

COMPOSICIÓN DE ESPECIES Y ESTACIONALIDAD DE UNA COMUNIDAD DE ESCARABAJOS DEL ESTIÉRCOL (COLEOPTERA: SCARABAEOIDEA) DE LA MESETA CENTRAL DE LA PENÍNSULA IBÉRICA

Francisco José Cabrero-Sañudo¹, Nuria Trotta-Moreu², Miguel Corra³ & Óscar Bravo⁴

¹ c/ Marqués de Lozoya 15, 9ºB. 28007, Madrid – fcabrero@gmail.com

² c/ Abedul 18. 28036, Madrid – nutrotta@gmail.com

³ c/ Camarena 2. 28047, Madrid – corradelosprados@yahoo.es

⁴ c/ Arauca 5, 4ºD. 28033 Madrid.

Resumen: Con el fin de mejorar el conocimiento sobre las comunidades de escarabajos coprófagos de la Península Ibérica, se llevó a cabo un muestreo anual en una región de la Meseta Central situada en los municipios de Quijorna y Brunete (Madrid, España). Se examinaron las variaciones de dos variables de biodiversidad (riqueza de especies y abundancia de individuos) a lo largo del año y para cada familia de escarabajos coprófagos, para confirmar la existencia de un reemplazo estacional en la comunidad de escarabajos coprófagos, de modo que durante primavera y verano los Scarabaeidae eran la familia dominante y durante otoño e invierno los Aphodiidae. Igualmente, se analizaron el inventario de especies y la composición biogeográfica de los elementos presentes en la región, comparándolos con los observados en otras comunidades próximas.

Palabras clave: Coleoptera, Scarabaeoidea, escarabajos del estiércol, reemplazo estacional, composición biogeográfica, comunidades de meseta, Península Ibérica.

Seasonality and species composition of a dung beetle assemblage (Coleoptera: Scarabaeoidea) from the Iberian Peninsula's central plateau

Abstract: In order to improve the knowledge of dung beetle assemblages in the Iberian Peninsula, annual sampling was carried out in a Central Plateau region situated in the municipalities of Quijorna and Brunete (Madrid, Spain). The variation of both species richness and abundance was examined throughout the year for dung beetle families, with the aim of confirming a seasonal turnover in the dung beetle assemblage, so that during spring and summer Scarabaeidae were the dominant family, whereas Aphodiidae replaced them during autumn and winter. Likewise, the species inventory and the biogeographical composition of the regional elements were analyzed and compared to those of other nearby assemblages.

Key words: Coleoptera, Scarabaeoidea, dung beetles, seasonal turnover, biogeographical composition, plateau assemblages, Iberian Peninsula.

Introducción

El presente trabajo es una contribución al conocimiento de las comunidades de Scarabaeoidea coprófagos de la Península Ibérica, concretamente a las localizadas en la Meseta Central. En la Península Ibérica, la región central es una de las áreas más recurrentemente muestreadas con respecto a los escarabajos del estiércol (Figura 1). La mayoría de los estudios realizados en esta región han estado dirigidos al análisis de las comunidades de escarabajos coprófagos situadas por encima de los 1.000 metros sobre el nivel del mar, como los realizados en El Ventorrillo, La Hiruela, Gredos o el Valle del Alberche (Martín-Piera *et al.*, 1986; Baz, 1988; Lobo, 1982, 1992). Sin embargo, otros estudios, como los realizados en Colmenar Viejo y Ontígola (Veiga, 1982; Lobo *et al.*, 2006), se han centrado en las comunidades de pre-montaña o de meseta (entre 600-1000 metros); éste último es el caso del presente estudio.

Durante un año de muestro se ha examinado la fauna de coleópteros coprófagos presente en una región de meseta, situada en los municipios de Quijorna y Brunete (Madrid), y su variación temporal. Uno de los aspectos observados más importantes ha sido la variación a lo largo del muestreo de las especies e individuos colectados y, en concreto, el reemplazo estacional entre las familias de escarabajos consideradas. Este reemplazo ya ha sido el objeto de estudio de otras investigaciones previas (por ejemplo, Lu-

mare & Kirk, 1991), pero hemos querido cuantificar detalladamente su significación para una comunidad del centro de la península.

Así pues, además de obtener un inventario de la fauna de escarabajos del estiércol de una zona de meseta próxima al Sistema Central que no ha sido muestreada metódicamente hasta la fecha, este estudio tiene los siguientes objetivos: a) analizar la estacionalidad de la comunidad de Scarabaeoidea coprófagos de esta región, para confirmar sin lugar a dudas la existencia de un posible reemplazo estacional observado entre las familias de escarabajos coprófagos; b) explorar su composición biogeográfica y compararla con las de otras comunidades próximas; y, c) examinar, basándonos en las especies observadas, la similitud faunística con otras comunidades próximas.

Material y Métodos

Descripción del área de muestreo

La región de muestreo comprende alrededor de 80 km². Está localizada en los municipios de Quijorna y Brunete, al sudoeste de la Comunidad de Madrid (fig. 1). Se encuentra entre 575 y 660 metros por encima del nivel del mar; la temperatura media anual es de 12.8°C, mientras que la temperatura mínima es de -6.7°C; la precipitación anual es entre

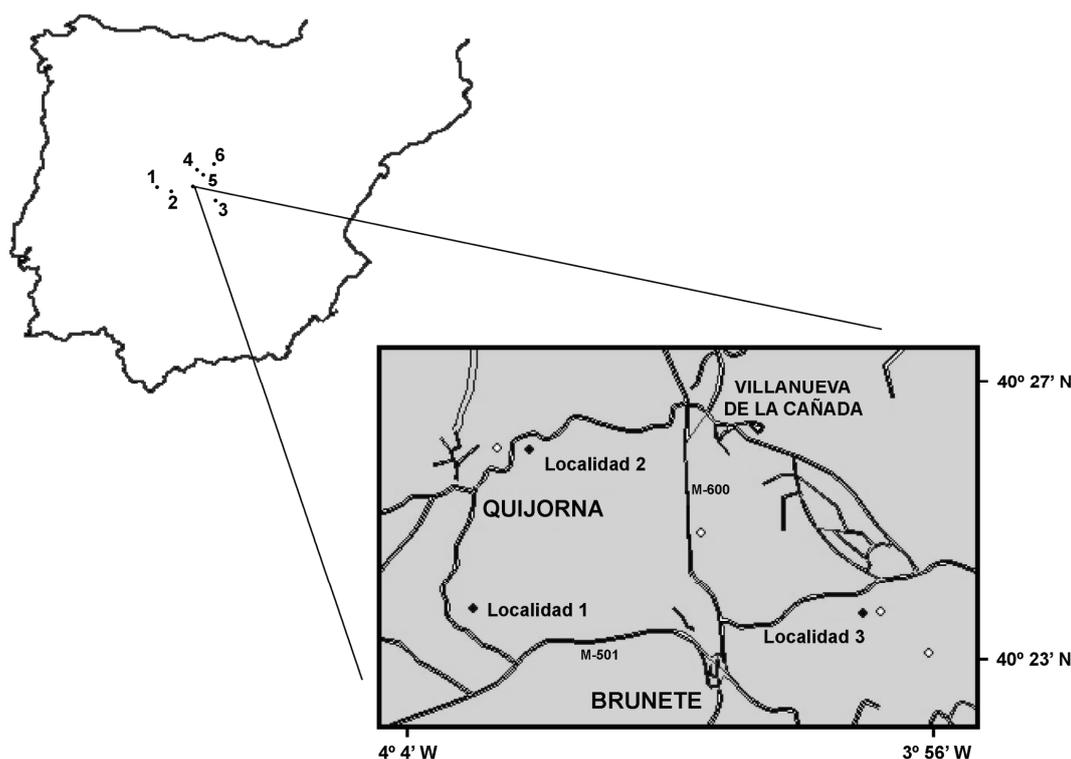


Fig. 1. Localización del área de muestreo, en los municipios de Quijorna y Brunete, Madrid, España. También se muestran los estudios adicionales realizados en el centro de la península: (1) Macizo Central de la Sierra de Gredos (Lobo, 1992); (2) Valle Alto del Alberche (Lobo, 1982); (3) Ontígola (Lobo *et al.*, 2006); (4) Macizo Central de la Sierra de Guadarrama – El Ventorrillo (Martín-Piera *et al.*, 1986); (5) Colmenar Viejo (Veiga, 1982); y, (6) La Hiruela (Baz, 1988). En el mapa regional, los símbolos negros representan localidades de muestreo y los blancos localidades donde se llevaron a cabo muestreos esporádicos (Hortal, 2004).

Fig. 1. Location of the sampling area location, in the Quijorna and Brunete municipalities, Madrid, Spain. Additional studies carried out in the Central Peninsula also are shown: (1) Central Massif of the Gredos Mountain Range (Lobo, 1992); (2) Alberche High Valley (Lobo, 1982); (3) Ontígola (Lobo *et al.*, 2006); (4) Central Massif of the Guadarrama Mountain Range – El Ventorrillo (Martín-Piera *et al.*, 1986); (5) Colmenar Viejo (Veiga, 1982); and, (6) La Hiruela (Baz, 1988). In the regional map, inset black markers represent sampling localities and white circles represent localities of sporadic samplings (Hortal, 2004).

