

PREFERENCIAS AMBIENTALES Y DISTRIBUCIÓN GEOGRÁFICA DE LOS ESCARABEIDOS ENDOCÓPRIDOS (COLEOPTERA, APHODIIDAE) DEL MEDIO ATLAS (MARRUECOS)

Jesús Romero Samper¹ & Jorge M. Lobo²

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 endocópridos. Para las 20 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 describiendo, además, las principales características ecológicas y geográficas de las especies encontradas.

Palabras clave: escarabajos coprófagos, Aphodiidae, endocópridos, Medio Atlas, Marruecos, preferencias de hábitat, variación estacional y altitudinal.

Environmental preferences and geographical distribution of the endocoprid dung beetles (Coleoptera, Aphodiidae) from Middle-Atlas (Morocco).

Abstract: Following the faunistic inventory on the Middle-Atlas dung beetles (Morocco), we expose the results referred to the endocoprid functional group. For the 20 collected species we examine the influence of three variables (seasonality, habitat type and altitude) both in the composition and in the variation of species richness. We also study the biogeographic composition of these assemblages, comparing the relevance of this functional dung-beetle group with regards to the others present in the region. Lastly, we describe the main ecological and geographical characteristics of the collected species.

Key words: dung beetles, Aphodiidae, endocoprids, Middle-Atlas, Morocco, habitat preferences, seasonal and altitudinal variation.

Introducción

El comportamiento endocóprido fue inicialmente descrito para los *Oniticellini* (Bornemissza, 1969; Davis, 1977; Cambefort, 1982; Rougon y Rougon, 1982), aunque el grupo clásico que lo manifiesta sean los Aphodiinae. Este comportamiento se caracteriza porque todo el desarrollo embriogénico se sucede en el interior del estiércol o en su interfase con el subsuelo, pero sin que exista recolocación del recurso trófico (Halfpter y Matthews, 1966; Bornemissza, 1969 y 1976; Halfpter, 1977; Halfpter y Edmonds, 1982). Puede darse el caso, incluso, de que las larvas presenten hábitos sabulícolas y regímenes saprófagos e, incluso, rizófagos (Emden, 1941; Carne, 1956; White, 1960; Christensen y Dobson, 1976; Veiga, 1985; Zunino, 1991); alimentándose de detritus orgánicos presentes en las partículas de tierra (caso de los subgéneros *Chilothorax*, *Melinopterus* y *Nimbus*, dentro de los *Aphodius*) (Landin, 1961; Martín-Piera y López-Colón, 2000). El patrón general sería, en fin, el observado por Lumaret (1975) para *Aphodius constans*: la oviposición se efectuaría en la misma masa de estiércol, donde se desarrollarían los dos primeros estadios larvarios; la larva de tercera edad migraría hacia el suelo subyacente, donde entraría en ninfosis tras construir la cámara pupal con su propio excremento. Varios autores (Madle, 1934; Jerath, 1960a; White, 1960; Landin, 1961; Holter, 1974 y 1979; Lumaret, 1975; Christensen y Dobson, 1977; Klemperer, 1978; Dellacasa, 1983; Stevenson y Dindal, 1985; Kim y Lumaret, 1986; Hanski, 1991; Lumaret y Stiernet, 1991; Romero-Samper y Martín-Piera, 2007) han

registrado un comportamiento similar en varias especies del género. Si bien, otras exhiben comportamientos no estrictamente endocópridos (Zunino y Barbero, 1990; Zunino *et al.*, 1994a y b; Barbero y Palestri, 1995; Palestri *et al.*, 1997 y 1999; Borghesio y Palestri, 2002). En este sentido, puede considerarse un patrón más simple que los exhibidos por los telecópridos y paracópridos. El modelo endocóprido se da entre la vasta mayoría de los *Aphodiidae*, el grueso de cuyas especies pertenecen al género *Aphodius*, con alrededor de 1.650 descritas (según Hanski y Cambefort, 1991). Corresponde este patrón al grupo funcional GF VII de la jerarquía definida por Doube (1990).

La familia *Aphodiidae* englobaría más de 2.000 especies (Hollande y Théron, 1998): en torno a 1.850 especies de la subfamilia *Aphodiinae* (Hanski, 1991; Hanski y Cambefort, 1991; Schoolmeesters, 2005), a la que da nombre el hiperdiverso género *Aphodius*. Del mismo, se han citado 117 especies en el norte de África (Hollande y Théron, 1998), 84 de las cuales se presentan en Marruecos, y 106 en la Península Ibérica (Veiga, 1998). Cincuenta y seis especies serían comunes a las riberas ibérica y marroquí. Bien como grupo funcional o como género, los *Aphodius* son básicamente de distribución Paleártica y/o Holártica, de cantándose fundamentalmente por climas fríos y/o templados propios de latitudes septentrionales (véase Hanski, 1991).

