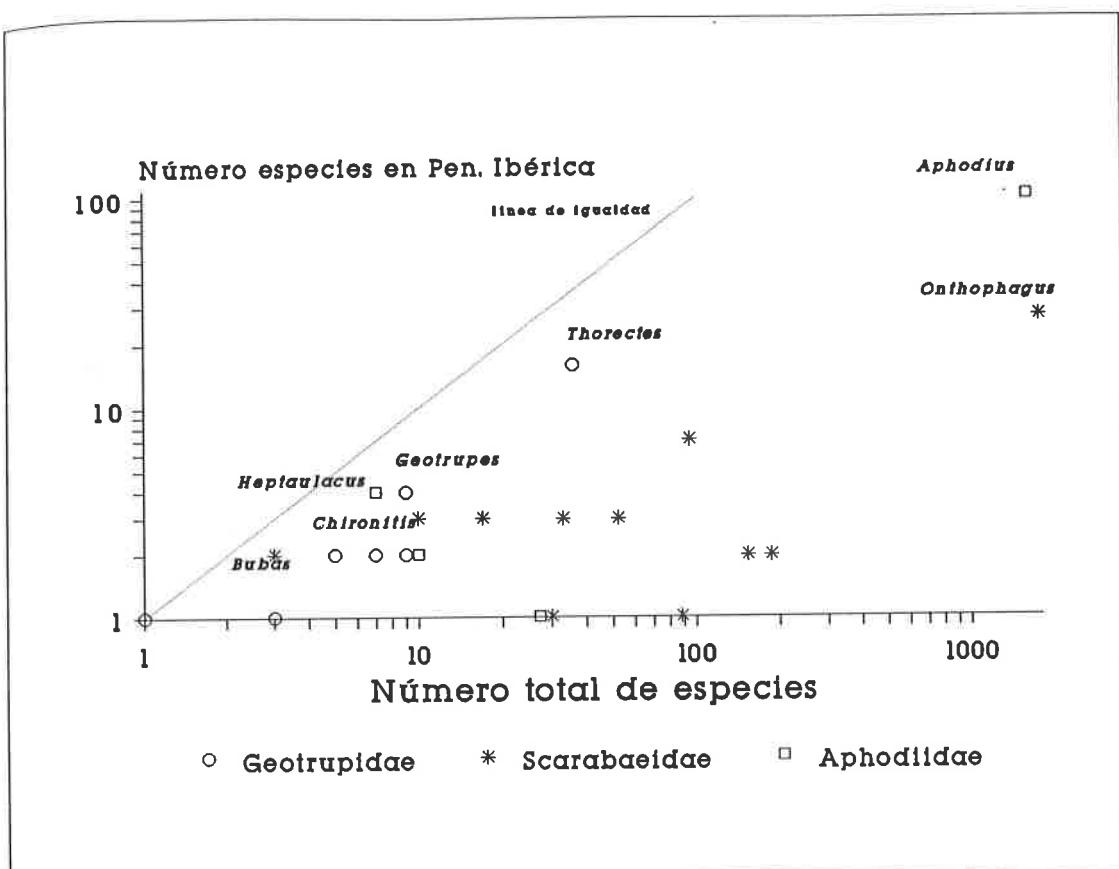


Figura 179.- Relación entre el número total de especies mundiales de cada género ibérico de Scarabaeoidea coprófagos y el número de especies presentes en la Península Ibérica.

Península Ibérica, pertenecen mayoritariamente a la familia Scarabaeidae (*Euoniticellus*, *Copris*, *Onitis*, *Scarabaeus*, *Gymnopleurus*, *Sisyphus*, *Caccobius*, *Euonthophagus*) y se encuentran generalmente bien diversificados en otras regiones, sobretodo en la etiópica (Tabla 67).

#### Familia GEOTRUPIDAE

##### Subfamilia GEOTRUPINAE

<i>Typhoeus</i>	7/2/1	Euromediterraneo-anatólico
<i>Anoplotrupes</i>	3/1/1	Europa y este de norteamérica
<i>Ceratophyus</i>	9/2/0	China y Asia central, Mediterraneo occidental y California
<i>Geotrupes</i>	9/4/3	Eurosiberiano-mediterraneo, extremo Oriente y norte de Japón
<i>Sericotrupes</i>	1/1/1	Mediterraneo-atlántico
<i>Trypocopris</i>	5/2/1	Euroanatólico
<i>Thorectes</i>	36/16/1	Mediterraneo-anatólico, Nepal y Asia central.

**Familia SCARABAEIDAE**

<i>Gymnopleurus</i>	52/3/1	Etiópico-Oriental-Paleártico
<i>Scarabaeus</i>	94/7/2	Etiópico-Paleártico-Oriental
<i>Sisyphus</i>	30/1/0	Etiópico-Oriental-Neotropical y Paleártico
<i>copris</i>	185/2/1	Etiópico-Oriental-Neotropical y Paleártico
<i>Euoniticellus</i>	17/3/2	Etiópico-Paleartico-Oriental y Neotropical
<i>Bubas</i>	3/2/1	Mediterraneo
<i>Chironitis</i>	10/3/1	Paleártico-Etiópico-Oriental
<i>Onitis</i>	153/2/0	Etiópico-Oriental-Paleártico
<i>Euonthophagus</i>	33/3/1	Paleártico-Etiópico
<i>Caccobius</i>	88/1/1	Etiópico-Paleártico-Oriental
<i>Onthophagus</i>	1765/27/12	Etiópico-Oriental-Australiano- Paleártico-Neotropical-Neartico anfimediterraneo
<i>Amphionthophagus</i>	¿/1/0	esencialmente Indoafricano
<i>Furconthophagus</i>	¿/1/1	esencialmente Oriental
<i>Onthophagus</i>	¿/2/1	Paleártico
<i>Palaeonthophagus</i>	¿/18/8	Paleártico-Oriental
<i>Parentius</i>	¿/3/1	esencialmente Etiópico
<i>Trichonthophagus</i>	¿/2/1	

**Familia APHODIIDAE**

**Subfamilia APHODIINAE**

<i>Aphodius</i>	1594/102/30	Cosmopolita
<i>Acanthobodilus</i>	2/1/0	Paleártico-Oriental
<i>Acrossus</i>	43/4/0	Paleártico-Oriental-Neartico y Etiópico
<i>Agolius</i>	2/2/1	Alta montaña europea
<i>Agrilinus</i>	54/4/1	Holártico
<i>Alocoderus</i>	16/1/0	Paleartico-Oriental-Etiópico
<i>Amidorus</i>	24/2/0	Holártico-Etiópico-Neotropical
<i>Ammoecius</i>	38/6/2	Paleártico-Oriental-Neártico y Etiópico
<i>Anomius</i>	14/4/1	Mediterraneo
<i>Aphodius</i>	15/4/3	Paleártico-Oriental-Neártico
<i>Biralus</i>	4/1/0	Paleártico
<i>Bodilus</i>	58/4/1	Etiópico y Holártico
<i>Calamosternus</i>	27/3/2	Paleártico y Etiópico
<i>Chilothorax</i>	81/11/2	Paleártico-Oriental-Neártico- Neotropical-Etiópico
<i>Colobopterus</i>	6/1/1	Paleártico y Etiópico
<i>Coprimorphus</i>	1/1/1	Europa y Asia Menor
<i>Erytus</i>	19/1/0	Paleártico-Etiópico-Neártico
<i>Esymus</i>	20/2/1	Paleártico y Etiópico
<i>Eudolus</i>	2/1/0	Paleártico
<i>Euorodalus</i>	16/4/2	Paleártico y Oriental
<i>Eupleurus</i>	2/1/0	Paleártico
<i>Labarrus</i>	16/1/0	Cosmopolita
<i>Liothorax</i>	5/4/1	Paleártico
<i>Loraspis</i>	1/1/0	Paleártico
<i>Mecynodes</i>	11/2/1	Paleártico

<i>Melaphodius</i>	3/1/0	Paleártico
<i>Melinopterus</i>	21/9/2	Holártico
<i>Neagolius</i>	16/3/1	Paleártico y Oriental
<i>Nialus</i>	19/1/0	Paleártico
<i>Nimbus</i>	13/4/2	Paleartico
<i>Nobius</i>	27/1/0	Paleártico-Etiópico-Neártico
<i>Oromus</i>	3/1/0	Paleártico
<i>Otophorus</i>	1/1/1	Paleártico
<i>Parammoecius</i>	7/2/0	Paleártico
<i>Phalacronotus</i>	14/3/0	Paleártico-Oriental
<i>Plagiogonus</i>	24/2/0	Paleártico
<i>Planolinus</i>	6/2/0	Holártico
<i>Pseudacrossus</i>	29/1/0	Paleártico
<i>Sigorus</i>	1/1/1	Paleártico
<i>Subrinus</i>	4/2/0	Paleártico-Etiópico
<i>Teuchestes</i>	7/1/1	Holártico, Oriental y Etiópico
<i>Trichonotulus</i>	28/1/1	Holártico y Etiópico
<i>Euheptaulacus</i>	10/2/0	esencialmente Paleártico
<i>Heptaulacus</i>	7/4/1	Paleártico occidental
<i>Oxyomus</i>	27/1/0	Cosmopolita

TOTAL . . . . 3909/191/61

Tabla 67.- Número de especies de los géneros y subgéneros ibéricos y distribución general de los mismos: número de especies mundiales/en la Península Ibérica/en el presente estudio. La primera región es la que más especie posee.

Así pués, generalizando, podríamos decir que la fauna ibérica de Scarabaeoidea coprófagos está compuesta por tres grupos de taxa:

A.- Un primer grupo en el que se incluyen dos géneros (*Aphodius* y *Onthophagus*), altamente diversificados y cosmopolitas, que constituyen el grueso de las especies ibéricas.

B.- Un segundo grupo que comprende aquellos géneros con pocas especies en la península, pero bien representados en otras regiones, sobretodo la etiática.

C.- Un último grupo en el que se reunirían todos aquellos géneros, esencialmente paleárticos, muy poco diversificados en la actualidad, pero relativamente bien representados en la Península Ibérica.

Teniendo en cuenta los datos de Balthasar (1963), Martín Piera (1982), Paulian y Baraud (1982) o Dellacasa (1983), se ha analizado la distribución geográfica de cada una de las especies pertenecientes a estos grupos.

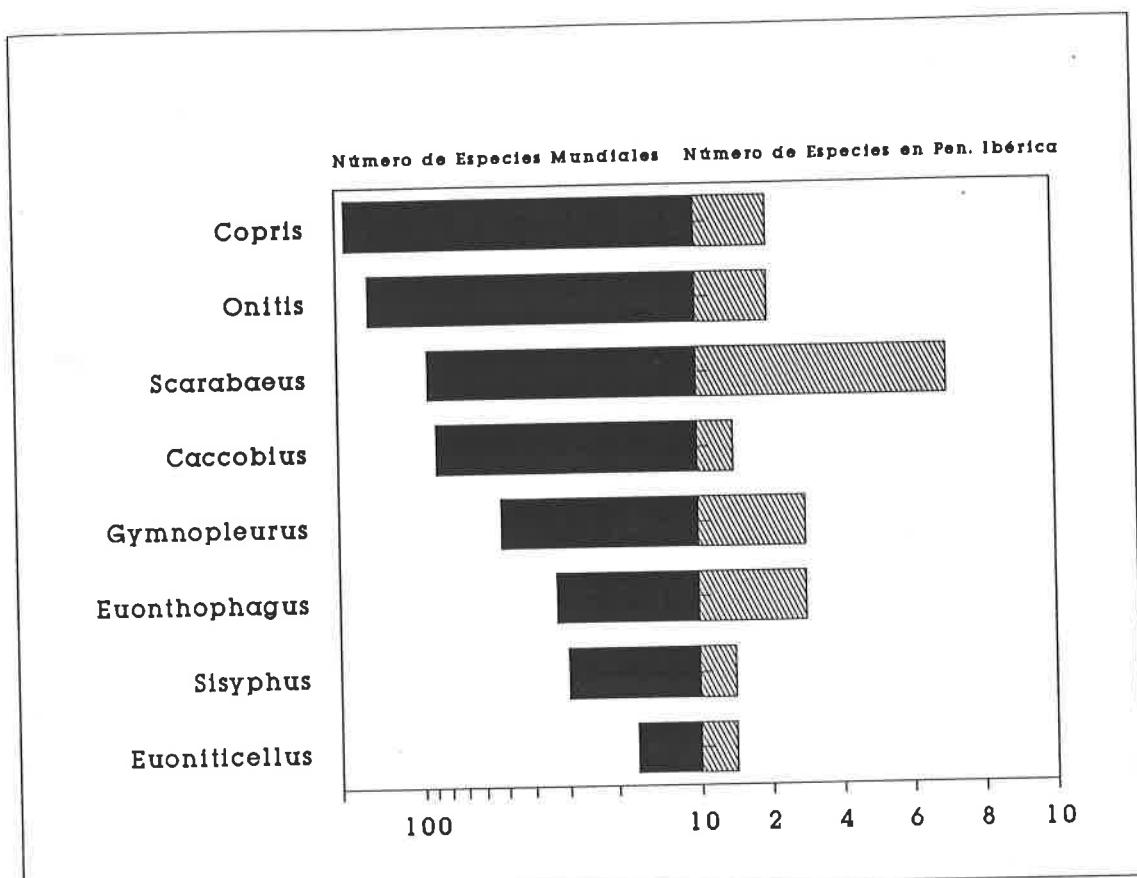


Figura 180.- Número mundial de especies y número de especies presentes en la Península Ibérica, de aquellos géneros con pocas especies en la península, pero bien diversificados en otras regiones (grupo B, ver texto).

Las especies que pertenecen al grupo B, dan la impresión de ser emisarios de líneas filogenéticas con un éxito evolutivo importante en otras regiones (Figura 180). Para ellas podemos especular que, si su permanencia y colonización de los biomas mediterráneos y templados, se debe a su plasticidad ecológica o capacidad competitiva, tienen que manifestar distribuciones más o menos amplias y no restringidas.

Ninguna de las 22 especies ibéricas de estos géneros es endémica de la Península. En general, el tipo de distribución dominante es aquella que abarca todo o parte del mediterráneo y el Asia meridional, llegando incluso hasta Mongolia o Corea por el este y, en contadas ocasiones a centroeuropa. Este tipo de distribución, que podríamos denominar Paleártico-meridional se presenta en más del 65 % de las especies. El resto de las

distribuciones son principalmente mediterraneo occidentales y, en menor medida circunmediterraneas. Además, excepto *Euonthophagus* distribuido por las regiones Paleartica y Afrotropical, todos estos géneros están presentes a la vez en las regiones Paleártica, Afrotropical y Oriental (*Gymnopleurus*, *Scarabaeus*, *Onitis* y *Caccobius*), dos más aparecen también en la Neotropical (*Euoniticellus* y *Sisyphus*) y un último, además, en las regiones Neotropical y Neártica (*Copris*). Por otra parte, el máximo de diversificación se encuentra en la región Afrotropical para todos los géneros (Tabla 68), excepto para *Euonthophagus*, el cual tiene un número similar de especies en la región Paleártica. Además, la región Oriental tiene un mayor número de especies que la Paleártica en *Gymnopleurus*, *Sisyphus*, *Copris* y *Onitis*. Mientras que *Euoniticellus* o *Caccobius* poseen un número similar de especies en ambas regiones y *Scarabaeus* está más diversificado en la región Paleártica.

	AFROTROP	ORIENTAL	PALEARTI	NEOTROPI	NEARTICA
<i>Gymnopleurus</i>	36	10	6	-	-
<i>Scarabaeus</i>	74	5	20	-	-
<i>Sisyphus</i>	18	9	1	2	-
<i>Copris</i>	95	70	6	17	9
<i>Euoniticellus</i>	14	2	3	1	-
<i>Onitis</i>	124	25	5	-	-
<i>Euonthophagus</i>	16	-	17	-	-
<i>Caccobius</i>	44	21	22	-	-

Tabla 68.- Número de especies presentes en las diferentes regiones biogeográficas para los géneros del grupo B. Datos tomados de Cambefort (1991c).

De esta manera, la ausencia de endemismos penínsulares y la amplia distribución de la mayoría de las especies ibéricas, generalmente Paleártico-meridionales, corrobora las presunciones anteriores. Efectivamente, estas especies serían emisarios de líneas filogenéticas, que tienen en la región paleártica el límite de su distribución septentrional u occidental. Tampoco puede sospecharse, por estos motivos, una penetración en la península muy antigua de estos taxones. Otra cuestión es la vía de penetración más posible de estas especies.

Excepto *Euonthophagus*, estos géneros son eminentemente Afrotropicales y, en ocasiones, están bien diversificados en la región Oriental. Por ello, se plantea la hipótesis de que algunas especies han colonizado la Península Ibérica desde el este (*Gymnopleurus*, *Sisyphus*, *Copris* y *Onitis*). Estos taxones, tras una primera expansión oriental de sus líneas etiáticas, propagarían unos pocos elementos hacia occidente. En otros

casos, la vía de penetración puede haber sido oriental y/o meridional (*Euoniticellus* y *Caccobius*). *Caccobius schreberi*, sin embargo, pertenece también a una linea oriental (Cambefort, 1979) y es la única especie que ha podido colonizar el norte de África, probablemente a través de la Península (Martín Piera, 1983). La vía de penetración de *Scarabaeus* es más probable que sea meridional. Este género es el que más especies posee en la Península y en Europa occidental, y en él dominan las distribuciones de tipo circunmediterraneo o mediterraneo occidental.

El caso de *Euonthophagus* puede ilustrar estas suposiciones. Parece claro que las especies Paleárticas constituyen una unidad filogenética (Zunino, 1972) y se ha propuesto que el área comprendida al sur del Caspio ha actuado como centro secundario de diversificación en la región paleártica (Martin Piera, 1983). Desde allí el género se dispersó hacia el este, hasta el Turquestán y el noroeste de la India y hacia el oeste, por dos vías principales (Martin Piera, op. cit.): una septentrional a través de Asia Menor y los Balcanes, en la que se incluirían dos de las especies ibéricas (*E.amyntas* y *E.gibbosus*); y otra meridional a través del África paleártica, que correspondería a la otra especie citada de la península (*E.crocatus*).

Una consideración distinta merecen las especies del grupo C, es decir, aquellas que pertenecen a géneros esencialmente paleárticos, muy poco diversificados en la actualidad, pero relativamente bien representados en la Península Ibérica. Estas especies podían muy bien ser los remanentes de líneas filogenéticas relictas, originadas en estas latitudes o en alguna otra parte de la región paleártica.

En principio, en este grupo si existen especies endémicas de la Península Ibérica (Figura 181), pero además casi una cuarta parte de las especies manifiestan un distribución de tipo Mediterraneo, en algunas ocasiones circunscrita sólo al mediterraneo occidental. El resto de las especies son Europeas o Euroasiatico-siberianas. En este caso, el 73% de las especies tienen distribuciones limitadas a áreas más o menos extensas del mediterraneo occidental. Además todos los géneros tienen su máximo de diversificación en la región Paleártica, con alguna incursión en la región Neártica (*Anoplotrupes* y *Ceratophyus*) u Oriental y Afrotropical (*Chironitis*).

Los Geotrupinae, que constituyen la mayoría de las especies de este grupo, han sido estudiados filogenéticamente y biogeográficamente por Zunino (1984a). Para este autor, el centro de origen primario de la subfamilia se encontraría en un zona comprendida entre el desierto del Gobi, Tian Shan, el Tibet y la China central, en lo que podría considerarse el margen noresteoriental del Tethys. En esta zona se habría originado la más primitiva línea filogenética que dio lugar a los *Chromogeotrupini*, en la que el género *Thyphoeus* constituye un

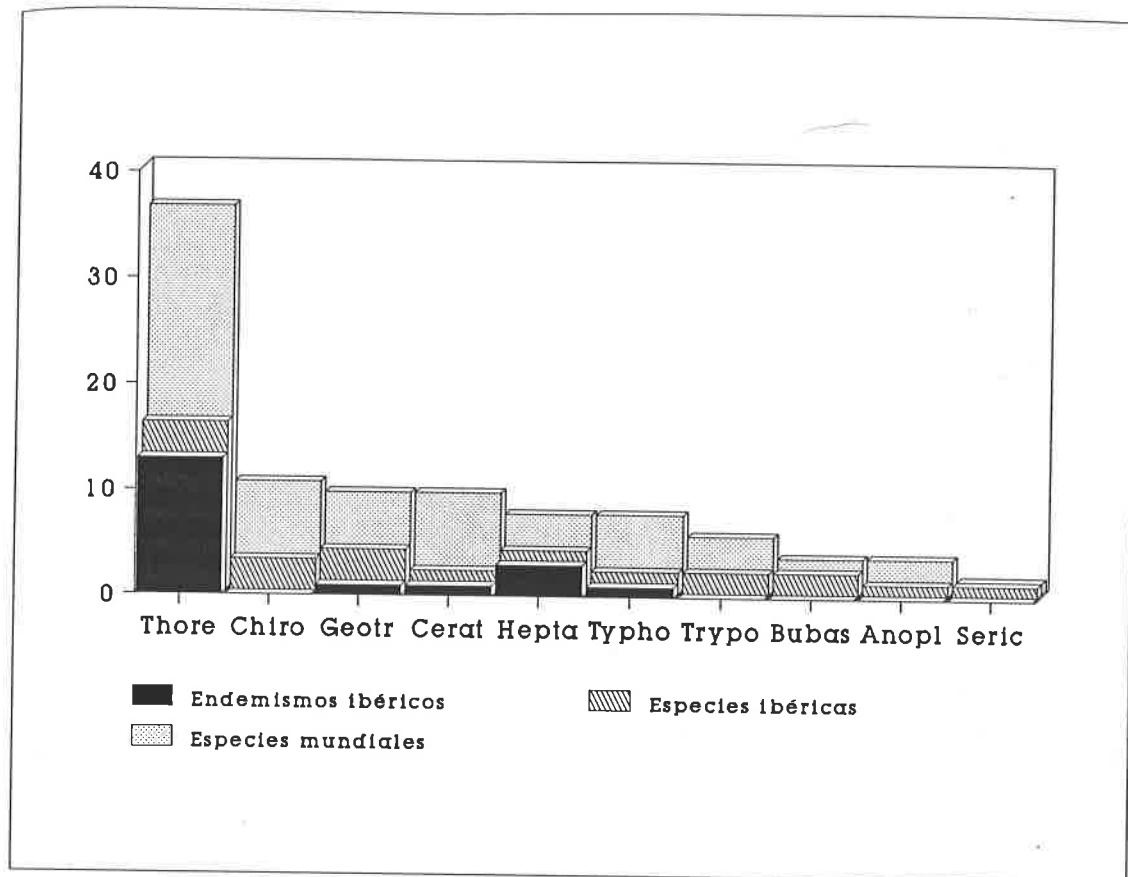


Figura 181.- Número de especies presentes en la península Ibérica y número de especies endémicas de la península y mundiales, para aquellos géneros con pocas especies en la península pero poco diversificados a nivel mundial (grupo C, ver texto).

evento cladogenético muy antiguo, fruto de una expansión precoz hacia el oeste. El resto de los géneros ibéricos de Geotrupinae son Geotrupini. Para esta tribu, Zunino postula un centro de origen más occidental y continental (margen septentrional del Tethys central), ya que actualmente existen dos géneros endémicos del área euromediterránea (*Sericotrupes* y *Trypocopris*) y seis de los 10 generos de la tribu aparecen en dicho área. *Ceratophyus* formaría parte de la linea filogenética más antigua de esta tribu (Figura 182), que experimentó una dispersión hacia el oeste (Europa) y el sureste, penetrando en América del norte vía Behring. A continuación se produciría la separación de la linea *Trypocopris-Thorectes* que, claramente, se dispersó hacia el oeste, produciéndose allí el evento cladogenético que derivó en ambos géneros, ya que *Trypocopris* puede considerarse el

*Chromogeotrupini*      *Geotrupini*

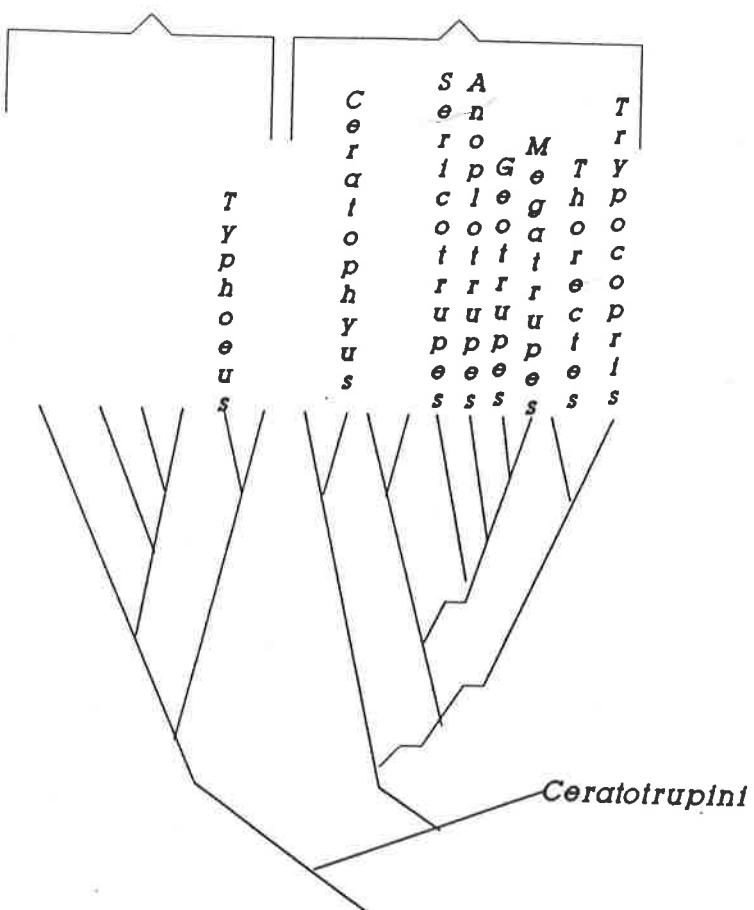


Figura 182.- Arbol filogenético propuesto por Zunino (1984a) para los Geotrupinae.

vicariante nororiental de *Thorectes* en el paleártico occidental. La línea *Sericotrupes*-*Anoplotrupes*-*Geotrupes* es, desde el punto de vista filogenético, la más reciente. *Sericotrupes* y *Anoplotrupes* manifestaron también, según este autor, una dispersión hacia el oeste, penetrando este último género en América vía Groenlandia. Actualmente ambos géneros pueden considerarse también vicariantes en el paleártico occidental. *Geotrupes* sería un género que penetraría hacia occidente posteriormente, poblando la Europa occidental recientemente. El endemismo ibérico de este género (*G.ibericus*), es estrechamente afín a *G.spiniger*, presente por toda Europa, y sólo fue validado taxonómicamente tras el reciente examen de su anatomía interna (Boggeti y Zunino, 1977).

Dentro de este grupo se encuentran también dos géneros de Scarabaeidae y uno de Aphodiidae: *Bubas*, *Chironitis* y

*Heptaulacus*. De este último género se puede decir bien poco. La ausencia de estudios taxonómicos y filogenéticos impide el planteamiento de cualquier hipótesis. Actualmente se reconocen 7 especies de *Heptaulacus* (Dellacasa, 1987), una europea, dos norteafricanas y cuatro que son endemismos de las penínsulas ibérica e itálica.

De los géneros de Scarabaeidae se posee algo más de información. *Bubas* es un género mediterráneo de *Onitini* con solamente tres especies (*B.bubalus*, *B.bison* y *B.bubaloides*), que se distribuyen geográficamente en un claro gradiente norte-sur (Zunino, 1974; Martín Piera, 1982). *Chironitis* es otro género de *Onitini* que, para Balthasar (1963) posee 25 especies: 14 paleárticas, 10 etiópicas y una oriental. Estudios recientes (Zunino, 1983 y 1985) dividen la tribu *Onitini* en tres subtribus: *Gromphina*, *Phanaeina* y *Onitina*. Las dos primeras están relegadas a la región Neotropical, mientras que los *Onitina* son eminentemente etiópicos, con algunas especies paleártico-occidentales probablemente relictas. Para Zunino (1985) la tribu tiene un origen sudoeste gondwanico y los *Onitina* procederían de una línea filética que habría alcanzado el continente africano desde sudamérica, para después colonizar el margen septentrional del Tethys. El caso es que, tal y como se postula para *Chironitis* (Martín Piera, 1982), las regiones centroasiáticas probablemente ejercieron de centro de dispersión, desde el cual se conquistó el área mediterránea. En *Chironitis*, estos procesos dispersivos pueden haber sido, en ocasiones, relativamente recientes, ya que las diferencias morfológicas entre algunas especies pueden considerarse variaciones fenotípicas de una única especie politípica (Martín Piera, 1987a y b), posiblemente debidas a fenómenos de aislamiento relacionados con las crisis de salinidad del Mediterráneo.

Aunque no existen datos concluyentes, nos atrevemos a suponer que estos dos géneros, y quizás *Heptaulacus*, constituyen los restos de líneas filogenéticas de entrada antigua en la región paleártica. *Bubas* es un género relictto del mediterráneo y las especies etiópicas conocidas de *Chironitis* tienen claras afinidades genealógicas con los elementos mediterráneos y aún con los orientales (Martín Piera, comunicación personal). De esta manera, al contrario que las especies de *Onitis*, cuya entrada en la región paleártica sería más reciente, *Bubas* y *Chironitis* serían la consecuencia de una de las primeras diversificaciones paleárticas de los *Onitina*.

Como vimos anteriormente, *Aphodius* es un género con cerca de 1.600 especies descritas, de las cuales únicamente 102 (6%) se encuentran en nuestra península. Su pequeño tamaño, el carácter todavía elemental de su sistemática y el desconocimiento faunístico de extensas regiones del planeta, hace muy posible que el número de especies sea mucho más numeroso. En este caso, además, no existen estudios filogenéticos, pero la reciente redefinición de subgéneros en

base a conjuntos de caracteres de la morfología externa e interna (Dellacasa, 1983; Dellacasa, 1987), permite aproximarse a modelos clasificación más acordes con la probable filogenia del grupo. Teniendo en cuenta las posibilidades de error de esta interpretación, es posible especular acerca de la antiguedad de los diferentes subgéneros en la Península Ibérica.

De los 134 subgéneros de *Aphodius* descritos, 41 están presentes en la Península Ibérica y, entre estos, los más diversificados no tienen necesariamente un mayor número de especies en la península (Figura 183). Existen subgéneros que tienen una buena proporción de sus especies en la península (Tabla 67). Entre ellos, hay algunos definidos en la actualidad sólo por una o dos especies de amplia distribución, generalmente paleárticas (*Loraspis*, *Coprimorphus*, *Otophorus*, *Sigorus*, *Acanthobodilus*, *Eudolus*, *Eupleurus*, etc.). La escasez de especies atribuidas a estos subgéneros y el gran rango geográfico de su distribución, permite sospechar que, tal vez, se trata de líneas más diversificadas en las que únicamente se conocen sus elementos de más éxito evolutivo.

Sin embargo, hay otros subgéneros que comprenden muy pocas especies, pero que tienen también una buena proporción de sus especies en la península (*Agolius*, *Subrinus* y *Liothorax*). Estos subgéneros, junto a otros que presentan más del 25% de sus especies en la península: *Melinopterus* (38%), *Nimbus* (31%), *Planolinus* (33%), *Oromus* (33%), *Melaphodius* (33%), *Anomius* (29%), *Parammoecius* (28%), *Aphodius* (27%), *Euorodalus* (25%), *Biralus* (25%), son los mayores candidatos a habitar desde antiguo el mediterráneo occidental. Ahora bien, las probabilidades de una colonización antigua se incrementan, si la distribución geográfica de las especies ibéricas de estos subgéneros es muy reducida. Excepto *Anomius*, que es el único subgénero mediterráneo, todos estos últimos son eminentemente paleárticos, con algunas incursiones en las regiones Neártica y Oriental. Así:

- 1.- Hay un subgénero tipicamente circunmediterraneo que, tras penetrar en la península ha sufrido, probablemente, fuertes procesos de aislamiento y vicarianza: *Anomius*. Este subgénero posee dos endemismos sudorientales (*A.gineri* y *A.baeticus*) y otro que parece propio de la mitad septentrional (*A.annamariae*) diferenciado de la especie meridional que también aparece en África del Norte (*A.castaneus*)
- 2.- También hay subgéneros no muy diversificados pero tipicamente Europeos, Paleárticos o Eurosiberianos, que poseen una especie endémica en la Península cada uno: *Agolius*, *Nimbus* y *Liothorax*. Se trataría, en este caso, de líneas que probablemente penetraron en la península desde el norte y sufrieron aquí procesos de diferenciación o aislamiento.

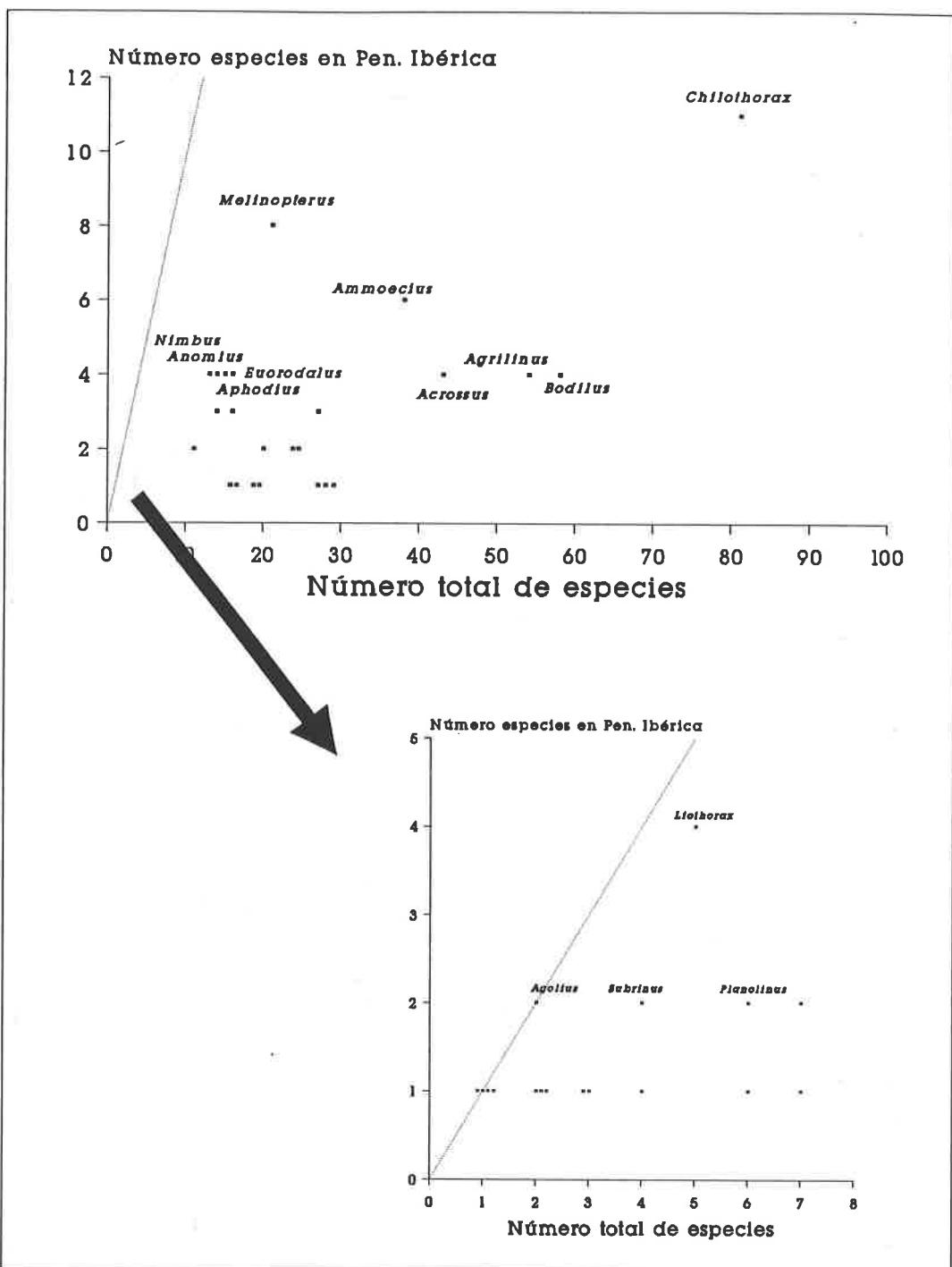


Figura 183.- Relación entre el número de especies mundiales y el número de especies en la Península Ibérica, para los 41 subgéneros de *Aphodius* presentes en la península.

3.- Otro subgénero Holártico algo más diversificado y con fuerte presencia en la península (*Melinopterus*), posee endemismos propios del sur peninsular (*A.villareali* y *A.dellacasai*) y especies norteafricanas con mayor o menor penetración en la europa suroccidental (*A.tingens* y *A.dissimilis*). Este subgénero ha podido penetrar en la península desde el norte y el sur.

El resto de los subgéneros anteriores bien representados en la península, no poseen especies endémicas. Algunos proceden claramente de las regiones paleárticas más septentrionales (*Planolinus*, *Oromus* y *Parammoecius*), mientras que otros han debido penetrar en la península también desde el sur o el este, ya que aunque son paleárticos ó paleártico-orientales, poseen especies circummediterráneas o mediterraneo occidentales (*Aphodius*, *Euorodalus* o *Melaphodius*).

Luego existen algunos otros subgéneros bien diversificados, pero comparativamente con pocas especies en la península (Figura 183 y Tabla 67). Entre estos pueden establecerse tres grupos:

- i) Uno en el que se incluyen algunos subgéneros paleárticos representados en la península por especies de amplia distribución: *Nialus*, *Pseudoacrossus*, *Plagiogonus*.
- ii) Otro que engloba a aquellos distribuidos en la región paleártica u holártica, pero bien representados en la región etiápica: *Bodilus*, *Calamosternus*, *Trichonotulus*, *Erytus*, *Alocoderus*, *Esymus*, *Nobius*. Las especies ibéricas de estos subgéneros, suelen tener distribuciones restringidas al Mediterráneo, Europa meridional y norte de África, ó distribuciones amplias dentro de la región paleártica. Por todo ello, la vía de penetración meridional de estas especies es bastante probable.
- iii) Un último que aglutina a los que están distribuidos prácticamente en todas las regiones: *Agrilinus*, *Ammoecius*, *Chilothonax*, *Acrosus*, *Labarrus*, *Amidorus*. Entre estos subgéneros se encuentran muchas especies del mediterráneo occidental o circummediterráneas (30%) y un buen porcentaje de endemismos ibéricos (20%). Así pues, las vías de penetración en la península pueden haber sido septentrionales (*Acrossus* y *Labarrus*) ó indistintas (*Agrilinus*, *Ammoecius*, *Chilothonax* y *Amidorus*). En todo caso, la antigüedad de la colonización ibérica parece avalada por la existencia de endemismos en *Ammoecius*, *Chilothonax* y *Acrosus*.

Como puede observarse en la Figura 184, existen otros subgéneros de *Aphodius* que poseen una especie endémica cada uno. Se trata de *Neagolius* y *Phalacronotus*. Estos dos subgéneros, junto a *Mecynodes*, poseen un número total de especies similar (16/14/11) y unos porcentajes de especies en la península también similares (19% 21% y 18%). Se trata,

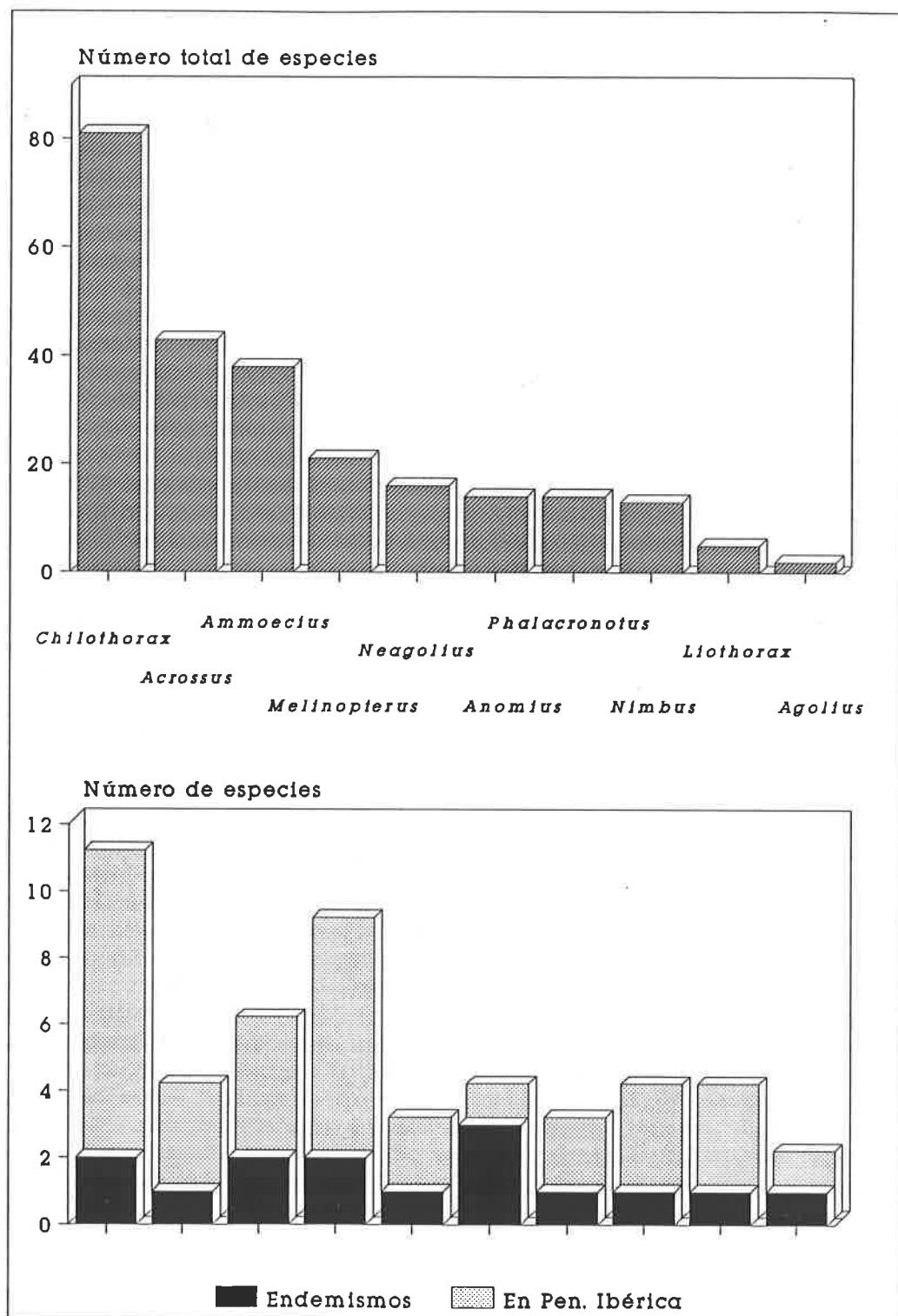


Figura 184.- Subgéneros de *Aphodius* con algún endemismo ibérico. Número de especies mundiales (parte superior), ibéricas y endémicas de cada subgénero.

pués, de subgéneros medianamente diversificados y bien representados en la península (Tabla 67). Aunque los tres subgéneros son eminentemente paleárticos, las especies ibéricas de *Neagolius* son claramente montanas y probablemente proceden de una linea septentrional, las de *Mecynodes* son mediterraneo occidentales y procederían de una linea meridional, mientras que las de *Phalacronotus* podrían haber seguido ambas vías de penetración.