430-450 mm, mientras que la precipitación estival es de 47-49 mm (datos extraídos para la región mediante el programa Idrisi Kilimanjaro [Eastman, 2003], a través de mapas climáticos GIS con una resolución de 1 km., proporcionados por el Instituto Nacional de Meteorología). Según Rivas-Martínez (1976), esta región se caracteriza por pertenecer a la serie silicícola mesomediterránea de la encina (*Quercus rotundifolia* L.).

Los muestreos se realizaron en tres localidades diferentes de esta región, procurando abarcar la mayor variación de hábitats posible (fig. 1). Así, la Localidad 1 se encuentra en el municipio de Quijorna (30T 4106 44738) y se trata de un área expuesta con poca vegetación y rodeada de zonas de cultivo de cereales. Próxima a esta localidad se encontraba una vía pecuaria y una escuela ecuestre. La litología de esta localidad se caracteriza por la presencia de arcosas finas, limos y arcillas. La Localidad 2 se sitúa también dentro del municipio de Quijorna (30T 4117 44770) y se caracteriza por presentar pastos sin aprovechamiento agrícola, junto con retamas (*Retama sphaerocarpa* L.) y encinas; el área es utilizada como coto de caza y paso de ovejas, y está próxima a zonas de cultivo de cereales. La presencia de estiércol en esta localidad depende principalmente de la presencia de conejos y de algún rebaño esporádico de ovejas. La litología

también consiste en arcosas finas, limos y arcillas. La Localidad 3 se localiza en el municipio de Brunete (30T 4188 44737), cerca de un arroyo. En esta localidad hay también un uso de suelo dirigido a cultivos, en este caso de huerta y frutales, y a la explotación maderera de chopos (*Populus alba* L.) y encinas. En esta área acostumbra a pastar un rebaño de ovejas permanente. La litología se caracteriza por arcillas, yesos y conglomerados. La variación de temperatura diaria y estacional en esta localidad era mucho menos acusada que en las otras dos localidades anteriores, como consecuencia de estar próxima a un curso de agua.

En la Figura 1 también se muestran cuatro localidades adicionales dentro de esta región, donde se llevaron a cabo muestreos esporádicos durante la primavera y el otoño del año 2001 (Hortal, 2004). Estos muestreos corresponden a zonas similares a las localidades 1 y 2.

Muestreos y análisis

Los muestreos fueron realizados sistemáticamente (una vez al mes, aproximadamente) a lo largo de un año, desde Febrero de 2002 a Enero de 2003, en las tres localidades previamente descritas. En cada localidad, se colocaron cinco trampas pitfall cebadas con excremento de vaca (Lobo *et al.*, 1988; Veiga *et al.*, 1989) durante 48 horas. Los indivi-

duos colectados fueron conservados en alcohol y posteriormente montados e identificados, utilizando las claves presentes en Baraud (1992), Martín-Piera & López-Colón (2000) y Veiga (1998). Para Aphodiinae, se utilizaron los criterios taxonómicos de la revisión de Dellacasa *et al.* (2001), mientras que para Geotrupidae y Scarabaeidae se siguieron los de Martín-Piera & López-Colón (2000). El material fue depositado posteriormente en el Museo Nacional de Ciencias Naturales-CSIC, la Cátedra de Entomología Agrícola (Escuela Técnica Superior de Ingenieros Agrónomos, Universidad Politécnica de Madrid) y las colecciones personales de los autores.

La fiabilidad de los inventarios de especies para cada localidad y para cada familia de escarabajos coprófagos (Aphodiidae, Geotrupidae y Scarabaeidae) se evaluó mediante el uso de estimadores no paramétricos de la riqueza de especies, los cuales emplean la abundancia de cada especie para extrapolar la riqueza total que habría en un esfuerzo máximo de muestreo. Los estimadores utilizados fueron Chao2 y ACE, que tienen en cuenta el número de especies raras y la abundancia de especies, respectivamente (Chao, 1987; Chazdon *et al.*, 1998; Colwell & Coddington, 1994), y se obtuvieron mediante el programa EstimateS (Colwell, 2005).

El muestreo fue complementado con citas de trampas pitfall que habían sido colocadas anteriormente por Hortal durante el año 2001, y con citas de una base de datos de Scarabaeoidea coprófagos para la Comunidad de Madrid (SCAMAD; Hortal, 2004).

Se graficó la riqueza de especies y la abundancia a lo largo del año. Se compararon los números medios de especies para cada familia por trampa y por localidad, y las abundancias por trampa, utilizando el programa Statistica (StatSoft, 2006), aplicando Bonferroni para corregir la significación al realizar múltiples comparaciones.

Para analizar la composición biogeográfica de la fauna de escarabajos coprófagos presente en la región, se consideraron cinco categorías biogeográficas presentes en Lobo (1992) y basadas en La Greca (1964): especies ampliamente distribuidas (incluyendo especies eurocentralasiáticas, euroasiáticas, paleárticas, holárticas y cosmopolitas), eurosiberianas (incluyendo especies europeas, eurosiberianas s. str. y boreoalpinas), euroturánicas, mediterráneas y endémicas. Se calcularon, así mismo, las proporciones de especies dentro de cada categoría y se contrastaron estas proporciones con las de otras comunidades próximas, mediante un test de Chi-cuadrado y aplicando una corrección de Bonferroni, de nuevo para corregir la significación al efectuar varios pares de comparaciones.

Los resultados se compararon con otros estudios de escarabajos coprófagos de la zona central de la Península Ibérica, en concreto los de Baz (1988), Lobo (1982, 1992), Lobo *et al.* (2006), Martín-Piera *et al.* (1986) y Veiga (1982), cuya fiabilidad ha sido ya previamente demostrada (Cabrero-Sañudo & Lobo, 2003, 2006). Se realizó un análisis de similitud faunística (*Sequential Agglomerative, Hierarchical, and Nested Clustering*; SAHN; Sneath & Sokal, 1973). La similitud se basó en el índice de Jaccard (Jaccard, 1908), que considera a las especies compartidas y omite las ausencias compartidas entre regiones (Crisci & López, 1983). Este índice se puede resumir como $J = a/(b+c-a)$, donde a es el número de especies compartidas entre las dos

regiones, y b y c corresponden a la riqueza de especies de cada región. El procedimiento de agrupamiento se basó en el método de Ward (Ward, 1963; Legendre & Legendre, 1998) y se realizó un análisis de corte óptimo (*best cut*), para diferenciar a los grupos significativos. Los análisis y los fenogramas de similitud se elaboraron mediante ClustanGraphics (Clustan Limited, 1999).

Resultados

Inventario de la región de Quijorna-Brunete

La Tabla I muestra el listado de especies colectadas en este estudio. En total, se colectaron 3.734 escarabajos coprófagos pertenecientes a Aphodiidae (13 especies, 1.019 individuos), Geotrupidae (2 especies, 41 individuos) y Scarabaeidae (17 especies, 2.674 individuos). Los estimadores no paramétricos ACE y Chao2 predijeron que para cada localidad muestreada se había colectado al menos el 82% de las especies estimadas totales, de manera que los inventarios locales podrían considerarse fiables. Por otra parte, los estimadores no paramétricos también predijeron que en la región de estudio existiría un total de 14-15, 2, y 20-22 especies para Aphodiidae, Geotrupidae y Scarabaeidae, respectivamente; estos resultados sugieren que el 87-93%, el 100% y el 77-85% de las especies de Aphodiidae, Geotrupidae y Scarabaeidae, respectivamente, habrían sido colectadas con el esfuerzo realizado.

En un estudio realizado por Hortal (2004), se colectaron citas adicionales de la misma región de muestreo durante la primavera y el otoño de 2001 (fig. 1; círculos blancos). Las siguientes especies encontradas fueron contribuciones adicionales al listado de especies presente en la Tabla I: para Aphodiidae, *Nobius bonnairei* (Reitter, 1892); y, para Scarabaeidae, *Onthophagus (Onthophagus) illyricus* (Scopoli, 1763), *O. (Palaeonthophagus) fracticornis* (Preyssler, 1790), *Onthophagus (Palaeonthophagus) joannae* Golean, 1953, *Onthophagus (Palaeonthophagus) ruficapillus* Brullé, 1832, y *Onthophagus (Parentius) punctatus* (Illiger, 1803). Si también se considera la base de datos SCAMAD (Hortal, 2004), habría cuatro especies adicionales para incluir en el listado de especies de la región de Quijorna-Brunete: para Aphodiidae, *Pleurophorus caesus*¹ (Creutzer, 1796); y, para Scarabaeidae, *Gymnopleurus mopsus* (Pallas, 1781), *Scarabaeus (Scarabaeus) pius* (Illiger, 1803), y *Scarabaeus (Scarabaeus) typhon* (Fischer de Waldheim, 1824). Si se incluyeran todas estas especies en el listado global, la fauna conocida de la región de Quijorna-Brunete sobrepasaría la riqueza estimada, con un total de 42 especies: 15 Aphodiidae, 2 Geotrupidae, y 25 Scarabaeidae.