Como ya señalábamos en anteriores estudios (Romero-Samper y Lobo, 2006 y 2008) referidos a otros grupos

funcionales de Escarabeidos coprófagos presentes en el Medio Atlas, apenas se han realizado muestreos anuales, sistemáticos y fiables capaces de comparar estos ensambles entre la ribera Norteafricana y la Europea mediterránea. Continuando anteriores exposiciones, hemos examinado la fauna endocóprida del Medio Atlas, comparando la riqueza y composición encontrada con la de otros territorios cercanos y realizando un análisis somero sobre la composición biogeográfica de los elementos hallados. Seguidamente, se identifican los cambios faunísticos en los ensambles de estas especies coprófagas, en relación con las modificaciones ambientales debidas a la altitud, el tipo de hábitat y la estacionalidad, examinando asimismo la importancia comparada de este grupo funcional en las comunidades coprófagas del área de estudio. Por último, se describirán 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 encontrarse en Romero-Samper y Lobo (2006 y 2008) 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).

El criterio taxonómico seguido para la denominación de las especies es el clásicamente admitido, siguiendo el reciente catálogo Paleártico de Löbl y Smetena (2006).

Resultados

Datos generales

En el norte de África habitan alrededor de 113 especies de *Aphodius*, de las cuales 85 constituirían la fauna de este género en Marruecos (un 75 %; ver Tabla I). En la Península Ibérica se encuentran 56 de las 113 especies presentes en el norte de África (aproximadamente un 50%): 51 de las 85 registradas en Marruecos (un 60 %).

La riqueza registrada en el presente estudio representa un 18 % de los *Aphodius* marroquíes (20 especies): todas, menos dos, comunes a la fauna ibérica. Otros autores (Fatima, 1995; Mohammed, 1995; Janati-Idrissi *et al.*, 1999) reseñan, para esta misma cordillera, otras doce especies: *A. cribricollis*, *A. quadrimaculatus diecki*, *A. esimoides*, *A. lineolatus*, *A. mayeri*, *A. numidicus*, *A. scybalarius*, *A. sitiphoides*, *A. striatulus*, *A. tersus*, *A. villarreali* y *A. vitellinus*. Si bien, cabe señalar que el rango altitudinal de estos otros tres estudios es inferior al del presente (desde los 287 a 1.664 metros).

Análisis biogeográfico

Para conocer la caracterización biogeográfica de los *Aphodiinae* registrados en nuestro muestreo en el Medio Atlas, hemos recurrido a las clasificaciones propuestas por La

Greca (1964), Vigna Taglianti *et al.*, 1992) y Galante y Stebnicka (1993), con algunas modificaciones. En el análisis biogeográfico de los Afodinos, estas clasificaciones han sido empleadas, no siempre coincidentemente, en varios estudios (Kadiri, 1989; Fatima, 1995; Mohammed, 1995; Ruiz, 1995; Veiga, 1998; Janati-Idrissi, 2000).

Prácticamente la mitad de las especies son de amplia distribución (Cosmopolitas, Holárticas y Paleárticas), ocho son Mediterráneas, y tan sólo tres son Magrebíes o Íbero-Norteafricanas (Tabla II). Entre estas últimas se encuentran dos endemismos Magrebíes. En abundancia y biomasa dominan los elementos Paleártico-occidentales y los Ponto-mediterráneos, debido a las abundantes poblaciones de *A. melanostictus* (un 65 % del total de efectivos endocópridos) y *A. orbigny* (un 29 %).

Preferencias estacionales, ambientales y altitudinales

De las 20 especies de Escarabeidos endocópridos, 11 de ellas (55%) poseen alguna preferencia significativa por alguno de los dos períodos de muestreo. Entre estas especies con una marcada preferencia estacional, seis poseen poblaciones más numerosas durante la primavera y cinco durante el otoño. Las dos especies con poblaciones más numerosas (*A. orbigny* y *A. melanostictus*) se colectaron con una mayor abundancia durante el otoño (Tabla III).

