

## MICROSUCESION DE INSECTOS EN HECES DE VACUNO: INFLUENCIA DE LAS CONDICIONES AMBIENTALES Y RELACION ENTRE GRUPOS TROFICOS

J. M. Lobo \*

### RESUMEN

Se ha estudiado el relevo faunístico (microsucesión) entre grandes taxa de insectos, durante los 12 primeros días tras la deposición de heces de vacuno situadas en pastizales de altura del Sistema Central Ibérico.

La única segregación microsucesional evidente es la que se produce entre grupos tróficos: coprófagos y predadores. Debido a la mayor contribución de los *Scarabaeoidea* coprófagos respecto a otros estudios norteeuropeos, la razón entre la biomasa de los coprófagos y los predadores es muy alta en ocasiones. Por ello se postula que las comunidades de *Scarabaeoidea* coprófagos no están controladas por la predación. La temperatura ambiental ejerce una gran influencia sobre la aparición y permanencia de todos los grupos. La abundancia y el número de especies de cada grupo faunístico, son tan variables que también parecen influir sobre la aparición microsucesional.

**Palabras clave:** *Sucesiones heterotróficas, insectos coprófilos, hábitats efímeros.*

### SUMMARY

#### **Dung insect succession: environmental influence and relation between feeding guilds.**

During the first 12 days, the successional occurrence of insects in cow droppings at alpine grassland of Central Iberian System have been analyzed. It was found that: i) The only clear difference in the successional occurrence is observed between coprophage and carnivore guilds. ii) The coprophagous *Scarabaeoidea* are more important here than in northern Europe and the biomass ratio between coprophage and carnivore guilds is sometimes very high. For that reason, the dung beetle communities (*Scarabaeoidea*) possibly are not predator-controlled. iii) The successional occurrence have been influenced by environmental temperature in all taxonomic groups. The abundance and number of species of each group also influenced the successional occurrence.

**Key words:** *Cow droppings, dung-insects, heterotrophic successions.*

### Antecedentes

Los hábitats efímeros, tales como los excrementos de los grandes herbívoros, manifiestan un relevo faunístico a medida que éstos se homogeneizan con el medio circundante, en el que participan principalmente diferentes taxones de insectos. Dicho relevo ha sido denominado microsucesión (Margalef, 1977; pág. 750) o sucesión heterotrófica (véase, por ejemplo, Hanski, 1987) y ha sido constatado, en el hemisferio norte, estudiando la aparición de algunos taxones concretos, o de varios de ellos a la vez (véase,

por ejemplo, Mohr, 1943; Finné & Desière, 1971; Desière, 1974 y 1987; Nakamura, 1975a y b; Kessler & Balsbaugh, 1972; Valiela, 1974; Hanski & Koskela, 1977; Koskela & Hanski, 1977 o Hanski, 1980).

El conjunto de estos trabajos corrobora la existencia de una serie de «oleadas de invasión» (Desière, 1974 y 1987) de persistencia limitada. Estas oleadas se modifican espacio-temporalmente, pero mantienen su constancia respecto a los grupos taxonómicos que las componen (Desière, *op. cit.*): una primera constituida por diversas especies de Dípteros, una segunda protagonizada por diversos grupos de Coleóp-

\* Museo Nacional de Ciencias Naturales. U.E.I. de Entomología (C.S.I.C.). C/ José Gutiérrez Abascal, 2. 28006 Madrid (España).

teros, una tercera de la que forman parte algunas especies de Acaros y Nematodos; y una última constituida por Enquitreidos, Colembolos y Lumbrícidos que, sucesivamente, viene a asemejarse progresivamente a la fauna edáfica preexistente. Este proceso microsucesional manifiesta una serie de regularidades (Mohr, 1943), que se relacionan con las diferentes curvas de colonización de los grupos coprófagos y predadores (Koskela & Hanski, 1977; Hanski & Koskela, 1977): la microsucesión transcurre rápidamente en un comienzo y las primeras especies en aparecer poseen ciclos biológicos cortos, menores tiempos de permanencia y adaptaciones obligadas y altamente especializadas, al contrario que las especies tardías más generalistas.

De esta manera, cada excremento de bóvido constituye un microhábitat efímero, delimitado y heterogéneo con respecto al medio circundante, en el que se produce un relevo faunístico característico, debido a la participación de algunos taxones altamente especializados hacia la coprofagia. Este carácter peculiar y discreto del recurso excremento, permite investigar su colonización secuencial, sin conceder excesiva importancia a las relaciones tróficas con los elementos faunísticos de otros hábitats limítrofes.

En este contexto, los objetivos del presente estudio son dos: i) comprobar, para una región de Europa meridional, la segregación de grandes taxa de insectos durante los primeros días tras la deposición de las heces de vacuno, atendiendo primordialmente a su comportamiento alimentario, y ii) conocer la influencia de pequeñas variaciones climáticas espaciales o temporales en la participación diferencial de dichos taxones, y en la modificación de su aparición y permanencia.

### Metodología

**Trabajo de campo.**—Los datos de este estudio provienen de una investigación sobre la microsucesión en heces de vacuno realizada en pastizales del Macizo Central de Gredos. Se efectuaron dos estudios, uno del 10 al 23 de septiembre de 1984 y otro del 17 al 29 de julio de 1985 (Lobo, 1992a). En cada uno de estos estudios, se depositaron artificialmente una serie de excrementos de ganado vacuno en dos zonas de similares características e idéntica altitud (1.900 m), pero con diferente exposición: el denominado Prado de las Pozas (U.T.M. 30TUK099608) situado en la vertiente norte, y las praderas altas de la Trocha Real (U.T.M. 30TUK095576) en la vertiente sur.

En cada uno de los cuatro estudios se situaron, en disposición regular, 30 excrementos de 1.000 +/- 30 grs separados cada 10 m. A la vez, se instaló en

el campo un pluviómetro y un termómetro capaz de recoger la temperatura máxima y mínima durante cada uno de los días. 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. Así, se colocaron 10 heces más de las necesarias, para paliar posibles destrozos por parte de aves y vertebrados. La recolección se efectuaba eligiendo dos excrementos al azar en cada período. Para la extracción de la fauna se procedía al desmenuzamiento e inmersión del excremento, o el suelo bajo él, en una bandeja plana con 20 l de una disolución sobresaturada de agua y sulfato de magnesio o sal común al 25 % (Laurence, 1954). Después los restos se rociaban con benceno al objeto de hacer visibles los ejemplares más pequeños.

El cálculo de la biomasa de los *Scarabaeoidea* con un peso superior a los 50 mgrs (peso seco), se ha realizado directamente con una balanza de precisión ( $n = 10$ ). En el resto, la biomasa se ha calculado estimando la longitud media de cada una de las especies ( $n = 10$ ) y el peso seco medio en mgrs de un número de ejemplares variable según la especie. Los altos valores del coeficiente de correlación de Pearson entre esas dos variables, tanto en los *Scarabaeidae* de menor tamaño como en los *Aphodiidae* (0,952,  $P < 0,01$  y 0,982,  $P < 0,01$ ), permitieron establecer regresiones lineales con las que calcular la biomasa de cualquier especie conociendo su longitud (Lobo, 1992a). El cálculo aproximado de la biomasa en *Hydrophilidae* y *Staphylinidae* se ha efectuado teniendo en cuenta los valores en mgrs de peso seco propuestos por Koskela & Hanski (1977), sobre los cuales se ha estimado el peso medio de las especies teniendo en cuenta el tamaño. En el caso de los Histeridos se ha seguido idéntico proceso, tomando en consideración las cifras aportadas por De Bast (1980).