Estacionalidad de la riqueza y de la abundancia

En la Figura 2 se representan la riqueza de especies (A) y la abundancia (B) a lo largo del muestreo anual. Los Scarabaeidae muestran dos máximos anuales en cuanto a riqueza, a finales de primavera y comienzos de otoño (considerando primavera desde Abril a Junio, verano desde Julio a Septiembre, otoño desde Octubre a Diciembre, e invierno desde Enero a Marzo). El primer pico es el más alto para todo el año si se compara con las otras dos familias. La riqueza de especies y la abundancia de Aphodiidae muestran dos

¹ Especie no estrictamente coprófaga (Aphodiidae: Psammodiinae).

Tabla I. Lista de especies e individuos colectados durante un año en la región de Quijorna-Brunete.
Table I. List of species and individuals collected over one year in the Quijorna-Brunete region.

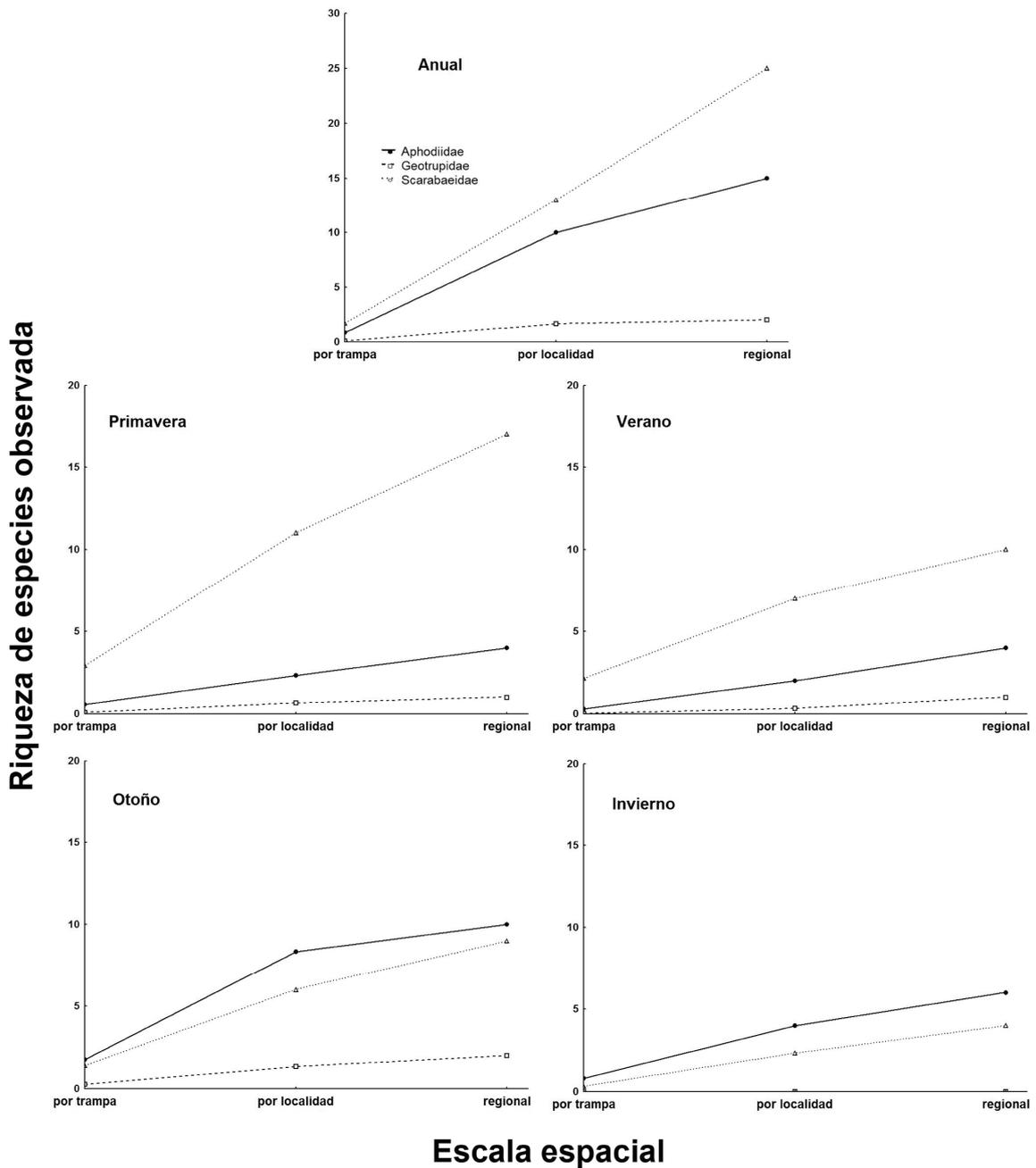
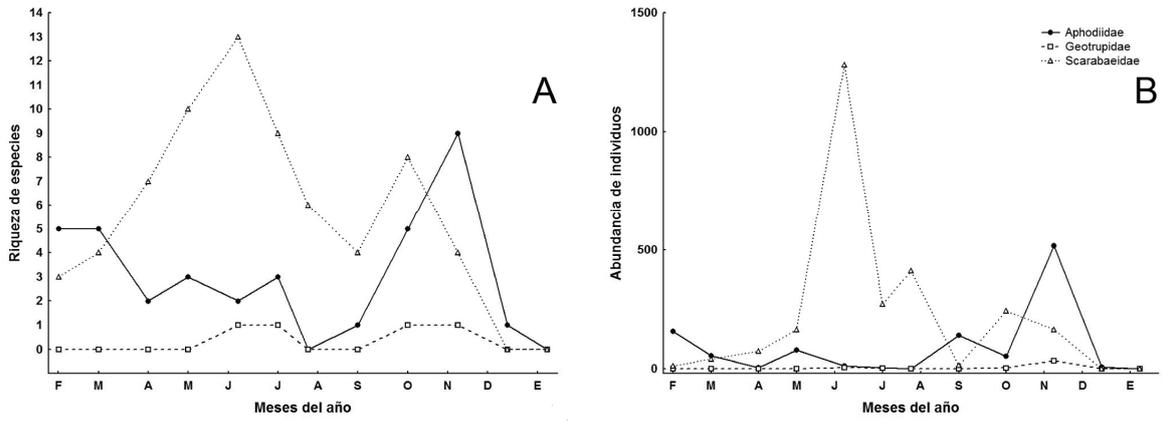
| | 2002 | | | | | | | | | | | 2003 |
|---|--------|---------|--------|-------|--------|-----------------|-----------|------------------|-------|---------|-----------|---------|
| | 1-3/II | 1-3/III | 5-7/IV | 3-5/V | 7-9/VI | 30/VI- 1/VII | 26-28/VII | 30/VIII- 1/IX | 4-6/X | 8-10/XI | 13-15/XII | 10-12/I |
| Aphodiidae | | | | | | | | | | | | |
| <i>Agrilinus constans</i> (Duftschmid, 1805) | 1 | 1 | - | - | - | - | - | - | - | 3 | - | - |
| <i>Anomius annamariae</i> (Baraud, 1982) | - | - | - | - | - | - | - | 139 | 8 | - | - | - |
| <i>Aphodius fimetarius</i> (Linnaeus, 1758) | - | 1 | - | 1 | - | - | - | - | 4 | 1 | - | - |
| <i>Aphodius foetidus</i> (Herbst, 1783) | 1 | - | 1 | 75 | 8 | - | - | - | 19 | 13 | - | - |
| <i>Bodilus ghardimaouensis</i> (Balthasar, 1929) | - | - | - | - | - | 1 | - | - | 1 | 4 | - | - |
| <i>Bodilus longispina</i> (Küster, 1854) | - | - | - | - | - | 1 | - | - | - | - | - | - |
| <i>Chilothorax distinctus</i> (Müller, 1776) | 128 | 3 | 3 | 3 | - | - | - | - | - | 413 | 6 | - |
| <i>Chilothorax lineolatus</i> (Illiger, 1803) | 2 | 1 | - | - | - | - | - | - | - | 3 | - | - |
| <i>Colobopterus erraticus</i> (Linnaeus, 1758) | - | - | - | - | 3 | - | - | - | - | - | - | - |
| <i>Melinopterus sphacelatus</i> (Panzer, 1798) | 24 | 47 | - | - | - | - | - | - | - | 38 | - | - |
| <i>Nimbus contaminatus</i> (Herbst, 1783) | - | - | - | - | - | - | - | - | 20 | 1 | - | - |
| <i>Nimbus proximus</i> Ádám, 1994 | - | - | - | - | - | - | - | - | - | 40 | - | - |
| <i>Otophorus haemorrhoidalis</i> (Linnaeus, 1758) | - | - | - | - | - | 1 | - | - | - | - | - | - |
| Geotrupidae | | | | | | | | | | | | |
| <i>Sericotrupes niger</i> (Marsham, 1802) | - | - | - | - | 4 | 2 | - | - | 3 | - | - | - |
| <i>Typhaeus typhoeus</i> (Linnaeus, 1758) | - | - | - | - | - | - | - | - | - | 32 | - | - |
| Scarabaeidae | | | | | | | | | | | | |
| <i>Bubas bison</i> (Linnaeus, 1767) | 1 | 2 | 1 | - | - | - | - | - | 7 | 23 | - | - |
| <i>Bubas bubalus</i> (Olivier, 1811) | - | 1 | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - |
| <i>Caccobius schreberi</i> (Linnaeus, 1767) | - | - | - | - | 1 | 5 | - | - | - | - | - | - |
| <i>Copris hispanus</i> (Linnaeus, 1764) | - | - | 59 | - | - | - | - | - | 4 | - | - | - |
| <i>Copris lunaris</i> (Linnaeus, 1758) | - | - | 1 | - | - | - | - | - | - | - | - | - |
| <i>Euoniticellus fulvus</i> (Goeze, 1777) | - | - | - | 1 | 14 | 21 | - | 1 | - | - | - | - |
| <i>Gymnopleurus flagellatus</i> (Fabricius, 1787) | - | - | - | - | 1 | 1 | 1 | - | - | - | - | - |
| <i>Gymnopleurus sturmi</i> McLeay, 1821 | - | - | - | 12 | 10 | 1 | 1 | - | - | - | - | - |
| <i>Onitis belial</i> Fabricius, 1798 | - | - | - | 2 | 1 | - | - | - | - | - | - | - |
| <i>Onthophagus (Furconthophagus) furcatus</i> (Fabricius, 1781) | - | - | - | 47 | 173 | 163 | 375 | 4 | 5 | - | - | - |
| <i>Onthophagus (Onthophagus) taurus</i> (Schreber, 1759) | - | - | - | 9 | 23 | 5 | 17 | - | 1 | - | - | - |
| <i>Onthophagus (Palaeonthophagus) grossepunctatus</i> Reitter, 1905 | - | - | - | 8 | 3 | 4 | 2 | 6 | 3 | - | - | - |
| <i>Onthophagus (Palaeonthophagus) latigena</i> d'Orbigny, 1898 | 6 | 2 | 1 | 16 | 5 | - | - | - | 3 | 4 | - | - |
| <i>Onthophagus (Palaeonthophagus) opacicollis</i> Reitter, 1893 | 4 | 34 | 9 | 42 | 1036 | 52 | 16 | 3 | 211 | 135 | - | - |
| <i>Onthophagus (Palaeonthophagus) similis</i> (Scriba, 1790) | - | - | 2 | 2 | 3 | - | - | - | - | - | - | - |
| <i>Onthophagus (Palaeonthophagus) vacca</i> (Linnaeus, 1767) | - | - | 1 | 25 | 11 | 20 | - | - | 9 | 1 | - | - |
| <i>Scarabaeus (Scarabaeus) sacer</i> Linnaeus, 1758 | - | - | - | - | 1 | - | - | - | - | - | - | - |

