

# Biogeografía de los *Scarabaeoidea* coprófagos (*Coleoptera*) del Macizo Central de Gredos (Sistema Central Ibérico)

Biogeography of the coprophage *Scarabaeoidea* (*Coleoptera*) of the Central Gredos Massif (Iberian Central System)

Jorge M. LOBO\*

## RESUMEN

Se ha estudiado la composición biogeográfica de la fauna de *Scarabaeoidea* coprófagos del Macizo Central de Gredos (Sistema Central Ibérico). El territorio se caracteriza por ser un enclave de combinación faunística, probablemente a causa de factores ecológicos (altitud, heterogeneidad ambiental) e históricos. La riqueza de especies del área es similar a la de otros territorios de Europa meridional e intermedia entre la riqueza de las comunidades de Europa del norte y las comunidades tropicales. Por último, se ha realizado una comparación cualitativa de la composición faunística de este área con respecto a la de otras localidades ibéricas.

**PALABRAS CLAVE :** *Scarabaeoidea*, biogeografía ibérica, comunidades coprófagas

## SUMMARY

The biogeographic composition of the coprophage *Scarabaeoidea* fauna of the Gredos Central Massif (Iberian Central System) is studied. This territory is inhabited by a systematic and biogeographic variety of species, probably due to historical and ecological factors. The richness of species in the area is similar to that of other southern european territories, but intermediate between the richness of northern european and tropical communities. Finally, the faunistic composition of this area is compared with that of other iberic sites.

**KEYWORDS :** Dung beetles, *Scarabaeoidea*, iberian biogeography

## RESUME

Nous avons étudié la composition biogéographique des *Scarabaeoidea* coprophages du Massif Central de Gredos (Système Central Ibérique). Le territoire est connu comme un endroit de grande richesse faunistique, probablement dû à une grande diversité des variables écologiques (altitude, hétérogénéité du milieu) et historiques. La diversité des espèces du secteur est comparable à celle d'autres territoires de l'Europe méridionale et elle est intermédiaire entre la diversité des communautés de l'Europe du Nord et les communautés tropicales. Finalement, nous avons fait une comparaison qualitative de la composition faunistique de cet endroit par rapport à celles d'autres localités ibériques.

**MOTS-CLES :** *Scarabaeoidea*, biogéographie ibérique, communautés coprophages

## ANTECEDENTES

Los *Scarabaeoidea* coprófagos son un grupo estudiado con frecuencia ultimamente, tanto desde el punto de vista ecológico como biogeográfico (HANSKI & CAMBEFORT, 1991). En la Península Ibérica, los estudios

\* Museo Nacional de Ciencias Naturales  
U.I.I. de Entomología. (C.S.I.C.)  
c/ José Gutiérrez Abascal, 2.  
28006. Madrid. ESPAÑA.  
Tfn : 91/411 13 28 ext. 1107

biogeográficos sobre estos coleópteros son fundamentalmente descriptivos y no hay intentos de comparación faunística entre diferentes localidades. Una de las regiones ibéricas de las que se posee más información faunística es el Sistema Central Ibérico (LOBO, 1982 ; BAZ, 1988, MARTIN PIERA *et al*, 1986 y 1992), pero los datos disponibles no abarcan los segmentos occidentales de esta cordillera (Sierras de Gredos, Gata y Serra da Estrelha). Este trabajo tiene por objeto conocer la composición biogeográfica y sistemática de las comunidades de *Scarabaeoidea* coprófagos que habitan los pastizales de altura del Macizo Central de Gredos, realizando una comparación faunística con otros inventarios de diferentes localidades ibéricas.

## METODOLOGIA

Los datos provienen de capturas realizadas en pastizales situados a partir de 1.500 metros de altura del Macizo Central de Gredos, la porción más abrupta y elevada de todo el Sistema Central Ibérico. 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 & CARANDELL, 1916) y con los pastizales y canchales meridionales inmediatos al Puerto de Candeleda. Tiene aproximadamente una superficie de 100 km<sup>2</sup> y está situada en los términos municipales de Candeleda y San Juan de Gredos (Avila). Las características botánicas y edafológicas de este territorio, son las propias de los pisos supramediterráneo superior y oromediterráneo ubicados en la denominada subprovincia Carpetana, subsector Gredense (RIVAS MARTINEZ *et al*, 1987).

El inventario faunístico sobre el que se analizan los resultados, proviene principalmente de la realización de dos muestreos regulares : una investigación sobre la microsucesión en heces de vacuno (LOBO, 1993) y un estudio sobre la distribución espacio-temporal de las comunidades de *Scarabaeoidea* coprófagos (LOBO, 1992). Además, se incluyen en él algunas capturas manuales realizadas de forma dispersa.

El estudio microsucesional consistió en dos muestreos, uno realizado 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 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 muestreos se situaron, en disposición regular, 30 excrementos de 1.000  $\pm$  30 gramos separados cada 10 metros. 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.

El estudio sobre distribución espacio-temporal se realizó mediante la disposición de excrementos de vacuno contruidos artificialmente (1.500 gramos). Consistió en seis muestreos diferentes realizados 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. 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. Las zonas de muestreo se sitúan en un transecto Norte-Sur desde la población de Hoyos del Espino hasta Candeleda : 1.500 y 1.740 m. en la vertiente norte (U.T.M. 30TUK123640 y U.T.M. 30TUK102611), 1.500 y 1.720 m. en la vertiente sur (U.T.M. 30TUK096553 y U.T.M. 30TUK096563) y 2.000 m. en el mismo Puerto de Candeleda (U.T.M. 30TUK093578).

## RESULTADOS

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. La tabla 1 enumera dichas especies, siguiendo los criterios taxonómicos de ZUNINO (1984) para los *Geotrupidae*, DELLACASA (1983) para los *Aphodiidae* ; y HALFFTER & EDMONDS (1982), MARTIN PIERA (1984) ó VEIGA & MARTIN PIERA (1988) para los *Scarabaeidae*.