**Tratamiento de los datos.**—Existen pocas medidas que permitan cuantificar la tasa de sucesión. Jassby & 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:

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

en donde  $b_i(t)$  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 será 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 éstos 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 de 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 (1980). 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:

$$AMS = \frac{\sum_{i=1}^r n_i(t_i - t_{i-1})t_i}{\sum_{i=1}^r n_i(t_i - t_{i-1})}$$

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

Otra medida utilizada ha sido la amplitud de nicho (AN en adelante), según el índice propuesto por Levins (1968). El cálculo de esta medida ofrece una estimación del tiempo de permanencia microsucesional de cada taxon. AN varía desde el valor máximo de 1 al mínimo que es  $1/r$ , siendo  $r$  el número total de intervalos considerados. Así:

$$AN = \frac{1}{\sum_j (p_{ij}^2)}$$

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

Como técnica de clasificación de los inventarios surgidos en las muestras de diferentes edades, se ha utilizado el Análisis de Agrupamiento. Los Análisis de Agrupamiento 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 & Curtis, 1957) recomendado por Beals (1984) en donde:

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

siendo:

$$W = \sum_{i=1}^s [\min(x_{ij}, x_{ik})]; A = \sum_{i=1}^s x_{ij}$$

y

$$B = \sum_{i=1}^s x_{ik}$$

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 formación 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 & 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.

## Resultados

La tabla I muestra la variación microsucesional de la abundancia de los grupos taxonómicos considerados en cada uno de los muestreos realizados, así como la biomasa total, la aparición media sucesional (AMS) y la amplitud de nicho (AN).

Durante el mes de julio, los análisis de agrupamiento realizados permiten diferenciar algunos grupos evidentes (fig. 1 a y b). En la estación septentrional aparecen dos claras discontinuidades durante el tercer y sexto día, debidas al decrecimiento de las poblaciones de *Scarabaeoidea* y *Sphaeridium* en el primer caso, y de *Staphylinioidea* y *Diptera* en el segundo caso (véase tabla I y fig. 2). En la estación meridional se producen cuatro grupos básicos con discontinuidades claras al segundo, cuarto y décimo día. Al segundo día se produce el incremento en abundancia de *Scarabaeoidea*, *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 *Staphylinioidea*. Por fin, el décimo día marca la decadencia de este último taxon (fig. 2).

Tabla I.—Abundancia capturada en cada período microsucesional para cada grupo faunístico. AMS = aparición media sucesional (Hanski, 1980). AN = amplitud de nicho (Levins, 1968). BIO = biomasa en mgrs. (peso seco). S = riqueza (sólo en *Scarabaeoidea*)

Table I.—Abundance of dung-inhabiting insects extracted from droppings at different age (in days). AMS = sucesional mean occurrence (Hanski, 1980). AN = niche breadth (Levins, 1968). BIO = biomass in mgrs. (dry weight). S = richness (*Scarabaeoidea* only)

	1/2	1d	2d	3d	4d	5d	6d	8d	10d	12d	Total	AMS	AN	BIO	S
JULIO, Vertiente Norte															
<i>Scarabaeoidea</i>	130	186	282	37	6	3	6	1	1	0	652	1,8	3,2	4.952,1	4
<i>Hydrophilidae</i>															
<i>Sphaeridium</i>	10	9	5	0	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>Staphylinidae</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	0	1	—	—	5,0	
<i>Diptera</i>															
larvas	0	0	0	15	8	2	0	0	0	0	25	3,5	2,1	43,0	
pupas	0	0	0	0	0	0	0	16	0	0	16	8,0	1,0	—	
<i>Anthicidae</i>	0	0	0	1	1	3	2	2	0	0	9	6,0	4,3	—	
Total											874			5.472,5	

	1/2	1d	2d	3d	4d	5d	6d	8d	10d	12d	Total	AMS	AN	BIO	S
JULIO, Vertiente Sur															
<i>Scarabaeoidea</i>	70	50	144	28	37	13	2	0	0	0	344	2,3	3,9	7.422,4	19
<i>Hydrophilidae</i>															
<i>Sphaeridium</i>	17	20	38	3	3	0	0	0	0	0	81	1,8	3,1	669,9	
<i>Cercyon</i> *	0	0	0	0	9	4	1	2	0	0	16	5,2	2,5	11,5	
<i>Staphylinidae</i>	14	2	20	33	222	129	52	132	14	2	620	5,8	4,4	1.342,1	
<i>Histeridae</i>	5	4	3	7	2	3	0	0	0	0	24	2,7	5,1	120,0	
<i>Diptera</i>															
larvas	0	0	451	740	50	70	0	0	0	0	1.311	2,8	2,3	2.281,1	
pupas	0	0	0	0	0	0	15	0	1	0	16	6,5	1,1	—	
<i>Anthicidae</i>	0	0	0	0	12	2	1	1	0	0	16	4,7	1,7	—	
Total											2.428			11.847,0	

	1/2	1d	2d	3d	4d	5d	6d	8d	10d	12d	Total	AMS	AN	BIO	S
SEPTIEMBRE, Vertiente Norte															
<i>Scarabaeoidea</i>	0	6	2	8	6	3	1	0	1	0	27	3,8	4,8	398,7	5
<i>Hydrophilidae</i>															
<i>Sphaeridium</i>	0	79	52	98	106	30	20	0	2	0	387	3,3	4,8	3.200,4	
<i>Cercyon</i> *	0	9	4	1	4	3	1	3	6	7	38	7,8	6,6	27,2	
<i>Staphylinidae</i>	0	31	18	37	44	63	113	84	198	57	645	8,3	5,9	1.473,6	
<i>Histeridae</i>	0	0	0	0	2	0	1	2	0	0	5	6,5	2,8	25,0	
<i>Diptera</i>															
larvas	0	0	5	0	5	1	23	0	7	0	41	6,5	2,7	71,3	
<i>Anthicidae</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	—	—	—	
Total											1.144			5.196,2	

## (Continuación)

	1/2	1d	2d	3d	4d	5d	6d	8d	10d	12d	Total	AMS	AN	BIO	S
SEPTIEMBRE, Vertiente Sur															
<i>Scarabaeoidea</i>	2	2	9	0	8	2	1	4	2	2	32	5,8	5,6	2.860,1	12
<i>Hydrophilidae</i>															
<i>Sphaeridium</i>	0	1	1	0	8	0	0	0	0	0	10	3,6	1,5	82,8	
<i>Cercyon</i> *	0	0	1	0	8	3	2	19	10	0	43	7,8	3,4	31,0	
<i>Staphylinoidae</i>	0	32	108	37	320	274	243	370	172	25	1.581	6,8	6,0	3.067,2	
<i>Histeridae</i>	0	0	0	0	2	0	1	0	0	0	3	4,7	1,8	15,0	
<i>Diptera</i>															
larvas	0	34	39	35	48	64	2	6	0	0	228	3,8	5,0	396,8	
pupas	0	0	0	0	0	0	0	4	4	0	8	9,0	2,0	—	
<i>Anthicidae</i>	0	0	0	2	0	5	4	10	19	10	50	9,4	4,1	—	
Total											1.955			6.452,9	

\* En el grupo *Cercyon* están englobados los géneros *Cercyon*, *Cryptopleurum* y *Megasternum*.

\* The *Cercyon* group includes the genera *Cercyon*, *Cryptopleurum* and *Megasternum*.

