Boletín Sociedad Entomológica Aragonesa, nº **43** (2008) : 121–144.

DATOS ECOLÓGICOS Y BIOGEOGRÁFICOS SOBRE LAS COMUNIDADES DE COLEÓPTEROS ESCARABEIDOS PARACÓPRIDOS (COLEOPTERA: SCARABAEIDAE Y GEOTRUPIDAE) DEL MEDIO ATLAS (MARRUECOS)

Jesús Romero Samper[1] & Jorge M. Lobo[2]

[1] Instituto de Humanidades Ángel Ayala, CEU Universidad San Pablo, Paseo Juan XXIII, 6, 28040 Madrid, España. jrsamper@ceu.es
[2] Departamento de Biodiversidad y Biología Evolutiva, Museo Nacional de Ciencias Naturales (CSIC), c/José Gutiérrez Abascal 2, 28006 Madrid, España – mcnj117@mncn.csic.es

Resumen: Como continuación del inventario faunístico de los Escarabeidos coprófagos en el Medio Atlas (Marruecos), se exponen los resultados referidos al grupo funcional de los paracópridos. Para las 25 especies registradas se valora la influencia de tres variables (estacionalidad, hábitat y altitud) en la composición y riqueza de las comunidades estudiadas, se analiza la composición biogeográfica de los elementos hallados y se examina la importancia comparada de este grupo funcional en las comunidades coprófagas del área de estudio. Para cada una de las especies encontradas se describen sus principales características ecológicas, asi como su distribución geográfica. Nuestros resultados muestran que la region del Medio Atlas alberga más de la mitad de los Escarabeidos y casi tres cuartas partes de los Geotrúpidos marroquíes, poseyendo estas especies poblaciones mayores en los biomas desprovistos de cubierta arborea y durante la primavera. Las zonas boscosas y el otoño solo poseen poblaciones numerosas de algunas especies de Geotrupinae (Geotrupidae), una subfamilia cuyos representantes se caracterizan por sus adaptaciones tempado-frías. Respecto a la segregación altitudinal, únicamente cinco especies poseen una correlación negativa significativa entre la altitud y el número de ejemplares colectados manifestando una clara preferencia por las localidades de menor altitud muestreadas. Sólo en un caso (*Thorectes armifrons*) el patrón es inverso y se encuentran mayores poblaciones en las localidades de mayor altitud. Se sugiere que las variaciones en riqueza y abundancia serían consecuencia de las oscilaciones climaticas estacionales o altitudinales, y no de los cambios en el tipo de hábitat. La fauna de Scarabaeoidea paracópridos marroquí parece ser menos diversa que la existente en la Península Ibérica debido, principalmente, a la escasez de especies con adaptaciones templado-frías y distribuciones geográficas Paleárticas o Eurosiberianas. Se sugiere que el aislamiento reciente de estas comunidades del resto del Paleártico desde el Plioceno, ha ejercido una notable influencia en la composición, riqueza y bajo grado de endemicidad de la fauna marroquí actual.
Palabras clave: escarabajos coprófagos, Scarabaeidae, Geotrupidae, paracópridos, Medio Atlas, Marruecos, variación estacional y altitudinal.

Ecological and biogeographical data on the paracoprid dung beetle assemblages (Coleoptera: Scarabaeidae and Geotrupidae) of the Middle Atlas (Morocco).
Abstract: As a continuation of the faunistic inventory of the Middle Atlas (Morocco) dung beetle**s**, we expose the results of the paracoprid functional group. For the 25 recorded species the influence of season, habitat and elevation on faunistic composition and species richness was assessed. The biogeographic composition of this assemblage was also analyzed by examining the comparative relevance of this functional dung beetle group in the study area. Finally, the main ecological and biogeographical characteristics of each species are described. Our results show that the Middle Atlas paracoprid dung beetle assemblages harbour more than half part of the Scarabaeidae species and almost a third part of the Geotrupidae species inhabiting Morocco, and that these species have generally higher populations during the spring and in the pasturelands. Forest habitats and autumn assemblages only possess higher populations in the case of some Geotrupidae species, a family characterized by its general cold-temperate adaptations. With regard to the altitudinal segregation, only five species have a negative and significant correlation between altitude and abundance showing a preference for those surveyed localities located a lower altitudes. Only a species (*Thorectes armifrons*) seem to prefer the high altitudinal places. We suggest that the species richness and compositional variations are mainly due to the climatic variations related with the seasonality and elevation change, but less with the modification in the type of habitat. The Morocco paracoprid dung beetle fauna seems to be less diverse than the one existent in the Iberian Peninsula due probable to the lack of species with cool-temperate adaptations and Palaearctic or Eurosiberian distributions. We suggest that the recent isolation of these assemblages of the rest of Palaearctic from the Pliocene exercised a notable influence on the current composition, species richness and low degree of endemicity of this fauna.
Key words: dung beetles, Scarabaeidae, Geotrupidae, paracoprids, tunnelers, Middle Atlas, Morocco, seasonal and altitudinal segregation.

Introducción

El comportamiento paracóprido se da en todas aquellas especies que nidifican en el suelo subyacente al recurso trófico (Howden, 1955a; Halffter & Matthews, 1966; Bornemissza, 1969 y 1976; Crovetti, 1971; Brussaard, 1983; Cambefort & Lumaret, 1983; Klemperer, 1984; Halffter *et al.*, 1985; Klemperer & Lumaret, 1985). Dentro de esta estrategia se han descrito varios patrones etológicos. Todos los géneros registrados en el presente estudio (*Onitis*, *Cheironitis*, *Bubas*, *Euoniticellus*, *Caccobius*, *Euonthophagus*, *Onthophagus*, *Sericotrupes*, *Stereopyge* y *Thorectes*), pertenecientes a las familias *Scarabaeidae* y *Geotrupidae*, siguen el patrón I de Halffter & Edmonds (1982), caracterizado por la construcción de nidos subterráneos más o menos complejos, el aprovisionamiento de masas-nido y la elaboración de una cámara de pupación por la larva a medida que esta va consumiendo su provisión de alimento. En la clasificación jerárquica de Doube (1990), los paracópridos quedarían englobados en los grupos funcionales FGIII (cavadores

rápidos), FGIV y FGV (cavadores lentos). Cabe señalar, no obstante, que algunos *Thorectes* y otros Geotrupidae exhiben comportamientos telefágicos: *Thorectes lusitanicus*, *Jekelius castillanus*, *J. intermedius*, *J. nitidus* o *Trypocopris pyrenaeus* (Howden, 1955a; Crovetti *et al*., 1984; López-Colón, 1985; Palestrini & Zunino, 1985; Zunino y Palestrini, 1986; Zunino, 1991; Romero-Samper, 1993 y 1996; Ruiz, 1995), e incluso endocópridos, como en el caso de *T. lusitanicus* (Klemperer & Lumaret, 1985; Martín-Piera y López-Colón, 2000). Entre las comunidades de Escarabeidos coprófagos, aquellos que exhiben un patrón de nidificación paracóprido son, junto con los telecópridos ("rodadores"), los que poseen una mayor relevancia agronómica en el mantenimiento de los ecosistemas pascícolas (Martín-Piera y Lobo, 1995). Esta importancia radica en su alta capacidad de dispersión del excremento. La razón peso vivo/cantidad de excremento dispersado varía, en los *Scarabaeidae*, entre 1/5 y 1/1.000 (Doube, 1990). El caso más extremo lo encontramos entre los paracópridos *Heliocopris*, capaces de enterrar hasta tres kilogramos de estiércol cada día (Klemperer & Boulton, 1976). Una pareja de *Onthophagus taurus* (especie registrada en el presente estudio) entierra una media de 36,8 gramos de estiércol en su periodo reproductor (Hunt & Simmons, 2002), dependiendo de la naturaleza del suelo (Fincher, 1973; Bertone *et al.*, 2006).

Por lo que concierne a los paracópridos, cabe reseñar la datación fósil de varias especies, en el Triásico (~180 millones de años) y Cretácico (~146-65 millones de años) en Europa y China: *Geotrupoides litographicus* Handlirsch, 1906, *G. vitiminensis* Nikritin, 1977, *G. leptoscelis* Nikritin, 1977 o *G. sulcatus* Nikritin, 1977 (Zunino, 1984b; Krell, 2000; Martín-Piera & López-Colón, 2000; Lobo y Hortal, 2006). Sin duda, son los rastros de las nidificaciones paracópridas, correspondientes al Cretácico (146-65 millones de años), hallados en Norteamérica (Chin & Gill, 1996), los vestigios más significativos. Estas trazas vienen a confirmar la coprofagía sobre excrementos de dinosaurios (Jeannel, 1942; Halffter & Matthews, 1966). Sin ánimo de ser exhaustivos, cabe citar el hallazgo de gran cantidad de trazas y masas-nido en un periodo que abarcaría desde el Oligoceno superior (25-33 millones de años) al Plioceno (5,3-1,8 millones de años) (Halffter & Matthews, 1966). Ya correspondientes al Pleistoceno medio y superior (7×10^5–10^4 años) se han hallado gran cantidad de bolas nido fósiles en Argentina (Frenguelli, 1938).

A pesar de los estudios clásicos realizados en el Norte de África (Bedel, 1892; Reitter, 1892; Escalera, 1914 y 1925; Winkler, 1929; D'Orbigny, 1913 y 1915; Boucomont, 1921; Peyerimhoff, 1921 y 1945/47; Normand, 1936 y 1938; Kocher, 1958 y 1969; Balthasar, 1963, entre otros) y del incremento reciente en el conocimiento faunístico y ecológico de las comunidades de Escarabeidos coprófagos norteafricanos (ver Baraud, 1985; Dellacasa & Pittino, 1985; Hollande & Thérond, 1998; Janati-Idrissi *et al* ,1999; Erroussi *et al*., 2004; Lumaret, 2007 y referencias allí citadas), apenas existen estudios sistemáticos anuales capaces de proporcionar datos fiables que permitan comparar la estructura de estos ensambles entre ambas orillas del Mediterráneo. Teniendo en cuenta que el Atlas Medio puede considerarse la cadena montañosa más meridional del Paleártico Occidental y, por tanto, el último refugio para la fauna con adaptaciones templado-frías, este trabajo se inserta dentro de una línea de investigación que busca estimar el papel ejercido por esta cordillera como refugio y producción de especies. Como continuación de un trabajo anterior (Romero-Samper y Lobo, 2006), en este trabajo se examina la fauna de Escarabeidos paracópridos del Atlas Medio marroquí y se realiza un análisis somero sobre la composición biogeográfica de los elementos hallados. A continuación, se identifican los cambios faunísticos en los ensambles de estas especies coprófagas relacionados con las modificaciones ambientales provocadas por la altitud, el tipo de hábitat y la estacionalidad, examinando la importancia comparada de este grupo funcional en las comunidades coprófagas del área de estudio. Por último, se describen de manera individual las principales características biogeográficas y ecológicas de las especies encontradas así como su distribución general en Marruecos en base a las citas provenientes de los distintos trabajos mencionados a lo largo del texto.

Metodología

La descripción del área de estudio, los métodos de colecta, la estimación de la fiabilidad de los inventarios y los análisis estadísticos aplicados pueden encontrase en Romero-Samper y Lobo (2006) y Romero-Samper (2008). En resumen, los datos provienen de dos muestreos (octubre de 2003 y mayo de 2005) en cada uno de los cuales se colocaron 10 trampas de caída con cebo en otras tantas localidades de la cordillera del Atlas Medio, las cuales diferían según su altitud (entre los 1560 y los 2050 metros de altitud) y el tipo de hábitat (zonas de pastizal *vs* bosques).

Resultados

Datos generales

Alrededor de 4.066 especies de paracópridos (3.813 de *Scarabaeidae* y 253 de *Geotrupidae*) pertenecientes a 156 géneros son reconocidas mundialmente. Tanto para los Scarabaeidae como para los Geotrupidae, el número de especies presentes en la Península Ibérica es superior al registrado en Marruecos siendo comunes a ambos territorios un 56 % y un 13 % de ellas, respectivamente (Tabla I). En la Península Ibérica habitan 43 especies de Escarabeidos paracópridos y 32 de Geotrúpidos, mientras que en Marruecos viven 34 y 14 (Tabla I), respectivamente.

El presente estudio ha permitido colectar un buen porcentaje de las especies y los géneros conocidos del Norte de África (41% y 56%, respectivamente) y de Marruecos (52% y 71%, respectivamente), siendo el porcentaje de especies y géneros marroquíes colectados superior en el caso de los Escarabeidos (65% y 88%, respectivamente) que en el de los Geotrúpidos (21% y 50%, respectivamente). En total, se han colectado 22 especies de Scarabaeidae y tres de Geotrupidae (Tabla I), registrándose los siguientes géneros de Escarabeidos paracópridos: *Onitis*, *Cheironitis*, *Bubas*, *Euoniticellus*, *Caccobius*, *Euonthophagus* y *Onthophagus*, y únicamente tres de Geotrúpidos: *Sericotrupes*, *Stereopyge* y *Thorectes*. Los 10 géneros y 25 especies de paracópridos los sitúan como el grupo con mayor riqueza genérica y específica en la regíon de estudio (49% del total de especies colectadas), por delante de los endocópridos (un género, 20 especies) y de los telecópridos (tres géneros y cinco especies, véase: Romero-Samper y Lobo, 2006). Los datos de riqueza

Tabla I. Número de especies y géneros (entre paréntesis) para las dos familias de Escarabaeidos paracópridos catalogadas en el mundo y para sus tribus correspondientes que habitan el Norte de África, Marruecos y la Península Ibérica, así como las registradas en el presente estudio (Atlas). Se indica, asimismo, el número de especies comunes entre el Norte de África y Marruecos (Com NA/M) y entre Marruecos y la Península Ibérica (Com M/PI). Datos elaborados a partir de Hanski & Cambefort (1991a y b), Martín-Piera y López-Colón (2000) y Schoolmeesters (2005).

	Mundo	Norte África	Marruecos	Península Ibérica	Atlas	Com NA/M	Com M/PI
Scarabaeidae	3.813 (116)	42 (12)	34 (8)	43 (8)	22 (7)	34	24
Coprini	374 (10)	2 (3)	1 (1)	2 (1)	–	1	1
Dichotomiini	733 (32)	–	–	–	–	–	–
Oniticellini	165 (14)	3 (1)	3 (1)	3 (1)	1 (1)	3	3
Onitini	185 (17)	10 (3)	8 (3)	6 (3)	7 (3)	8	5
Onthophagini	2.211 (33)	27 (5)	22 (3)	32 (3)	14 (3)	22	15
Phanaeini	145 (10)	–	–	–	–	–	–
Geotrupidae	253 (40)	19 (6)	14 (6)	32 (10)	3 (3)	14	4
Ceratotrupini	23 (8)	–	–	–	–	–	–
Chromogeotrupini	61 (6)	2 (1)	2 (1)	2 (1)	–	2	1
Geotrupini	169 (26)	17 (5)	12 (5)	30 (9)	3 (3)	12	3
Totales	4.066 (156)	61 (18)	48 (14)	75 (18)	25 (10)	48	28

Tabla II. Distribución porcentual del número de especies de Scarabaeoidea coprófagos pertenecientes a las tres familias en distintas zonas de Marruecos. Entre paréntesis se indica el número de especies, excepto en el caso de Casablanca. Datos elaborados a partir de: (1) Brahim (1986); (2) Kadiri (1989); (3) Lumaret & Kirk (1991); (4) Fatima (1995); (5) Mohammed (1995); (6) Janati-Idrissi *et al*. (1999); (7) Errouisi *et al*. (2004) y (8) Haloti *et al*. (2006).

Región	*Aphodiidae*	*Geotrupidae*	*Scarabaeidae*	Total sps.
región de Mohammedia (1)	43 (9)	–	57 (12)	21
Marruecos oriental (2)	32 (12)	8 (3)	60 (22)	37
Casablanca (3)	38	5	57	–
Región de Fez-Saïs (4)	36 (13)	3 (1)	61 (22)	36
región de Ifran (5)	40(16)	5 (2)	55 (22)	40
Medio Atlas (6)	46 (26)	4 (2)	50 (28)	56
Fez (7)	14 (1)	–	86 (6)	7
Marruecos noroccidental (8)	46 (26)	4 (2)	50 (28)	56
presente estudio	40 (20)	6 (3)	54 (25)	50

específica hallados en el presente estudio son similares a los proporcionados por otros estudios marroquíes (Tabla II) en los que el porcentaje de especies de Escarabeidos supone, al menos, el 50% del total de las especies colectadas. Cabe señalar que en el Medio Atlas se han realizado, al menos, otros tres muestreos. Fatima (1995) y Mohammed (1995) registran dieciocho especies de paracópridos y Janati-Idrissi *et al.* (1999) reseñan hasta veinticuatro. Cinco especies de paracópridos han sido señaladas por estos autores y no colectadas por nosotros: *Copris hispanus*, *Euoniticellus pallens*, *Onthophagus* (*Palaeonthophagus*) *aerarius*, *O.* (*Am-phionthophagus*) *melitaeus* y *Thorectes trituberculatus.*

Análisis biogeográfico

A la hora de conocer la caracterización biogeográfica de los Scarabaeidae y Geotrupidae paracópridos, que han sido registrados en el presente estudio, hemos recurrido, con algunas modificaciones, a las clasificaciones propuestas por La Greca (1964), Vigna-Taglianti *et al.* (1992) y Galante y Stebnicka (1993). El empleo de estas categorías ha sido común en los estudios de la fauna coprófaga magrebí (Kadiri, 1989; Fatima, 1995; Mohammed, 1995; Ruiz, 1995; Janati-Idrissi, 2000), si bien no siempre con adjudicaciones coincidentes.

Más de un tercio de las especies poseen distribuciones magrebíes o íbero-magrebíes y la mitad distribuciones mediterráneas más o menos extendidas hacia occidente (Tabla III). En abundancia y biomasa total dominan también los elementos magrebíes e íbero-norteafricanos, los cuales suponen un 56% y un 45%, respectivamente, del total. Destacan como especies dominantes *E. crocatus* y *O. marginalis*. Los elementos mediterráneos estrictos (mediterráneo-occidentales, pontomediterráneos y euromediterráneo-occidentales) constituirían el segundo grupo en importancia en cuanto a número de ejemplares (26%) o biomasa (33%). Las restantes especies poseen una mayor distribución geográfica alcanzando Asia Menor, Oriente Próximo y Medio, Caúcaso y Siberia occidental y, en conjunto, solo suponen el 16% de los ejemplares y el 14% de la biomasa total.

Preferencias estacionales, ambientales y altitudinales

De las 25 especies de Escarabeidos paracópridos, 16 de ellas (64%) poseen alguna preferencia significativa por alguno de los dos períodos de muestreo. Entre estas especies con una marcada preferencia estacional, once poseen poblaciones más numerosas durante la primavera y sólo cinco durante el otoño, destacando que todas las especies primaverales pertenecen a la familia Scarabaeidae y que las tres especies de Geotrupidae poseen poblaciones más numerosas durante el otoño (Tabla IV). Sólo dos especies de *Scarabaeidae* (*Onthophagus opacicollis* y *O. atricapillus*) se colectaron en mayor abundancia durante el otoño.

En el caso de los dos tipos de hábitat, únicamente seis especies (24%) manifiestan preferencias significativas, cuatro hacia los pastizales, todas ellas pertenecientes a la familia Scarabaeidae, y dos hacia los bosques, ambas Geotrupidae: *Sericotrupes niger* y *Thorectes armifrons* (Tabla V).

Tabla III. Categorías biogeográficas asignadas para cada una de las especies paracópridas colectadas, así como abundancia y biomasa totales (en mgrs) de cada una.

Categoría biogeográfica	Especies	Abundancia	Biomasa total
Afrotropicales	*Onitis alexis*	291	26.190
Mediterráneo-occidentales	*Onitis belial*	6	1.080
	Onitis ion	21	1.806
	Onthophagus maki	1.642	16.420
	Stereopyge douei	33	17.283
Pontomediterráneos	*Cheironitis furcifer*	7	770
	Bubas bison	6	970
	Onthophagus nebulosus	8	169
	Onthophagus opacicollis	925	20.350
Surmediterráneos	*Cheironitis hungaricus irroratus*	1	94
Euromediterráneo-turánicos	*Euoniticellus fulvus*	171	4.275
	Onthophagus taurus	36	778
Euronormediterráneos	*Onthophagus similis*	582	4.423
Euromediterráneo-occidentales	*Sericotrupes niger*	99	45.821
Euro-turánicos	*Onthophagus vacca*	793	32.830
Paleártico-occidentales	*Caccobius schreberi*	80	560
Magrebíes	*Onitis numida*	1	79
	Euonthophagus crocatus	2.070	45.747
	Onthophagus atricapillus	295	1.475
	Thorectes armifrons	163	20.408
Íbero-norteafricanos	*Onthophagus hirtus*	1.610	18.515
	Onthophagus punctatus hispanicus	2	14
	Onthophagus latigena	1	8
	Onthophagus marginalis andalusicus	1.769	56.077
	Onthophagus nigellus	1	7

Tabla IV. Número total y medio de individuos por trampa (+/- error estándar) de cada una de las especies de paracópridos según el período de muestreo. Para cada variable se detalla el número de trampas entre paréntesis. MW es el valor del test no paramétrico de Mann-Whitney a fin de comprobar si los valores de abundancia entre ambas categorías difieren significativamente: * ≤ 0,05, ** ≤ 0,01, *** ≤ 0,001.