En el caso de los dos tipos de hábitat, nueve especies (45%) manifiestan preferencias significativas, seis hacia los pastizales y tres hacia los bosques. Destaca que dos de estas especies forestales son las que poseen poblaciones más numerosas y muestran una marcada preferencia otoñal (*A. orbigny* y *A. melanostictus*), mientras que la tercera (*A. consputus*) es típicamente primaveral (Tabla IV).

Respecto a la distribución altitudinal (Tabla V) las especies de endocópridos parecen poseer preferencias altitudinales algo más marcadas. De las 15 especies con valores significativos del test de Kruskal-Wallis, *A. orbigny* es la única con una marcada preferencia por las zonas más elevadas, mientras que *A. fimetarius*, *A. consputus* y *A. melanostictus* preferirían las localidades con altitudes intermedias, y *A. moraguesi*, *A. castaneus*, *A. granarius* y *A. longispina* las ubicadas a menor altitud dentro del rango examinado. Excepto en el caso de *A. melanostictus* (y parcialmente en el caso de *A. orbigny*), todas las correlaciones significativas entre el número de individuos y la altitud son negativas, de modo que las mayores abundancias generalmente aparecen en las localidades de menor altitud muestreadas.

La altitud es la variable con mayor capacidad explicativa sobre la variabilidad de la abundancia de los Escarabeidos endocópridos (en promedio un 29,6%), existiendo seis especies en las que esta variable es capaz de explicar más del 25% de la variación en la abundancia (Tabla VI). La siguiente variable en capacidad explicativa es la época de colecta (en promedio, un 20,6%) también con seis 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 15,6%) existiendo tres especies cuya variación en abundancia puede ser explicada en más de un 25% por esta variable. La abundancia de cuatro especies puede explicarse acudiendo principalmente a la altitud (*A. moraguesi*, *A. longispina*, *A. leucopterus* y *A. peyerimhoffi*), dos especies por la altitud y

el período estacional (*A. castaneus* y *A. granarius*), tres más principalmente mediante el hábitat y el período estacional (*A. consputus*, *A. melanostictus* y *A. orbignyi*) y dos mediante el período estacional (*A. lividus* y *A. subterraneus*). Para el resto de las especies, estas variables poseen una escasa capacidad explicativa (Tabla VI).

Importancia comparada de los Escarabeidos endocópridos

Con 105.830 ejemplares, este grupo constituye el primero en abundancia, por delante de los paracópridos y de los telecópridos, suponiendo un 85,2 % del total de especímenes colectados. Por lo que respecta a la biomasa, son el segundo grupo en importancia (459 grs.), tras los telecópridos (1.149 grs.) y por delante de los paracópridos (316 grs.), suponiendo un 23,9 % del peso seco total.

Durante el otoño se colectaron 104.532 ejemplares pertenecientes a 10 especies de endocópridos, lo que supuso un 92,7 % del total de individuos (112.804 ejemplares) y un 28,5 % del peso seco total registrado (1.569 grs.). Los 1.300 individuos, pertenecientes a 14 especies colectados durante el muestreo primaveral supusieron, en cambio, el 11,3 % del total de ejemplares (11.464 ejemplares) y el 3,3 % del total de la biomasa colectada (347 grs.).

Datos de distribución y ecológicos específicos

• *Aphodius (Amidorus) moraguesi* Baraud, 1978

Elemento Paleártico endémico de Marruecos (Baraud, 1978). El mismo autor (1985) lo vuelve a citar del Medio Atlas, concretamente de Aïn Arbi, cerca de Timahdite, al sur de Ifran. Sin embargo, Hollande y Thérond (1998), en su monografía sobre los Afodinos Norteafricanos, aun citándolo, no lo incluyen. Su corología es estrictamente magrebí (La Greca, 1964).

Únicamente hemos colectado esta especie durante el otoño y en pastizales. El material tipo (Baraud, 1978) fue capturado entre agosto y septiembre. Por lo que se refiere a su distribución altitudinal, puede considerarse una especie más frecuente en la baja montaña, aunque alcanza la cota más elevada de las muestreadas por nosotros. Así, un 97,6 % de los individuos (n = 2.530) fueron registrados a 1.560 metros (pastizal de AguelmaneAzizga). Baraud (1978) la registra, en el Medio Atlas, entre los 2.000 y los 2.036 metros de altitud.

En peso seco, el conjunto de las colectas del muestreo (12,1 grs.), supone un 2,7 % de la biomasa total de los endocópridos y un 0,6 % del peso seco total que representa toda la comunidad coprófaga colectada. En base a las escasísimas referencias recopiladas (tan sólo 8), su presencia en Marruecos resulta muy restringida. Se distribuiría, latitudinalmente, entre los 32,97° y los 33,83° N; longitudinalmente, entre los 5,06° y los 5,6° W. Es decir, su presencia se limitaría al Medio Atlas.