Así pues, aunque la escasez de datos filogenéticos y faunísticos no permite realizar excesivas elucubraciones. Parece evidente que, entre los subgéneros ibéricos de *Aphodius*, existen líneas filogenéticas más o menos diversificadas, pero con una importante presencia de especies en la Península Ibérica. La existencia de endemismos y especies de distribución restringida, corroboraría la suposición de que estas líneas colonizaron la Península Ibérica desde antiguo, vía septentrional (*Agolius*, *Nimbus*, o *Liothorax*), vía meridional (*Anomius*) o, posiblemente, por ambas vías (*Melinopterus*). También existen líneas muy diversificadas y ampliamente distribuidas, que poseen especies endémicas y de distribución restringida (*Chilothonax*, *Ammoecius* ó *Acrossus*). En este caso, se trataría de grupos de especies que podrían haber colonizado la Península en varias ocasiones y momentos y que dejarían en nuestro país especies relictas desde hace tiempo. Destaca, en todos estos casos, la relativa importancia de las distribuciones norteafricanas o mediterraneo-occidentales en géneros eminentemente paleárticos, lo que permite suponer que la penetración meridional en la península ha sido frecuente. La importancia de esta vía en *Aphodius*, viene confirmada además, por los subgéneros Paleártico-Etiópicos que poseen bastantes especies con una distribución de tipo mediterraneo (*Bodilus*, *Esymus*, *Calamosternus* ó *Trichonotulus*).

Existen también subgéneros diversificados, generalmente paleárticos, que poseen pocas especies en la península y estas tienen una distribución amplia. Se trataría en este caso de emisarios que colonizarían la península más recientemente. En este grupo pueden incluirse los subgéneros Paleártico-Etiópicos anteriores, algunas especies de *Ammoecius*, *Chilothonax* o *Agrilinus* y otros muchos representados por una única especie en la península (*Colobopterus*, *Otophorus*, *Teuchestes*, *Coprimorphus* ó *Sigorus*). En este grupo, las líneas filogenéticas no serían primordialmente etiópicas, como en el caso de los *Scarabaeidae* del grupo B anterior, sino que se trataría de líneas con una amplia distribución, aunque en ocasiones también tengan un buen número de especies en la región etiática.

Dentro del género *Onthophagus* también se han definido subgéneros, utilizando caracteres de las armaduras genitales (Zunino, 1979). Dichos caracteres, al tener poca o ninguna relación con el medio externo, no parecen sujetos a los mecanismos de control selectivo de otros caracteres externos.

En consecuencia, no sólo se pueden reconocer las simplesiomorfías y sinapomorfías (Hennig, 1968), sino la dirección de las diferenciaciones dentro de un taxón (Zunino, 1983 y 1987). Ello ha permitido teorizar acerca del origen y la composición de la fauna ibérica de este género. (Martín Piera, 1983).

*Palaeonthophagus* es el subgénero ibérico más diversificado (sobre el medio centenar de especies; Martín Piera, 1983) y es también el que más especies posee en la península (18) y del que se han capturado más especies en este estudio (8). No se conocen representantes extrapaleárticos de *Palaeonthophagus* y se supone un origen angárico del subgénero (Zunino, 1979), con un centro de dispersión secundario a nivel del área turánica (Zunino, 1981).

Dentro de este subgénero ha sido posible distinguir al menos dos "grupos de especies" con valor filogenético, en el sentido de Zunino y Halffter (1981). *O.ovatus*, *O.joannae*, *O.ruficapillus* y *O.grossepunctatus* pertenecen al denominado "grupo ovatus" (Martín Piera y Zunino, 1983, 1985 y 1986), que comprende otras especies que las incluidas en un principio (Binaghi y col., 1969) y *O.latigena* es el único representante ibérico del "grupo latigena" (Martín Piera, 1983; Martín Piera y Zunino, 1985). El "grupo ovatus" tiene una distribución principalmente euronordmediterranea, mientras que el "grupo latigena" es anfimediterraneo, un patrón que se repite en varios subgéneros de *Onthophagus* (*Amphionthophagus* y, tal vez, *Parentius*). Ambos grupos se corresponderían con las primeras oleadas del primitivo conjunto de *Palaeonthophagus* y, actualmente, se encontrarían ecológica y geográficamente relegados, presumiblemente a causa de las posteriores invasiones de especies del subgénero (Martín Piera, 1983 y 1984). El resto de los *Palaeonthophagus* (13) pertenecerían a grupos todavía no establecidos, aunque algunas de estas especies se situarían en la linea genealógica del denominado "grupo vacca" (Martín Piera, 1985). Entre ellos dominan las distribuciones euroturánicas o eurocentroasiáticas (*sensu* La Greca, 1964), aunque aparece un endemismo ibero-mogrebí (*O.trigibber*) y se encuentran los tres únicos endemismos del género: *O.merdarius*, *O.stylocerus* y *O.albarracinus*, las dos últimas restringidas a los macizos montañosos del norte y centro (Martín Piera, 1984). Todo ello ha permitido suponer que los *Palaeonthophagus* han invadido mayoritariamente la Península desde Europa occidental, con algunas especies candidatas a penetrar desde el Mogreb (*O.similis*, *O.trigibber* y *O.marginalis*; Martín Piera y Zunino, 1981; Martín Piera, 1983).

El resto de los subgéneros están poco representados en nuestra península. *Onthophagus*, con un número desconocido pero importante de especies en la región oriental, sólo posee 5 especies en la región paleártica, de las cuales únicamente dos se encuentran en Europa y están presentes en la Península Ibérica. Ambas aparecen ecológica y geográficamente segregadas (Martín Piera, 1984) y se han capturado en el Sistema Central.

*O. taurus* en este estudio y *O. illyricus* en zonas próximas a menor altura (Lobo, 1982 y Martín Piera y col., 1992).

*Furconthophagus* es un subgénero de repartición esencialmente indoafricana (Zunino, 1981), con una sola especie que coloniza con éxito la región paleártica, presente en nuestra península (Martín Piera, 1983) y en este estudio. Se trata de *O. furcatus*, una especie de gran valencia ecológica y amplia distribución (Martín Piera, 1984).

*Parentius* es un subgénero esencialmente paleártico, aunque no se descarta que incluya algunas especies orientales y etiópicas (Martín Piera, 1985a). Dentro de él se encuentran cuatro especies paleárticas, relegadas a los límites oriental y occidental de dicha región (Martín Piera, 1983). Por ello se postula que se trata de un grupo relicto, de posible origen Laurásico oriental, empujado hacia nichos y áreas marginales por causas climáticas o presiones competitivas de otros *Onthophagini* (Martín Piera, 1983 y 1984). Las tres especies mediterraneo-occidentales aparecen en la Península Ibérica y, de entre ellas, la que ha sido capturada en este estudio (*O. punctatus*), es claramente politípica y de una distribución más septentrional (Martín Piera, 1984).

*Trichonthophagus* es un subgénero fundamentalmente etiópico, representado solamente por dos especies en toda la región paleártica, ambas del mediterraneo occidental (Zunino, 1979), de las cuales se ha capturado en este estudio la de mayor plasticidad ecológica y distribución: *O. maki* (Martín Piera, 1984). Este subgénero, se supone que penetró durante el Terciario en el Mediterraneo occidental, sufriendo un proceso de empobrecimiento y retracción en su área de distribución en la región paleártica (Martín Piera, 1983).

El único subgénero de *Onthophagus* no capturado ha sido *Amphionthophagus* (Martín Piera y Zunino, 1983), al que pertenecen al menos tres especies distribuidas a ambos extremos del mediterraneo. La única especie occidental es un endemismo íbero-marroquí (*O. melitaeus*), testimonio de una temprana penetración en el norte de África desde donde colonizaría la Península (Martín Piera, 1983).

De esta manera, entre los *Onthophagus* nos encontramos también con líneas filogenéticas, más o menos relictas, cuyas especies tienen distribuciones restringidas al mediterraneo: *Parentius*, *Trichonthophagus*, *Palaeonthophagus* del grupo "latigena" y, en menor medida, *Amphionthophagus* y *Palaeonthophagus* del grupo "ovatus". Luego, nos encontramos con líneas extrapaleárticas que presentan en la Península algunos emisarios de amplia distribución: *Onthophagus* y *Furconthophagus*. El resto de las especies (48% del total) son *Palaeonthophagus* con especies no adscritas a ningún grupo todavía. Resulta sintomático que dentro estas últimas especies se encuentren los tres endemismos ibéricos y otro ibero-mogrebí. Ello permite sospechar que algunas de estas especies pertenezcan también a líneas antiguas, aunque el hecho de que dos de estos endemismos sean montanos, podría estar relacionado con una colonización Pleistocénica de la Península.

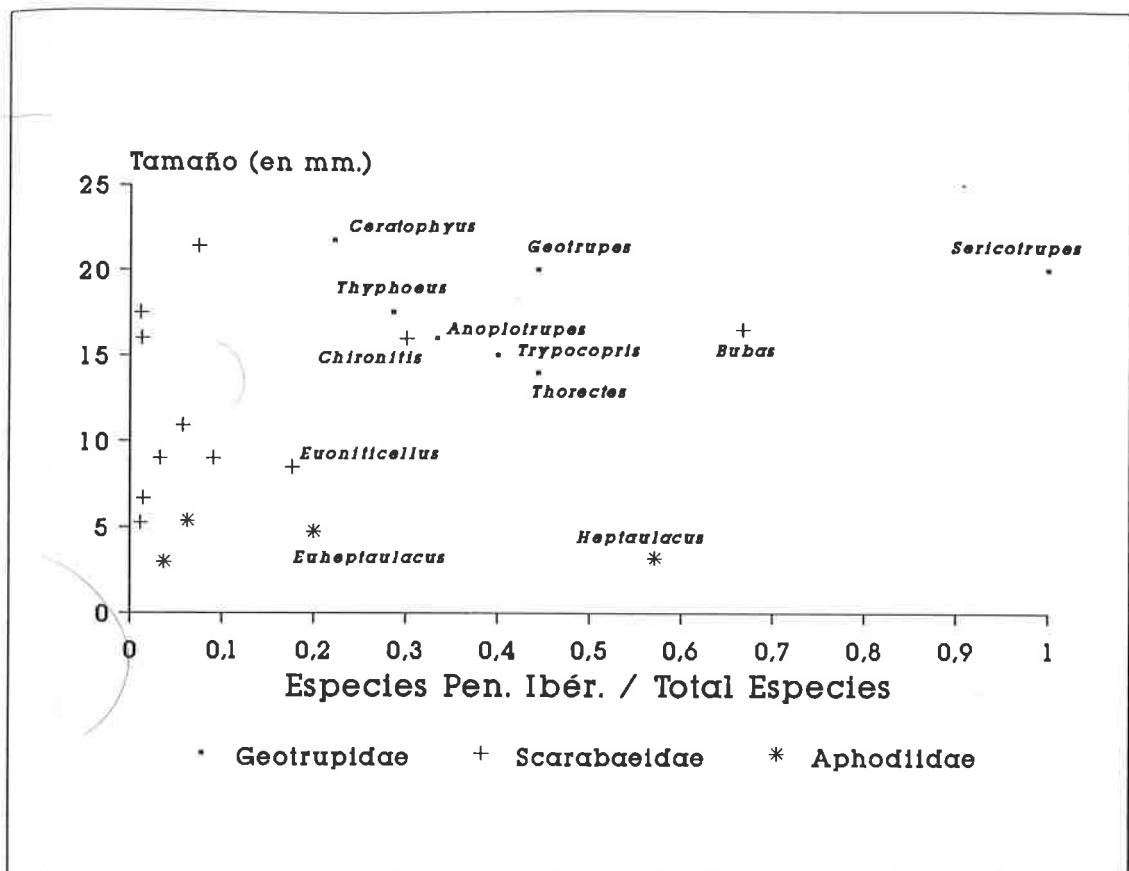


Figura 185.- Relación entre el cociente "número de especies presentes en la península Ibérica/número mundial de especies" y el tamaño medio de los géneros ibéricos de Scarabaeoidea.

Una cuestión relacionada colateralmente con la antigüedad de las líneas filogenéticas es el tamaño de las especies. Como vemos en la Figura 185, entre los géneros con una proporción mayor de especies en la Península Ibérica, destacan aquellos cuyas especies poseen un tamaño medio alrededor o por encima de los 15 mm. Como hemos visto, estos géneros son los máximos candidatos para una colonización primitiva del mediterráneo occidental y sus especies manifiestan en la actualidad distribuciones geográficas restringidas.

En los coleópteros coprófagos un mayor tamaño puede permitir una mejor capacidad colonizadora, una superior valencia ecológica y una distribución geográfica más amplia (ver apartado 5.6.3., página 214). Ello daría más probabilidades de supervivencia a las especies de gran tamaño.

Sin embargo, parece comprobado que las especies de gran tamaño tienen mayores tasas de extinción (Leigh, 1981; Fowler y MacMahon, 1982), debido a que tamaño corporal y especialización ecológica son dos características generalmente correlacionadas. Además, la "regla de Cope" (Raup y Stanley, 1978) mantiene que, en una linea filogenética, se observa una tendencia general hacia el aumento del tamaño corporal a lo largo del tiempo evolutivo. De esta manera, los taxa de mayor antiguedad tendrían menos especies pero una mayor proporción de especies de gran tamaño.

La relación entre tamaño y antiguedad de un taxón debe, sin embargo, tomarse con mucha precaución. Hemos visto como dentro de *Onthophagini* y *Aphodiinae*, con especies de menor tamaño, también existen lineas filogenéticas con grandes posibilidades de un origen antiguo y sus especies no muestran un tamaño comparado superior (*Parentius*, *Trichonthophagus*, *Amphionthophagus*, *Agolius*, *Nimbus*, *Melinopterus*, *Ammoecius*, etc). Hay que pensar además, que si el tamaño confiere más independencia de las condiciones climáticas externas y una mayor capacidad colonizadora, también es posible que especies con estas características puedan haber colonizado recientemente la Peninsula con los cambios climáticos cuaternarios. De hecho, en los *Aphodius* norteuropeos hay especies con un tamaño relativo mayor, entre las que abundan los casos de expansión reciente de su área de distribución (Figura 117 y páginas 220-221) y entre los *Onthophagus*, las especies de mayor tamaño pertenecen a los grupos de *Palaeonthophagus* con más posibilidades de entrada reciente.

#### 7.2.3. Consideraciones e hipótesis cronológicas

Tras la reconstrucción paulatina de Pangea durante el Paleozoico (Boucot y Gray, 1979), el supercontinente que abarcaba la inmensa mayoría de las tierras emergidas, comenzó a fragmentarse en dos masas durante el Jurásico: Laurasia y Gondwana. Existieron conexiones entre ambas, pero Laurasia se dividió en tres continentes: Asia y Euroamerica, posiblemente conectadas septentrionalmente, y una tercera masa continental intermedia que comprendería parte de las actuales tierras europeas (Cox, 1974, Figura 186). Durante el Cretácico, existirían dos continentes septentrionales: Asiamérica, que comprendería Asia y el oeste de la actual América del norte, y Euroámerica, que abarcaría Europa y el este de América del Norte. La dispersión de los animales terrestres entre ambas masas continentales estuvo impedida, hasta que se cerró el brazo de mar entre el oeste de Norteamérica y Euroamérica a inicios del Terciario (Cox, op cit). La conexión entre Europa y Asia se produjo algo más tarde, a finales del Eoceno (McKenna, 1975 en Noonan, 1988). Por otra parte, aunque el nacimiento del Atlántico comenzó hace 165 millones de años en el Jurásico, la separación entre Europa y América del oeste se

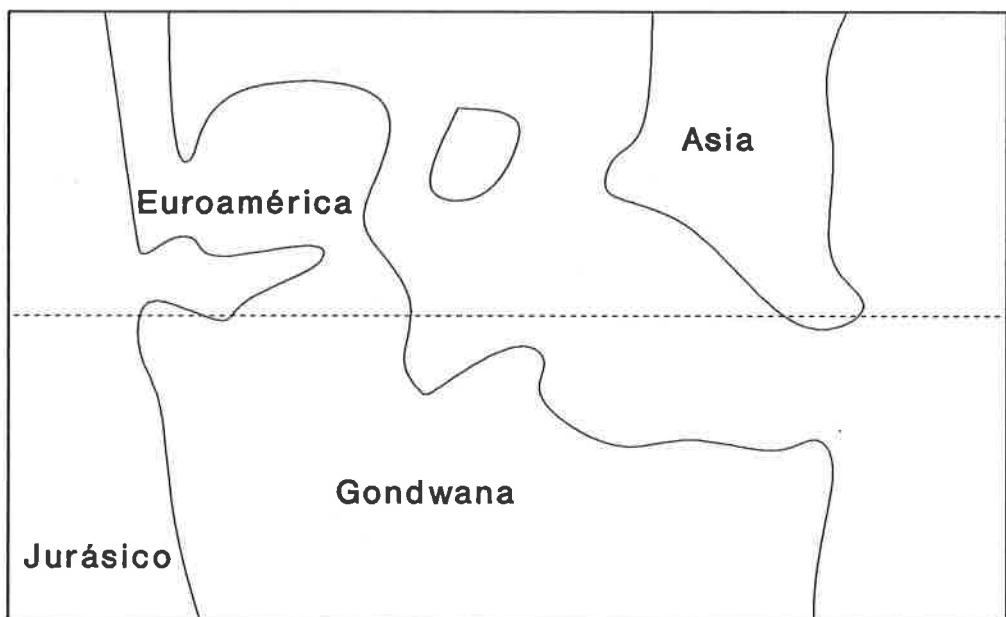
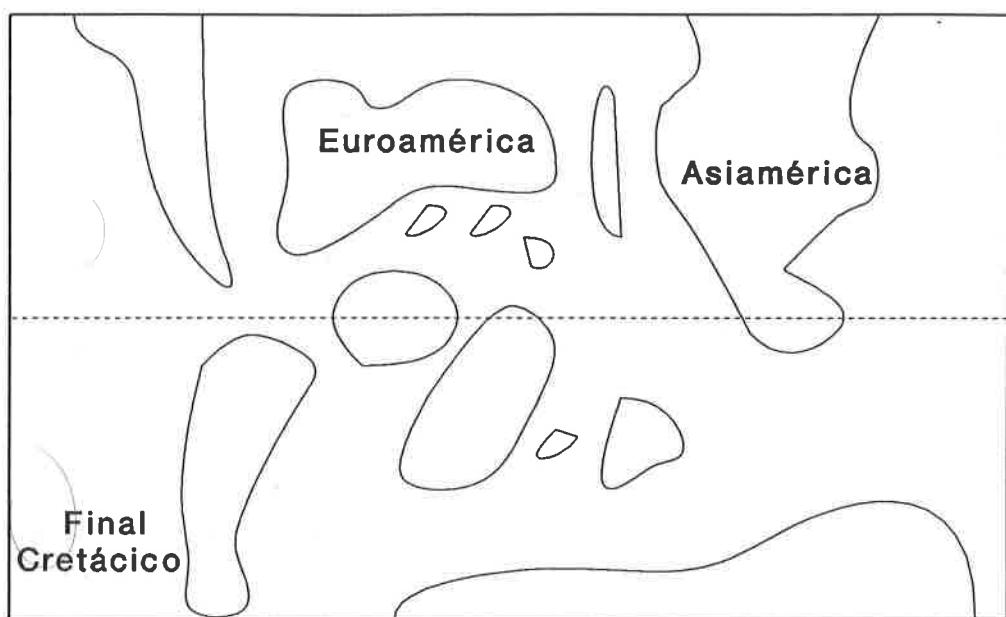


Figura 186.- Disposición de las tierras emergidas durante el Jurásico y el Cretácico según Cox (1974 y Noonan (1988).

inició hace unos 95 millones de años, en el Cretácico (Slater y Tapscott, 1979). La conexión terrestre entre Europa y América ha sido posible hasta el Mioceno (Noonan, 1988), pero durante el Eoceno/Oligoceno se produjo una disminución importante de la temperatura en las latitudes altas (Norris, 1982), que impidió la conexión real entre las faunas europeas y americanas.

De esta manera, a inicios del Terciario, la dispersión de los organismos terrestres estuvo impedida entre Europa y Asia y entre el este y el oeste de Norteamérica. A comienzos del Eoceno, Europa y América del Norte formaron una única región biogeográfica, pero la dispersión entre ambos continentes se vió impedida desde mediados del Eoceno debido al clima (Noonan, 1988). Despues, a finales del Eoceno, se produjo el intercambio faunístico entre Asia y Europa.

Existen fósiles de *Scarabaeoidea* desde el Jurásico inferior, pero de posición taxonómica más o menos incierta (Balthasar, 1963; Halffter, 1959; Halffter, 1974 y Cambefort, 1991c). Sin embargo, se conocen cinco *Geotrupinae* asiáticos del Cretácico (Zunino, 1984a), algunas bolas nido de *Scarabaeidae* sudamericanos atribuidas con dudas al Cretácico (Halffter, 1974), *Aphodiidae* del Eoceno y *Aphodius* y diversos géneros de *Scarabaeidae* del Oligoceno (Halffter, 1959 y Cambefort, 1991c). Durante el Mioceno, se han encontrado fósiles de muchos de los géneros actuales. En realidad, para Balthasar (1956), la fauna de *Scarabaeoidea* del Terciario guarda una gran similitud con la actual y los fósiles pleistocénicos son, en muchas ocasiones idénticos a las especies actuales (ver también Coope y Angus, 1975; Coope, 1979).

Actualmente se coincide en señalar que, de las tres familias de *Scarabaeoidea* coprófagos, los *Geotrupidae* forman parte de un tronco filogenético diferente y son los más primitivos (Crowson, 1960; Ritcher, 1969; Iablokoff-Khnzorian, 1977; Lawrence y Newton, 1982 ó Howden, 1982). Esta familia presenta un importante número de caracteres plesiomorfos, tanto desde el punto de vista anatómico como ecológico, que avalan su consideración como grupo primitivo dentro la superfamilia (Zunino, 1984a; Cambefort, 1991b).

Respecto a las otras dos familias, la cuestión es más confusa. Todos los estudios filogenéticos, coinciden en señalar que la saprofagia es la adaptación trófica primitiva de la superfamilia. De esta manera, los *Aphodiidae* resultarían un grupo más primitivo que los *Scarabaeidae* eminentemente coprófagos, debido a que en los primeros la coprofagia no es la adaptación alimentaria dominante, al igual que en *Geotrupidae*. En *Scarabaeidae*, la coprofagia sería la condición primitiva y los hábitos de nidificación surgirían como consecuencia de este tipo de alimentación (Halffter y Edmonds, 1982). D'Hotman y Scholtz (1990 a y b), también consideran que los *Aphodiidae* poseen características más plesiomorficas que los *Scarabaeidae*. Sin embargo, otros estudios consideran que el paso de la saprofagia a la coprofagia, es un evento

posterior a la aparición de los hábitos de nidificación (Cambefort y Walter, 1985; Cambefort, 1991b). De esta manera, es difícil establecer la antigüedad relativa de ambas familias. *Aphodiidae* y *Scarabaeidae* podrían ser un grupo monofilético con numerosas sinapomorfías (Cambefort y Walter, 1985).

La radiación adaptativa de los *Scarabaeoidea* estaría ligada con la aparición de los grandes vertebrados terrestres durante el Mesozoico, evento que dio la oportunidad de explotar una nueva fuente nutricia a un grupo eminentemente saprófago (Halffter y Matthews, 1966; Cambefort, 1991b). Los datos paleontológicos y las suposiciones biogeográficas (Halffter y Matthews, *op cit*; Zunino, 1984a), señalan que los eventos cladogenéticos que produjeron los taxones de mayor rango dentro de los *Scarabaeoidea* coprofagos, coinciden con la fragmentación de Pangea durante el Mesozoico. La vicarianza godwanico-laurásica es evidente entre las principales subfamilias de *Geotrupidae* y *Aphodiidae*, y el origen algo posterior supuesto para los *Scarabaeidae*, permite especular que esta familia se originó en el supercontinente austral, una vez interrumpidas las conexiones con las masas continentales septentrionales. Así, no es descabellado suponer un origen Jurásico para los *Geotrupidae* y *Aphodiidae* y un origen Jurásico/Cretácico para los *Scarabaeidae*.

Si esto es así, la fragmentación continental de Laurasia durante el Jurásico y el Cretácico debería de evidenciarse de alguna manera en la biogeografía actual de los grupos Laurásicos: *Geotrupinae* y *Aphodiinae*.

Los *Chromogeotrupini*, la tribu de *Geotrupinae* dotada de los caracteres más plesiomorfos (Figura 182), presenta cinco de sus seis géneros en la Zona de Transición China y uno (*Thyphoeus*), claramente primitivo, tiene una distribución euromediterráneo-anatólica (Zunino, 1984a). Ello hace pensar, tal y como postula Zunino (*op. cit*), en un origen asiático de la subfamilia. La separación entre los *Geotrupini*, eminentemente euromediterráneos, y los *Ceratotrupini* norteamericanos, es un evento cladogenético que se ajusta bien a los datos de la tectónica de placas. El tronco ancestral de ambas tribus sería Euroamericano y el origen de su separación se encontraría en el empeoramiento climático Eoceno/Oligoceno (Norris, 1982), que impediría la dispersión entre Europa y América antes de la conexión entre Europa y Asia. Además, los *Ceratotrupini* se encuentran actualmente relegados al este de Norteamérica (Zunino, 1984a), es decir a las tierras norteamericanas conectadas con el continente europeo desde finales del Cretácico. Sin embargo, la cuestión resulta más compleja.

Dentro de los *Geotrupini*, *Thorectes* y *Trypocopris* son dos géneros vicariantes que proceden de un tronco común primitivo (Zunino, *op cit*), con una distribución eminentemente mediterráneo-anatólica el primero y euroanatólica el segundo. En este caso, podría tratarse de una rama europea originada

tras la separación de América o más probablemente, como apuntan Krikken (1981) y Zunino (1984a), de una línea originada en las porciones de tierra entre Asia y Euroamérica antes de su unión a finales del Eoceno (Cox, 1974).

Entre los ocho géneros de Geotrupini restantes, actualmente hay cuatro con presencia en América del norte: *Ceratophyus*, *Anoplotrupes*, *Megatruples* y *Geotrupes*). *Geotrupes* está presente recientemente debido a la introducción antrópica de *G. stercorarius* (Howden, 1955). *Anoplotrupes* es un género distribuido en Europa y el este de Norteamérica que se ajusta muy bien al patrón general antes descrito. Zunino (1984a), como consecuencia de los datos filogenéticos (Figura 182), considera probable que se trate de una colonización americana más reciente. Sin embargo, Noonan (1988) señala que diversos grupos de insectos euroamericanos han evolucionado a ritmos diferentes tras la ausencia de conexión entre ambos continentes. Un caso diferente es el de *Ceratophyus*. Este género pertenece a la línea filogenética más primitiva de los Geotrupini (Zunino, 1984a), presenta una especie en el oeste de Norteamérica y su género afín (*Odontotrupes*) es claramente asiático. Por ello, en este caso, podría muy bien tratarse de un tronco Asiamericano dispersado hacia occidente tras la conexión entre Asia y Europa a finales del Eoceno. Por último está el caso de *Megatruples* y *Geotrupes*. El evento cladogenético que separa ambos géneros es relativamente reciente (Zunino, 1984a), pero *Geotrupes* es Eurosiberiano mientras que *Megatruples* se distribuye por la Sierra Madre Occidental mexicana. El tronco común de ambos géneros respondería muy bien a una distribución Asiamericana, sino fuera por los datos filogenéticos. Tal vez, de nuevo haya que considerar la velocidad diferencial de los ritmos de evolución según los taxa (Noonan, 1988) ó, tal vez, se trate de una penetración reciente en el continente americano.

De esta manera, dentro de los Geotrupinae, puede observarse una correspondencia entre líneas filogenéticas y patrones biogeográficos, que se ajusta bastante bien al modelo derivado de los movimientos tectónicos de las masas continentales Laurásicas, a finales del Mesozoico y comienzos del Terciario. La subfamilia tendría un origen asiático (Zunino, 1984a), ya que la tribu dotada de los caracteres más plesiomorfos es eminentemente asiática y la línea más primitiva de los Geotrupini (*Odontotrupes-Ceratophyus*) es la única posiblemente Asiamericana. El continente Euroamericano de finales del Cretácico parece haber sido un centro de diversificación importante. El evento cladogenético que diferenció Geotrupini y Ceratotrupini y el caso de *Anoplotrupes*, responden perfectamente al modelo vicariante de aislamiento entre América del Norte y un continente Europeo que estuvo conectado con el este de Norteamérica. Por último, es de destacar el papel que pudieron haber ejercido las tierras emergidas europeas situadas entre Euroamérica y Asiamérica, como centros de aislamiento y diversificación (posibles casos de *Typhoeus*, *Thorectes* o *Trypocopris*).

Respecto a los Aphodiinae, carecemos de datos filogenéticos e incluso biogeográficos, que permitan realizar hipótesis verosímiles. En principio, se trata de un grupo tan antiguo como los Geotrupinae, con géneros endémicos de Madagascar o Australia. Primordialmente Holártico, posee líneas filogenéticas claramente tropicales en lo que podría ser un modelo vicariante, similar al que caracteriza la separación biogeográfica de las subfamilias de Geotrupidae y Aphodiidae. Además, sabemos que las especies de *Aphodius* del este de norteamérica, son claramente diferentes de las del oeste (Gordon, 1983). Debido a que este hecho concuerda con la conformación del hemisferio norte a finales del Cretácico (Cox, 1974), puede suponerse que los Aphodiinae se encontrarian presentes en norteamérica, al menos desde esa época.

Si parte de la fauna de *Aphodius* del este de Norteamérica procede de la Euroamérica cretácica, deberíamos encontrar una buena proporción de especies pertenecientes a líneas filogenéticas presentes a ambos lados del Atlántico, e incluso de líneas bien diversificadas en el Paleártico occidental. Las especies de *Aphodius* del este de Norteamérica (Gordon, 1983) pueden adscribirse, siempre con cierta reserva, a subgéneros (Dellacasa, 1987). De los 15 subgéneros presentes, nueve poseen especies a ambos lados del Atlántico (*Mendidius*, *Agrilinus*, *Chilothonax*, *Amidorus*, *Acrossus*, *Planolinus*, *Melinopterus*, *Agoliinus* y *Platyderides*), dos son exclusivamente Neárticos (*Diapterna* y *Pseudoagolius*), otros dos son claramente gondwanicos y han debido penetrar vía Sudamérica (*Blackburneus* y *Koshantschickovius*) y dos últimos están definidos por pocas especies y su asignación es confusa (*Nialaphodius* y *Cinacanthus*). Un 67% de las especies nativas del este de Norteamérica pertenecen a subgéneros presentes en las regiones paleártica y neártica. Dos de estos subgéneros son prácticamente boreales (*Agoliinus* y *Planolinus*). Otros dos no aparecen en Europa y podrían muy bien haber penetrado vía Beringia: *Mendidius* es un subgénero bien diversificado y primordialmente paleártico y *Platyderides* es un subgénero neártico con algunas especies asiáticas. El resto de los subgéneros presentes a ambos lados del Atlántico representan un tercio de las especies nativas y entre ellos hay candidatos a poblar desde antiguo el mediterraneo occidental, debido a que poseen en esa región una buena proporción de sus especies y presentan endemismos ibéricos (*Melinopterus*, *Chilothonax* y *Acrossus*).

Como vimos anteriormente, los Scarabaeidae son claramente un grupo mayoritariamente subtropical y, probablemente, originado a finales del Mesozoico en el supercontinente austral (Gondwana), tras la rotura de Pangea. De esta manera, la diversificación paleártica y oriental de esta familia sería secundaria (Paulian, 1933). Entre algunas tribus de Scarabaeidae, existen vicarianzas notables que atañen principalmente a las regiones neotropical y

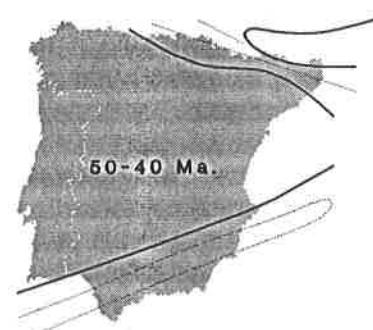
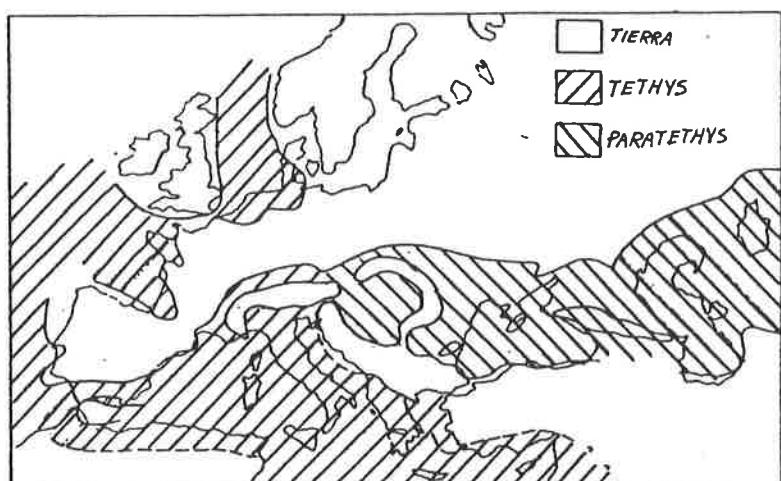
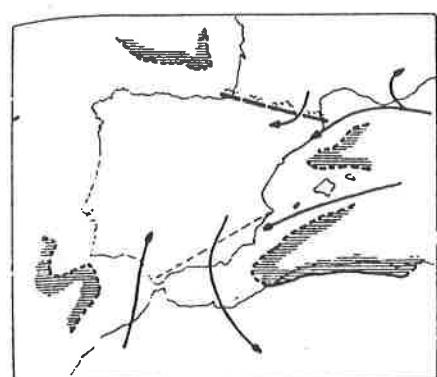
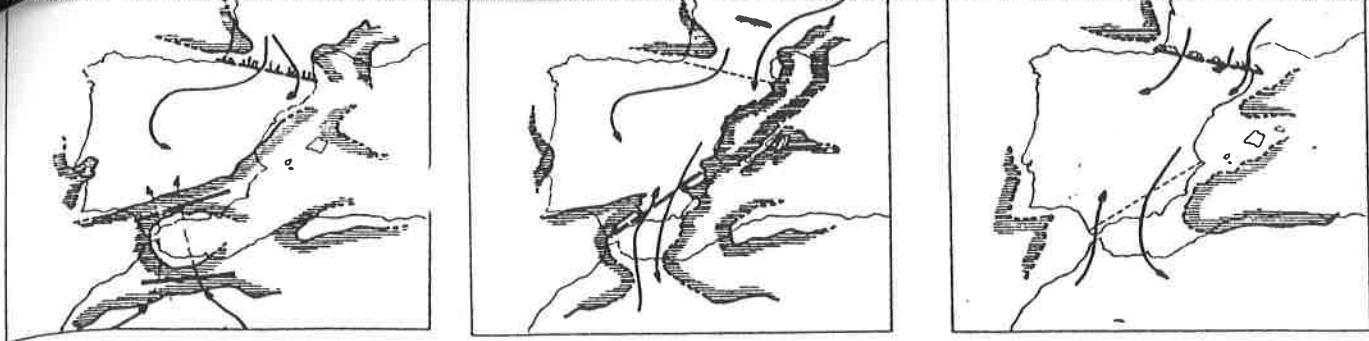
afrotropical, pero también existen tribus claramente primitivas distribuidas por todos los continentes australes (Halffter, 1974; Cambefort, 1991c). Es decir, la fragmentación de Gondwana a finales del Mesozoico afectó la biogeografía actual del grupo, tal y como ocurre en otros casos (Cracraft, 1972), pero para conocer el origen de la biogeografía de los Scarabaeidae en el hemisferio norte, es necesario remitirnos a los encuentros entre las placas australes y septentrionales.

Tras la rotura de Pangea, Laurasia se mantuvo conectada con Gondwana durante el Jurásico (Cox, 1974). Además, hay que tener en cuenta que los continentes septentrionales dispusieron de amplios territorios de clima tropical (Elouard, 1984) y que existen argumentos que permiten incluir parte de China dentro de Gondwana (Crawford, 1974). Por ello, la existencia de elementos tropicales en el hemisferio norte es seguramente muy antigua y no necesariamente su origen ha de ser Gondwanico.

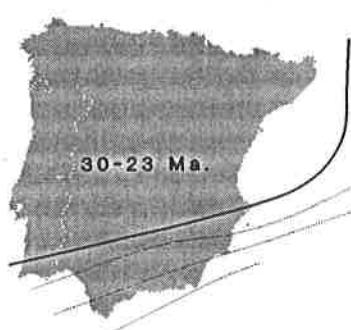
A inicios del Terciario comienzan a sentirse los efectos de la orogenia alpina, debido al choque de las placas africana y europea. Este debe ser, posiblemente, el primer periodo de intercambio entre las faunas cretacicas de ambos hemisferios (Axelrod, 1972). Aunque la cuestión es controvertida (López Martínez, 1989), hasta mediados del Mioceno no se reconocen elementos africanos en Europa (Crusafont Pairó, 1958; Savage, 1967 en Busack y Jaksic, 1982), debido a migraciones faunísticas entre Eurasia y Africa a traves del mediterraneo centro-occidental y a traves del istmo afroasiatico desde Kenya (Aguirre Enriquez, 1986). La conexión entre Europa y Africa fue intensa a finales del Mioceno (Le Pichon, 1968).

La actividad orogénica provoca la separación del Tethys y Paratethys (Hsu y col., 1977) hace unos 14 millones de años y la progresiva desecación e incomunicación del Mediterraneo, favorece el contacto con la fauna africana. Sin duda, el Mioceno constituye el periodo de mayor relevancia para la Península Ibérica, durante el cual se estableció el patrón actual de disposición tierra/agua del Mediterráneo (Hsu y col., 1977 y Figura 187). Es el inicio de la regresión de los bosques húmedos subtropicales en nuestra península, de la desaparición del carácter endémico de una fauna eminentemente forestal (Crusafont Pairó, 1958) y del incremento gradual de los biomas herbaceos (Axelrod, 1972). La culminación, a finales del Mioceno, de la crisis de salinidad del Mediterraneo y su desecación completa unas 8 ó 10 veces (Berger, 1988), supone la entrada de elementos orientales, la amplia conexión con Africa y el paso hacia un clima seco y estepario (Hsu y col., op cit).

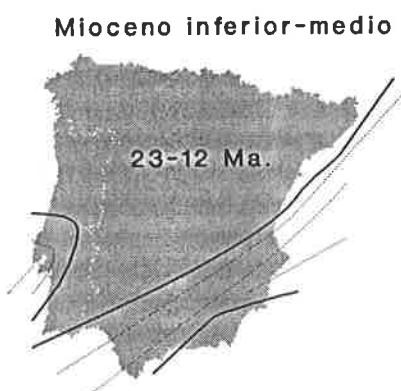
Esta situación se mantiene hasta que en el Plioceno se reduce la orogenia alpina y ocurre la inundación de la cuenca mediterranea. Ello supuso la aparición de una barrera al sur de la península que impidió la conexión con el continente africano y produjo la separación con Europa a traves de los Pirineos. La fauna de mamíferos africana sigue siendo diferente de la europea y los contactos con Africa pocos e



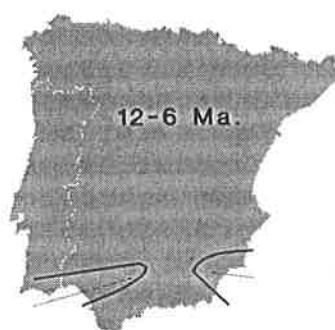
Eoceno medio-superior



Oligoceno superior  
Mioceno actual



Mioceno inferior-medio



Mioceno superior

Figura 187.- Arriba: evolución de la disposición de las tierras emergidas durante el Mioceno (Tomado de Crusafont Pairó, 1958 y Hsu y col., 1977). Abajo: mapas paleogeográficos de la península según López Martínez (1989)

indirectos (Busack y Jaksic, 1982). El clima empeora gradual y progresivamente hasta que en el límite Plioceno-Pleistoceno se produce la penetración en el mediterraneo de una fauna nortea (Aguirre Enriquez, 1986)

De esta manera, la época más propicia para un intercambio faunístico entre Europa y África es el Mioceno. Algunos grupos faunísticos, sobretodo Scarabaeidae, debieron de seguir esa ruta para su penetración en el continente europeo. Pero otros muchos podrían haber penetrado desde centros de dispersión secundarios asiáticos u orientales (Martín Piera y Zunino, 1985). La distribución anfimediterránea podría ser consecuencia de esa penetración miocénica, ya que la colonización de la península itálica por parte de los elementos esteparios, estuvo impedida y es muy reciente (Margalef, 1977). Distribuciones de este tipo e incluso más antiguas (a ambos lados del Tethys) se dan en algunos Escarabaeidos (*Amphionthophagus*, *Parentius*, *Palaeonthophagus* "grupo *latigena*") y han sido reconocidas en otros coleópteros desde hace tiempo (Jeannel, 1942 y 1948), pero también en otros muchos grupos (Margalef, op. cit.). Conexiones biogeográficas de este tipo, hacen sospechar que la península se relacionó faunísticamente con Asia independientemente de Europa (López Martínez, 1989). Sin embargo, tampoco deben descartarse conexiones anteriores y a ellas puede deberse la existencia de una fauna de Scarabaeidae primitiva y más o menos relictua en el Mediterráneo occidental (*Bubas*, *Chironitis*, *Onthophagus* de los subgéneros anteriores y *Onthophagus* de los subgéneros *Trichonthophagus*, y tal vez *Palaeonthophagus* del grupo "*ovatus*").