	Otoño (94)		Primavera (88)		
	Total	Media ± SE	Total	Media ± SE	MW
Onitis alexis Klug, 1835	–	–	291	3,3 ± 0,4	1739***
Onitis belial Fabricius, 1798	–	–	6	0,07 ± 0,02	3901*
Onitis ion (Olivier, 1789)	–	–	21	0,24 ± 0,05	3572***
Onitis numida Castelnau, 1840	–	–	1	0,01 ± 0,008	4089
Cheironitis furcifer (Rossi, 1792)	–	–	7	0,08 ± 0,02	3854*
Ch. hungaricus ssp. *irroratus* (Rossi, 1790)	1	0,01 ± 0,008	–	–	4092
Bubas bison (Linnaeus, 1767)	5	0,05 ± 0,01	1	0,01 ± 0,02	3963
Euoniticellus fulvus (Goeze, 1777)	3	0,03 ± 0,2	168	1,9 ± 0,2	2484***
Caccobius schreberi (Linnaeus, 1767)	1	0,01 ± 0,1	79	0,9 ± 0,1	2762***
Euonthophagus crocatus (Mulsant, 1873)	2	0,02 ± 2.1	2.068	23,5 ± 2,2	681***
Onthophagus atricapillus D' Orbigny, 1908	284	3,0 ± 0,6	11	0,1 ± 0,6	2974***
Onthophagus hirtus (Illiger, 1803)	11	0,1 ± 1,9	1.599	18,2 ± 2,0	775***
O. punctatus ssp. *hispanicus* Baraud, 1963	–	–	2	0,02 ± 0,01	4042
Onthophagus latigena D'Orbigny, 1897	–	–	1	0,01 ± 0,008	4089
Onthophagus maki (Illiger, 1803)	9	0,09 ± 2,1	1.633	18,6 ± 2,1	978***
O. marginalis ssp. *andalusicus* Waltl, 1835	5	0,05 ± 1,8	1.764	20,0 ± 1,8	809***
Onthophagus nebulosus Reiche, 1864	1	0,01 ± 0,03	7	0,08 ± 0,03	3990
Onthophagus nigellus (Illiger, 1803)	–	–	1	0,01 ± 0,008	4089
Onthophagus opacicollis D' Orbigny, 1897	684	7,3 ± 0,9	241	2,7 ± 1,0	2637***
Onthophagus similis (Scriba, 1790)	275	2,9 ± 0,9	307	3,5 ± 0,9	3636
Onthophagus taurus (Schreber, 1759)	10	0,1 ± 0,1	26	0,3 ± 0,1	3769
Onthophagus vacca (Linnaeus, 1767)	12	0,1 ± 0,8	781	8,9 ± 0,8	879***
Sericotrupes niger Marsham, 1802	88	0,9 ± 0,2	11	0,1 ± 0,2	2905***
Stereopyge douei (Gory, 1841)	46	0,5 ± 0,1	2	0,02 ± 0,1	3651**
Thorectes armifrons Reitter, 1893	160	1,7 ± 0,2	1	0,01 ± 0,2	1920***

Tabla V. Número total y medio de individuos por trampa (+/- error estándar) de cada una de las especies de paracópridos según el hábitat muestreado. Para cada variable se detalla, entre paréntesis, el número de trampas. MW es el valor del test no paramétrico de Mann-Whitney a fin de comprobar si los valores de abundancia entre ambas categorías difieren significativamente: * ≤ 0,05, ** ≤ 0,01, *** ≤ 0,001.

	Pastizal (125)		Bosque (57)		
	Total	Media ± SE	Total	Media ± SE	MW
Onitis alexis Klug, 1835	230	1,8 ± 0,4	61	1,1 ± 0,6	2777**
Onitis belial Fabricius, 1798	3	0,02 ± 0,02	3	0,05 ± 0,03	3521
Onitis ion (Olivier, 1789)	20	0,2 ± 0,04	1	0,02 ± 0,06	3308
Onitis numida Castelnau, 1840	1	0,01 ± 0,01	0	–	3534
Cheironitis furcifer (Rossi, 1792)	7	0,06 ± 0,02	0	–	3391
Ch. hungaricus ssp. *irroratus* (Rossi, 1790)	1	0,01 ± 0,01	0	–	3534
Bubas bison (Linnaeus, 1767)	5	0,04 ± 0,02	1	0,02 ± 0,02	3482
Euoniticellus fulvus (Goeze, 1777)	138	1,1 ± 0,2	33	0,6 ± 0,3	3214
Caccobius schreberi (Linnaeus, 1767)	46	0,4 ± 0,1	34	0,6 ± 0,2	3173
Euonthophagus crocatus (Mulsant, 1873)	1.807	14,5 ± 2.1	263	4,6 ± 3,1	2802*
Onthophagus atricapillus D' Orbigny, 1908	291	2,3 ± 0,5	4	0,07 ± 0,8	2698***
Onthophagus hirtus (Illiger, 1803)	1.275	10,2 ± 1,9	335	5,9 ± 2,8	3349
O. punctatus ssp. *hispanicus* Baraud, 1963	1	0,01 ± 0,01	1	0,01 ± 0,02	3528
Onthophagus latigena D'Orbigny, 1897	1	0,01 ± 0,01	0	–	3534
Onthophagus maki (Illiger, 1803)	1.321	10,6 ± 2,0	321	5,6 ± 2,9	3442
O. marginalis ssp. a*ndalusicus* Waltl, 1835	1.501	12,0 ± 1,8	268	4,7 ± 2,6	3059
Onthophagus nebulosus Reiche, 1864	8	0,06 ± 0,02	0	–	3420
Onthophagus nigellus (Illiger, 1803)	1	0,01 ± 0,01	0	–	3534
Onthophagus opacicollis D' Orbigny, 1897	723	5,8 ± 0,8	202	3,5 ± 1,2	2998
Onthophagus similis (Scriba, 1790)	319	2,5 ± 0,8	263	4,6 ± 1,2	3292
Onthophagus taurus (Schreber, 1759)	27	0,2 ± 0,06	9	0,2 ± 0,1	3534
Onthophagus vacca (Linnaeus, 1767)	603	4,8 ± 0,8	190	3,3 ± 1,2	3130
Sericotrupes niger Marsham, 1802	32	0,3 ± 0,2	67	1,2 ± 0,2	2921**
Stereopyge douei (Gory, 1841)	48	0,4 ± 0,1	0	–	3135**
Thorectes armifrons Reitter, 1893	79	0,6 ± 0,2	82	1,4 ± 0,3	2641***

Respecto a la distribución altitudinal (Tabla VI), las especies de paracópridos no parecen poseer preferencias altitudinales marcadas, apareciendo en muchas ocasiones a lo largo de todo el gradiente altitudinal estudiado aunque con una ligera preferencia por aquellas localidades situadas a menor altitud. De las 14 especies con valores significativos del test de Kruskal-Wallis, sólo *Onthophagus taurus* parece mostrar un patrón altitudinal claro, no apareciendo por encima de los 1.900 metros. Excepto en el caso de *Thorectes armifrons*, las cinco restantes correlaciones significativas entre el número de individuos y la altitud son negativas, mostrando que las mayores abundancias aparecen en las localidades de menor altitud.

El período estacional es la variable que permite explicar, en general, un porcentaje de variabilidad mayor de la abundancia de los Escarabeidos paracópridos (en promedio un 27,2%), existiendo diez especies en las que ésta simple variable es capaz de explicar más del 25% de la variación en la abundancia (Tabla VII). La siguiente variable en capacidad explicativa es la altitud (en promedio un 14,3%) con tres especies cuya variación en abundancia se explica en un porcentaje superior al 25% por esta variable. El tipo de hábitat es la variable con menor capacidad explicativa (en promedio un 5,3%), no existiendo ninguna especie cuya variación en abundancia pueda ser explicada en más del 15%. La abundancia de nueve especies puede explicarse acudiendo principalmente a la estacionalidad (*E. crocatus, O. alexis, E. fulvus, C. schreberi, O. marginalis, O. maki, O. hirtus, O. vacca* y *T. armifrons*), abundando entre ellas las que poseen grandes poblaciones y se encuentran presentes por todo el territorio. Una especie puede explicarse acudiendo a la altitud (*O. nebulosus*) y dos más mediante altitud y período estacional (*O. atricapillus* y *O. ion*). Para el resto de las especies, estas variables poseen una escasa capacidad explicativa (Tabla VII).

Importancia comparada de los escarabeidos paracópridos

Este grupo constituye, con 10.626 ejemplares, el segundo grupo en importancia en las comunidades coprófagas del Medio Atlas tras los endocópridos (105.830 ejemplares), pero por encima de los telecópridos (7.804 ejemplares), suponiendo un 8,5% del total de ejemplares colectados. En lo que se refiere a la biomasa, serían el tercer grupo en importancia (316 grs.), tras los telecópridos (1.149 grs.) y los endocópridos (459 grs.), suponiendo un 16,1% del total de la biomasa.

Durante el otoño se colectaron 1.597 ejemplares pertenecientes a 17 especies de paracópridos, lo que supuso un 1,4% del total de individuos (112.804 ejemplares) y sólo un 5,8 % del peso seco total registrado (1.569 gramos). Los 9.029 individuos pertenecientes a las veinticuatro especies de paracópridos colectadas durante el muestreo primaveral supusieron, en cambio, el 78,8 % del total de ejemplares (11.464 ejemplares) y el 62,8% del total de la biomasa colectada (347 gramos).

Datos de distribución y ecológicos específicos

● *Onitis alexis* Klug, 1835

Especie exclusivamente Paleártico-Norteafricana y Afrotropical (Marruecos, Argelia, Túnez, Libia y Egipto), cuya área

Tabla VI. Número medio de individuos por trampa (+/- desviación estándar) de cada una de las especies de paracópridos para las diferentes localidades de colecta y número total de ejemplares colectados (entre paréntesis). Para cada localidad figura, entre paréntesis, si la colecta se realizó en biomas abiertos (pastizales, P) o cerrados (bosque, B). Tras la altitud, y también entre paréntesis, se incluye el número total de trampas de cada localidad. KW es el valor del test no paramétrico de Kruskal-Wallis, un análisis de varianza basado en el rango de las observaciones que permite estimar si las diferencias en el número de individuos por trampa difieren entre las localidades. El valor del índice de correlación no paramétrico de Spearman (*rs*) entre la altitud y la abundancia media se incluye igualmente: * ≤ 0,05, ** ≤ 0,01, *** ≤ 0,001.

	Aguelmane-Azigza (P)	Tizi-n-tretten (P)	Ain-Leuh (P)	Tagounit (B)	Tizi-n-Tretten (B)	Ain-Kahla 1 (P)	Mischliffen (P)	Jbel Hebri (P)	Ain-Kahla (B)	Ain-Kahla 2 (P)	*KW*	*rs*
	1560 (18)	1680 (18)	1777 (20)	1780 (18)	1805 (20)	1895 (14)	1926 (19)	1930 (16)	2043 (19)	2050 (20)		
Onitis Alexis	3,3 ± 0,3 (59)	0,6 ± 0,1 (11)	3,5 ± 0,2 (70)	–	–	1,8 ± 0,2 (25)	2,7 ± 0,2 (51)	0,9 ± 0,1 (14)	3,2± 0,5 (61)	–	37,24***	-0,07
Onitis Belial	–	–	–	–	0,05 ± 0,01 (1)	0,07 ± 0,02 (1)	0,1 ± 0,02 (2)	–	0,1 ± 0,02 (2)	–	6,46	0,07
Onitis ion	0,8 ± 0,07 (15)	–	–	–	–	–	–	0,3 ± 0,04 (5)	0,05 ± 0,01 (1)	–	48,45***	-0,16*
Onitis numida	–	0,05 ± 0,01 (1)	–	–	–	–	–	–	–	–	9,16	-0,09
Cheironitis furcifer	0,05 ± 0,01 (1)	0,05 ± 0,01 (1)	0,1 ± 0,02 (3)	–	–	0,1 ± 0,02 (2)	–	–	–	–	12,52	-0,13
Ch. hungaricus ssp. *irroratus*	0,05 ± 0,01 (1)	–	–	–	–	–	–	–	–	–	9,16	-0,12
Bubas bison	–	–	0,1 ± 0,01 (2)	–	0,05 ± 0,01 (1)	0,1 ± 0,02 (2)	–	0,06 ± 0,02 (1)	–	–	12,56	-0,02
Euoniticellus fulvus	0,8 ± 0,1 (15)	0,1 ± 0,02 (2)	2,8 ± 0,2 (57)	0,05 ± 0,01 (1)	0,05 ± 0,01 (1)	2,9 ± 0,3 (40)	1,2 ± 0,1 (22)	0,1 ± 0,03 (2)	1,6 ± 0,2 (31)	–	38,15***	-0,07
Caccobius schreberi	0,2 ± 0,04 (3)	0,05 ± 0,01 (1)	0,3 ± 0,03 (6)	0,2 ± 0,03 (3)	0,3 ± 0,04 (6)	2,1 ± 0,3 (29)	–	0,3 ± 0,04 (5)	1,3 ± 0,1 (25)	0,1 ± 0,01 (2)	21,28***	0,13
Euonthophagus crocatus	30,5 ± 1,9 (550)	1,4 ± 0,1 (26)	28,0 ± 1,6 (561)	0,2 ± 0,04 (4)	1,2 ± 0,1 (24)	26,8 ± 2,7 (375)	7,2 ± 0,4 (136)	7,9 ± 0,7 (126)	12,4 ± 1,5 (235)	1,6 ± 0,2 (33)	12,38	-0,09
Onthophagus atricapillus	11,6 ± 0,8 (209)	–	2,1 ± 0,1 (42)	–	0,1 ± 0,01 (2)	1,1 ± 0,1 (15)	0,7 ± 0,07 (14)	–	0,1± 0,02 (2)	0,6 ± 0,05 (11)	44,94***	-0,14
Onthophagus hirtus	0,9 ± 0,07 (17)	2,0 ± 0,2 (37)	39,1 ± 2,4 (782)	2,6 ± 0,3 (47)	5,7 ± 0,5 (114)	6,1 ± 0,6 (86)	12,0 ± 0,8 (228)	7,7 ± 0,8 (123)	9,2 ± 0,8 (174)	0,1 ± 0,02 (2)	21,18*	-0,08
O. punctatus ssp. *hispanicus*	0,05 ± 0,01 (1)	0,05 ± 0,01 (1)	–	–	–	–	–	–	–	–	8,2	-0,15*
Onthophagus latigena	–	–	0,05 ± 0,01 (1)	–	–	–	–	–	–	–	8,14	-0,06
Onthophagus maki	0,7 ± 0,05 (13)	2,5 ± 0,2 (45)	42,6 ± 2,6 (853)	3,0 ± 0,4 (54)	5,3 ± 0,4 (107)	7,7 ± 0,8 (108)	10,9 ± 0,6 (207)	5,9 ± 0,6 (94)	8,4 ± 0,7 (160)	0,05 ± 0,01 (1)	19,67*	-0,08
O. marginalis ssp *andalusicus*	2,8 ± 0,2 (50)	2,6 ± 0,2 (47)	28,1 ± 1,8 (563)	0,5 ± 0,05 (10)	0,6 ± 0,1 (13)	14,3 ± 1,5 (200)	18,7 ± 1,0 (355)	17,7 ± 1,6 (284)	12,9 ± 0,8 (245)	0,1 ± 0,01 (2)	14,86	-0,09
Onthophagus nebulosus	0,4 ± 0,04 (7)	–	–	–	–	0,07 ± 0,02 (1)	–	–	–	–	30,8***	-0,21*
Onthophagus nigellus	0,05 ± 0,01 (1)	–	–	–	–	–	–	–	–	–	9,16	-0,12
Onthophagus opacicollis	6,7 ± 0,5 (120)	1,0 ± 0,1 (19)	8,3 ± 0,4 (167)	9,3 ± 0,6 (168)	1,3 ± 0,1 (27)	19,2 ± 1,5 (269)	4,3 ± 0,3 (82)	2,8 ± 0,2 (45)	0,4 ± 0,04 (7)	1,0 ± 0,1 (21)	61,33***	-0,22**
Onthophagus similis	0,4 ± 0,04 (7)	0,1 ± 0,03 (2)	6,2 ± 0,4 (124)	11,5 ± 1,2 (208)	2,1 ± 0,2 (42)	9,2 ± 0,06 (129)	1,7 ± 0,2 (33)	0,3 ± 0,05 (5)	0,7 ± 0,1 (13)	0,9 ± 0,06 (19)	52,43***	0,06
Onthophagus taurus	0,2 ± 0,03 (4)	–	0,6 ± 0,07 (13)	0,4 ± 0,04 (7)	0,1 ± 0,01 (2)	0,7 ± 0,06 (10)	–	–	–	–	40,6***	-0,19*
Onthophagus vacca	9,7 ± 0,7 (174)	0,4 ± 0,08 (7)	6,9 ± 0,5 (138)	0,7 ± 0,07 (12)	1,3 ± 0,1 (27)	10,8 ± 1,1 (151)	3,6 ± 0,2 (68)	2,0 ± 0,2 (32)	7,9 ± 0,8 (151)	1,6 ± 0,1 (33)	16,61	0,03
Sericotrupes niger	0,1 ± 0,02 (2)	–	0,3 ± 0,02 (6)	3,2 ± 0,3 (57)	0,3 ± 0,03 (7)	1,1 ± 0,08 (12)	0,3 ± 0,03 (6)	0,1 ± 0,02 (2)	0,2 ± 0,02 (3)	0,05 ± 0,01 (1)	37,07***	-0,02
Stereopyge douei	–	1,5 ± 0,2 (28)	0,1 ± 0,01 (2)	–	–	0,07 ± 0,02 (1)	0,05 ± 0,01 (1)	1,0 ± 0,1 (16)	–	–	35,05***	-0,08
Thorectes armifrons	–	0,05 ± 0,01 (1)	0,3 ± 0,04 (7)	2,1 ± 0,1 (38)	1,3 ± 0,1 (26)	0,2 ± 0,03 (3)	0,8 ± 0,07 (15)	3,2 ± 0,2 (51)	0,9 ± 0,07 (18)	0,1 ± 0,01 (2)	39,64***	0,16*

Tabla VII. Porcentajes de variabilidad que son capaces de explicar los diferentes tipos de variables consideradas en el caso de la abundancia de cada una de las especies de Escarabeidos paracópridos con más de 5 individuos colectados. Se presenta también la abundancia total de estas especies (N), así como el número de localidades en que se han colectado (Nº Loc). Estas estimas se han realizado usando Modelos Lineares Generalizados (ver Romero-Samper & Lobo, 2006).

	Período	Hábitat	Altitud	Nº Loc	N
Onitis alexis Klug, 1835	42,6%	1,6%	2,0%	7	291
Onitis belial Fabricius, 1798	19,9%	2,1%	10,5%	4	6
Onitis ion (Olivier, 1789)	25,8%	7,9%	34,7%	3	21
Cheironitis furcifer (Rossi, 1792)	21,0%	10,9%	8,0%	4	7
Bubas bison (Linnaeus, 1767)	6,5%	1,6%	16,1%	4	6
Euoniticellus fulvus (Goeze, 1777)	35,7%	2,1%	0,9%	9	171
Caccobius schreberi (Linnaeus, 1767)	31,4%	1,3%	5,7%	9	80
Euonthophagus crocatus (Mulsant, 1873)	49,8%	6,6%	5,1%	10	2070
Onthophagus atricapillus D' Orbigny, 1908	22,7%	14,2%	45,3%	7	295
Onthophagus hirtus (Illiger, 1803)	45,6%	1,8%	11,3%	10	1610
Onthophagus maki (Illiger, 1803)	45,1%	2,3%	12,9%	10	1642
O. marginalis ssp. *andalusicus* Waltl, 1835	50,3%	4,9%	7,6%	10	1769
Onthophagus nebulosus Reiche, 1864	9,4%	10,3%	42,9%	2	8
Onthophagus opacicollis D' Orbigny, 1897	9,4%	2,0%	8,2%	10	925
Onthophagus similis (Scriba, 1790)	0,2%	2,6%	19,0%	10	582
Onthophagus taurus (Schreber, 1759)	5,3%	0,4%	12,3%	5	36
Onthophagus vacca (Linnaeus, 1767)	48,9%	1,0%	3,3%	10	793
Sericotrupes niger Marsham, 1802	16,6%	14,5%	14,0%	9	99
Stereopyge douei (Gory, 1841)	16,1%	12,4%	6,1%	5	48
Thorectes armifrons Reitter, 1893	41,3%	5,5%	15,8%	9	161

de extensión alcanza hasta Asia Menor, Grecia, el Próximo Oriente y otros enclaves mediterráneos (Nicolas, 1980; Paulian & Baraud, 1982; Lumaret, 1990; Baraud, 1992; Ruiz, 1995; Agoglitta *et al.*, 2006). Su presencia en Córcega es dudosa (Mario Zunino, comunicación personal). Si bien Baraud (1985 y 1992) mantuvo una antigua cita de Andalucía (de la Fuente, 1926), su presencia en la Península Ibérica parece quedar definitivamente descartada (Báguena, 1955 y 1967; Veiga y Martín-Piera, 1988; Martín-Piera y López-Colón, 2000). De corología, en fin, circunmediterránea (Ruiz, 1995) o mejor sureste mediterránea. Un 80 % de las especies pertenecientes a este género (n = 124) son exclusivamente afrotropicales (Martín-Piera y López-Colón, 2000).

En el área de estudio, sólo se presenta en primavera (n = 291). Sin embargo, su espectro fenológico se amplía al estío en la región de Casablanca (Aguesse & Bigot, 1979-80), e incluso al otoño en Ceuta (Ruiz, 1995). Se trata de una especie univoltina (Klemperer, 1982). En el Medio Atlas, Janati-Idrissi (2000) únicamente lo colectó en agosto. Las especies ibéricas de *Onitis* ovipositan entre abril y mayo, muriendo los parentales durante junio o julio: el ciclo concluiría con la emergencia de la nueva generación entre enero y abril (Martín-Piera y López-Colón, 2000).

En cuanto a preferencias ambientales, *Onitis alexis* muestra una distribución preferencial por el pastizal, en detrimento del hábitat boscoso. El 79 % de los ejemplares colectados lo han sido entre los 1.560 (pastizal de Aguelmane-Azigza) y los 1.930 metros de altitud (pastizal de Jbel Hebri), estando presente en todas las localidades menos en dos de las tres boscosas (Tagounit y Tizi-n-tretten) y en la cota más alta (pastizal de Ain-Kahla: 2.050 metros). En el Medio Atlas, Janati-Idrissi *et al.* (1999) y Janati-Idrissi (2000) lo han encontrado a 287 metros (Karia), pero no a mayor altitud. En el Marruecos noroccidental, Haloti *et al.* (2006) lo han encontrado hasta la cota de los 142 metros. Por ende, cabe señalar que se trata del *Onitini* más abundante en la zona de estudio.