máximos a lo largo del año, en el otoño y en el invierno, siendo el primero el más acentuado. La riqueza de especies y la abundancia de Geotrupidae son relativamente constantes a lo largo del año y sólo hay dos ligeros aumentos al final de primavera-principio de verano y en otoño, coincidiendo con la aparición de una especie en cada período.

La riqueza media de especies por trampa durante el año de muestreo fue de $2,7 \pm 2,3$ d.e. especies. La riqueza de especies en primavera ($3,6 \pm 2,1$ d.e.) fue superior a la del otoño ($3,4 \pm 3,0$ d.e.), seguidas por la del verano ($2,4 \pm 1,7$ d.e.) y la del invierno ($1,1 \pm 1,4$ d.e.); todos los valores difieren significativamente, excepto los de primavera y otoño, y los de otoño y verano). La riqueza media de especies por trampa y por familia a lo largo del año de muestreo fue $0,9 \pm 1,3$ d.e., $0,1 \pm 0,3$ d.e., y $1,7 \pm 1,8$ d.e. para Aphodiidae, Geotrupidae y Scarabaeidae, respectivamente (Figura 3). Para Scarabaeidae, la riqueza de especies por trampa es superior en primavera, seguida por la de verano, otoño e invierno (Figura 4A). La riqueza por trampa en otoño para Aphodiidae es significativamente superior que la de otras estaciones, seguida por la de invierno, primavera y verano (fig. 4A). La riqueza mayor de especies por trampa para Geotrupidae también se produce en otoño, seguida por la de primavera, verano e invierno (fig. 4A). Comparando las tres

familias, la media anual así como la riqueza media por trampa para cada estación son significativamente mayores en Scarabaeidae que en las otras dos familias, y superior en Aphodiidae que en Geotrupidae, exceptuando que en el otoño la riqueza media de especies de Aphodiidae y Scarabaeidae son parecidas y que en invierno la riqueza de Aphodiidae es mayor que la de Scarabaeidae.

La riqueza media de especies por localidad a lo largo del año de muestreo fue de $24,7 \pm 3,5$ d.e. La riqueza de especies por localidad del otoño ($15,7 \pm 1,5$ d.e.) fue superior a todas las demás, seguida por la de primavera ($14,0 \pm 1,7$ d.e.), verano ($9,3 \pm 2,5$ d.e.) e invierno ($6,3 \pm 0,6$ d.e.), aunque los valores no difirieron significativamente. La riqueza media de especies por localidad a lo largo del año de muestreo fue superior para Scarabaeidae ($13,0 \pm 2,0$ d.e. especies) que para Aphodiidae ($10,0 \pm 1,0$ d.e.) y ambas riquezas diferían significativamente con respecto a la de Geotrupidae ($1,7 \pm 0,6$ d.e.; fig. 3). Para cada familia, la riqueza de especies por localidad y por estación siguió el mismo orden de valores que la riqueza de especies por trampa (fig. 4), aunque no hubo soporte estadístico suficiente para confirmar posibles diferencias entre valores. Estacionalmente, al igual que la riqueza de especies por trampa, la riqueza de especies media por localidad es mayor durante



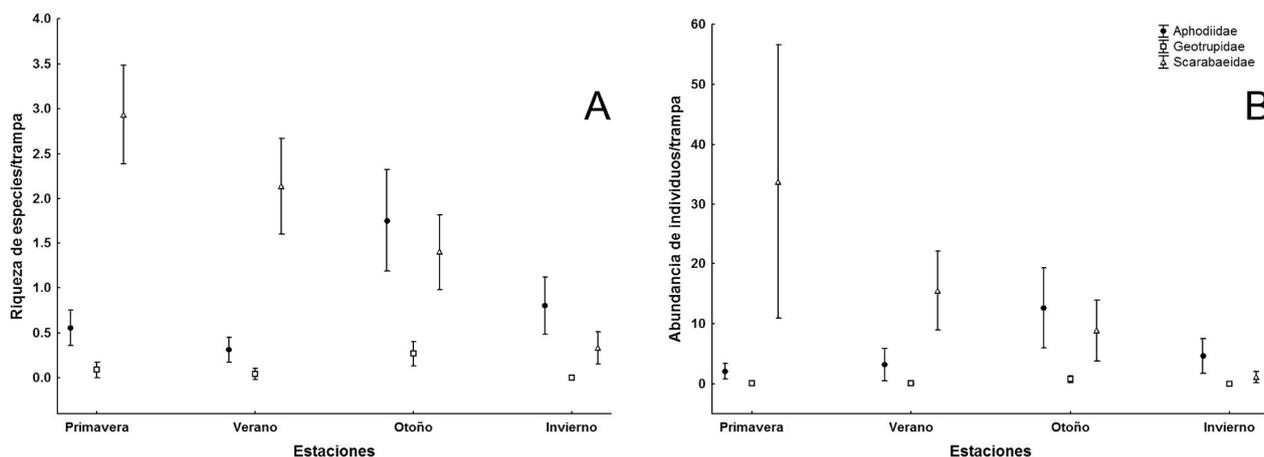


Fig. 4. Riqueza de especies (A) y abundancia (B) medias de individuos por familia según estación, incluyendo los intervalos de confianza al 95%, en la región de Quijorna-Brunete.

Fig. 4. Mean species richness (A) and individual abundance (B) per family and by season, including confidence intervals at 95%, in the Quijorna-Brunete region.

primavera y verano para Scarabaeidae y durante otoño e invierno para Aphodiidae, mientras que la de Geotrupidae es siempre la menor (fig. 4A). Sin embargo, las diferencias no son significativas.

A una escala regional, los Scarabaeidae muestran la riqueza más alta (25 especies), seguidos por los Aphodiidae (15 especies) y los Geotrupidae (2 especies; fig. 3). Durante primavera y verano, la riqueza es mayor en Scarabaeidae, seguidos por Aphodiidae y Geotrupidae, mientras que durante otoño e invierno los Aphodiidae tienen una mayor riqueza de especies, seguidos por los Scarabaeidae y los Geotrupidae (fig. 3). Si se comparan las curvas de riqueza a diferentes escalas (fig. 3), los Scarabaeidae presentan anualmente y en todas las estaciones salvo en invierno (que es similar a Aphodiidae) las pendientes más altas. Esto implica que la tasa de sustitución entre especies a escala de la región y a lo largo del año es habitualmente mucho mayor en Scarabaeidae que en las otras dos familias, puesto que según se aumenta el área de muestreo en esta región se incrementa considerablemente el número de especies de esta familia.