Los *Trichonthophagus* habrían alcanzado ya en el Terciario, los territorios del actual mediterráneo occidental, a través de la conexión arábigo-africana y las desconexiones Eocénicas entre Europa y Asia habrían producido su aislamiento (Martín Piera, 1983). En cambio, los *Amphionthophagus* se habrían diferenciado durante el Cretácico en Asia y sufrirían una disyunción de su área durante el Eoceno (Martín Piera, 1983; Martín Piera y Zunino, 1983). La cladogénesis de los *Parentius*, se supone que se produjo en los fragmentos insulares europeos entre Europa y Asia existentes a comienzos del Terciario (Martín Piera, 1985a; Martín Piera y Zunino, 1985). Los *Palaeonthophagus* serían turánicos y anteriores a la conexión entre Asia y Europa a finales del Eoceno y el grupo "*latigena*" podría ser una dispersión hacia el oeste precoz, aislada durante Eoceno, mientras que el grupo "*ovatus*" invadiría Europa desde el Oligoceno (Martín Piera, 1983 y Martín Piera y Zunino, 1985).

Muy pocos géneros europeos de Scarabaeidae se encuentran en el continente americano: *Copris*, *Onthophagus*, *Euoniticellus* y *Sisyphus*. Todos ellos son considerados Paleoamericanos y se ha propuesto que penetraron vía Beringia entre el Cretácico y el Eoceno (Halfter, 1964 y 1976). No debe descartarse que la distribución anfiatlántica de alguno de estos géneros, pueda ser consecuencia de las antiguas conexiones Euroamericanas, tal y como ocurre con la flora mediterránea y con otros grupos faunísticos (Axelrod, 1972 ó Arambourg, 1943). La información disponible es contradictoria

y avala, tanto la entrada reciente en el continente americano (Cambefort, 1991c), como la existencia de algunos elementos relictos (Zunino, 1990; Barbero y col., 1991). En todo caso, destaca la disimilitud faunística entre los Scarabaeidae de ambos lados del Atlántico. En otras palabras, la gran mayoría de los taxones de Scarabaeidae mediterraneos, deben de provenir de penetraciones posteriores a la interrupción de la comunicación entre Europa y América, debido al empeoramiento climático que impidió la dispersión de los elementos cálidos en el Eoceno medio (Norris, 1982).

De esta manera, si los que hemos denominado Scarabaeidae relictos, se diferenciaron en Euroamerica antes del Eoceno, resulta difícil explicar su ausencia actual en Norteamérica. Por ello, posiblemente se diferenciaron en el continente asiático o en las tierras emergidas europeas entre Euroamerica y Asiamérica. Como hemos visto, ambas posibilidades están recogidas en la literatura (*Palaeonthophagus* y *Parentius*) y, tal vez deba tomarse con más atención, la hipótesis de una cladogenesis en ambientes más o menos insulares europeos de estos Scarabaeidae.

#### 7.2.3.1.- Influenecia de las glaciaciones.

Por último, es necesario señalar la gran influencia que las glaciaciones pleistocénicas han ejercido sobre la distribución actual de las especies. Ya Balthasar (1956), señaló la gran similitud entre la fauna cuaternaria y actual de Scarabaeoidea. Coope (1970 y 1979) confirma esta similitud, aportando numerosas evidencias del registro fósil y postula que, en respuesta a los cambios climáticos, las especies han variado sus rangos geográficos a gran escala. Esta constancia de la fauna fósil de Scarabaeoidea (no extinción, sino modificación del rango geográfico), contrasta con la alta tasa de extinción de los mamíferos acaecida durante el Pleistoceno en Eurasia y Norteamérica (Stuart, 1991).

Durante los dos últimos millones de años han existido 17 glaciaciones, 10 durante el último millón de años (Berger, 1988). La última glacición (Wurm) se inició hace unos 110.000 años y dentro de ella se reconoce la existencia de oscilaciones climáticas en numerosos países europeos (Atkinson y col., 1987; Pons y col., 1989 ó Zagwijn, 1989. Ver Figura 188). En lo que respecta a la Península Ibérica, el final de la última glaciación se inició hace unos 14.000 años (Turner y Hannon, 1988), casi mil años antes que en Gran Bretaña. Pero según los registros polínicos de diferentes regiones españolas, desde entonces (Pleistoceno superior y Holoceno) también se han producido oscilaciones climáticas (Menéndez Amor y Florschütz, 1961 ó Turner y Hannon, op cit). Oscilaciones que afectaron a las zonas más elevadas del Macizo Central de Gredos y que significaron la transición desde una vegetación herbácea a una forestal (*Betula-Pinus-Quercus*) que,

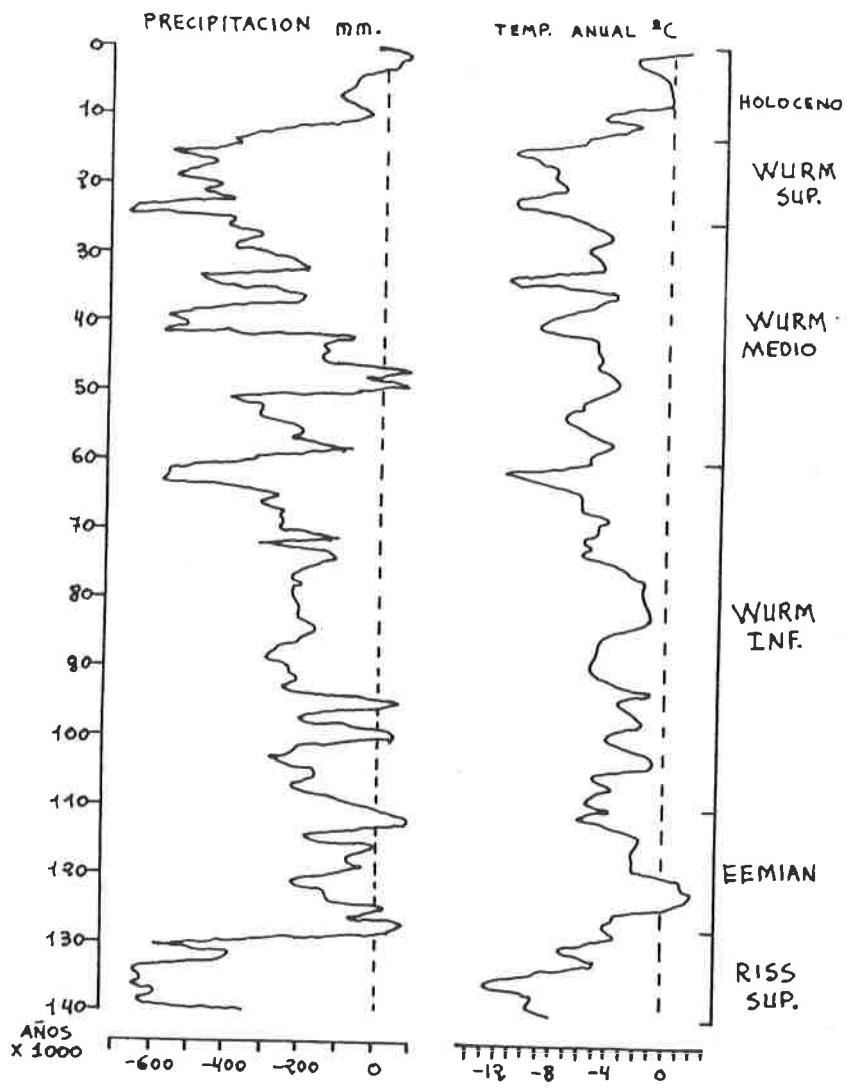


Figura 188.- Oscilaciones estimadas de la temperatura y las precipitaciones durante el último periodo glaciar (tomado de Guiot y col., 1989).

posteriormente, dió paso a la vegetación actual (Ruiz Zapata y Acaso Deltell, 1984 ó 1988).

Del mismo modo, la composición faunística de una región dada debió de modificarse ostensiblemente con el paso de un periodo glaciar a un interglaciar, e incluso con las modificaciones climáticas de menor entidad que se produjeron dentro de cada periodo glaciar. Algunos registros fósiles de Scarabaeoidea así lo atestiguan. Durante el último interglaciar (Eemian), la fauna Británica de Scarabaeoidea se componía de elementos hoy comunes en Europa meridional (*E.fulvus*, *C.schreberi*, *O.furcatus*, *O.opacicollis*), que cohabitaban con algunos conocidos actualmente de la India y el sudeste asiático (*Drepanocerus*) (Coope, 1974). Sin embargo, en un interludio templado en mitad de la última glaciación (43.000 años B.P.), aparecen 16 especies de Scarabaeoidea coprófagos y 14 de ellas son *Aphodius* (Coope y Angus, 1975). Esta fauna es similar a la actualmente existente en Inglaterra, pero destaca la presencia de *A.bonvouloiri*: un

endemismo actualmente restringido a las montañas del centro de la Península Ibérica. Hace unos 3.300 años la fauna de Scarabaeoidea británica era también similar a la del presente (Osborne, 1969). En Norteamérica, los hallazgos fósiles del Rancho la Brea y otros estudios, demuestran también que las glaciaciones afectaron profundamente la composición taxonómica de la región y modificaron las distribuciones geográficas de las especies (Howden, 1963; Halffter, 1964; Miller y col., 1981). La actual distribución de algunos subgéneros de *Onthophagus* en Europa (*Parentius* y *Trichonthophagus*) y la penetración meridional de muchos *Palaeonthophagus*, han sido también atribuidas a las glaciaciones (Martín Piera, 1983; Martín Piera y Zunino, 1986).

Aunque ya desde antiguo se reconocía que algunas especies de altura, posiblemente se fijaron en los viejos macizos hercianos desde finales del Eoceno (Jeannel, 1947), se admite tradicionalmente que una buena parte de las especies que habitan las cotas más elevadas de la Península, fueron empujadas por los fríos cuaternarios desde latitudes más septentrionales ("disyunción boreoalpina", ver por ejemplo Margalef, 1977; página 306). Entre los Scarabaeoidea, pueden encontrarse algunas especies que se ajustan bien a este patrón: *Onthophagus albarracinus*, *O.stylocerus*, *O.joannae*. *Aphodius cervorum*, *A.bonvouloiri*, *A.pyrenaeus*, *A.frigidus*, *A.heydeni* ó *A.schlumbergeri*.

La influencia de las glaciaciones pleistocénicas, en la conformación de las actuales comunidades peninsulares y en la delimitación de los rangos geográficos contemporáneos de las especies, puede haber sido enorme. Hay que tener en cuenta que durante el Wurmiense, el clima invernal de la meseta septentrional tenía unas temperaturas medias mensuales de -5 y -15 grados centígrados (Calonge Cano, 1986), que las nieves perpetuas se situaban a partir de los 1.800-1.900 m. (Obermaier y Carandell, 1915) y que existía actividad periglaciar por encima de los 700 m. (Ibáñez Martí y col., 1986). Estas circunstancias permitían que una especie endémica como *A.bonvouloiri*, actualmente restringida a los pastizales del Sistema Central por encima de 1.500 m, pudiera estar presente por toda la meseta.

Hace unos 6 millones de años (Plioceno), el estrecho de Gibraltar se abrió y por tanto la conexión con África se interrumpió (Hsü y col., 1977). De esta manera, en la Península Ibérica, la vía de penetración faunística durante los períodos glaciares fue exclusivamente septentrional. Podemos asumir que aquellas especies del África paleártica, pertenecientes a líneas filogenéticas ausentes en Europa occidental, probablemente han colonizado este territorio durante el Plio-Pleistoceno. Del mismo modo, las especies Ibéricas que pertenecen a líneas filogenéticas ausentes en el África paleártica, son buenas candidatas a colonizar la Península durante las glaciaciones. Estas especies, candidatas a penetrar durante las glaciaciones en la península, puede que habitaran durante el Terciario la región europea, e incluso

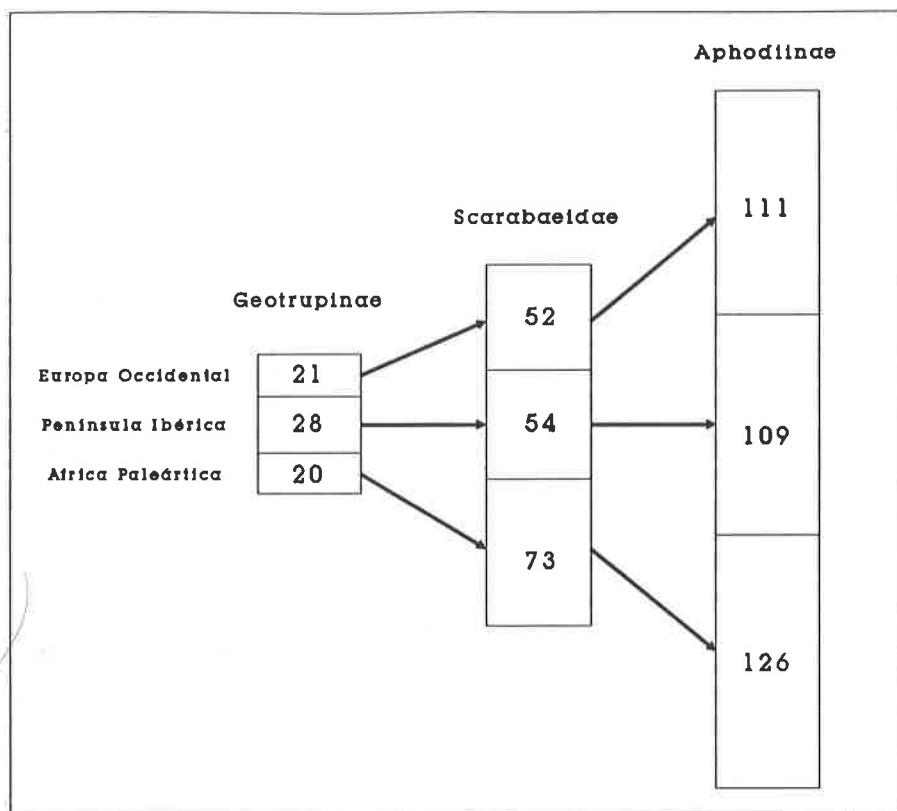


Figura 189.- Número de especies pertenecientes a *Geotrupinae*, *Scarabaeidae* y *Aphodiinae* presentes en el África plaeártica (Baraud, 1982b), La Península Ibérica (Veiga y Martín Piera, 1988) y el resto de Europa occidental (Baraud, 1977).

las zonas más frías de la península. Desgraciadamente, en nuestro país carecemos de investigaciones sobre coleópteros fósiles del Cuaternario. Por todo ello, las consideraciones siguientes no pasan de ser una especulación basada, eso sí, en los únicos datos disponibles actualmente.

Comparando las faunas de África del Norte (Baraud, 1982b), Europa occidental (Baraud, 1977) y Península Ibérica (Veiga y Martín Piera, 1988), observamos (Figura 189) que la Península Ibérica posee un número mayor de especies de *Geotrupinae* que cualquiera de las otras dos regiones, pero que el África paleártica tienen más especies de *Scarabaeidae* y *Aphodiinae*. En parte, esto se debe a especies de líneas filogenéticas no representadas en Europa occidental que,

probablemente, penetraron en África del norte tras la apertura del estrecho de Gibraltar.

Siguiendo los criterios de Bovo y Zunino (1983) y Zunino (1984a), no hay ningún género de Geotrupinae presente en el África paleártica, que no esté también en Europa occidental. Sin embargo, 7 de los 18 géneros norteafricanos de Scarabaeidae y 4 de los 8 de Aphodiinae, no se encuentran en Europa occidental. Realizando un cálculo aproximado, entre un 15 y un 20% de las especies de Scarabaeidae y Aphodiinae norteafricanas, pertenecen a líneas filogenéticas que no están presentes en Europa occidental. Desde luego, dichas especies pueden haber desaparecido de Europa debido a las glaciaciones, pero su pertenencia a géneros o subgéneros extraños a la fauna europea, las hace ser buenas candidatas a colonizar durante el Plio-Pleistoceno el África paleártica. Naturalmente, existen otras muchas especies presentes en el norte de África y ausentes en Europa occidental, pero estas pertenecen a líneas filogenéticas presentes en ambos territorios. Bien podría tratarse, en este caso, de especies meridionales de líneas presentes en el Mediterráneo antes de interrumpirse la conexión entre la península y el norte de África. Por ejemplo, *Typhoeus*, *Bubas*, *Onitis*, *Copris*, ó *Thorectes*.

Únicamente 3 géneros ibéricos de Scarabaeoidea no están presentes en África del norte: *Anoplotrupes*, *Trypocopris* y *Euheptaulacus*. Ningún género ibérico de Scarabaeidae ni subgénero de *Onthophagus* está ausente en el África paleártica. En cambio, 10 de los 41 subgéneros de *Aphodius* ibéricos no se encuentran en el norte de África: *Agolius*, *Neagolius*, *Parammoecius*, *Phalacronotus*, *Planolinus*, *Pseudoacrossus*, *Sigorus*, *Oromus*, *Coprimorphus* y *Loraspis*. Ecológicamente, estos subgéneros se caracterizan por habitar los horizontes alpinos y montanos en la península. Entre los Geotrupinae, destacan las ausencias en el norte de África de *Anoplotrupes* (vicariante septentrional de *Sericotrupes*; Zunino, 1984a), de *Trypocopris* (vicariante nordoriental de *Thorectes*; Zunino, op cit) y de las cuatro especies ibéricas de *Geotrupes*. En un cálculo estimativo, entre un 10 y un 15% de las especies ibéricas de Geotrupinae y Aphodiinae, no pertenecen a líneas filogenéticas presentes en el norte de África y en Europa occidental. Todas estas especies son buenas candidatas a penetrar en la península tras la apertura del estrecho de Gibraltar y la incomunicación entre la península y África del norte. El resto de las especies ibéricas que no están presentes en el África paleártica, podrían haber colonizado o no la península durante el Pleistoceno, pero en todo caso, pertenecen a líneas filogenéticas que posiblemente se encontraban en el Mediterráneo occidental, antes de la incomunicación entre la península y el norte de África.

Como se observa en la Tabla 69, los porcentajes de especies ibéricas comunes con el resto de Europa occidental y con el África paleártica, difieren según el grupo taxonómico. Si hay pocas especies de Geotrupinae presentes a la vez en África del norte y en la Península Ibérica, es debido

	Geotrupinae	Aphodiinae	Scarabaeidae
Europa Occ.	36%	73%	77%
Africa Pal.	18%	49%	63%

Tabla 69.- Porcentajes de especies de la Península Ibérica que se encuentran en el resto de Europa occidental y en el Africa paleártica.

posiblemente a que los elementos septentrionales de esta familia no pudieron acceder al continente vecino. Sin embargo, sí podrían colonizar la península *Anoplotrupes*, *Trypocopris* y las especies ibéricas de *Geotrupes*, ninguna de las cuales se encuentra en el norte de Africa. Por este motivo, la fauna de Geotrupinae ibérica es más similar a la de Europa occidental. A pesar de ello, al igual que los Geotrupinae norteafricanos, los Geotrupinae ibéricos tienen pocas especies comunes con Europa occidental. La disimilitud faunística de las tres regiones, para esta subfamilia, se debe principalmente a un único género que ha sufrido un importante proceso de diversificación en el mediterraneo occidental: *Thorectes*. Este primitivo género, de especies ápteras y generalmente saprófagas, acapara el 57% de las especies ibéricas y el 70% de las norteafricanas.

La fauna ibérica de Scarabaeidae tiene muchos elementos comunes, tanto con Europa occidental como con el norte de Africa (Tabla 69). Estos altos porcentajes de similitud faunística, permiten sospechar que buena parte de las líneas filogenéticas ibéricas de esta familia, se encontraban presentes en el mediterraneo occidental antes del Plioceno. No hay género ibérico de Scarabaeidae, ni subgénero de *Onthophagus*, que no esté en el norte de Africa. Tampoco hay ningún género europeo que no se encuentre en la península. Esto no significa que las glaciaciones no afectaran a estas especies. En Africa del norte se ha estimado, que entre un 15 y un 20% de sus especies actuales colonizaron esta región durante el Plio-Pleistoceno. Las especies de Scarabaeidae ibéricas que no están presentes en el norte de Africa suponen un 37% del total y entre ellas se encuentran los elementos más septentrionales de *Copris*, *Bubas*, *Chironitis*, *Euonthophagus* ó *Palaeonthophagus* ("grupo *ovatus*", *O.albarracinus*, *O.stylocerus*, *O. coenobita*, *O. fracticornis* u *O.verticicornis*). Si los hubiera, estos serían los mejores candidatos para una penetración Pleistocénica en la península.

Por último, los Aphodiinae. Nuestra fauna de esta subfamilia tiene muchas especies comunes con el resto de Europa occidental (Tabla 69), pero bastantes menos con el

norte de África. Posiblemente nuestra mayor similitud con Europa se debe a las penetraciones Plio-pleistocénicas. Al menos un 11% de los *Aphodiinae* ibéricos, tiene muchas posibilidades de haber colonizado la península durante las glaciaciones. La colonización postpliocénica del África paleártica, por una parte de los *Aphodiinae* que actualmente habitan este territorio (15-20%), ha influido también a la hora de provocar la disimilitud faunística entre la Península Ibérica y el norte de África. Sin embargo existe un buen porcentaje de especies comunes (49%) que, sintomáticamente, pertenecen sobretodo a los subgéneros de *Aphodius* con más posibilidades de habitar desde antiguo el mediterráneo occidental. Cuatro subgéneros: *Melinopterus*, *Chilothonax*, *Ammoecius* y *Anomius*, totalizan 1/3 del medio centenar de especies comunes a ambos territorios y siete subgéneros más, destacan por tener de dos a tres especies comunes: *Acrossus*, *Agrilinus*, *Mecynodes*, *Aphodius*, *Bodilus*, *Subrinus* y *Calamosternus*.

Sin embargo, la influencia de las glaciaciones en la conformación de las actuales comunidades ibéricas podría haber sido mucho mayor, si el mediterráneo oriental hubiese actuado como corredor faunístico durante el Pleistoceno. En este caso, muchas de las líneas filogenéticas que actualmente se encuentran a ambos lados del mediterráneo, no serían anteriores a la apertura del estrecho.

Los períodos glaciares afectaron bastante menos a Europa oriental y la diferencia de temperatura entre el este y el oeste de Europa en el último máximo glacial (18.000 BP) fue de casi 10 grados, muy superior a la actual (Berger, 1988). Ello pudo propiciar que las zonas orientales fueran centro de dispersión y refugio de las especies meridionales y que las colonizaciones orientales en Europa occidental pudieran ser importantes en los períodos interglaciares. Por otra parte, durante el último periodo cálido del Holoceno, hace unos 8.000 años, Europa y África experimentaron la época más calurosa de los últimos 80.000 años y el Sahara y Oriente Medio disfrutaron de un periodo húmedo (Berger, op cit). En realidad, las oscilaciones climáticas fueron muy importantes en el norte de África (Raynal y col., 1986). Segundo Osborn (1915), no ha habido región en el mundo que haya sufrido cambios más profundos durante el Pleistoceno que el Sahara. De esta manera, las penetraciones afrotropicales en el África paleártica debieron ser corrientes. Pero también, el intercambio faunístico entre el norte de África y Europa oriental debió de ser frecuente (Millot, 1954).

Tal vez un análisis faunístico de las islas del mediterráneo pueda aportar datos esclarecedores. Se podría evaluar relativamente bien, la influencia del área en la extinción de especies y presuponer que aquellos taxones ausentes en las islas pero presentes en la península, son colonizadores ibéricos Plio-Pleistocénicos o especies extinguidas de las islas. Los taxones presentes en ambos

territorios, pueden ser antiguos o introducidos en época histórica. Un estudio similar queda fuera de las intenciones del presente trabajo, pero analizaremos someramente algunos datos.

El último aislamiento de las Baleares coincide basicamente con la reinundación del Mediterráneo y el fin de la comunicación con el norte de África y las glaciaciones sólo afectó a la comunicación entre las islas Gimnésicas o entre las Pytiusas (Cuerda Barceló, 1989). El único género de Geotrupinae presente o citado de Baleares es *Thorectes* (Martin Piera y Lobo, 1992). No aparecen tres géneros presentes en el Norte de África, que por los datos filogenéticos y biogeográficos, eran buenos candidatos a habitar desde antiguo el mediterráneo occidental: *Ceratophyus*, *Typhoeus* y *Sericotrupes*. Debido a que las especies ibéricas de estos géneros son siempre de difícil captura, con hábitos y requerimientos ecológicos muy especializados, no sería improbable su extinción con las modificaciones climáticas y la defaunación del Cuaternario.

Entre los Scarabaeidae, sólo están ausentes de las Baleares los géneros *Caccobius* y *Euonthophagus* y posiblemente ha desaparecido en época histórica *Onitis* (Martin Piera y Lobo, op. cit.). Es de destacar que únicamente se encuentre una de las 27 especies de *Onthophagus* ibéricos (*O.taurus*), caracterizada por su gran facilidad de dispersión y capacidad colonizadora (Fincher y col., 1983). En otras palabras: todas las tribus de Scarabaeidae excepto, tal vez, los *Onthophagini* (*Onthophagus*, *Caccobius* y *Euonthophagus*) son buenas candidatas a habitar la península desde antes de las glaciaciones. Aquellos subgéneros de *Onthophagus* que, por los datos filogenéticos y biogeográficos, eran buenos candidatos a poblar desde antiguo la península: *Parentius*, *Trichonthophagus*, *Amphionthophagus*, *Palaeonthophagus* "grupo latigena", aunque con algunas dudas, parece que se encuentran representados en el norte de África (Baraud, 1982b). Excepto para *Trichonthophagus*, la extinción balear sería posible para las especies de los otros subgéneros, ya que como en el caso anterior, se trata de especies raras y especializadas.

Destaca la presencia de algunos géneros saprocórfagos de otra subfamilia de Aphodiidae (*Psammodiinae*, Tabla, 65): (*Rhyssemus*, *Pleurophorus*, *Platytonus*, *Brindalus*). Entre los *Aphodiinae* sólo se presenta el género *Aphodius* y de sus 41 subgéneros, 15 habitan o han habitado recientemente el archipiélago (Martin Piera y Lobo, op. cit.). Excepto *Sigorus* y *Phalacronotus*, citados de Mallorca a principios de siglo, ningún otro de los subgéneros presentes en Baleares está ausente en el norte de África. Es decir, se confirma que existen una serie de subgéneros ausentes tanto de Baleares como del Norte de África, con grandes probabilidades de una penetración ibérica Plio-Pleistocénica. Ahora, hay muchos subgéneros peninsulares ausentes y la falta de estudios filogenéticos, impide aventurar cuáles han podido desaparecer del archipiélago con las glaciaciones.

	S	%	A	B	C	D	
<i>Ammoecius</i>	38	16	*	*	*	*	P-O-NA-E
<i>Chilothonax</i>	81	14	*	*	*	*	P-O-NA-NT-E
<i>Acrossus</i>	43	9	*	*	*		P-O-NA-E
<i>Bodilus</i>	58	7			*	*	E-H
<i>Agrilinus</i>	54	7		*	*	*	H
<i>Melinopterus</i>	21	43	*	*	*	*	H
<i>Nimbus</i>	13	31	*		*		P
<i>Anomius</i>	14	29	*		*		Mediterraneo
<i>Aphodius</i>	15	26			*	*	P-O-NA
<i>Euorodalus</i>	16	25			*		P-O
<i>Phalacronotus</i>	14	21	*			*	P-O
<i>Neagolius</i>	16	19	*				P-O
<i>Mecynodes</i>	11	18			*	*	P
<i>Calamosternus</i>	27	11			*	*	P-E
<i>Esymus</i>	20	10					P-E
<i>Amidorus</i>	24	8		*	*		H-E-NT
<i>Plagiogonus</i>	24	8			*		P
<i>Alocoderus</i>	16	6			*	*	P-O-E
<i>Labarrus</i>	16	6			*	*	Cosmopolita
<i>Nialus</i>	19	5			*		P
<i>Erytus</i>	19	5			*		P-E-NA
<i>Trichonotulus</i>	28	4			*		H-E
<i>Nobius</i>	27	4			*		P-E-NA
<i>Pseudacrossus</i>	29	3					P
<i>Agolius</i>	2	100	*				Montaña Europa
<i>Coprimorphus</i>	1	100					P
<i>Loraspis</i>	1	100					P
<i>Otophorus</i>	1	100			*		P
<i>Sigorus</i>	1	100				*	P
<i>Liothorax</i>	5	80	*		*		P
<i>Subrinus</i>	4	50			*	*	P-E
<i>Acanthobodilus</i>	2	50			*	*	P-O
<i>Eudolus</i>	2	50			*	*	P
<i>Eupleurus</i>	2	50			*		P
<i>Planolinus</i>	6	33		*			H
<i>Melaphodius</i>	3	33			*		P
<i>Oromus</i>	3	33					P
<i>Parammoecius</i>	7	29					P
<i>Biralus</i>	4	25			*		P
<i>Colobopterus</i>	6	17			*		P-E
<i>Teuchestes</i>	7	14			*		H-O-E

Tabla 70.- Subgéneros ibéricos de *Aphodius*. Número mundial de especies (S), porcentaje de especies presentes en la península (%), con endemismos ibéricos (A), anfiatlánticos o Euroamericanos (B), presentes en África del Norte (C) y presentes en Baleares (D). A la derecha se señala la distribución de los subgéneros, en orden decreciente según el número de especies presentes en cada región: P=Paleártico, H=Holártico, NA=Neártico, O=Oriental, NT=Neotropical, E=Etiópico. Para mejor comprensión se han establecido tres grupos según su diversidad mundial y dentro de cada uno, los subgéneros se ordenan según los porcentajes de especies presentes en la península.

La Tabla 70 trata de esclarecer el cúmulo de información biogeográfica generada en torno a los *Aphodiinae*. Así, se puede observar que existen subgéneros con un buen porcentaje de sus especies en la península, presentes en América del Norte, el África paleártica y Baleares, que además tienen endemismos ibéricos: *Melinopterus* y menor medida *Chilothonax* y *Acrossus*. Estos subgéneros son buenos candidatos a habitar Euroamérica desde antes del Eoceno. Otros subgéneros como *Anomius*, *Melinopterus* y, tal vez, *Nimbus* o *Ammoecius* podrían habitar desde antiguo el Mediterráneo occidental, ya que poseen distribuciones restringidas, endemismos ibéricos, no se presentan en América y tienen un buen porcentaje de sus especies en la península.

Otros muchos subgéneros no parecen tan antiguos y podrían haber invadido la península durante el Mioceno: *Aphodius*, *Mecynodes*, *Calamosternus*, *Bodilus*, *Erytus*, *Alocoderus*, etc. Son subgéneros con distribuciones que abarcan la región Etiópica u Oriental, cuyas especies ibéricas son de ambientes cálidos, presentes el África paleártica y Baleares, e incluso con un porcentaje importante de sus especies en la península. En fin, otros subgéneros con distribuciones Holárticas o Paleárticas, ausentes del Norte de África y de Baleares, pero no exentos de especies endémicas, serían los candidatos a penetrar en la península con las glaciaciones: *Neagolius*, *Pseudoacrossus*, *Agolius*, *Loraspis*, *Coprimorphus*, *Planolinus*, *Oromus* o *Parammoecius*.

Debido a que desconocemos la taxa de extinción pleistocénica y el efecto del tamaño de las islas en dicha extinción, es difícil tomar una decisión. Además, precisamente aquellas especies que pertenecen a líneas filogenéticas antiguas y que, por tanto, poseen un mayor valor biogeográfico, tienen nichos especializados y más posibilidades de extinción. Sería necesario realizar estudios faunísticos en otras islas del mediterráneo, para comprobar la importancia de los fenómenos de extinción. De esta manera y aventurando una hipótesis, creemos que la presencia en Baleares de algunos taxa como *Thorectes*, *Bubas* o *Chironitis* se debe a que parte de la fauna actual ibérica está compuesta por elementos presentes, al menos, desde finales del Terciario. El problema es similar al del origen de la flora xerófila ibérica. Se pueden adoptar dos posiciones (Margalef, 1977; página 305): suponer que se trata de reliquias terciarias, conservadas en territorios áridos, o considerar que estos elementos se han dispersado durante los interglaciares o con posterioridad a las glaciaciones. Como ya hemos visto, posiblemente parte de la flora y fauna mediterránea sea muy antigua (Axelrod, 1972; Margalef, op. cit).

#### 7.2.4. La Fauna del Macizo Central de Gredos.

Como vimos anteriormente, en este trabajo se han capturado un total de 61 especies de Scarabaeoidea coprófagos, en los pastizales por encima de los 1.500 metros del Macizo Central de Gredos. Así, una pequeña parte de un territorio de transición como éste, ha permitido encontrar muy bien representados, la gran mayoría de los géneros presentes en la Península Ibérica (Figuras 176 y 177)

Siguiendo el catálogo de Veiga y Martín Piera (1988) y teniendo en cuenta las últimas adiciones de especies (Veiga, 1988 y Avila, 1986), en la Península Ibérica hay 214 especies que se reparten por familias como sigue: Scarabaeidae (54), Geotrupidae (31) y Aphodiidae (129). Ahora bien, si únicamente consideramos en las dos últimas familias, las subfamilias con hábitos predominantemente coprófagos (Geotrupinae y Aphodinae), entonces el número de especies de la Península Ibérica se reduce a 191. De esta manera, tenemos que el presente conjunto de muestras ha permitido capturar el 31.9% del total de las especies coprófagas peninsulares.

De las 61 especies, 53 fueron capturadas a partir de los 1.700 metros de altitud y 42 a partir de los 1.900 metros (ver listado página 342), lo que indica que el número de especies que son capaces de colonizar y completar su ciclo biológico en los pastizales de altura de Gredos puede oscilar entre 40 ó 50. Como se mencionó anteriormente (apartado 5.6.5. página 240), es probable que alrededor de un 70% de las especies capturadas posean poblaciones bien establecidas en el área de estudio. Así, en los pastizales de altura de Gredos, habitaría entre el 15 y el 18% de las especies peninsulares.

¿Cuál es la distribución geográfica actual de estas especies?. Tal y como se expuso en el apartado 6.5.3.1 (página 322), se han establecido cinco categorías biogeográficas para las especies capturadas, inspiradas en los criterios de La Greca (1964):

- 1.- Especies de Amplia distribución. Se trata de especies con distribución eurocentroasiática, euroasiática, paleártica, holártica o cosmopolita.
- 2.- Especies Eurosiberianas. Se incluyen en esta categoría aquellas claramente europeas, eurosiberianas o boreoalpinas. Una constante común, es que en ningún caso se alcanza el conjunto del área mediterránea.
- 3.- Especies Euroturánicas. Son especies cuya distribución se extiende desde la mayor parte de Europa hasta la llanura aralo-cáspica. Frecuentemente colonizan el mediterráneo septentrional.

4.- Especies Mediterráneas. Se trata de especies cuya distribución tiene la cuenca mediterránea como centro principal de gravitación, sin superar en ningún caso el desierto del Sahara.

5.- Especies Endémicas con una distribución limitada a la Península Ibérica.

Como se observa en la Tabla 71, teniendo en cuenta el total de las 61 especies capturadas ( $> \delta = 1.500$  m.), los elementos de Amplia distribución y Eurosiberianos constituyen el 34% del total, mientras que las especies con distribuciones Euroturánicas o Mediterráneas suponen un 54%. Es decir, el conjunto del área de muestreo constituye un enclave de combinación faunística, con faunas de procedencia posiblemente diferentes. Esta característica viene propiciada por la heterogeneidad ambiental existente, consecuencia de la diferente exposición y altitud del territorio. Tanto es así, que puede dividirse el área de muestreo en dos zonas diferenciadas, no sólo por la desigual participación de las especies de las dos familias principales de Escarabeidos, sino a causa de que ambas faunas poseen adaptaciones ecológicas y distribuciones geográficas distintas. O lo que es igual, por faunas que tienen menos probabilidades de haber compartido historia evolutiva (ver apartado 6.5.3.1.).

	AMPL	EURS	EURT	MEDI	END	Total
$> \delta = 1.500$ m.	7	14	15	17	8	61
$> \delta = 1.700$ m.	7	11	15	12	8	53
$> \delta = 1.900$ m.	6	10	11	7	8	42

Tabla 71.- Número de especies capturadas pertenecientes a las diferentes categorías biogeográficas establecidas según la altura.

Sin embargo, a medida que dejan de considerarse las especies capturadas por debajo de los 1.700 y los 1.900 metros, decrece muchísimo la aparición de especies con distribución Mediterránea y, en menor medida, las que poseen una distribución de tipo Euroturánico o Eurosiberiano. No obstante, el carácter de combinación faunística se mantiene.

Como puede apreciarse en la Figura 190, las tres familias contribuyen de manera diferente a cada una de las categorías biogeográficas. Las especies que hemos denominado de Amplia distribución son todas Aphodiidae y su número apenas decae con la altura. Tampoco decae con la altura el número de

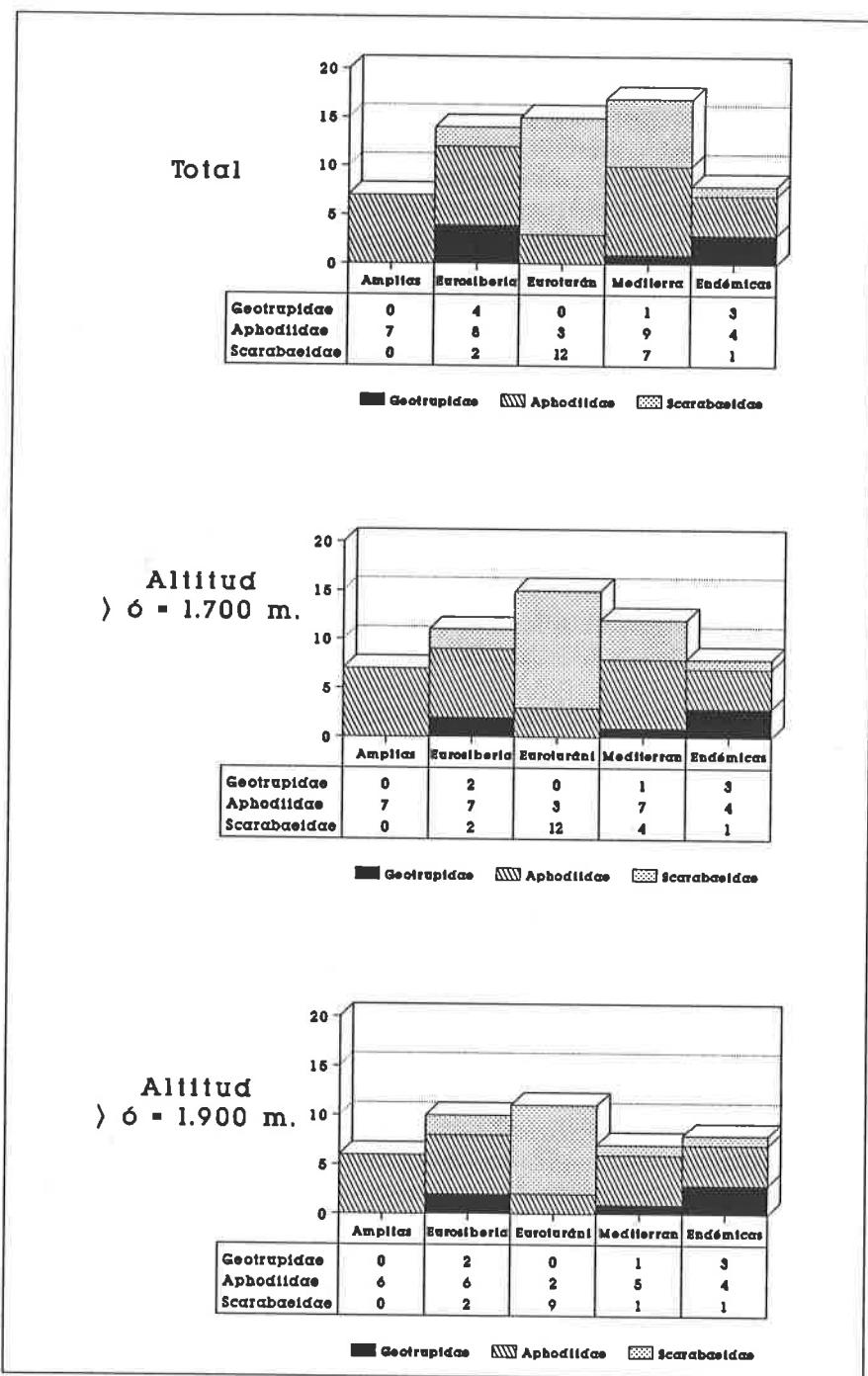


Figura 190.- Distribución de las especies de las tres familias según las categorías biogeográficas establecidas.

especies endémicas y, en este caso, 7 de las 8 especies son *Aphodiidae* y *Geotrupidae*. Los elementos Eurosiberianos disminuyen moderadamente en altura y entre ellos, las dos anteriores familias suponen alrededor del 80% de las especies. Los *Scarabaeidae* constituyen la mayoría de las especies Euroturánicas y su disminución con la altura también es moderada. Sin embargo, las especies Mediterráneas disminuyen bruscamente con el incremento de la altura, sobretodo las que pertenecen a la familia *Scarabaeidae*.