En nuestro muestreo, el peso seco de las colectas de *Onitis alexis* (26,2 grs.) supone un 8,3 % de la biomasa total de los paracópridos. Por lo que respecta al total de biomasa (1.924 grs.), entre el total de las 51 especies registradas en este muestreo (considerando todos los grupos), esta especie representa un 1,4 % del peso seco total. Se trata del quinto paracóprido en importancia, en cuanto a biomasa y la novena respecto al total (n = 51).

Las citas recopiladas (18 localidades) nos permiten indicar que, en Marruecos, *Onitis alexis* se distribuye: en una latitud comprendida entre los 28,98 y los 35,72 N; longitudimente entre los 5,05 y los 10,06 W. Extendiéndose desde la costa mediterránea hasta el Sahara marroquí-argelino, al oeste alcanza la costa atlántica y hacia el interior Guelmin, en el sahariano Jbel Ouarkziz. Según Tauzin (1990) se trata de una especie muy común en el sur de Marruecos.

● *Onitis belial* Fabricius, 1798

De distribución mediterránea occidental y magrebí (Marruecos, Argelia y Túnez) (Baraud, 1977, 1985 y 1992; Paulian & Baraud, 1982; Lumaret, 1990), también se encuentra en la Península Ibérica (Báguena, 1967; Martín-Piera y López-Colón, 2000), Mediodía francés y noroeste de Italia (Carpaneto, 1979; Martín-Piera y López-Colón, 2000). En las islas mediterráneas (Baleares y Cerdeña) (Tenenbaum, 1915; Mackauer, 1958) parece haber sufrido una fuerte regresión, sino extinción (Carpaneto, 1979; Martín-Piera y Lobo, 1992), siendo su presencia en cerdeña dudosa (Mario Zunino, comunicación personal). En la Península Ibérica está ligada a los ambientes mediterráneos característicos de la mitad meridional (Kirk & Ridsdill-Smith, 1986).

En nuestro estudio sólo hemos registrado esta especie en el muestreo de primavera, tal como señala Janati-Idrissi (2000). Fenología primaveral que coincide con la hallada por Fatima (1995) en la región de Fès-Saïs. En la región de Ifran (Medio Atlas), Mohammed (1995) recolectó la especie entre febrero y junio. Su fenología en la Península Ibérica abarca de marzo a julio (Ruano *et al*., 1988; Martín-Piera y López-Colón, 2000; Agoiz-Bustamante, 2003). Especie univoltina (Klemperer, 1982). Las hembras ovipositan desde mayo hasta principios de julio. La nueva generación emerge entre enero y abril, con un pico generacional entre abril y junio.

Si bien hemos muestreado más localidades de pastizal (siete) que de bosque (tres), no hemos constatado, en el Atlas Medio, una decantación por uno u otro hábitat. A pesar de lo temporalmente distanciado (seis meses) entre los dos muestreos, el número de ejemplares colectados es similar, siempre en primavera, entre el pastizal y el bosque. En la Península Ibérica si muestra una clara preferencia por los pastizales (Lobo, 2007).

En cuanto a preferencias altitudinales se muestra como una especie montana sólo localizada entre los 1.805 (bosque: estación de Tizi-n-tretten) y los 2.043 metros (bosque: estación de Ain-Kahla), presente además en dos áreas intermedias de pastizal (Ain-Kahla y Mischliffen). En altitud, pues, parece relevar a *Onitis alexis*. Janati-Idrissi *et al.* (1999) la han colectado en el Medio Atlas, desde los 287 metros (Karia) hasta los 1.664 (Ifran) y Mohammed (1995) a 1.200 metros en Sidi-Issa, región de Ifran (Medio Atlas). En el Marruecos noroccidental, se localiza desde áreas litorales hasta la cota de los 1.000 metros (Haloti *et al.*, 2006). En nuestro muestreo, el peso seco de las colectas de *Onitis belial* (1,1 grs.) supone un 0,3 % de la biomasa total de los paracópridos.

En Marruecos, conforme a las citas recopiladas (25 registros), *Onitis belial* se distribuye: en una latitud comprendida entre los 30,33 y los 35,78 N; longitudinalmente entre los 2,33 y los 9,77 W. Desde el litoral mediterráneo hasta el Sahara, sin adentrarse en el desierto; hacia el oeste alcanzaría la costa atlántica hasta Mogador y hacia el este hasta Oujda. La cordillera del Atlas y sus estribaciones parecen ser el límite de su expansión hacia el sur. Janati-Idrissi *et al*. (1999) la señalan, en el Medio Atlas, como una de las especies dominantes por su biomasa.

● *Onitis ion* (Olivier, 1789)

Como la precedente, esta especie presenta una distribución circunscrita al Mediterráneo occidental y al norte de África (Marruecos, Argelia y Túnez), encontrándose también en Sicilia y Cerdeña (Baraud, 1985 y 1992; Paulian & Baraud, 1982; Agoglitta *et al.*, 2006). En la Península Ibérica se distribuye, preferentemente, en las áreas de influencia mediterránea (Báguena, 1967; Kirk & Ridsdill-Smith, 1986): presentando una distribución simpátrica con *Onitis belial.*

En nuestro estudio, *Onitis ion* muestra una fenología exclusivamente primaveral, coincidente con la que Ruiz (1995) ha registrado en la región de Ceuta (España), o con la mencionada por Kadiri (1989) para el Marruecos oriental. Sin embargo, Aguesse & Bigot (1979-1980), en Casablanca, registraron esta especie en enero y febrero. Por lo que se refiere a la Península Ibérica, en opinión de Rodríguez-Romo *et al.* (1988), se trataría de una especie invernoprimaveral. Controversia fenológica que podría explicarse en base a las variaciones climáticas, teniendo en cuenta que la pupación comienza en agosto (Martín-Piera y López-Colón, 2000), podrían sucederse emergencias tempranas si las condiciones son benignas. Las ovoposiciones sucederían en abril (Klemperer, 1982), desarrollándose un ciclo univoltino hasta la primavera siguiente. Se detecta un pico demográfico en abril y mayo (Sánchez-Piñero, 1994).

Se trata de una especie prácticamente exclusiva del pastizal (95 % de los ejemplares colectados, n = 21), con un solo registro en bosque a 2.043 metros de altitud (estación de Ain-Kahla). Por lo que respecta a su distribución altitudinal, puede considerarse que es una especie colina (premontana) que, en nuestro área de estudio, habita entre los 1.560 (Aguelmane-Azigza) y los 1.930 metros (Jbel Hebri), con la excepción forestal ya reseñada. Según Haloti *et al.* (2006) en el Marruecos noroccidental sería una especie montana, más abundante a 940 metros (Bab Taza). Cota, esta última, muy próxima a la registrada por Kadiri (1989) en el Marruecos oriental. En la Península Ibérica, preferentemente, se distribuye en pastizales (Lobo, 2007) entre los 50 y los 800 metros de altitud (Martín-Piera y López-Colón, 2000), un rango claramente menor. En nuestro muestreo, el peso seco de las colectas de *Onitis ion* (1,8 grs.) supone un 0,6 % de la biomasa total de los paracópridos. En base a las citas de esta especie (22) en Marruecos, *Onitis ion* se distribuiría entre los 30,33 y los 35,89 N, es decir, desde la costa mediterránea hasta las estribaciones del Sahara. Longitudinalmente, entre los 2,33 y los 9,58 W, de Oujda a la costa atlántica. Una distribución simpátrica, en Marruecos, con la de *Onitis belial* tal y como sucede en la Península Ibérica (Martín-Piera y López-Colón, 2000).

● *Onitis numida* Castelnau, 1840

Especie exclusivamente Paleártico-Norteafricana que se distribuye por Marruecos, Argelia, Túnez y Libia. Si bien Baraud (1985) recupera una antigua cita de la subespecie. *marginicollis* del Turquestán, el mismo autor (1992) reconoce que debe tratarse de un error. Su repartición en Marruecos fue detallada por Kocher (1958): zona nororiental y central, entre Oujda, Ceuta (España) y el Gran Atlas. Ruiz (1995), sin embargo, no la ha encontrado en Ceuta. Según Tauzin (1990) *Onitis numida* es una especie muy común en el Atlas Medio.

Por nuestra parte, sólo hemos colectado un ejemplar, en primavera, en un pastizal a 1.680 metros altitud (Tizi-n-tretten). Esta fenología primaveral coincide con la registrada por Fatima (1995) en Fès-Saïs, así como con la datada por Mohammed (1995) en la región de Ifran (Medio Atlas). En el Medio Atlas, Janati-Idrissi (2000) la registra entre febrero y julio entre los 287 y los 1.750 metros. Haloti *et al.* (2006), únicamente la registraron a 142 metros en Sidi Kacem. En la misma cordillera, Janati-Idrissi *et al*. (1999) lo han colectado desde los 287 metros (Karia) hasta los 1.664 m (Ifran). Por su parte, Kadiri (1989) registra un solo ejemplar, en el Marruecos oriental, en marzo y a 960 metros de altitud.

Según nuestra recopilación de datos (26 localidades), en Marruecos se distribuiría entre los 30,05 y los 34,69 N y entre los 4,02 y los 9,58 W. Es decir, latitudinalmente se encontraría entre la Península Tingitana y el Sahara, longitudinalmente entre Oujda y Agadir.

● *Cheironitis furcifer* (Rossi, 1792)

De distribución circunmediterránea, se encuentra prácticamente en todos los países ribereños, salvo Francia, así como en las ínsulas de Cerdeña, Sicilia e Islas Baleares. Se la conoce de España, Italia, antigua Yugoslavia, Albania, Grecia, Bulgaria, Turquía, Siria, Egipto, Libia, Túnez, Argelia y Marruecos (de la Fuente, 1926; Janssens, 1937; Schatzmayr, 1946; Mariani, 1959; Báguena, 1967; Baraud, 1977, 1985 y 1992; Martín-Piera, 1987; Tauzin, 1990; Ruiz, 1995; Agoglitta *et al.*, 2006). Si bien, recientes muestreos en Baleares (Martín-Piera y Lobo, 1992), sugerían la regresión de esta especie en el archipélago balear, como apuntan Martín-Piera y López-Colón (2000), una nueva revisión confirmaría la permanencia de estas poblaciones (Romero-Samper y Bajet, 2007), particularmente en la isla de Menorca.

En el área de estudio únicamente se encontró durante la primavera, fenología confirmada por varios autores en distintas regiones marroquíes: Mateu (1950) captura la especie en abril en Ifni; Dewhurst (1979-80) en mayo en Marrakech y Beni Mellal. Sin embargo, ese espectro fenológico, en otras zonas magrebíes, resulta estival: en Ceuta (España) ha sido capturada entre junio y agosto (Ruiz *et al*., 1993; Ruiz, 1995); en Casablanca en junio y julio (Aguesse & Bigot, 1979-80). Sin embargo, en Fès-Saïs (Fatima, 1995) se encuentra desde febrero hasta junio; lo mismo ocurre en la región de Ifran (Mohammed, 1995). Los registros de Kadiri (1989), en el Marruecos oriental, coinciden con esta fenología primavero-estival. Janati-Idrissi (2000) remarca su presencia, en el Medio Atlas, entre febrero y octubre, con un máximo poblacional en primavera. Se trata de una especie univoltina, cuya biología reproductiva fue estudiada por Goidanich (1961a y 1961b). Según este autor, los imagos emergerían en julio y agosto, pues la pupación tendría lugar durante el estío. Los más recientes registros disponibles de las Islas Baleares (Romero-Samper y Bajet, 2007) muestran una fenología primavero-estival.

Las preferencias ambientales que *Cheironitis furcifer* muestra en al área de estudio resultan significativas. Los únicos siete ejemplares colectados lo fueron únicamente durante la primavera y en cuatro estaciones de pastizal (Aguelmane-Azigza, Tizi-n-tretten, Ain-Leuh y Ain Kahla). Lo que viene a coincidir con lo observado en la Península Ibérica (Lobo, 2007). Hemos registrado la especie entre los 1.560 (pastizal de Aguelmane-Azigza) y los 1.895 metros de altitud (pastizal de Ain-Kahla), por encima de los 1.000 metros señalados por Kocher (1958) para el macizo central del Atlas. Janati-Idrissi *et al.* (1999) la han registrado, en el Medio Atlas, entre los 287 (Karia) y los 1.664 metros (Ifran). En la misma cordillera, Janati-Idrissi (2000) la registra entre los 287 y los 1.750 metros y Mohammed (1995) a 1.200 metros en Sidi-Issa, región de Ifran (Medio Atlas). Haloti *et al*. (2006) la han colectado, en el Marruecos noroccidental, entre los 142 y los 940 metros. Por lo que se refiere al Marruecos oriental, Kadiri (1989) únicamente colecta la especie a 960 metros de altitud. En nuestro muestreo, el peso seco de las colectas de *Cheironitis furcifer* (0,77 grs.) supone un 0,2 % de la biomasa total de los paracópridos.

Las citas recopiladas (23) nos permiten indicar que, en Marruecos, se distribuye a una latitud comprendida entre los 28,98 y los 35,72 N; longitudinalmente entre los 5,05 y los 10,06 W. Hacia el norte se encontraría entre la línea de Oujda a Azrou, alcanzando el litoral mediterráneo en la región de Ceuta, hacia el sur cerca de Guelmin. Hacia el oeste alcanzaría la costa atlántica en Sidi Ifni, hacia el norte en torno a Missour. En opinión de Tauzin (1990) se trataría de una especie poco común en Marruecos.

● *Cheironitis hungaricus* ssp. *irroratus* (Rossi, 1790)

Martín-Piera (1987) distinguió, bajo la polimórfica especie *Cheironitis hungaricus*, cuatro subespecies con un rango de distribución parcialmente solapado; entre ellas, *Cheironitis irroratus* (Rossi, 1790). Si bien no todos los autores están conformes con ese estatus (Baraud, 1977, 1985 y 1992; Lumaret, 1990). Habilitada pues como subespecie (Martín-Piera y López-Colón, 2000), *Cheironitis hungaricus* ssp. *irroratus* poblaría el Mediterráneo meridional (Martín-Piera, 1987; Lumaret, 1990): Península Ibérica, Italia meridional (Porta, 1932), Sicilia, Córcega, Cerdeña, Mallorca (Tenenbaum, 1915; de la Fuente, 1926; Báguena, 1967; Agoglitta *et al.*, 2006), Marruecos, Argelia, Túnez, Libia, Egipto, Siria, Cirenaica (costa noreste de Libia) y península del Sinaí (Schatzmayr, 1946; Kocher, 1958; Baraud, 1985; Martín-Piera, 1987; Martín-Piera y López-Colón, 2000). En opinión de Martín-Piera y Lobo (1992) es muy posible su extinción en las Baleares.

En nuestro estudio sólo hemos recolectado un ejemplar de este elemento surmediterráneo, en otoño, en hábitat de pastizal (estación de Aguelmane-Azigza), a 1.560 metros de altitud. Janati-Idrissi *et al.* (1999) la han registrado, en el Medio Atlas, entre los 287 metros (Karia) y los 1.664 (Ifran) y Janati-Idrissi (2000), en la misma cordillera, entre los 287 y los 1.750 metros. Haloti *et al*. (2006), en el Marruecos noroccidental, han encontrado esta especie desde el litoral (Moulay Bouselham) hasta casi los 1.000 metros (Bab Taza), siendo particularmente abundante a 142 metros (Sidi Kacem). En la misma cordillera, Janati-Idrissi (2000) la registra entre los 287 y los 1.750 metros, entre marzo y septiembre, con un máximo poblacional en verano. Fatima (1995), por su parte, registra una fenología primavero-estival para la región de Fès-Saïs. Mohammed (1995) menciona una fenología primavero-estival en Sidi-Issa, región de Ifran (Medio Atlas). En el Marruecos oriental, Kadiri (1989) registra la especie a 960 metros (Ain-Kerma), únicamente en julio. En la región de Ceuta (España), según Ruiz *et al*. (1993) y Ruiz (1995) el rango fenológico de esta especie abarca desde junio a octubre. Según este autor, se trata de una especie termófila que raramente se encuentra en altitud. Ello podría explicar por qué sólo hemos colectado un ejemplar, precisamente en la localidad situada a menor altura. La fenología estival también ha sido constatada por Lumaret (1990) en Córcega y por Ruano *et al.* (1988) en Albacete. Según Goidanich (1961a), la nidificación tiene lugar entre julio y septiembre. En nuestro muestreo, el peso seco de las colectas de esta especie (0,094 grs.) supone un 0,03 % de la biomasa total de los paracópridos.

En base a las referencias recopiladas (22 citas) *Cheironitis hungaricus* ssp. *irroratus* se distribuiría en Marruecos entre los 30,33 y los 35,72 N, es decir, desde la costa mediterránea hasta las estribaciones del Sahara. Longitudinalmente, entre Oujda y el litoral atlántico, entre 2,86 y 9,58 W. Es decir, coloniza todo Marruecos, conforme indican los registros de varios autores (Paulian & Villiers, 1939; Kadiri, 1989; Belaziz, 1995; Benslimane, 1995; Janati-Idrissi, 2000) salvo las regiones desérticas y con la restricción en

altura ya comentada (Kocher, 1958; Baraud, 1985), aunque en nuestro muestreo fue colectada a 1.560 metros. En la región de Ceuta (España), según Ruiz *et al*. (1993), sería la segunda especie más abundante, después de otro paracópri-do: *Euoniticellus fulvus*.

● *Bubas bison* (Linnaeus, 1767)
Especie circunmediterránea, con gravitación mediterráneo-occidental registrada en la Península Ibérica, archipélago balear, Francia, Córcega, Cerdeña, Sicilia, Italia, antigua Yugoslavia, Albania, Grecia (Mikšić, 1956; Balthasar, 1963; Báguena, 1967; Zunino, 1974; Paulian & Baraud, 1982; Baraud, 1992; Lobo y Martín-Piera, 1993; Martín-Piera y López-Colón, 2000; Agoglitta *et al.*, 2006), Marruecos, Argelia y Túnez (Mateu, 1950; Adam, 1979; Baraud, 1985; Tauzin, 1990).

En el Atlas Medio hemos registrado la especie predominantemente en octubre (83,33 %, n = 6), pero también en primavera. Fatima (1995) la registró de en Fès-Saïs, entre noviembre y marzo y Mohammed (1995), en la región de Ifran (Medio Atlas), entre noviembre y junio, con aisladas colectas en agosto. En la misma cordillera, Janati-Idrissi (2000) la registra entre noviembre y junio. En Ain-Kerma (Marruecos oriental), Kadiri (1989) únicamente cita la especie en febrero. La fenología otoñal, registrada en el presente estudio, coincide con la que *Bubas bison* presenta en Francia (Kirk, 1983; Lumaret & Kirk, 1991): de septiembre a mayo. Un ciclo univoltino (Klemperer, 1981) que oscila entre 7 y 11 meses. Por contra, en la Península Ibérica la fenología resulta inversa (Ruano *et al.*, 1988; Martín-Piera y López-Colón, 2000; Agoiz-Bustamante, 2003): un máximo poblacional en primavera (marzo-abril) y un pico demográfico más atenuado en otoño (noviembre-diciembre). Sin embargo, en latitudes más meridionales (Cádiz), los dos máximos demográficos se dan en diciembre y en febrero (Ávila *et al*., 1989). En el norte de África, la fenología se muestra claramente otoño-invernal: diciembre a marzo en Ceuta (Ruiz, 1995); noviembre a marzo en Casablanca (Marruecos) (Aguesse & Bigot, 1979-80).

Esta especie muestra una marcada preferencia por el pastizal (83 % de los ejemplares) frente al hábitat boscoso, lo que coincide con las observaciones de Lumaret (1990) y Lobo (2007), para Francia y la Península Ibérica respectivamente, quienes encontraron una marcada decantación de *Bubas bison* hacia medios abiertos o sotobosques aclarados. Altitudinalmente, hemos colectado la especie entre los 1.777 (pastizal de Ain-Leuh) y los 1.930 metros de altitud (pastizal de Jbel Hebri), con un solo ejemplar capturado en hábitat de bosque (estación de Tizi-n-tretten). Janati-Idrissi *et al.* (1999) la han registrado, en el Medio Atlas, entre los 287 metros (Karia) y los 1.664 (Ifran). También en esta cordillera, en Sidi-Issa, Mohammed (1995) la colecta a 1.200 metros. Según Kocher (1958) y Baraud (1985) en Marruecos coloniza hasta el Gran Atlas (cota de 2.000 metros). En el Marruecos noroccidental, Haloti *et al*. (2006) la han registrado desde el litoral hasta los 940 metros y en el Marruecos oriental (Kadiri, 1989) ha sido citada en la cota de los 960 metros (Ain-Kerma). En la Península Ibérica se comporta como una especie de baja altitud (Ávila y Pascual, 1988a; Rodríguez-Romo *et al.*, 1988), encontrándose desde áreas costeras hasta los pisos montanos, pero haciéndose menos frecuente a partir de los 1.200 metros (Martín-Piera y López-Colón, 2000). En nuestro muestreo, el peso seco de las colectas de *Bubas bison* (0,97 grs.) supone un 0,3 % de la biomasa total de los paracópridos.

Según nuestra recopilación de citas (42 localidades) *Bubas bison* se encontraría entre los 35,89 y los 29,55 N, y entre los 1,91 y los 9,72 W. Es decir, conforme indica Tauzin (1990), por todo el país.

● *Euoniticellus fulvus* (Goeze, 1777)
De amplia distribución euromediterráneo-turánica (Simonis, 1984), se encuentra \repartida por toda Europa centromeridional e insular, hasta Crimea y el Cáucaso (Miedviedev, 1965; Báguena, 1967; Paulian & Baraud, 1982; Baraud, 1992; Martín-Piera y López-Colón, 2000; Agoglitta *et al.*, 2006), así como desde Asia Menor (Siria, Líbano e Irán) hasta el Turquestán (Balthasar, 1963). En el norte de África se encuentra en todo el Magreb, alcanzando Egipto (Baraud, 1985). De las tres especies pertenecientes al género, comunes a Marruecos y a la Península Ibérica (Ávila *et al*., 1993), sólo *Euoniticellus fulvus* ha sido localizada en nuestro muestreo.