En cuanto a la abundancia, la media de individuos por trampa fue de $20,7 \pm 43,4$ d.e. Estacionalmente, la abundancia por trampa en primavera ($36,0 \pm 76,2$ d.e.) es mayor que la del otoño ($22,6 \pm 28,5$ d.e.), verano ($18,7 \pm 21,7$ d.e.) e invierno ($5,8 \pm 10,9$ d.e.), aunque sólo son significativas estadísticamente las diferencias del invierno con el verano y con el otoño. La abundancia media por trampa fue significativamente mayor en Scarabaeidae ($14,9 \pm 41,9$ d.e.) que en Aphodiidae ($5,7 \pm 13,8$ d.e.) y Geotrupidae ($0,2 \pm 1,1$ d.e.). Para Scarabaeidae, en cuanto a las estaciones, la abundancia media por trampa sigue el mismo patrón que el de la riqueza de especies (primavera > verano > otoño > invierno; fig. 4B); los Aphodiidae muestran un orden diferente a lo largo de las estaciones para la abundancia y para la riqueza de especies, puesto que hay un mayor número de individuos durante verano que durante primavera (fig. 4B); la abundancia media para Geotrupidae según las estaciones sigue el mismo orden que la riqueza de especies (fig. 4B). Durante primavera y verano, la abundancia media por trampa fue mayor para Scarabaeidae, seguidos por los Aphodiidae (fig.

4B). Por el contrario, durante otoño e invierno, la abundancia media por trampa fue mayor para Aphodiidae que para Scarabaeidae y Geotrupidae.

Análisis biogeográfico

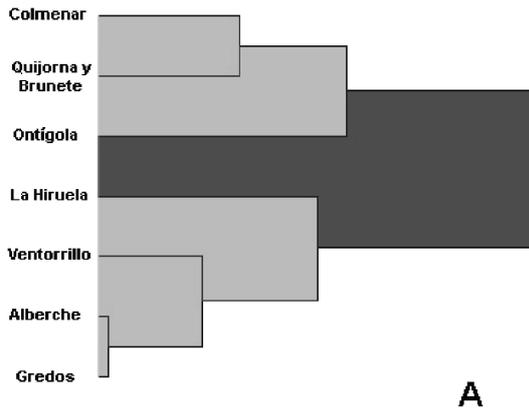
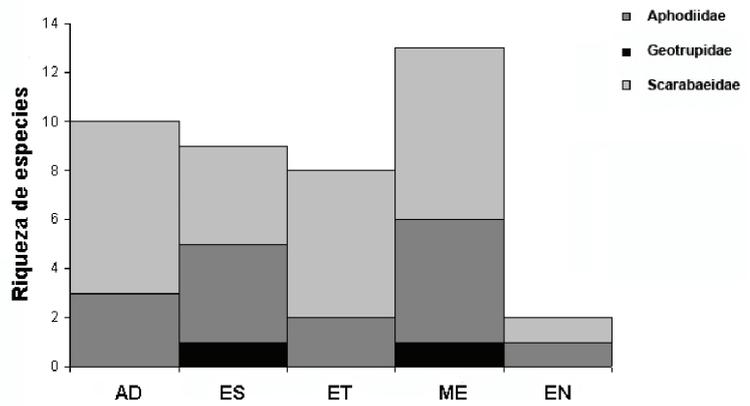
Como se muestra en la Figura 5, las especies mediterráneas son las más comunes en la comunidad de escarabajos coprófagos de Quijorna-Brunete, representando el 31,0% del total. Las especies ampliamente distribuidas, eurosiberianas y euroturánicas contribuyen con el 23,8%, 21,4% y el 19,1% del total, respectivamente, mientras que las endémicas sólo con el 4,8%. Cada familia contribuye de forma diferente con respecto a estas categorías biogeográficas. Los Geotrupidae sólo contribuyen con una especie eurosiberiana y otra mediterránea. Las contribuciones de los Aphodiidae y de los Scarabaeidae a las categorías eurosiberiana y endémica son similares (4 y 1 especies cada uno, respectivamente), mientras que la mayor parte de las especies ampliamente distribuidas, euroturánicas y mediterráneas son Scarabaeidae (7, 6 y 7 especies, respectivamente, comparadas con 3, 2 y 5 especies para Aphodiidae, respectivamente; fig. 5).

Al comparar los números de especies obtenidos para estas categorías biogeográficas con los de otras comunidades de escarabajos del estiércol próximas, sólo se observaron diferencias significativas de la comunidad de Quijorna-Brunete con la del Ventorrillo ($\chi^2 = 16,1$; $p < 0,0029$; Martín-Piera *et al.*, 1986) y la de Gredos ($\chi^2 = 27$; $p < 0,0000$; Lobo, 1992). Estas diferencias se observan principalmente en los porcentajes de especies endémicas (4,8% en Quijorna-Brunete, frente a 14,6% y 12,9% para el Ventorrillo y Gredos, respectivamente) y de especies mediterráneas (31,0% para Quijorna-Brunete, frente a 9,8% y 19,4% para el Ventorrillo y Gredos, respectivamente). En general, también sucede este fenómeno para cada familia de escarabajos coprófagos, de manera que los elementos endémicos en Quijorna-Brunete se encuentran más reducidos que en el Ventorrillo y Gredos, y los elementos mediterráneos son más comunes.

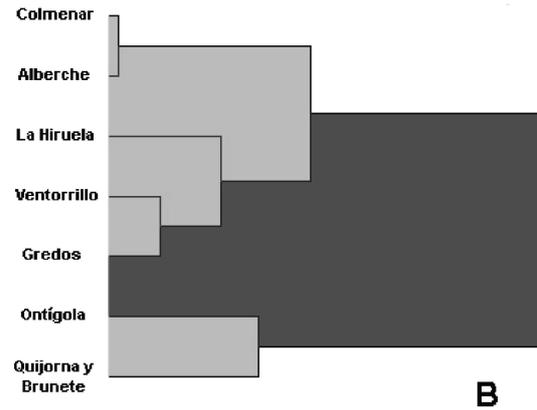
Por otra parte, el fenograma de similitud en la Figura 6A muestra que la fauna de escarabajos coprófagos de Colmenar Viejo es la más similar a la de Quijorna-Brunete,

Fig. 5. Categorías biogeográficas de distribuciones de especies en la región de Quijorna-Brunete. Están basadas en La Greca (1964) y Lobo (1992). AD: Amplia distribución; ES: Eurosiberianas; ET: Euroturánicas; ME: Mediterráneas; EN: Endémicas.

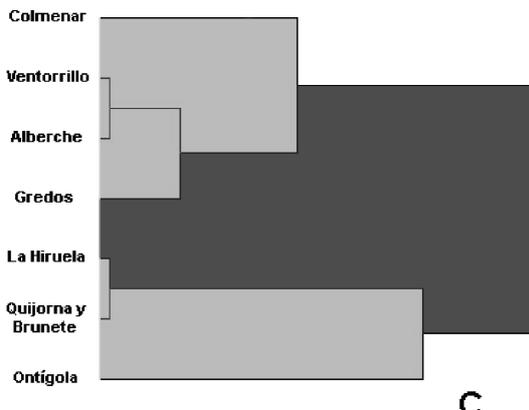
Fig. 5. Biogeographic categories of species distributions in the Quijorna-Brunete region. Categories based on La Greca (1964) and Lobo (1992). AD: Widely distributed; ES: Eurosiberian; ET: Euroturanic; ME: Mediterranean; EN: Endemic.



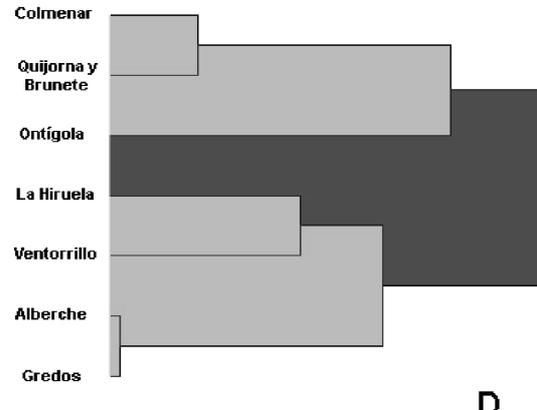
A



B



C



D

Fig. 6. Fenogramas de similitud faunística basados en el índice de Jaccard para algunas regiones centrales ibéricas. Datos de Baz (1988), Lobo (1982, 1992), Lobo *et al.* (2006), Martín-Piera *et al.* (1986), and Veiga (1982). A: Similitud global, considerando las tres familias de escarabajos coprófagos; B: Aphodiidae; C: Geotrupidae; D: Scarabaeidae. Las regiones que comparten el mismo color representan grupos estadísticamente similares.

Fig. 6. Faunistic similarity phenograms based on the Jaccard index for some Central Iberian regions. Data from Baz (1988), Lobo (1982, 1992), Lobo *et al.* (2006), Martín-Piera *et al.* (1986), and Veiga (1982). A: General similarity, considering all three dung beetle families; B: Aphodiidae; C: Geotrupidae; D: Scarabaeidae. Regions sharing the same color represent statistically similar species groups, according to a best cut analysis.

seguida por la de Ontígola y agrupándose las tres dentro de un mismo conjunto. El resto de comunidades forman un segundo grupo, siendo Alberche y Gredos las más similares. El análisis de corte óptimo confirma la existencia de estos dos conjuntos de comunidades (desviación 1,66; $t_5=4,06$; $p=0,01$).