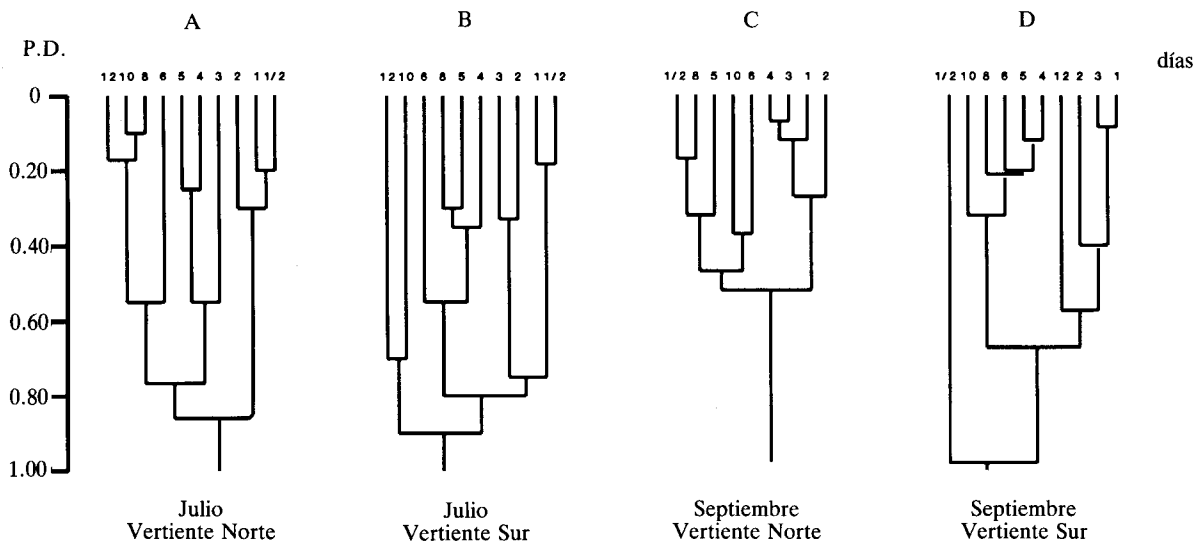


Fig. 1.—Dendrograma de similitud entre los inventarios recogidos a diferentes intervalos en los cuatro estudios. La matriz de similitud se ha efectuado calculando el porcentaje de disimilitud (P.D.; Bray y Curtis, 1957) con los datos de abundancia. La estrategia de agrupamiento representada es la del grupo medio (Ludwig y Reynolds, 1988).

Fig. 1.—Dendrogram of the clustering of 10 successional periods (in days), using PD (percent dissimilarity, Bray & Curtis, 1957) and group mean strategy (Ludwig & Reynolds, 1988).

La variación del índice de Lewis (IL) en los dos estudios efectuados durante julio (fig. 3), 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 *Staphylinoidae* y el empobrecimiento de *Scarabaeoidea* y *Sphaeridium* junto a la aparición de larvas de Dípteros; 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 éste con los momentos de aparición de cada uno de los agrupamientos (véase fig. 1 a y b), según se modifiquen

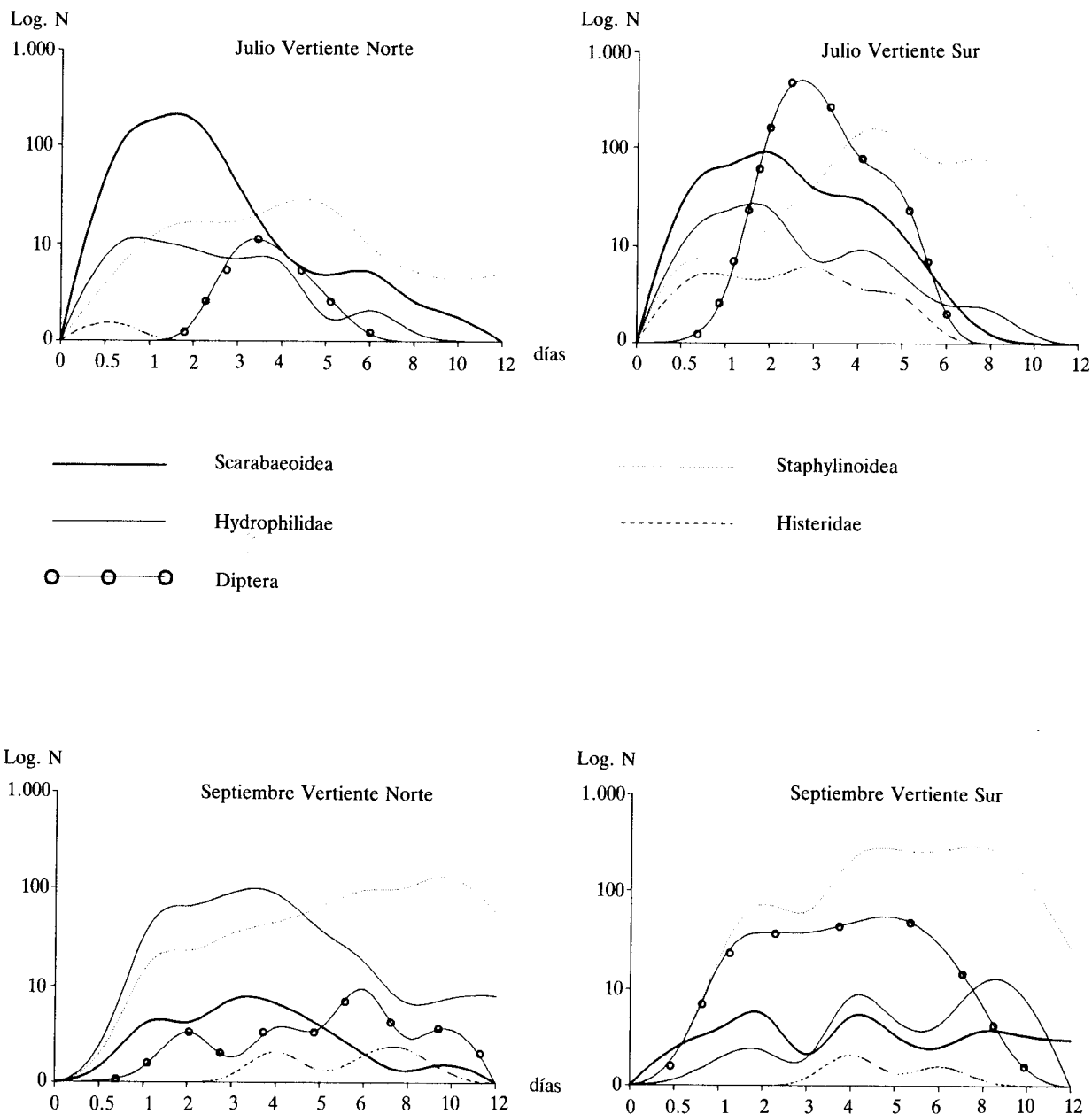


Fig. 2.—Variación microsucesional de la abundancia de los diferentes grupos taxonómicos considerados durante los cuatro estudios realizados.

Fig. 2.—Successional variation of abundance in five dung-inhabiting insect groups during two sampling periods (july and september) and two sampling stations (vertiente norte = north slope, vertiente sur = south slope).