Su fenología es primaveral (98 % de los efectivos, n = 171), tal como señala Janati-Idrissi (2000), aunque se colectaron unos pocos ejemplares en octubre. En Fès-Saïs (Fatima, 1995) también es exclusivamente primaveral. Y en Ifran (Medio Atlas) mayoritariamente primaveral, con una sola colecta en agosto (Mohammed, 1995). En la Península Ibérica se encuentra de marzo a noviembre, con un máximo demográfico entre marzo y agosto (Bahillo de la Puebla *et al.*, 1988; Ruano *et al*., 1988; Bahillo de la Puebla, 1990; Martín-Piera y López-Colón, 2000; Agoiz-Bustamante, 2003; Bahillo de la Puebla y Martínez-Porres, 2003; Baselga y Novoa, 2004); si bien otros autores señalan un pico poblacional a comienzos de la primavera y otro en verano (Galante, 1979; Ávila y Pascual, 1988a). Fenología primavero-otoñal también señalada por Paulian (1959) y Paulian & Baraud (1982) para Francia. En la región de Ceuta (España) la fenología también es primavero-estival (Ruiz *et al*., 1993; Ruiz 1995), pudiendo encontrarse adultos entre marzo y octubre. Su ciclo biológico es univoltino.

Respecto al hábitat predilecto, esta especie se decanta por el pastizal (81 % de los ejemplares), encontrándose con menos frecuencia en localidades boscosas. Su presencia en hábitats boscosos se incrementa con la altitud, a 1.780 y 1.895 metros sólo se colectaron dos individuos, pero a 2.043 (estación de Ain-Kahla) se capturaron 31. Por el contrario, en el pastizal parece más abundante hasta los 1.926 metros (un 98% de los ejemplares ligados a los medios abiertos), prácticamente desapareciendo a 1.930 (sólo dos capturas). Esta preferencia por los biomas herbáceos, medios abiertos y cálidos, también ha sido constatada en diversas regiones mediterráneas de Europa (Lumaret & Kirk, 1987; Galante *et al.*, 1991; Martín-Piera *et al.*, 1992; Lobo, 2007).

La distribución altitudinal de *Euoniticellus fulvus*, en las diez localidades muestreadas, refleja un rango que abarca desde los 1.560 hasta los 2.043 metros. Límite que coincide con el señalado por Kocher (1958) y Baraud (1985) para Marruecos o por Martín-Piera y López-Colón (2000), como óptimo, para la Península Ibérica, si bien en Sierra Nevada puede llegar a los 2.500 metros (Ávila y Pascual, 1988a). En el Medio Atlas, Janati-Idrissi *et al.* (1999) la han registrado entre los 287 metros (Karia) y los 1.664 (Ifran).

Mohammed (1995), por su parte, a 1.200 metros en la región de Ifran (Medio Atlas). Sin embargo, en el muestreo realizado por Haloti *et al*. (2006) en el Marruecos noroccidental, se encuentra desde áreas litorales hasta la media montaña (940 metros). Cota próxima a la señalada por Kadiri (1989) para Berguent, en el Marruecos oriental. Por su parte, Ruiz (1995) la ha registrado en la región litoral de Ceuta (España). Su amplia repartición altitudinal abarcaría desde la costa hasta la alta montaña. En los Rhodopes bulgaros, se encontraría desde los 100 hasta los 1.450 metros (Pittioni, 1940; Mikšić, 1957; Zacharieva, 1965a; Lobo *et al*., 2007a y b). En nuestro muestreo el peso seco de las colectas de *Euoniticellus fulvus* (4,3 grs.) supone un 1,4 % de la biomasa total de los paracópridos.

Los registros bibliográficos de que disponemos (43 citas), nos indican que esta especie se distribuye entre los 30,36 y los 35,17 N y entre los 2,02 y los 9,61 W. Es decir, entre la costa mediterránea y el Sahara, y entre Oujda y el litoral atlántico. Es una especie muy común en Marruecos (Tauzin, 1990). Ruiz *et al*. (1993) consideran que se trata de la especie más común en las comunidades de Escarabeidos coprófagos de la región de Ceuta.

● *Caccobius schreberi* (Linnaeus, 1758)

Elemento Euroturánico con una amplia distribución en Europa, alcanzando Escandinavia (Baraud, 1992; Martín-Piera y López-Colón, 2000), presente también en Córcega (Paulian & Baraud, 1982) y Sicilia (Agoglitta *et al.*, 2006). En Asia hasta Kazajstán y Turquestán (Lumaret, 1990). Presente, asimismo, en todo el África Paleártica, desde Marruecos hasta Egipto (Baraud, 1985). Ampliamente distribuida en la Península Ibérica, pero ausente en las Islas Baleares (Martín-Piera, 1984).

En el Medio Atlas hemos localizado esta especie preferentemente en primavera (99%, n = 80), con una única colecta en otoño. Fenología primaveral coincidente con la mencionada por Fatima (1995) y Janati-Idrissi (2000) en Fès-Saïs. En Sidi-Issa, región de Ifran (Medio Atlas), la fenología datada es exclusivamente primaveral (Mohammed, 1995). Como señalan Martín-Piera y López-Colón (2000) su actividad estacional comienza en primavera, prologándose durante el verano, más raramente en el otoño, coincidiendo con lo expresado por Paulian (1959), Paulian & Baraud (1982), Bahillo de la Puebla *et al*. (1988), Ruano *et al*. (1988). En la Península Ibérica puede presentar dos máximos demográficos, uno en primavera y otro en verano (Galante, 1979; Martín-Piera, 1984; Bahillo de la Puebla, 1990). En la región de Ceuta (España) se muestra activa entre marzo y agosto (Ruiz, 1995). Idéntica fenología presenta en Cádiz (Ávila *et al*., 1989). En el mediterraneo francés se encuentra tanto en como en otoño (Lumaret & Kirk, 1987).

Caccobius schreberi no parece mostrar una preferencia clara por el pastizal o por el bosque en el área de estudio, siendo el número de ejemplares colectados en hábitats abiertos ligeramente superior al hallado en los cerrados (46 frente a 34 ejemplares, respectivamente). En la Península Ibérica si parece decantarse por los medios abiertos (Galante *et al*., 1991; Lobo, 2007). En Francia (Lumaret & Kirk, 1987) se decanta por la garriga baja.

En el área de estudio, su distribución altitudinal abarca desde los 1.560 hasta los 2.050 metros, habiéndose recolectado en nueve de las diez estaciones, excepto en el pastizal de Mischliffen. Los efectivos decrecen tanto a menor altitud como en cotas más altas, siendo mayores entre los 1.895 metros (estación de Ain-Kahla: pastizal) y los 2.043 metros (estación de Ain-Kahla: bosque). En Marruecos, según Kocher (1958), no superaría los 1.600 metros en el Atlas Medio, cota ampliamente superada en nuestro muestreo. Janati-Idrissi *et al.* (1999) y Janati-Idrissi (2000) la han registrado, en el Medio Atlas, entre los 287 metros (Karia) y los 1.750 metros (Boulemane). En esta última región, concretamente en Sidi-Issa, Mohammed (1995) colectó la especie a 1.200 metros. Se trata de una especie eminentemente montana, como corroboran las escasas capturas en zonas litorales (Ruiz, 1995; Haloti *et al*., 2006). En el Marruecos noroccidental, estos últimos autores registraron sus máximos demográficos en Bab Taza, a 940 metros de altitud. En la Península Ibérica su límite altitudinal crece hacia el sur: 1.700 metros en el Sistema Central (Lobo, 1992b); 2.200 en Sierra Nevada (Ávila y Pascual, 1988a). En los Rhodopes bulgaros, se encontraría desde los 150 hasta los 2.000 metros (Pittioni, 1940; Mikšić, 1957; Zacharieva, 1965a; Lobo *et al*., 2007b). En nuestro muestreo y en conjunto (primavera y otoño), el peso seco de las colectas de *Caccobius schreberi* (0,56 grs.) supone un 0,2 % de la biomasa total de los paracópridos.

Las citas recopiladas (46 registros) nos permiten indicar que, en Marruecos, *Caccobius schreberi* se encuentra entre los 30,92 y los 35,89 N (desde la costa mediterránea hasta regiones presaharianas), y entre los 1,91 y 7,76 W (desde Oujda hasta el litoral septentrional atlántico). Se trata, en fin, de una especie bien repartida por todo Marruecos (Tauzin, 1990).

● *Euonthophagus crocatus* (Mulsant & Godart, 1870)

La distribución Paleártica de esta especie parece quedar restringida al Magreb (Marruecos, Argelia, Túnez y Libia) (Baraud, 1985 y 1992; Schoolmeesters, 1995), además de Sicilia y Calabria (extremo sur de la península Itálica) (Ahrens, 1994). Si bien varios autores (d'Orbigny, 1898; Cobos, 1949; Báguena, 1967; Baraud, 1977, 1985 y 1993) mantienen citas para le Península Ibérica, la falta de recientes registros las hacen dudosas, cuando no -si acaso- revelan una posible extinción (Martín-Piera, 1983 y 1984; Martín-Piera y López-Colón, 2000).

Nuestro estudio muestra que la fenología de la especie, en el Medio Atlas, resulta manifiestamente primaveral (99,9 % de los individuos, n = 2.070), con una mínima representación en otoño (2 únicos ejemplares). Fenología coincidente con la hallada por Janati-Idrissi (2000) en el Medio Atlas, y por Kadiri (1989) en el Marruecos oriental: máximos poblacionales entre abril y mayo, mínimos en febrero y julio. En Fès-Saïs, Fatima (1995) recolectó la especie entre febrero y mayo; coincidiendo con los datos obtenidos por Mohammed (1995) en Sidi-Issa (región de Ifran, Medio Atlas). La aparición de escasos individuos en otoño, en octubre o noviembre, no parece ser un fenómeno extraño en el área magribínica (Ruiz, 1995). Martín-Piera (1984) considera la fenología de esta especie, en Marruecos, claramente inverno-primaveral. En Ceuta (España) se muestra más primavero-estival (Ruiz *et al*., 1993; Ruiz, 1995), con un máximo poblacional entre marzo y abril, mostrándose activos los adultos hasta agosto.

En el Atlas Medio, la hemos colectado preferentemente en biomas abiertos (87,3 % de los efectivos), con una

menor representación en áreas boscosas (263 ejemplares). En la región de Ceuta (Ruiz, 1995) y en la Península Ibérica (Lobo, 2007) también se decanta por hábitats herbáceos. En nuestro muestreo y, en conjunto (primavera y otoño), el peso seco de las colectas de *Euonthophagus crocatus* (45,7 grs.) supone un 14,5 % de la biomasa total de los paracópridos, tratándose del tercer paracóprido en importancia, según la abundancia, y del sexto según la biomasa.

Euonthophagus crocatus se distribuye, altitudinalmente, a lo largo de las diez estaciones muestreadas: desde los 1.560 hasta los 2.050 metros. No pareciendo mostrar preferencia por un determinado rango de cotas. Janati-Idrissi *et al*. (1999) la han registrado, en el Medio Atlas, entre los 287 metros (Karia) y los 1.664 (Ifran). Y Mohammed (1995) a 1.200 metros en Ifran, en la misma cordillera. Por su parte, Kadiri (1989), en el Marruecos oriental, señala esta especie para la cota de los 960 metros (Ain-Kerma). A tenor de los datos ofrecidos por Haloti *et al*. (2006), en Marruecos parece clara su preferencia montana.

Conforme a nuestra recopilación de datos (47 localidades), este elemento magrebí se distribuiría por todo el país, exceptuando las regiones saharianas, conforme indican Kocher (1958) y Baraud (1985). Latitudinalmente se encuentra entre los 29,7 y los 35,91 N; longitudinalmente entre los 1,93 y los 9,71 W.

● *Onthophagus (Parentius) atricapillus* D'Orbigny, 1908
Se trata de una especie cuya corología se restringe a Marruecos (Kocher, 1958; Baraud, 1985 y 1987; Martín-Piera, 1986; Ruiz, 1995). Su estatus taxonómico resulta incierto y ha sido ampliamente debatido: mientras que Baraud (1985, 1987 y 1992) la considera una especie válida, para Martín-Piera (1986) se trataría de una subespecie de *Onthophagus punctatus*.

En el área de estudio la fenología de este elemento magrebí (La Greca, 1964) es predominantemente otoñal (96,3 % de los individuos, n = 295), con una escasa representación en mayo. En el Medio Atlas, Janati-Idrissi (2000) la registró exclusivamente durante febrero. La misma fenología ha sido registrada por Ruiz (1995) en la región de Ceuta (España). Sin embargo, en Añadir, ha sido colectada en marzo (Baraud, 1987) y es que, en opinión del citado autor, podría tratarse de una especie bivoltina. En la Península Ibérica, la fenología de *Onthophagus punctatus* resulta primaveral, excepto en las áreas donde se asocia a las heces de conejo, donde pasa a ser otoñal (Martín-Piera y López-Colón, 2000).

Su hábitat predilecto es el pastizal (98,6 % de los efectivos); sólo colectamos cuatro ejemplares en dos de las tres estaciones correspondientes a áreas boscosas. Si bien se encuentra entre ambos extremos altitudinales del muestreo realizado, parece ser más abundante en la cota menor (1.560 metros, estación de Aguelmane-Azigza: 70,8 % de las capturas). A partir de los 1.926 metros (estación de Mischliffen) la especie se hace más escasa. Esta distribución altitudinal coincide con la señalada por Kocher (1958) y Baraud (1985) para el Atlas Medio. Janati-Idrissi *et al.* (1999) y Janati-Idrissi (2000) la han registrado, en el Medio Atlas, únicamente a 1.660 metros (Boulemane). En el resto del Magreb, puede alcanzar zonas litorales (Ruiz, 1995). En nuestro muestreo el peso seco de las colectas de *Onthophagus atricapillus* (1,5 grs.) supone un 0,5 % de la biomasa total de los paracópridos.

En Marruecos, (18 citas) se encuentra entre los 30,33 y los 35,78 N: desde las estribaciones del Sahara hasta, puntualmente, la costa mediterránea. Longitudinalmente entre los 4,25 y los 9,58 W: entre el Rif y Agadir.

● *Onthophagus* (*Parentius*) *punctatus* ssp. *hispanicus* Baraud, 1963
En opinión de Baraud (1985), las citas marroquíes de *Onthophagus punctatus* corresponderían, en realidad, a *Onthophagus atricapillus*. Si bien este mismo autor mantiene la distribución íbero-marroquí (únicamente en Tánger) de *Onthophagus punctatus*. Según Martín-Piera (1986) se trataría de un endemismo ibérico. Sin entrar en disquisiciones taxonómicas, en este estudio optamos por tratar separadamente ambos taxa (*Onthophagus atricapillus* y *Onthophagus punctatus* ssp. *hispanicus*), por cuanto observamos una clara diferenciación morfológica entre los ejemplares capturados de ambos taxones en discusión.

Sólo registramos dos ejemplares en primavera, fenología que concuerda con la ofrecida para la Península Ibérica (Galante *et al.*, 1989; Martín-Piera y López-Colón, 2000), donde también puede mostrar un máximo demográfico en otoño (Martín-Piera, 1984) y encontrarse hasta en diciembre (Bahillo de la Puebla, 1990). Ejemplares colectados exclusivamente en los dos pastizales de menor altura (Aguelmane-Azigza a 1.560; Tizi-n-tretten a 1.680 metros). Mientras que *Onthophagus atricapillus* se muestra como una especie relativamente común y frecuente, *Onthophagus punctatus* es poco abundante, tal como sucede en la región de Ceuta (Ruiz, 1995). En nuestro muestreo y en conjunto (primavera y otoño), el peso seco de las colectas de *Onthophagus punctatus* ssp. *hispanicus* (0,01 grs.) supone un 0,004 % de la biomasa total de los paracópridos.

Si bien las citas son escasas y puntuales (14 citas), salvando la mencionada discusión taxonómica, en Marruecos *Onthophagus punctatus* ssp. *hispanicus* se distribuiría entre la ribera mediterránea y la cordillera del Atlas (30,33 a 35,91 N), y entre Rif y la costa atlántica (4,25 a 9,77 W).

● *Onthophagus (Trichonthophagus) hirtus* (Illiger, 1803)
Endemismo íbero-marroquí (Baraud, 1985 y 1992; Martín-Piera y López-Colón, 2000). En la Península Ibérica, esta especie parece ocupar la franja meridional, aunque existen citas de la septentrional (Seabra, 1907; de la Fuente, 1926; Ladeiro, 1950) que no han sido confirmadas.

En el Atlas Medio es una especie eminentemente primaveral (99,3 % de los ejemplares, n = 1.610), con sólo 11 capturas durante el otoño, datos que coinciden con los aportados por Janati-Idrissi (2000) para la misma cordillera. Fatima (1995), en Fès-Saïs, señala una fenología invierno-primaveral. En la Península Ibérica, también sería primaveral (Martín-Piera, 1984; Ávila *et al*., 1989; Hidalgo *et al*., 1998b). Asimismo, según nuestro estudio, muestra una marcada preferencia por los biomas abiertos (79,2 %) frente a los cerrados, tal como sucede en la Península Ibérica (Lobo, 2007).

Su rango de distribución altitudinal abarca, en el área de estudio, desde los 1.560 hasta los 2.050 metros encontrándose en todas las localidades, tanto de pastizal como de bosque. Los máximos poblacionales se dan entre los pastizales de Ain-Leuh (1.777 metros) y los cedrales de Ain-Kahla (2.043 metros). Janati-Idrissi *et al.* (1999) y

Janati-Idrissi (2000) la han registrado, en el Medio Atlas, entre los 287 metros (Karia) y los 1.664 (Ifran). En el Marruecos noroccidental (Haloti *et al*., 2006) se muestra más abundante en cotas bajas, entre los 58 (Souk El Arbaa) y los 142 metros (Sidi Kacem). En la Península Ibérica sólo alcanza los 1.000 metros (Hidalgo y Cárdenas, 1994). En nuestro muestreo y en conjunto (primavera y otoño), el peso seco de las colectas de *Onthophagus hirtus* (18,5 grs.) supone un 5,9 % de la biomasa total de los paracópridos.

En base a las referencias recopiladas (29 citas) en Marruecos se encontraría entre los 31,28 y los 35,78 N y entre los 4,96 y los 9,77 W. Es decir, desde el litoral mediterráneo hasta el Atlas, y desde el Medio Atlas hasta la costa atlántica.

● *Onthophagus (Palaeonthophagus) latigena* d'Orbigny, 1897

Otro endemismo íbero-marroquí propio de la mitad centro-meridional peninsular (Martín-Piera et Zunino, 1985; Baraud, 1985 y 1992; Sandoval y Ávila, 1989; Martín-Piera y López-Colón, 2000), con recientes registros en la meseta leonesa (Delgado y Salgado, 1982). En Marruecos alcanzaría las estribaciones occidentales de la cordillera del Atlas (Baraud, 1985).

En el muestreo realizado en el Atlas Medio sólo colectamos un individuo durante mayo en zona de pastizal (estación de Ain-Leuh, a 1.777 metros de altitud). En España su fenología es otoño-invernal (Ruano *et al*., 1988; Martín-Piera y López-Colón, 2000), si bien parte de los adultos pueden emerger en abril (Ávila *et al*., 1988b). En cuanto a su distribución altitudinal, en Iberia, se sitúa entre los 600 y los 1.000 metros, pudiendo alcanzar los 1.480 (Ruano *et al*., 1988). Su hábitat dominante, en la Península Ibérica, es el encinar termomediterráneo (Martín-Piera, 1984). La captura de un solo ejemplar en nuestro estudio podría explicarse por la ausencia de muestreos invernales pero, también por la extrema especialización trófica de esta especie hacia el excremento de conejo.

Según nuestra matriz de datos (8 citas), *Onthophagus latigena* se localizaría entre los 33,02 y los 34,25 N y entre los 3,97 y 5,38 W. Es decir, en el área del Medio Atlas marroquí.

● *Onthophagus (Trichonthophagus) maki* (Illiger, 1803)

Elemento propio de climas mediterráneos (Kirk & Ridsdill-Smith, 1986), su distribución Mediterráneo-occidental (La Greca, 1964) engloba la Península Ibérica (España y Portugal), Francia, Italia y el Magreb (Marruecos, Argelia, Túnez y Libia) (d'Orbigny, 1898; Mateu, 1950; Kocher, 1958; Paulian & Baraud, 1982; Martín-Piera, 1984; Baraud, 1985 y 1992; Tauzin, 1990; Ruiz, 1995; Martín-Piera y López-Colón, 2000).

En el área de estudio presenta una fenología marcadamente primaveral (99,5 % de los ejemplares, n = 1.642), con sólo nueve individuos registrados durante el otoño. Esta fenología coincide con la hallada por Janati-Idrissi (2000) en la misma zona, así como con la aportada por Ruiz (1995) para la región de Ceuta (España), donde también se presenta en verano (Ruiz *et al*., 1993), y en Fès-Saïs por Fatima (1995), así como con la mencionada para la Península Ibérica por autores varios (Martín-Piera, 1984; Ávila y Pascual, 1988a; Cartagena y Viñolas, 2004). Por su parte, Janati-Idrissi *et al*. (1999) la registran, en el Medio Atlas, entre febrero y mayo. Algo similar a lo datado en el Marruecos oriental (Kadiri, 1989), donde se encuentra desde febrero hasta julio. Mohammed (1995), en el Medio Atlas (Sidi-Issa), la registra entre febrero y junio, con un único ejemplar datado en noviembre. En la Francia mediterránea (Lumaret & Kirk, 1987) se encuentra entre primavera y otoño.

Igual de significativa resulta su preferencia por los pastizales (80,5 % de los ejemplares), en detrimento de las áreas boscosas (321 ejemplares). También en la Península Ibérica presenta poblaciones abundantes en medios abiertos y termófilos (Martín-Piera y López-Colón, 2000; Lobo, 2007). En Francia, en cambio, es un elemento típico de las garrigas (Lumaret, 1978; Lumaret & Kirk, 1987).