Cuando el SAHN sólo se basa en Aphodiidae, el fenograma muestra una mayor similitud entre Quijorna-Brunete y Ontígola, estando las demás faunas agrupadas en un se-

gundo conjunto (fig. 6B); el análisis de corte óptimo confirma la existencia de los dos grupos de comunidades (desviación 1,82; $t_5=4,46$; $p=0,01$). Si el SAHN sólo se basa en Geotrupidae, La Hiruela es la más similar a Quijorna-Brunete, seguidas por Ontígola, estando las demás faunas agrupadas en otro conjunto (fig. 6C); el análisis de corte óptimo muestra diferencias significativas entre estos dos grupos de comunidades (desviación 1,48; $t_5=3,61$; $p=0,01$). El fenograma para Scarabaeidae (fig. 6D) es parecido

al general (fig. 6A) y, por tanto, muestra que Quijorna-Brunete es muy similar a Colmenar Viejo, seguidas por Ontígola, mientras que las demás faunas quedan agrupadas juntas; el análisis de corte óptimo confirma estos dos diferentes grupos de comunidades (desviación 1,34; $t_{(5)} = 3,27$; $p = 0,01$).

Discusión

Inventario de la región de Quijorna-Brunete

Según observamos en las estimaciones, el inventario de escarabajos del estiércol de la región de Quijorna-Brunete se encuentra actualmente bastante completo, si consideramos también todos los muestreos y registros esporádicos (Hortal, 2004). Así, es relativamente posible conocer la fauna de Scarabaeoidea coprófagos de una región mediante un muestreo metódico (realizado a lo largo de un año y en una variedad de hábitats posibles), junto con muestreos casuales y la recopilación de previos registros. Si el tiempo de muestreo es limitado, los períodos de transición entre primavera-verano y el otoño son los dos más productivos para el muestreo de escarabajos del estiércol. Así, por ejemplo, los muestreos esporádicos realizados por Hortal (2004) exclusivamente en primavera y en otoño capturaron hasta 60%, 50% y 72% del total de especies presentes de Aphodiidae, Geotrupidae y Scarabaeidae, respectivamente; y otro muestreo llevado a cabo durante primavera en Doñana colectó entre el 70-80% del total de especies (Lobo *et al.*, 1997). No obstante, considerando que el presente muestreo colectó el 87%, 100% y 68% de las especies de Aphodiidae, Geotrupidae y Scarabaeidae, respectivamente, se puede observar que las familias Aphodiidae y Geotrupidae podrían quedar normalmente infraestimadas en muestreos esporádicos (los porcentajes para Scarabaeidae son aproximadamente similares). Esto es posiblemente un resultado de la fenología de Aphodiidae y Geotrupidae, puesto que muchas especies de estas familias se encuentran también presentes durante otros periodos estacionales, mientras que los Scarabaeidae principalmente aparecen durante estas dos estaciones.

Teniendo en cuenta el conocimiento previo de las especies que han aparecido en Quijorna-Brunete, como lo relativo a sus fenologías, distribuciones o afinidades altitudinales, ecológicas y geográficas (ver, por ejemplo, Veiga, 1998; Martín-Piera & López-Colón, 2000), se podría afirmar que las especies colectadas o citadas en esta región se encuentran dentro de lo esperado para un inventario de una región con características ambientales y geográficas similares. Sin embargo, una especie registrada en la base de datos SCAMAD (Hortal, 2004) y citada hace más de medio siglo, *Scarabaeus (Scarabaeus) pius*, ha podido ser muy afectada por los cambios antropogénicos, como el desarrollo urbano o la reducción de ganado (Martín-Piera & Veiga, 1985; Lobo, 2001). Por tanto, es posible que esta especie se haya extinguido de la región o que se encuentre fuertemente amenazada. *Gymnopleurus mopsus* también es una especie amenazada por las mismas causas (Lobo, 2001), pero ha sido colectada recientemente en la región de Quijorna-Brunete (Hortal, 2004). Por otra parte, aunque el registro de *Scarabaeus (Scarabaeus) typhon* tiene más de medio siglo de antigüedad y no ha vuelto a ser capturado en la región, según Lobo (2001), este escarabajo del estiércol probablemente no se encontraría en peligro.

Variación y reemplazo estacional de los escarabajos coprófagos

Los Scarabaeidae dominan la comunidad de escarabajos del estiércol en la región de meseta de Quijorna-Brunete, seguidos por los Aphodiidae. Los Geotrupidae son relativamente constantes, pero se encuentran con una menor representación.

Si se compara la riqueza de especies y la abundancia medias por trampa durante primavera en Quijorna-Brunete con respecto a otros muestreos realizados en otras regiones ibéricas, estos valores resultan ser menores que los de Guadarrama (Martín-Piera *et al.*, 1992), Gredos (Lobo, 1992), Doñana (Lobo *et al.*, 1997), e incluso las islas Gimnéticas (Lobo & Martín-Piera, 1993), pero ligeramente superiores a los de las islas Pitiusas (Lobo & Martín-Piera, 1993). Estos resultados podrían indicar que la configuración de la comunidad de meseta de escarabajos coprófagos de Quijorna-Brunete podría estar más influenciada por factores ambientales que pudieran ser suficientemente limitantes (Lobo *et al.*, 2006) y/o por estar formada de un conjunto regional de especies más pobre (Lobo & Martín-Piera, 1993).

Por otra parte, aunque a una escala global ibérica las curvas del modelo especies-área para Aphodiidae y Geotrupidae tienen una mayor pendiente que la de Scarabaeidae (Lobo & Martín-Piera, 1999), se ha observado que, para una región como la de Quijorna-Brunete, la pendiente de Scarabaeidae es en este caso superior. Esto implica que a esta escala habría un número limitado posible de especies de Aphodiidae y Geotrupidae. Las causas de este fenómeno pueden ser debidas de nuevo a motivos ecológicos y/o históricos (Lobo & Martín-Piera, 1999). Así, por un lado, las especies de Aphodiidae y Geotrupidae podrían depender más de la heterogeneidad ambiental de la región, que las de Scarabaeidae. Y, por otro lado, existirían unas razones históricas que influirían sobre las familias, de manera que cada una de ellas tendría afinidades por ambientes específicos, acordes a su origen y su distribución (Lobo & Martín-Piera, 1999); de este modo, la mayor diversidad de Aphodiidae y Geotrupidae se produciría en ambientes templado-fríos, puesto que estos tienen una mayor tolerancia a las temperaturas bajas (Landin, 1961; Lobo *et al.*, 2002; Cabrero-Sañudo & Lobo, 2003, 2006; Cabrero-Sañudo, 2004), mientras que los Scarabaeidae serían más diversos en ambientes más cálidos, puesto que tendrían una mayor tolerancia a temperaturas más altas (Lobo & Martín-Piera, 2002; Lobo *et al.*, 2002).

Así, en las comunidades de escarabajos del estiércol de meseta se produce un reemplazo estacional de especies, de manera que los Aphodiidae y los Scarabaeidae presentan máximos en estaciones más frías y más cálidas, respectivamente; este reemplazo estacional coincide con el observado en una comunidad de escarabajos coprófagos en el sur de Francia (Lumaret & Kirk, 1991). Otras comunidades de escarabajos coprófagos en altitudes superiores (por encima de los 1000 metros) en el centro de la Península Ibérica, como Gredos (Lobo, 1992), Guadarrama (Martín-Piera *et al.*, 1992) o Ayllón (Baz, 1988), muestran una riqueza de especies dominada por Aphodiidae (Lobo *et al.*, 1997); como resultado de la altitud, estas localizaciones serían lo suficientemente frías como para permitir que los Aphodiidae sean la familia dominante a lo largo de todo el año, a diferencia de otras localizaciones a menor altitud, como la

de Quijorna-Brunete (por debajo de los 600 metros), que presentan un reemplazo de familias estacional marcado, pues tendrían más especies de Scarabaeidae. Una excepción a este reemplazo estacional se ha observado en la comunidad de Doñana, donde los Aphodiidae eran la familia dominante, como consecuencia de una fauna de Scarabaeidae modificada y pobre (Lobo *et al.*, 1997).

En otras comunidades también se ha observado que existe un reemplazo latitudinal equivalente (Hanski & Cambefort, 1991; Lobo & Martín-Piera, 1999), mostrándose una dominancia de Aphodiidae en las comunidades más septentrionales (Hanski, 1991) y una dominancia de Scarabaeidae hacia el sur (Lumaret & Kira, 1991). De forma similar, se puede observar un reemplazo altitudinal en las comunidades de escarabajos del estiércol de Europa central y meridional (Jay-Robert *et al.*, 1997) o en la Zona de Transición Mexicana (Lobo & Halfpeter, 2000), donde los Aphodiidae son más abundantes a altitudes superiores y los Scarabaeidae a altitudes inferiores.