Siguiendo el catálogo de VEIGA & MARTIN PIERA (*op. cit.*) 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 *Aphodiinae*), entonces el número de especies presentes en la Península Ibérica se reduce a 191. De esta manera, éste conjunto de muestreos ha permitido capturar el 31.9% del total de las especies coprófagas ibéricas de esta superfamilia.

Tabla 1

Inventario de las especies capturadas en el Macizo Central de Gredos según los criterios taxonómicos de Veiga & Martín Píera (1988). Se señalan con un asterísco las especies capturadas a partir de 1.700 metros de altitud y con dos asteriscos las recolectadas a partir de 1.900 metros. Distribución geográfica de acuerdo con LA GRECA (1964) : AM=amplia distribución, EU=Eurosiberianas, ET=Euroturánicas, ME=Mediterráneas, EN=Endémicas.

List of captured species, classified according to Veiga & Martín Píera (1988). Species captured at altitudes greater than 1.700 metres are marked with one asterisc, while those captured above 1.900 metres are marked with two. Geographical distribution based on LA GRAECA (1964) : AM=wide distribution, EU=Eurosiberian, ET=Euroturanian, ME=Mediterranean, EN=Endemic.

Familia GEOTRUPIDAE		ET **	O. (Palaeonthophagus) vacca (Linnaeus, 1767)
Subfamilia GEOTRUPINAE		ET *	O. (Paleonthophagus) verticicornis (Laicharting, 1781).
tribu CHROMOGEOTRUPINI		ME	O. (Parentius) punctatus (Illiger, 1803).
EU	Typhaeus typhoeus (Linnaeus, 1758)	ME **	O. (Trichonthophagus) maki (Illiger, 1803).
tribu GEOTRUPINI		Familia APHODIIDAE	
EU	Anoplotrupes stercorosus (Scriba, 1796)	Subfamilia APHODIINAE	
EN **	Geotrupes ibericus Baraud, 1958.	Tribu APHODIINI	
EU **	Geotrupes mutator Marsham, 1802.	Género Aphodius	
AM **	Geotrupes stercorarius (Linnaeus, 1758)	EN **	A. (Agolius) bonvouloiri Harold, 1860.
ME **	Sericotrupes niger (Marsham, 1802).	ET **	A. (Agrilinus) constans Duftschmidt, 1805.
EU **	Trypocopris pyrenaeus (Charpentier, 1825)	EU **	A. (Agrilinus) scybalarius (Fabricius, 1781).
EN **	Thorectes escorialensis Jekel, 1865.	ME *	A. (Ammonoecius) elevatus (Olivier, 1789).
Familia SCARABAEIDAE		EN **	A. (Ammonoecius) frigidus Brisout, 1886.
Subfamilia SCARABAEINAE		EN **	A. (Anomius) annamariae Baraud, 1982.
tribu GYMNOLEURINI		ME **	A. (Aphodius) conjugatus (Panzer, 1795).
ET **	Gymnoleurus flagellatus (Fabricius, 1787).	AM **	A. (Aphodius) fimetarius (Linnaeus, 1758).
tribu SCARABAEINI		ME **	A. (Aphodius) foetidus (Herbst, 1783).
ME *	Scarabaeus (Ateuchetus) laticollis Linnaeus, 1767.	ME **	A. (Bodilus) ictericus (Laicharting, 1781)
ME	Scarabaeus (Ateuchetus) puncticollis (Latreille, 1819)	AM **	A. (Calamosternus) granarius (Linnaeus, 1767).
tribu COPRINI		ME **	A. (Calamosternus) unicolor (Olivier, 1789).
ET *	Copris lunaris (Linnaeus, 1758).	AM **	A. (Chilothorax) distinctus (Müller, 1776).
tribu ONITICELLINI		ME *	A. (Chilothorax) lineolatus Illiger, 1803.
ET **	Euoniticellus fulvus (Goeze, 1777).	ET *	A. (Colobopterus) erraticus (Linnaeus, 1758).
ME	Euoniticellus pallipes (Fabricius, 1781).	ME **	A. (Copriformus) scrutator (Herbst, 1789).
tribu ONITINI		AM *	A. (Esymus) merdarius (Fabricius, 1775).
ME *	Bubas bubalus (Olivier, 1811).	EU **	A. (Euorodalus) coenosus (Panzer, 1798).
ME *	Chironitis hungaricus (Herbst, 1798).	ME	A. (Euorodalus) tersus Erichson, 1848.
tribu ONTHOPHAGINI		EU **	A. (Liothorax) niger (Panzer, 1797).
ET **	Caccobius schreberi (Linnaeus, 1767).	ME	A. (Mecynodes) striatulus Waltl, 1835.
ET **	Euonthophagus amyntas (Olivier, 1789).	EU *	A. (Melinopterus) consputus Creutzer, 1799.
ET *	Onthophagus (Furonthophagus) furcatus (Fabricius, 1781).	EU **	A. (Melinopterus) sphaelatus (Panzer, 1798).
ET **	O. (Onthophagus) taurus (Schreber, 1759).	EN **	A. (Neagolius) heydeni Harold, 1871.
ET **	O. (Palaeonthophagus) fracticornis (Preyssler, 1790).	EU **	A. (Nimbus) affinis Panzer, 1823.
EU **	O. (Palaeonthophagus) similis (Scriba, 1790).	EU **	A. (Nimbus) contaminatus Herbst, 1873.
ME **	O. (Palaeonthophagus) grossepunctatus Reitter, 1905.	AM **	A. (Otophorus) haemorrhoidalis (Linnaeus, 1758).
EU **	O. (Palaeonthophagus) joannae Goljan, 1953.	EU **	A. (Sigorus) porcus (Fabricius, 1792).
ET **	O. (Palaeonthophagus) lemuri (Fabricius, 1781).	AM **	A. (Teuchestes) fossor (Linnaeus, 1758).
EN **	O. (Palaeonthophagus) stylocerus Graells, 1851.	ET **	A. (Trichonotulus) scrofa (Fabricius, 1787).
		Género Heptaulacus	
		EU	Heptaulacus testudinarius (Fabricius, 1775).