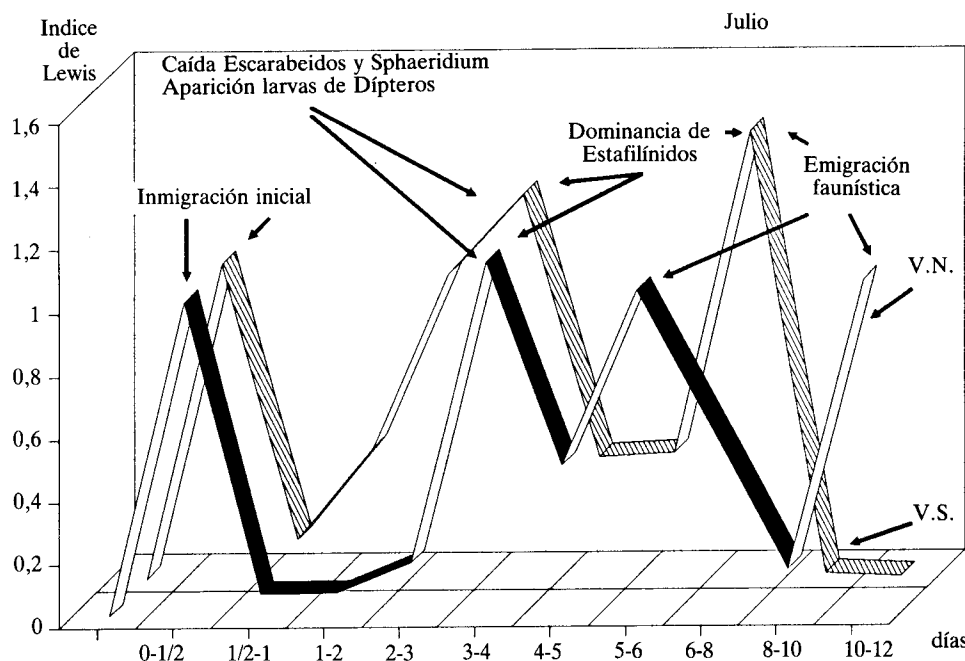


Fig. 3.—Oscilación microsucesional del índice de Lewis (Lewis, 1978) con los datos de biomasa de todos los grupos taxonómicos durante los dos muestreos de julio (VN = vertiente norte, VS = vertiente sur).

Fig. 3.—Variation of Lewis index (Lewis, 1978) based on the biomass data of all faunistic groups during july (VN = north slope, VS = south slope).

las apariciones medias de cada uno de los taxones considerados.

Los datos de las capturas realizadas en la vertiente norte durante el mes de septiembre (fig. 1c), permiten comprobar que las muestras de los cuatro primeros días se separan claramente (excepto las de 1/2 día en las que no se capturó ningún ejemplar). Efectivamente, durante el quinto o sexto día se produce la decadencia de *Scarabaeoidea* y *Sphaeridium* y el auge de *Staphylinoides* y larvas de Dípteros (véase tabla I y fig. 2), como consecuencia el IL manifiesta un segundo pico a partir del cuarto día (fig. 4). En la vertiente meridional (fig. 1d), 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 *Staphylinoides* (véase fig. 2 y tabla I). De todas formas, la aparición de los *Scarabaeoidea* 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 (fig. 4).

Los excrementos depositados en el campo son invadidos por las especies coprófagas durante las primeras doce horas de insolación. En aquellos grupos

en donde abundan las especies depredadoras también se observan ejemplares tras las primeras doce horas de insolación (véase tabla I y fig. 2). 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.

Sin embargo, la aparición media sucesional (tabla I) y las curvas de colonización (fig. 5) son distintas para cada uno de los grupos taxonómicos considerados. Los grupos estrictamente coprófagos: *Scarabaeoidea* y *Díptera*, no cabe duda de que poseen sus momentos óptimos de aparición en los primeros días tras la deposición de la hez.

Los *Hydrophilidae* aparecen en dos períodos diferentes. Por una parte, el género *Sphaeridium*, de hábitos tróficos inciertos, es propio de los primeros días y, por otra, los géneros *Cercyon*, *Cryptopleurum* y *Megasternum* (englobados dentro del denominado grupo *Cercyon*) aparecen en las últimas fases. Como consecuencia, las curvas de aparición microsucesional de los *Hydrophilidae* manifiestan una cierta bimodalidad (véase figs. 2 y 5 y tabla I). Las diferencias de tamaño entre los representantes de ambos grupos son más que notables (2,1 mm/0,2 mm) y aunque Boving & Henriksen (1938) comentan que los estadios larvarios son eminentemente carnívoros,

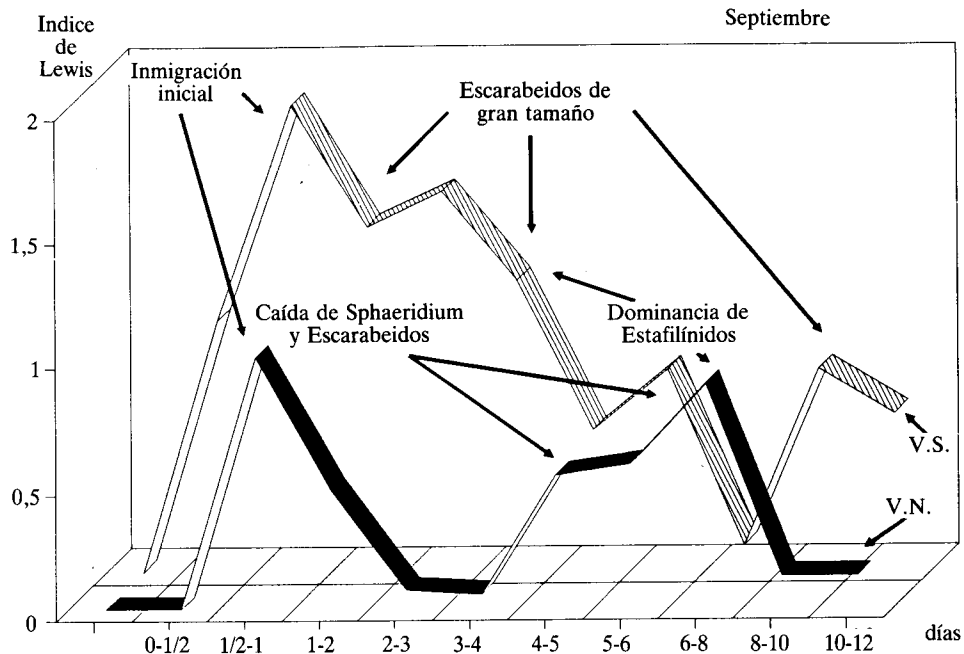


Fig. 4.—Oscilación microsucesional del índice de Lewis (Lewis, 1978) con los datos de biomasa de todos los grupos taxonómicos durante los dos muestreos de septiembre (VN = vertiente norte, VS = vertiente sur).

Fig. 4.—Variation of Lewis index (Lewis, 1978) based on the biomass data of all faunistic groups during september (VN = north slope, VS = south slope).

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 imagos de *Sphaeridium* es coprófaga o carnívora pues hay indicaciones en ambos sentidos (Hammer, 1941; Mohr, 1943; Sanders & Dobson, 1966 o Koskela & Hanski, 1977). No parece haber dudas sobre la alimentación coprófaga de los adultos del género *Cercyon* (Benick, 1952).

Los *Staphylinodea* 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 o Desière, 1974). Muy posiblemente, la aparente bimodalidad de su curva de colonización (fig. 5) puede corresponderse con los dos hábitos tróficos.

Los *Histeridae* que frecuentan las heces son predadores y, por lo visto, tan poco abundantes en estas latitudes como en noroeste (Hanski & Koskela, 1977). Por último, los *Anthicidae* 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 coprófaga. Los ejemplares poseen un reducido tamaño (unos 3 mm) y su alimentación es probablemente saprófaga, lo que explicaría su aparición retardada.