Composición biogeográfica y similitud faunística entre comunidades

La categoría biogeográfica más común de la comunidad de escarabajos coprófagos de Quijorna-Brunete es la correspondiente a las especies mediterráneas, lo cual es esperable para una comunidad de la mitad meridional de la meseta peninsular. Los elementos endémicos son escasos: sólo hay dos especies endémicas, ambas caracterizadas por tener afinidades termófilas (*Anomius annamariae* (Baraud, 1982) y *Onthophagus (Parentius) punctatus*). Las otras tres categorías (ampliamente distribuidas, eurosiberianas y eurotúrnicas) muestran una riqueza de especies similar. Así pues, las especies de escarabajos coprófagos de Quijorna-Brunete podrían ser, en teoría, más generalistas y menos especializadas que las situadas en otras comunidades, en especial, aquellas de alta montaña como el Ventorrillo y Gredos.

Como muestran los fenogramas, las comunidades de escarabajos coprófagos de regiones de meseta y pre-montaña en el centro peninsular son más parecidas entre sí que respecto a las de las áreas montañosas cercanas. Estas diferencias entre comunidades se encuentran bien establecidas como consecuencia de un gradiente de especies altitudinal (Lobo, 1992), de manera que las especies de meseta poseen una mayor afinidad por ambientes más cálidos y las especies de montaña prefieren temperaturas más frías.

Para los Aphodiidae, existen dos grupos de regiones: las situadas en la meseta (Ontígola y Quijorna-Brunete) y las situadas en las montañas a elevaciones medio-altas. La comunidad de Ontígola es la más relacionada con la de Quijorna-Brunete (39% de similitud de Jaccard con ella, mientras que Quijorna-Brunete guarda <33% de similitud con el resto de comunidades; datos no mostrados). Una de las características de la fauna de Aphodiidae de meseta es la ausencia en general de especies endémicas y características, aunque haya algunas especies más frecuentes en comunidades de meseta, como *Bodilus longispina* (Küster, 1854), *Melinopterus tingens* (Reitter, 1892), *Nobius bonnairei*, o *Pleurophorus caesus*. La mayor parte de las especies de Aphodiidae de meseta suelen ser colonizadores eurióticos con tendencia a presentar amplios rangos de distribución.

Respecto a los Geotrupidae, se observaron dos grupos diferentes de comunidades: las de montañas y las de meseta

(junto con la de La Hiruela). La mayor similitud entre las comunidades de meseta es debida a la ausencia general de los Geotrupidae (la ausencia de esta familia en La Hiruela puede ser consecuencia a un muestreo insuficiente para esta familia), mientras que el conjunto de comunidades de montaña queda establecido como consecuencia de las especies compartidas. Por tanto, una de las características de la fauna de meseta de Geotrupidae es en general la carencia de especies y la ausencia de especies endémicas.

Según la similitud faunística basada en Scarabaeidae, se podrían diferenciar dos grupos de comunidades: un grupo de meseta y pre-montaña (Quijorna-Brunete, Ontígola y Colmenar Viejo) y un grupo de montaña. La comunidad de Quijorna-Brunete tiene a la de Colmenar Viejo como la más similar (56% de similitud Jaccard con Colmenar Viejo y <45% con el resto de comunidades; datos no mostrados). Se han citado un número considerable de especies de Scarabaeidae de comunidades de meseta y pre-montaña, como *Bubas bison* (Linnaeus, 1767), *Copris hispanus* (Linnaeus, 1764), *Gymnopleurus mopsus*, *Gymnopleurus sturmi* McLeay, 1821, *Onitis belial* Fabricius, 1798, *Onitis ion* (Olivier, 1789), *Onthophagus (Onthophagus) illyricus*, *Onthophagus (Palaeonthophagus) latigena* d'Orbigny, 1898, *Onthophagus (Palaeonthophagus) merdarius* Chevrolat, 1865, *O. (P.) ruficapillus*, *Onthophagus (Relictonthophagus) emarginatus* Mulsant & Godart, 1842, *Scarabaeus pius*, o *Scarabaeus typhon*, mientras que las faunas de montaña no presentan tal cantidad de especies y están formadas por especies más generalistas, que tienen, en general, una amplia distribución.

Así, la comunidad de escarabajos coprófagos de meseta de Quijorna-Brunete dependería, en general, de los Scarabaeidae y, en segundo término, de un número menor de especies de Aphodiidae y Geotrupidae generalistas. Como hemos comentado, esto puede estar relacionado con el reemplazo altitudinal de especies, pero también con el hecho de que en las comunidades de meseta, donde el estiércol se encuentra limitado, las primeras especies en desaparecer cuando éste escasea son los miembros de las familias Aphodiidae y Geotrupidae (Lobo *et al.*, 2006); sólo tienen más éxito aquellas especies más eurióticas y más distribuidas.

Por último, un rasgo interesante de algunas especies de escarabajos coprófagos de meseta o zonas más bajas y que se puede observar también en la comunidad de Quijorna-Brunete es su preferencia por alimentarse de excrementos pequeños y secos (por ejemplo, *Anomius annamariae*, *Typhaeus typhoeus* (Linnaeus, 1758), u *Onthophagus (Palaeonthophagus) latigena*; Verdú & Galante, 2004), como adaptación a la baja disponibilidad de estiércol de otro tipo en algunos periodos, especialmente durante otoño o invierno, cuando hay una menor fitomasa disponible para el consumo de grandes herbívoros, pero suficiente para conejos, ovejas o cabras.

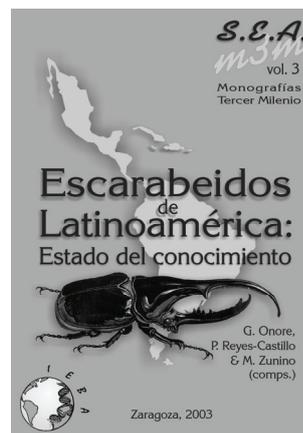
Agradecimiento

Queremos agradecer la ayuda que nos brindaron Beatriz Agudo, Fernando Arroyo y David A. Cabrero en los muestreos de campo. También queremos dar las gracias a W. Bruce Campbell y a un árbitro anónimo por sus sugerencias para mejorar el trabajo. F.J.C.S. disfrutó de una beca predoctoral del Ministerio de Educación y Ciencia durante el desarrollo del muestreo.