Como se observa en la figura 1, 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 1). 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 *et al*, 1986).

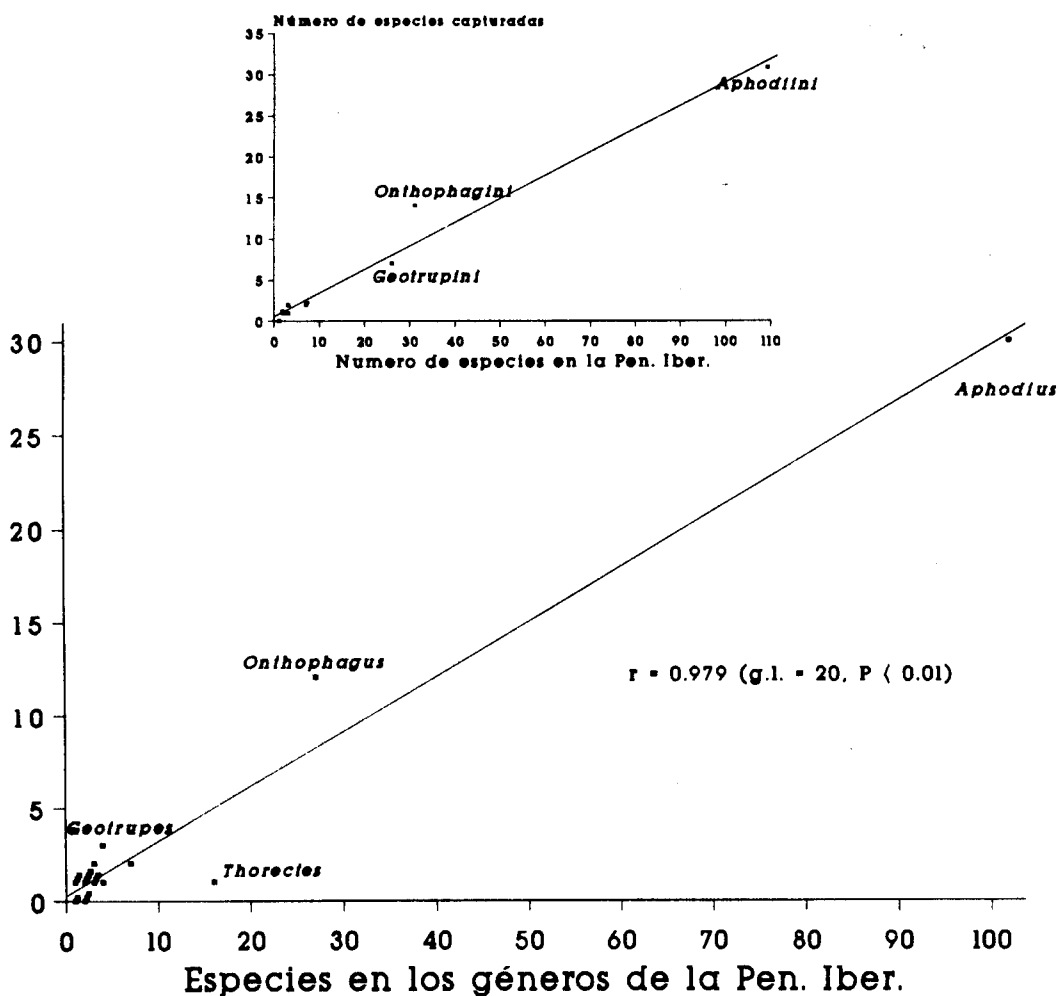


Figura 1.- Relación entre el número de especies capturadas en Gredos y el número de especies de cada tribu y cada género en la Península Ibérica.

Figure 1.- Relation between the number of species captured in Gredos and the number of species of each tribe and genera in the Iberian peninsula.

A fin de realizar un análisis biogeográfico, se han establecido cinco categorías biogeográficas inspiradas en los criterios de LA GRECA (1964) :

1.- Especies de distribución Amplia. 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 2, los elementos de Amplia distribución y Eurosiberianos constituyen el 34% del total, mientras que las especies con distribuciones Euroturánicas o Mediterráneas suponen el 54%. 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. 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

Tabla 2  
Número de especies capturadas según la altura que pertenecen a las cinco categorías biogeográficas establecidas siguiendo los criterios de LA GRECA (1964).

Elevational variation of the number of captured species according to the biogeographic categories based on LA GRECA (1964).

Altitud	AMPL	EURS	EURT	MEDI	END	Total
≥1.500	7	15	14	18	7	61
≥1.700	7	12	14	13	7	53
≥1.900	6	11	10	8	7	42

menor medida, las que poseen una distribución de tipo Euroturánico o Eurosiberiano.

Las tres familias contribuyen de manera diferente a cada una de las categorías biogeográficas (figura 2). Las especies que hemos denominado de distribución Amplia son todas *Aphodiidae* y su número apenas decae con la altura. Tampoco decae con la altura el número de 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, sobre todo las que pertenecen a la familia *Scarabaeidae*.

Resulta del todo imposible comparar las comunidades de *Scarabaeoidea* coprófagos de diferentes localidades peninsulares. Los distintos estudios tienen tamaños de muestreo desiguales y abarcan áreas de superficie 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 o FERNANDEZ-SIGLER, 1986), en ocasiones se utilizan trampas de caída (BAZ, 1988), y en otros casos los datos se presentan en forma de catálogo comentado (GALLANTE, 1979, 1981 y 1983 ó RUANO MARCO et al, 1988).