La aparición media sucesional (AMS) varía dentro de cada uno de los taxones dependiendo de la época y la vertiente consideradas (fig. 6). 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.

Así pues, como tónica general, la AMS aumenta 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 grs de peso diarios en los cuatro primeros días y los depositados en julio sufren pérdidas que oscilan entre los 127 y 135 grs diarios (Lobo, 1992b). Por otra parte, entre las dos vertientes muestreadas en un mismo período la AMS au-



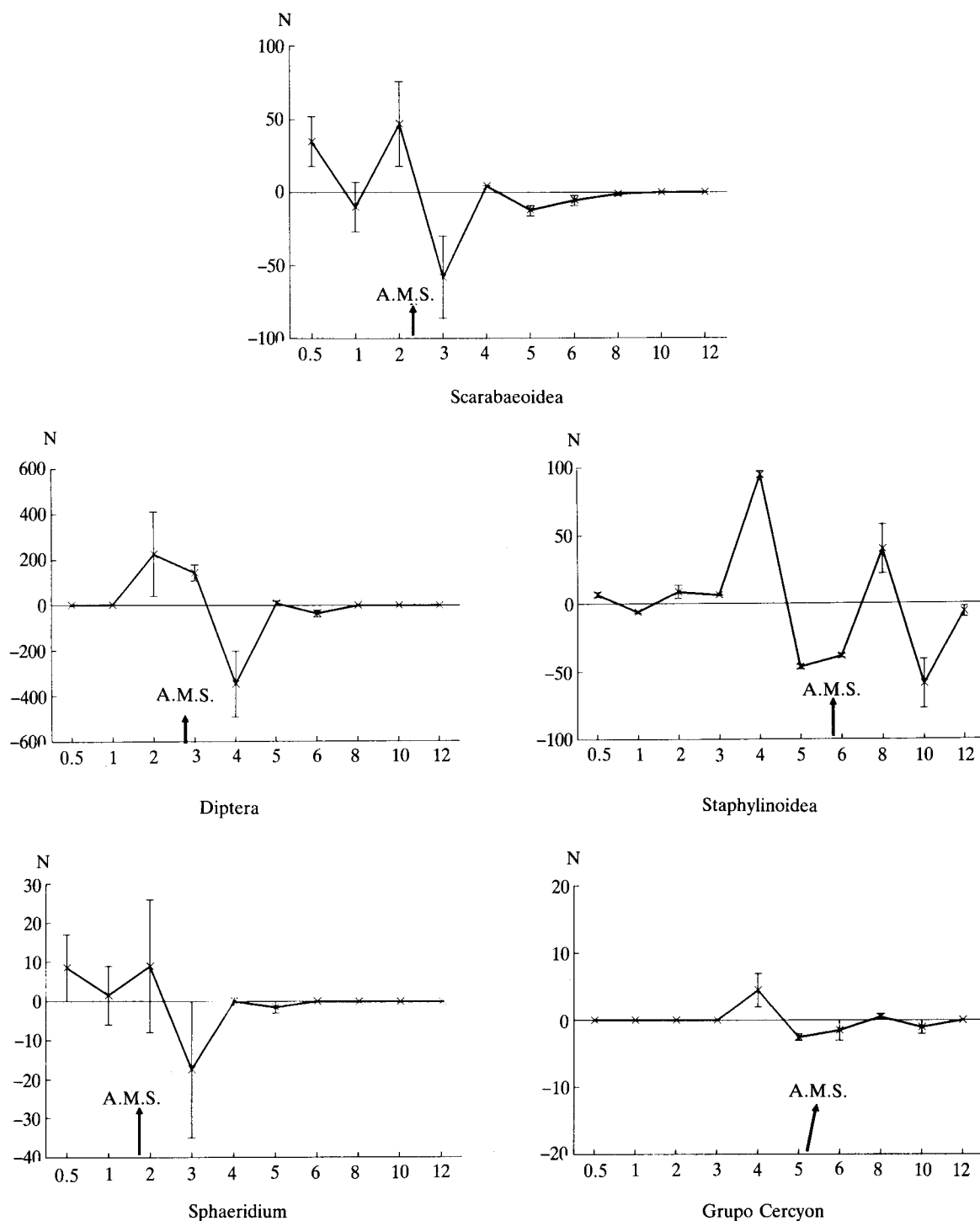


Fig. 5.—Curvas de colonización de los diferentes grupos taxonómicos, durante el muestreo meridional de julio. El número de individuos de cada período es  $(nt) - (nt - 1)$ , en donde  $nt$  es la abundancia capturada en dicho período. Esta diferencia puede suponer una tasa neta positiva (inmigración) o negativa (emigración). Las barras verticales indican la amplitud de dicha tasa y la aparición media sucesional (AMS) viene señalada con una flecha.

Fig. 5.—Colonization curves for five taxonomic groups during July (south slope). The number of individuals of each successional stage is  $(nt) - (nt - 1)$ , where  $nt$  is the number of individuals extracted from droppings of this stage. Differences can be positive (immigration) or negative (emigration). The successional mean occurrence (AMS) of each group and the amplitude of this difference is indicated.

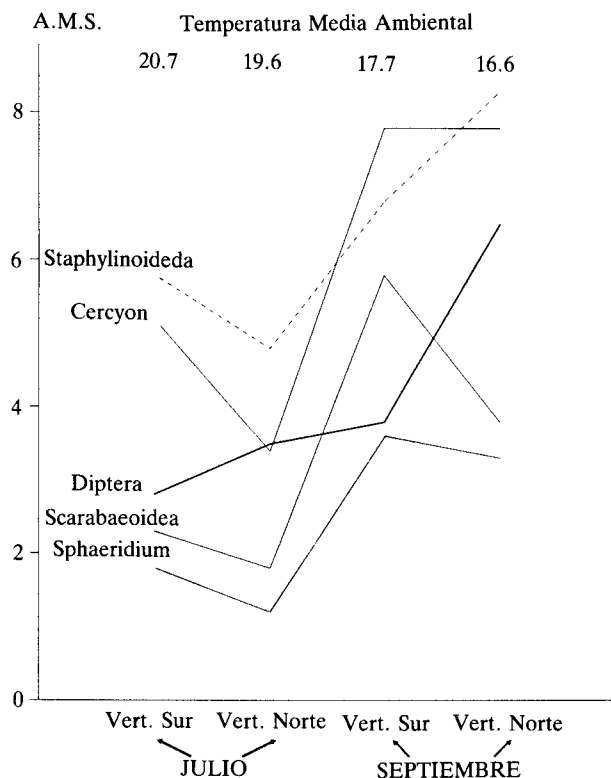


Fig. 6.—Variación de la aparición media sucesional (AMS) en los principales grupos taxonómicos durante los cuatro muestreos realizados. En la parte superior se señala, en grados centígrados, la temperatura ambiental media registrada durante cada muestreo.

Fig. 6.—Difference in the successional mean occurrence (AMS) of taxonomic groups in two sampling periods (July and September) and two sampling stations (vertiente norte = north slope, vertiente sur = south slope). The mean environmental temperature in °C is indicated in the upper part.

menta, disminuye o permanece constante, pero en todo caso sus variaciones son de menor cuantía. Los *Scarabaeoidea*, el único caso en donde se determinaron a nivel de especie todos los ejemplares, posee una riqueza mucho menor en la vertiente septentrional (4/19 y 5/12, tabla I). Por ello, no parece aventurado suponer que, al menos en este taxon, la AMS del conjunto es mayor cuando la cantidad de especies es superior.