Altitudinalmente, hemos encontrado esta especie en las diez localidades muestreadas, presentando sus mayores efectivos (un 96,4 % del total) entre los 1.777 (estación de Ain-Leuh: pastizal) y los 2.043 metros (estación de Ain-Kahla: bosque). En Marruecos, según Kocher (1958), alcanza los 2.000 metros en la cordillera del Atlas. En un estudio realizado en el Medio Atlas (Janati-Idrissi *et al*., 1999), se trata de la especie dominante, en cuanto a número de efectivos, en Ifran (1.664 metros). Mohammed (1995) la colecta a 1.200 metros en el Medio Atlas (región de Ifran). Haloti *et al.* (2006) la registran hasta los 1.000 metros, siendo más frecuente en el área litoral (Moulay Bouselham). Por su parte, Kadiri (1989) únicamente registra la especie a 960 metros (Berguent), en el Marruecos oriental. En la Península Ibérica, su repartición altitudinal varía según las zonas, ofreciendo un amplio rango: desde áreas costeras hasta los 2.200 metros (Ávila y Pascual, 1988a y 1988b; Lobo, 1992b; Martín-Piera y López-Colón, 2000). En Sierra Nevada (España), los máximos poblacionales se sitúan entre los 700 y los 1.400 metros (Ávila y Pascual, 1988a y 1988b), cotas inferiores a aquellas en las que hemos hallado la especie en este estudio. En nuestro muestreo, en conjunto (primavera y otoño), el peso seco de las colectas de *Onthophagus maki* (16,4 grs.) supone un 5,2 % de la biomasa total de los paracópridos.

Se trata de una especie bastante bien catalogada en Marruecos (47 citas), que se extendería por todo el país, exceptuando el Sahara (Baraud, 1985): entre los 29,38 y los 35,89 N, y entre los 2,41 y los 10,17 W, si bien, Tauzin (1990) la considera poco común.

● *Onthophagus (Palaeonthophagus) marginalis* ssp. *andalusicus* Waltl, 1835.

Subespecie endémica de la Península Ibérica (Preudhomme de Borre, 1886; D'Orbigny, 1898; Seabra, 1907; de la Fuente, 1926; Ladeiro, 1950; Carrión, 1961; Báguena, 1967; Martín-Piera, 1984; Martín-Piera y Veiga, 1985; Ávila *et al*., 1989; Galante *et al*., 1989; Lobo *et al*., 1997), Italia (Carpaneto, 1975) y el Magreb (Marruecos, Argelia y Túnez) (Martín-Piera & Zunino, 1981; Martín-Piera, 1984; Baraud, 1985). Citada también de Sicilia (Agoglitta *et al.*, 2006). Un elemento, en fin, de corología mediterráneo-turánica (Martín-Piera & Zunino, 1981).

Muy abundante durante la primavera en la zona de estudio (99,7 % de los individuos, n = 1.769), colectándose sólo cinco ejemplares en otoño. Janati-Idrissi *et al*. (1999) y Janati-Idrissi (2000), en sendos estudios realizados en el Medio Atlas, concluyeron que se trataba de la especie do-

minante (tanto en número como en biomasa) durante febrero/marzo y junio. Por su parte, Fatima (1995) la registró entre febrero y mayo, en Fès-Saïs. Mohammed (1995), también en el Medio Atlas (Sidi-Issa, región de Ifran), registra una fenología predominantemente primaveral, con escasas colectas en agosto y algunas más en febrero. Por lo que se refiere al Marruecos oriental (Kadiri, 1989) ha sido citada de abril y julio, decreciendo los registros conforme avanza el estío. En la Península Ibérica, la fenología es primavero-estival, siendo siempre poco abundante (Martín-Piera y López-Colón, 2000).

Muestra también una marcada preferencia por biomas abiertos (84,8 % de los ejemplares), aunque también se puede encontrar en los boscosos cuando se incrementa la altitud. Esta preferencia ambiental por los pastizales ha sido igualmente constatada en la Península Ibérica (Martín-Piera, 1984; Martín-Piera y López-Colón, 2000; Lobo, 2007) e Italia (Carpaneto, 1975).

Hemos registrado esta subespecie en las diez localidades muestreadas. Los máximos poblacionales, por lo que se refiere a los hábitats herbáceos, se localizan entre los 1.777 (estación de Ain-Leuh) y los 1.930 metros (estación de Jbel Hebri). En las tres estaciones boscosas, sin embargo, su número va creciendo en altitud hasta alcanzar un máximo de 245 ejemplares a 2.043 metros (estación de Ain-Kahla). Janati-Idrissi *et al.* (1999) la han registrado, en el Medio Atlas, entre los 571 metros (Fès-Saïs) y los 1.664 (Ifran). Y en la misma cordillera, Mohammed (1995) a 1.200 metros (Sidi-Issa). Kadiri (1989) la ha registrado, en el Marruecos oriental y siempre en bajo número, entre los 110 y los 960 metros de altitud. En Marruecos llegaría a encontrarse hasta los 2.650 metros (Baraud, 1985). En la Península Ibérica, según Martín-Piera y López-Colón (2000), colonizaría cotas altitudinales muy bajas. Lo que concuerda con los registros de Haloti *et al*. (2006) en el Marruecos noroccidental, donde no se encontraría más allá de los 286 metros. En Italia (Carpaneto, 1975), en cambio, la subespecie nominal coloniza pastizales subalpinos. En nuestro muestreo el peso seco de las colectas de *Onthophagus marginalis* ssp. *andalusicus* (56,1 grs.) supone un 17,7 % de la biomasa total de los paracópridos siendo el primer paracóprido en importancia. en lo que a biomasa se refiere. En varias localidades del Medio Atlas (Missour, Elhajeb) se ha confirmado la dominancia en biomasa de esta especie (Janati-Idrissi *et al*., 1999).

Conforme a nuestra recopilación de datos (33 citas), en Marruecos se distribuiría prácticamente por todo el país, salvo las regiones pre-saharianas: entre los 30,08 y los 35,52 N, y entre los 2,93 y los 9,77 W. Tauzin (1990) la considera común en la costa atlántica.

● *Onthophagus (Palaeonthophagus) nebulosus* Reiche, 1864

Especie saharaui (Marruecos, Argelia, Túnez, Libia, Egipto) que se extiende hasta Siria, Península Arábiga e Irak (Mateu, 1950; Baraud, 1985). En nuestro muestreo del Medio Atlas es más frecuente, dentro de su rareza, durante la primavera (87,5 % de los efectivos, n = 8), habiéndose colectado un solo ejemplar en octubre. La fenología de esta especie, en el Marruecos oriental (Kadiri, 1989), sería primavero-estival. En cuanto al hábitat, sólo coloniza los pastizales, mayoritariamente los de baja altura (1.560 metros, estación de Aguelmane-Azigza); un único individuo fue registrado, en primavera, a 1.895 metros (estación de Ain-Kahla). Según Baraud (1985) colonizaría hasta los 2.000 metros. En el Marruecos oriental, Kadiri (1989) registra la especie entre los 920 y los 1.310 metros (Bou-Arfa), siendo más abundante conforme asciende la cota. En conjunto (primavera y otoño), el peso seco de las colectas de *Onthophagus nebulosus* (0,17 grs.) supone solo un 0,054 % de la biomasa total de los paracópridos.

Las reseñas recopiladas no son escasas (42 citas): desde los 28,98 a los 34,84 N y desde los 1,97 a los 10,17 W. Longitudinalmente por todo el país; latitudinalmente desde el Rif, sin alcanzar la costa mediterránea, hasta las estribaciones del Sahara. Parece más frecuente en el sur del país.

● *Onthophagus (Parentius) nigellus* (Illiger, 1803)

Este endemismo Íbero-magrebí (La Greca, 1964), se distribuye por la Península Ibérica (España y Portugal) (Seabra, 1907; Cobos, 1949; Báguena, 1967; Martín-Piera, 1984 y 1986; Ávila y Pascual, 1987a y 1988b; Baraud, 1992; Hidalgo y Cárdenas, 1994; Hidalgo *et al*., 1998b) y el norte de África (Marruecos, Argelia y Túnez) (Kocher, 1958; Baraud, 1985; Martín-Piera, 1986; Tauzin, 1990; Ruiz, 1995). Varios autores coinciden en señalar que se trata de una especie poco frecuente, si bien Hidalgo y Cárdenas (1994) la consideran abundante en las serranías subéticas ibéricas.

Únicamente hemos capturado un ejemplar en mayo y en zona de pastizal (estación de Aguelmane Azigza, 1.560 metros). En el Medio Atlas, Janati-Idrissi (2000) la registró entre febrero y septiembre, con un máximo demográfico en primavera, identifica fenologia que la señalada por Fatima (1995) para Fès-Saïs. En Sidi-Issa, región de Ifran (Medio Atlas), Mohammed (1995) lo colectó entre febrero y abril. En la región de Ceuta (España), Ruiz (1995) registró esta especie en junio, julio y octubre. En la Península Ibérica, donde también se decanta por medios abiertos (Lobo, 2007), su fenología sería primavero-estival, prolongando su actividad hasta el otoño (Ávila y Pascual, 1988a; Martín-Piera y López-Colón 2000). Hidalgo y Cárdenas (1994) indican, para las serranías subéticas, un máximo demográfico en otoño.

Respecto a su distribución altitudinal, en el Marruecos noroccidental (Haloti *et al*., 2006) encuentran su máximo poblacional a 142 metros (Sidi Kacem). Janati-Idrissi *et al.* (1999) la han registrado, en el Medio Atlas, entre los 287 metros (Karia) y los 571 (Fès-Saïs), cotas ampliamente rebasadas en los muestreos de Mohammed (1995) en Ifran (Medio Atlas) en donde se encuentra a 1.200 metros. En la Península Ibérica se encuentra entre el nivel del mar y los 1.300 metros (Ávila y Pascual, 1988a; Martín-Piera y López-Colón 2000). El peso seco de las colectas de *Onthophagus nigellus* (0,007 grs.) supone solo un 0,002 % de la biomasa total de los paracópridos.

Las escasas referencias recopiladas en nuestra matriz de datos (22 citas) indican una repartición puntual por casi todo Marruecos, no encontrándose al sur de la cordillera del Atlas: entre los 31,63 y los 35,91 N y los 2,75/8,7 W.

● *Onthophagus (Palaeonthophagus) opacicollis* Reitter, 1893

Elemento Paleártico que coloniza toda la cuenca Mediterránea europea, el Magreb (Marruecos, Argelia y Túnez), Asia

Menor, Próximo Oriente e Irak (Balthasar, 1963; Paulian & Baraud, 1982; Baraud, 1985 y 1992; Rahola, 1985). Citado de Sicilia (Agoglitta *et al.*, 2006). Corológicamente se trata de un elemento Holomediterráneo o Íbero-mediterráneo-turánico (La Greca, 1964).

De carácter omnipresente y generalista, en nuestro muestreo hemos detectado esta especie tanto en otoño (74 % de las colectas, n = 925) como en primavera (26%). Janati-Idrissi (2000) señala, para el Medio Atlas, los mismos picos demográficos, pero invertidos. Fatima (1995) sólo registra la especie en primavera, en la región de Fès-Saïs. En la región de Ifran (Medio Atlas), Mohammed (1995) registra una fenología inversa a la hallada por nosotros: un mayor número de efectivos en primavera y escasísimas colectas en otoño. En cambio, Kadiri (1989) sólo encuentra la especie en febrero en Ain-Kerma (Marruecos oriental). En la Península Ibérica se encuentra a lo largo de todo el año (Martín-Piera y López-Colón, 2000). En Francia presenta dos máximos demográficos (Lumaret, 1978; Paulian & Baraud, 1982), uno primavero-estival y otro otoñal.

Aunque mayoritariamente hemos localizado esta especie en zonas de pastizal (78 % de los ejemplares), no es despreciable su presencia en áreas boscosas (202 ejemplares). Según Lumaret (1978) muestra preferencia por medios abiertos con escasa cobertura vegetal.

Altitudinalmente la hemos registrado en todas las cotas, siendo más abundante entre los 1.777 (estación de Ain-Leuh) y los 1.926 metros (estación de Mischliffen), intervalo en el que se colectaron un 77 % de los efectivos totales. Janati-Idrissi *et al.* (1999) la han registrado, en el Medio Atlas, entre los 287 metros (Karia) y los 1.664 (Ifran) y Mohammed (1995) a 1.200 metros en Sidi-Issa (Medio Atlas). En el Marruecos oriental, Kadiri (1989) únicamente la registró a 960 metros (Ain-Kerma), pero no en cotas superiores. En la Península Ibérica no supera los 1.300 metros (Martín-Piera y López-Colón 2000), siendo muy abundante en horizontes basales de influencia marítima (Ávila *et al*., 1989). Sin embargo, en el Marruecos noroccidental Haloti *et al*. (2006) constataron una distribución más montana que litoral. En nuestro muestreo el peso seco de las colectas de *Onthophagus opacicollis* (20,35 grs.) supone un 6,4 % de la biomasa total de los paracópridos.

Las 25 citas recopiladas localizan esta especie los 31,16 y los 35,11 N y, longitudinalmente, entre los 4,01 y los 7,92 W, es decir, por el Rif y la cordillera del Atlas. Alcanza la costa atlántica, pero no la mediterránea. En opinión de Baraud (1985) la distribución de *Onthophagus opacicollis* en Marruecos parece restringida al Atlas. Según Tauzin (1990) es muy frecuente en el Atlas Medio.

● *Onthophagus (Palaeonthophagus) similis* (Scriba, 1790)
Elemento Europeo-Mediterráneo que coloniza toda la cuenca Mediterránea, Europa central, sur de Suecia, Islas Bálticas (Landin, 1959) y Británicas (Johnson, 1967), todo el Magreb (Baraud, 1985), llegando hasta Irán e Irak (Palestrini, 1981; Paulian & Baraud, 1982). Agoglitta *et al.* (2006) lo citan de Sicilia.

En nuestro estudio hemos registrado esta especie tanto en primavera (52, 8 % de los ejemplares, n = 582) como en otoño (47,3 %). Janati-Idrissi (2000), en el Medio Atlas, sólo la colectó durante la primavera y, en la región de Fès-Saïs, Fatima (1995) la colectó en abril. Mohammed (1995), en la región de Ifran (Medio Atlas), mayoritariamente en mayo, con puntuales registros en diciembre y febrero. Por su parte, Kadiri (1989) únicamente la registró, en el Marruecos oriental, en febrero y en mayo. En la región de Ceuta (España) está presente durante casi todo el año (Ruiz, 1995), exceptuando septiembre, siendo más abundante en noviembre-diciembre, marzo y finales de junio y resultando escasa durante el verano (Ruiz *et al*., 1993). En Chiclana de la Frontera (Cádiz) también se dan tres máximos poblacionales (Ávila *et al*., 1989): febrero, mayo y diciembre. Si bien, en la Península Ibérica, lo común es que esos tres picos demográficos se reduzcan a dos, uno primavera-estival y otro, más atenuado, en otoño tal y como parece suceder en el Medio Atlas (Galante, 1979; Salgado, 1983; Ávila, 1984; Martín-Piera, 1984; Ávila y Pascual, 1988b; Bahillo de la Puebla *et al.*, 1988; Ruano *et al*., 1988; Galante y Rodríguez-Menéndez, 1989; Bahillo de la Puebla, 1990; Galante *et al*., 1991; Martín-Piera y López-Colón 2000; Baselga y Novoa, 2004; Romero-Samper, 2007a).

Su carácter generalista se manifiesta también en cuanto al tipo de hábitat se refiere. Así, hemos colectado *Onthophagus similis* tanto en zonas de pastizal (54,8 %) como en aquellas boscosas (45,2 % de los individuos). Se trata, en la Península Ibérica, de una de las especies más características de los medios abiertos (Baz, 1988; Galante *et al*., 1991; Martín-Piera *et al*., 1992; Lobo, 2007), resultando menos abundante en los medios forestales (Martín-Piera y López-Colón 2000), tal y como hemos constatado en el presente estudio.

Por lo que se refiere a su repartición altitudinal, en nuestro estudio hemos registrado esta especie en todas las localidades: entre los 1.560 y los 2.050 metros. Por cotas, su presencia resultó más frecuente entre los 1.777 (estación de Ain-Leuh) y los 1.895 metros (estación de Mischliffen) con un 86,4 % de los efectivos totales (503 de 582 ejemplares). No obstante, remarcando ese carácter generalista ya mencionado, alcanza la cota máxima (2.050 metros, estación de Ain-Kahla: pastizal) con efectivos nada desdeñables (21 individuos). Este carácter montano también ha sido constatado por Haloti *et al*. (2006) en el Marruecos noroccidental. Por su parte, Janati-Idrissi *et al.* (1999) la han registrado, en el Medio Atlas, entre los 571 metros (Fès-Saïs) y los 1.660 (Boulemane). En la región de Ifran, en la misma cordillera, Mohammed (1995) la registra a 1.200 metros y en el Marruecos oriental (Kadiri, 1989) sólo se ha registrado en Berguent, a 960 metros. Por lo que se refiere a la Península Ibérica se reparte, mayoritariamente, entre los 500 y los 1.600 metros (Martín-Piera y López-Colón, 2000), excepcionalmente hasta los 2.400 en Sierra Nevada (Ávila y Pascual, 1988a). En los Rhodopes bulgaros, se encontraría desde los 650 hasta los 2.000 metros (Zacharieva, 1965b; Lobo *et al*., 2007b). En nuestro muestreo, en conjunto (primavera y otoño), el peso seco de las colectas de *Ontho-phagus similis* (4,4 grs.) supone un 1,4 % de la biomasa total de los paracópridos.

Los registros de que disponemos (24 citas), nos indican que esta especie se distribuye entre los 31,28 – 35,91 N y los 2,42/9,77 W. Es decir, prácticamente por todo Marruecos, salvo las regiones desérticas presaharianas.

● *Onthophagus* (*Onthophagus*) *taurus* (Schreber, 1759)
Elemento Euro-mediterráneo-turánico (La Greca, 1964) de amplia distribución Eurasiática, coloniza toda la Europa

meridional y central hasta alcanzar Dinamarca, Islas Bálticas (Landin, 1957) y Crimea, archipiélago Balear (Lobo y Martín-Piera, 1993), Sicilia (Agoglitta *et al.*, 2006), norte de África (Paulian & Baraud, 1982; Martín-Piera, 1984; Baraud, 1985 y 1992; Lumaret, 1990), Asia Menor, Afganistán y Kazajastán hasta Asia Central, e Islas Azores (Baraud, 1994). Introducido en Norteamérica (véase Pulido Herrera y Zunino, 2007 y referencias alli señaladas). En Marruecos parece ser una especie frecuente por todo el país (Mateu, 1950; Kocher, 1958; Tauzin, 1990), salvo en las regiones saharianas. Igualmente sucede en la Península Ibérica (Báguena, 1967; Martín-Piera, 1984; Martín-Piera y López-Colón 2000), donde es una especie frecuente y abundante.

En nuestro muestreo lo hemos colectado tanto en primavera (72,2 % de los individuos, n = 36) como en otoño (27,8 %). Datos que coinciden con los señalados por Janati-Idrissi (2000) para la misma cordillera. Sin embargo, Fatima (1995) sólo la ha registrado en marzo y abril, en la región de Fès-Saïs. En Sidi-Issa (Atlas Medio) únicamente en mayo (Mohammed, 1995). Kadiri (1989), por su parte, la registra, en el Marruecos oriental, durante mayo y julio. Se ha sugerido que podría tratarse de una especie bivoltina (Lumaret, 1978 y 1990), en base a los dos picos estacionales observados. En la Península Ibérica se detecta un máximo demográfico en primavera y otro en verano (Galante, 1979 y 1992; Salgado, 1983; Martín-Piera, 1984; Ávila y Pascual, 1988a; Ruano *et al*., 1988; Ávila *et al*., 1989; Bahillo de la Puebla, 1990; Lumaret, 1990; Bahillo de la Puebla y Martínez-Porres, 2003; Baselga y Novoa, 2004); pudiendo darse un tercer pico más en regiones meridionales (Ávila *et al*., 1989). En la región de Ceuta (Ruiz, 1995) también presenta dos máximos poblacionales, uno en marzo y otro en julio (Ruiz *et al*., 1993). Sin embargo, en la región de Casablanca (Marruecos) se han detectado tres picos estacionales (Aguesse & Bigot, 1979-80): marzo, junio-julio y noviembre. En Carolina del Norte (Estados Unidos) se encuentra entre marzo y octubre (Bertone *et al.*, 2005).

Esta especie parece mostrar una clara predilección por los pastizales (75 % de las colectas) en detrimento de las zonas boscosas (25 %). En la Península Ibérica es un coprófago característico de los biomas herbáceos (Martín-Piera y López-Colón, 2000; Lobo, 2007). Esta predilección por los medios abiertos es, asimismo, señalada por Ruiz (1995) en la región de Ceuta (España). Así como por Lumaret & Kirk (1987) en la Francia mediterránea.

Altitudinalmente hemos registrado *Onthophagus taurus* entre los 1.560 (estación de Aguelmane-Azigza) y los 1.895 metros (Ain-Kahla). Por su parte, Janati-Idrissi *et al.* (1999) la han registrado, en el Medio Atlas, entre los 287 metros (Karia) y los 1.664 (Ifran). Y Mohammed (1995) a 1.200 metros en la misma zona (región de Ifran). Haloti *et al*. (2006), en el Marruecos noroccidental, la encuentran muy abundante en la costa (Moulay Bouselham), pero llegando hasta los 940 metros (Bab Taza). Kadiri (1989), en el Marruecos oriental, localiza la especie entre los 920 (Berguent) y los 960 metros (Ain-Kerma). En la región litoral de Ceuta (Ruiz, 1995) es también muy abundante. En la Península Ibérica se encuentra desde el nivel del mar hasta los 2.500 metros en el área mediterránea (Ávila y Pascual, 1988a), o los 1.300 en la atlántica (Martín-Piera, 1984); siendo su rango óptimo los 1.000-1.300 (Martín-Piera y López-Colón, 2000). En los Rhodopes bulgaros, se encontraría desde los 100 hasta los 1.450 metros (Pittioni, 1940; Mikšić, 1957; Angelov, 1965; Zacharieva, 1965a y b; Lobo *et al*., 2007b). En nuestro muestreo y en conjunto (primavera y otoño), el peso seco de las colectas de *Onthophagus taurus* (0,8 grs.) supone solo un 0,25 % de la biomasa total de los paracópridos.

En Marruecos, las citas recopiladas (55 localidades) ofrecen una distribución latitudinal entre los 29,07 y los 35,91 N: desde las estribaciones del Sahara hasta la costa mediterránea. Longitudinalmente se hallaría entre los 2,05 y los 10,17 W: desde Oujda hasta el litoral atlántico. Una especie, en fin, común y frecuente por todo el país, como señala Tauzin (1990).