Cuando se sospecha que el tamaño del muestreo influye sobre las especies capturadas es posible utilizar el método conocido como rarefacción (HURLBERT, 1971), que estima el número de especies esperadas en una muestra de

*n* individuos dada. La figura 3 muestra las curvas de rarefacción de diferentes estudios europeos y nacionales y señala el número de unidades muestrales consideradas y las especies capturadas en diferentes estudios ibéricos, además de aportar la riqueza esperada en muestras de 500 y 1.000 individuos. Como se observa, la riqueza de Gredos está dentro de los límites normales. Los diferentes estudios ibéricos difieren considerablemente en sus tamaños muestrales, pero la riqueza de las comunidades peninsulares parece superior a las del centro y norte de Europa.

Aunque no sean comparables los diferentes estudios ibéricos, puede realizarse, no obstante, un análisis de afinidad entre sus inventarios utilizando únicamente datos cualitativos. La figura 4 muestra los resultados de comparar el listado de especies del Macizo Central de Gredos con el de otras regiones. 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; ver CANCELA DA FONSECA, 1966).

## DISCUSION

En una pequeña parte de un territorio heterogeneo como el Sistema Central, es posible encontrar muy bien representados la gran mayoría de los géneros presentes en la Península Ibérica. El muestreo de un área reducida de la Sierra de Gredos, ha permitido capturar la gran mayoría de las tribus o géneros ibéricos y el 32% de las especies peninsulares. Estas especies pertenecen a distintas categorías biogeográficas y a muy variadas líneas filogenéticas. Se pueden encontrar grupos monofiléticos de indudable antigüedad en el Paleártico occidental como *Thorectes*, *Typhoeus*, *Trypocopris*, *Bubas*, *Chironitis* u *Onthophagus* de los subgéneros *Parentius*, *Trichonthophagus* o *Palaeonthophagus* «grupo *ovatus*» (ver ZUNINO, 1984; MARTIN PIERA, 1983 y 1985; MARTIN PIERA & ZUNINO, 1983; LOBO, 1992). Pero también se pueden encontrar especies que pertenecen a géneros o subgéneros Paleártico-septentrionales, ausentes en el África paleártica y con muchas posibilidades de haber penetrado durante el Plio-Pleistoceno en la península (*Aphodius* de los subgéneros *Planolinus*, *Oromus*, *Agolius* o *Neagolius* y, tal vez, *Anoplotrupes* o *Trypocopris*; LOBO, 1992).

En Europa del norte los *Aphodiinae* constituyen prácticamente el único grupo sistemático presente en las comunidades de *Scarabaeoidea* coprófagos (HANSKI, 1980), mientras que en Europa meridional aparecen las tres familias. De esta manera, el conjunto del área

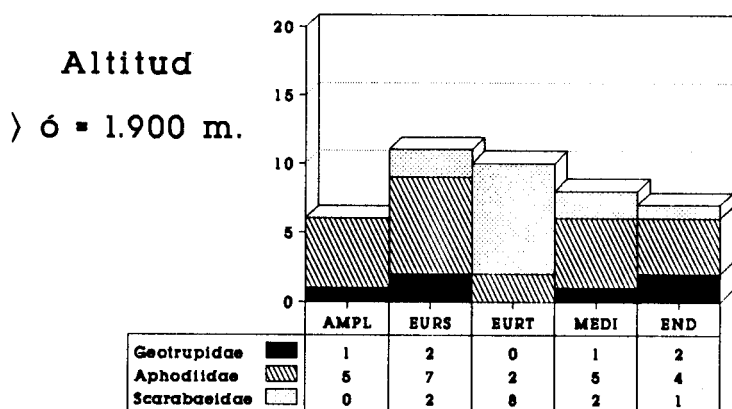
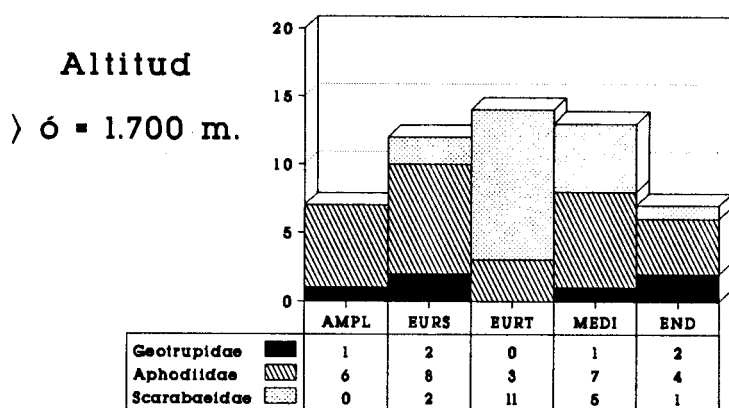
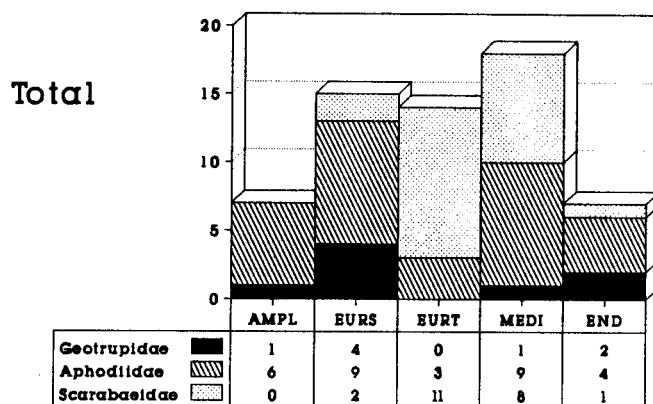


Figura 2.- Número de especies de las tres familias de *Scarabaeoidea* coprófagos que pertenecen a las cinco categorías biogeográficas establecidas según la altura (AMPL=amplia distribución, EURS=Eurosiberianas, EURT=Euroturánicas, MEDI= Mediterráneas, ENDE=Endémicas).