La abundancia, no se correlaciona significativamente con la AMS en ninguno de los grupos, pero la AN sí lo hace en dos: positivamente en *Sphaeridium* ( $r = 0,922$ ,  $P < 0,05$ ) y negativamente ( $r = -0,938$ ,  $P < 0,05$ ) en *Scarabaeoidea*. Si los otros grupos taxonómicos: *Staphylinoida*, *Diptera* 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 varíe según las condiciones térmicas tamponadas del excremento, no permite incrementar su permanencia más allá de la pupación. La abundancia no puede influir sobre la AMS, ya que los individuos están constreñidos en su tiempo de aparición por la inevitabilidad de la pupación. En este caso, 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 (fig. 6). Durante el mes de septiembre, la AMS apenas varía en los dos grupos de *Hydrophilidae*, incrementa en la vertiente norte para los *Diptera* y *Staphylinoida* como era de esperar y es mayor en la vertiente sur para los *Scarabaeoidea*, coincidiendo con una mayor biomasa y riqueza.

## Discusión

*Segregación microsucesional y papel de la predación.*—Se ha estudiado en este trabajo una de las cuatro «oleadas de invasión» descritas por Desière (1974), 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 imágos 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 éstas, el resto de los grupos participantes son coleópteros.

Diferentes estudios (Hafez, 1939a; Mohr, 1943; Nakamura, 1975a y 1975b; Desière, 1974 o Thomé & Desière, 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: i) mayor grado de especialización en los componentes faunísticos que aparecen en las primeras etapas y mayor velocidad en el relevo entre ellas, y ii) aparición de las especies generalistas en las últimas etapas, las cuales se suceden más lentamente. La pronta degradación de las heces y la exigencia de adaptaciones específicas para su consumo, marcan las características de los grupos especialistas. Por otra parte, la ulterior homogeneización de dicho recurso con el medio circundante, 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. Existen claras discontinuidades en todos los estudios efectuados, que se corresponden con los momentos de máxima aparición de los dos grupos tróficos existentes (figs. 1, 2 y 5). 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 (Lobo, 1992b). Las larvas de Dípteros apenas son visibles a partir de esos momentos, coincidiendo con la aparición masiva de los *Staphylinioidea* e *Hydrophilidae* del grupo *Cercyon* (cuarto o 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 halladas también en otros estudios (Finne & Desière, 1971; Koskela & Hanski, 1977; Hanski & Koskela, 1977 o Hanski, 1980), y vienen motivadas por una lógica relación entre los recursos y sus consumidores. Los grupos coprófagos tienen una permanencia menor y una aparición más temprana, mientras que los predadores son más generalistas y aparecen tardíamente, siguiendo los postulados de Mohr (*op. cit.*).

Sin desdeñar a los *Histeridae*, los *Staphylinioidea* 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). 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. La aparición tardía del grupo *Cercyon*, únicamente carnívoros cuando larvas, y su pequeño tamaño, limitan su importancia predatora.

Tanto en las comunidades coprófagas de latitudes templadas como en las de latitudes tropicales, el número de especies predatoras 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, 1986). 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 & Hanski, 1977). Las relaciones de biomasa entre coprófagos y predadores son de 3/1 ó 4/1 en norteuropa (Hanski & Koskela, 1977), de 2/1 en centroeuropa (Desière, 1987; considerando los *Hydro-*

*philidae* 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 herbáceos entre consumidores primarios y secundarios (Schwarz, 1980). En nuestro caso, aun considerando el total de los *Staphylinioidea* como depredadores, los valores son parecidos durante septiembre (2/1 aproximadamente), pero se disparan durante julio (7/1 y 19/1), época más favorable para la presencia de *Scarabaeoidea*.

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 Olechowicz (1974) la predación destruye el 98 % de los huevos y larvas de Dípteros. Los *Staphylinioidea* y los *Histeridae* han sido reconocidos como buenos predadores de larvas, huevos y pupas de Dípteros (Hammer, 1941; Landin, 1961; Mohr, 1943, ver más referencias en Koskela & Hanski, 1977). Según Fay & Doube (1983), ambos grupos causan mortalidades significativas sobre las larvas de las moscas, reduciendo las tasas de supervivencia al 10 % y 23 % del total, respectivamente. Un solo ejemplar de *Hister abbreviatus* F. disminuye los huevos y larvas un 89,5 % y las pupas un 34,8 % (Summerlin *et al.*, 1982 y 1984). Algunos *Carabidae* y las larvas de *Hydrophilidae* podrían constituir grupos predadores importantes en ocasiones (Wingo *et al.*, 1974), sin menospreciar el papel ejercido por algunos Acaros foréticos de *Scarabaeoidea* (véase Bornemissza, 1976 o Hanski, 1986). A pesar de ello, cuando han aparecido en EE.UU. y Australia diversas plagas de Dípteros coprófagos, el control de las mismas ha recibido tanto esfuerzo en la importación de predadores como de competidores: *Scarabaeoidea* coprófagos (Bornemissza, 1976 y 1979; Waterhouse, 1974). Sin embargo, apenas existen referencias sobre la depredación ejercida sobre los *Scarabaeoidea* coprófagos. Para Mohr (1943), tanto los *Histeridae* como algunos *Hydrophilidae* pueden depredar sobre *Aphodius*. Landin (1961) menciona que los *Staphylinioidea* e *Histeridae* depredan sobre las larvas de *Aphodius* y los Carábidos lo hacen, además, sobre los adultos. Laurence (1954) dice haber encontrado *Staphylinioidea* 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 *Scarabaeoidea* y sus predadores. La recolección 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 & Edmonds, 1982), y ningún autor menciona la posibilidad de que esta estrategia pueda ser una adaptación tendente a impedir la predación sobre las larvas. En Dípteros, en cambio, las altas ta-

sas de desarrollo larvario (la tasa de desarrollo está 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 & Hanski, 1982).

Puede que la predación más efectiva sobre los *Scarabaeoidea* provenga de los vertebrados. Laurence (1954) apunta el papel jugado en este sentido por las aves, sobre todo córvidos, y Kingston & Coe (1977) sugieren que la presión predatoria es la causa de la profundidad de enterramiento en una especie de *Helicopriss*. A lo largo de éste y otros estudios he podido constatar, sin mensurarla, la enérgica 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 *Scarabaeoidea* ibéricos sistemáticamente distanciadas, pudieran ser casos de homocromía o cripsis. Cambefort (1991) refiere casos similares en *Scarabaeoidea* de la sabana africana. De igual manera podrían considerarse adaptaciones defensivas, la existencia de coloraciones ventrales, brillantes y destacadas, en los grandes *Geotrupidae*, 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 *Scarabaeoidea* coprófagos.

Se puede estar perfectamente de acuerdo con Hanski (1986) en que la predación ha debido ser la interacción principal en el caso de los Dípteros que habitan las áreas templadas, pero ésta probablemente no ha ejercido una influencia similar en el caso del otro gran grupo coprófago: los *Scarabaeoidea*. A medida que se desciende en latitud aumenta la preponderancia de los *Scarabaeoidea* 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, 1986). El pequeño tamaño, por lo general, de los *Staphylinidae* predadores respecto del de los *Scarabaeoidea*, la escasez de *Histeridae* y su marcado impacto sobre las poblaciones larvianas de Dípteros, así como la tardía aparición de las larvas carnívoras de *Hydrophilidae*, son factores que hacen todavía más sugerente la idea del escaso papel ejercido por la predación sobre los *Scarabaeoidea* coprófagos, 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 diferen-

tes (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 ésta 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 (véase, por ejemplo, Glasser, 1979 y 1982). 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 1983). 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, 1986 y 1987). 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 *et al.*, 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).