● *Onthophagus* (*Palaeonthophagus*) *vacca* (Linnaeus, 1767)

Elemento Eurocentroasiático (La Greca, 1964) de amplia distribución: toda Europa, hasta Biolorusia y Rusia central (Löbl & Smetana, 2006), Finlandia, Suecia (Landin, 1957) e Inglaterra; Crimea, hasta Siria, Irán, Turquestán, Kazajastán e Islas Azores (Balthasar, 1963; Paulian & Baraud, 1982; Baraud, 1994) y Marruecos (Kocher, 1958; Baraud, 1977, 1985 y 1992; Tauzin, 1990). Al igual que en Marruecos, en la Península Ibérica resulta una especie muy frecuente (Báguena, 1967; Martín-Piera y López-Colón, 2000). Citado de Sicilia por Agoglitta *et al.* (2006).

En el Medio Atlas muestra una fenología predominantemente primaveral (98,5 % de las capturas, n = 793), habiéndose recolectado sólo 10 ejemplares en octubre. Fenología coincidente con la señalada por Janati-Idrissi (2000) para la misma cordillera. En Fès-Saïs (Fatima, 1995) sólo se encuentra entre febrero y abril, y en la región de Ifran (Sidi-Issa) entre febrero y mayo (Mohammed, 1995). En la Península Ibérica su fenología es primavero-estival, con dos picos demográficos (Galante, 1979; Ávila y Pascual, 1988a; Bahillo de la Puebla *et al.*, 1988; Ruano *et al*., 1988; Ávila *et al*., 1989; Galante y Rodríguez-Menéndez, 1989; Bahillo de la Puebla, 1990; Sánchez-Piñero, 1994; Martín-Piera y López-Colón, 2000). En Francia, sin embargo, está señalada de marzo a noviembre (Lumaret & Kirk, 1987; Lumaret, 1990). En la región de Ceuta (Ruiz *et al*., 1993; Ruiz, 1995) también presenta dos máximos poblacionales, uno en marzo y otro en julio, siendo registrada en menor número durante noviembre y diciembre. Según Lumaret (1978) y Ávila (1984) se trataría de una especie bivoltina.

En cuanto al tipo de hábitat, la hemos registrado mayormente en biomas herbáceos (76 % de los efectivos), pero también en cerrados (24 %). En Europa también coloniza, preferentemente, medios abiertos (Lumaret & Kirk, 1987; Baz, 1988; Galante *et al*., 1991; Wasmmer, 1995; Lobo, 2007). Hemos colectado *Onthophagus vacca* en las diez estaciones muestreadas: desde los 1.560 hasta los 2.050 metros de altitud. Si bien sus efectivos van disminuyendo en altura, a 2.043 metros (estación de Ain-Kahla: bosque) pudimos registrar una importante población (151 ejemplares). Este carácter montano también ha sido constatado por Haloti *et al*. (2006) en el Marruecos noroccidental. Janati-Idrissi *et al.* (1999) y Janati-Idrissi (2000) la han registrado, en el Medio Atlas, entre los 287 metros (Karia) y los 1.750 metros (Boulemane) y Mohammed (1995) a 1.200 metros en Sidi-Issa (Medio Atlas). En la Península Ibérica, su distribución altitudinal alcanza los 2.500 metros en áreas meri-

dionales (Ávila y Pascual, 1988a y 1988b) y los 1.700 en las septentrionales (Galante y Rodríguez-Menéndez, 1989), con un rango óptimo entre los 400 y los 1.200 (Martín-Piera y López-Colón, 2000). En Marruecos su techo altitudinal alcanza los 2.500 metros (Kocher, 1958; Baraud, 1985) en la cordillera del Atlas. En los Rhodopes bulgaros, se encontraría desde los 250 hasta los 1.450 metros (Angelov, 1965; Zacharieva, 1965a y b; Lobo *et al*., 2007b). En nuestro muestreo, el peso seco de las colectas de *Onthophagus vacca* (32,8 grs.) supone un 10,4 % de la biomasa total de los paracópridos, siendo el tercer *Onthophagini* más relevante en cuanto a biomasa se refiere.

Las citas recopiladas (38) nos permiten indicar que, en Marruecos, *Onthophagus vacca* se distribuye entre los 29,70 y los 35,91 N, y entre los 1,91 y los 9,72 W. Estas referencias confirman que se trata de una especie ampliamente distribuida por todo Marruecos (Tauzin, 1990).

● *Sericotrupes niger* (Marsham, 1802)

Único representante del género, este elemento Euro-mediterráneo-occidental (La Greca, 1964) coloniza toda Europa occidental y el Magreb: Bélgica, Francia, Italia, Península Ibérica (España y Portugal), Marruecos y Argelia (Paulian, 1959; Janssens, 1960; Báguena, 1967; Baraud, 1977, 1985 y 1992; Paulian & Baraud, 1982). Si bien Martín-Piera y López-Colón (2000) señalan su presencia en las Islas Baleares, ni Báguena (1967) ni Martín-Piera y Lobo (1992) confirman la misma. Sin embargo, Agoglitta *et al*. (2006) lo citan de Sicilia. En la Península Ibérica ha sido considerada una especie frecuente (véase Martín-Piera y López-Colón, 2000), si bien las poblaciones son poco numerosas (Uhagón, 1879; Hidalgo y Cárdenas, 1994). En Marruecos, Kocher (1958) y Baraud (1985) consideran esta especie común, no así Tauzin (1990). Según Ruiz (1995) es frecuente en la Península Tingitana (Ceuta y sus alrededores).

A tenor de nuestro muestreo en el Medio Atlas, cabe aseverar que, en esta zona, no se trata de una especie rara. Preferentemente la hemos recolectado en octubre (89 % de los ejemplares, n = 99), en menor número en mayo (11 %). Varios autores señalan una fenología estivo-otoñal en Europa (Paulian, 1959; Paulian & Baraud, 1982; Salgado y Delgado, 1982; Bahillo de la Puebla *et al*., 1988; Bahillo de la Puebla, 1989), pudiendo llegar a ser, en poblaciones meridionales, invierno-primaveral (Ruano *et al*., 1988) o primavero-estival (Ruano *et al.*, 1988); otoño-primaveral en otras más septentrionales (Bahillo de la Puebla, 2006). Kadiri (1989) la registra, en el Marruecos oriental (Ain-Kerma: 960 metros), durante febrero y julio pero siempre en muy bajo número. En la región de Ceuta (Ruiz, 1995) presenta dos picos demográficos, uno entre septiembre y enero, otro entre mayo y julio. Esta fenología, más próxima a la registrada por nosotros, es semejante también a la mencionada para Chiclana de la Frontera (Cádiz) (Ávila y Sánchez-Piñero, 1989).

Eminentemente forestal (67,7% de nuestras colectas), también puede presentarse en medios abiertos. En Europa, a pesar de su amplio espectro trófico, parece mostrar cierta preferencia por los excrementos de conejo (Janssens, 1960; Baraud, 1977; Martín-Piera y López-Colón, 2000), lo que podría ayudar a explicar su preferencia por medios boscosos. La hemos registrado en casi todas las cotas altitudinales muestreadas, excepto a 1.680 metros (estación de Tizi-n-tretten: pastizal). Los mayores efectivos se dan entre los 1.777 (estación de Ain-Leuh) y los 1.926 metros (estación de Mischliffen). De hecho, el mayor número de ejemplares por localidad se da en Tagounit (con 57 ejemplares), a 1.780 metros de altitud. Kadiri (1989) sólo encuentra la especie, en el Marruecos oriental, a 960 metros (Ain-Kerma). En Marruecos, según Kocher (1958) y Baraud (1985), alcanzaría los 2.550 metros en el Alto Atlas. Su repartición altitudinal, en Europa, abarca desde la costa (Janssens, 1960; Baraud, 1977; Ávila y Sánchez-Piñero, 1989) hasta los 2.200 metros (Ávila, 1984; Ávila y Pascual, 1988a). Según Ruano *et al*. (1988) es abundante en zonas montañosas ibéricas. En nuestro muestreo y en conjunto (primavera y otoño), el peso seco de las colectas de *Sericotrupes niger* (45,8 grs.) supone un 14,5 % de la biomasa total de los paracópridos. Se trata del geotrúpido de mayor importancia en cuanto a biomasa se refiere, el segundo de los paracópridos (por detrás de *Onthophagus marginalis* ssp. *andalusicus*), y la quinta entre todas las especies de esta comunidad coprófaga.

Según nuestra matriz de datos (16 citas), en Marruecos se localizaría entre los 31,21 - 35,89 N y los 2,33 - 7,86 W. Es decir, desde la cordillera del Atlas hasta la costa mediterránea, y de Oujda hacia el oeste sin alcanzar el litoral atlántico. Puntualmente ha sido registrada en regiones presaharianas. No parece pues, como señala Baraud (1985), una especie tan común en Marruecos.

● *Stereopyge douei* (Gory, 1841)

En opinión de Zunino (1984b) esta especie pertenecería al género *Geotrupes* aunque Ziani (2005) considera que debería rehabilitarse *Stereopyge* como género. Especie Mediterránea propia del Magreb (Marruecos, Argelia y Túnez), que también se encuentra en Sicilia, Cerdeña y Malta (Baraud, 1985 y 1992; Agoglitta *et al.*, 2006). Según nuestro muestreo, se trata de un elemento claramente primaveral (96 % de los ejemplares, n = 33), con una escasa presencia otoñal. Sin embargo, en Sidi-Issa (Medio Atlas), aún siendo eminentemente primaveral, aparece puntualmente en septiembre, diciembre y enero (Mohammed, 1995). Esta última fenología coincide con la señalada por Janati-Idrissi (2000) para la misma cordillera. En cuanto al tipo de hábitat, únicamente la hemos encontrado en zonas de pastizal, nunca en áreas boscosas.

Altitudinalmente la registramos entre los 1.680 (estación de Tizi-n-tretten) y los 1.930 metros (Jbel Hebri), con las intercaladas ausencias en las localidades correspondientes a biomas cerrados. Mohammed (1995) la colecta a 1.200 metros en Sidi-Issa, región de Ifran (Medio Atlas) y Janati-Idrissi (2000), en la misma cordillera, entre los 1.664 y los 1.750 metros. En el Marruecos oriental, Kadiri (1989) colecta este elemento a 960 metros (Ain-Kerma). En Marruecos, Baraud (1985) la cita hasta los 1.500 metros, en el Medio Atlas. En nuestro muestreo el peso seco de las colectas de *Stereopyge douei* (17,3 grs.) supone un 5,5 % de la biomasa total de los paracópridos.

Las referencias recopiladas (20 citas) indican que *Stereopyge douei* se distribuye, latitudinalmente, entre los 30,37 y los 34,92 N y, longitudinalmente, entre los 2,02 y los 9,61 W, sin alcanzar el litoral mediterráneo, desde Oujda hasta la costa atlántica (región de Agadir), adentrándose en el Sahara. No parece tan abundante como comenta Baraud (1992).

● *Thorectes armifrons* Reitter, 1893

Endemismo marroquí que, según nuestro estudio, muestra una marcada fenología otoñal (99,4 % de los efectivos), con un único ejemplar colectado en mayo, en el pastizal de Jbel Hebri (1.930 metros). Parece colonizar ambos tipos de hábitats pues el número de ejemplares colectados en pastizales (82) y bosques (79) es similar. El considerable menor número de trampas (57) colocadas en biomas boscosos con respecto al de las situadas en los herbáceos (126), vendría a corroborar la preferencia de *Thorectes armifrons* por los primeros. De hecho, Baraud (1985) remarca su presencia en el bosque de Haouinèt, en el Gran Atlas central. Muchos de los respresentantes del género *Thorectes* y otros géneros próximos (*Baraudia*, *Jekelius*, *Silphotrupes* y *Zuninoeus*), muestran cierta preferencia por los medios boscosos (Crovetti *et al*., 1984), recurriendo a excrementos de poco volumen y bajo contenido hídrico (Théodoridès, 1950; López-Colón, 1996).

Con respecto a la altitud, hemos registrado este elemento magrebí desde los 1.680 (estación de Tizi-n-tretten) hasta los 2.050 metros (Ain-Kahla). Los máximos poblacionales se encontraron entre las cotas de 1.780 (Tagounit: bosque) y 2.043 metros (Ain-Kahla: bosque). Para esta especie, Baraud (1985) ofrece un rango de distribución altitudinal entre los 1.400 y los 2.000 metros. El peso seco de las colectas de *Thorectes armifrons* (20,4grs.) supone un 6,5 % de la biomasa total de los paracópridos.

Las escasas y puntuales referencias bibliográficas (12 citas) indican que esta especie se distribuiría, en Marruecos, entre la Península Tingitana y el Alto Atlas, sin alcanzar ambas costas. Latitudinalmente, se hallaría entre los 30,83 y los 35,52 N y, longitudinalmente, entre los 4,5 y los 8,33 W. De hecho, Ruiz (1995) no la ha localizado en la región de Ceuta (España). Baraud (1985) la cita del Medio y Gran Atlas, lo que corrobora Ruiz (1998a). Su distribución, en fin, parece seguir la cordillera del Atlas. Algunas de las citas de *Thorectes laevigatus* (Tauzin, 1990) y de *Th. trituberculatus* (Fatima, 1995; Mohammed, 1995; Janati-Idrissi *et al*., 1999) del Medio Atlas podrían corresponder, en realidad y por una determinación errónea, a *Th. armifrons*.

Discusión

La Fauna de Scarabaeoidea paracópridos marroquí parece ser menos diversa que la existente en la Península Ibérica. Marruecos alberga un 20% menos de Escarabeidos y menos de la mitad de los Geotrúpidos Ibéricos. Solo cuatro Scarabaeidae paracópridos y dos Geotrupinae serían propios de Marruecos (*Onitis alexis*, *O. numida*, *Onthophagus atricapillus*, *O. nebulosus, Stereopyge douei* y *Thorectes armifrons*), estando el resto de las especies también presentes en la Península Ibérica. No obstante, el bajo número de Geotrúpidos registrados en Marruecos podría aumentar en el futuro cuando se realice una profunda revisión de las especies del género *Thorectes* presentes en este país. Por otra parte, el dominio de los elementos Iberomagrebíes y de distribución Mediterránea en la fauna marroquí sugiere que la menor riqueza general de Marruecos se debe a la escasez de especies con adaptaciones templado-frías y distribuciones geográficas Paleárticas o Eurosiberianas. Muy probablemente, el aislamiento reciente de estas comunidades del resto del Paleártico ha ejercido una notable influencia en la composición, riqueza y bajo grado de endemicidad de la fauna marroquí actual (Lumaret & Lobo, 1996; Lumaret, 2007), un hecho que se manifiesta especialmente cuando se trata de grupos tipicamente centroasiáticos con adaptaciones generales templado-frías, como en el caso de los Geotrupinae (Zunino, 1984).

Nuestros resultados muestran que la region del Medio Atlas alberga una importante proporción de las especies de Scarabaeoidea paracópridas existentes en Marruecos: más de la mitad de los Escarabeidos y casi tres cuartas partes de los Geotrúpidos marroquíes podrían encontrase en esta region. La heterogeneidad ambiental promovida por el gradiente altidudinal, favorecería la riqueza de esta cadena montañosa, ubicada en el extremo meridional del oeste de la región Paleártica. Por otra parte, las 25 especies paracópridas colectadas en nuestro muestreo suponen un importante porcentage del total de especies conocidas en esta región; solo cinco especies citadas por otros autores, una de ellas dudosa (*T. trituberculatus*), no fueron colectadas por nosotros. Asi, la fauna de estos grupos en el Medio Atlas podría estar constituida por unas 30 especies. Estos resultados apoyan la validez de los resultados obtenidos con los datos del presente estudio, acerca de las preferencias ambientales de las distintas especies.

Los paracópridos constituyen un grupo funcional particularmente relevante durante la primavera, excepto en el caso de las especies de Geotrupidae. Sólo dos especies de Escarabeidos fueron colectadas con abundancias significativamente superiores durante el otoño (*Onthophagus atricapillus* y *O. opacicollis*), mientras que el número de individuos de las tres especies de Geotrupidae capturadas fue mayor durante esta estacion. El resto de las 20 especies de Escarabeidos parecen poseer poblaciones más abundantes durante la primavera (11 especies) o no muestran una preferencia marcada por ninguno de los dos peridos de colecta. El tipo de hábitat influye también de manera diferente según la adscripción taxonómica. Unicamente seis especies muestran preferencias significativas por alguno de los dos tipos de hábitat analizados, destacando que entre ellas se encuentran las tres especies de Geotrupidae colectadas. En general, el mayor número de ejemplares se colecta en los pastizales (en los pastizales se registraron todas las especies y un 80 % de los ejemplares) y cuando una especie coloniza ambos habitats, en tres de cada cuatro ocasiones las poblaciones medias mayores se hallaron en los pastizales. Unicamente tres especies de Escarabeidos manifiestan preferencias de hábitat significativas y siempre poseen mayores poblaciones en las áreas de pastizal (*Onitis alexis*, *Euonthophagus crocatus* y *Onthophagus atricapillus*). Entre los Geotrupidae, solo *Stereopyge douei* parece preferir los pastizales, mientras que *Sericotrupes niger* y *Thorectes armifrons* prefieren las zonas boscosas. De este modo, puede decirse que las especies de paracópridos suelen poseer poblaciones mayores en los biomas desprovistos de cubierta arbórea y durante la primavera (ver Lumaret & Kirk, 1991), albergando las zonas boscosas y el otoño, poblaciones numerosas sólo de algunas especies que, principalmente, pertenecen a la familia cuyos representantes suelen poseer adaptaciones tempado-frías: los Geotrupinae.

Respecto a la segregación altitudinal, únicamente cinco especies poseen una correlación negativa significativa entre la altitud y el número de ejemplares colectados (*Onitis*

ion, *Onthophagus punctatus ssp. hispanicus*, *O. nebulosus*, *O. opacicollis* y *O. taurus*), manifestando, de este modo, una clara preferencia por las localidades de menor altitud muestreadas. Sólo en un caso (*Thorectes armifrons*) el patrón es inverso y se encuentran mayores poblaciones en las localidades de mayor altitud. En el resto de las especies, si bien es frequente que el número de ejemplares disminuya con la altura, no existen variaciones bruscas y el efecto combinado de altitud, estacionalidad y tipo de hábitat impide establecer preferencias significativas claras. En general, el factor más relevante a la hora de explicar las variaciones en abundancia de las especies es la estacionalidad (un 27%, en promedio), seguido de la altitud (14%) y el tipo de habitat (5%), de modo que, en general, las variaciones en riqueza y abundancia serían consecuencia de las variaciones climaticas estacionales o altitudinales, y no de los cambios en el tipo de hábitat. Así pues, con respecto al gradiente altitudinal, destaca la escasez de elementos endémicos de alta montaña en el Medio Atlas, una característica compartida con las cadenas montañosas del sur peninsular. A diferencia de lo que ocurre en las cadenas montañosas del norte y centro de la Península Ibérica (ver Jay-Robert *et al.*, 1997), el aislamiento y lejanía de estas montañas respecto a los enclaves septentrionales que constituyeron los centros de distribución de las especies con adaptaciones templadofrías antes de las glaciaciones Pleistiocénicas (Lobo & Halffter, 2000), ha debido influenciar grandemente la actual composición de estas montañas.

Destacar, por último, que los Scarabaeoidea paracópridos no constituyen el grupo trófico con mayor relevancia en las comunidades coprófagas del Medio Atlas. Aunque el número medio de especies de este grupo por localidad sea el más elevado (15,3 especies) y representen el 61 % del total de especies colectadas, sólo suponen el 8% del total de individuos colectados y un 16% de la biomasa total. Los Scarabaeoidea telecópridos (5 especies, véase Romero-Samper y Lobo, 2006) son el grupo dominante, constituyendo el 60% del total de la biomasa colectada. Varios autores han estudiado el papel fundamental de los Scarabaeidae coprófagos, de manera especial los paracópridos, en la mineralización de los excrementos y el ciclo de nutrientes en los pastizales (Gillard, 1967; Bornemissza, 1976; Fincher, 1981; Rougon, 1987; Rougon *et al*., 1988). Los Escarabeidos telecópridos han sufrido un fuerte declive en sus poblaciones en las últimas decadas (Lobo, 2001; Carpaneto *et al*., 2007), probablemente debido a las trasformaciones antrópicas del paisaje y el uso de diversos productos químicos. Sin embargo, nuestros datos indican que, en condiciones naturales con un escaso grado de transformación antrópica, el papel ejercido por las comunidades de Scarabaeoidea coprófagas del Mediterráneo en la incorporación al suelo de materia orgánica sería debido, principalmente, a la actuación de las especies rodadoras.

Agradecimiento

Este trabajo ha sido financiado por el proyecto de investigación CGL2004-04309 del MEC. Los autores agradecen a Francisco Cabrero Sañudo, Joaquín Hortal y Alberto Jiménez-Valverde su compañía, entusiasmo y ayuda en la realización del trabajo de campo, así como los certeros comentarios realizados por el Dr. Mario Zunino.

Bibliografía

ÁDAM, L. 1979. Lamellicornia (Coleoptera) from Tunisia. *Folia Entomologica Hungarica*, **32**(1): 5-10.

AGOGLITTA, R., E. BARBERO, E. RAGUSA & M. ZUNINO 2006. Catalogo sistematico e topografico dei Geotrupidae e Scarabaeidae degradatori della Sicilia e delle isole circumsiciliane (Coleoptera: Scarabaeoidea). *Boletín S.E.A.*, **39**: 181-204.

AGOIZ-BUSTAMANTE, J.L. 2003. Los Scarabaeoidea Laparosticti de Navarra (I): actualización y nuevos datos corológicos (Coleoptera). *Boletín S.E.A.*, **32**: 189-195.

AGUESSE, P. & L. BIGOT 1979-1980. Contribution a l'étude des coléoptères coprophages de la region de Casablanca, Maroc. *Bull. Inst. Sci. Rabat*, **4**: 69-80.

AHRENS, D. 1994. Zu Taxonomie, Morphologie und verbreitung von *Euonthophagus crocatus* (Mulsant & Godart, 1870). (Insecta: Coleoptera, Scarabaeoidea). *Reichenbachia*, **30**(23): 141-148.