Figure 2.- Variation with altitude of number of coprophagous *Scarabaeoidea* species in the five biogeographic categories (AMPL=wide distribution, EURS=eurosiberian, EURT=Euroturanian, MEDI= Mediterranean, ENDE=Endemic).

en cuestión constituye un enclave de combinación faunística, incluido dentro de un territorio mayor de similares características: la denominada Zona de Transición Euromediterránea (ZUNINO, 1985). Evidentemente, ésta peculiaridad viene propiciada por la heterogeneidad ambiental existente, consecuencia de la diferente exposición y altitud del territorio. 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. Sin embargo, probablemente también han influido los factores históricos. Los cambios climáticos del Cuaternario afectaron profundamente la composición florística de la Sierra de Gredos (RUIZ ZAPATA & ACASO DELTELL, 1984 y 1988; TURNER & HANNON, 1988) y, al menos para uno de los endemismos de altura actuales (*A. bonvouloiri* HAROLD, 1860), el Sistema Central ha significado un área de refugio, ya que se encuentra en yacimientos fósiles pleistocénicos de Gran Bretaña (COOPE & ANGUS, 1975).

La riqueza disminuye aproximadamente un 30% en 500 metros de desnivel, a costa sobre todo de aquellos elementos de distribución Euroturánico-Mediterránea que pertenecen a la familia *Scarabaeidae*. Si únicamente consideramos los datos de los pastizales por encima de 1.900 metros, disminuyendo por tanto la heterogeneidad ambiental, la fauna de *Scarabaeoidea* coprófagos que los habita sigue perteneciendo a categorías biogeográficas variadas y, por tanto, el carácter de combinación faunística del territorio parece mantenerse con la altura.

Las especies de *Geotrupinae* capturadas en este estudio poseen distribuciones eminentemente Eurosiberianas y Endémicas. En cambio, los *Scarabaeidae* manifiestan distribuciones Euroturánico-Mediterráneas y los *Aphodiinae* se reparten entre todos los tipos de distribución. De este modo, las categorías biogeográficas que podríamos considerar de «clima frío» (Amplia y Eurosiberiana) incluyen predominantemente especies de *Aphodiinae* y *Geotrupinae* (alrededor

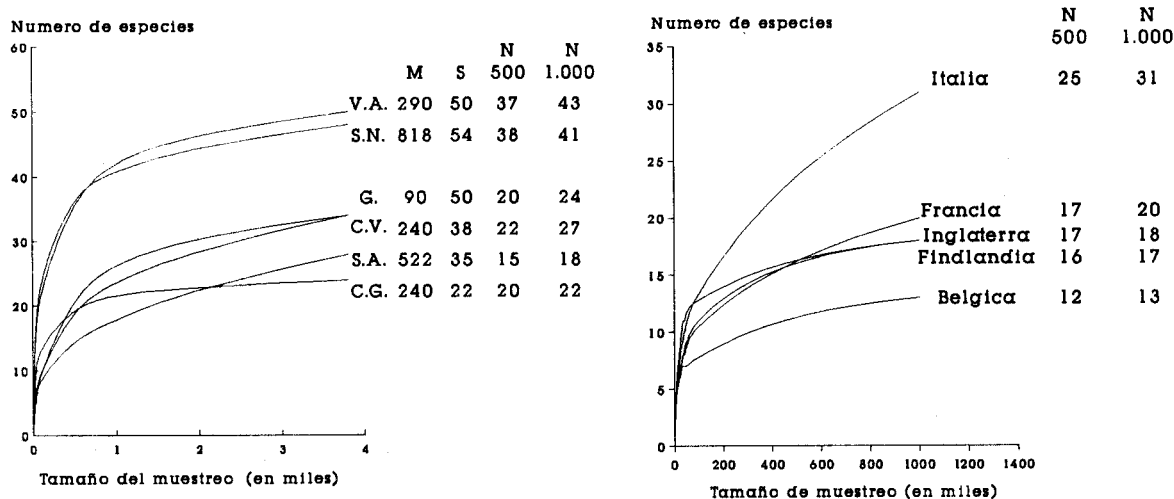


Figura 3.- Curvas de rarefacción (Hurlbert, 1971), número de unidades muestrales consideradas (M) y especies capturadas (S) en diferentes estudios. También se indica la riqueza estimada para muestras de 500 y 1.000 individuos. V.A.=Valle del Alberche (Lobo, 1982), S.N.=Sierra Nevada (Avila, 1984), C.V.=Colmenar Viejo (Veiga, 1982), S.A.=Sierra de Alfacar (Fernandez-Sigler, 1986), C.G.=Cabo de Gata (Rozas & Avila, 1990), G=Gredos (presente estudio). Los datos europeos proceden de Hanski & Koskela, 1977; Hanski, 1980; De Bast, 1980; Carpaneto & Piattella, 1985 y Lumaret & Kirk, 1987.

Figure 3.- Rarefaction curves for different local dung beetle assemblages (Hurlbert, 1971), sample size (M) and captured species (S). The expected number of species in samples of 500 and 1.000 individuals are also indicated. V.A.=Alberche Valley (Lobo, 1982), S.N.=Sierra Nevada (Avila, 1984), C.V.=Colmenar Viejo (Veiga, 1982), S.A.=Sierra de Alfacar (Fernandez-Sigler, 1986), C.G.=Cabo de Gata (Rozas & Avila, 1990), G=Gredos (the present study). The european references are from: Hanski & Koskela, 1977; Hanski, 1980; De Bast, 1980; Carpaneto & Piattella, 1985 and Lumaret & Kirk, 1987.

del 90%). Otro tanto ocurre con las especies endémicas. Como era de esperar, el número de especies de éstas 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 buena parte de su área de distribución. Sin embargo, las categorías biogeográficas de «clima cálido» (Euroturánica y Mediterránea) incluyen alrededor de un 60% de especies de *Scarabaeidae* y disminuyen su riqueza casi a la mitad con la altura. En otras palabras, el carácter de combinación faunística de Gredos, se debe en parte a que existe un relevo faunístico altitudinal que se corresponde biogeográfica y taxonómicamente. En este sentido, lo más verosímil es que algunos condicionantes ecofisiológicos (adaptaciones hacia determinados rangos climáticos) sean la causa de la distribución espacial de las especies, ya sea ésta geográfica o altitudinal.