Los *Geotrupidae* son eminentemente Eurosiberianos y Endémicos, los *Scarabaeidae* Euroturánico-Mediterráneos y los *Aphodiidae* se reparten entre todas las categorías. De esta forma, las categorías biogeográficas que podríamos considerar de clima "frío" (Amplias y Eurosiberianas) incluyen predominantemente especies de *Aphodiidae* y *Geotrupidae* (alrededor del 90%). Otro tanto ocurre con las especies endémicas. Como era de esperar, el número de especies de estas categorías apenas disminuye con la altitud, debido a que la climatología de los pastizales de altura de Gredos no es diferente de las condiciones que imperan en parte de su área de distribución. Sin embargo, las categorías biogeográficas "cálidas" (Euroturánicas y Mediterráneas) incluyen alrededor de un 60% de especies de *Scarabaeidae* y disminuyen su riqueza casi a la mitad con la altura.

Una cuestión interesante son las especies endémicas. Estas especies habitan en las zonas más elevadas de la sierra y, por ello, su número no se modifica al restringir las capturas realizadas a altitudes inferiores. Así, el porcentaje de endemismos va incrementándose con la altura. Se pasa del 13% a 1.500 metros al 15% a 1.700 metros y al 19% a 1.900 metros. Este porcentaje de endemismos es superior al ofrecido para otros grupos de coleópteros del Sistema Central (7.6% para los *Staphylinidae*, Outerelo, 1979), e intermedio entre el 29% estimado para los poco móviles *Acridoidea* (Presa, 1977) y el 2.7% de los *Apoidea*, buenos voladores (Pérez-Iñigo, 1980). Además, estas especies tienen generalmente una gran relevancia en las comunidades. En los pastizales situados por encima ó a 1.900 m. de altura, las especies endémicas pueden suponer tras el deshielo (Junio), el 76% de los individuos y el 70% del total de la biomasa capturada (ver Tabla 52).

Las cordilleras transversales del Sistema Central Ibérico, constituyen el límite meridional de distribución de elementos europeos (*O.joannae*, *A.stercorosus*, *T.pyrenaeus*), endémicos (*A.carpetanus*, *A.bonvouloiri*, *O.stylocerus*, *C.martinezzi*, *T.escorialensis*, *A.heydeni*) y de amplia distribución (*O.semicornis*). Todas estas especies son esencialmente orófilas y está claro que para ellas, las altas cumbres del Sistema Central constituyen el enclave idóneo más meridional al que, en ocasiones, han restringido su distribución. Es interesante conocer si dicho aislamiento geográfico, ha sido lo suficientemente prolongado como para permitir fenómenos de diferenciación morfológica.

Según Coope (1979), no existen pruebas de evolución morfológica durante el último medio millón de años y sí una gran alteración del rango geográfico de las especies. En nuestro caso, esto parece cierto para un endemismo: *Aphodius (Agolius) bonvouloiri* Harold, 1860. Esta es una de las especies más relevantes en las comunidades coprófagas de los pastizales de altura del Sistema Central, y así ha sido reconocido desde principios de siglo (Champion, 1903). Hace 43.000 años esta especie colonizaba Gran Bretaña (Coope y Angus, 1975) y en la actualidad, es un endemismo orófilo restringido a las montañas del centro y norte peninsulares. Al subgénero *Agolius* se adscriben actualmente únicamente dos especies (Dellacasa, 1983): *A.bonvouloiri* y *A.abdominalis* Bonelli, 1812, esta última presente en casi todas las altas montañas europeas. Ambas especies parecen haber sufrido procesos de diferenciación morfológica como consecuencia del aislamiento en montaña. Se han descrito tres subespecies de *A.abdominalis* (Dellacasa, op. cit.): una de los Pirineos mencionada también en las Sierras de Javalambre y Sierra Nevada (Baguena, 1967), otra del Macizo Central francés y una última de los Apeninos. Asimismo, también se ha descrito una subespecie de *A.bonvouloiri* presente en la Cordillera Cantábrica (Pittino, 1981), a la cual podría corresponder el único ejemplar mencionado del Pirineo Léridano (Baraud, 1975).

De esta manera, parece evidente que aunque para esta especie el Sistema Central representa un área de refugio y no un centro de origen, es probable que se hayan dado fenómenos recientes de especiación relacionados con el aislamiento de poblaciones en las cadenas montañosas del sur de Europa.

Otro de los endemismos capturados es *Aphodius (Neagolius) heydeni* Harold, 1871. El subgénero *Neagolius* está compuesto por 16 especies paleárticas y orientales (Dellacasa, 1987) propias de los horizontes alpinos. En la Península Ibérica se reconoce la existencia de tres especies de este subgénero (Veiga y Martín Piera, 1988): *A.heydeni*, *A.montanus*, presente en los Pirineos pero con un área de distribución que llega hasta el Caucaso y *A.schlumbergeri*, presente en los Alpes, Apeninos, Pirineos y Cordillera Cantábrica. *A.heydeni* fue descrito de los Picos de Europa y citado de El Escorial (Baguena, 1967), el Puerto de Pajares y la Sierra de la Estrella (Baraud, 1977). Sin embargo, tanto para este último autor como para Dellacasa (1983), las antiguas citas de los Pirineos y del Sistema Central resultan dudosas. Su captura en Gredos confirma que esta especie es la única establecida en el Sistema Central, de un subgénero tipicamente boreoalpino que ha penetrado escasamente en la Península Ibérica. En este caso no sabemos si el Sistema Central ha constituido un área de refugio o de diferenciación, aunque resulten sintomáticas las dificultades a la hora de ofrecer unos criterios para la determinación de las especies (ver por ejemplo Baraud, 1977: páginas 74-75).

*Aphodius (Ammoecius) frigidus* Brisout, 1886 pertenece a un subgénero representado por 38 especies (Dellacasa, 1987) presentes en el Paleártico occidental, África del Sur y Norteamérica (Barraud, 1971). *A.frigidus* fue citada de Marruecos por Balthasar (1963), pero su presencia allí no parece cierta (Barraud, 1982b) y se trataría de una especie exclusivamente Ibérica (Compte, 1975). Propia de la mitad septentrional de la península (Baguena, 1967), es citada esporádicamente en las regiones meridionales, aunque se encuentra en Sierra Nevada. Esta especie es claramente el vicariante meridional de otra especie muy similar: *A.brevis*, presente por toda Europa y los Pirineos. Estamos, como en el caso anterior, ante la posibilidad fundada de que este endemismo sea producto de una especiación alopátrica reciente.

La última especie endémica de la familia Aphodiidae es *Aphodius (Anomius) annamariae* Barraud, 1982. *Anomius* es un subgénero con 14 especies (Dellacasa, 1987), todas del Mediterráneo occidental (Dellacasa, 1983). Se trata de una especie descrita recientemente sobre los ejemplares ibéricos adscritos a *A.castaneus* (Barraud, 1982a). Tras su descripción, parece que todas las citas ibéricas corresponden a *A.annamariae* (Galante, 1984; Martín Piera y col., 1986; Avila y Fernandez-Sigler, 1988b). También en este caso existe una gran similitud fenética entre este endemismo y *A.castaneus*, lo que hace sospechar un proceso reciente de divergencia.

El único endemismo de la familia Scarabaeidae es *Onthophagus (Palaeonthophagus) stylocerus* Gräells, 1851. De esta especie, tan sólo sabemos que pertenece a una de las líneas más recientes de *Onthophagini* ibéricos de origen turánico (*Palaeonthophagus* "grupo vacca"; Martín Piera, 1983 y 1985; Martín Piera y Zunino, 1986), entre cuyos affines filogenéticos se encuentra el otro endemismo orófilo de toda la tribu (*O.albarracinus* Barraud, 1979). Podríamos estar ante un caso similar al de *A.bonvouloiri*, pero carecemos de registro fósil. La hipótesis de una especiación alopátrica reciente entre los *Palaeonthophagus* orófilos no es tampoco inverosímil.

Otra de las especies capturadas que consideraremos endémica es *Trypocopris pyrenaeus* (Charpentier, 1825). En realidad se trata de una especie de altura, propia de Europa occidental con una gran variedad de subespecies (Barraud, 1977). Aunque los diversos morfotipos están mezclados, en la Península Ibérica existen poblaciones con coloración predominantemente azul oscuro en los Pirineos (forma nominativa), que pasan a un verde metálico en la Cordillera Cantábrica y a un color dorado y rojo-púrpura (variedad *coruscans* Chevrolat, 1840) en el Sistema Central, el límite meridional de su distribución. Todos los ejemplares capturados se corresponden con este último morfotipo, lo que constituye una sospecha de evolución morfológica reciente promovida por el aislamiento. El género *Trypocopris* posee una

distribución euroanatólica y comprende únicamente cinco especies propias de regiones elevadas y forestales (Zunino, 1984a). Para este autor, el origen de este género está asociado a la orogenia alpina y su variabilidad intraespecífica se encuentra relacionada con las glaciaciones cuaternarias.

En el ámbito de los *Geotrupinae*, uno de los eventos filogenéticos más tempranos, es la separación de la línea que ha dado lugar a los géneros *Thorectes* y *Trypocopris*, en donde este último presenta caracteres apomórficos respecto a *Thorectes* (Zunino, 1984a; Palestrini y Zunino, 1985). En realidad, *Trypocopris* es considerado por Zunino (*op. cit.*) como el grupo vicariante del conjunto mediterraneo de *Thorectes*. El género *Thorectes* está constituido por una treintena de especies con dos líneas filéticas fundamentales: una mayoritaria esencialmente mediterraneo-anatólica, y otra himalaya (Zunino, *op. cit.*). Las especies de este género poseen una alimentación más saprófaga que coprófaga (Palestrini y Zunino, 1985), y esta falta de dependencia hacia un recurso efímero, puede estar relacionada con el apterismo o micropterismo que manifiestan sus especies. En todo caso, la escasa movilidad debe estar en el origen del alto grado de diversificación taxonómica del género, que es, con diferencia, el más elevado de toda la subfamilia.

De las 16 especies establecidas en la Península Ibérica (ver Barraud, 1966; López Colón, 1981 y 1983 ó Veiga y Martín Piera, 1988), 13 son endémicas y sólo 3 ó 4 alcanzan el norte peninsular. Una de estas especies es *Thorectes escorialensis* Jekel, 1865, un endemismo de las sierras del centro y del noroeste de la península (Galante, 1984a). Esta especie fue capturada a 2.200 metros de altitud consumiendo heces de *Capra pyrenaica victoriae*. Así, en este caso, no resulta aventurado suponer que el aislamiento peninsular es la causa de la diferenciación de esta especie.

La especie endémica de *Geotrupidae* que resta es *Geotrupes ibéricus* Barraud, 1958. Como en los casos anteriores, *G.ibericus* fue descrita recientemente y posteriormente validada mediante el estudio de la anatomía genital (Boggeti y Zunino, 1977) a partir de los ejemplares ibéricos de otra especie europea, filogenéticamente muy afín (*G.spiniger*). Se ha propuesto que éste género se dispersó hacia occidente recientemente (no antes del Eoceno), posiblemente durante el Mioceno, Plioceno e incluso Pleistoceno (Zunino, 1984). La marcada restricción geográfica de *G.ibericus* y su proximidad filogenética con *G.spiniger*, permiten pensar que esta especie no formó parte del primitivo conjunto de especies que entró en Europa, tratándose en este caso de una divergencia reciente propiciada por factores geográficos.

Aunque las evidencias no son muchas, sí parece que los biomas elevados del Macizo Central de Gredos y, en general de todo el Sistema Central, han ejercido como lugar de refugio faunístico de especies foráneas o con distribuciones más

amplias en el pasado (*A.bonvouloiri*). Evidentemente, este papel como refugio debe de ejercerse actualmente sobretodo en aquellas especies propias de climas fríos, que ampliaron su distribución con las glaciaciones Plio-Pleistocénicas. Entre el resto de las especies endémicas, que parecen vicariantes meridionales de su especie afín europea: *A.heydeni*, *T.pyrenaeus*, *A.frigidus*, y *G.ibéricus*, sólo las dos primeras se encuentran refugiadas actualmente en los horizontes más elevados del Sistema Central. Además, también aparecen especies endémicas pertenecientes a taxones mediterráneos posiblemente relictos (*Thorectes escorialensis* y *Aphodius (Anomius) annamariae*). Por ello, no es improbable que el Sistema Central refugie elementos de entrada mas remota (ver Jeannel, 1947).

Estos aislamientos más o menos acusados, parecen ser responsables de los procesos de diferenciación reciente de las poblaciones peninsulares y de los fenómenos de evolución morfológica que presentan algunas especies. Aunque, no hay que descartar que el polimorfismo de una especie, puede ser un atributo que permite la dispersión y no la consecuencia del aislamiento (Coope, 1970).

#### 7.2.5.- Similitud con otras comunidades ibéricas.

Resulta del todo imposible comparar las comunidades de Scarabaeoidea coprófagos de diferentes partes de la península. Los distintos estudios tienen tamaños de muestreo desiguales y abarcan áreas de tamaño y heterogeneidad ambiental muy dispares. Pero además los muestreos se han realizado con metodologías distintas. En unos casos el material se colectó manualmente y la unidad muestral se define a criterio del investigador (Lobo, 1982; Veiga, 1982; Avila, 1984 ó Fernandez-Sigler, 1986), en otros se utilizan trampas de caída, (Baz, 1988) y en muchos los datos se presentan en forma de catálogo comentado (Galante, 1979, 1981 y 1983 ó Ruano Marco y col., 1988).

En la Tabla 72 se señala el número de muestras tomadas y las especies capturadas en diferentes estudios ibéricos. Como vemos, los estudios realizados mediante trampas o excrementos depositados artificialmente parecen tener una mayor efectividad en relación con el esfuerzo de muestreo. Las diferencias en el número de especies capturadas, pueden deberse a la heterogeneidad de hábitats muestreados, al tamaño del muestreo o a cualquier otra circunstancia biogeográfica. Cuando se sospecha que el tamaño del muestreo influye sobre las especies capturadas es posible utilizar el método conocido como rarefracción (Hurlbert, 1971), que estima el número de especies esperadas en una muestra de  $n$  individuos dada.

	LOCALIDAD	MUESTRAS	ESPECIES
A	Valle del Alberche (Avila)	290	50
	Colmenar Viejo (Madrid)	240	38
	Sierra Nevada (Granada)	818	54
	Sierra de Alfacar (Granada)	522	35
	Cabo de Gata (Almería)	240	22
B	La Hiruela (Madrid)	63	30
	Sierra Guadarrama	30	57
	Alto Gredos	90	50

Tabla 72.- Número de unidades muestrales tomadas y especies capturadas en diferentes estudios ibéricos. A: capturas manuales, B: capturas mediante trampas o excrementos artificialmente construidos. Datos tomados de Lobo, 1982; Veiga, 1982; Avila, 1984; Fernandez-Sigler, 1986; Baz, 1988; Rozas y Avila, 1990, Martín Piera y col., 1992)

	N = 500	N = 1.000
<b>ESPAÑA</b>		
1 Gredos	20	24
2 (Veiga, 1982)	22	27
3 (Lobo, 1982)	37	43
4 (Fernandez-Sigler, 1986)	15	18
5 (Rozas y Avila, 1990)	20	22
6 (Avila, 1984)	38	41
<b>INGLATERRA</b>		
7 (Hanski, 1980)	17	18
<b>FINLANDIA</b>		
8 (Rainio, 1960)	17	18
9 (Hanski y Koskela, 1977)	16	17
<b>FRANCIA</b>		
10 (Lumaret y Kirk, 1987)	17	20
<b>BELGICA</b>		
11 (De Bast, 1980)	12	13
<b>ITALIA</b>		
12 (Carpaneto y Piattella, 1985)	25	31

Tabla 73.- Número de especies estimadas en diversos estudios para muestras 500 y 1.000 individuos siguiendo el método de rarefracción ((Hurlbert, 1971).

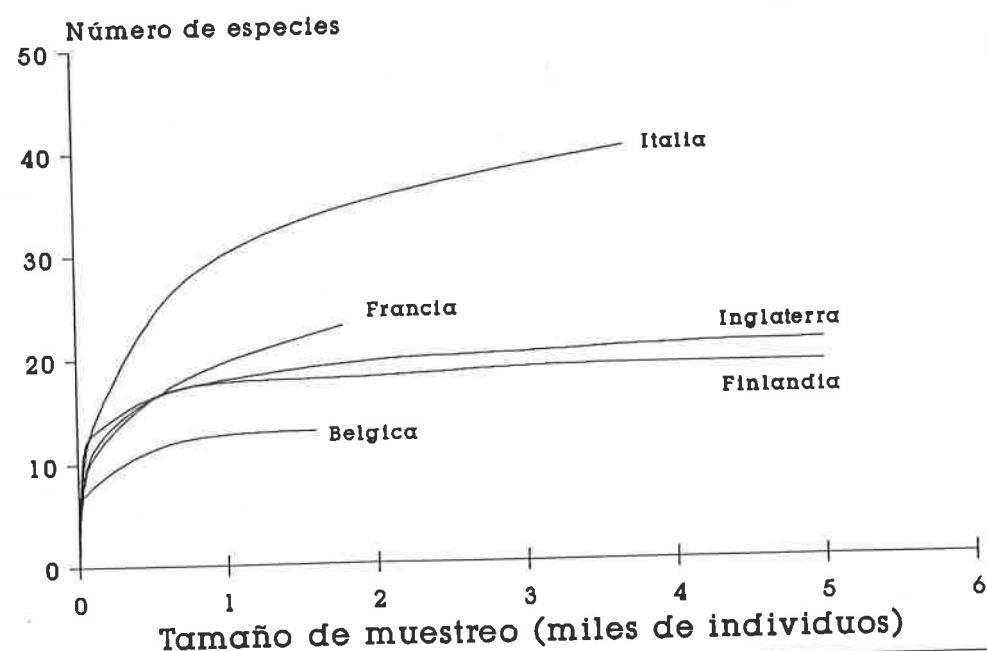
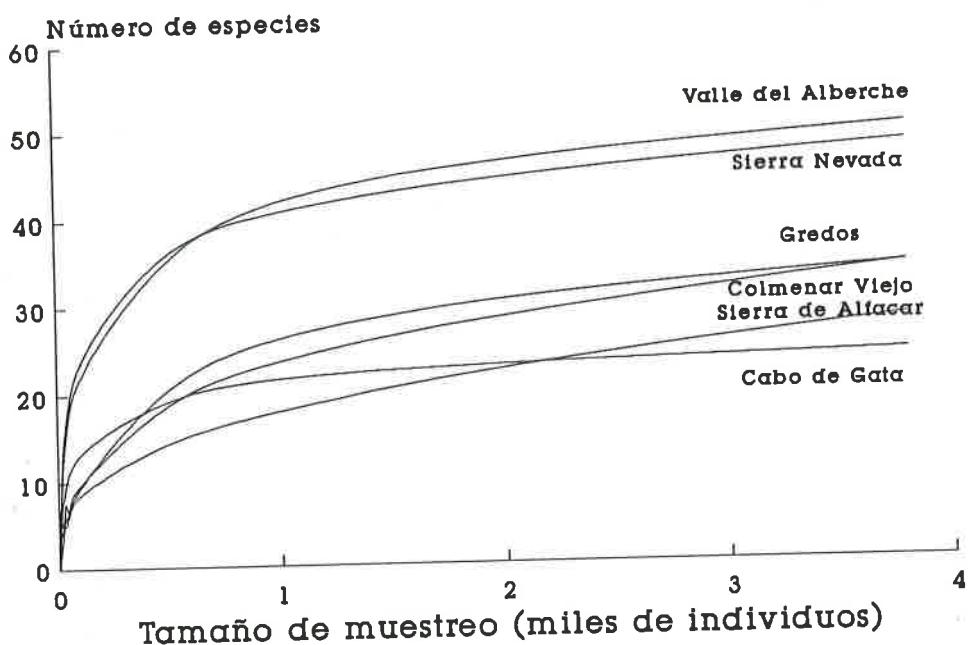


Figura 191.- Curvas de rarefacción (Hurlbert, 1971) estimadas con los datos de diversos estudios ibéricos y europeos (ver Tabla 73).

En la Figura 191 se muestran las curvas de rarefracción de diferentes estudios europeos y nacionales y la Tabla 73 ofrece la riqueza esperada en muestras de 500 y 1.000 individuos. Como puede verse, el numero de especies se incrementa mucho más con el tamaño del muestreo en los estudios meridionales. En realidad, en el norte y centro de Europa, las comunidades de Scarabaeoidea coprófagos tienen aproximadamente 2/3 de las especies que en el sur de Europa. En los trópicos, la riqueza sería prácticamente el doble que en norte europa (ver Hanski, 1989 ó Hanski y Cambefort, 1991d) y las comunidades ibéricas tendrían 2/3 de las especies establecidas en las comunidades tropicales.

En lo que respecta a los datos ibéricos, existe disparidad en las curvas de rarefracción. Algunos estudios incrementan rápidamente su riqueza estimada con el número de individuos (Valle del Alberche: Lobo, 1982; Sierra Nevada: Avila, 1984). Ello se debe, posiblemente, a que no se han capturado especies superabundantes. De esta manera, conforme se incrementa el número de individuos el método de rarefracción estima más especies. En todo caso, la consecuencia es que no puede hacerse ninguna suposición sobre la existencia de un gradiente latitudinal en la riqueza tal y como se ha efectuado en otros grupos (Schall y Pianka, 1977; Busack y Jaksic, 1982; Martín y Gurrea, 1990) y que el número de especies capturado en el presente estudio, parece estar dentro de los rangos que ofrecen los estudios de Europa meridional.

Aunque los motivos metodológicos produzcan "ruido" en las estimas de riqueza tomadas en los estudios ibéricos, la heterogeneidad ambiental y el tamaño del área de muestreo pueden ser también factores influyentes. La relación potencial entre el número de especies y el tamaño del área, fue postulada por Preston (1962) e incorporada por MacArthur y Wilson (1967) en su teoría del equilibrio. Esta relación potencial significa, en pocas palabras, que la riqueza se incrementa más lentamente en las áreas de mayor tamaño. El aislamiento desfavorece la colonización y por tanto, impide que las comunidades se saturen de especies. Este efecto, junto al lógico incremento de la heterogeneidad ambiental con el tamaño del área, son las causas que originan la relación especies-área (Connor y McCoy, 1979).

MacArthur y Wilson (1967), asumiendo la distribución lognormal de la abundancia de las especies, estimaron que los valores del exponente  $z$  de la relación potencial entre la riqueza y el área oscilaban entre 0.17 y 0.35. Cuanto más se acercara a la unidad dicho exponente, mayor sería el aislamiento del área y menos saturadas de especies se encontrarían las comunidades. Así, en las islas se dan valores de  $z$  entre 0.20 y 0.35 y entre 0.12 y 0.19 para las faunas continentales. En la Península Ibérica se han estimado los valores de  $z$  para diversos grupos de vertebrados (Busack y Jaksic, 1982 y Busack y Hedges, 1984) y estos oscilan entre 0.16 y 0.27.

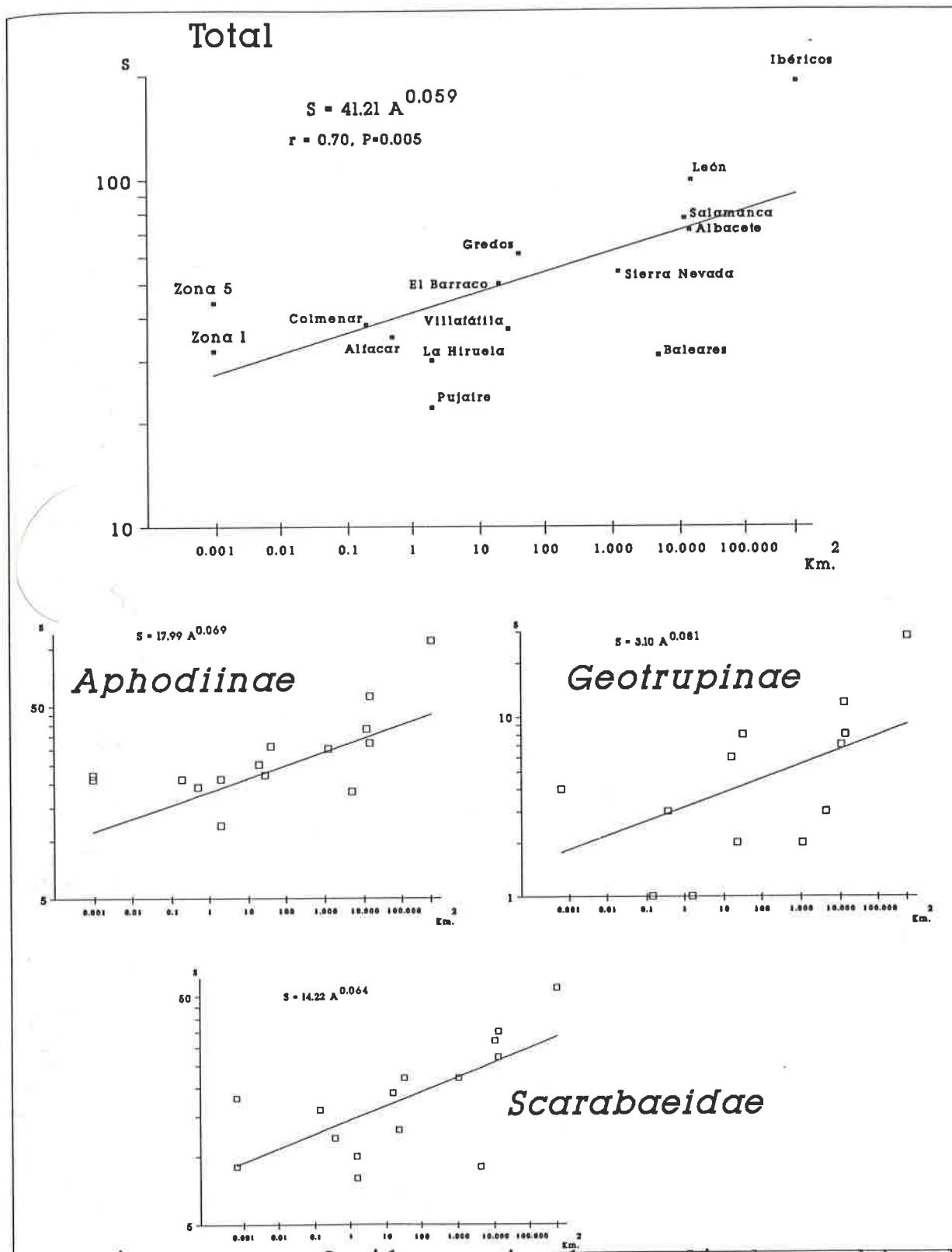


Figura 192.- Relación especies-área realizada con datos de diversos estudios ibéricos (Tabla 74) para los Scarabaeoidea en general y para los Aphodiinae, Geotrupinae y Scarabaeidae por separado.

1 Sierra de Guadarrama	Martín Piera y col., 1986 y 1992.
2 Valle del Alberche	Baz, 1988.
3 Colmenar Viejo	Lobo, 1982.
4 Salamanca	Veiga, 1982.
5 Cáceres	Galante, 1979; 1981 y 1983.
6 Cornisa Cantábrica	Galante y col., 1989
7 León	Rodríguez Romo y col., 1988
	Galante y Rodríguez-Menéndez, 1989
	Salgado y Delgado, 1979 y 1982.
	Delgado y Salgado, 1982.
	Salgado y Galante, 1987.
8 Albacete Sierra	Ruano Marco y col., 1988.
9 Albacete Llano	"
10 Albacete Sureste	"
11 Sierra Nevada	Avila, 1984.
12 Villafáfila	Salgado, 1983.
13 Sierra de Alfacar	Fernández-Sigler, 1986.
14 Cabo de Gata	Rozas y Avila, 1990.
15 Baleares	Martín Piera y Lobo, 1992.
16 Pirineos Orientales	Mesa, 1985
17 Depresión del Ebro	"

Tabla 74.- Número asignado, ámbito geográfico del estudio y bibliografía de donde provienen los datos, de cada una de las regiones comparadas faunísticamente con el Macizo Central de Gredos.

Como puede observarse en la Figura 192, la riqueza no se incrementa con el tamaño del área como era de esperar. El exponente  $z$  tiene unos valores bajísimos en todos los casos (entre 0.059 y 0.081), estimados en muy pocas ocasiones (Connor y McCoy, 1979). Por estos resultados, las comunidades de Scarabaeoidea coprofagos de la península se encuentran saturadas de especies y en ellas apenas existe el carácter insular. Si en un pastizal de 100 metros cuadrados y en sólo 18 heces de un kilogramo repartidas a lo largo del año, pueden capturarse 44 especies de Escarabeidos coprofagos: el 23 % de todas las penínsulares, la relación anterior resultaba esperable. Pero es que además, bastan muy pocos excrementos (2-3) para recoger más del 75% de la fauna local en un momento dado (Figura 2). Es decir, simplificando, en un periodo dado cualquier excremento de una localidad puede ser una buena muestra de la fauna local y cualquier fauna local puede ser una buena muestra de la fauna regional.

Aunque no sean comparables las comunidades de diferentes estudios ibéricos, puede realizarse, no obstante, un análisis de afinidad entre sus inventarios utilizando únicamente datos cualitativos. La Figura 193 muestra los resultados de comparar el listado de especies del Macizo Central de Gredos (página 342) con el de otras regiones (Tabla 74). La similitud faunística entre las regiones, se ha realizado estimando el porcentaje de especies comunes sobre el total que surge de ambos inventarios (índice de Jaccard).

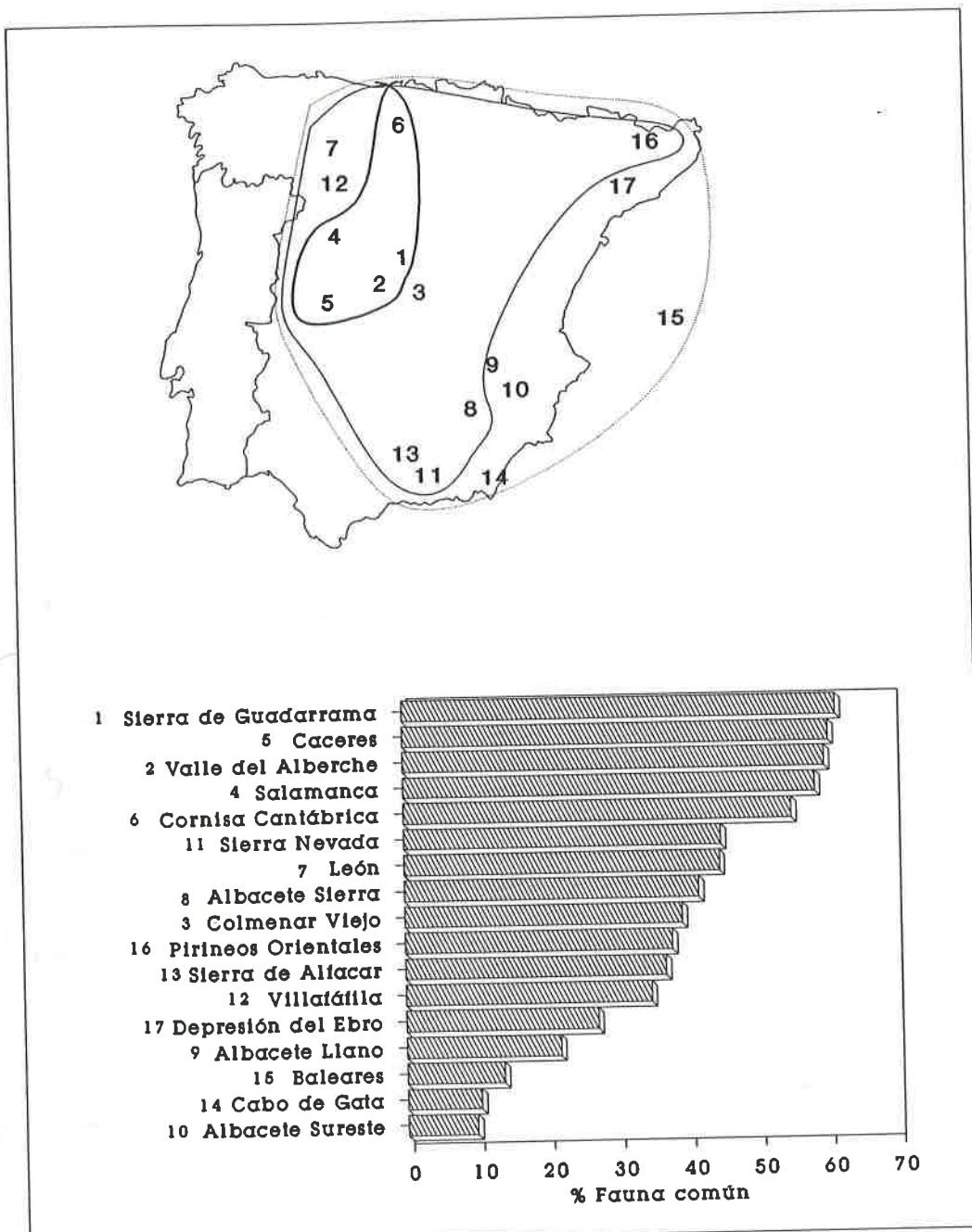


Figura 193.- Similitud faunística de diversas regiones ibéricas con respecto a la fauna del Macizo Central de Gredos utilizando el índice de Jaccard. En el mapa se han trazado líneas de diferente grosor según la afinidad con la fauna de Scarabaeoidea de Gredos. La similitud con León y Villafáfila (números 7 y 12) se ha estimado con las especies de Scarabaeidae y Aphodiinae, la similitud con la Depresión del Ebro y Pirineos orientales con las especies de Onthophagus y Aphodius, mientras que la similitud con la Cornisa Cantábrica y Cáceres (números 5 y 6) se ha estimado únicamente con las especies de Scarabaeidae.

Como puede verse, la fauna del Macizo de Gredos guarda una gran similitud (+ 50 % especies comunes) con la de algunos estudios locales de áreas próximas (Valle del Alberche, Sierra de Guadarrama) y lejanas (Cornisa Cantábrica), y con la de algunos catálogos de provincias limítrofes (Salamanca, Cáceres). La similitud es menor (entre el 30-50% de especies comunes) con el resto de los inventarios de la meseta norte no estrictamente montañosos (León, Villafáfila), con los Pirineos orientales y con las zonas meridionales montañosas (Albacete Sierra, Sierra Nevada y Sierra de Alfacar). Por último, dicha similitud resulta muy pobre (menos del 30% de especies comunes) con los inventarios insulares y los pertenecientes a las áreas áridas del sureste y noreste de la península (Depresión del Ebro, Albacete Llano, Albacete Sureste, Cabo de Gata y Baleares).

Podríamos decir que la fauna que habita los pastizales de altura de Gredos se asemeja, en primer lugar, a la de aquellos territorios que incluyen o están incluidos en el Sistema Central Ibérico. Aunque en la comparación faunística con la Cornisa Cantábrica únicamente se han podido considerar los Scarabaeidae, resulta interesante esta similitud ya que relaciona faunísticamente las zonas de los sistemas montañosos transversales de la mitad septentrional de la península.

Después, la semejanza faunística se reduce cuando se consideran las localidades de la meseta norte, los Pirineos o las zonas montañosas meridionales. Resulta interesante que la fauna de una localidad próxima situada a 900 m. de altitud (Colmenar Viejo), se asemeje menos a la fauna de Gredos que la fauna de otras zonas de montaña más alejadas. Como ha sido comprobado en este trabajo, la variación ambiental provocada por el gradiente altitudinal modifica fuertemente la composición de las comunidades coprófagas. Por último, los inventarios de aquellas localidades tipicamente mediterraneo-orientales son los que menos se asemejan a la fauna de Gredos.

### 7.3. Discusión

#### 7.3.1. Biogeografía Ibérica

Aunque la estructura de las comunidades haya sido siempre consecuencia de la actuación de factores ecológicos, como se deriva del concepto de similitud limitante y de la teoría del nicho (Hutchinson, 1957; MacArthur y Levins, 1967), usualmente se han diferenciado factores ecológicos e históricos a la hora de explicar la distribución actual de los organismos (Blondel, 1979). Si consideramos que una población se dispersa cuando se incrementa la distancia media entre sus

individuos (Danthanarayana, 1986), a una gran escala espacio-temporal, el rango geográfico de una especie puede modificarse por la sucesiva acumulación de movimientos comportamentales (intra-hábitats) y/o ecológicos (inter-hábitats) (Southwood, 1977; Hanski, 1980c). Así, decimos que una comunidad está influida por factores históricos cuando, con una perspectiva a gran escala, la actuación durante generaciones de los factores ecológicos provoca la modificación del rango geográfico de un taxón.

Si la Península Escandinava se liberó de los hielos pleistocénicos hace sólo 8.000 ó 9.000 años, la colonización faunística se ha producido debido a movimientos dispersivos muy recientes (Udvardy, 1969). En este caso, la explicación de la estructura de las comunidades debe de necesitar poco de los factores históricos. Sin embargo, el caso de la Península Ibérica ha de ser muy diferente. La altitud media elevada de la península, su baja latitud respecto a Europa, junto con la actuación alternante de sus zonas limítrofes como barreras o corredores faunísticos, han promovido que este territorio haya sido en ocasiones una isla, un apéndice europeo o una zona de corredor funístico para las faunas etiáticas o paleárticas. Además, la orografía y la heterogeneidad ambiental, presente en la península al menos desde el Eoceno (López Martínez, 1989), han favorecido el aislamiento y la deriva genética de las poblaciones, con lo que la Península Ibérica constituye claramente un área de yuxtaposición faunística: un territorio en el que se encuentran mezclados elementos faunísticos pertenecientes a líneas filogenéticas muy diversas, de diferente procedencia, antigüedad y grado de aislamiento.

En realidad, tras la rotura de Pangea a finales del Mesozoico, aquellas áreas de placas diferentes que actualmente están en contacto, son proclives a manifestar este carácter de mezcla faunística. Entre las regiones Neártica y Neotropical aparece la Zona de Transición Mexicana (Halffter, 1964) y entre las regiones Paleártica y Oriental ó Paleártica y Afrotropical, aparecen la Zona de Transición China y la Zona de Transición Euromediterránea (Palestrini y Zunino, 1988; Zunino, 1985a). Los antecedentes de esta última están en el denominado centro de dispersión mediterráneo (De Lattin, 1957 en Müller, 1974). En estas áreas, la explicación de la distribución de los organismos ha de tener en cuenta los factores históricos. O sea, las modificaciones del rango geográfico de las especies a una gran escala espacio-temporal.

En la Zona de Transición Mexicana Halffter ha distinguido, utilizando los Scarabaeoidea coprófagos, una serie Patrones de Dispersión (1962, 1964, 1974, 1976, 1978 y 1987). En esencia un Patrón de Dispersión es un conjunto de organismos que se ha originado o integrado como tal en un área determinada, coexisten durante un prolongado lapso de tiempo y tienen una historia biogeográfica común. Este concepto, derivado del de "Horofauna" de Smith o el de "Cenocron" de Reig (Halffter, 1976), agrupa así a aquellas especies que han accedido conjuntamente a una región, compartiendo un escenario

geográfico y ecológico. Si se consideran las relaciones filogenéticas, es decir, si los organismos con un mismo Patrón de Dispersión constituyen un grupo monofilético, entonces podemos definir un Pulso Taxonómico (Erwin, 1985). Evidentemente, este último concepto tiene un sentido evolutivo mayor, ya que supone la agrupación de verdaderas líneas filogenéticas, con adaptaciones ecofisiológicas y anatómicas relacionadas con su centro de origen y su proceso de dispersión.

La investigación de los aportes faunísticos que ha recibido una Zona Transición, requiere de la conjunción de un buen número datos de diferente procedencia. Las suposiciones derivadas de la sistemática filogenética, el examen a escala geológica de los cambios ambientales y geográficos del área, junto al conocimiento de la distribución actual de los taxones implicados, puede generar hipótesis razonables sobre la procedencia, vías de penetración y antigüedad de los taxa que conforman dicha comunidad. De este conjunto de datos puede emerger la definición de una serie de Patrones de Dispersión y, en último término, de Pulsos Taxonómicos.

Podemos seguir la evolución faunística de la Península Ibérica durante el Terciario (Figura 187) según Crusafont Pairó (1958) y López Martínez (1989). Durante el Eoceno, la fauna de vertebrados de la península tenía un marcado carácter endémico, la comunicación con Europa parece que fue difícil y el clima era típicamente tropical. A finales del Oligoceno se produce un incremento de la aridez. Los procesos erosivos permitirían la comunicación septentrional y la fauna, sin perder su carácter endémico, parece más similar a la de Europa. Sin embargo, a inicios del Mioceno, el endemismo en la península es muy importante y los elementos faunísticos representan las formas finales de líneas europeas. El clima era cálido y húmedo con el dominio de especies forestales y la conexión con África difícil. Sin embargo, durante esa época se reconocen transmigraciones faunísticas entre Eurasia y África (Aguirre Enriquez, 1986). En el Mioceno medio, este carácter endémico se reduce ostensiblemente, debido a penetraciones europeas y africanas. El clima sigue siendo similar, pero los bosques parecen haber retrocedido en el centro peninsular, en donde se mantiene un marcado carácter endémico en su fauna. El final del Mioceno significa la regresión del bosque y la aparición de un clima más seco, con la invasión de formas procedentes del Mediterráneo oriental y de África. La reinundación pliocénica del Mediterráneo, significó el aislamiento de la península respecto a sus regiones límitrofes. Despues, las glaciaciones supusieron la modificación de los rangos de distribución de muchas especies, la penetración de elementos europeos y la desaparición de los más termófilos.