*Algunos factores influyentes sobre la aparición microsucesional.*—El espectro trófico sería el primer agente causal de la diferente aparición microsucesional de los grupos de insectos. En las sucesiones ecológicas, se ha postulado que la direccionalidad y la estructuración de las comunidades, está condicionada por la relación entre niveles tróficos (Heatwole & Levins, 1972; Fretwell, 1987). Así pues, que los relevos faunísticos microsucesionales se encuentren determinados por el tipo de alimentación, parece lógico desde el punto de vista de la relación entre consumidores y recursos.

Ahora, dentro de cada grupo faunístico, el factor que mayor variación produce, tanto en la AN como en la AMS, es la temperatura ambiental. Modificaciones 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 (fig. 6 y tabla I). 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 (sólo en el caso de *Scarabaeoidea*), no pueden atribuirse claramente las diferencias en la AMS y la AN a dichas variaciones ambientales.

Durante los períodos más fríos disminuye la participación de los *Scarabaeoidea* y se incrementa la influencia de los *Hydrophilidae* del género *Sphaeridium* y de los *Staphylinidae* (tabla I y fig. 2). Pese a ello, el orden microsucesional estimado en anteriores períodos se mantiene. Dicho ordenamiento sucesional aparece asimismo en los diferentes análisis de agrupamiento realizados (fig. 1) y en el examen de la variación del Índice de Lewis (figs. 3 y 4), 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 *Scarabaeoidea*, un segundo que tiene lugar sobre el cuarto y sexto día debido a la aparición mayoritaria de los *Staphylinidae* y la caída de los grupos coprófagos, sobre todo *Scarabaeoidea*; y un tercero sobre el décimo o duodécimo día que se corresponde con la práctica desaparición del único grupo abundante por entonces (*Staphylinidae*).

Indudablemente, las condiciones climáticas generales y sobre todo la temperatura son responsables, no sólo de la participación diferencial de los taxones, sino de la modificación en sus tiempos de permanencia y aparición. Como se observa en la tabla II, los *Scarabaeoidea* 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. También en los muestreos otoñales de este estudio la importancia de los *Scarabaeoidea* es inferior. 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 *Scarabaeoidea*, y entre 1 y 10,4 días en el norte de Europa (Hanski & Koskela, 1977).

Diversos estudios han evidenciado también la influencia de la temperatura ambiental en la aparición microsucesional. Hanski (1980) observa que, en *Hydrophilidae*, 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, y Desière (1987) constata que el número de especies estenocronas, limitadas a los dos primeros días tras la deposición de un excremento, es mayor en ve-

rano. La temperatura ambiental también influye sobre el período de actividad diaria de cada especie y, por tanto, condiciona la posibilidad de colonización en un momento dado (Koskela, 1979).

La temperatura ambiental ejerce un evidente efecto sobre la aparición y la permanencia microsucesionales. En general, los taxones retrasan su aparición e incrementan su permanencia con la disminución de la temperatura ambiental. Sin embargo, cuando las modificaciones ambientales son de menor cuantía (entre vertientes), la aparición y la permanencia microsucesionales de un taxa pueden estar influidas por la abundancia, el número de especies de cada grupo, u otras características (por ejemplo: las preferencias tróficas o los óptimos climáticos de cada especie). El efecto de la abundancia sobre la aparición microsucesional, debería demostrarse para cada especie por separado y se produciría debido a que cuanto mayores sean las poblaciones de un taxon, mayor ha de ser la probabilidad de colonizar antes el recurso y, por tanto, menor ha de ser su aparición media. El número de especies podría influir de la siguiente manera: si las especies de un grupo faunístico dado poseen requerimientos ambientales distintos, o simplemente tienen tamaños poblacionales diferentes, sus apariciones medias serían también diferentes y, como consecuencia, la permanencia microsucesional de todo el grupo sería mayor. Este efecto de la riqueza es un inconveniente que surge de considerar conjuntos sistemáticos de rango muy elevado y estaría detrás de la correlación <sup>positiva</sup> ~~negativa~~ observada entre la riqueza y la amplitud de nicho en *Scarabaeoidea*.

## Conclusiones

— Los grupos de insectos implicados en las primeras oleadas microsucesionales, que tienen lugar en los excrementos de vaca 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 *Scarabaeoidea* respecto a esas regiones septentrionales.

— 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 depredadores y coprófagos son diferentes y responderían a una lógica dinámica entre consumidores y recursos.

— La razón coprófagos/predadores es muy grande en ocasiones y la influencia de la predación sobre los *Scarabaeoidea* coprófagos parece escasa. Como consecuencia, es más probable que la competencia

Tabla II.—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), centroeuroa (Bélgica; Finné y Desière, 1971) y Europa del sur (presente estudio). Se ofrecen también esos mismos porcentajes para cada uno de los estudios (JVS = julio, vertiente sur. JVN = julio, vertiente norte. SVS = septiembre, vertiente sur. SVN = septiembre, vertiente norte)

Table II.—Relative abundance (%) of four dung-inhabiting beetle groups in northern Europe (Hanski & Koskela, 1977), central Europe (Finné & Desière, 1971) and southern Europe (the present study). JVS = July, south slope. JVN = July, north slope. SVS = September, south slope. SVN = September, north slope)

	Norte Europa	Centro Europa	Sur Europa	JVS	JVN	SVS	SVN
<i>Staphylinioidea</i>	79,0 %	73,1 %	63,5 %	57,1 %	15,2 %	94,7 %	58,5 %
<i>Hydrophilidae</i>	13,8 %	25,5 %	13,3 %	8,9 %	5,6 %	3,2 %	38,6 %
<i>Scarabaeoidea</i>	7,1 %	1,2 %	22,5 %	31,7 %	79,1 %	1,9 %	2,5 %
<i>Histeridae</i>	0,1 %	0,2 %	0,7 %	2,2 %	0,0 %	0,0 %	0,0 %

por los recursos haya sido primordial a la hora de estructurar estas taxocenosis.

— 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. Abundancia y número de especies, son factores que también pueden influir sobre la aparición microsucesional de un grupo faunístico dado.

#### AGRADECIMIENTOS

Este trabajo fue posible realizarlo gracias a los proyectos 1.530/82 de la CAYCIT y PB87-0397 (Fauna Ibérica) de la DGICYT.