Como hemos visto, las diferencias en el número de especies capturadas en distintos estudios europeos son importantes. Esas disimilitudes pueden deberse a la heterogeneidad de habitats muestreados, al tamaño del muestreo o a cualquier otra circunstancia. La riqueza 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 norteuropa (ver HANSKI, 1989 ó HANSKI & CAMBEFORT, 1991) y las comunidades ibéricas tendrían 2/3 de las especies establecidas en esas comunidades tropicales.

En lo que respecta a los datos ibéricos, existe disparidad en las curvas de rarefacción. 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 o a diferencias en la metodología. 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 & PIANKA, 1977; BUSACK & JAKSIC, 1982; MARTIN & GURREA, 1990). En todo caso, el número de especies capturado en el presente estudio, parece estar dentro de los rangos que ofrecen los estudios de Europa meridional.

La fauna del Macizo de Gredos guarda una gran similitud (más del 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 Alfácar). 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 metros de altitud (Colmenar Viejo), se asemeje menos a la fauna de Gredos que la fauna de otras zonas de montaña más alejadas, posiblemente debido a que la variación ambiental provocada por el gradiente altitudinal, modifica fuertemente la composición de las comunidades coprófagas. Por último, los inventarios de aquellas localidades típicamente mediterráneo-orientales son los que menos se asemejan a la fauna de Gredos.

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 supramediterráneo 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 termomediterráneo.

## CONCLUSIONES

- 1.- Tomando en consideración los *Scarabaeoidea* coprófagos, el Macizo Central



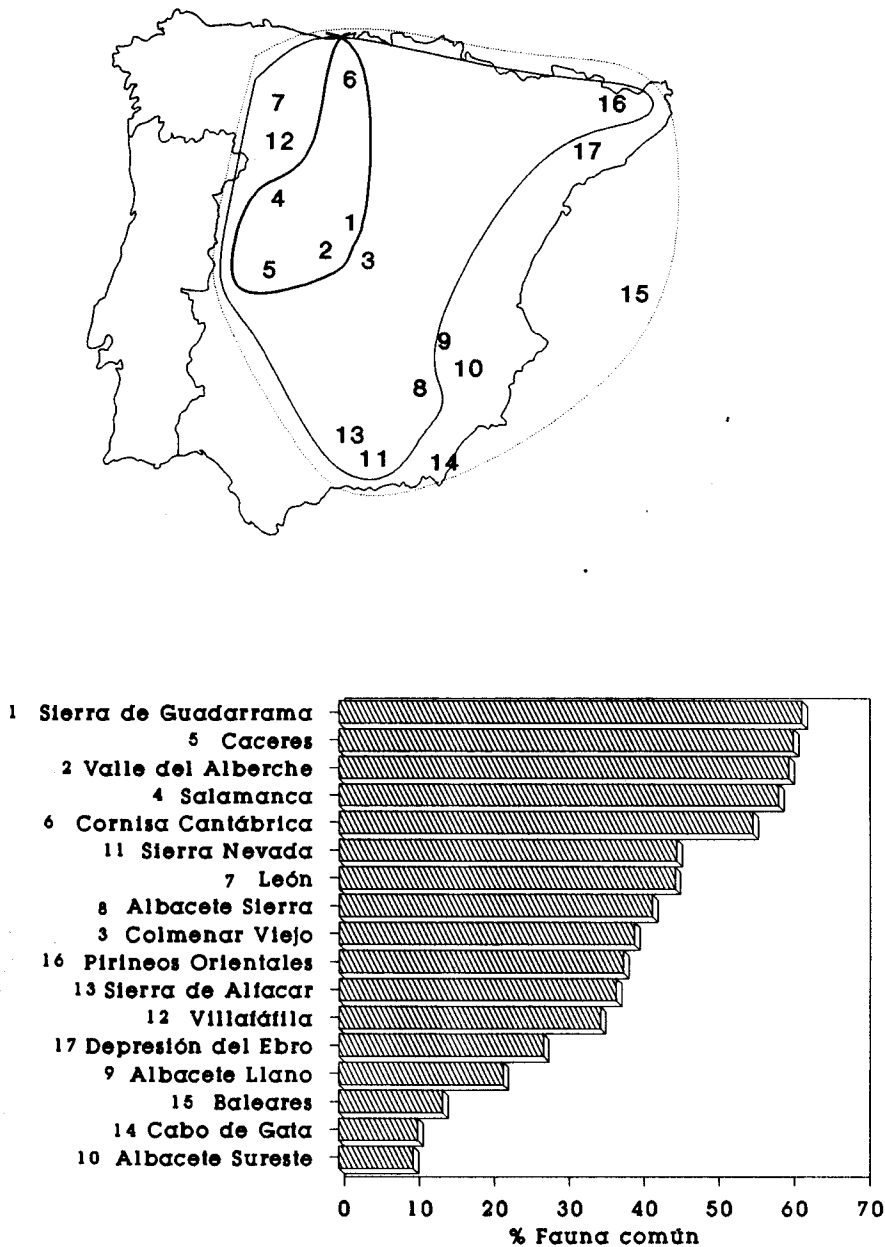


Figura 4.- Similitud faunística de diversas regiones ibéricas con respecto a la fauna del Macizo Central de Gredos utilizando el índice de Jaccard. En el mapa se han trazado líneas de diferente grosor según la afinidad con la fauna de *Scarabaeoidea* de Gredos. La similitud con León y Villafáfila (números 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*. Datos tomados de Avila, 1984 ; Baz, 1988 ; Delgado & Salgado, 1982 ; Fernandez-Sigler, 1986 ; Galante, 1979, 1981 y 1983 ; Galante & Rodríguez-Menéndez, 1989 ; Galante *et al.*, 1989 ; Lobo, 1982 ; Martín Piera & Lobo, 1992 ; Martín Piera *et al.*, 1986 y 1992 ; Mesa, 1985 ; Rozas & Avila, 1990 ; Ruano Marco *et al.*, 1988 ; Salgado, 1983 ; Salgado & Delgado, 1979 y 1982 ; Salgado & Galante, 1987 ; Veiga, 1982.