ANGELOV, P. 1965. Mistkäfer (Coprinae, Scarabaeidae) aus Bulgarien. *Travaux scientifique de l'ecole normale superieure, Plovdiv, Biologie*, **3**(1): 95-109.

ÁVILA, J.M. 1984. *Estudio de los Escarabeidos coprófagos de las heces de équido y bóvido en Sierra Nevada (Col. Scarabaeoidea)*. Tesis Doctoral. Universidad de Granada. 670 pp.

ÁVILA, J.M. & F. PASCUAL 1987a. Contribución al estudio de los Escarabeidos (Col. Scarabaeoidea) coprófagos de Sierra Nevada. I. Introducción e inventario de especies. *Boletín Asoc. esp. Entom*., **11**: 81-86.

ÁVILA, J.M. & F. PASCUAL 1988a. Contribución al estudio de los Escarabeidos (Col. Scarabaeoidea) coprófagos de Sierra Nevada. III. Distribución altitudinal y temporal. *Bolletino del Museo Regionale di Scienze Naturale di Torino,* **6**(1): 217-240.

ÁVILA, J.M. & F. PASCUAL 1988b. Contribución al estudio de los Escarabeidos coprófagos de Sierra Nevada. V. Autoecología de las especies: familias *Scarabaeidae* y *Geotrupidae*. *Eos*, **64**: 15-38.

ÁVILA, J.M. & F. SÁNCHEZ-PIÑERO 1989. Citas nuevas de Escarabeidos coprófagos para la provincia de Málaga (España) (Coleoptera, Scarabaeoidea). *Boletín de la Asociación española de Entomología*, **13**: 157-163.

ÁVILA, J.M., J.L. RUIZ & F. SÁNCHEZ-PIÑERO 1993. Citas nuevas o interesantes de *Scarabaeoidea* (*Col*.) coprófagos del Norte de África. *Boletín del Grupo Entomológico de Madrid*, **6**: 5-10.

ÁVILA, J.M., F. SÁNCHEZ-PIÑERO & F. PASCUAL 1989. Sobre los Scarabaeoidea (Col.) coprófagos de Chiclana de la Frontera (Cádiz, España). Familia Scarabaeidae. *Anales de Biología*, **15**: 19-71.

BÁGUENA, L. 1955. Scarabaeoidea nuevos o muy interesantes de la fauna íbero-balear y pirenaica. *Eos*, **31**: 275-295.

BÁGUENA, L. 1967. *Scarabaeoidea de la fauna íbero-balear y pirenaica.* Consejo Superior de Investigaciones Científicas. Instituto Español de Entomología. Madrid. 576 pp.

BAHILLO DE LA PUEBLA, P. 1989. Contribución al conocimiento de las especies de Scarabaeoidea coprófagas (Col., Phytophaga) del País Vasco. I: Fam. Geotrupidae. *Estudios del Museo de Ciencias Naturales de Álava*, **4**: 173-180.

BAHILLO DE LA PUEBLA, P. 1990. Contribución al conocimiento de las especies de Scarabaeoidea coprófagas (Col., Phytophaga) del País Vasco. II: Fam. Scarabaeidae. *Estudios del Museo de Ciencias Naturales de Álava*, 5: 111-135.

BAHILLO DE LA PUEBLA, P. 2006. *Escarabajos de Vizcaya*. Fundación Bilbo Bitzkaia Kutxa. Bilbao. 167 pp.

BAHILLO DE LA PUEBLA, P. & R. MARTÍNEZ-PORRES 2003. *Guía de los coleópteros de Cantabria.* Consejería de Medio Ambiente y Ordenación del Territorio del Gobierno de Cantabria. Santander. 240 pp.

BAHILLO DE LA PUEBLA, P., J. ALCORTA, M. GARCÍA, & Y. SANTAMARÍA 1988. Coleoptera Scarabaeoidea coprófagos de las heces de ganado vacuno y equino presentes en la provincia de Bizkaia. *Kobie*, **XVII**: 67-77.

BALTHASAR, V. 1963. *Monographie der Scarabaeidae und Aphodiidae der palaearkstischen und orientalischen Region (Coleoptera Lamellicornia)*, 3 vols. Tschechoslowak. Akademie der Wissenschaften. Vol. 1, 391 pp.; vol. 2, 627 pp.; vol. 3, 653 pp.

BARAUD, J. 1977. Coléoptères Scarabaeoidea. Faune de l'Europe occidentale. Belgique, France, Grande Bretagne, Italie, Péninsule Ibérique. *Nouv. Rev. Ent.*., *Toulouse*, *Suppl.*, IV, **7**(3): 1-352.

BARAUD, J. 1985. *Coléoptères Scarabaeoidea. Faune du nord de l'Afrique, du Maroc au Sinaï.* Éditions Lechevalier. Paris. 651 pp.

BARAUD, J. 1987. Coléoptères *Scarabaeoidea* du nord de l'Afrique: addenda et corrigenda. *Annls. Soc. Ent. Fr. (N.S.), Paris*, **23**(4): 351-366.

BARAUD, J. 1992. *Coléoptères Scarabaeoidea d'Europe.* Faune de France, 78. Société Linnéenne de Lyon. Lyon. 856 pp.

BARAUD, J. 1993. Les Coléoptères Lucanoidea de l'Europe et du Nord de l'Afrique. *Bulletin Mensuel de la Société Linnéenne de Lyon*, **62**(2): 42-44.

BARAUD, J. 1994. Coléoptères Scarabaeoidea des Archipiels atlantiques: Açores, Canaries et Madère. *Bulletin Mensuel de la Société Linnéenne de Lyon*, **63**(2): 37-64.

BASELGA, A & F. NOVOA 2004. Coleópteros del Parque Natural de las Fragas del Eume (Galicia, noroeste de la Península Ibérica), II: Scarabaeoidea, Buprestoidea, Byrrhoidea, Elateroidea, Bostrichoidea, Lymexyloidea, Cleroidea, Cucujoidea, Tenebrionoidea, Chrysomeloidea y Curculionoidea. *Boln. Asoc. esp. Ent*., **28**(1-2): 121-143.

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 (N.S.)*, **24**(2): 203-210.

BEDEL, L. 1892. Révision des Scarabaeus paléartctiques. *L'Abeille*, **27**: 281-288.

BELAZIZ, F. 1995. *Contribution à l'étude des coléoptères coprophages dans la région de Fès-Saïs.* Certificat d'Etudes Approfondies de Ecologie. Université Sidi Mohamed Ben Abdellah. Faculté des Sciences Dhar Elmehraz. Fès. 65 pp.

BENSLIMANE, M.A. 1995. *Contribution à l'étude des coléoptères coprophages dans la région d'Ifran.* Certificat d'Etudes Approfondies de Ecologie. Université Sidi Mohamed Ben Abdellah. Faculté des Sciences Dhar Elmehraz. Fès. 65 pp.

BERTONE, M.A, J. GREEN, S. WASHBURN, M. POORE, C. SORENSON & D.W. WATSON 2005. Seasonal activity and species composition of dung beetles (Coleoptera: Scarabaeidae and Geotrupidae) inhabiting cattle pastures in North Carolina (USA). *Annals of the Entomological Society of America*, **98**: 309-321.

BERTONE, M.A, J. GREEN, S. WASHBURN, M. POORE & D.W. WATSON 2006. The contribution of tunnelling dung beetles to pasture soil nutrition. *Online. Forage and Grazinglands doi*: 10.1094/FG-2006-0711-02-rs.

BORNEMISSZA, G.F. 1969. A new type of brood care observed in the dung beetle *Oniticellus cinctus* (Scarabaeidae). *Pedobiologia, Jena*, **9**: 223-225.

BORNEMISSZA, G.F. 1976. The Australian dung beetle Project 1965-1975. *Australian Meat Research Committee Review*, **30**: 1-32.

BOUCOMONT, A. 1921. Synopsis des Oniticellini d'Afrique. *Rev. Zoool. Afr.,* **9**: 197-234.

BRAHIM, A. 1986. *Contribution à l'étude de la communaute coprophile de l'Oued Mellah a Mohammedia.* Certificat d'Etudes Approfondies d'écologie et génetique des populations. Université Mohammed V. Faculté des Sciences Rabat. Rabat. 57 pp.

BRUSSAARD, L. 1983. Reproductive behaviour and development of the dung beetle *Typhaeus typhoeus* (Coleoptera, Geotrupidae). *Tijdscrift voor Entomologie*, **126**(10): 203-231.

CAMBEFORT, Y. & J.P. LUMARET 1983. Nidification et larves des *Oniticellini* afro-tropicaux (*Col. Scarabaeidae*). *Bull. Soc. ent. France*, **88**(7/8): 542-569.

CARPANETO, G.M. 1975. Nota sulla distribuzione geografica ed ecologica dei Coleotteri Scarabaeoidea Laparosticti nell'Italia Appenninica (I. Contributo). *Bollettino della Associazione Romana di Entomologia,* **29**(3-4): 32-54.

CARPANETO, G.M., A. MAZZIOTTA & L. VALERIO 2007. Inferring species decline from collection records: roller dung beetles in Italy (Coleoptera, Scarabaeidae). *Diversity and Distributions*, **13**: 903-919.

CARRIÓN, E. 1961. Scarabaeoidea (Col.) de Almería y su provincia. *Archivos del Instituto de Aclimatación*, **10**: 99-126.

CARTAGENA, M. C. & A. VIÑOLAS 2004. Estudio de los Escarabeidos coprófagos (Coleoptera: Scarabaeoidea) de las sierras de Salinas y Onil (Alicante). *Butll. Inst. Cat. Hist. Nat.*, **72**: 49-60.

CHIN, K. & B. GILL 1996. Dinosaurs, dung beetles, and conifers: participants in a Cretaceous food web. *Palaios*, **11**: 280-285.

COBOS, A., 1949. Coleópteros de los alrededores de Málaga. *Boletín de la Real Sociedad Española de Historia Natural*, **47**: 563-609.

CROVETTI, A., 1971. Ricerche eco-etologiche su *Typhaeus* (*Chelotrupes*) *hiostius* Gené. *Studi Sassaresi*, **19**: 1-71.

CROVETTI, A., A. RASPI, B. PARAPATTI, L. SANTINI & P. MALFATTI 1984. Osservazioni eco-etologiche sul coleottero geotrupino *Thorectes intermedius* (Costa) (Coleoptera, Geotrupidae). VIII Contributo alla conoscenza dei coleotteri scarabaeoidi. *Frustula Entomologica N.S.*, **6**(19): 1-23.

DE LA FUENTE, J.M. 1926. Catálogo sistemático-geográfico de los coleópteros observados en la Península Ibérica, Pirineos propiamente dichos y Baleares. *Bol. Soc. Ent. Esp.*, **9**: 24-36, 83-96 y 134-160.

DELGADO, A. & J.M. SALGADO 1982. Nuevos datos y observaciones sobre *Onthophagus latigena* d'Orbigny. IV (Col., Scarabaeidae). *Nouvelle Revue d'Entomologie*, **12**(1): 73-75.

DELLACASA, G. & R. PITTINO 1985. *Aphodiidae* collected during a trip to Morocco, whit description of a new species (*Coleoptera*, *Scarabaeoidea*). *Boll. Mus. Reg. Sci. Nat. Torino*, **III**: 65-72.

DEWHURST, C.F. 1979-80. Notes on some dung beetles collected in Morocco (*Coleoptera, Scarabaeidae). Bull. Inst. Sci. Rabat*, **4:** 53-68.

D'ORBIGNY, H. 1898. Synopsis des Onthophagides paléarctiques. *L'Abeille*, **29**: 117-254.

DOUBE, B.M. 1990. A functional classification for analysis of the structure of dung beetles assemblages. *Ecological Entomology*, **15**: 371-383.

ERROUSSI, F., S. HALOTI, P. JAY-ROBERT, A. JANATI-IDRISSI & J.-P. LUMARET 2004. Effects of the attractiveness for dung beetles of dung part origin and size along a climatic gradient. *Environmental Entomology*, **33**, 1: 45-53.

ESCALERA, M.M. DE LA 1914. Los Coleópteros de Marruecos. *Trabajos del Museo Nacional de Ciencias Naturales de Madrid, Serie Zoológica*, **11**: 1-553.

ESCALERA, M.M. DE LA 1925. Especies nuevas de Lamellicornios de Marruecos. *Bol. Soc. Esp. Hist. Nat.*, **25**: 422-436.

FATIMA, B. 1995. *Contribution à l'étude des coléoptères coprophages dans la région de Fès Saïs.* Certificat d'Etudes Approfondies de Biologie Animale. Université Sidi Mohammed Ben Abdellah. Faculté des Sciences Dhar Elmehraz. Fès. 43 pp.

FINCHER, G.T. 1973. Nidification and reproduction of *Phanaeus* spp. in three textural classes of soil (Coleoptera: Scarabaeidae). *The Coleopterists Bulletin*, **27**(1): 33-37.

FINCHER, G.T. 1981. The potential value of dung beetles in pasture ecosystems. *Journal of the Georgia entomological Society*, **16**: 316-333.

FRENGUELLI, J. 1938. Bolas de Escarabeidos y nidos de véspidos fósiles. *Physis, Buenos Aires,* **12**: 348-352.

GALANTE, E. 1979. Los *Scarabaeoidea* de las heces de vacuno de la provincia de Salamanca (Col.). II: Familia *Scarabaeidae*. *Boletín de la Asociación Española de Entomología*, **3**: 129-152.

GALANTE, E. 1992. Escarabeidos coprófagos. En: *El libro de las Dehesas salmantinas*. Junta de Castilla y León, Consejería de Medio Ambiente y Ordenación Territorial. Salamanca: 905-927.

GALANTE, E. & H. RODRÍGUEZ-MENÉNDEZ 1989. Análisis de la distribución de Scarabaeidae en la provincia Orocantábrica (Cordillera Cantábrica) (Col., Scarabaeoidea). *Boletín de la Asociación Española de Entomología*, **13**: 385-406.

GALANTE, E. & Z. STEBNICKA 1993. Los *Aphodiidae* de la provincia de Cáceres, España (Coleoptera, Scarabaeoidea). *Fragmenta entomologica*, **25**(1): 309-324.

GALANTE, E., M. GARCÍA-ROMÁN, I. BARRERA & P. GALINDO 1991. Comparison of spatial distribution patterns of dung-feeding Scarabs (Coleoptera: Scarabaeidae, Geotrupidae) in wooded and open pastureland in the mediterranean "Dehesa" area of the Iberian Peninsula. *Environmental Entomology*, **20**(1): 90-97.

GALANTE, E., J. RODRÍGUEZ-ROMO & M. GARCÍA-ROMÁN 1989. Distribución y actividad anual de los Onthophagini (Col., Scarabaeidae) en la provincia de Cáceres (España). *Boletín de la Asociación Española de Entomología*, **12**: 333-352.

GILLARD, P. 1967. Coprophagous beetles in pasture ecosystems. *Journal of the Australian Institute of Agricultural Science*, **33**: 30-34.

GOIDANICH, A. 1961a. I nidi pedotrofici dei *Chironitis furcifer* Rossi e *irroratus* Rossi (Coleoptera, Scarabaeidae). *Pubblicazione n° 34 del Centro di Entomologia alpina e forestale del Consiglio Nazionale delle Ricerche*: 231-262.

GOIDANICH, A. 1961b. La collaborazione coniugale nei *Chironitis furcifer* nidificanti (Coleoptera, Scarabaeidae). *Pubblicazione n° 32 del Centro di Entomologia alpina e forestale del Consiglio Nazionale delle Ricerche*: 145-166.

HALFFTER, G. & D. EDMONDS (Eds.) 1982. *The nesting behavior of dung beetles. An ecological and evolutive approach.* Instituto de Ecología. México D.F. 176 pp.

HALFFTER, G. & E. MATTHEWS 1966. The Natural History of dung beetles of the subfamily Scarabaeinae (Coleoptera, Scarabaeidae). *Folia Entomológica Mexicana*, **12-14**: 1-312.

HALFFTER, V., Y. LOPEZ-GUERRERO & G. HALFFTER 1985. Nesting and Ovarian Development in *Geotrupes cavicollis* Bates (Coleoptera: Scarabaeidae). *Acta Zool. Mex. (ns)*, **7**: 1-28.

HALOTI, S., I.A. JANATI-IDRISSI, H. CHERGUI & J.-P. LUMARET 2006. Structure des communautés de Scarabéides coprophages du Maroc noroccidental (Coleoptera, Scarabaeoidea). *Bulletin de l'Institut Scientifique*, Rabat, section Sciences de la Vie, **28**: 25-34.

HANSKI, I. & Y. CAMBEFORT (Eds.) 1991a. *Dung Beetle Ecology.* Princeton University Press. Princeton, New Jersey. 481 pp.

HANSKI, I. & Y. CAMBEFORT 1991b. Species richness. En: *Dung Beetle Ecology*. Hanski, I. & Cambefort, Y. (Eds.). Princeton University Press. Princeton, New Jersey: 350-365.

HIDALGO, J.M., C. BACH & A.M. CÁRDENAS 1998b. Los Scarabaeoidea (Coleoptera) coprófagos de las comarcas naturales de la provincia de Córdoba, II: Trogidae, Geotrupidae y Scarabaeidae. *Boletín de la Asociación Española de Entomología*, **22**(3-4): 203-230.

HIDALGO, J.M. & A.M. CÁRDENAS 1994. Escarabeidos coprófagos de las Sierras Subéticas (Provincia de Córdoba, España) (Coleoptera, Scarabaeoidea). *Nouvelle Revue d'Entomologie*, **11**(3): 217-231.

HOLLANDE, A. & J. THÉROND 1998. *Aphodiidae du Nord de l'Afrique (Coleoptera, Scarabaeoidea). Monographie XXI.* Museo Regionale di Scienze Naturali, Torino. 280 pp.

HOWDEN, H.F. 1955a. Biology and taxonomy of north american beetles of the subfamily Geotrupinae with revisions of the genera Bolbocerosoma, Eucanthus, Geotrupes and Peltotrupes (Scarabaeidae). *Proceedings of the United States National Museum*, Vol.104, nº.**3342**: 152-319.

HUNT, J. & L.W. SIMMONS 2002. Behavioural dynamics of biparental care in the dung beetle Onthophagus taurus. *Animal Behaviour*, **64**: 65-75.

JANATI-IDRISSI A., J. 2000. *Les Scarabaeides coprophages des pelouses seches de Maroc central : structure des communautés et rôle écologique (Coleoptera, Scarabaeoidea).* Thèse de Doctorat dès Sciences. Université Sidi Mohamed Ben Abdellah. Faculte des Sciences Dhar El Mahraz Fes. 347 pp.

JANATI-IDRISSI, I.A., N. KADIRI & J.-P. LUMARET 1999. Le partage du temps et de l'espace entre les guildes de coléoptères coprophages dans le Moyen-Atlas (Maroc). *Ann. Soc. Entomol. Fr.* (N.S.), **35** (suppl.): 213-221.

JANSSENS, A. 1937. Revision des Onitides. *Mémoires du Musée Royal d'Histoire Naturelle de Belgique, Deuxiéme Série*, **11**: 1-200.

JANSSENS, A. 1960. *Insectes Coléoptères Lamellicornes. Faune de Belgique.* Patrimoine de l'Institut royal des Sciences naturelles de Belgique. Bruxelles. 411 pp.

JAY-ROBERT, P., J.M. LOBO & J.P. LUMARET 1997. Elevational turnover and species richness variation in European montane dung beetles assemblages. *Arct. Alp. Res*., **29**: 196-205.

JEANNEL, R. 1942. *La genèse des faunes terrestres.* Press Université de France. Paris. 513 pp.

JOHNSON, C. 1967. *Onthophagus fracticornis* (Preyssler) and *O. similis* (Scriba) (Col., Scarabaeidae): Diagnostic notes. *Entomologist´s Monthly Magazin*, **106**: 1-4.

KADIRI, N. 1989. *Aspects biogeographiques et ecologiques de la repartition des scarabeides dans le Maroc oriental.* Diplôme d'Études Approfondies. Université de Montpellier. 68 pp.

KIRK, A.A. 1983. The biology of *Bubas bison* (L.) (Coleoptera, Scarabaeidae) in southern France and its potential for recycling dung in Australia. *Bulletin of Entomological Research,* **73**: 129-136.

KIRK, A.A. & T.J. RIDSDILL-SMITH 1986. Dung beetle distribution patterns in the Iberian Peninsula. *Entomophaga*, **31**(2): 183-190.

KLEMPERER, H.G. 1981. Nest construction and larval behaviour of *Bubas bison* (L.) and *Bubas bubalus* (Ol.) (Coleoptera, Scarabaeidae). *Ecological Entomology*, **6**: 23-33.

KLEMPERER, H.G. 1982. Nest construction and larval behaviour of *Onitis belial* and *Onitis ion* (Coleoptera, Scarabaeidae). *Ecological Entomology*, **7**: 155-167.

KLEMPERER, H.G. 1984. Nest construction, fighting, and larval behaviour in a geotrupine dung beetle, *Ceratophyus hoffmannseggi* (Coleoptera: Scarabaeidae). *J. Zool., Lond.*, **204**: 119-127.

KLEMPERER, H.G. & R. BOULTON 1976. Brood burrow construction and brood care by *Heliocopris japetus* (Klug) and *Heliocopris hamadryas* Fabricius. *Ecological Entomology*, **1**: 19-29.

KLEMPERER, H.G. & J.P. LUMARET 1985. Lyfe cycle and behaviour of the flightless beetles *Thorectes sericeus* Jekel, *T. albarracinus* Wagner and *T. laevigatus cobosi* Baraud (Col., Geotrupidae). *Annls. Soc. ent. Fr. (N.S.),* **21**(4): 425-438.

KOCHER, L. 1958. *Catalogue commenté des Coléoptères du Maroc*. Travaux de l'Institut Scientifique Chérifen. Série Zoologie, nº 16. Fascicule VII Lamellicornes. Institut Scientifique Chérifen. Rabat. 83 pp.

KOCHER, L. 1969. *Catalogue commenté des Coléoptères du Maroc*. *Addenda et corrigenda, feuillets rectificatifs.* Travaux de l'Institut Scientifique Chérifen. Série Zoologie, nº 17.