Como vemos, la Península Ibérica ha sufrido durante el Terciario una serie de modificaciones en su composición faunística. Desde una fauna eminentemente endémica se pasa a una fauna muy relacionada con la europea y posteriormente, tras una nueva fase de endemismo a inicios del Mioceno, se produce la penetración de elementos africanos y orientales

coincidiendo con la desecación del Mediterráneo. No cabe duda que los cambios climáticos y geográficos producen modificaciones o crisis en las faunas de una región determinada. Dichas crisis faunísticas parecen haberse reducido en duración desde el Mioceno Inferior (Aguirre Enriquez, 1986). Para Cambefort (1991c), aunque los Scarabaeoidea surgieran durante el Mesozoico, su distribución actual está condicionada sobretodo por los eventos Miocénicos y Plio-Pleistocénicos. El efecto de las glaciaciones pleistocénicas es una cuestión desconocida. Desde luego, han debido ser de gran trascendencia a la hora de complicar y juxtaponer elementos biogeográficos de diferente procedencia. Para Coope (1970, 1979), estas glaciaciones pueden haber variado tanto la distribución de las especies que resulta imposible realizar cualquier correspondencia entre distribución actual e historia biogeográfica.

Aunque la distribución actual esté fuertemente condicionada por los acontecimientos pretéritos más inmediatos como las glaciaciones pleistocénicas, existe una concordancia entre biogeografía y filogenia: los taxa de orden más elevado (familias, subfamilias o tribus) manifiestan en sus distribuciones actuales la influencia de los acontecimientos tectónicos más relevantes de finales del Mesozoico que tienen que ver con la fragmentación de Pangea (apartados 7.1. y 7.2.3.). La separación continental de entonces, supuso la aparición de unas barreras que han significado vicarianzas, hoy sólo manifestadas si analizamos taxa de alto rango. Aquí la inferencia biogeográfica es posible, debido a que existe correspondencia entre distribución actual y filogenia. Sin embargo, a medida que descendemos en el nivel sistemático del grupo objeto de análisis y nos acercamos a los acontecimientos geológicos mas cercanos, la correspondencia entre distribución actual y filogenia puede desaparecer.

En nuestro caso, teniendo en cuenta la aportación de Zunino (1985a) y los datos filogenéticos y geológicos conocidos, hemos investigado la composición ibérica de los Scarabaeoidea coprófagos al objeto de apuntar, preliminarmente, algunos Patrones de Dispersión muy generales en el sentido de Halffter (1964). Debido a que carecemos de datos paleontológicos y a que la sistemática filogenética de algunos taxa está por hacer (principalmente Aphodiidae), los Patrones de Dispersión que se proponen para los Scarabaeoidea de la Península Ibérica, constituyen un acercamiento en él que el análisis biogeográfico de las distribuciones actuales es la herramienta más utilizada. Para ello se ha realizado: i) un análisis comparado de la diversificación de los géneros y subgéneros ibéricos en la península y en el mundo (Figuras 176, 177, 178, 179 y 183; apartado 7.2.2), ii) un examen del grado de restricción geográfica que manifiestan las especies de cada uno de los géneros o subgéneros (Figuras 181 y 184; apartado 7.2.2), y iii) una somera comparación faunística entre la fauna Neártica y Paleártica; entre la fauna Ibérica, la fauna Europea y la fauna del África

Paleártica, y entre la fauna Ibérica y la fauna Balear (Figura 189 y Tablas 69 y 70; apartado 7.2.3.).

1  
Patrón de Dispersión Arquimediterráneo.

Este patrón estaría compuesto por aquellos géneros o grupos de especies filogenéticamente más antiguos, sobre los que hay indicios razonables de su presencia Pre-Miocénica en la región mediterránea. Puede incluso que se encontraran a inicios del Terciario o, tal vez, antes. Su distribución actual puede considerarse mediterráneo o mediterráneo-anatólica.

A comienzos del Terciario, en la región mediterránea debió de existir una fauna coprófaga ligada primordialmente al bosque subtropical. Los actuales Scarabaeoidea relictos del mediterráneo no pueden proceder de esas líneas subtropicales. Más bien se asemejan a la actual flora mediterránea, originada a partir de aquellos elementos repartidos por la franja seca del Tethys septentrional durante el Cretácico y el Terciario temprano (Axelrod, 1972). Al igual que el bosque Terciario, estos grupos subtropicales también sucumbirían debido a las glaciaciones y la desaparición del bosque, la sequedad y la extensión de los pastos durante el Mioceno. Únicamente tuvieron la oportunidad de permanecer, aquellos taxa preadaptados hacia ambientes más áridos. En realidad, la presencia de taxa propios de climas áridos se inicia durante el Oligoceno (López Martínez, 1989).

Es decir, el área mediterránea actuó como centro de refugio para algunos elementos premiocénicos. La duración media estimada de una especie animal es 2.75 millones de años, aunque se dan tiempos mayores (Simpson, 1952). Por ello, lo más probable es que los eventos Terciarios y Cuaternarios hayan promovido la diversificación y la extinción de algunas especies de estos taxones.

La persistencia de los elementos más antiguos del bosque subtropical Terciario en la Zona de Transición China, se asemeja a la persistencia de las líneas más antiguas de Geotrupinae en ese territorio y ambas se deberían a factores ambientales (Axelrod, *op cit*). Este hecho arroja dudas sobre el centro de origen asiático propuesto para los Geotrupinae (Zunino, 1984a). En ese caso y debido a que estas líneas no están presentes en la región Neártica, debe darse más importancia como centro de origen, a las tierras emergidas entre Euroamérica y Asiamérica (Cox, 1974), tal y como ha sido postulado para los *Onthophagus* del subgénero *Parentius* (Martín Piera, 1985a) y para *Thorectes* (Krikken, 1981). Es posible que la península haya sufrido contactos asiáticos y africanos independientes de Europa, alternados con períodos de insularidad (López Martínez, 1989).

A este Patrón tienen muchas probabilidades de pertenecer los géneros *Typhoeus* y *Thorectes* de Geotrupinae. Entre los Scarabaeidae, *Bubas* y algunas líneas filéticas de *Onthophagus*: *Amphionthophagus*, tal vez *Parentius*, los *Palaeonthophagus* más primitivos ("grupo *latigena*" y, tal vez, "grupo *ovatus*"). El subgénero *Anomius* de *Aphodius* y *Heptaulacus*, podrían ser buenos candidatos entre los Aphodiinae y, tal vez, *Melinópterus*.

En algun caso como *Trypocopris*, el género puede haberse generado también en el continente Europeo y sus ancestros estar presentes desde inicios del Terciario, ya que se trata de vicariantes septentrionales de líneas mediterráneo-relictas (*Thorectes*), pero su penetración en la península sería posiblemente Plio-Pleistocénica, ya que sus especies faltan en el África Paleártica.

2

### Patrón de Dispersión Paleopaleártico.

En este patrón se incluyen aquellas líneas presentes también en Europa desde antes del Mioceno, pero que proceden de ancestros Asiamericanos o Euroamericanos y, por ello, su presencia en la región mediterránea es posiblemente posterior.

Dentro de este patrón se puede distinguir una línea Euroamericana, con muchas probabilidades de estar presente en ese continente desde inicios del Terciario, antes de la conexión entre Europa y Asia a finales del Eoceno (Noonan, 1988). Los ancestros de estos taxones han sufrido procesos de vicaría, cuando la comunicación entre Europa y América se vio impidiida durante el Oligoceno/Eoceno (Norris, 1982). En general, sus especies están adaptadas a climas templado-fríos como en el caso de *Trypocopris*, y por ello sus ancestros debieron de habitar las actuales zonas boreales del hemisferio norte durante el Terciario (Elouard, 1984). La ausencia en el África Paleártica de algunos de estos géneros (*Anoplotrupes*, *Geotrupes*) puede indicar que su presencia en la península es Plio-Pleistocénica. Los subgéneros de *Aphodius*: *Melinopterus*, *Chilocephalus*, *Agrilinus*, *Acrossus* o *Amidorus*, son buenos candidatos a pertenecer a esta línea Euroamericana. No creemos que haya elementos de *Scarabaeidae* que pertenezcan a esta línea. Los escasos géneros de *Scarabaeidae* anfiatlánticos penetraron posiblemente a través de Beringia (Halffter, 1964 y 1976, Cambefort, 1991c). Los ancestros de estos géneros probablemente eran asiamericanos a inicios del Terciario, antes de la conexión entre Asia y Europa. Sólo tal vez en los casos de *Euoniticellus* y *Sisyphus* no haya que descartar un ancestro euroamericano (Zunino, 1990; Barbero y col., 1991).

Otra línea distingible dentro de este patrón es la que comprende taxones claramente asiáticos o asiamericanos, que penetrarían tras la conexión con el continente europeo a finales del Eoceno (Noonan, 1988), después de que el paso entre Europa y América se vierá dificultado durante el Oligoceno/Eoceno (Norris, 1982). El cierre del estrecho de Turgai debió de significar una importante renovación faunística, difuminada actualmente por los eventos miocénicos y cuaternarios. Considerando que durante el Eoceno el clima de gran parte de Asia y Europa era subtropical (Elouard, 1984),

hemos de pensar que buena parte de los elementos derivados de estas líneas filogenéticas han desaparecido de la región Paleártica en la actualidad, como en el caso del patrón anterior. No es imprescindible postular para todos los Scarabaeidae, una penetración primera desde Gondwana hacia Asia o Europa. Ya Balthasar (1956) consideraba las zonas meridionales de Laurasia como generadoras de los taxa subtropicales. De los actuales géneros ibéricos, podrían pertenecer a esta línea algunos Geotrupinae como *Sericotrupes*, *Geotrupes* y *Ceratophyus*; algunos subgéneros de *Aphodius* como *Nimbus*, *Liothorax* ó *Ammoecius* y, tal vez, algunos Scarabaeidae como los *Onthophagus* del subgénero *Parentius* y el género *Chironitis*. Las líneas filéticas anfiatlánticas de Scarabaeidae antes comentadas también serían buenos candidatos a proceder de ancestros asiamericanos.

3

**Patrón de Dispersión Miocénico.**

Se incluyen en este patrón aquellos taxones que proceden de líneas filogenéticas diversificadas fuera de la región Paleártica. Su penetración en la Zona de Transición Euromediterránea se debió de efectuar tras la completa desconexión entre Europa y América y, en la mayoría de las ocasiones, sus especies están adaptadas a condiciones climáticas templado-cálidas. Debido a que durante el Mioceno se produjeron las penetraciones faunísticas más importantes desde el Paleártico oriental y desde la región Afrotropical (Crusafont Pairó, 1958; Le Pichon, 1968; Hsu y col., 1977; Aguirre Enriquez, 1986; López Martínez, 1989), se atribuye a esa época la penetración de estos taxa, aunque en ocasiones podrían haberse producido anteriormente o durante el Plioceno. Aunque los Geotrupinae se debieron ver afectados por los eventos miocénicos, no creemos que sus ancestros penetraran en la región Europea durante ese periodo.

Pueden distinguirse dos líneas fundamentales dentro de este patrón. Una primera de origen primordialmente Paleártico oriental que, en ocasiones, procedería de ancestros Gondwanicos. Aquí se podrían incluir *Onitis*, *Caccobius*, *Euonthophagus*, *Copris*, *Gymnopleurus*, el subgénero *Onthophagus*, parte de las especies del "grupo vacca" de *Palaeonthophagus* y, tal vez, el "grupo ovatus" y *Sisyphus*. Probablemente pertenezcan a esta línea una buena cantidad de especies de *Aphodius* (por ejemplo, los subgéneros *Aphodius*, *Mecynodes*, *Agrilinus*, *Ammoecius* ó *Chlothorax*). La otra línea sería de origen Afrotropical y sus especies se encuentran en el África Paleártica. Aquí se podrían incluir a *Scarabaeus*, el subgénero *Furconthophagus* y los subgéneros de *Aphodius*: *Bodilus*, *Calamosternus*, *Trychonotulus*, *Erytus*, *Esymus*, *Alocoderus* ó *Nobius*. El subgénero *Trichonthophagus* puede incluirse dentro

de este patron, aunque posiblemente sea mejor el candidato a que sus ancestros penetraran desde la región afrotropical antes del Mioceno (Martín Piera, 1983).

4

#### Patrón de Dispersión Plio-Pleistocénico.

En este patrón se incluyen aquellas especies, pertenecientes a géneros o subgéneros tipicamente templado-fríos o boreales, que penetraron en la península vía septentrional, gracias a las variaciones climáticas asociadas con las glaciaciones.

Hay pruebas de que dichas glaciaciones modificaron profundamente la distribución de las especies (Coope, 1970, 1974 y 1979; Coope y Angus, 1975), por lo que prácticamente todos los taxa actualmente ibéricos debieron de alterar sustancialmente sus distribuciones. La alta capacidad de dispersión de estas especies, una de cuyas manifestaciones puede ser la relación especies-área encontrada, es un argumento a favor de la importancia de las glaciaciones, a la hora de configurar las áreas de distribución actuales de las especies.

Algunos subgéneros de *Aphodius* son buenos candidatos a penetrar en la península con las glaciaciones: *Pseudoacrossus*, *Planolinus*, *Oromus*, *Parammoecius*, *Neagolius* o *Agolius*. Las especies de otros géneros como *Geotrupes*, *Trypocopris*, *Anoplotrupes* o algunos *Palaeonthophagus* del "grupo vacca" y del "grupo ovatus", podrían también haber colonizado la península durante este periodo, aunque estuvieran presentes en Europa desde mucho antes. En ningún caso estas especies se encuentran en el África Paleártica o en Baleares.

En ocasiones, estos géneros y subgéneros poseen actualmente especies endémicas de la Península Ibérica. Para Coope (*op cit*) no hay evidencias de diferenciación fenotípica durante este periodo. Por ello, el carácter endémico respondería sobre todo al papel de refugio faunístico que han ejercido algunas zonas de la península. Sin embargo, hay estudios que cifran en 30.000 años el periodo de aislamiento necesario, para que aparezcan diferenciaciones morfológicas en insectos (Pielou, 1979) y hay datos experimentales que ofrecen tiempos mucho mucho menores (Avers, 1989; página 314). Entre algunas especies endémicas encontradas en este estudio, que pertenecen a géneros con este patrón, es posible que se haya producido una evolución morfológica reciente (ver apartado 7.2.4.).

Como se observa, no existe una correspondencia exacta entre los grandes grupos sistemáticos y los Patrones de Dispersión. A pesar de ello, los Geotrupinae ibéricos pertenecen a los Patrones más antiguos. Para los Scarabaeidae el Patrón Miocénico resulta muy significativo, pero el Patrón Plio-Pleistocénico es de escasa transcendencia y, por último, los Aphodiinae ibéricos se repartirían por todos los patrones establecidos. La realización de estudios filogenéticos y el establecimiento de grupos de especies naturales, podría mejorar la definición de estos Patrones de Dispersión e incluso formularlos como Pulsos Taxonómicos en el sentido de Erwin (1985).

#### 7.3.2. Biogeografía de Gredos.

Como hemos visto, la fauna de Scarabaeoidea coprófagos de la Península Ibérica está compuesta por especies de líneas filogenéticas que han penetrado en la región mediterránea en épocas diferentes, que han sufrido distintos grados de aislamiento y que provienen de regiones biogeográficas diferentes. Se trata, sin duda, de un área de combinación faunística incluida dentro de la denominada Zona de Transición Euromediterránea (Zunino, 1985a).

El Sistema Central Ibérico en general y la Sierra de Gredos en particular, debido a su altitud y su posición transversal en el centro peninsular entre las dos mesetas, aloja un mosaico ambiental idóneo para acoger buena parte de los elementos faunísticos de la península. El muestreo de una pequeña parte de la Sierra de Gredos, ha permitido capturar la gran mayoría de los géneros (Figuras 176 y 177) y el 32% de las especies peninsulares. Estas especies pertenecen a distintas categorías biogeográficas (Tabla 71 y Figura 190) y muy variados Patrones de Dispersión. Por todo ello, podríamos decir que Gredos es una zona de transición dentro de una zona de transición.

Indudablemente, los factores históricos han promovido el carácter de combinación faunística de Gredos. También los factores orográficos y la heterogeneidad ambiental, facilitan la coexistencia geográfica de especies con diferentes adaptaciones ambientales. Sin embargo, algunas características ecológicas pueden favorecer este fenómeno en el caso de los Scarabaeoidea coprófagos. Como hemos visto, el incremento del área ejerce muy poco efecto sobre el aumento del número de especies (Figura 192). Para explicar esto, es necesario considerar tres factores: la capacidad dispersiva, la importancia de la estacionalidad a la hora de separar las especies y la intrascendencia del hábitat como dimensión del nicho de las especies coprófagas.

La gran capacidad dispersiva propia de un grupo que tiene que explotar un hábitat efímero, puede estar en el origen de que las comunidades locales tengan riquezas tan

elevadas. El poder de dispersión es enorme y eso produce la relación especies-area encontrada. Algunos *Onthophagus* se dispersan hasta 700 m. en dos días (Peck y Forsyth, 1982) y las especies de Escarabeidos introducidas en otros continentes han mostrado velocidades de dispersión entre 50 y 130 km/año (Rivera-Cervantes y García-Real, 1991; Hanski y Cambefort, 1991a). Estas velocidades de dispersión son suficientes para atravesar la Península Ibérica en 10-20 años y son unas diez veces superiores a las que han manifestado algunos mamíferos (Rapoport, 1975).

Por otra parte, hemos comprobado la importancia de la estacionalidad a la hora segregar las especies de una comunidad local (apartado 6.5.4, página 325) y como la aparición estacional se adecua espacialmente. Kirk y Ridsdill-Smith (1986) estiman que el clima es el principal factor que afecta la presencia de las especies ibéricas de Scarabaeidae. Por último, hay que destacar la escasa importancia de la dimensión macrohabitad. Aunque el grado de cobertura vegetal puede afectar la composición de las comunidades, en la medida en que condiciona la luminosidad y el microclima de las heces (Doube, 1983), no existe la especialización hacia los biomas forestales de los trópicos (Galante y col., 1991; Lumaret, 1983). Las áreas forestales ejercen un papel de filtro selectivo en el que algunas especies se encuentran más adaptadas (Baz, 1988; Lumaret, 1980 ó Martín Piera y col., 1992).

De esta manera, la heterogeneidad ambiental no modifica mucho las comunidades y las variaciones ambientales que existen entre dos localidades tampoco alteran mucho sus comunidades, debido a que hay una fuerte segregación temporal y las especies modifican espacialmente su aparición estacional, acoplándose a las nuevas condiciones. Si a ello unimos la alta capacidad de dispersión, tenemos buenas razones para comprender porqué en un área determinada pueden encontrarse especies con diferentes requerimientos e historias biogeográficas.

Sin embargo, no debe suponerse que el carácter de combinación faunística de Gredos no esté afectado por la heterogeneidad ambiental. En realidad el efecto vertiente procura que el Alto Gredos pueda dividirse, al menos, en dos zonas con faunas que poseen adaptaciones ecológicas y distribuciones geográficas diferentes (apartado 6.5.3.1. página 322). Pero si únicamente consideramos los pastizales por encima de 1.900 metros, disminuyendo por tanto la heterogeneidad ambiental, la fauna coprófaga que los habita sigue perteneciendo a categorías biogeográficas variadas (Tabla 71) y a todos los Patrones de Dispersión, aunque tienden a desaparecer las especies euroturánico-mediterráneas (sobretodo los Scarabaeidae) de acuerdo con la segregación espacio-temporal ya descrita (apartado 6.5.3., página 315).

De manera similar, las especies endémicas de la península pertenecen a géneros incluidos en todos los Patrones de Dispersión. Entre los endemismos encontrados en este

estudio, que siempre aparecen por encima de 1.900 m., hay elementos que podrían haber penetrado en la península durante el Plio-Pleistoceno (*G.ibericus*, *T.pyrenaeus*, *O.stylocerus*, *A.bonvouloiri* o *A.heydeni*), pero también hay elementos de líneas con muchas probabilidades de haber colonizado desde antiguo la región mediterránea (*A.frigidus*, *A.annamariae* y *T.escorialensis*). Así, tener actualmente un área de distribución restringida y habitar las zonas más elevadas del Sistema Central, no es garantía de penetración reciente con las glaciaciones. Estos territorios han debido de ejercer como área de refugio para algunas especies europeas de entrada reciente, que pueden haber sufrido procesos de diferenciación morfológica con el aislamiento, pero también pueden albergar los restos de una fauna mucho más antigua (Jeannel, 1947).

Se ha estimado que en los pastizales de Gredos a partir de 1.900 m., pueden habitar entre 40 ó 50 especies y que un 70% de ellas mantienen poblaciones estables en la zona. Esta riqueza parece similar a de otras localidades ibéricas y supera a la estudios centro y norteuropeos (Tabla 73 y Figura 191). Desgraciadamente no es posible, con estos datos, asegurar o rechazar la existencia de un gradiente latitudinal en la península, tal y como se ha hecho para otros taxones (Busack y Jaksic, 1982 o Martín y Gurrea, 1990). En cambio, a tenor de los resultados de la relación especies-área, sí puede mencionarse que el tamaño del área (y por tanto el incremento en la heterogeneidad que conlleva) no afecta mucho el número de especies. Por ello, las comparaciones cualitativas entre inventarios con diferente tamaño de muestreo y área de prospección, tienen posibilidades de reflejar verdaderas afinidades faunísticas.

La fauna de Scarabaeoidea coprófagos del Macizo Central de Gredos, se asemeja mucho a la de aquellos territorios limítrofes que comparten el Sistema Central (Figura 193). El resto de los inventarios de la España eurosiberiana, de la meseta norte y de los sistemas montañosos meridionales, guardan también una similitud faunística importante con Gredos, mientras que las áreas tipicamente mediterráneas poseen una fauna muy disimilares. En realidad, el patrón que surge es lógico y se ajusta muy bien a los pisos bioclimáticos de la Península ibérica. Los inventarios situados dentro del piso supramediterraneo de la mitad septentrional son muy similares faunísticamente, el resto de las localidades supramediterráneas de la mitad meridional y las eurosiberianas comparten entre un 30 y un 50% de las especies y, por último, las faunas más disimilares son aquellas ubicadas en los pisos meso y termomediterraneo.

#### 7.4. Conclusiones

- La explicación del poblamiento ibérico de los *Scarabaeoidea* coprófagos necesita del concurso de los factores históricos ya que, teniendo en cuenta diversos datos faunísticos, filogenéticos y geológicos, pueden distinguirse distintos conjuntos de especies con orígenes y procedencias diferentes.
- De la misma forma, los pastizales de altura del Macizo Central de Gredos constituyen una territorio de estratificación faunística, en el que aparecen especies pertenecientes a distintas categorías corológicas y diferentes patrones de dispersión. Todo ello nos induce a pensar que, junto a las características orográficas y a la heterogeneidad ambiental del área, los factores históricos han debido jugar un papel importante en las estructuración de estas comunidades.
- La gran capacidad dispersiva, propiciada por la efimeridad del recurso excremento, es seguramente uno de los principales factores causales de la escasa modificación de la riqueza con el tamaño del área. La poca importancia de la cobertura vegetal y la adecuación espacial de la aparición estacional, serían también factores explicativos importantes.
- La similitud faunística del Macizo Central de Gredos con otros territorios ibéricos, en base a los inventarios de *Scarabaeoidea* coprófagos, se ajusta muy bien a las clásicas divisiones biogeográficas de la península y no ofrece particularidades notables.

## 8. Discusión General

En los capítulos precedentes, se ha realizado una discusión particularizada de los resultados obtenidos tras analizar diversos aspectos biogeográficos (página 397) y ecológicos: la microsucesión en heces, la distribución espacial o la estacionalidad (páginas 97, 209 y 306). Por ello, la presente discusión es sólo un intento de producir una teoría general explicativa, acerca de las causas de la estructura de las comunidades de *Scarabaeoidea* coprofagos del Macizo General de Gredos, unificando e interrelacionando los resultados y las hipótesis parciales generadas en cada uno de estos capítulos.

La explicación clásica de la coexistencia entre especies es el reparto de recursos (Schoener, 1974): el medio es lo suficientemente variable como para permitir la existencia de las especies. El número de especies de una comunidad será mayor si hay una mayor gama de recursos, si éstas están especializadas en el uso de esos recursos o si se superponen en mayor medida en su utilización (MacArthur, 1972). Naturalmente, mayor superposición puede significar competencia y entonces se produce la exclusión competitiva. Sin embargo, la coexistencia puede ser posible en esas circunstancias si el ambiente es fluctuante o heterogéneo (Hutchinson, 1961), si se tienen en cuenta los procesos dispersivos (Lidicker, 1962; Slatkin, 1974), si las especies se encuentran agregadas espacialmente (Atkinson & Shorrocks, 1981), si se considera el papel de los depredadores (Murdoch y Oaten 1975, Glasser, 1979) ó si se produce un desplazamiento de caracteres en alguna dimensión del nicho de las especies (Schoener, 1974; Hairston, 1980). A pesar de ello, debe de haber un límite al número de especies similares que pueden coexistir en una localidad (MacArthur & Levins, 1967).

La competencia está siempre detrás de las explicaciones que invocan el reparto de recursos y parece que su actuación no es infrecuente en la naturaleza. Hay estudios que constatan la existencia de una diferenciación en los nichos de las especies mayor que la esperada al azar, y diferencias morfológicas y distribuciones espaciales relacionadas negativamente entre las especies sospechosas de ser competidoras (Schoener, 1974; Turkington y col., 1977 ó Pyke, 1982). Los experimentos de campo eliminando o añadiendo especies también sustentan la relevancia de la competencia (Schoener, 1983; Connell, 1983), así como la comparación de las comunidades reales con comunidades surgidas de modelos neutros (modelos de comunidades que reagrupan sus componentes al azar, excluyendo las consecuencias de las interacciones: Lawlor, 1980; Bowers y Brown, 1982 ó Gilpin y Diamond, 1982).

Indudablemente, la mera constatación de diferencias entre las especies no avala la actuación de la competencia. Por otra parte, su inexistencia actual en una comunidad puede estar poco relacionada con su fuerza organizadora. La competencia pudo actuar en el pasado y la selección natural haber favorecido su evitación (Connell, 1980), puede que las especies "inferiores" se hayan ya extinguido, o que sólo compitan en ocasiones pero sus resultados resulten cruciales.

En nuestro caso, ¿puede explicar el reparto de recursos la coexistencia entre las especies de Escarabeidos coprófagos?, ¿cuales son las dimensiones o recursos que más importancia tienen en ese reparto? y ¿que evidencias tenemos de la importancia de la competencia en estas segregaciones?

Existirían tres tipos de dimensiones fundamentales sobre las que los Escarabeidos coprófagos podrían segregarse: espaciales, temporales y tróficas. Espacialmente, pueden habitar diferentes localizaciones dentro del microhabitat excremento (Lumaret, 1975 ó Holter, 1982), construir galerías con distinta arquitectura y a diferente profundidad (Halffter y Edmonds, 1982), o habitar en diversos macrohabitats (Koskela, 1972; Howden y Nealis, 1975; Nealis, 1977; Hanski y Koskela, 1979; Doube, 1983; Gordon, 1983 ó Hanski y Cambefort, 1991c). Temporalmente, hay posibilidades de segregarse en la actividad de vuelo diaria (Koskela, 1979), en el momento de aparición microsucesional (Hanski, 1980a) o en el periodo de aparición estacional (Hanski, 1980e). Por último, las especies pueden consumir diferentes tipos de heces (Hanski, 1986a y 1989).

La cobertura vegetal, la actividad diaria de vuelo y el tipo de excremento parecen dimensiones importantes únicamente en los trópicos. El tipo de vegetación modifica la composición y la estructura de las comunidades coprófagas tropicales (Hanski, 1989). En cambio, en los biomas templados el tipo de macrohabitat no es una dimensión del nicho importante y en los hábitats forestales aparecen prácticamente las mismas especies que en los biomas herbaceos, aunque disminuya la riqueza y varíen las abundancias de algunas especies (Baz, 1988; Galante y col., 1991; Martín Piera y col., 1992). Como en el caso anterior, sólo en los biomas tropicales la actividad diaria parece separar claramente a las especies en nocturnas y diurnas (Hanski y Cambefort, 1991c). Mientras que en los biomas templados, aunque existen diferencias en la actividad diaria, las especies modifican estacional y espacialmente sus períodos de aparición diaria (Koskela, 1979; Mena y col., 1989). Salvo contadas excepciones, tampoco el tipo de excremento condiciona fundamentalmente las comunidades coprófagas europeas (Desiere y Thome, 1977; Rainio, 1966; Lobo, 1985 ó Carpaneto y Piattella, 1985). Así, aunque estas dimensiones siempre deben de considerarse a la hora de explicar el reparto de recursos de una comunidad local (páginas 190 y 229), no puede decirse que sean de gran relevancia en los biomas templados europeos. En este estudio hemos tratado con unas comunidades de Escarabeidos que consumen el mismo tipo de excremento y habitan siempre en

biomas herbaceos. Por ello es útil para intentar averiguar cual es la dimensión que facilita más la coexistencia.

La microsucesión, el relevo faunístico que tiene lugar a medida que las heces se homogeneizan con el medio circundante, podría permitir la coexistencia de especies con diferentes tiempos de aparición microsucesionales. Sin embargo, diversos argumentos teóricos y empíricos permiten inferir que es muy probable que la selección natural haya tendido a favorecer más aquellas adaptaciones que procuran un rápido acceso al recurso, que las que promueven el consumo de heces de diferentes estados de hidratación (páginas 26, 101 y 109). En cambio, la oscilación climática estacional y las variaciones climáticas espaciales si segregan bien las especies. Al contrario que en los trópicos, en los biomas templados con fuertes oscilaciones climáticas, la estacionalidad es una buena dimensión para el reparto de recursos (Hanski, 1980e ó 1980f; Stevenson, 1982; Hanski y Cambefort, 1991c). De este modo, las dimensiones que permiten la coexistencia y el reparto de recursos parecen variar con la latitud. En las los ecosistemas tropicales en donde la variación climática estacional es de menor entidad, las dimensiones efectivas tienen que ver con los ritmos diarios, el tipo de excremento o el tipo de macrohabitát. No hay que descartar que, tal vez, la secular actividad ganadera de los ecosistemas templados y la regresión de los biomas forestales, hayan sido factores importantes a la hora de decrecer la transcendencia de estas dimensiones en los ecosistemas templados.

En este trabajo consideramos, que la aparición estacional y espacial de las especies está condicionada por una fuerte dependencia hacia la temperatura. Las comunidades mediterráneas de Scarabaeoidea coprófagos manifiestan una segregación espacio-temporal que, a grandes rasgos, se corresponde taxonómicamente como sigue: Aphodiinae/Geotrupinae "condiciones frías", Scarabaeidae "condiciones cálidas". La adaptación hacia unas condiciones climáticas determinadas, especialmente hacia la temperatura, sería la principal causa de este patrón de aparición espacio-temporal que se manifestaría a muy diversas escalas.

La importancia de la temperatura en la aparición espacio-temporal de las especies se basa en los siguientes resultados:

- A) La temperatura ambiental ejerce una profunda influencia sobre los tiempos de aparición y permanencia microsucesionales de las especies (página 101).
- B) La disminución del número de especies con la altura es mucho mayor durante el verano, probablemente debido a condicionamientos térmicos. Son pocas las especies capaces de completar su desarrollo en las zonas más elevadas de Gredos y, a la vez, subsistir como imagos durante el estío (página 308).

- C) La aparición estacional de las especies se modifica espacialmente incluso a pequeña escala. Ello permite la acomodación espacio-temporal del ciclo biológico a las condiciones climáticas imperantes en cada lugar (página 310) y es una prueba del poder de las adaptaciones ecofisiológicas hacia la temperatura.
- D) La capacidad de poseer una mayor distribución espacial a escala regional, está positivamente correlacionada con la capacidad de tener una fenología amplia (página 311). De esta manera, las especies que toleran una mayor gama de temperaturas tendrían distribuciones y fenologías amplias.
- E) Los *Scarabaeidae*, una familia que ha demostrado ser competitivamente superior en condiciones de mayor productividad, ha sido incapaz de colonizar con éxito las comunidades coprófagas establecidas bajo condiciones climáticas templado-frías (página 335).

La correspondencia taxonómica de las segregaciones espacio-temporales vendría avalada por los siguientes resultados:

- A) En términos generales, las especies de *Scarabaeidae* tienen ciclos biológicos mejor adaptados para sobrellevar los períodos de sequedad que las especies de *Aphodiidae* (página 313) y por ello existe un relevo estacional entre estos taxones.

Las especies de la familia *Scarabaeidae* manifiestan fundamentalmente una fenología de tipo primaveral o primavero-otoñal, en la que el periodo desfavorable invernal tiende a pasarse como imago y el periodo desfavorable estival como larva protegida en un nido bajo el suelo. Las especies de *Aphodiidae*, en cambio, poseen ciclos biológicos más variados, pero con frecuencia la fenología es unimodal. Generalmente invernán como larva o pupa y el desarrollo debe de paralizarse con la sequía.

- B) Utilizando los datos de diferentes estudios ibéricos y mediterráneos la segregación estacional entre taxones de alto rango se mantiene (página 316). Los *Scarabaeidae* dominan en las comunidades estivales, mientras que los *Aphodiidae* predominan durante la primavera y el otoño.

- C) El Macizo Central de Gredos puede subdividirse en dos zonas claramente disimilares por su riqueza, abundancia, composición faunística y participación diferencial de las dos principales familias de Escarabeidos. Además, las faunas de ambas zonas es poco probable que hayan compartido historia evolutiva ya que poseen adaptaciones ecológicas y distribuciones geográficas distintas (páginas 306 y 322).

- D) Las especies de *Aphodiidae* y *Geotrupidae* predominan en las comunidades coprófagas establecidas en las zonas septentrionales y de mayor altura de Gredos, mientras que las especies de *Scarabaeidae* poseen una

contribución en biomasa y abundancia superior en las zonas meridionales, sobretodo durante la primavera (página 315).

E) Los datos provenientes de distintos catálogos indican la existencia de un relevo faunístico latitudinal entre Aphodiidae y Scarabaeidae (páginas 316 y 334). Los primeros dominan en las comunidades norteuropeas, mientras que los segundos lo hacen en las comunidades tropicales.

F) Los tres taxones de alto rango principales dentro de los Scarabaeoidea coprofagos: Aphodiinae, Geotrupinae y Scarabaeidae, tienen distribuciones geográficas actuales muy diferentes (página 331). Los Scarabaeidae se encuentran mucho más diversificados en el hemisferio sur, los Geotrupinae son básicamente Holárticos, mientras que los Aphodiinae están repartidos entre ambos hemisferios, pero más de la mitad de sus especies están descritas en localidades holárticas. El establecimiento de categorías biogeográficas y la inclusión de las especies capturadas en Gredos en esas categorías corrobora el patrón anterior (pagina 384).

G) Las evidencias paleontológicas indican un predominio de los Aphodiidae durante los interludios de la última glaciación y un predominio de los Scarabaeidae durante los períodos interglaciares más cálidos (Coope, 1974 y 1979; Coope y Angus, 1975).

Es notoria la concordancia entre las segregaciones a varias escalas espacio-temporales que manifiestan los taxones de alto rango. Esto apoya, a nuestro juicio, el papel importantísimo de las adaptaciones térmicas de las especies en la conformación de las comunidades de Scarabaeoidea coprófagos ibéricos. Desde este supuesto, la tolerancia fisiológica diferencial hacia la temperatura ambiental, provoca que esta variable sea la principal dimensión del nicho de las especies de Scarabaeoidea coprofagos en nuestras latitudes, y que sobre ella deba de comprenderse fundamentalmente el reparto de recursos de las especies.

Consideramos que la relevancia de la temperatura, es determinante para que el tamaño de las especies sea una dimensión importante a la hora de permitir la coexistencia en estas comunidades. Se ha reconocido recientemente (Hanski, 1991a; Hanski y Cambefort, 1991c), que las diferencias de tamaño pueden ser importantes en la estructuración de las comunidades de Escarabeidos coprófagos. El tamaño podría afectar el modo de utilización (Endo, Para o Telecoprido) y la selección del tipo de excremento. También podría afectar en las interferencias entre "rodadores" o telecopridos, ya que las especies de gran tamaño parecen ser competitivamente superiores. Por último, si la composición faunística varía mucho entre heces próximas, parece que las especies de diferente tamaño tienden a aparecer simultáneamente en el

el mismo excremento menos de lo esperado. Es decir, el incremento de la agregación intraespecífica respecto a la agregación interespecífica que se supone facilita la coexistencia (Modelo Agregativo: página 116; Atkinson y Shorrocks, 1981; Hanski, 1981) es mayor entre pares de especies, cuando las diferencias de tamaño son mayores.

Estos han sido los mecanismos de actuación del tamaño propuestos (Hanski y Cambefort, 1991c). La segregación microespacial o trófica entre especies de diferente tamaño puede darse, pero en todo caso, probablemente es una consecuencia de las diferencias de tamaño y no la causa generadora de esas diferencias. Por otra parte, la aplicación del Modelo Agregativo a las diferencias de tamaño está sujeta a los mismos inconvenientes del modelo (páginas 116 y 224). En este trabajo se estima que el aumento del tamaño corporal dentro de una línea filogenética, ha podido promoverse debido a presiones evolutivas en condiciones de fuerte competencia, que incrementan la capacidad competitiva de cada individuo, pero disminuyen el tamaño de las poblaciones, con los inconvenientes que ello conlleva. La ventaja adaptativa de incrementar el tamaño, está directamente relacionada con el control de la temperatura corporal y esa ha debido ser la causa generadora principal de las diferencias de tamaño entre las especies.

El tamaño corporal se ha evidenciado como un factor muy influyente en la distribución espacial de las especies (página 214) y, tal vez, en la antiguedad evolutiva de las líneas a las que pertenecen (página 363). A mayor peso es necesaria una temperatura corporal mayor para iniciar la actividad (Bartholomew y Heinrich, 1978). Ello significa que la capacidad de colonizar un excremento en un ambiente dado es diferente según el tamaño de las especies. Mantener la temperatura interna constante independientemente de la temperatura ambiental, es sólo posible en las especies de gran tamaño y ello posibilitaría una independencia respecto al medio, una mayor capacidad de dispersión y valencia ecológica superior. Por ello, entre las especies peninsulares con actividad nocturna (Mena y col., 1989) o que penetran en los biomas forestales (Galante y col., 1991) abundan también aquellas de gran tamaño.

Las especies de las tres familias de Escarabeidos tienen tamaños medios diferentes y ello condiciona la abundancia que pueden alcanzar en las comunidades. Los pequeños Aphodiidae, que dominan en las comunidades norteuropeas, son los únicos que pueden alcanzar grandes poblaciones. Las grandes especies (Geotrupidae y, sobretodo, Scarabaeidae) son probablemente mejores competidores y aparecen en aquellas regiones más cálidas en donde la productividad y la competencia por los recursos es mayor.

Una suposición tentadora, es que las condiciones climáticas que imperaban en aquellas regiones que actuaron como centro de origen y dispersión de los taxa, han

condicionado, a grandes rasgos, la distribución espacial y temporal posterior de esos taxones. Como hemos visto, dentro de los Scarabaeoidea coprófagos, los tres taxones de alto rango principales (*Scarabaeidae*, *Aphodiinae* y *Geotrupinae*) poseen distribuciones actuales muy diferentes y, posiblemente, han tenido centros de origen o distribución dispares (página 364). Las estrategias de alimentación y reproducción son diferentes entre estos taxa. Los *Aphodiinae* son endocópridos, pero algunas especies estivales o meridionales de mayor tamaño medio manifiestan estrategias paracópridas (pagina 335). Los *Geotrupinae* son esencialmente paracópridos, mientras que los *Scarabaeidae* son para y telecópridos. Sólo en esta última familia se han desarrollado extensamente los hábitos rodadores, una estrategia claramente ventajosa en condiciones de fuerte competencia. En otras palabras, las estrategias alimentarias y reproductivas se corresponden también con un gradiente de incremento de la productividad y la competencia por los recursos. La diferente distribución espacio-temporal actual, estaría relacionada con la distinta capacidad competitiva de las estrategias alimentarias y reproductivas, porque ambas características serían consecuencia de las condiciones ambientales que imperaban en los centro primarios de origen y distribución de estos taxa.

¿Como es posible que la adaptación hacia unas condiciones climáticas prevalezca durante tanto tiempo después?. ¿Porqué los *Scarabaeidae*, competitivamente superiores bajo condiciones de gran productividad, no han sido capaces de colonizar los ecosistemas templado-fríos con éxito?. Una explicación posible surge al considerar la característica fundamental del microhabitat excremento: su efimeridad.