Figure 4.- Fauna from various iberic regions compared with the fauna of the Central Massif of Gredos using the (Jaccard index). Line widths traced on the map reflects the degree of similarity between local and the *Scarabaeoidea* fauna of Gredos. The similarity for León and Villafáfila (numbers 7 and 12) was arrived at using the *Scarabaeidae* and *Aphodiinae* species ; that of the Ebro depression and the Pyrenees, *Onthophagus* and *Aphodius* ; while that of Cantabric cornice and Cáceres (numbers 5 and 6), only with *Scarabaeidae*. Data taken from : Avila, 1984 ; Baz, 1988 ; Delgado & Salgado, 1982 ; Fernandez-Sigler, 1986 ; Galante, 1979, 1981 y 1983 ; Galante & Rodríguez-Menéndez, 1989 ; Galante *et al.*, 1989 ; Lobo, 1982 ; Martín Piera & Lobo, 1992 ; Martín Piera *et al.*, 1986 y 1992 ; Mesa, 1985 ; Rozas & Avila, 1990 ; Ruano Marco *et al.*, 1988 ; Salgado, 1983 ; Salgado & Delgado, 1979 y 1982 ; Salgado & Galante, 1987 ; Veiga, 1982.

de Gredos constituye un área de combinación faunística, en la que aparecen especies de líneas filogenéticas dispares y con distribuciones biogeográficas muy variadas. Se postula que, tanto los factores ecológicos (heterogeneidad ambiental del territorio) como los factores históricos, son responsables de esa característica del área.

2.- El incremento en altura modifica la composición biogeográfica de los elementos que habitan el Macizo Central de Gredos, pero no elimina el carácter de combinación faunística del territorio. En realidad, el gradiente altitudinal es también responsable de que puedan cohabitar en el área especies con distintas distribuciones geográficas y diferentes requerimientos climáticos.

3.- La riqueza de las comunidades de *Scarabaeoidea* coprófagos de Gredos, está dentro de los límites de otros estudios ibéricos y de Europa meridional, y resulta intermedia entre la riqueza de las comunidades tropicales y la de las comunidades de Europa septentrional.

4.- Cualitativamente, la fauna de *Scarabaeoidea* coprófagos del Macizo Central de Gredos, se asemeja mucho a la de aquellos territorios limítrofes que comparten el Sistema Central. 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 típicamente mediterráneas poseen una fauna muy disimilar.

## BIBLIOGRAFIA

- AVILA, J.M. 1984. *Estudio de los Escarabeidos coprófagos de las heces de équido y bóvido en Sierra Nevada* (Coleoptera, Scarabaeoidea). Tesis Doctoral (inérita). Universidad de Granada, 670 pp.
- 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.
- BAZ, A. 1988. Selección de macrohábitat por algunas especies y análisis de una comunidad de Escarabeidos coprófagos (Coleoptera) del Macizo de Ayllón (Sistema Central, España). *Annl. Soc. ent. Fr.* (N.S.), 24 (2) : 203-210.
- BUSACK, S.D. & JAKSIC, F.M. 1982. Ecological and historical correlates of Iberian herpetofaunal diversity : an analysis at regional and local levels. *J. Biogeogr.*, 9 : 289-302.
- COOPE, G.R. & ANGUS, R.B. 1975. An ecological study of a temperate interlude in the middle of last glaciation based on fossil *Coleoptera* from Islewort, Middlesex. *J. Anim. Ecol.*, 44 (2) : 365-392.
- CANCELA DA FONSECA, J. 1966. L'outil statistique en biologie du sol. III. Indices d'intérêt écologique. *Rev. Écol. Biol. Sol.*, 3 : 381-407.
- CARPANETO, G.M. & E. PIATTELLA, 1985. Studio ecologico su una comunità di coleotteri Scarabeoidei coprofagi nei Monti Cimini. *Boll. Ass. Rom. Entomol.*, 40 : 31-58.
- DE BAST, A. 1980. *Ecologie des Scarabaeoidea et autres coprophages des bouses de vaches*. Travail de fin d'études. Faculté des Sciences Agronomiques de l'Etat à Gembloux, Belgique. (inérite). 378 pp.
- DELGADO, A. & 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 pp.
- FERNANDEZ SIGLER, A. 1986. *Estudio de las comunidades coprófagas de prados pastoreados de la Sierra de Alfacar (Granada)* (Coleoptera, Scarabaeoidea). Mem. de Licenciatura (inérita). Dep. de Biol. Anim., Ecol. y Gen., Universidad de Granada. 185 pp.
- 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. & 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., RODRIGUEZ-ROMO, J. & GARCIA-ROMAN, M. 1989. Distribución y actividad anual de los *Onthophagini* (Col., *Scarabaeidae*) en la provincia de Cáceres. *Bol. Asoc. esp. Entomol.*, 12 : 333-352.
- HALFFTER, G. & W.D. EDMONDS, 1982. *The nesting behaviour of dung beetles (Scarabaeinae) : an ecological and evolutive approach*. Instituto de Ecología, México. 177 pp.
- HANSKI, I. 1980. The community of coprophagous beetles (*Coleoptera*, *Scarabaeidae* and *Hydrophilidae*) in northern Europe. *Ann. Entomol. Fenn.*, 46 : 57-74.
- HANSKI, I. 1989. Dung beetles. pp : 489-511. En *Tropical Rain Forest Ecosystem*. H. Lieth & M.J.A. Werger (eds.) Amsterdam.
- HANSKI, I. & KOSKELA, H. 1977. Niche relations among dung-inhabiting beetles. *Oecologia (Berlin)*, 28 : 203-231.
- HANSKI, I. & CAMBEFORT, Y. 1991. Species richness. pp : 350-365. En *Dung Beetle Ecology*. I. Hanski & Y. Cambefort (eds.), Princeton University Press, New Jersey.
- HURLBERT, S.H. 1971. The non-concept of species diversity : A critique and alternative parameters. *Ecology*, 52 : 577-586.
- LA GRECA, M. 1964. Le categorie corologiche degli elementi faunistici italiani. *Att. Acad. naz. Ital. Entomol.* 11 : 231-253.
- LOBO, J.M. 1982. *Los Scarabaeoidea (Col.) coprófagos del Alto Valle del Alberche*. Mem. de Licenciatura (inérita). Dep. Zoología, Universidad Autónoma, Madrid. 208 pp.
- LOBO, J.M. 1992. *Biogeografía y Ecología de los coleópteros coprófagos en los pastizales alpinos del Macizo Central de Gredos (Coleoptera : Scarabaeoidea)*. Tesis Doctoral (inérita) Universidad Autónoma de Madrid, 462 pp.
- LOBO, J.M. 1993. Microsucesión de insectos en heces de vacuno : influencia de las condiciones ambientales y relación entre grupos tróficos. *Graellsia*, 47 (en prensa).
- LUMARET, J.P. & KIRK, A. 1987. Ecology of dung beetles in the french mediterranean region (*Coleoptera : Scarabaeinae*). *Acta Zool. Mex.*, 24 : 1-55.
- 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. 1985. 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. 1984. Los *Onthophagini* ibero-baleares (Col., *Scarabaeoidea*). II. Corología y autoecología. *Eos*, 60 : 101-173.
- MARTIN PIERA, F. & LOBO, J.M. 1992. Los *Scarabaeoidea Laparosticti (Coleoptera)* del archipiélago balear. *Nouv. Revue Ent. CN.S.*, 9 (1) : 15-28.
- MARTIN PIERA, F., VEIGA, C.M. & 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. & LOBO, J.M. 1992. Ecology and Biogeography of dung-beetle communities (*Coleoptera*, *Scarabaeoidea*) in an Iberian mountain range. *J. Biogeogr.* (en prensa).
- MARTIN PIERA, F. & ZUNINO, M. 1983. *Amphionthophagus*, nuovo sottogenere di *Onthophagus* Latr. (*Coleoptera*, *Scarabaeidae*). *Boll. Mus. Reg. Sci. Nat. Torino*, 1 : 59-76.
- MARTIN, J. & GURREA, P. 1990. The peninsular effect in iberian butterflies (*Lepidoptera : Papilionoidea* and *Hesperioidea*). *J. Biogeogr.*, 17 : 85-96.
- MESA PONGILUPPI, M. 1985. *Contribució al coneixement dels Escarabèids de Catalunya. Estudi especial dels gèneres Aphodius Illiger i Onthophagus Latreille*. Tesis Doctoral (inérita). Dep. Zoología, Fac. Biología. Universidad de Barcelona, 381 pp.
- OBERMAYER, H. & CARANDELL, J. 1916. Contribución al estudio del glaciario cuaternario en la Sierra de Gredos. *Publ. Junta Ampl. Estud. Inv. Cientif., Trab. Mus. Nac. Cienc. Nat. ser. geol.*, 14, 54 pp.