KRELL, F.-T. 2000. The fossil record of Mesozoic and Tertiary Scarabaeoidea (Coleoptera: Polyphaga). *Invertebrate Taxonomy*, **14**: 871-905.

LADEIRO, J.M. 1950. Os Lamelicórnios portugueses do Museu Zoológico da Universidade de Coimbra. *Memórias e Estudos do Museu Zoológico da Universidade de Coimbra*, **196**: 1-23.

LA GRECA, M. 1964. Le categorie corologiche degli elementi faunistici italiani. *Mem. Soc. Ent. It.*, **43**: 147-165.

LANDIN, B.O. 1957. *Coleoptera Lamellicornia.* Svensk Insektenfauna, 9. Stockholm. 155 pp.

LANDIN, B.O. 1959. Notes on *Onthophagus fracticornis* Preyssler and *O. similes* Scriba (Col., Scarabaeidae). *Opuscula Entomologica*, **24**(3): 215-224.

LÖBL, I. & A. SMETANA 2006. *Catalogue of Palaearctic Coleoptera*, Vol. 3: Scarabaeoidea, Scirtoidea, Dascilloidea, Buprestoidea, Byrrhoidea. Appollo Books, Stenstrup, Denmark. 690 pp.

LOBO, J.M. 1992b. *Biogeografía y ecología de los coleópteros coprófagos en los pastizales alpinos del Macizo Central de Gredos (Coleoptera, Scarabaeidae).* Tesis Doctoral. Universidad Autónoma de Madrid. 456 pp.

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. 2007. Los "Patrones de Dispersión" de la fauna Ibérica de Scarabaeinae (Coleoptera). En: Zunino, M. y Melic, A. (Eds.): *Escarabajos, diversidad y conservación biológica. Ensayos en homenaje a Gonzalo Halffter.* m3m – Monografias Tercer Milenio, vol.7. S.E.A. Zaragoza: 159-177.

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. & J. HORTAL 2006. Los Escarabeidos y geotrúpidos de la comunidad de Madrid: lista de especies, distribución geográfica y patrones de diversidad (Coleoptera, Scarabaeoidea, Scarabaeidae y Geotrupidae). *Graellsia*, **62** (número extraordinario): 419-438.

LOBO, J.M. & F. MARTÍN-PIERA 1993. Análisis comparado de las comunidades primaverales de Escarabeidos coprófagos (Col., Scarabaeoidea) del archipiélago balear. *Ecología Mediterránea*, **19**(3/4): 29-41.

LOBO, J.M., E. CHEILAROV & B. GUÉORGUIEV 2007a. Variation in dung beetle (Coleoptera: Scarabaeoidea) assemblages with altitude in the Bulgarian Rhodopes Mountains: A comparison. *Eur. J. Entomol.*, **104**: 489-495.

LOBO, J.M., E. CHEILAROV & B. GUÉORGUIEV 2007b. Convergences and divergences between two European mountain dung beetle assemblages (Coleoptera, Scarabaeoidea). *Animal Biodiversity and Conservation*, **30**(1): 83-96.

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.

LÓPEZ-COLÓN, J.I. 1985. Contribución al conocimiento del género *Thorectes* Mulsant, 1842. Las especies de la provincia de Madrid (Coleoptera, Geotrupidae). *Nouvelle Revue d'Entomologie (N.S.),* **2**(2): 221-225.

LÓPEZ-COLÓN, J.I. 1996. El género *Thorectes* Mulsant, 1842 (*Coleoptera, Scarabaeoidea, Geotrupidae*) en la fauna europea. *Giornale Italiano di Entomologia* [1995], **7**: 355-388.

LUMARET, J.P. 1978. *Biogéographie et écologie des Scarabéides coprophages du sud de la France,* 2 vols. Sciences D. Thèse. Université de Montpellier. Montpellier. Vol. 1, 254 pp + 6 apéndices. Vol. 2, 88 mapas.

LUMARET, J.P. 1990. *Atlas des Coléoptères Scarabéides Laparosticti de France.* Muséum National d'Histoire Naturelle, Inventaires de Faune et Flore. Secrétariat de la Faune et de la Flore. Paris, fasc. 1: 418 pp.

LUMARET, J.P. 2007. Aspects biogéographiques et écologiques de la distribution des scarabéides (Coleoptera: Scarabaeoidea) au Maroc et dans la Péninsule Ibérique. En: Zunino, M. y Melic, A. (Eds.): *Escarabajos, diversidad y conservación biológica. Ensayos en homenaje a Gonzalo Halffter.* m3m – Monografias Tercer Milenio, vol.7. S.E.A. Zaragoza: 149-158.

LUMARET, J.P. & A. KIRK 1987. Ecology of dung beetles in the french mediterranean region (Coleoptera: Scarabaeidae). *Acta Zool. Mex. (ns)*, **24**: 1-55.

LUMARET, J.P. & A.A. KIRK 1991. South temperate dung beetles. En: *Dung Beetle Ecology*. Hanski, I. & Cambefort, Y. (Eds.). Princeton University Press. New Jersey: 97-115.

LUMARET, J.P. & J.M. LOBO 1996. Geographic distribution of endemic dung beetles (Coleoptera, Scarabaeoidea) in the Western Paleartic region. *Biodiversity Letters*, **3**: 192-199.

MARIANI, G. 1959. Ricerche coleotterologiche sul littorale ionico della Puglia, Lucania e Calabria. Campagne 1956-1957-1958. 2. Coleoptera Lamellicornia. *Memorie della Società Entomologica Italiana*, 38: 143-184.

MARTÍN-PIERA, F. 1983. Composición sistemática y origen biogeográfico de la fauna ibérica de *Onthophagini* (*Coleoptera, Scarabaeoidea*). *Boll. Mus. Reg. Sci. Nat. Torino*, **1**(1): 165-200.

MARTÍN-PIERA, F. 1984. Los Onthophagini íbero-baleares (Col., Scarabaeoidea). II. Corología y autoecología. *Eos*, **60**: 101-173.

MARTÍN-PIERA, F. 1986. The paleartic species of the subgenus *Parentius* Zunino, 1979 (*Col., Scarabaeoidea, Onthophagini*). *Boll. Mus. Reg. Sci. Nat. Torino*, **4**(1): 77-122.

MARTÍN-PIERA, F. 1987. Review of the genus *Chironitis* Lansberge, 1875, I: Taxonomy, Phylogeny and Zoogeography of the Paleartic species (Col., Scarabaeoidea Onitini). *Ent. Arb. Mus. Frey*, **35/36**: 203-245.

MARTÍN-PIERA, F. & J. LOBO 1992. Los Scarabaeoidea Laparosticti del archipiélago Balear (Coleoptera). *Nouvelle Revue Entomologie (N.S.)*, **9**(1): 15-28.

MARTÍN-PIERA, F. & J. LOBO 1995. Diversity and ecological role of dung beetles in Iberian grassland biomes. En: *Farming on the edge: the nature of traditional farland in Europe.* McCracken, D.I., Bignal, E.M. & Wenlock, S.E. (Eds.). Joint Nature Conservation Commite. Peterborough: 147-153.

MARTÍN-PIERA, F. & J.I. LÓPEZ-COLÓN 2000. *Coleoptera, Scarabaeoidea* I. En: *Fauna Ibérica*, vol.14. Ramos, M.A. *et al.* (Eds.). Museo Nacional de Ciencias Naturales. CSIC. Madrid. 526 pp., 7 h. lám.

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 1992. Ecology and biogeography of dung-beetle communities (Coleoptera, Scarabaeoidea) in an Iberian mountain range. *Journal of Biogeography*, **19**: 677-691.

MARTÍN-PIERA, F. & M. ZUNINO 1981. *Onthophagus marginalis* Gebl. (*Coleoptera, Scarabaeoidea*): status tassonomico e considerazioni biogeografiche. *Boll. Mus. Zool. Univ. Torino*, **1**: 1-12.

MARTÍN PIERA F. & M. ZUNINO 1985. Taxonomie et biogéographie des *Onthophagus* du "groupe de l' *O. ovatus*".I. *Nouv. Rev. Ent.* (N.S.), **2**(3): 241-250.

MATEU, J. 1950. Escarabeidos de Ifni y del Sahara español. *Eos*, **26**(3-4): 271-297.

MIEDVIEDEV, S.I. 1965. Scarabaeidae-Plastinchatousij. En: *Opredielitel' Nasekomykh evoprejskoj chastii SSSR*, vol. 2. *Coloptera*. Bey-Bienko, G.J. (Ed.). Nauka. Moskva-Leningrad: 166-208.

MIKŠIĆ, R. 1956. *Fauna Insectorum Balcanica. Scarabaeidae*, vol. 6 (1/2). Godinsjak Bioloskag Instituta Sarajevo. Sarajevo. 281 pp.

MIKŠIĆ, R. 1957. Zweiter Nachtrag zur « Fauna Insectorum Balcanica-Scarabaeidae». (Coleoptera, Lamellicornia). (24. Beitrag zur Kenntnis der Scarabaeidae). *Acta Musei Macedonici scientiarum naturalium*, **4**: 139-214.

MOHAMMED, B. 1995. *Contribution à l'étude des coléoptères coprophages dans la région d'Ifran.* Certificat d'Études Approfondies de Biologie Animale. Université Sidi Mohammed Ben Abdellah. Faculté des Sciences Dhar Elmehraz. Fez. 44 pp.

NICOLAS, J.L. 1980. Un coprophage nouveau pour la Corse: *Onitis alexis* Klug (Col. Scarabaeidae). *Bull. mens. Soc. linn. Lyon*, **49**(2): 132-133.

NORMAND, H. 1936. Contribution au catalogue des Coléoptères de Tunisie, fasc. 10: Scarabaeidae. *Bull. Soc. Hist. Nat. Afr. Nord.*, **27**: 368-382.

NORMAND, H. 1938. Contribution au catalogue des Coléoptères de Tunisie, 1er suppl. *Bull. Soc. Hist. Nat. Afr. Nord. Alger*, **25**(9): 367-368.

PALESTRINI, C. 1981. *Onthophagus fracticornis* (Preyssl.) e *O. similis* (Scriba): status tassonomico e considerazione zoogeografiche. *Bollettino del Museo di Zoologia della Università di Torino*, **2**: 13-24.

PALESTRINI, C. & M. ZUNINO 1985. Osservazioni sul regime alimentare dell'adulto in alcune specie del genere *Thorectes* Muls. (Coleoptera, Scarabaeoidea: Geotrupidae). *Boll. Mus. Reg. Sci. Nat. Torino*, **3**(1): 183-190.

PAULIAN, R. 1959. *Faune de France. Coléoptères Scarabéides (Deuxième édition, revue et augmentée)*. Ed. Lechevalier. Paris. 298 pp.

PAULIAN, R. & J. BARAUD 1982. *Faune des Coléoptères de France. II. Lucanoidea et Scarabaeoidea.* Ed. Lechevalier. Paris. 477 pp.

PAULIAN, R. & A. VILLIERS 1939. Récoltes de R. Paulian et A. Villiers dans le Haut-Atlas Marocain, 1938. *Bull. Soc. Sci. Nat. Maroc*, **19**: 180-185.

PEYERIMHOFF, P. DE 1921. Nouveaux coléoptères Nord-africains. 39ème note: faune saharienne. *Bull. Soc. Ent. Fr.*: 234-236.

PEYERIMHOFF, P. DE 1945/1947. Etudes et descriptions des coléoptères marocains. Scarabaeidae. *Bull. Soc. Sc. Nat. Phys. Maroc*, **25/27**: 290-293.

PITTIONI, B. 1940. Die Arten der Unterfamilie Coprinae (Scarabaeidae, Coleoptera) in der Sammlung des Kgs. Naturh. Museum in Sofia. *Mitteilungen aus den Königlichen Naturwissenschaftlischen Institute, Sofia*, **13**: 211-238.

PORTA, A. 1932. Coleoptera Rynchophora Lamellicornia. En: *Fauna Coleopterorum Italica*, vol. 5. Stabilimento Tipografico Piacenza. Piacenza. 476 pp.

PREUDHOMME DE BORRE, A. 1986. Liste de Lamellicornes Laparostictiques recueillis par feu Camille von Volxen pendant son voyage dan le midi de la Péninsule hispanique et au Maroc en 1871. *Ann. Soc. ent. Belg.*, **30**: 98-102.

PULIDO HERRERA, L.A. & M. ZUNINO 2007. Catálogo preliminar de los Onthophagini de América (Coleoptera: Scarabaeinae). En: *Escarabajos, diversidad y conservación biológica. Ensayos en homenaje a Gonzalo Halffter.* Zunino, M. y Melic, A. (Eds.). m3m – Monografías Tercer Milenio, vol.7. S.E.A. Zaragoza: 93-129.

RAHOLA, P. 1985. Diferenciación entre *Onthophagus similis* Scriba y *Onthophagus opacicollis* Reitter (Col. Scara-baeidae). *Graellsia*, **41**: 31-42.

REITTER, E. 1892. Bestimmungs-Tabelle der Lucaniden und coprophagen Lamellicornen des palaeartischen Faunengebietes. *Verhandlungen des Naturforschenden Vereins in Brünn*, [1891], **30**: 141-162.

RODRÍGUEZ-ROMO, J., E. GALANTE & M. GARCÍA-ROMÁN 1988. Los Escarabeidos coprófagos de la provincia de Cáceres (España): *Scarabaeini, Coprini, Onitini* y *Oniticellini* (*Col. Scarabaeidae*). *Bolm. Soc. port. Ent*., vol.III, **24**(94): 1-28.

ROMERO-SAMPER, J. 1993. Hábitos encaramadores de *Trypocopris pyrenaeus* (Charpentier, 1825) (Col.: Scarabaeoidea, Geotrupidae) en bosques caducifolios de Cantabria (España). *Estudios del Museo de Ciencias Naturales de Álava*, **8**: 171-174.

ROMERO-SAMPER, J. 1996. Notas sobre comportamiento de dos Geotrupinae (Col.: Scarabaeoidea, Geotrupidae) en bosques caducifolios de Cantabria (España). *Estudios del Museo de Ciencias Naturales de Álava*, [1995-96], **10/11**: 233-238.

ROMERO-SAMPER, J. 2007a. Comportamiento nidificador y ciclo biológico de *Onthophagus similis* (Scriba, 1790) (Coleoptera, Scarabaeidae). *Boletín Sociedad Entomológica Aragonesa*, **41**: 267-270.

ROMERO-SAMPER, J. 2008. *Las comunidades de coleópteros escarabeidos coprófagos (Coleoptera, Scarabaeoidea) del Medio Atlas (Marruecos): influencia del tipo de hábitat, altitud y estacionalidad. Análisis comparado de su estructura.* Tesis Doctoral. Universidad Complutense de Madrid. Madrid. 357 pp. + apéndices.

ROMERO-SAMPER, J. & F. BAJET 2007. Sobre la presencia de *Cheironitis furcifer* (Rossi, 1792) en el archipiélago balear (Coleoptera, Scarabaeidae). *Boletín Sociedad Entomológica Aragonesa*, **41**: 403-405.

ROMERO-SAMPER, J. & J.M. LOBO 2006. Los coleópteros Escarabeidos telecópridos del Atlas Medio (Marruecos): influencia del tipo de hábitat, altitud y estacionalidad y relevancia en las comunidades coprófagas (Coleoptera, Scarabaeidae). *Boletín Sociedad Entomológica Aragonesa*, **39**: 235-244.

ROUGON, C. 1987. *Coléoptères Coprophiles en zone sahélienne: Étude biocénotique, comportement nidificateur, intervention dans le recyclage de la matière organique du sol.* Sc. D. thesis. Univ. Orléans. France.

ROUGON, D., C. ROUGON, J. TRICHET & J. LEVIEUX 1988. Enrichissement en matière organique d'un sol sahélien au Niger par les insects coprophages (Coléoptères, Scarabaeidae): implications agronomiques. *Revue d'Écol-ogie et Biologie du Sol*, **25**: 413-434.

RUANO, L., F. MARTÍN-PIERA & A. ANDÚJAR 1988. *Los Scarabaeoidea de la provincia de Albacete (Coleoptera)*. Instituto de Estudios Albacetenses de la Excma. Diputación de Albacete y CSIC. Confederación Española de Estudios Locales, Serie I. Ensayos Históricos y Científicos, nº 32. Albacete. 201 pp.

RUIZ, J.L. 1995. Los Scarabaeoidea (Coleoptera) coprófagos de la

región de Ceuta (norte de África). Aproximación faunística. *Transfretana, Ceuta,* Monografía 2 (Estudios sobre el medio natural de Ceuta y su entorno): 11-114.

RUIZ, J.L., J.M. ÁVILA & F. SÁNCHEZ-PIÑERO 1993. Estudio de una comunidad estival de Escarabeidos coprófagos en el Norte de África (*Coleoptera, Scarabaeoidea*). *Zool. Baetica*, **4**: 149-157.

SALGADO, J.M. 1983. Ciclo anual de los Escarabeidos coprófagos de ganado ovino en el área de Villafáfila (Zamora). *G. it. Ent.*, **1**: 225-238.

SALGADO, J. M. & A. DELGADO 1982. Contribución al conocimiento de los Scarabaeoidea (Col.) coprófagos de la provincia de León. *Boletín de la Asociación Española de Entomología*, **6**(1): 17-27.

SÁNCHEZ-PIÑERO, F. 1994. *Ecología de las comunidades de coleópteros en zonas áridas de la depresión de Guadix-Baza (sureste de la Península Ibérica)*. Tesis Doctoral. Universidad de Granada. Granada. 313 pp.

SCHATZMAYR, A. 1946. Gli Scarabeidi coprofagi della Libia e dell'Egitto. *Atti della Società italiana di Scienze naturali e del Museo civico di Storia naturale di Milano*, **85**(1-2): 40-84.

SCHOOLMEESTERS, P. 1995. Scarabaeidae collected during a trip to Tunisia (Coleoptera). *Phegea*, **23**(1): 57.

SCHOOLMEESTERS, P. 2005. *World Scarabaeidae database. In Species 2000 & ITIS Catalogue of Life: 2006 Annual Checklist (FA Bisby, MA Ruggiero, YR Roskov, M Cachuela-Palacio, SW Kimani, PM Kirk, A Soulier-Perkins and J van Hertum, eds). CD-Rom;* Species 2000: Reading, U.K.

SEABRA, A.F. DE 1907. *Estudos sobre os animaes uteis e nocivos á Agricultura. IV: Esboço monographico sobre os Scarabaeidos de Portugal (Coprini).* Imprensa Nacional. Lisboa. 176 pp.

SIMONIS A. 1984. Note sugli Euoniticellus della fauna italiana (Coleoptera, Scarabaeidae). *Boll. Mus. Reg. Sci. Nat. Torino,* **2**(2): 545 – 554.

TAUZIN, P. 1990. Coléoptères *Scarabaeoidea* coprophages du Maroc. *L'Entomologiste*, **46**(4): 159-165.

TENEBAUM, S. 1915. *Fauna Koleopterologiczna wysp Balearskich.* Skland Glówny w Ksiegarni Gebethnera i Wolffa. Warszawa. 150 pp.

THÉORODIDÈS, J. 1950. Observations écologiques et faunistiques sur des Coléoptères coprophages des pyrénées-orientales. *Vie et Milieu. Bull. du Lab. Arago*, Tome premier, pp. 460-465.

UHAGÓN, S. 1879. Coleópteros de Badajoz. Segunda parte. *Anales de la Sociedad Española de Historia Natural*, **8**: 187-216.

VEIGA, C.M. & F. MARTÍN-PIERA 1988. *Las familias, tribus y géneros de los Scarabaeoidea (Col.) íbero-baleares*. Claves para la identificación de la fauna española, 26. Cátedra de Entomología. Facultad de Biología. Universidad Complutense. Madrid. 88 pp.

VIGNA TAGLIANTI, A., P.A. AUDISIO, C. BELFIORE *et al.* 1992. Riflessione di gruppo sui corotipi fondamentali della fauna W-paleartica ed in particolare italiana. *Biogeographia,* **16**: 159-179.

WASSMER, T. 1995. Selection of the spatial habitat of coprophagous beetles in the Kaisersthul area near Freiburg (SW-Germany). *Acta Oecologica*, **16**(4): 461-478.

WINKLER, A. 1929. *Catalogus Coleopterorum Regionis Palearticae.* Albert Winkler. Vienna: 1.025-1.130.

ZACHARIEVA, B. 1965a. Beitrag zur Erforschung der coprophagen Scarabaeoidae (Coleoptera) aus den Ostrhodopen. *Bulletin de l'Institut de Zoologie et Musée*, *Sofia*, **19**: 129-134.

ZACHARIEVA, B. 1965b. Scarabaeidae (Coleoptera) aus Thrakien. En: *Die Fauna Thrakiens*. Sofia, 2: 229-254. A. K. Valkanov Ed. Bulgarian Academy of Sciences. Sofia.

ZIANI, S.A. 2005. Stereopyge, nome da conservare per Stereopyge A. Costa, 1847 (Insecta Coleoptera Geotrupidae). Q*uaderno di Studi e Notizie di Storia Naturale Della Romagna*, **20**: 109-113.

ZUNINO, M. 1974. Il genere Bubas Muls. (Coleoptera, Scarabaeoidea). *Boll. Mus. Zool. Univ. Torino,* 1974(3): 15–24.

ZUNINO, M. 1984a. Essai préliminaire sur l'évolution des armures génitales des Scarabaeinae, par rapport à la taxonomie du groupe et à l'évolution du comportement de nidification. *Bulletin de la Société Entomologique de France*, **88**: 531-542.

ZUNINO, M. 1984b. Sistematica generica dei Geotrupinae (Coleoptera: Geotrupidae), filogenesi della sottofamiglia e considerazioni biogeografiche. *Bolletino del Museo Regionales di Scienze Naturali, Torino*, **2**: 9-162.

ZUNINO, M. 1991. Food Relocation Behaviour: a multivalent strategy of Coleoptera. *Advances in Coleopterology*: 297-314. Asociación Europea de Coleopterología. Barcelona.

ZUNINO, M. & C. PALESTRINI 1986. El comportamiento telefágico de *Trypocopris pyrenaeus* (Charp.) adulto (Coleoptera: Scarabaeoidea, Geotrupidae). *Graellsia*, **42**: 205-216.