#### Referencias

- BEALS, E. W. 1984. Bray-Curtis ordination: An effective strategy for analysis of multivariate ecological data. *Adv. Ecol. Research.*, 14: 1-55.
- BENICK, L. 1952. Pilzkäfer und Käferpilze. Ökologische und statische untersuchungen. *Acta Zool. Fennica*, 70: 1-250.
- BORNEMISSZA, G. F. 1976. The Australian dung beetle project 1965-1975. *Austr. Meat. Res. Comm. Rev.*, 30: 1-30.
- BORNEMISSZA, G. F. 1979. The Australian dung beetle research unit in Pretoria. *South Afri. J. Sci.*, 75: 257-260.
- BÖVING, A. G. y HERNRIKSEN, K. L. 1938. The developmental stages of Danish *Hydrophilidae* (Insecta, Coleoptera). *Vidensk. Meddel Dansk Naturhist. Forening*, 102: 27-162.
- BRAY, J. R. y CURTIS, J. T. 1957. An ordination to the upland forest communities of southern Wisconsin. *Ecol. Monogr.*, 27: 325-349.
- CAMBEFORT, Y. 1991. Dung beetles in tropical savannas. En: I. Hanski Y. Cambefort (eds.), *Dung Beetle Ecology*. Princeton University Press, New Jersey, 156-178.
- CONNELL, J. H. 1975. Some mechanisms producing structure in natural communities: a model and evidence from field experiments. En: M. L. Cody y J. M. Diamond (eds.), *Ecology and Evolution of Communities*. Harvard University Press, Cambridge, Mass., 460-490.
- CONNELL, J. H. 1980. Diversity and the coevolution of competitors, or the ghost of competition past. *Oikos*, 35: 131-138.
- 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.
- DESIÈRE, M. 1974. *Ecologie des coléoptères coprophiles en prairies pâturées et en forêt*. Tesis doctoral en Ciencias, Liège, Facultad de Ciencias (inédita), 235 págs.
- DESIÈRE, M. 1987. *Ecologie des coléoptères coprophiles en prairie permanente pâturée*. II. Les brigades de Coléoptères adultes coprophiles. *Bull. Ecol.*, 18: 13-21.
- FAY, H. A. C. y DOUBE, B. M. 1983. The effect of some coprophagus 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.
- FINNE, D. y DESIÈRE, M. 1971. Etude synécologique des bouses de Bovidés. I. Evolution estivale de la biomasse des Coléoptères en fonction du vieillissement des bouses. *Rev. Ecol. Biol. Sol*, 8(3): 409-417.
- FRETWELL, S. D. 1987. Food chain dynamics: the central theory of ecology? *Oikos*, 50: 291-301.
- 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. 1982. On the causes of temporal change in communities: modification on the biotic environment. *Amer. Nat.*, 119(3): 375-390.
- HAFAZ, M. 1939a. Some ecological observations on the insect fauna of dung. *Bull. Soc. Fouad Entomol.*, 23: 241-287.
- HAFAZ, M. 1939b. The life history of *Sphaeridium scarabaeoides* L. *Bull. Soc. Fouad Entomol.*, 23: 312-318.
- HALFFTER, G. y EDMONDS, W. D. 1982. *The nesting behaviour of dung beetles (Scarabaeinae): an ecological and evolutive approach*. Instituto de Ecología, México, 177 págs.

- HANSKI, I. 1980. Patterns of beetle succession in droppings. *Ann. Zool. Fenn.*, 17: 17-26.
- HANSKI, I. 1981. Coexistence of competitors in patchy environment with and without predation. *Oikos*, 37: 306-312.
- HANSKI, I. 1983. Predator-mediated coexistence. *Act. Entomol. Fenn.*, 42: 33-35.
- HANSKI, I. 1986. Nutritional ecology of dung and carrion-feeding insects. En: F. S. Slansky Jr. y J. G. Rodríguez (eds.), *Nutritional Ecology of Insects, Mites and Spiders*. John Wiley, Nueva York, 837-884.
- HANSKI, I. 1987. Colonization of ephemeral habitats. En: A. J. Gray, M. J. Crawley y P. J. Edwards (eds.), *Colonization, Succession and Stability*. Blackwell Scientific Publications, Oxford, 155-185.
- HANSKI, I. y KOSKELA, H. 1977. Niche relations among dung-inhabiting beetles. *Oecologia* (Berlín), 28: 203-231.
- HAMMER, O. 1941. Biological and ecological investigations of flies associated with pasturing cattle and their excrement. *Vidensk. Medd. Naturhist. Foren. Kovenhavn*, 105: 141-393.
- HEATWOLE, H. y LEVINS, R. 1972. Trophic structure stability and faunal change during recolonization. *Ecology*, 53: 531-534.
- HOLTER, P. 1982. Resource utilization and local coexistence in a guild of scarabaeid dung beetles (*Aphodius* spp.). *Oikos*, 39: 213-227.
- JASSBY, A. D. y GOLDMAN, C. R. 1974. A quantitative measure of succession rate and its application to the phytoplankton of lakes. *Amer. Natur.*, 108: 688-693.
- 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 (*Heliocopris dilloni*) (Coleoptera, Scarabaeidae). *J. Zool. Lond.*, 181: 243-263.
- 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 and succession in an beetle community inhabiting cow dung. *Ann. Zool. Fennici*, 14: 204-223.
- KUUSELA, S. y HANSKI, I. 1982. The structure of carrion fly communities: the size and the type of carrion. *Holar. Ecol.*, 5: 337-348.
- LANDIN, B. O. 1961. Ecological studies of dung beetles. *Opuscula Entomol. Suppl.*, 19: 1-228.
- LAURENCE, B. R. 1954. The larval inhabitants of cow pats. *J. Anim. Ecol.*, 23: 234-260.
- LEVINS, R. 1968. *Evolution in changing environments*. Princeton University Press, Princeton, 120 págs.
- 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.
- LOBO, J. M. 1992a. *Biogeografía y Ecología de los coleópteros coprófagos en los pastizales alpinos del Macizo Central de Gredos* (Coleoptera, Scarabaeoidea). Tesis Doctoral (inérita), Universidad Autónoma, Madrid, 456 págs.
- LOBO, J. M. 1992b. Coleópteros coprófilos, temperatura ambiental y pérdidas de peso en heces de vacuno. *Elytron*, 5 (en prensa).
- LUDWING, J. A. y REYNOLDS, J. F. 1988. *Statistical Ecology. A primer on methods an computing*. John Wiley & Sons (eds.), Nueva York, 337 págs.
- MARGALEF, R. 1977. *Ecología*. Editorial Omega, Barcelona, 951 págs.
- MOHR, C. O. 1943. Cattle droppings as ecological units. *Ecol. Monogr.*, 13: 275-309.
- 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.
- OKSANEN, L.; FRETWELL, S. D.; ARRUDA, J. y NIEMELA, P. 1981. Exploitation ecosystems in gradients of primary productivity. *Amer. Nat.*, 118(2): 240-261.
- OLEOCHOWICZ, 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.
- SANDERS, D. P. y DOBSON, R. C. 1966. The insect complex associated with bovine manure in Indiana. *Ann. Entomol. Soc. Amer.*, 59: 955-959.
- 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 W. H. Van Dobben y R. H. Lowe-McConnell, *Conceptos Unificadores en Ecología*, Editorial Blume, Barcelona, 66-78.
- SUMMERLIN, J. W.; BAY, D. E.; HARRIS, R. L.; RUSSELL, D. J. y STAFFORD, K. C. 1982. Predation by four species of *Histeridae* (Coleoptera) on horn fly (*Diptera: Muscidae*). *Ann. Entomol. Soc. Amer.*, 75: 675-677.
- SUMMERLIN, J. W.; BAY, D. E.; STAFFORD, K. C. y HUNTER, J. S. 1984. Laboratory observations on the cycle and habits of *Hister abbreviatus* (Coleoptera: Histeridae). *Ann. Entomol. Soc. Amer.*, 77: 543-547.
- THOME, J. P. y DESIÈRE, M. 1975. Evolution de la densité numérique des populations de Collembolles dans les excréments de Bovidés et d'Equidés. *Rev. Ecol. Biol. Sol*, 12(3): 627-641.
- VALIELA, I. 1974. Composition, food webs and population limitation in dung arthropod communities during invasion and succession. *Amer. Midl. Natur.*, 92: 370-385.
- WATERHOUSE, D. F. 1974. The biological control of dung. *Sci. Am.*, 230: 101-109.
- WINGO, C. W.; THOMAS, G. D.; CLARK, C. N. y MORGAN, C. E. 1974. Succession and abundance of insects in pasture manure: relationship to face fly survival. *Ann. Entomol. Soc. Amer.*, 67: 386-390.