Debido al carácter efímero del recurso excremento, la selección natural a debido tender a favorecer aquellas estrategias que permiten una rápida colonización. Los imagoes dependen de las heces de herbívoro hidratadas, ya que necesitan un material plástico para confeccionar sus nidos y su alimentación es microfágica o filtradora. De esta manera, la necesidad de una pronta colonización, requiere iniciar el vuelo con rapidez, independientemente de la temperatura ambiental. Si las condiciones ambientales son "frías", la estrategia más ventajosa es ser activo a bajas temperaturas, lo contrario de lo ocurre si las condiciones ambientales son "cálidas". Así, existirían presiones selectivas divergentes segun la latitud, que incrementarían la importancia de las adaptaciones hacia la temperatura propias de los poiquilotermos, como consecuencia de la necesidad de una pronta colonización (página 109). Indudablemente, la estrategia más ventajosa sería la de tener actividad bajo una mayor gama de temperaturas ambientales. Eso requiere endotermia y sólo se consigue parcialmente cuando el tamaño corporal se incrementa. A nuestro juicio, este podría ser un mecanismo que explicaría la importancia de la temperatura ambiental como factor condicionante, la existencia de

adaptaciones climáticas diferenciales entre taxones con distinto origen y distribución y la permanencia evolutiva de este condicionamiento.

Los estudios ecológicos sobre las comunidades coprófagas, han sido realizados predominantemente en los países de latitudes más septentrionales. En ellos, la heterogeneidad ambiental es menor y las comunidades se han estructurado recientemente, por lo que apenas es necesario acudir a los factores históricos: variaciones del rango geográfico de las especies a gran escala espacio-temporal. En ese caso, la explicación de la estructura de las comunidades ha acentuado el papel de los factores ecológicos y se han propuesto modelos explicativos que no consideran los factores históricos, e incluso tampoco el reparto de recursos.

En este contexto hay que interpretar el Modelo Agregativo o Dinámica Varianza/Covarianza (página 116 y 224; ver Hanski, 1991a) y el Modelo de las especies Centrales y Satélites (páginas 118 y 229; ver Hanski 1982b). Como hemos visto, la distribución aleatoria a escala local ocurre a poco que se incremente la abundancia. La agregación intraespecífica parece depender del periodo fenológico y sus efectos se manifestarían, probablemente, a muy distintas densidades dependiendo del tamaño de las especies. En realidad, cuando se encuentra, el fenómeno agregativo puede ser una consecuencia inevitable promovida por i) la propia efimeridad del recurso, ii) las diferentes adaptaciones de las especies (por ejemplo, la actividad de vuelo) y iii) la heterogeneidad del medio y de la calidad del recurso excremento. Por otra parte, la distribución bimodal de la riqueza respecto al número de zonas ocupadas, ha sido muy contestada desde diferentes puntos de vista y también parece carecer de sentido biológico. En nuestro caso, proponemos que esta distribución bimodal puede ser una simple consecuencia del incremento discontinuo de la heterogeneidad ambiental, con el aumento continuo del tamaño del área.

Así, sin desdeñar los posibles efectos de estos modelos, consideramos que no es necesario acudir a ellos para explicar la coexistencia de las especies en las comunidades ibéricas de Scarabaeoidea. Conocemos muy poco de las adaptaciones de las especies, como para que el uso diferencial de los recursos no sea la causa principal de la coexistencia y la diversidad. La temperatura, en sentido amplio, es una dimensión que permite explicar buena parte de la coexistencia espacio-temporal de las especies de una comunidad ibérica de Escarabeidos. Pero es que, además, un análisis de los requerimientos elementales de las especies encontradas en una comunidad, puede bastar para justificar la rareza de muchas de ellas (página 190).

Sin embargo, en las denominadas Zonas de Transición (página 397), las comunidades tienen muchas posibilidades de estar compuestas por especies que pertenecen a líneas filogenéticas de diferente procedencia y antiguedad (Patrones

de Dispersión, página 401). Estas Zonas de Transición son áreas fronterizas entre regiones biogeográficas, en donde la heterogeneidad ambiental permite la coexistencia de especies con distintos requerimientos ambientales. La yuxtaposición faunística en estos territorios, se encuentra facilitada por la existencia de adaptaciones climáticas diferenciales entre las especies y por la alta capacidad de dispersión que favorece la combinación faunística (página 405), ambas características promovidas por la efímeridad del recurso excremento.

La importancia de los factores históricos en nuestras latitudes, puede producir la impresión de que la fuerza estructuradora de la competencia es menor. La competencia es una interacción constatada ultimamente con frecuencia entre los Escarabeidos coprófagos (Bornemissza, 1970; Macqueen y Beirne, 1975; Hughes y col., 1978; Holter, 1979a; Ridsdill-Smith y col., 1982; Yasuda, 1987; Giller y Doube, 1989 ó Hanski y Cambefort, 1991b). En los pastizales del Sistema Central Ibérico, la importancia de la competencia puede ser mayor que en otras localidades templadas. Algunos resultados permiten sospechar esto:

- A) La predación parece ejercer un escaso papel en la estructuración de las comunidades (página, 97).
- B) El recurso excremento es más efímero, debido a que una mayor temperatura ambiental, o la participación de una mayor biomasa, incrementa el ritmo de desecación durante los primeros días (página 108).
- C) Aunque el volumen de la fauna de Escarabeidos rara vez sobrepasa el 5% del excremento, hay argumentos para pensar que las densidades encontradas podrían producir competencia (página 189).
- D) Las especies de gran tamaño nunca poseen poblaciones abundantes, lo que denota que, probablemente, los recursos son limitantes (página 186).
- E) La riqueza disminuye en altura, pero no la abundancia o la biomasa, en lo que parece ser un efecto compensatorio para adecuar las poblaciones a los recursos disponibles (página 307).
- F) Entre las especies con mayor biomasa que aparecen simultáneamente, se dan tamaños corporales y estrategias alimentarias diferentes (página 294).

De este modo, las interacciones competitivas pueden ser importantes en las comunidades estudiadas. Sin embargo, ello no significa que las segregaciones espacio-temporales observadas hayan sido originadas por su causa. Como hemos argumentado, los factores históricos han influido trascendentamente en la presente estructuración de estas comunidades. Es decir, las comunidades actuales son el resultado de la superposición faunística de diferentes taxa con orígenes y procedencias dispares. Además, las adaptaciones de las especies hacia la temperatura, surgirían en otras regiones y no como consecuencia de la interacción competitiva entre los elementos que actualmente habitan este territorio.

Según esto, los rangos térmicos y las adaptaciones de estas especies, no han surgido primordialmente como consecuencia del desplazamiento de caracteres o la aplicación del concepto de similitud limitante. Así pues, la competencia, de existir, únicamente elegiría los elementos que conforman las comunidades de un territorio, de entre todos aquellos capaces de colonizarlo. Como la capacidad de dispersión de estos taxa es elevada debido a la efimeridad del recurso, la competencia debe de actuar frecuentemente para delimitar los integrantes de las comunidades. Por ello, las comunidades coprófagas deben de estructurarse rápida y permanentemente con las modificaciones ambientales, y la saturación en especies no debe ser infrecuente, motivo por el cual se encuentran altas tasas de diversidad.

La correspondencia taxonómica de las segregaciones espacio-temporales es una simplificación, pero resulta una buena hipótesis para explicar la composición ibérica de Escarabeidos a un nivel taxonómico elevado. Los *Aphodiinae*, por ejemplo, tienen también un buen porcentaje de especies en el hemisferio sur y probablemente existen líneas filéticas originadas en los territorios más cálidos. La falta de estudios filogenéticos impide realizar aseveraciones más concretas para este taxón. Cuanto más descendamos en ese nivel taxonómico, más probable es que los factores ecológicos tengan un papel significativo en las distribuciones espacio-temporales. Es decir, es más probable explicar su aparición espacio-temporal actual, sin necesidad de acudir a grandes desplazamientos espaciales ni grandes lapsos de tiempo. A fin de cuentas, la biogeografía actual puede considerarse la consecuencia de la ecología del pasado. En este contexto, la presente explicación predice que, si pudiéramos tratar con grupos monofiléticos de menor nivel taxonómico, debería ser posible realizar inferencias en base a la concordancia entre los resultados de tres niveles de estudio: resistencia térmica de las especies (estudios fisiológicos) ----> distribución ecológica a escala regional (estudios ecológicos) ----> distribución geográfica (estudios biogeográficos).

## 9. Conclusiones Generales

Al igual que se comentó en el capítulo anterior, ya se han enumerado las conclusiones particulares de cada uno de los ámbitos de estudio tratados: microsucesión (página 112), distribución espacial (página 241), estacionalidad (página 328) y biogeografía (página 408). Por tanto, aquí se especificarán únicamente aquellas conclusiones surgidas de la discusión general anterior. A saber:

- Existen diferentes resultados que avalan la presunción de que la temperatura ambiental es el eje principal que permite la coexistencia de las especies. La tolerancia fisiológica diferencial hacia la temperatura, provocaría que esta variable fuera la principal dimensión del nicho de las especies de Escarabeidos coprófagos en nuestras latitudes.
- El tamaño corporal sería otra dimensión fundamental a la hora de permitir la coexistencia, pero su importancia estaría relacionada con el control de la temperatura interna y la independencia de la temperatura ambiental.
- Los taxones de alto nivel se segregan espacio-temporalmente a varias escalas, debido a que las condiciones ambientales que determinan la distribución actual espacio-temporal de las especies, serían un reflejo de las condiciones ambientales generales que imperaban en los hipotéticos centros de origen y/o dispersión (actualismo ecológico).
- Los factores históricos han influido trascendentalmente en la presente estructuración de estas comunidades, debido a que las comunidades actuales son el resultado de la superposición faunística de diferentes taxa con orígenes y procedencias dispares.
- Debido a que las adaptaciones hacia la temperatura de las especies, no habrían surgido primordialmente como consecuencia del desplazamiento de caracteres, la competencia sólo podría delimitar los elementos que conforman las comunidades de un territorio, de entre todos aquellos capaces de colonizarlo.

- La cualidad principal del microhábitat excremento es su efimeridad. Esta sería la principal causa promotora de las características de las comunidades de Escarabeidos coprófagos. Se propone que la necesidad de una rápida colonización del excremento, causaría y mantendría las diferentes adaptaciones fisiológicas hacia la temperatura, según el clima imperante en los centros de origen de cada taxón. Por otra parte, la efimeridad se encontraría en el origen de las altas tasas de dispersión y, por tanto, en la generación de comunidades de rápida saturación que mezclan elementos con procedencias y adaptaciones térmicas diversas.

## 10. Bibliografía

- ADAMS, D.E. y ANDERSON, R.C. (1982). An inverse relationship between dominance and habitat breadth of trees in Illinois forests. *Am. Midl. Nat.*, 107: 192-195.
- AGUIRRE ENRIQUEZ, E. (1986). Cambios en la corteza y envolturas terrestres al final del Cenozoico. En *Quaternary climate in western Mediterranean*. López-Vera (edit.). Universidad Autónoma de Madrid. págs. 423-439.
- ALATALO, R.V. (1981). Problems in the measurement of evenness in ecology. *Oikos*, 37: 199-204.
- A.L.B.E. (1976). S.O.S. por Gredos. Suplemento 2 del *Bol. Asoc. Lic. Cienc. Biol. Esp.* Madrid, 48 págs.
- AMEZUA, G. (1928). Sierra de Gredos. El ocaso de la laguna de Gredos., *Rev. Alpina*, Jul-Dic ; 21-27.
- ANDERSON, R.S. (1982). Resource partitioning in the carrion beetle (Coleoptera: Silphidae) fauna of southern Ontario: ecological and evolutionary considerations. *Can. J. Zool.*, 60: 1314-1325.
- ANDERSON, J.M. y COE, M.J. (1974). Decomposition of elephant dung in an arid tropical environment. *Oecologia (Berl.)*, 14: 111-125.
- ANDERSON, R.M.; GORDON, D.M.; CRAWLEY, M.J. y HASSELL, M.P. (1982). Variability in the abundance of animal and plant species. *Nature*, 296: 245-248.
- ANDO, Y. (1972). Egg diapause and water absorption in the false melon beetle, *Atrachya menetriesi* Faldermann (Coleoptera, Chrysomelidae). *Appl. Entomol. Zool.*, 7: 142-154.
- ANDREWARTHA, H.G. y BIRCH, L.C. (1954). *The distribution and abundance of animals*. University of Chicago press, Chicago. 782 páginas.
- ARAMBOURG, C. (1943). Les Poissons de la "faune paleoméditerranéenne". *Bull. Soc. Zool. Fr.*, 68: 79-85.
- ARRIBAS, A. y JIMENEZ, E. (1972). *Mapa Geológico de España*, H. 44, Avila; E. 1:200.000. Síntesis de la Cartografía existente. I. G. M. E., Madrid, 26 págs.
- ATKINSON, T.C.; BRIFFA, K.R. y COOPE, G.R. (1987). Seasonal temperatures in Britain during the past 22.000 years, reconstructed using beetle remains. *Nature*, 325: 587-592.
- ATKINSON, W.D. y SHORROCKS, B. (1981). Competition on a divided and ephemeral resource:a simulation model. *J. Anim. Ecol.*, 50: 461-471.
- AVERS, Ch. J. (1989). *Process and Pattern in Evolution*. Oxford University Press, New York, 590 págs.
- AVILA, J.M. (1984). *Estudio de los Escarabeidos coprófagos de las heces de équido y bóvido en Sierra Nevada (Coleoptera, Scarabaeoidea)*. Tesis Doctoral (inédita). Universidad de Granada, 670 págs.
- AVILA, J.M. (1986). *Aphodius (Melinopterus) dellacasai* una nueva especie del sur de la península ibérica (Coleoptera, Aphodiidae). *Boll. Soc. ent. ital.*, Genova, 118 (4-7): 101-104.

- AVILA, J.M. y FERNANDEZ-SIGLER, A. (1988a). Influencia de la textura del excremento en la distribución y abundancia de algunas especies de Escarabeidos coprófagos en el sur de la península ibérica (Coleoptera, Scarabaeoidea). *Elytron*, 2: 27-35.
- AVILA, J.M. y FERNANDEZ-SIGLER, A. (1988b). Comportamiento frente a varias variables ecológicas de las comunidades de escarabeidos coprófagos en prado (Sierra de Alfacar, Granada). (Coleoptera, Scarabaeoidea). *Act. III cong. ib. Entomol.*: 715-724.
- AVILA, J.M. y PASCUAL, F. (1986). Contribución al estudio de los Escarabeidos coprófagos de Sierra Nevada. II. Relaciones con la vertiente, naturaleza del suelo y el grado de dureza, humedad y vegetación del sustrato. (coleoptera, Scarabaeoidea). *Bolm. Soc. port. Ent.*, 77: 1-14.
- AVILA, J.M. y PASCUAL, F. (1988a). Contribución al conocimiento de los escarabeidos coprófagos de Sierra Nevada. V. Autoecología de las especies: familias Scarabaeidae y Geotrupidae. *Eos*, 64: 15-38.
- AVILA, J.M. y PASCUAL, F. (1988b). Contribución al conocimiento de los escarabeidos coprófagos de Sierra Nevada. III. Distribución altitudinal y temporal. *Boll. Mus. reg. Sci. nat. Torino*, 6 (1): 217-240.
- AVILA, J.M. y PASCUAL, F. (1989). Los Scarabaeoidea (col.) coprófagos de los prados húmedos de alta montaña en Sierra Nevada (Granada, España). *Bol. Asoc. esp. Entom.*, 13: 57-65.
- AVILA, J.M. y SANCHEZ-PIÑERO, F. (1988). Contribución al conocimiento de las comunidades de escarabeidos coprófagos de Chiclana de la Frontera (Cádiz) (Coleoptera, Scarabaeoidea). Autoecología de las especies de las familias Geotrupidae y Hybosoridae. *Act. III cong. iber. Entomol.*: 707-714
- AVILA, J.M.; SANDOVAL, P.; SCHMIDT, J. y SANCHEZ-PIÑERO, F. (1988). Contribución al conocimiento de los Scarabaeoidea coprófagos de los excrementos de conejo de la provincia de Granada (España). *Elytron*, 2: 41-50.
- AXELROD, D.I. (1972). Plate tectonics and problems of Angiosperm history. En *Biogéographie et liaisons intercontinentales au cours du Mésozoïque*. XVII Congrès International de Zoologie. Mem. Mus. National Hist. Nat., 88: 72-86.
- BAGUENA CORELLA, L. (1967). Scarabaeoidea de la fauna ibero-balear y pirenaica. Inst. Esp. Ent., C.S.I.C., Madrid. 576 págs.
- BAHILLO, P; ALCORTA, J; GARCIA, M. y SANTAMARIA, V. (1988). Coleoptera Scarabaeoidea coprófagos de las heces de ganado vacuno y equino presentes en la provincia de Bizkaia. *Kobie (Serie Ciencias Naturales)*. Bilbao, 17: 68-77.
- BALE, J.S. (1991). Insects at low temperature: a predictable relationship?. *Functional Ecology*, 5: 291-298.
- BALL, I. (1976). Nature and formulation of biogeographical hypothesis. *Syst. Zool.*, 24: 407-430.

- BALTHASAR, V. (1956). Fauna C.S.R. Nakladatelství. Ceskoslovenské Akademie Věd. 287 págs. Praga.
- BALTHASAR, V. (1963). Monographie der Scarabaeidae und Aphodiidae der palaearktischen und orientalischen region. Coleoptera: Lamellicornia. Tschechosl. Akad. Wiss.. Praga, 3 vols.
- BARAUD, J. (1966). Révision du sg. Thorectes. 2 note: les espèces ibériques. Eos, 41: 181-198.
- BARAUD, J. (1971). Révision des Aphodius paléarctiques du sous-genre Ammoeius Muls. (Col., Scarabaeidae). Bull. Soc. ent. Fr., 76: 63-71.
- BARAUD, J. (1975). Coléoptères Scarabaeoidea nouveaux ou méconnus d'Espagne et du Maroc. Eos, 49: 37-47.
- BARAUD, J. (1977). Coléoptères Scarabaeoidea. Faune de l'Europe occidentale (Belgique, France, Grande Bretagne, Italie, Péninsule Ibérique). Toulouse IV suppl. Plubs. Nouv. Rev. Ent., 7 (3): 352 págs.
- BARAUD, J. (1982a). Deux nouvelles Aphodius Illiger du groupe Anomius MULSANT (Col., Scarabaeoidea). Bull. Soc. ent. Fr., 87 (3-4): 85-91.
- BARAUD, J. (1982b). Coléoptères Scarabaeoidea. Faune du Nord de l'Afrique du Maroc au Sinai. Lechevalier (eds). Paris. 651 págs.
- BARBERO, E.; PALESTRINI, C. y ZUNINO, M. (1991). Filogenesi, biogeografia e sistematica generica dei Sisyphini (Coleoptera: Scarabaeidae). Atti XVI Cong. naz. ital. Entomologia: 837-844.
- BARKHOUSE, J. y RIDSDILL-SMITH, T.J. (1986). Effect of soil moisture on brood ball production by *Onthophagus binodis* Thunberg and *Euoniticellus intermedius* (Reiche) (Coleoptera: Scarabaeinae). J. Aust. ent. Soc., 25: 75-78.
- BARRIENTOS ALFAGEME, G. (1978). El Valle del Alto Tormes (Gredos y Aravalle: Estudio geográfico. Caja central de Ahorros de Avila. Avila, 321 págs.
- BARTHOLOMEW, G.A. y CASEY, T.M. (1977). Endothermy during terrestrial activity in large beetles. Science, 195: 882-883.
- BARTHOLOMEW, G.A. y B. HEINRICH. (1978). Endothermy in african dung beetles during flight, ball making, and ball rolling. J. exp. Biol., 73: 65-83.
- BAZ, A. (1988). Selección de macrohabitát por algunas especies y análisis de una comunidad de Escarabaeidos coprófagos (Coleoptera) del Macizo de Ayllón (Sistema Central, España). Annls. Soc. ent. Fr. (N.S.), 24 (2): 203-210.
- BEALS, E.W. (1984). Bray-Curtis ordination: An effective strategy for analysis of multivariate ecological data. Adv. Ecol. Research., 14: 1-55.
- BEAVER, R.A. (1977). Non-equilibrium "island" communities: Diptera breeding in dead snails. J. Anim. Ecol. 46: 783-798.
- BECK, S.D. (1983). Insect thermoperiodism. Annu. Rev. Entomol., 28: 91-108.
- BECK, S.D. (1984). Effect of temperature on thermoperiodic determination of diapause. J. Insect. Physiol., 30: 383-386.

- BEGON, M.; HARPER, J.L. y TOWNSEND, C.R. (1988). *Ecología. Individuos, poblaciones y comunidades*. Ed. Omega, Barcelona. 886 págs.
- BELLES, X. y FAVILA, M.E (1983). protection chimique du nid chez *Canthon cyanellus cyanellus* LeConte (Col. Scarabaeidae). *Bull. Soc. Ent. France*, 88: 602-607.
- BENGTSSON, J. (1987). Smaller zooplankton species are not superior in exploitative competition: a comment on Persson. *Am. Nat.*, 129: 928-931.
- BENICK, L. (1952). Pilzkäfer und Käferpilze. Ökologische und statische untersuchungen. *Acta Zool. Fennica*, 70: 1-250.
- BERGER, A. (1988). Desertificación en un clima cambiante, con particular atención a los países mediterráneos. págs. 31-57. En *Desertificación en Europa*, Monografías D.G.M.A. (MOPU), Madrid.
- BINAGHI, G., DELLACASA, G. y POGGI, R. (1969). Nuovi caratteri diagnostici per la determinazione degli *Onthophagus* del gruppo *ovatus* (L.) e geonemia controllata delle specie italiane del gruppo. *Mem. Soc. ent. It.*, 48: 29-46.
- BIROT, P. y SOLE SABARIS, L. (1954). Investigaciones sobre morfología de la cordillera central española. C.S.I.C., Madrid, 79 págs.
- BLONDEL, J. (1979). *Biogéographie et Écologie*. Mason (edit.). Paris, 173 págs.
- BLUEWEISS, L., H. FOX, V. KUDZMA, D. NAKASHIMA, R. PETERS y S. SAMS. (1978). Relationships between body size and some life history parameters. *Oecologia (Berlin)*, 37: 257-272
- BOCK, C.E. (1987). Distribution-abundance relationships of some Arizona landbirds: a matter of scale?. *Ecology*, 68: 124-129.
- BOCK, C.E. y RICKLEFS, R.E. (1983). Range size and local abundance of some North American songbirds: a positive correlation. *Am. Nat.*, 122: 295-299.
- BOGDANOV, E.A. (1901). Zur biologie der coprophaga. *Allg. Z. Ent.*, 6: 36-41.
- BOGETI, V. y ZUNINO, M. (1977). Il rango tassonomico e la distribuzione geografica di *Geotrupes ibericus* (Bar.) (Col. Scarabaeoidea). *Boll. Soc. Ent. it.*, 109 (1-3): 31-34.
- BORNEMISSZA, G.F. (1957). An analysis of arthropod succession in carrion and the effect of its decomposition on the soil fauna. *Austr. J. Zool.*, 5: 1-12.
- BORNEMISSZA, G.F. (1960). Could dung-eating insects improve our pastures?. *J. Aust. Inst. Agric. Sci.*, 26: 54-56.
- BORNEMISSZA, G.F. (1969). A new type of brood care observed in the dung beetle *Oniticellus cinctus* (Scarabaeidae). *Pedobiologia*, 9: 223-225.
- 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). *J. Austr. ent. Soc.*, 9: 31-41.
- BORNEMISSZA, G.F. (1976). The Australian dung beetle project 1965-1975. *Austra. Meat. Res. Comm. Rev.*, 30: 1-30.

- BORNEMISSZA, G.F. (1979). The Australian dung beetle research unit in Pretoria. *South Afr. J. Sci.*, 75: 257-260.
- BOUCOT, A.J. y GRAY, J. (1979). Epilogue: A Paleozoic Pangea?. En *Historical biogeography, plate tectonics and the changing environment*. Gray, J. & Boucot, A. (edit.). Oregon state University Press. págs 465-482
- BOVING, A.G. y K.L. HENRIKSEN. (1938). The developmental stages of Danish Hydrophilidae (Insecta, Coleoptera). *Vidensk. Meddel Dansk Naturhist. Forening*, 102: 27-162.
- BOVO, B. y ZUNINO, M. (1983). Nuovi generi di Geotrupini (Coleoptera, Scarabaeoidea: Geotrupidae) asiatici. *Boll. Mus. Reg. Sci. Nat. Torino*, 1 (2): 397-416.
- BOWERS, M.A. y BROWN, J.H. (1982). Body size and coexistence in desert rodents: chance or community structure?. *Ecology*, 63: 391-400.
- BRADSHAW, W.E. y LOUNIBOS, L.P. (1977). Evolution of dormancy and its photoperiodic control in pitcher-plant mosquitoes. *Evolution*, 31: 546-567.
- BRAY, J.R. y J.T. CURTIS. (1957). An ordination to the upland forest communities of southern Wisconsin. *Ecol. Monogr.*, 27: 325-349.
- BREYMEYER, A. (1974). Analysis of a sheep pasture ecosystem in the Pieniny Mountains (the Carpathians). XI. The role of coprophagous beetles (Coleoptera, Scarabaeidae) in the utilization of sheep dung. *Ekol. Pol.*, 22: 617-634.
- BRITTON, E.B. (1956). *Handbooks for the identification of british insects, Coleoptera Scarabaeidae*. Publ. Society and Sold at its Room, Vol. I (II). London. 29 págs.
- BROWN, J.H. (1984). On the relationship between abundance and distribution of species. *Am. Nat.*, 124: 255-279.
- BROWN, J.H. y MAURER, B.A. (1986). Body size, ecological dominance and Cope's rule. *Nature*, 324: 248-250.
- BROWN, J.H. y MAURER, B.A. (1987). Evolution of species assemblages: effects of energetic constraints and species dynamics on the diversification of the North American avifauna. *Am. Nat.*, 130: 1-17.
- BRUNDIN, L. (1972). Phylogenetics and biogeography, a reply to Darlington's "practical criticism" of Hennig-Brundin. *Syst. Zool.*, 21: 69-79.
- BRYAN, R.P. (1973). The effects of dung beetle activity on the numbers of parasitic gastrointestinal helminth larvae recovered from pasture samples. *Aust. J. Agric. Res.*, 24: 161-168.
- BUSACK, S.D. y JAKSIC, F.M. (1982). Ecological and historical correlates of Iberian herpetofaunal diversity: an analysis at regional and local levels. *J. Biogeo.*, 9: 289-302.
- BUSACK, S.D. y HEDGES, B. (1984). Is the peninsular effect a red herring?. *Am. Nat.*, 123 (2): 266-275.
- CALONJE CANO, G. (1986). Los variados testimonios geomorfológicos de diversos climas Pleistocénicos y Holocenos en el sur de la provincia de Valladolid (cuenca del río Henar). En *Quaternary climate in western Mediterranean*. López-Vera (edit.). Universidad Autónoma de Madrid. págs. 45-60.

- CAMBÉFORT, Y. (1979). Données préliminaires sur la taxonomie des *Caccobius* Thompson s. lat. (Coleoptera, Scarabaeoidea, Scarabaeinae). *Nouv. Rev. Ent.*, 9 (2): 119-128.
- CAMBÉFORT, Y. (1982). Les coléoptères Scarabaeidae s. str. de Lamto; (Côte d'Ivoire): Structure des peuplements et rôle dans l'écosystème. *Annls. Soc. ent. Fr. (N.S.)* 18: 433-459.
- CAMBÉFORT, Y. (1991a). Dung beetles in tropical savannas. págs., 156-178. En *Dung Beetle Ecology*. I. Hanski y Y. Cambefort (edit.), Princeton University Press, New Jersey.
- CAMBÉFORT, Y. (1991b). From saprophagy to coprophagy. págs., 22-35. En *Dung Beetle Ecology*. I. Hanski y Y. Cambefort (edit.), Princeton University Press, New Jersey.
- CAMBÉFORT, Y. (1991c). Biogeography and Evolution. págs., 51-67. En *Dung Beetle Ecology*. I. Hanski y Y. Cambefort (edit.), Princeton University Press, New Jersey.
- CAMBÉFORT, Y. y WALTER, PH. (1985). Description du nid et de la larve de *Paraphytus aphodioides* Boucomont et notes sur l'origine de la oprophagie et l'évolution des coléoptères Scarabaeidae s. str. *Annls. Soc. ent. Fr. (N.S.)*, 21 (4): 351-356.
- CARNE, P.B. (1956). An ecological study of the pasture scarab *Aphodius howitti* HOPE. *Aust. J. Zool.*, 4 (3): 259-314.
- CARPANETO, G.M. (1985). Distribution patterns and zoogeographical analysis of dung beetles in Greece (Coleoptera, Scarabaeoidea). *Biol. Gallo-Hellenica*, 10: 229-244.
- CARPANETO, G.M. (1988). Le comunità a Scarabeoidei coprofagi di ambienti montani e culminali delle Dolomiti. *Studi Trentini Sci. Nat. (Act. Biol.)*, 64: 285-318.
- CARPANETO, G.M. y E. PIATTELLA (1985). Studio ecologico su una comunità di coleotteri Scarabeoidei coprofagi nei Monti Cimini. *Boll. Ass. Rom. Entomol.*, 40: 31-58.
- CARSON, H.L. (1987). The genetic system, the deme, and the origin of species. *Ann. Rev. Genet.*, 21: 405.
- CASWELL, H. (1976). Community structure: a neutral model analysis. *Ecol. Monogr.*, 46: 327-354.
- CHAMPION, G.C. (1903). An entomological excursion to Bejar, central Spain. *Trans. Ent. Soc. Lond.*, (II): 165-182.
- CHRISTENSEN, C.M. y DOBSON, R.C. (1976). Biological and ecological studies on *Aphodius distinctus* (Coleoptera: Scarabaeidae). *Amer. Midl. Nat.*, 95: 242-249.
- COLLINS, S.L. y GLENN, S.M. (1990). A hierarchical analysis of species abundance patterns in grassland vegetation. *Am. Nat.*, 135: 633-648.
- COLLINS, S.L. y GLENN, S.M. (1991). Importance of spatial and temporal dynamics in species regional abundance and distribution. *Ecology*, 72 (2): 654-664.
- COMPTE, A. (1975). Notas sobre las especies españolas de *Aphodius* del subgénero *Ammoecius*. *Graellsia*, 29: 79-94.
- CONNELL, J.H. (1975). Some mechanisms producing structure in natural communities: a model and evidence from field experiments. En Cody, M.L. y Diamond J.M. (editores). *Ecology and Evolution of Communities*. Harvard Univ. Press, Cambridge, Mass. 460-490 págs.

- CONNELL, J.H. (1980). Diversity and the coevolution of competitors, or the ghost of competition past. *Oikos*, 35: 131-138.
- CONNELL, J.H. (1983). On the prevalence and relative importance of interspecific competition: evidence from field experiments. *Am. Nat.*, 122: 661-696.
- CONNELL, J.H. y R.O. SLATYER. (1977). Mechanisms of succession in natural communities and their role in community stability and organization. *Amer. Natur.* 111: 1119-1144.
- CONNOR, E.F. y MCCOY, E.D. (1979). The statistics and biology of the species-area relationship. *Am. Nat.*, 113 (6): 791-833.
- COOPE, G.R. (1970). Interpretations of Quaternary insect fossils. *Ann. Rev. Entomol.*, 15: 97-120.
- COOPE, G.R. (1974). Interglacial coleoptera from Bobbitshole, Ipswich, Suffolk. *J. Geol. Soc.*, 130 (4): 333-340.
- COOPE, G.R. (1979). Late Cenozoic fossil Coleoptera: Evolution, biogeography and ecology. *Ann. Rev. Ecol. Syst.*, 10: 247-268.
- COOPE, G.R. y ANGUS, R.B. (1975). An ecological study of a temperate interlude in the middle of last glaciation based on fossil Coleoptera from Isleworth, Middlesex. *J. Anim. Ecol.*, 44 (2): 365-392.
- COULSON, J.C.; HOROBIN, J.C.; BUTTERFIELD, J. y SMITH, G.R.J. (1976). The maintenance of annual life-cycles in two species of Tipulidae (Diptera): A field study relating development, temperature and altitude. *J. Anim. Ecol.*, 45: 215-233.
- COVARRUBIAS, R., W. ORELLANA y J. VALDERAS. (1982). Sucesión de microartrópodos en la colonización de fecas de bovino. *Rev. Ecol. Biol. Sol.*, 19 (3): 363-381.
- COX, C.C. (1974). Vertebrate palaeodistributional patterns and continental drift. *J. Biogeogr.*, 1: 75-94.
- CRACRAFT, J. (1972). Mesozoic dispersal of terrestrial faunas around the southern end of the world. En *Biogéographie et liaisons intercontinentales au cours du Mésozoïque*. XVII Congrès International de Zoologie. *Mem. Mus. National Hist. Nat.*, 88: 29-54.
- CRAIG, J.B. y COLE, P. (1952). Diapause in *Lucilia sericata* (Mg.), Diptera. *J. Exp. Biol.*, 4: 600-604.
- CRAWFORD, A.R. (1974). A greater Gondwanaland. *Science*, 184: 1179-1181.
- CRAWLEY, M.J. (1987). What makes a community invasible?. En *Colonisation, Succession and Stability*. Gray, A.J.; Crawley, M.J. y Edwards, P.J. (edit.). Blackwell, Oxford. págs. 429-453.
- CROWSON, R.A. (1960). The phylogeny of Coleoptera. *Ann. Rev. Entomol.*, 5: 111-134.
- CRUSAFOUNT PAIRO, M. (1958). Endemism and Pan-europeism in Spanish fossil mammalian faunas, with special regard to the Miocene. *Soc. Scient. Fenn. Comm. Biol.*, 18 (1): 1-31.
- CUERDA BARCELO, J. (1989). Los tiempos Cuaternarios en Baleares.

- CURTIS, J.T. y MCINTOSH, R.P. (1950). the interrelations of certain analytic and synthetic phytosociological characters. *Ecology*, 31: 434-455.
- DAMUTH, J. (1981). Population density and body size in mammals. *Nature*, 290: 699-700.
- DANILEVSKY, A.S., GORYSHIN, N.I. y TYSHCHENKO, V.P. (1970). Biological Rhythms in terrestrial arthropods. *Ann. Rev. Entomol.*, 15: 210-244.
- DANTHANARAYANA, W. (1986). *Insect Flight. Dispersal and Migration*. Danthanarayana, W. (edit.). Springer Verlag, 289 págs.
- DARLINGTON, P.J. (1957). *Zoogeography: the geographical distribution of animals*. Wiley (edit.). New York. 675 págs.
- DAVEY, P.M. (1954). Quantities of food eaten by the desert locust, *Schistocerca gregaria* (Forsk.) in relation to growth. *Bull. Entomol. Res.*, 45: 539-551.
- DAVIS, A.L.V. (1987). Geographical distribution of dung beetles (Coleoptera: Scarabaeidae) and their seasonal activity in south-western Cape Province. *J. ent. Soc. Sth Afr.*, 50 (2): 275-285.
- DE BAST, A. (1980). *Ecologie des Scarabaeoidea et autres coprophages des bouses de vaches*. Trabajo fin de estudios. Facultad de Ciencias Agronómicas del Estado. Gembloux. Bélgica. (inédita). 378 págs.
- DELGADO, A. y SALGADO, J.M. (1982). Nuevas aportaciones al conocimiento de los Scarabaeoidea leoneses (II). *Bol. R. Soc. Esp. Hist. Nat. (Biol.)*, 80 (3-4): 175-188.
- DELLACASA, G. (1983). *Sistematica e nomenclatura degli Aphodiini italiani* (Coleoptera Scarabaeidae: Aphodiinae). Museo Regionale di Scienze Naturali, Torino. 463 págs.
- DELLACASA, M. (1987). Contribution to a world-wide catalogue of Aegialidae, Aphodiidae, Aulonocnemidae, Termitotrogidae (Coleoptera, Scarabaeoidea). *Boll. Soc. Ent. Ital. (suppl.)*, 120 (1): 3-455.
- DESIERE, M. (1974). *Écologie des coléoptères coprophiles en prairies pâturées et en forêt*. Tesis doctoral en Ciencias. Lieja. Facultad de Ciencias (inédita). 235 págs.
- DESIERE, M. (1987). Écologie des coléoptères coprophiles en prairie permanente pâturée. II.- Les brigades de Coléoptères adultes coprophiles. *Bull. Ecol.*, 18: 13-21.
- DESIERE, M. y THOME, J.P. (1977). Variations qualitatives et quantitatives de quelques populations de Coléoptères coprophiles associées aux excréments de trois types d'herbivores. *Rev. Ecol. Biol. Sol.*, 14 (4): 611-619.
- D'HOTMAN, D. y SCHOLTZ, C.H. (1990a). Phylogenetic significance of the structure of the external male genitalia in the Scarabaeoidea (Coleoptera). *Ent. Mem. Dep. Agric. Dev. Repub. S. Afr.*, 77: 1-49.
- D'HOTMAN, D. y SCHOLTZ, C.H. (1990b). Comparative morphology of the male genitalia of derived groups of Scarabaeoidea (Coleoptera). *Elytron*, 4: 3-39.
- DICKERSON, J.E., Jr., y ROBINSON, J.V. (1986). the controlled assembly of microcosm communities: the selective extinction hypothesis. *Oecologia (Berlin)*, 71: 12-17.

- DOUBE, B.M. (1983). The habitat preference of some bovine dung beetles (Coleoptera:Scarabaeidae) in Hluhluwe Game Reserve, South Africa. *Bull. ent. Res.*, 73: 357-371.
- DOUBE, B.M. (1987). Spatial and temporal organization in communities associated with dung pads and carcasses, en *Organization of Communities. Past and Present*. Gee, J.H.R. y Giller, P.S. (edit.), Blackwell Scientific Publications, London. págs. 255-280.
- DOUBE, B.M. (1991). Dung beetles of Southern Africa. págs., 133-155. En *Dung Beetle Ecology*. I. Hanski y Y. Cambefort (edit.), Princeton University Press, New Jersey.
- DOUBE, B.M. y MACQUEEN, A. (1991). Establishment of exotic dung beetles in Queensland: the role of habitat specificity. *Entomophaga*, 36 (3): 353-360.
- DOUBE, B.M. MACQUEEN, A. RIDSDILL-SMITH, T.J. y WEIR, T.A. (1991). Native and introduced dung beetles in Australia. págs., 255-278. En *Dung Beetle Ecology*. I. Hanski y Y. Cambefort (edit.), Princeton University Press, New Jersey.
- DOWNING, J.A. (1986). Spatial heterogeneity: evolved behaviour or mathematical artefact?. *Nature*, 323: 255-257.
- DRURY, W.H. y I.C.T. NISBET. (1973). Succession. *Arnold Arbor. J.*, 54 (3): 331-368.
- DZHAMBAZISHVILLI, Y.S. (1973). Vertical distribution of Scarabaeidae (Coleoptera) in Abkhazia. *Ent. Rev.*, 52 (4): 552-554.
- EDWARDS, P.B. (1986a). Phenology and field biology of the dung beetle *Onitis caffer* Boheman (Coleoptera: Scarabaeidae) in southern Africa. *Bull. ent. Res.*, 76: 433-446.
- EDWARDS, P.B. (1986b). Development and larval dispause in the southern African dung beetle *Onitis caffer* Boheman (Coleoptera: Scarabaeidae). *Bull. ent. Res.*, 76: 109-117.
- EDWARDS, P.B. (1988). Field ecology of a brood-caring dung beetle *Kheper nigroaeneus*- habitat predictability and life history strategy. *Oecologia (Berlin)*, 75: 527-534.
- ELOUARD, P. (1984). Paleoclimats et derive des continents. *Bull. Soc. Linn. Lyon. supplément 1*: 16 págs.
- ENGELMANN, M.D. (1961). The role of the soil arthropods in the energetics of an old field community. *Ecol. Monogr.*, 31: 221-238.
- ERWIN, T.L. (1985). The taxon pulses: a general pattern of lineage radiation and extinction among carabid beetles. In axonomy, Phylogeny and Zoogeography of beetles and Ants. Ball, G.E. (eds.). Junk Publishers. págs. 437-472.
- FABRE, J.H. (1897). *Souvenirs Entomologiques*. V. Paris, Librairie Delagrave.
- FAVILA, M.E. (1988). Chemical labelling of the food ball during rolling by males of the subsocial coleopteran *Canthon cyanellus cyanellus* LeConte (Scarabaeidae). *Insect. Sociaux*, 35 (1): 125-129.
- FAY, H.A.C. y DOUBE, B.M. (1983). The effect of some coprophagous and predatory beetles on the survival of immature stages of the African buffalo fly, *Haematobia thirouxi potans*, in bovine dung. *Z. ang. Ent.* 95: 460-466.