References

- BARAUD, J. 1992. *Coléoptères Scarabaeoidea d'Europe. Faune de France 78*. Fédération Française des Sociétés de Sciences Naturelles, Lyon.
- 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). *Annales de la Société Entomologique de France*, 24: 203-210.
- CABRERO-SAÑUDO, F. J. 2004. Análisis filogenético de los Aphodiinae (Coleoptera, Scarabaeoidea) ibéricos. Composición faunística, distribución y diversidad de especies en la Península Ibérica. Ph. D. Thesis, Universidad Complutense de Madrid.
- CABRERO-SAÑUDO, F. J. & J. LOBO 2003. Reconocimiento de los factores determinantes de la riqueza de especies: el caso de los Aphodiinae (Coleoptera, Scarabaeoidea, Aphodiidae) en la Península Ibérica. *Graellsia*, 59: 155-177.
- CABRERO-SAÑUDO, F. J. & J. LOBO 2006. Determinant variables of Iberian Peninsula Aphodiinae diversity (Coleoptera, Scarabaeoidea, Aphodiidae). *Journal of Biogeography*, 33: 1021-1043.
- CHAO, A. 1987. Estimating the population size for capture-recapture data with unequal catchability. *Biometrics*, 43: 783-791.
- CHAZDON, R. L., R. K. COLWELL, J. S. DENSLow & M. R. GUARIGUATA 1998. Statistical methods for estimating species richness of woody regeneration in primary and secondary rain forests of north-eastern Costa Rica. In: *Forest Biodiversity Background and Old World Case Studies*. (F. Dallmeir & J. A. Comiskey, Eds.). Parthenon Publishing, Paris.
- COLWELL, R. K. 2005. *EstimateS 7.5 for Windows*. <http://viceroy.eeb.uconn.edu/EstimateS>.
- COLWELL, R. K. & J. A. CODDINGTON, 1994. Estimating terrestrial biodiversity through extrapolation. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London B*, 345: 101-118.
- CLUSTAN LIMITED, 1999. *ClustanGraphics v.6.03*. Edinburgh.
- CRISCI, J. V. & M. F. LÓPEZ 1983. *Introducción a la teoría y práctica de la taxonomía numérica. Monografía 26, Serie de Biología, Programa de Monografías Científicas*. OEA, Washington D.C.
- DELLACASA, G., P. BORDAT & M. DELLACASA 2001. A revisional essay of world genus-group taxa of Aphodiinae (Coleoptera Aphodiidae). *Memorie della Società Entomologica Italiana*, 79: 1-482.
- EASTMAN, J. R. 2003. Idrisi Kilimanjaro. Guide to GIS and image processing. Version 14.0. Clark Labs, Clark University. Worcester, MA, USA. 306 pp.
- HANSKI, I. 1991. North temperate dung beetles. In: *Dung beetle ecology*: 75-96 (I. Hanski & Y. Cambefort, Eds.). Princeton University Press, Princeton, New Jersey.
- HANSKI, I., & Y. CAMBEFORT 1991. Species richness. In: *Dung beetle ecology*: 350-365 (I. Hanski & Y. Cambefort, Eds.). Princeton University Press, Princeton, New Jersey.
- HORTAL, J. 2004. Selección y diseño de áreas prioritarias de conservación de la biodiversidad mediante sinecología. Inventario y modelización predictiva de la distribución de los escarabeidos coprófagos (Coleoptera, Scarabaeoidea) de Madrid. Ph. D. Thesis, Universidad Autónoma de Madrid.
- JACCARD, P. 1908. Nouvelles recherches sur la distribution florale. *Bulletin de la Société Vaudoise de Sciences Naturelles*, 44: 223-270.
- JAY-ROBERT, P., J. M. LOBO & J. P. LUMARET, 1997. Altitudinal turnover and species richness variation in European montane dung beetle assemblages. *Arctic and Alpine Research*, 29: 196-205.
- LA GRECA, M. 1964. Le categorie corologiche degli elementi faunistici italiani. *Atti dell'Accademia Nazionale Italiana di Entomologia*, 11: 231-253.
- LANDIN, B. O. 1961. Ecological studies on dung-beetles. *Opuscula Entomologica (Supplementum)*, 19: 1-228.
- LEGENDRE, P. & L. LEGENDRE 1998. *Numerical ecology. 2nd edition*. Elsevier, Amsterdam.
- LOBO, J. M. 1982. Los Scarabaeoidea (Col.) coprófagos del Alto Valle del Alberche. Degree Thesis, Universidad Autónoma de Madrid.
- LOBO, J. M. 1992. Biogeografía y ecología de los coleópteros coprófagos en los pastizales alpinos del Macizo Central de Gredos (Coleoptera, Scarabaeidae). Ph. D. Thesis, Universidad Autónoma de Madrid.
- LOBO, J. M. 2001. Decline of roller dung beetle (Scarabaeinae) populations in the Iberian peninsula during the 20th century. *Biological Conservation*, 97: 43-50.
- LOBO, J. M. & G. HALFFTER 2000. Biogeographical and ecological factors affecting the altitudinal variation of mountainous communities of coprophagous beetles (Coleoptera: Scarabaeoidea): a comparative study. *Annals of the Entomological Society of America*, 93: 115-126.
- LOBO, J. M. & F. MARTÍN-PIERA 1993. Análisis comparado de las comunidades primaverales de Escarabeidos coprófagos (Col., Scarabaeoidea) del archipiélago balear. *Ecología Mediterránea*, 19: 29-41.
- LOBO, J. M. & F. MARTÍN-PIERA 1999. Between-group differences in the Iberian dung beetle species-area relationship (Coleoptera, Scarabaeidae). *Acta Oecologica*, 20: 587-597.
- LOBO, J. M. & F. MARTÍN-PIERA 2002. Searching for a predictive model for Iberian dung beetle species richness based on spatial and environmental variables. *Conservation Biology*, 16: 158-173.
- LOBO, J. M., J. HORTAL & F. J. CABRERO-SAÑUDO 2006. Regional and local influence of grazing activity on the composition and diversity of a semiarid dung beetle community. *Diversity and Distributions*, 12: 111-123.
- LOBO, J. M., J. P. LUMARET, & P. JAY-ROBERT 2002. Modelling the species richness distribution of French dung beetles (Coleoptera, Scarabaeidae) and delimiting the predictive capacity of different groups of explanatory variables. *Global Ecology and Biogeography*, 11: 265-278.
- LOBO, J. M., F. MARTÍN-PIERA & C. M. VEIGA, 1988. Las trampas pitfall con cebo, sus posibilidades en el estudio de las comunidades de Scarabaeoidea (Col.). I. Características determinantes de su capacidad de captura. *Revue d'Ecologie et de Biologie du Sol*, 25: 77-100.
- LOBO, J. M., I. SANMARTÍN & F. MARTÍN-PIERA 1997. Diversity and spatial turnover of dung beetle (Coleoptera: Scarabaeoidea) communities in a protected area of South Europe (Doñana National Park, Huelva, Spain). *Elytron*, 11: 71-88.
- LUMARET, J. P. & A. A. KIRK 1991. South temperate dung beetles. In: *Dung beetle ecology*: 97-115 (I. Hanski & Y. Cambefort, Eds.). Princeton University Press, Princeton, New Jersey.
- MARTÍN-PIERA, F. & J. I. LÓPEZ-COLÓN 2000. Coleoptera, Scarabaeoidea I. In: *Fauna Ibérica*: Volumen 14 (M. A. Ramos et al, Eds.). Museo Nacional de Ciencias Naturales-CSIC, Madrid.
- MARTÍN-PIERA, F. & C. M. VEIGA 1985. Sobre dos especies mal conocidas de Scarabaeoidea (Col.) de la Península Ibérica: *Scarabaeus pius* (Illiger, 1803) y *Onthophagus (Palaeonthophagus) marginalis andalusicus* Waltl, 1835. *Eos*, 61: 207-213.
- MARTÍN-PIERA, F., C. M. VEIGA & J. M. LOBO 1986. Contribución al conocimiento de los Scarabaeoidea (Col.) coprófagos del Macizo Central de Guadarrama. *Eos*, 62: 103-123.
- MARTÍN-PIERA, F., C. M. VEIGA & J. M. LOBO, 1992. Ecology and biogeography of dung-beetle communities (Coleoptera, Scarabaeoidea) in an Iberian mountain range. *Journal of Biogeography*, 19: 677-691.

- RIVAS-MARTÍNEZ, S. 1976. *Memoria del mapa de series de vegetación de España*. Ministerio de Agricultura, Pesca y Alimentación, ICONA, Madrid.
- SNEATH, P. H. A. & R. R. SOKAL 1973. *Numerical taxonomy*. W. H. Freeman & Co., San Francisco.
- STATSOFT, 2006. *Statistica version 7.0. Computer program manual for Windows*. Statsoft Inc., Tulsa.
- VEIGA, C. M. 1982. Los Scarabaeoidea (Col.) coprófagos de Colmenar Viejo (Madrid). Perfiles autoecológicos. Degree Thesis, Universidad Complutense de Madrid.
- VEIGA, C. M. 1998. Los Aphodiinae (Coleoptera, Aphodiidae) ibéricos. Ph. D. Thesis, Universidad Complutense de Madrid.
- VEIGA, C. M., J. M. LOBO & F. MARTÍN-PIERA 1989. Las trampas pitfall con cebo, sus posibilidades en el estudio de las comunidades coprófagas de Scarabaeoidea (Col.). II. Análisis de efectividad. *Revue d'Ecologie et de Biologie du Sol*, 26: 91-109.
- VERDÚ, J. R. & E. GALANTE 2004. Behavioural and morphological adaptations for a low quality resource in semiarid environments: dung beetles (Coleoptera, Scarabaeoidea) associated with the European rabbit (*Oryctolagus cuniculus* L.). *Journal of Natural History*, 38: 705-715.
- WARD, J. H. 1963. Hierarchical grouping to optimize an objective function. *Journal of the American Statistics Association*, 58: 236-244.



Escarabeidos de Latinoamérica: Estado del conocimiento

Giovanni Onore, Pedro Reyes-Castillo & Mario Zunino (compiladores)

m3m : Monografías Tercer Milenio. Vol. 3, SEA, Zaragoza, 30, Septiembre-2003. ISBN: 84-932807-4-7. Editor del volumen: A. Melic — **S. E. A. Sociedad Entomológica Aragonesa**, con la colaboración de: **Instituto de Ecología y Biología Ambiental (IEBA)**, Università degli Studi di Urbino, Urbino, Italia

INDICE:

Presentación

Historia de la Escarabaeidología en el Ecuador. Giovanni Onore

Dimorfismo sexual en larvas de Scarabaeoidea (Coleoptera). Imelda Martínez M. & Jean-Pierre Lumaret

Las especies de *Phyllophaga* (s.str.) del grupo *rugipennis* (Coleoptera: Melolonthidae). Miguel Angel Morón

Passalidae (Coleoptera) de Colombia. Pedro Reyes-Castillo & German Amat-García

Escarabajos coprófagos (Coleoptera: Scarabaeidae: Scarabaeinae) del Parque Nacional Natural "Serranía de Chiribiquete", Caquetá, Colombia (Parte I). Luz Astrid Pulido Herrera, Raúl Antonio Riveros Cañas, Fernando Gast Harders & Patricio von Hildebrand

Preferencia por cebo de los escarabajos coprofagos (Coleoptera: Scarabaeidae: Scarabaeinae) de un remanente de bosque seco tropical al norte del Tolima (Colombia). Lida Fernanda Bustos-Gómez & Alejandro Lopera Toro

Biología y estados inmaduros de *Ataenius perforatus* Harold, 1867 (Coleoptera: Scarabaeidae: Aphodiinae). Patricia González-Vainer, Enrique Morelli & Cecilia Canziani

Sobre el comportamiento de alimentación y nidificación de Eucraniini (Coleoptera Scarabaeidae: Scarabaeinae). Estela M. Monteresino & Mario Zunino

Manejo de la "gallina ciega" (Coleoptera: Melolonthidae) con trampas de luz en Chiapas, México. Adriana E. Castro-Ramírez, Jorge A. Cruz-López, Concepción Ramírez-Salinas, Hugo Perales Rivera & Javier A. Gómez M

PVP: 18 euros.

Solicitudes: <http://www.sea-entomologia.org>