- RIVAS-MARTINEZ, S., FERNANDEZ GONZALEZ, F. & SANCHEZ-MATA, D. 1987. El Sistema Central. pp : 419-452. En *La vegetación de España*, Peinado Lorca, M. & Rivas-Martinez, S. (eds.). Servicio de publicaciones de la Universidad de Alcalá de Henares, Madrid.
- RODRIGUEZ-ROMO, J., GALANTE, E. & 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.
- ROZAS, L. & 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. & ANDUJAR TOMAS, A. 1988. *Los Scarabaeoidea de la provincia de Albacete* (Coleoptera). Inst. Est. Albacetenses, Dip. Albacete. Albacete, 201 pp.
- RUIZ ZAPATA, B. & 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. & ACASO DELTELL, E. 1988. La investigación palinológica en la Sierra de Gredos : metodología y resultados. *Act. Gredos. Bol. Univ.*, 7 : 45-54.
- 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. & DELGADO, A. 1979. Contribución al conocimiento de los *Aphodiini* leoneses. *Publ. Inst. Zool. «Dr. Augusto Nobre» Porto.*, 149 : 1-48.
- SALGADO, J.M. & 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. & GALANTE, E. 1987. Adiciones al catálogo de *Scarabaeoidea* de la provincia de León. *Bol. Asoc. esp. Entomol.*, 11 : 395-399.
- SCHALL, J.J. & PIANKA, E.R. 1977. Species densities of reptiles and amphibians on the Iberian peninsula. *Doñana, Acta Vertebrata*, 4 : 27-34.
- TURNER, C. & 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.
- VEIGA, C.M. 1982. *Los Scarabaeoidea* (Col.) coprófagos de Colmenar Viejo (Madrid). Memoria de Licenciatura (inédita). Universidad Complutense de Madrid. 195 pp.
- 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. & MARTIN PIERA, F. 1988. *Las familias, tribus y géneros de los Scarabaeoidea* (Col.) *ibero-baleares*. Cátedra de Entomología, Univ. Complutense. 88 pp.
- ZUNINO, M. 1984. Sistematica generica dei *Geotrupinae* (Coleoptera, *Scarabaeoidea* : *Geotrupidae*), filogenesi della sottofamiglia e considerazioni biogeografiche. *Boll. Mus. Sci. Nat. Torino*, 2 (1) : 9-162.
- ZUNINO, M. 1985. Gli *Scarabaeoidea* coprofagi dell'area Euromediterranea : relazioni filetiche e biogeografiche. *Atti. XIV Congr. naz. ital. Ent.* : 321-325.

## AGRADECIMIENTOS

Este trabajo fue posible realizarlo gracias a los proyectos I.530/82 de la CAICYT y PB87-0397 de la DGICYT.