- FERNANDEZ SIGLER, A. (1986). Estudio de las comunidades coprófagas de prados pastoreados de la Sierra de Alfacar (Granada) (Coleoptera, Scarabaeoidea). Mem. de Licenciatura (inédita). Dep. de Biol. Anim., Ecol. y Gen., Universidad de Granada. 185 págs.
- FERRAR, P. (1975). Preamble for symposium on effects of dung beetles. *J. Appl. Ecol.*, 12: 819-821.
- FERRARI, D.C. y HEBERT, P.D.N. (1982). The induction of sexual reproduction in *Daphnia magna*: genetic differences between arctic and temperate populations. *Can. J. Zool.*, 60: 2143-2148.
- FINCHER, G.T. (1981). The potential value of dung beetles in pasture ecosystems. *J. Georgia Entomol. Soc.*, 16: 316-333.
- FINCHER, T.G.; R. DAVIES y T.B. STEWART. (1971). Flight activity of coprophagous beetles on a swine pasture. *Ann. Entomol. Soc. Am.*, 64(4): 855-860.
- FINCHER, G.T., STEWART, T.B., y J.S. HUNTER. (1983). The 1981 distribution of *Onthophagus gazella* Fabricius from releases in Texas and *Onthophagus taurus* Schreber from an unknown release in Florida (Coleoptera: Scarabaeoidea). *Coleop. Bull.*, 37: 159-163.
- FINNE, D. y DESIERE, M. (1971). Étude synécologique des bouses de Bovides.I. Évolution estivale de la biomasse des Coléoptères en fonction du vieillissement des bouses. *Rev. Ecol. Biol. Sol.*, 8 (3): 409-417.
- FISHER, R.A., A.S. CORBET y C.B. WILLIAMS. (1943). The relation between the number of species and the number of individuals in a random sample of an animal population. *J. Anim. Ecol.*, 12: 42-58.
- FONT TULLOT, I. (1983). *Climatología de España y Portugal*. Publ. Inst. Nac. Meteorología, Madrid, 296 págs.
- FORD, H.A. (1990). Relationships between distribution, abundance and foraging niche breadth in Australian land birds. *Ornis Scand.*, 21: 133-138.
- FORTEZA DEL REY, M. (1984). Caracterización agroclimática de la provincia de Ávila. Ministerio de Agric. Pesca y Alimen., Madrid, 146 págs.
- FOWLER, C.W. y MACMAHON, J.A. (1982). Selective extinction and speciation: their influence on the structure and functioning of communities and ecosystems. *Am. Nat.*, 119: 480-498.
- FRASER, A. y SMITH, W.F. (1963). Diapause in larvae of green blowflies (Diptera:Cyclorrhapha: *Lucilia* spp.). *Proc. R. Entomol. Soc. Lond. A.*, 38: 90-97.
- FRETWELL, S.D. (1987). Food chain dynamics: the central theory of ecology?. *Oikos*, 50: 291-301.
- GALANTE, E. (1979). Los Scarabaeoidea de las heces de vacuno de la provincia de Salamanca, II: Familia Scarabaeidae. *Bol. Asoc. esp. Entom.*, 3: 129-152.
- GALANTE, E. (1981). Los Scarabaeoidea de las heces de vacuno de la provincia de Salamanca, IV: Familia Geotrupidae. *Bol. Asoc. esp. Entom.*, 4: 173-177.
- GALANTE, E. (1983). Los Scarabaeoidea de las heces de vacuno de la provincia de Salamanca, III: Familia Aphodiidae. *Bol. Asoc. esp. Entom.*, 6: 179-200.

- GALANTE, E. (1984). *Aphodius (Anomius) annamariae* Baraud, 1982 (Col., Scarabaeoidea) en la provincia de Salamanca. *Bol. Asoc. esp. Entom.*, 8: 203-205.
- GALANTE, E. (1984a). Los Thorectes del grupo "escorialensis" en la Península Ibérica (Col., Scarabaeoidea). *Bol. Asoc. esp. Entom.*, 8: 271-281.
- GALANTE, E.; GARCIA-ROMAN, M; BARRERA, I. y GALINDO, P. (1991). Comparison of spatial distribution patterns of dung-feeding scarabs (Coleoptera: Scarabaeidae, Geotrupidae) in wooded and open pastureland in the mediterranean "dehesa" area of the iberian peninsula. *Environ. Entomol.*, 20 (1): 90-97.
- GALANTE, E. y RODRIGUEZ-MENENDEZ, H. (1989). Análisis de la distribución de Scarabaeidae en la provincia fitogeográfica Orocantábrica (Cordillera Cantábrica) (Col. Scarabaeoidea). *Bol. Asoc. esp. Entomol.*, 13: 385-406.
- GALANTE, E. y RODRIGUEZ ROMO, J. (1988). Análisis de la distribución de Geotrupidae en áreas del oeste español: provincia de Cáceres. *Mediterranea*, 10: 29-44.
- GALANTE, E.; RODRIGUEZ-ROMO, J. y GARCIA-ROMAN, M. (1989). Distribución y actividad anual de los Onthophagini (Col., Scarabaeidae) en la provincia de Cáceres. *Bol. Asoc. esp. Entom.*, 12: 333-352.
- GARCIA CAMPORRO, C. y ANADON, R. (1984). Variación de la comunidad de coleópteros coprófagos (Hydrophilidae y Scarabaeidae) a lo largo del proceso de degradación de la boñiga. *Rev. Biol. Univ. Oviedo*, 2: 143-153.
- GARMENDIA IRAUNDEGUI, J. (1972). *El clima de la provincia de Ávila*. Instituto de Orientación y Asistencia Técnica del Oeste (IATO). Centro de Edafología y Biología Aplicada (CSIC). Salamanca, 193 págs.
- GASTON, K.J. (1988). The intrinsic rates of increase of insects of different sizes. *Ecol. Entomol.*, 14: 399-409.
- GASTON, K.J. y LAWTON, J.H. (1988a). Patterns in the distribution and abundance of insect populations. *Nature*, 331: 709-712.
- GASTON, K.J. y LAWTON, J.H. (1988b). Patterns in the body size, population dynamics and regional distribution of bracken herbivores. *Am. Nat.*, 132: 662-680.
- GASTON, K.J. y LAWTON, J.H. (1990). Effects of scale and habitat on the relationship between regional distribution and local abundance. *Oikos*, 58: 329-335.
- GAUSE, G.F. (1934). *The struggle for existence*. Hafner, New York (reimpreso en 1964 por Williams & Wilkins, Baltimore, Md.). 163 págs.
- GILLARD, P. (1967). Coprophagous beetles in pasture ecosystems. *J. Aust. Inst. Agric. Sci.*, 33: 30-34.
- GILLER, P.S. y DOUBE, B.M. (1989). Experimental analysis of inter- and intraspecific competition in dung beetle communities. *J. Anim. Ecol.*, 58: 129-142.
- GILPIN, M.E. y DIAMOND, J.M. (1982). Factors contributing to non-randomness in species co-occurrences on islands. *Oecologia*, 52: 75-84.

- GLASSER, J.W. (1979). The role of predation in shaping and maintaining the structure of communities. *Amer. Nat.*, 113 (5): 631-641.
- GLASSER, J.W. (1982a). On the causes of temporal change in communities: modification on the biotic environment. *Amer. Nat.*, 119 (3): 375-390.
- GLASSER, J.W. (1982b). A theory of trophic strategies: the evolution of facultative specialist. *Amer. Nat.*, 119 (2): 250-261.
- GLEASON, H.A. (1929). The significance of Raunkiaer's law of frequency. *Ecology*, 10: 406-408.
- GLENN, S.M. y COLLINS, S.L. (1990). Patch structure in tallgrass prairies: dynamics of satellite species. *Oikos*, 57: 229-236.
- GOLJAN, A. (1953). Studies on Polish beetles of the *Onthophagus ovatus* (L.) group with some biological observations on coprophagous. *Ann. Mus. Zool. Polonici*, 15: 55-84.
- GORDON, R.D. (1983). Studies on the genus *Aphodius* of the United States and Canada (Coleoptera: Scarabaeidae). VII. Food and habitat; distribution; key to eastern species. *Proc. Entomol. Soc. Wash.*, 85 (4): 633-652.
- GORDON, R.D. y CARTWRIGHT, O.L. (1974). Survey of food preferences of some North American Canthonini (Coleoptera; Scarabaeidae). *Entomol. News*, 85: 181-185.
- GOTELLI, N.J. y SIMBERLOFF, D. (1987). The distribution and abundance of tallgrass prairie plants: a test of the core-satellite hypothesis. *Am. Nat.*, 130 (1): 18-35.
- GOULD, S.J., (1966). Allometry and size in ontogeny and phylogeny. *Biol. Rev.* 41: 587-640.
- GRAEF, de F. y DESIERE, M. (1984). Écologie des coléoptères coprophiles en prairie permanente pâturée. III.- Dynamique et phénologie des guildes d'Hydrophilidae, de Scarabaeidae et de Geotrupidae. *Bull. Soc. R. Sci. Liège*, 53 (3-4): 158-172.
- GREEN, R.F. (1986). Does aggregation prevent competitive exclusion? a response to Atkinson and Shorrocks. *Am. Nat.*, 128: 301-304.
- GREEN, R.H. (1966). Measurement of non-randomness in spatial distributions. *Res. Popul. Ecol.*, 8: 1-7.
- GRIFFITHS, D. (1986). Size-abundance relations in communities. *Am. Nat.*, 127: 140-166.
- GUIOT, J., PONS, A., BEAULIEU, J.L y REILLE, M. (1989). A 140.000-year continental climate reconstruction from two European pollen records. *Nature*, 338: 309-313.
- HAFEZ, M. (1939a). Some ecological observations on the insect fauna of dung. *Bull. Soc. Fouad Entomol.*, 23: 241-387.
- HAFEZ, M. (1939b). The life history of *Sphaeridium scarabaeoides* L. *Bull. Soc. Fouad Entomol.*, 23: 312-318.
- HAGSTRUM, D.W. y SILHACEK, D.L. (1980). Diapause induction in *Ephestia cautella*: An interaction between genotype and crowding. *Entomol. Exp. Appl.*, 28: 29-37.

- HAIRSTON, N.G. (1980). The experimental test of an analysis of field distributions: competition in terrestrial salamanders. *Ecology*, 61: 817-826.
- HAIRSTON, N.G., F.E. SMITH, y L.B. SLOBODKIN. (1960). Community structure, population control and competition. *Amer. Natur.*, 94: 421-425.
- HALFFTER, G. (1959). Etología y Paleontología de Scarabaeinae (Col., Scarabaeidae). *Ciencia (Mex.)*, 19 (8-10): 165-178.
- HALFFTER, G. (1962). Explicación preliminar de la distribución geográfica de los Scarabaeidae mexicanos. *Act. Zool. Mex.*, 5: 1-17.
- HALFFTER, G. (1964). La entomofauna americana. Ideas acerca de su origen y distribución. *Folia Ent. Mex.*, 6: 1-108
- HALFFTER, G. (1974). Éléments anciens de l'entomofaune Neotropicale: ses implications biogeographiques. *Quaest. Entomol.*, 10: 223-262.
- HALFFTER, G. (1976). Distribución de los insectos en la zona de transición mexicana. Relaciones con la entomofauna norteamericana. *Folia Ent. Mex.*, 35: 1-64.
- HALFFTER, G. (1978). Un nuevo patrón de dispersión en la Zona de Transición Mexicana: El Mesoamericano de Montaña. *Fol. Entomol. Mex.*, 39-40: 219-226.
- HALFFTER, G. (1977). Evolution of nidification in the Scarabaeinae. *Quaest. Entomol.*, 13: 231-253.
- HALFFTER, G. (1987). Biogeography of the montane entomofauna of Mexico and Central America. *Ann. Rev. Entom.*, 32: 95-114.
- HALFFTER, G. y MATTHEWS, E.G. (1966). The natural history of the dung beetles of the subfamily Scarabaeinae (Coleoptera, Scarabaeidae). *Folia Ent. Mex.*, 12-14: 1-312.
- HALFFTER, G. y W.D. EDMONDS. (1979). Evolución de la nidificación y de la cooperación bisexual en Scarabaeinae. *Folia Entomol. Mex.*, 42: 13-20.
- HALFFTER, G. y W.D. EDMONDS. (1982). The nesting behaviour of dung beetles (Scarabaeinae): an ecological and evolutive approach. Instituto de Ecología, México. 177 págs.
- HAMMER, O. (1941). Biological and ecological investigations of flies associated with pasturing cattle and their excrement. *Vidensk. Medd. Naturhist. Foren. Kovenhavn.*, 105: 141-393.
- HANSKI, I. (1980a). Patterns of beetle succession in droppings. *Ann. Zool. Fenn.*, 17: 17-26.
- HANSKI, I. (1980b). Migration to and from cow droppings by coprophagous beetles. *Ann. Zool. Fenn.*, 17: 11-16.
- HANSKI, I. (1980c). Spatial patterns and movements in coprophagous beetles. *Oikos*, 34: 311-321.
- HANSKI, I. (1980d). The three coexisting species of *Sphaeridium* (Coleoptera, Hydrophilidae). *Ann. Entomol. Fenn.* 46: 39-48.
- HANSKI, I. (1980e). Spatial variation in the timing of the seasonal occurrence in coprophagous beetles. *Oikos*, 34: 311-321.
- HANSKI, I. (1980f). The community of coprophagous beetles (Coleoptera, Scarabaeidae and Hydrophilidae) in northern Europe. *Ann. Ent. Fenn.*, 46(3): 57-73.

- HANSKI, I. (1981). Coexistence of competitors in patchy environment with and without predation. *Oikos*, 37: 306-312.
- HANSKI, I. (1982a). On patterns of temporal and spatial variation in animals populations. *Ann. Zool. Fennici*, 19: 21-37.
- HANSKI, I. (1982b). Dynamics of regional distribution: the core and satellite species hypothesis. *Oikos*, 38: 210-221.
- HANSKI, I. (1982c). Communities of bumblebees: testing the core-satellite hypothesis. *Ann. Zool. Fenn.*, 19: 65-73.
- HANSKI, I. (1982d). Distributional ecology of anthropochorus plants in villages surrounded by forest. *Ann. Bot. Fenn.*, 19: 1-15.
- HANSKI, I. (1983a). Distributional ecology and abundance of dung and carrion-feeding beetles (Scarabaeidae) in tropical rain forests in Sarawak, Borneo. *Act. Zool. Fennica*, 167:1-45.
- HANSKI, I. (1983b). Predator-mediated coexistence. *Act. Entomol. Fenn.*, 42: 33-35
- HANSKI, I. (1985). Single-species spatial dynamics may contribute to long-term rarity and commonness. *Ecology*, 66 (2): 335-343.
- HANSKI, I. (1986a). Nutritional ecology of dung and carrion-feeding insects. págs. 837-884. En *Nutritional Ecology of Insects, Mites and Spiders*. F.S. Slansky, Jr. y J.G. Rodriguez (edit.). John Wiley. New York.
- HANSKI, I. (1986b). Individual behaviour, population dynamics and community structure of *Aphodius* (Scarabaeidae) in Europe. *Acta Oecolo. Oecol. Gener.*, 7 (2): 171-187.
- HANSKI, I. (1987a). Colonization of ephemeral habitats. págs. 155-185. En *Colonization, Succession and Stability*. A.J. Gray, M.J. Crawley y P.J. Edwards (edit.). Blackwell Scientific Publications. Oxford.
- HANSKI, I. (1987b). Cross-correlation in population dynamics and the slope of spatial variance-mean regresions. *Oikos*, 50: 148-151.
- HANSKI, I. (1989). Dung beetles. págs., 489-511. En *Tropical Rain Forest Ecosystem*. H. Lieth y M. J. A. Werger (edit.) Amsterdam.
- HANSKI, I. (1991a). The dung insect community. págs., 5-21. En *Dung Beetle Ecology*. I. Hanski y Y. Cambefort (edit.), Princeton University Press, New Jersey.
- HANSKI, I. (1991b). North temperate dung beetles. págs., 75-96. En *Dung Beetle Ecology*. I. Hanski y Y. Cambefort (edit.), Princeton University Press, New Jersey.
- HANSKI, I. (1991c). Epilogue. págs., 366-372. En *Dung Beetle Ecology*. I. Hanski y Y. Cambefort (edit.), Princeton University Press, New Jersey.
- HANSKI, I. y CAMBEFORT, Y. (1991a). Spatial processes. págs., 283-304. En *Dung Beetle Ecology*. I. Hanski y Y. Cambefort (edit.), Princeton University Press, New Jersey.
- HANSKI, I. y CAMBEFORT, Y. (1991b). Competition in dung beetles. págs., 305-329. En *Dung Beetle Ecology*. I. Hanski y Y. Cambefort (edit.), Princeton University Press, New Jersey.

- HANSKI, I. y CAMBEFORT, Y. (1991c). Resource partitioning. págs., 330-349. En *Dung Beetle Ecology*. I. Hanski y Y. Cambefort (edit.), Princeton University Press, New Jersey.
- HANSKI, I. y CAMBEFORT, Y. (1991d). Species richness. págs., 350-365. En *Dung Beetle Ecology*. I. Hanski y Y. Cambefort (edit.), Princeton University Press, New Jersey.
- HANSKI, I. y KOSKELA, H. (1977). Niche relations among dung-inhabiting beetles. *Oecologia (Berlin)*, 28: 203-231.
- HANSKI, I. y KOSKELA, H. (1978). Stability, abundance and niche width in the beetle community inhabiting cow dung. *Oikos*, 31: 290-298.
- HANSKI, I. y KOSKELA, H. (1979). Resource partitioning in six guilds of dung-inhabiting beetles (Coleoptera). *Ann. Entomol. Fenn.*, 45: 1-12.
- HANSKI, I. y KRIKKEN, J. (1991). Dung beetles in tropical forest in south-east Asia. págs., 179-197. En *Dung Beetle Ecology*. I. Hanski y Y. Cambefort (edit.), Princeton University Press, New Jersey.
- HANSKI, I. y KUUSELA, S. (1977). An experiment on competition and diversity in the carryon fly community. *Ann. Entomol. Fennici*, 43: 108-115.
- HANSKI, I. y KUUSELA, S. (1983). Dung beetle communities in the Aland archipelago. *Act. Entomol. Fenn.*, 42: 36-42.
- HARESTAD, A.S. y F.L. BUNNELL. (1979). Home range and body weight. A reevaluation. *Ecology*, 60 (2): 389-402.
- HARPER, J.E. y J. WEBSTER. (1964). An experimental analysis of the coprophilus fungus succession. *Trans. Brit. mycol. Soc.*, 47 (4): 511-530.
- HATA, K. y EDMONDS, W.D. (1983). Structure and function of the mandibles of adult dung beetles (Coleoptera: Scarabaeidae). *Int. J. Insect Morphol. Embryol.*, 12: 1-12.
- HAVRANEK, D. (1989). Coleópteros coprófagos y necrófagos (Scarabaeidae, Silphidae) atraídos a cebos, en bosques venezolanos. *Rev. Científica UNET*, 3: 55-64.
- HEATWOLE, H. y R. LEVINS. (1972). Trophic structure stability and faunal change during recolonization. *Ecology*, 53: 531-534.
- HEINRICH, B. (1974). Thermoregulation in endothermic insects. *Science*, 185: 747-755.
- HEINRICH, B. (1977). Why have some animals evolved to regulate a high body temperature?. *Am. Nat.*, 11: 623-640.
- HEINRICH, B. y G.A. BARTHOLOMEW. (1980). La ecología del escarabajo estercolero africano. *Inv. Ciencia*, 40: 70-78.
- HENNIG, W. (1968). *Elementos de una Sistemática filogenética*. EUDEBA, Buenos Aires, 353 págs.
- HERNANDEZ PACHECO, F. (1937). El glaciarismo cuaternario de La Serrota (Avila). *Bol. Soc. Esp. Hist. Nat.*, 33: 417-420.
- HILL, M.O. (1973). Diversity and evenness: an unifying notation and its consequences. *Ecology*, 54: 427-432.
- HOWDEN, H.F. (1955). Biology and taxonomy of North American beetles of the subfamily Geotrupinae with revisions of the genera *Bolbocerosoma*, *Eucanthus*, *Geotrupes* and *Peltotrupes*. *Proc. U. S. nat. Mus.*, 104: 151-319.

- HOLTER, P. (1975). Energy budget of a natural population of *Aphodius rufipes* larvae (Scarabaeidae). *Oikos*, 26: 177-186.
- HOLTER, P. (1979a). Abundance and reproductive strategy of the dung beetle *Aphodius rufipes* (L.) (Scarabaeidae). *Ecol. Entomol.*, 4: 317-326.
- HOLTER, P. (1979b). Effect of dung-beetles (*Aphodius spp.*) and earthworms on the disappearance of cattle dung. *Oikos*, 32: 393-402.
- HOLTER, P. (1982). Resource utilization and local coexistence in a guild of scarabaeid dung beetles (*Aphodius spp.*). *Oikos*, 39: 213-227.
- HORN, H.S. y MacARTHUR, R.N. (1972). Competition among fugitive species in a harlequin environment. *Ecology*, 53: 749-752.
- HOUSE, H.L. (1967). The decreasing occurrence of dispause in the fly *Pseudosarcophaga affinis* through laboratory-reared populations. *Can. J. Zool.*, 45: 149-153.
- HOUSTON, K.W.W. y MCINTYRE, P. (1985). The daily onset of flight in the crepuscular dung beetle *Onitis alexis*. *Ent. Exp. Appl.*, 39: 223-232.
- HOWDEN, H.F. (1963). Speculations on some beetles barriers, and climates during the Pleistocene and Pre-Pleistocene periods in some nonglaciated portions of North America. *Syst. Zool.*, 12 (4): 178-201.
- HOWDEN, H.F. (1982). Larval and adult characters of *Frickius Germain*, its relationship to the Geotrupini, and a Phylogeny of some major taxa in the Scarabaeoidea (Insecta: Coleoptera). *Can. J. Zool.*, 60 (11): 2713-2724.
- HOWDEN, H.F. y NEALIS, V.G. (1975). Effects of clearing in a tropical rain forest on the composition of the coprophagous scarab beetle fauna (Coleoptera). *Biotropica* 7: 77-83.
- HOWDEN, H.F. y NEALIS, V.G. (1978). Observations on height of perching in some tropical dung beetles (Scarabaeidae). *Biotropica*, 10 (1): 43-46.
- HOWDEN, H.F. y PECK, S.B. (1986). Adult habits, larval morphology and phylogenetic placement of *Taurocerastes patagonicus* Philippi (Scarabaeidae: Geotrupinae). *Can. J. Zool.*, 65: 329-332.
- HSÜ, K.J.; MONTADERT, L.; BERNOUILLI, D.; BIANCA CITA, M.; ERICKSON, A.; GARRISON, R.E.; KIDD, R.B.; MELIERES, F.; MULLER, C. y WRIGHT, R. (1977). History of the Mediterranean salinity crisis. *Nature*, 267: 399-403.
- HUGUET DEL VILLAR, E. (1915). Los glaciares de Gredos. *B.R.S.E.H.N.*, 15: 379-390.
- HUGHES, R.D., TYNDALE-BISCOE, M. y J. WALKER. (1978). Effects of introduced dung beetles (Coleoptera: Scarabaeidae) on the breeding and abundance of the Australian bushfly, *Musca vetustissima* Walker (Diptera: Muscidae). *Bull. ent. Res.*, 68: 361-372.
- HURLBERT, S.H. (1971). The non-concept of species diversity: A critique and alternative parameters. *Ecology*, 52: 577-586.
- HUTCHINSON, G.E. (1957). Concluding remarks. *Cold Spring Harbor Symp. Quant. Biol.*, 22: 415-427.

- HUTCHINSON, G.E. (1961). The paradox of the plankton. *Am. Nat.*, 95: 137-145
- HUTCHINSON, G.E. (1965). *El teatro ecológico y el drama evolutivo*. Traducido por Blume (edit.) 1979. Barcelona. 151 págs.
- HUXLEY, J.S. (1924). Constant differential growth-ratios and their significance. *Nature*, 114: 895-896.
- IABLOKOFF-KHNZORIAN, S.M. (1977). Über die phylogenie der Lamellicornia (Insecta: Coleoptera). *Entom. Abh. Mus. Tierk. Dresden*, 41: 135-200.
- IBAÑEZ, J.J.; BALLESTA, R.J.; LOPEZ, J. y col. (1985). Suelos con caracteres turbosos del sector centro-oriental del Sistema Central. Análisis de los factores formadores y características macromorfológicas. *Bol. Est. Centr. Ecol.*, 27: 16 págs.
- IBAÑEZ MARTI, J.J.; GALLARDO DIAZ, J. y JIMENEZ BALLESTA, R. (1986). revisión de los procesos paleoclimáticos Plio-Cuaternarios en el sector oriental del Sistema Central: Somosierra-Ayllón (Spain). En *Quaternary climate in western Mediterranean*. López-Vera (edit.). Universidad Autónoma de Madrid. págs. 95-110.
- ISTOCK, C.A., WASSERMAN, S.S. y ZIMMER, H. (1975). Ecology and evolution of the pitcherplant mosquito: 1. Population dynamics and laboratory responses to food and population density. *Evolution*, 29: 296-312.
- IVES, A.R. (1988). Aggregation and the coexistence of competitors. *Ann. Zool. Fennici*, 25: 75-88.
- IVES, A.R. (1991). Aggregation and coexistence in a carrion fly community. *Ecol. Monogr.*, 61(1): 75-94
- JANSSENS, A. (1960). Faune de Belgique. *Insectes Coléoptères Lamellicornes*. Bruselas, 411 págs.
- JANZEN, D.H. (1983). Seasonal changes in abundance of large nocturnal dung beetles (Scarabaeidae) in a Costa Rican deciduous forest and adjacent horse pasture. *Oikos*, 41: 274-283.
- JAROSIK, V. (1989). Mass vs. length relationship for carabid beetles (Col., Carabidae). *Pedobiologia*, 33: 87-90.
- JASSBY, A.D. y C.R. GOLDMAN. (1974). A quantitative measure of succession rate and its application to the phytoplankton of lakes. *Amer. Natur.*, 108: 688-693.
- JEANNEL, R. (1947). Le pleuplement des Pyrénées. *Rev. Fr. Ent.*, 14: 53-104.
- JIMENEZ, R. y GUERRA, A. (1975). Evolución de los suelos con la altitud en la vertiente sur de la Sierra de Gredos. *Ana. Edaf. Agrobiol.*, 34:991-1010.
- JOHNSON, C.G. (1969). *Migration and Dispersal of Insects by Flight*. Methuen, Londres.
- JUANES, F. (1986). Population density and body size in birds. *Am. Nat.*, 128: 921-929.
- KAYAK, A. (1974). Analysis of a sheep pasture ecosystem in the Pieniny mountains (the Carpathians). XVII . Analysis of the transfer of carbon. *Ekol. Polska*, 22: 711-732.
- KENOYER, L.A. (1927). A study of raunkaier's law of frequence. *Ecology*, 8: 341-349.

- KESSLER, H. y BALBSBAUGH, E.U. (1972). Succession of adult Coleoptera in bovine manure in East Central South Dakota. *Ann. Entomol. Soc. Amer.*, 65: 1333-1336.
- KINGSTON, T.J. y COE, M. (1977). The biology of a giant dung-beetle (*Heliocoris dilloni*) (Coleoptera, Scarabaeidae). *J. Zool. Lond.*, 181: 243-263.
- KIRK, A.A. y RIDSDILL-SMITH, T.J. (1986). Dung beetle distribution patterns in the iberian peninsula. *Entomophaga*, 31 (2): 183-190.
- KLEMPERER, H.G. (1982). Parental behaviour in *Copris lunaris* (Coleoptera: Scarabaeidae): care defence of brood balls and nest. *Ecol. Entomol.*, 7:155-167.
- KNEIDEL, K.A. (1985). Patchiness, aggregation and the coexistence of competitors for ephemeral resources. *Ecol. Entomol.*, 10: 441-448
- KOSKELA, H. (1972). Habitat selection of dung-inhabiting Staphylinids (Coleoptera) in relation to age of the dung. *Ann. Zool. Fennici*, 9:156-171.
- KOSKELA, H. (1979). Patterns of diel flight activity in dung-inhabiting beetles: An ecological analysis. *Oikos*, 33: 419-439.
- KOSKELA, H. y HANSKI,I. (1977). Structure ans succession in an beetle community inhabiting cow dung. *Ann. Zool. Fenn.*, 14: 204-223.
- KRIKKEN, J. (1981). Geotrupidae from the nepal Himalayas. new flightless species of *Geotrupes* Latreille, with a biogeographical discussion. *Senkenberg. Biol.*, 61 (5-6): 369-381.
- KROGH, A. y ZEUTHEN, E. (1941). The mechanism of flight preparation in some insects. *J. exp. Biol.*, 18: 1-10.
- KRYSAN, J.L. (1978). Diapause, quiescence, and moisture in the egg of the western corn root-worm, *Diabrotica virgifera*. *J. Insect.Physiol.*, 24: 535-540.
- KUUSELA, S. y HANSKI, I. (1982). The structure of carryon fly communities: the size and tehe type of carryon. *Holarct. Ecol.*, 5: 337-348.
- LA GRECA, M. (1964). Le categorie corologiche degli elementi faunistici italiani. *Mem. Soc. ent. It.*, 43: 147-165.
- LANDIN, B.O. (1957). Coleoptera, Lamellicornia. *Svensk Insektenfauna*, 9. 155 págs.
- LANDIN, B.O. (1961). Ecological studies of dung beetles. *Opuscula Entomol. Suppl.*, 19: 1-228.
- LARSEN, K. (1971). Danish endocoprophilus fungi and their sequence of occurrence. *Bot. Tidsskr.*, 66:1-32.
- LAURENCE, B.R. (1954). The larval inhabitants of cow pats. *J. Anim. Ecol.*, 23: 234-260.
- LAWLOR, L.R. (1980). Structure and stability in natural and randomly constructed competitive communities. *Am. Nat.*, 116: 394-408.
- LAWRENCE, J.F. y NEWTON, A.F. (1982). Evolution and classification of beetles. *Ann. Rev. Ecol. Syst.*, 13: 261-290.

- LAWTON, J.H. (1989). What is the relationship between population density and body size in animals?. *Oikos*, 55: 429-434.
- LEIGH, E.G. (1981). The average life time of a population in a varying environment. *J. Theor. Biol.*, 90: 213-239.
- LE PICHON, X. (1968). Sea floor spreading and continental drift. *J. Geophys. Res.*, 73: 3661-3697.
- LEVIN, S.A. (1976). Population dynamic models in heterogeneous environments. *Ann. Rev. Ecol. Syst.*, 7: 287-310.
- LEVINS, R. (1968). *Evolution in changing environments*. Princeton Univ. Press, Princeton. 120 págs.
- LEVINS, R. (1969). Some demographic and genetic consequences of environmental heterogeneity for biological control. *Bull. Ent. Soc. Am.*, 15: 237-240.
- LEWIS, W. M. Jr. (1978). Analysis of succession in a tropical phytoplankton community and a new measure of succession rate. *Amer. Natur.* 112: 401-414.
- LIDICKER, W.Z. (1962). Emigration as a possible mechanism permitting the regulation of population density below carrying capacity. *Am. Nat.*, 96: 29-33.
- LOBO, J.M. (1982). *Los Scarabaeoidea (Col.) coprófagos del Alto Valle del Alberche*. Mem. de Licenciatura (inédita). Dep. Zoología, Universidad Autónoma, Madrid. 208 págs.
- LOBO, J.M. (1985). Algunos datos y observaciones sobre la influencia del origen del excremento en la estructura de las comunidades de Scarabeoidea (Col.) coprófagos. *Bolt. Soc. port. Entomol. suppl.*, 1: 45-55.
- LOBO, J.M.; MARTIN PIERA, F. y VEIGA, C.M. (1988). Las trampas pitfall con cebo, sus posibilidades en el estudio de las comunidades coprófagas de Scarabaeoidea (Col.). I. Características determinantes de su capacidad de captura. *Rev. Ecol. Biol. Sol.*, 25 (1): 77-100.
- LOMNICKI, A. (1978). Individual differences between animals and the natural regulation of their numbers. *J. Anim. Ecol.*, 47: 461-475.
- LOPEZ COLON, J.I. (1981). Contribución al conocimiento del género *Thorectes* Mulsant. *Thorectes baraudi*, nueva especie española. *Nouv. Rev. Ent.*, 11 (3): 277-286.
- LOPEZ COLON, J.I. (1983). Contribución al conocimiento del género *Thorectes* Mulsant. II. *Thorectes ferreri*, nueva especie española. *Nouv. Rev. Ent.*, 13 (3): 299-303.
- LOPEZ MARTINEZ, N. (1989). Tendencias en Paleobiogeografía. El futuro de la biogeografía del pasado. En *Paleontología*, Aguirre, E., col. Nuevas Tendencias, vol. 10 (C.S.I.C.). págs. 271-296.
- LOPEZ SERRANO, M. (1969). *Libro de la Montería del Rey de Castilla Alfonso XI*. Estudio preliminar. Madrid
- LUCENA CONDE, F. (1966). (Coordinador). *Los suelos de la provincia de Ávila*. Centro de Edafología y Biología Aplicada de Salamanca. IATO (CSIC). 77 págs.
- LUDWING, J.A. y REYNOLDS, J.F. (1988). *Statistical Ecology. A primer on methods and computing*. John Wiley & Sons (edit). Nueva York, 337 págs.

- LUMARET, J.P. (1975). Étude des conditions de ponte et de développement larvaire d'*Aphodius (Agrilinus) constans* Duft. (Coleoptera, Scarabaeidae) dans la nature et au laboratoire. *Vie et Milieu*, 25 (2), ser. C: 267-282.
- LUMARET, J.P. (1978/79). Biogeographie et ecologie des Scarabeides coprophages du sud de la France. I.- Methodologie et modeles de repartition. *Vie et Milieu*, 28-29:1-34.
- LUMARET, J.P. (1980). Analyse des communautés de scarabéides coprophages dans le maquis corse et étude de leur rôle dans l' utilisation des excréments. *Ecol. Medit.*, 5: 51-57.
- LUMARET, J.P. (1983). Structure des peuplements de coprophages Scarabaeidae en région méditerranéenne française: relations entre les conditions écologiques et quelques paramètres biologiques des espèces. *Bull. Soc. ent. Fr.*, 88: 481-495.
- LUMARET, J.P. (1986). Toxicité de certains helminthicides vis-à-vis des insectes coprophages et conséquences sur la disparition des excréments de la surface du sol. *Act. Oecol. Oecol. Applic.*, 7 (4): 313-324.
- LUMARET, J.P. (1989). Sécheresse et stratégies comportementales chez les Scarabéides coprophages (Insecta, Coleoptera). *Bull. Ecol.*, 20 (1): 51-57.
- LUMARET, J.P. y KIRK, A. (1987). Ecology of dung beetles in the french mediterranean region (Coleoptera: Scarabaeinae). *Acta Zool. Mex.*, 24: 1-55.
- LUMARET, J.P. y KIRK, A. (1991). South temperate dung beetles. págs., 116-132. En *Dung Beetle Ecology*. I. Hanski y Y. Cambefort (edit.), Princeton University Press, New Jersey.
- LUMARET, J.P. y STIERNET, N. (1991). Montane dung beetles. págs., 242-254. En *Dung Beetle Ecology*. I. Hanski y Y. Cambefort (edit.), Princeton University Press, New Jersey.
- LUMBRERAS, C.J.; GALANTE, E. y MENA, J. (1990). Seguimiento de una población de *Bubas bubalus* (Olivier, 1811) a traves del estudio combinado de diversos caracteres indicativos de edad (Col. Scarabaeidae). *Bol. Asoc. esp. Entomol.*, 14: 243-249.
- LUMBRERAS, C.J.; GALANTE, E. y MENA, J. (1991). Ovarian condition as a indicator of the phenology of *Bubas bubalus* (Coleoptera: Scarabaeidae). *Ann. Entomol. Soc. Am.*, 84 (2): 190-194.
- MacARTHUR, R.H. (1972). *Geographical Ecology: patterns in the distribution of species*. Harper & Row, New York. 269 págs.
- MacARTHUR, R.H. y E.O. WILSON. (1967). *The theory of island biogeography*. Princeton Univ. Press, Princeton, N.J. 203 págs.
- MacARTHUR, R.H. y LEVINS, R. (1967). The limiting similarity, convergence, and divergence of coexisting species. *Amer. Nat.*, 101: 377-385.
- MACQUEEN, A. y BEIRNE, B.P. (1975). Dung burial activity and fly control potential of *Onthophagus nuchicornis* (Coleoptera: Scarabaeidae) in British Columbia. *Can. Ent.*, 107: 1215-1220.

- MACQUEEN, A.; WALLACE, M.M.H. y DOUBE, B.M. (1986). seasonal changes in favourability of cattle dung in central Queensland for three species of dung-breeding insects. *J. Aust. ent. Soc.*, 25: 23-29.
- MACHATSCHKE, J.W. (1969). *Die Käfer Mitteleuropas. Familienreiche Lamellicornia*. Vol. 8, Goeke und Evers, Krefeld.
- MACPHERSON, J. (1879). Breve noticia acerca de la especial estructura de la Península Ibérica. *An. R.S.E.H.N.*, 8: 5-26.
- MACPHERSON, J. (1901). Ensayo de la historia evolutiva de la Península Ibérica. *An. R.S.E.H.N.*, 10: 123-165.
- MADLE, Von H. (1935). Die larven der gattung Aphodius I. *Arb. phys. angew. Ent. Berlin*, 2 (4): 289-304.
- MARCUZZI, G. (1987). The ratio weight/length in coleopterous insects. *Elytron*, 1: 17-23.
- MARGALEF, R. (1977). *Ecología*. Editorial Omega, Barcelona. 951 págs.
- MARGALEF, R. (1980a). Diversidad, estabilidad y madurez en los ecosistemas naturales. En *Conceptos unificadores en ecología*. Editorial Blume, Barcelona. 190-202.
- MARGALEF, R. (1980b). Comparabilidad de las distribuciones ecológicas en el tiempo y según una dirección del espacio, y uso de pruebas sencillas para definir propiedades demográficas de las respectivas poblaciones. *Studia Oecologica*, I:7-11.
- MARTIN, J. y GURREA, P. (1990). The peninsular effect in iberian butterflies (Lepidoptera: Papilionoidea and Hesperioidae). *J. Biogeogr.*, 17: 85-96.
- MARTIN DONAYRE, F. (1879). Descripción física y geológica de la provincia de Avila. *Mem. Com. Mapa Geol. España*. Tomo 7, Madrid.
- MARTIN PIERA, F. (1982) *Los Scarabaeinae (Coleoptera, Scarabaeoidea) de la Península Ibérica e islas Baleares*. Universidad Complutense, Madrid, 2 vols., 490 págs. Tesis doctoral (inédita).
- MARTIN PIERA, F. (1983). Composición sistemática y origen biogeográfico de la fauna ibérica de Onthophagini (Coleoptera, Scarabaeidae). *Boll. Mus. Reg. Sci. Nat. Torino*, 1 (1): 165-200
- MARTIN PIERA, F. (1984). Los Onthophagini ibero-baleares (Col., Scarabaeoidea). II. Corología y autoecología. *Eos*, 60: 101-173.
- MARTIN PIERA, F. (1984a). Los Onthophagini ibero-baleares (Col., Scarabaeoidea). I. Claves de identificación. *Eos*, 59: 109-125.
- MARTIN PIERA, F. (1985). Dos nuevos Palaeonthophagus del Asia Central (Col., Scarabaeoidea, Onthophagini). *Boll. Mus. Reg. Sci. Nat. Torino*, 3(2): 437-448.
- MARTIN PIERA, F. (1985a). Filogenia y zoogeografía de las especies paleárticas del subgénero *Parentius* Zunino, 1979 (Col., Scarabaeoidea, Onthophagini). *Bolm. Soc. port. Ent.*, 2 (sup. 1): 47-56.

- MARTIN PIERA, F. (1987a). Review of the genus *Chironitis* Lansberge, 1875 I: Taxonomy, Phylogeny and Zoogeography of the paleartic species (Coleoptera, Onitini). *Ent. Arb. Mus. Frey* 35/36: 203-245.
- MARTIN PIERA, F. (1987b). Nuevas aportaciones sobre la taxonomía y biogeografía de los *Chironitis* Lansberge, 1875 de la cuenca mediterranea. Col., Scarabaeoidea, Onitini). IX Jornadas Asoc. Esp. Entomol. Granada (1987): 144.
- MARTIN PIERA, F. y LOBO, J.M. (1992). Los Scarabaeoidea *Laparosticti* (Coleoptera) del archipiélago balear. *Nouv. Rev. Ent.*, (en prensa).
- MARTIN PIERA, F.; VEIGA, C.M. Y LOBO, J.M. (1986). Contribución al conocimiento de los Scarabaeoidea (Col.) coprófagos del macizo central de Guadarrama. *Eos*, 62: 102-123.
- MARTIN PIERA, F.; VEIGA, C.M. Y LOBO, J.M. (1992). Ecology and Biogeography of dung-beetle communities (Coleoptera, Scarabaeoidea) in an Iberian mountain range. *J. Biog.* (en prensa).
- MARTIN PIERA, F. y ZUNINO, M. (1981). *Onthophagus marginalis* Gebler (Coleoptera, Scarabaeoidea): status tassonomico e considerazioni zoogeografiche. *Boll. Mus. Zool. Univ. Torino*, 1: 1-12.
- MARTIN PIERA, F. y ZUNINO, M. (1983). *Amphionthophagus*, nuovo sottogenere di *Onthophagus* Latr. (Coleoptera, Scarabaeidae). *Boll. Mus. Reg. Sci. Nat. Torino*, 1: 59-76.
- MARTIN PIERA, F. y ZUNINO, M. (1985). Taxonomie et biogéographie des *Onthophagus* du "groupe de l' *O. ovatus*". I. (Coleoptera, Scarabaeoidea). *Nouv. Revue Ent. (N.S.)*, 2 (3): 241-250.
- MARTIN PIERA, F. y ZUNINO, M. (1986). Analisi sistematica, filogenetica e biogeografica di un gruppo di specie del sottogenere *Palaeonthophagus* Zunino, 1979 (Coleoptera, Scarabaeidae: genere *Onthophagus*): il gruppo *ovatus*. *Boll. Mus. Reg. Sci. Nat. Torino*, 4 (2): 413-467.
- MARTINEZ DE PISON, E. y MUÑOZ JIMENEZ, J. (1972). Observaciones sobre la morfología del Alto Gredos. *Estudios Geográficos*, 129: 597-690.
- MATTHEWS, E.G. (1965). The taxonomy, geographical distribution, and feeding habits of the canthonines of Puerto Rico (coleoptera: Scarabaeidae). *Trans. Amer. Entomol. Soc.*, 91: 431-465.
- MATTHIESSEN, J.N. y HAYLES, L. (1983). Seasonal changes in characteristics of cattle dung as a resource for an insect in south-western Australia. *Aust. J. Ecol.*, 8: 9-16.
- MAURER, B.A. (1990). The relationship between distribution and abundance in a patchy environment. *Oikos*, 58: 181-189.
- MAY, R.M. (1975). Patterns of species abundance and diversity. En *Ecology and Evolution of Communities*. M.L. Cody y J.M. Diamond (edit.). Cambridge. 81-120.
- MCINTOSH, R.P. (1962). Raunkiaer's "law of frequency". *Ecology*, 43: 533-535.
- MCNAB, B.K. (1963). Bioenergetics and the determination of home range size. *Am. Nat.*, 97: 133-140.

- MCNAUGHTON, S.J. y WOLF, L.L. (1970). Dominance and the niche in ecological systems. *Science*, 167: 131-139.
- MENA, J.; GALANTE, E. y 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.
- MENENDEZ AMOR, J. y FLORSCHÜTZ, F. (1961). Contribución al conocimiento de la historia de la vegetación en España durante el Cuaternario. *Estudios geol. Inst. invest. Geol. Lucas Mallada*, 17: 83-99.
- MERRITT, R.W. y ANDERSON, J.R. (1977). The effects of different pasture and rangeland ecosystem on the annual dynamics of insects in cattle droppings. *Hilgardia*, 45 (2): 31-71.
- MESA PONGILUPPI, M. (1985). *Contribució al coneixement dels Escarabèids de Catalunya. Estudi especial dels gèneres Aphodius Illiger i Onthophagus Latreille*. Tesis Doctoral (inédita). Dep. Zoología, Fac. Biología. Universidad de Barcelona, 381 págs.
- MESON GARCIA, M.L. y MONTOYA OLIVER, J.M. (1985). Vegetación forestal y degradación de los bosques de Quercus pyrenaica Willd. en España. Comunicaciones INIA. ser.: recursos naturales, 41. Minist. Agric. Pesca y Alimen. Madrid, 138 págs.
- MIEDVIEDIEV, S.I. (1965). En Claves de identificación de los insectos de la parte europea de la U.R.S.S. (Coleoptera). Tomo 2: 166-208.
- MIKSIC, R. (1956). Fauna Insectorum Balcanica. Scarabaeidae. *Godinsjak Bioloskag Instituta Sarajevo*, 6 (1953) (1/2): 4-281
- MILES, J. (1987). Vegetation succession: past and present perceptions. En *Colonization, Succession and Stability*. A.J. GRAY, M.J. CRAWLEY & P.J. EDWARDS (edit.). Blackwell, Oxford. págs. 1-29.
- MILLER, S.E.; GORDON, R.D. y HOWDEN, H.F. (1981). Reevaluation of Pleistocene scarab beetles from Rancho La Brea, California (Coleoptera: Scarabaeidae). *Proc. Entomol. Soc. Wash.*, 83 (4): 625-630.
- MINSHALL, G.W., PETERSEN, Jr. R.C. y NIMZ, C.F. (1985). Species richness in streams of different size from the same drainage basin. *Am. Nat.*, 125: 16-38.
- MOHR, C.O. (1943). Cattle droppings as ecological units. *Ecol. Monogr.*, 13: 275-309.
- MONTOYA OLIVER, J.M. (1983). *Pastoralismo Mediterraneo*. Monogr. Minist. Agric. Pesca y Alim., 25. Madrid. 162 págs.
- MORSE, D.R.; STORK, N.E. y J.H. LAWTON (1988). Species number, species abundance and body length relationships of arboreal beetles in Bornean lowland rain forest trees. *Ecol. Entomol.*, 13: 25-37.
- MÜLLER, P. (1974). *Aspects of Zoogeography*. Traducido por Blume (edits.), Barcelona (1979). 232 págs.
- MURDOCH, W.W. & OATEN, A. (1975). Predation and population stability. *Adv. Ecol. Res.*, 9: 1-131

- NAKAMURA, Y. (1975a). Decomposition of organic materials and soil fauna in pasture. 2 .Disappearance of cow dung. *Pedobiologia*, 15: 129-132.
- NAKAMURA, Y. (1975b). Decomposition of organic materials and soil fauna in pasture. 3. Disappearance of cow dung and the associated soil macrofaunal succession. *Pedobiologia*, 15: 210-221.
- NAKAMURA, Y. (1976). Decomposition of organic materials and soil fauna in pasture. 4 . Disappearance of cow dung and succession of the associated soil micro-arthropods. *Pedobiologia*, 16: 243-257.
- NEALIS, V.G. (1977). Habitat associations and community analysis of south Texas dung beetles (Coleoptera; Scarabaeidae). *Can. J. Zool.*, 55: 138-147.
- NOONAN, G.R. (1988). Faunal relationships between eastern North America and Europe as shown by insects. *Mem. ent. Soc. Can.*, 144: 39-53.
- NORRIS, G. (1982). Spore-pollen evidence for early Oligocene high-latitude cool climatic episode in northern Canada. *Nature*, 297: 387-389.
- OBERMAYER, H. y CARANDELL, J. (1915). Datos para la climatología cuaternaria en España. *Bol. R. Soc. Esp. Hist. Nat.*, 15: 402-411.
- OBERMAYER, H. y CARANDELL, J. (1916). Contribución al estudio del glaciarismo cuaternario en la Sierra de Gredos. *Publ. Junta Ampl. Estud. Inv. Cientif., Trab. Mus. Nac. Cienc. Nat. ser. geol.*, 14, 54 págs.
- OBERMAYER, H. y CARANDELL, J. (1917). Nuevos datos para la extensión del glaciarismo cuaternario en la Cordillera Central. *Bol. R. Soc. Esp. Hist. Nat.*, 17: 252-260.
- ODUM, E.P. (1971). *Fundamentals of Ecology*. 3a. ed. Saunders, Philadelphia. 574 pags.
- OKSANEN, L. (1988). Ecosystem organization: mutualism and cybernetics or plain darwinian struggle for existence?. *Amer. Natur.*, 131 (3): 424-444.
- OKSANEN, L., S.D. FRETWELL, J. ARRUDA Y P. NIEMELA. (1981). Explotation ecosystems in gradients of primary productivity. *Amer. Nat.*, 118 (2): 240-261.
- OLECHOWICZ, E. (1974). Analysis of a sheep pasture ecosystem in the Pieniny mountains (the Carpathians). X . Sheep dung and the fauna colonizing it. *Ekol. Polska*, 22: 589-616.
- ORIANS, G.H. (1980). Diversidad, estabilidad y madurez en los ecosistemas naturales. En *Conceptos unificadores en ecología*. Editorial Blume, Barcelona. 174-189.
- OSBORN, H.F. (1915). Review of the Pleistocene of Europe, Asia and northern Africa. *Ann. N.Y. Acad. Sci.* 26:215-315.
- OSBORNO, P.J. (1969). An insect fauna of late bronze age date from Wilaford, Wiltsbire. *J. Anim. Ecol.*, 38 (3): 555-566.
- OTRONEN, M. y I. HANSKI. (1983). Movement patterns in *Sphaeridium*: differences between species, sexes, and feeding and breeding individuals. *J. Anim. Ecol.*, 52: 663-680.
- OUTERELLO, R. (1979). *Los Staphylinidae (Coleoptera, Polyphaga) de la Sierra de Guadarrama*. Tesis doctoral. Universidad Complutense de Madrid. 913 págs (inédita).

- PALESTRINI, C. (1981). *Onthophagus fracticornis* (PRESYSSL.) e *O. similis* (SCRIBA): status tassonomico e considerazioni zoogeografiche. *Boll. Mus. Zool. Univ. Torino*, 2: 13-24.
- PALESTRINI, C. y ZUNINO, M. (1985). Osservazioni sul regime alimentare dell'adulto in alcune specie del genere *Thorectes* Muls. (Coleoptera, Scarabaeoidea: Geotrupidae). *Boll. Mus. Reg. Sci. Nat. Torino*, 3(1): 183-190.
- PALESTRINI, C. y ZUNINO, M. (1988). L'analisi dell'entomofauna delle Zone di Transizione: prospettive e problemi. XXVI Congr. naz. Soc. ital. Biogeografia: 80-81.
- PALMER, M., GARCIA PLE, C. y MOREY, M. (1988a). Distribución estacional de las especies del género *Aphodius* (Coleoptera, Scarabaeoidea) en las heces de ovino de Mallorca. I: Abundancia. XXVIII reun. cient. S.E.E.P.: 143-154.
- PALMER, M., GARCIA PLE, C. y MOREY, M. (1988b). Distribución estacional de las especies del género *Aphodius* (Coleoptera, Scarabaeoidea) en las heces de ovino de Mallorca. II: Diversidad, amplitud de nicho y solapamiento del nicho temporal. XXVIII reun. cient. S.E.E.P.: 155-167.
- PALMER, M., GARCIA PLE, C. y MOREY, M. (1989a). Relación entre ciclo de actividad diaria y estructura de la comunidad: primeros resultados con *Aphodius Illiger* (Coleoptera, Aphodiidae). Abstracts Volume, I International Congress of Coleopterology. Europea Association of Coleopterology. Barcelona, pág. 59.
- PALMER, M., GARCIA PLE, C. y MOREY, M. (1989b). Explotación del recurso por los escarabajos coprófagos del género *Aphodius Illiger* (Coleoptera, Aphodiidae). Bases para un modelo. *Elytron*, 3:115-124.
- PANIN, S. (1957). Fauna Republicii Populare Romine. Coleoptera Scarabaeidae. Vol X (4). Academici republicii Populare Romine (eds.). Bucarest, 316 págs.
- PARKER, R.E. (1976). Estadística para biólogos. Edit. Omega. Barcelona, 136 págs.
- PARSONS, P.A. (1987). Features of colonizing animals: phenotypes and genotypes. En *Colonization, Succession and Stability*. A.J. GRAY, M.J. CRAWLEY & P.J. EDWARDS (edit.). Blackwell, Oxford. págs. 133-154.
- PAULIAN, R. (1933). Essai d'une Phylogénie des Lamellicornes coprophages. *Entomol. Nachrichtenblati*, 7: 107-109.
- PAULIAN, R. y BARAUD, J. (1982). Faune des Coléoptères de France I, Lucanoidea et Scarabaeoidea. Encyclopédie entomologique, 43. Lechevalier ed., París, 477 págs.
- PECK, S.B. y FORSYTH, A. (1982). Composition, structure and comparative behaviour in a guild of Ecuadorian rain forest dung beetles (Coleoptera, Scarabaeidae). *Can. J. Zool.*, 60: 1624-1634.
- PECK, S.B. y HOWDEN, H.F. (1984). Response of a dung beetle guild of different sizes of dung bait in a Panamanian rainforest. *Biotropica*, 16 (3): 235-238.
- PEDRAZA, J. y LOPEZ, J. (1980). Gredos. Geología y glaciario. Caja central de Ahorros y Prestamos de Avila, Avila, 31 págs.

- PEET, R.K. (1974). The measurement of species diversity. *Ann. Rev. Ecol. Syst.*, 5: 285-307.
- PENFOUND, W.T. (1942). A study of phytosociological relationships by means of aggregations of colored cards. *Ecology*, 26: 38-57.
- PEREZ-ÍÑIGO, C. (1980). *Los Apidos (Hymenoptera, Apoidea) de la Sierra de Guadarrama*. Tesis Doctoral. Universidad Complutense de Madrid. 417 págs (inédita).
- PERRY, J.N. (1988). Some models for spatial variability of animal species. *Oikos*, 51: 124-130.
- PERSSON, J. (1985). Asymmetrical competition: Are larger animals competitively superior?. *Am. Nat.*, 126: 261-266.
- PETERS, R.H. (1983). *Ecological implications of body size*. Cambridge University Press, Cambridge.
- PETERS, R.H. y WASSENBERG, K. (1983) The effect of body size on animal abundance. *Oecologia (Berlin)*, 60: 89-96.
- PETRAITIS, P.S. (1979). Likelihood measures of niche breadth and overlap. *Ecology*, 60: 703-710.
- PETRAITIS, P.S. (1985). The relationship between likelihood niche measures and replicated test for goodness of fit. *Ecology*, 66: 983-1985.
- PICKETT, S.T.A. (1976). Succession: an evolutionary interpretation. *Amer. Natur.*, 110: 107-119.
- PIELOU, E.C. (1977). *Mathematical Ecology*. John Wiley and Sons, New York.
- PIELOU, E.C. (1979). *Biogeography*. John Wiley & Sons, New York, 351 págs.
- PIELOU, E.C. (1984). *The Interpretation of Ecological Data. A primer on classification and ordination*. John Wiley & Sons, New York. 263 págs.
- PITTINO, R. (1981). *Aphodius (Agolius) bonvouloiri cantabricus n. ssp., della cordigliera cantabra (Spagna)*. Atti. Soc. ital. Sci. nat., 122 (3-4): 217-224.
- PLUOT-SIGWALT, D. (1983). Les glandes tégumentaires del Coléopères Scarabaeidae: répartition des glandes sternales et pygidiales dans la famille. *Bull. Soc. Ent. France*, 88: 597-602.
- PONS, A.; CAMPY, M. y GUIOT, J. (1989). The last climatic cycle in France: the diversity of records. *Quater. Intern.*, 3/4: 49-55.
- PORTCHINSKY, I. (1885). *Muscarum cadaverinarum stercoraria-rumque biologia comparata*. Berl. Ent. Z., 31: 17-28.
- PRESA, J. J. (1977). *Los Acridoidea de la Sierra de Guadarrama*. Tesis doctoral. Universidad Complutense de Madrid. 281 págs. (inédita).
- PRESTON, F.W. (1948). the commonness and rarity of species. *Ecology*, 29: 254-283.
- PRESTON, F.W. (1962). The canonical distribution of commonness and rarity. *Ecology*, 43: 185-215 y 410-432.
- PUTMAN, R.J. (1983). *Carrión and Dung. The decomposition of animal wastes*. Edward Arnold (edit.). Londres. 62 págs.
- PYKE, G.H. (1982). Local geographic distributions of bumblebees near Crested Butte, Colorado: Competition and community structure. *Ecology*, 63: 555-573.

- PYKE, G.H., PULLIAM, H.R. y E.L. CHARNOV. (1977). Optimal Foraging: a selective review of theory and tests. *Quart. Rev. Biol.*, 52 (2): 137-154.
- QUINN, J.F. y DUNHAM, A.E. (1983). On the hypothesis testing in ecology and evolution. *Am. Nat.*, 122: 602-617.
- RAINIO, M. (1966). Abundance and phenology of some coprophagous beetles in different kinds of dung. *Ann. Zool. Fennici*, 3: 88-98.
- RABINOWITZ, D. (1981). Seven forms or rarity. En *The biological aspects of rare plant conservation*. J. Synges edits., Wiley, Chichester. Inglaterra. págs 205-217.
- RAPOPORT, E.H. (1975). *Aerografía: estrategias geográficas de las especies*. Fondo de Cultura Económica, Mexico D.F., 214 págs.
- RAUP, D.M. y STANLEY, S.M. (1978). *Principios de Paleontología*. Edit. Ariel. Barcelona. 456 págs.
- RAYNAL, J.P., TEXIER, J.P., LEFEVRE, D. y N. FEDOROFF (1986). Quaternary palaeoenvironments and palaeoclimates of Morocco. En *Quaternary climate in western Mediterranean*. López-Vera (edit.). Universidad Autónoma de Madrid. págs. 503-515.
- RIDLEY, M. (1986). *Evolution and Classification. The reformation of Cladism*. Longman Group Limited, Essex. 201 págs.
- RIDSDILL-SMITH, T.J. (1986). The effect of seasonal changes in cattle dung on egg production by two species of dung beetle (Coleoptera: Scarabaeidae) in south-western Australia. *Bull. Entomol. Res.*, 76: 63-68.
- RIDSDILL-SMITH, T.J. y KIRK, A.A. (1981). Dung beetles and dispersal of cattle dung. *Proc. Austra. Conf. Invert. Ecol.*, (30 Nov. -4 dic., 1981): 215-219.
- RIDSDILL-SMITH, T.J. y KIRK, A.A. (1985). Selecting dung beetles (Scarabaeidae) from Spain for bush fly control in south western Australia. *Entomophaga*, 30: 217-223.
- RIDSDILL-SMITH, T.J., HALL, G.P. y CRAIG, G.F. (1982). Effect of population density on reproduction and dung dispersal by the dung beetle *Onthophagus binodis* in the laboratory. *Ent. exp.& appl.*, 32: 80-85.
- RIEGL, H. y CROFT, B.A. (1978). The effects of photoperiod and effective temperatures on the seasonal phenology of the codling moth (Lepidoptera: Tortricidae). *Can. Entomol.*, 110: 455-470.
- RING, R.A. (1967a). Photoperiodic control of diapause induction in the larva of *Lucilia caesar* L. (Diptera: Calliphoridae). *J. Exp. Biol.*, 46: 117-122.
- RING, R.A. (1967b). Maternal induction of diapause in the larva of *Lucilia caesar* L. (Diptera: Calliphoridae). *J. Exp. Biol.*, 46: 123-136.
- RITCHER, P.O. (1969). Spiracles of adult Scarabaeoidea (Coleoptera) and their phylogenetic significance. I. The abdominal spiracles. *Ann. Entomol. Soc. Amer.*, 62: 869-880.
- RITCHER, P.O. y MORRISON, H.E. (1955). *Aphodius pardalis* Lec. A new turf pest. *J. Econ. Entomol.*, 48: 576.

- RIVAS-MARTINEZ, S. (1963). Estudio de la vegetación y flora de las sierras de Guadarrama y Gredos. *Ana. Inst. Bot. Cavanilles*, 21(1): 1-325.
- RIVAS-MARTINEZ, S. (1975). Mapa de vegetación de la provincia de Avila. *Ana. Inst. Bot. Cavanilles*, 32(2): 1493-1556.
- RIVAS-MARTINEZ, S. (1982). Étages bioclimatiques, secteurs chorologiques et séries de végétation de l'Espagne méditerranéenne. *Ecol. Medite.*, 8: 275-288.
- RIVAS-MARTINEZ, S. y ARNAIZ, C. (1985). Bioclimatología y vegetación en la Península Ibérica. *Bull. Soc. Bot. France*, 131: 111-120.
- RIVAS-MARTINEZ, S., FERNANDEZ GONZALEZ, F. y SANCHEZ-MATA, D. (1987a). El Sistema Central. En *La vegetación de España*, Peinado Lorca, M. y Rivas-Martinez, S. (edit.). Servicio de publicaciones de la Universidad de Alcalá de Henares, págs 419-452.
- RIVAS-MARTINEZ, S.; BELMONTE, D.; CANTO, P.; FERNANDEZ GONZALEZ, F.; FUENTE, V.; MORENO, J.M.; SANCHEZ-MATA, D. y SANCHO, L.G. (1987b). Piornales, enebrales y pinares oromediterráneos (*Pino-Cytision oromediterranei*) en el Sistema Central. *Lazaroa*, 7: 93-124.
- RIVERA-CERVANTES, L.E. y GARCIA-REAL, E. (1991). New locality records for *Onthophagus gazella* Fabricius (Coleoptera: Scarabaeidae) in Jalisco, Mexico. *Coleop. Bull.*, 45(4): 370.
- RODRIGUEZ-ROMO, J.; GALANTE, E. y GARCIA-ROMAN, M. (1988). Los Escarabeidos coprófagos de la provincia de Cáceres (España): Scarabaeini, Coprini, Onitini y Oniticellini (Col. Scarabaeidae). *Bol. Soc. port. Ent.*, 94: 1-26.
- ROFF, D. (1980). Optimizing development time in a seasonal environment: The "ups and downs" of clinal variation. *Oecologia*, 45: 202-208.
- ROGERS, L.E., W.T. HINDS & R.L. BUSCHBOM, (1976). A general weight vs. length relationship for insects. *Ann. entomol. Soc. Am.*, 69: 387-389.
- ROGERS, L.E., R.L. BUSCHBOM & C.R. WATSON, (1977). Length-weight relationships of shrub-steppe invertebrates. *Ann. entomo. Soc. Am.*, 70: 51-53.
- ROHACEK, J. (1983). Succession of adults of *Sphaeroceridae* (Diptera) on bear excrement in Central Slovakia (Czechoslovakia). *Biologia (Bratisl.)*, 38 (6): 591-598.
- ROJEWSKI, C. (1983). Observations on the nesting behaviour of *Aphodius erraticus* (L.) (Coleoptera, Scarabaeidae). *Bull. ent. Pol.*, 53 (3): 271-279.
- ROMELL, L.G. (1930). Comments on Raunkiaer's and similar methods of vegetation analysis and the "law of frequency". *Ecology*, 11: 589-596.
- ROSEWELL, B.; SHORROCKS, B. y EDWARDS, K. (1990). Competition on a divided and ephemeral resource: testing the assumptions.I. Aggregation. *J. Anim. Ecol.*, 59: 977-1001.
- ROUGON, D. y ROUGON, C. (1980). Le cleptoparasitisme en zone sahélienne: phénomène adaptatif d'insectes Coléoptères Scarabaeidae aux climats arides et semi-arides. *C. R. Acad. Sc. Fr. Paris*, 291: 417-419.

- ROUGON, D. y ROUGON, C. (1982). Nesting strategies of three species of coprophagous Scarabaeinae in the sahel region of Niger. En *The nesting behaviour of dung beetles. An ecological and evolutive approach*. Instituto de Ecología, Mexico. págs. 147-150.
- ROUGON, D. y ROUGON, C. (1983). Nidification des Scarabaeidae et cleptoparasitisme des Aphodiidae en zone sahélienne (Niger). Leur rôle dans la fertilisation des sols sableux. *Bull. Soc. ent. Fr.*, 88: 496-513.
- ROZAS, L. y AVILA, J.M. (1990). Fenología y periodos de actividad de los Scarabaeoidea (Coleoptera) coprófagos de los excrementos de vacuno de la zona de Cabo de Gata (Almería, España). *Mem. IV Congreso Ibérico Entomología* (1-4 Nov., 1990): 79.
- RUANO MARCO, L.; MARTIN PIERA, F. y ANDUJAR TOMAS, A. (1988). *Los Scarabaeoidea de la provincia de Albacete (Coleoptera)*. Inst. Est. Albacetenses, Dip. Albacete. Albacete, 201 págs.
- RUIZ, M. y RUIZ, J.P. (1984). La ganadería transhumante en el Sistema central como factor ecológico y agente modelador del paisaje y del uso del territorio. *Estudio ecológico de la Cañada Leonesa*. Direcc. Gral. Medio Amb., (Memoria). Madrid, 44 págs.
- RUIZ, M. y RUIZ, J.P. (1986). Ecological history of transhumance in Spain. *Biol. Conserv.*, 37: 73-86.
- RUIZ, J.P. (1989). *Ecología y cultura en la ganadería de montaña*. Ser. recursos naturales, 2. Ministerio de Agric. Pesca y Aliment., Madrid. 194 págs.
- RUIZ ZAPATA, B. y ACASO DELTELL, E. (1984). Clima y vegetación durante el Cuaternario reciente en el Macizo central de Gredos (Ávila). *I Congr. Esp. Geol.*, 1: 723-740.
- RUIZ ZAPATA, B. y ACASO DELTELL, E. (1988). La investigación palinológica en la Sierra de Gredos: metodología y resultados. *Act. Gredos. Bol. Univ.*, 7:45-54.
- SALE, P.F. (1979). Recruitment, loss, and coexistence in a guild of territorial coral reef fishes. *Oecologia (Berl.)*, 42: 159-177.
- SALGADO, J.M. (1983). Ciclo anual de los Escarabeidos coprófagos del ganado ovino en el área de Villafáfila (Zamora). *G. it. Ent.*, 1: 225-238.
- SALGADO, J.M. y DELGADO, A. (1979). Contribución al conocimiento de los Aphodini leoneses. *Publ. Inst. Zool. "Dr. Augusto Nobre" Porto.*, 149: 1-48.
- SALGADO, J.M. y DELGADO, A. (1982). Contribución al conocimiento de los Scarabaeoidea (Col.) coprófagos de la provincia de León. *Bol. Asoc. esp. Entom.*, 6 (1): 17-27.
- SALGADO, J.M. y GALANTE, E. (1987). Adiciones al catálogo de Scarabaeoidea de la provincia de León. *Bol. Asoc. esp. Entomol.*, 11: 395-399.
- SAMPER, J.S. y MARTIN PIERA, F. (1990). Comportamiento reproductivo de *Trox perlatus hispanicus* Harold, 1872 y *Trox hispidus* (Pontoppidan, 1763) (Coleoptera: Scarabaeoidea). *Elytron*, 4: 101-109.

- SANCHEZ MATA, D. (1989). Flora y vegetación del Macizo Oriental de la sierra de Gredos (Avila). Diputación Provincial de Avila, Avila. 440 págs.
- SANDERS, D.P. y R.C. DOBSON. (1966). The insect complex associated with bovine manure in Indiana. *Ann. Entomol. Soc. Amer.*, 59: 955-959.
- SCHALL, J.J. y PIANKA, E.R. (1977). Species densities of reptiles and amphibians on the iberian peninsula. *Doñana, Acta Vertebrata*, 4: 27-34.
- SCHLUTER, D. (1984). A variance test for detecting species associations, with some example applications. *Ecology*, 65 (3): 998-1005.
- SCHMIEDER, E. (1915). Die Sierra de Gredos. *Mitteil. d. Geogr. Gesellsch. München*, 10: 1-60 (traducido en *Estudios Geográficos*, 52 y 53, Madrid, 1952).
- SCHOENER, T.W. (1968). Sizes of feeding territories among birds. *Ecology*, 49(1): 123-141.
- SCHOENER, T.W. (1974). Resource partitioning in ecological communities. *Science*, 185: 27-39.
- SCHOENER, T.W. (1983). Field experiments on interspecific competition. *Am. Nat.*, 122: 240-285.
- SCHOENLY, K. (1983). Arthropods associated with Bovine and Equine dung in an ungrazed Chihuahuan desert ecosystem. *Ann. Entomol. Soc. Amer.*, 76 (4): 790-796.
- SCHWARZ, S.S. (1980). El flujo de energía y materia entre niveles tróficos (con especial referencia a los niveles superiores). En *Conceptos Unificadores en Ecología*, Van Dobben, W.H. y R.H. Lowe-McConnell. Editorial Blume, Barcelona. págs 66-78.
- SCLATER, J.H. y TAPSCOTT, C. (1979). La historia del Atlántico. *Inv. Cien.*, 35: 92-105.
- SHANNON, C.E. y W. WEAVER. (1949). *The Mathematical Theory of Communication*. Univ.Illinois Press. Urbana. 117 págs.
- SHORROCKS, B.; ATKINSON, W.D. y CHARLESWORTH, P. (1979). Competition on a divided and ephemeral resource. *J. Anim. Ecol.*, 48: 899-908.
- SHORROCKS, B. y ROSEWELL, J. (1986). Guild-size in drosophilids: a simulation model. *J. Anim. Ecol.*, 55: 527-541.
- SIMBERLOFF, D. (1976) . Trophic structure determination and equilibrium in an arthropod community. *Ecology*, 57: 395-398.
- SIMBERLOFF, D.S. y E.O. WILSON. (1969). Experimental zoogeography of islands: The colonization of empty islands. *Ecology*, 50: 278-296.
- SIMPSON, E.H. (1949). Measurement of diversity. *Nature*, 163: 688.
- SIMPSON, G.G. (1952). How many species?. *Evolution*, 6: 342.
- SLATKIN, M. (1974). Competición and regional coexistence. *Ecology*, 55: 128-134.
- SNEDECOR, G.W. & G. COCHRAN. (1981). *Métodos Estadísticos*. CECESA edits. México. 703 págs.

- SOBERON, J. y LOEVINSOHN, M. (1987). Patterns of variations in the numbers of animal populations and the biological foundations of Taylor's law of the mean. *Oikos*, 48: 249-252.
- SOKAL, R.R. y ROHLF, F.J. (1969). *Biometry*. State University of New York at Stony Brook. Freeman and company, San Francisco. 776 págs.
- SOUTHWOOD, T.R.E. (1966). *Ecological methods with particular reference to the study of insect populations*. Methuen, Londres. 391 págs.
- SOUTHWOOD, T.R.E. (1977). Habitat, the templet for ecological strategies?. *J. Anim. Ecol.*, 46:337-365.
- SOUTHWOOD, T.R.E. (1984). Insects as models. *Antenna*, 8: 3-14.
- SPRUGEL, D.G. (1983). Correcting for bias in log-transformed allometric equations. *Ecology*, 64: 209-210.
- STEBNICKA, Z. (1976). *Klucze do Oznaczania owadów Polski. Zukowe Scarabaeidae (Laparosticti)*. Polskie Towarzystwo Entomologiczne. Varsovia, 19 (28): 137 págs.
- STEVENSON, B.G. (1982). The hutchinsonian niche multivariate statistical analysis of dung beetle niches. *Col. Bull.*, 36 (2): 246-249.
- STEVENSON, B.G. y DINDAL, D.L. (1987a). Functional ecology of coprophagous insects: A review. *Pedobiologia*, 30: 285-298.
- STEVENSON, B.G. y DINDAL, D.L. (1987b). Insects effects on decomposition of cow dung in microcosms. *Pedobiologia*, 30: 81-92.
- SUDHAUS, W. (1981). Über die Sukzession von Nematoden in Kuhfladen. *Pedobiologia*, 21: 271-297.
- SUGIHARA, G. (1980). Minimal community structure: An explanation of species abundance patterns. *Am. Nat.*, 116: 770-787.
- SUMMERLIN, J.W., D.E. BAY, R.L. HARRIS, D.J. RUSSELL Y K.C. STAFFORD. (1982). Predation by four species of Histeridae (Coleoptera) on horn fly (Diptera:Muscidae). *Ann. Entomol. Soc. Am.*, 75: 675-677.
- SUMMERLIN, J.W., D.E. BAY, K.C. STAFFORD Y J.S. HUNTER. (1984) Laboratory observations on the cycle and habits of *Hister abbreviatus* (Coleoptera:Histeridae). *Ann. Entomol. Soc. Am.*, 77: 543-547.
- TAUBER, M.J., TAUBER, A.C. y MASAKI, S. (1986). *Seasonal Adaptations of Insects*. Oxford University Press, New York. 412 págs.
- TAUSCH, R.J. & P.T. TUELLER. (1988). Comparison of regression methods for predicting singleleaf pinyon phytomass. *Great Basin Nat.*, 48 (1): 39-45.
- TAYLOR, L.R. (1961). Aggregation, variance and the mean. *Nature*, 189: 732-735.
- TAYLOR, L.R. y TAYLOR, R.A.J. (1977). aggregation, migration and population mechanics. *Nature*, 265: 415-421.
- TAYLOR, L.R.; WOIWOD, I.P. y PERRY, J.N. (1978). The density-dependence of spatial behaviour and the rarity of randomness. *J. Anim. Ecol.*, 47:383-406.

- TAYLOR, L.R. y WOIWOD, I.P. (1982). Comparative synoptic dynamics. I. Relationships between inter and intra-specific spatial and temporal variance/mean population parameters. *J. Anim. Ecol.*, 51: 879-906.
- TAYLOR, L.R.; TAYLOR, R.A.J.; WOIWOD, I.P. y PERRY, J.N. (1983). Behavioural dynamics. *Nature*, 303: 801-804.
- TAYLOR, L.R.; PERRY, J.N.; WOIWOD, I.P. y TAYLOR, R.A.J. (1988). Specificity of the spatial power-law exponent in ecology and agriculture. *Nature*, 332: 721-722.
- TAYLOR, R.A.J. (1978) the relationship between density and distance of dispersing insects. *Ecol. Entomol.*, 3: 63-70.
- TAYLOR, R.A.J. (1980). A family of regression equations describing the density distribution of dispersing organisms. *Nature*, 286: 53-55.
- TAYLOR, R.A.J. (1981a). The behavioural basis of redistribution. I. The delta-model concept. *J. Anim. Ecol.*, 50: 573-586.
- TAYLOR, R.A.J. (1981b). The behavioural basis of redistribution. II. simulations of the delta-model. *J. Anim. Ecol.*, 50: 587-604.
- THOME, J.P. y DESIERE, M. (1975). Évolution de la densité numérique des populations de Collemboles dans excréments de Bovidés et d'Équides. *Rev. Ecol. Biol. Sol.*, 12 (3): 627-641.
- THOME, J.P. y DESIERE, M. (1979). Observations préliminaire sur les mécanismes d'attraction de quelques espèces de coléoptères Hydrophilidés coprophiles. *Bull. Ecol.*, 10 (3): 211-221.
- THOMPSON, D.W., (1917). On growth and form. Edición y Traducción de Blume Ediciones (1980). Madrid. 330 págs.
- THORARINSSON, K. (1986). Population density and movement: a critique of delta-models. *Oikos*, 46: 70-81.
- TILBROOK, P.J. (1972). Oxygen uptake in an Antarctic collembole, *Cryptopygus antarcticus*. *Oikos*, 23: 313-317.
- TRIBE, G.D. (1975). Pheromone release by dung beetles (Coleoptera:Scarabeidae). *S. Afr. J. Sci.*, 71: 277-278.
- TROITIÑO VINUESA, M.A. (1986). Análisis territorial del área de Gredos. *Estudios Territoriales*, 21: 71-100.
- TURKINGTON, R.A., CAVES, P.B. & AARSSEN, L.W. (1977). Neighbour relationships in grass-legume communities: I. Interspecific contacts in four grassland communities near London, Ontario. *Can. J. Bot.*, 55: 2701-2711.
- TURNER, C. y HANNON, G.E. (1988). Vegetational evidence for late Quaternary climatic changes in southwest Europe in relation to the influence of the North Atlantic Ocean. *Phil. Trans. R. Soc. Lond. B.*, 318: 451-485.
- TYNDALE-BISCOE, M., WALLACE, M.M.H. y WALKER, J.M. (1981). An ecological study of an Australian dung beetle, *Onthophagus granulatus* Boheman (Coleoptera: Scarabaeidae), using physiological age-grading techniques. *Bull. ent. Res.*, 71: 137-152.
- UDVARDY, M.D.F. (1969). *Dynamic zoogeography with special reference to land animals*. Van Nostrand Reinhold Company. 455 págs.

- UNDERHAY, V.H.S. y DICKINSON, C.H. (1978). water, mineral and energy fluctuations in decomposing cattle dung pats. *J. British Grass. Soc.*, 33: 189-196.
- VALIELA, I. (1974). Composition, food webs and population limitation in dung arthropod communities during invasion and succession. *Amer. Midl. Natur.*, 92: 370-385.
- VEIGA, C.M. (1982). *Los Scarabaeoidea (Col.) coprófagos de Colmenar Viejo (Madrid)*. Memoria de Licenciatura (inédita). Universidad Complutense de Madrid. 195 págs.
- VEIGA, C.M. (1985). Contribución a la biología de los Scarabaeoidea coprófagos ibéricos. Estudio autoecológico de *Aphodius (Nimbus) affinis* Panzer (Coleoptera, Aphodiidae). Actas II congr. ibér. entomol.:113-121.
- VEIGA, C.M. (1988). Contribución al conocimiento de los Aphodiidae ibéricos. IV. *Aphodius (Loraspis) frater* Mulsant & Rey, nueva especie para la fauna española (Coleoptera, Scarabaeoidea). *Elytron*, 2: 85-88.
- VEIGA, C.M. y MARTIN PIERA, F. (1988). *Las familias, tribus y géneros de los Scarabaeoidea (Col.) ibero-baleares*. Cátedra de Entomología, Univ. Complutense. 88 págs.
- VIDAL BOX, C. (1929). Nuevos estudios sobre glaciación cuaternario ibérico. *Mem. R. Soc. Esp. Hist. Nat.*, 15. 7 págs.
- VIDAL BOX, C. (1932). Morfología glaciar cuaternaria del macizo oriental de la Sierra de Gredos. *B.S.E.H.N.*, 32: 117-135.
- VIDAL BOX, C. (1934). Los glaciares cuaternarios de la Sierra de Bohoyo (Avila). *Bol. R. Soc. Esp. Hist. Nat.*, 34: 485-486
- VIDAL BOX, C. (1937). Ensayo sobre la interpretación morfológica y tectónica de la Cordillera Central en el segmento comprendido en la provincia de Avila. *B.S.E.H.N.*, 37: 79-107.
- VIRKKI, N. (1957). Structure of the testis follicle in relation to evolution in the Scarabaeidae (Coleoptera). *Can. J. Zool.*, 35: 265-277.
- WALLACE, M.M.H. y TYNDALE-BISCOE, M. (1983). Attempts to measure the influence of dung beetles (Coleoptera: Scarabaeidae) on the field mortality of the bush fly *Musca vetustissima* Walker (Diptera: Muscidae) in south-eastern Australia. *Bull. Entomol. Res.*, 73: 33-44.
- WALTER, Ph. (1978). *Récherches écologiques et biologiques sur les Scarabéides coprophages d'une savane du Zaïre*. Tesis Doctoral (inédita). Académie de Montpellier. Univ. Scien. Techn. Languedoc. 366 págs.
- WATERHOUSE, D.F. (1974). The biological control of dung. *Sci. Am.*, 230: 101-109.
- WATT, W.B. (1991). Biochemistry, physiological ecology, and population genetics - the mechanistic tools of evolutionary biology. *Func. Ecol.*, 5: 145-154.
- WENZEL, F., E. MEYER & J. SCHWOERBEL. (1990). Morphometry and biomass determination of dominant mayfly larvae (Ephemeroptera) in running waters. *Arch. Hydrobiol.*, 118 (1): 31-46.

- WHITE, E. (1960). The natural history of some species of *Aphodius* (Coleoptera: Scarabaeidae) in the northern Pennines. *Ent. Monthly Mag.*, 66: 25-30.
- WILLIAMS, C.B. (1950). The application of the logarithmic series to the frequency of occurrence of plant species in quadrats. *J. Ecol.*, 38: 107-138.
- WILLIAMS, W.T. y J.M. LAMBERT. (1959). Multivariate methods in plant ecology. I. Association analysis in plant communities. *J. Ecol.*, 47: 83-101.
- WINGO, C.W., G.D. THOMAS, C.N. CLARK y C.E. MORGAN. (1974). Succession and abundance of insects in pasture manure: relationship to face fly survival. *Ann. Entomol. Soc. Amer.*, 67: 386-390.
- WRIGHT, D.H. (1991). Correlations between incidence and abundance are expected by chance. *J. Biogeo.*, 18: 463-466.
- YAMAMURA, K. (1990). Sampling scale dependence of Taylor's power law. *Oikos*, 59: 121-125.
- YASUDA, H. (1984). Seasonal changes in the number and species of Scarabaeid dung beetles in the middle part of Japan. *Jap. J. Appl. Entomol. Zool.*, 28: 217-222.
- YASUDA, H. (1987). Reproductive properties of two sympatric dung beetles, *Aphodius haroldianus* and *A. elegans* (Coleoptera: Scarabaeidae). *Res. Popul. Ecol.*, 29: 179-187.
- YOSHIDA, N. y KATAKURA, H. (1985). Life cycles of *Aphodius* dung beetles (Scarabaeidae, Coleoptera) in Sapporo, northern Japan. *Env. Sci. Hokkaido*, 8: 209-229.
- ZAGWIJN, W.H. (1989). Vegetation and climate during warmer intervals in the late pleistocene of western and central Europe. *Quater. Inter.*, 3/4: 57-67.
- ZUNINO, M. (1972). Revisione delle specie paleartiche del genere *Onthophagus* Latr. (Coleoptera, Scarabaeoidea). I.- Il sottogenere *Euonthophagus* Balth. *Boll. Mus. Zool. Univ. Torino*, 1: 1-28.
- ZUNINO, M. (1974). Il genere *Bubas* Mils. (Coleoptera, Scarabaeoidea). *Boll. Mus. Zool. Univ. Torino*, 3: 15-24.
- ZUNINO, M. (1979). Gruppi artificiali e gruppi naturali negli *Onthophagus* (Coleoptera: Scarabaeoidea). *Boll. Mus. Zool. Univ. Torino*, 1: 1-18.
- ZUNINO, M. (1981). Insects of Saudi Arabia. Coleoptera: Fam. Scarabaeidae, Tribu Onthophagini. *Fauna of Saudi Arabia*, Basel 3: 408-416.
- ZUNINO, M. (1983). Essai préliminaire sur l'évolution des armures génitales des Scarabaeinae, par rapport à la taxonomie du groupe et à l'évolution du comportement de nidification. *Bull. Soc. ent. Fr.*, 88 (7/8): 531-542.
- ZUNINO, M. (1984a). Sistematica generica dei Geotrupinae (Coleoptera, Scarabaeoidea: Geotrupidae), filogenesi della sottofamiglia e considerazioni biogeografiche. *Boll. Mus. Sci. Nat. Torino*, 2 (1): 9-162.
- ZUNINO, M. (1984b). Analisi sistematica e zoogeografica della sottofamiglia Taurocerastinae Germain (Coleoptera, Scarabaeoidea: Geotrupidae). *Estratto Bol. Mus. Reg. Sci. Nat. Torino*, 2 (2): 445-464.

- ZUNINO, M. (1985). Las relaciones taxonómicas de los Phanaeina (Coleoptera, Scarabaeinae) y sus implicaciones biogeográficas. *Fol. Ent. Mex.*, 64: 101-115.
- ZUNINO, M. (1985a). Gli Scarabaeoidea coprofagi dell'area Euromediterranea: relazioni filetiche e biogeografiche. *Atti. XIV Congr. naz. ital. Ent.*: 321-325.
- ZUNINO, M. (1986). El comportamiento telefágico de *Trypocopris pyrenaeus* (Charp.) adulto. *Graellsia*, 62: 205-216.
- ZUNINO, M. (1987). La evolución de los aparatos copuladores: comentarios a W.G. Ebrehard, "sexual selection and animal genitalia". *Elytron*, 1: 105-107
- ZUNINO, M. (1990). Antillean Scarabaeidae (Coleoptera): some problems of phylogenetic and geographic affinities. *Atti Convegni Lincei* 85: 715-727
- ZUNINO, M. y BARBERO, E. (1990). Food relocation and the reproductive biology of *Aphodius fossor* (L.) (Coleoptera, Scarabaeidae, Aphodiinae). *Etho. Ecol. & Evol.*, 2: 334.
- ZUNINO, M. y HALFFTER, G. (1981). Descrizione di *Onthophagus micropterus* (Coleoptera, Scarabaeidae), note sulla distribuzione geografica e sulla riduzione alare nel genere. *Bol. Mus. Zool. Univ. Torino*, 8: 95-110