• *Aphodius (Ammoecius) elevatus* (Olivier, 1789)

Elemento Paleártico de distribución Circunmediterránea y Norteafricana, y corología Mediterráneo-occidental (La Greca, 1964). Presente en el suroeste de Europa (Portugal, España, Francia e Italia) y en el Magreb (Marruecos, Argelia y Túnez) (Kocher, 1958; Báguena, 1967; Baraud, 1971b,

1977, 1985 y 1992; Compte, 1975; Pittino, 1979; Paulian y Baraud, 1982; Dellacasa, 1983; Dellacasa y Pittino, 1985; Martín-Piera *et al.*, 1986; Tauzin, 1990; Hollande y Thérond, 1998; Veiga, 1998), así como en el archipiélago Balear (Cardona, 1872; Tenenbaum, 1915; Báguena, 1967; Compte, 1968; Palmer *et al.*, 1988; Martín-Piera y Lobo, 1992).

En el muestreo realizado se encuentra tanto en octubre (63,6 % de los efectivos, n = 11) como en mayo. En la región de Ceuta (Ruiz *et al.*, 1993; Ruiz, 1995) muestra una fenología otoño-estival, al igual que en el sur de la Península Ibérica (Fernández-Sigler, 1986; Ávila y Sánchez-Piñero, 1990); no así en el interior peninsular, donde es primavero-estival (Ruano *et al.*, 1988). El detallado análisis que Veiga (1998) hace de su fenología, muestra que se encuentra a lo largo de todo el año, con máximos poblacionales coincidentes con períodos de fuertes lluvias. Según el citado autor, podría presentar varias generaciones anuales. En Francia, por ende, puede aparecer en invierno y primavera (Lumaret, 1990). País este en el que constituye un elemento raro, al igual que en Italia (Dellacasa, 1983), siendo activo entre febrero y octubre (Paulian y Baraud, 1982).

En relación al tipo de hábitat predilecto observamos el mismo carácter generalista: 7 ejemplares en pastizales (pastizal de Ain-Kahla: 2.050 metros) y 4 en áreas boscosas (bosque de Tizi-n-tretten: 1.805 metros). En fin, los efectivos colectados en otoño lo fueron en medios abiertos, en la estación de mayor altitud; en tanto que los registrados en primavera lo fueron en forestales, en una estación de media montaña. Esta distribución altitudinal puede, incluso, ser superada en el Alto Atlas hasta alcanzar los 2.500 metros (Kocher, 1958; Baraud, 1985; Hollande y Thérond, 1998). En la Península Ibérica coloniza desde las cotas litorales hasta los 2.000 metros (Veiga, 1998).

Según nuestra matriz de datos (19 localidades), esta especie se distribuiría en Marruecos, latitudinalmente, entre los 31,44° y los 35,91° N y, longitudinalmente, entre los 2,42° y los 6,95° W. Entre ambas costas y la cordillera del Atlas.

• *Aphodius (Anomius) castaneus* Illiger, 1803

Elemento Paleártico, de corología Mediterráneo-occidental (La Greca, 1964), ampliamente distribuido por el suroeste de Europa (Península Ibérica, Francia meridional), incluidas las islas de Sicilia y Cerdeña, así como por el Magreb (Marruecos, Argelia y Túnez) (Dellacasa, 1983; Dellacasa y Pittino, 1985; Tauzin, 1990; Veiga, 1998). Varios autores, sin embargo, descartan su presencia en Francia (Paulian y Baraud, 1982; Baraud, 1985 y 1992; Hollande y Thérond, 1998). Báguena (1967) la considera muy común en la Península Ibérica; sin embargo, Veiga (1998) señala una distribución preferentemente meridional.

En nuestro estudio, *A. castaneus* muestra una fenología predominantemente otoñal (98,5 %, n = 195), con una escasa representación en mayo (3 ejemplares). Fenología coincidente con la señalada por Ruiz (1995) en la región de Ceuta (España), donde también puede encontrarse en verano (Ruiz *et al.*, 1993); también con la observada por Fatima (1995) en Fez-Saïs, así como la datada por varios autores para la Península Ibérica (Uhagón, 1879; Galante, 1983a; Ávila y Pascual, 1987a; Bahillo de la Puebla *et al.*, 1988; Ávila y Sánchez-Piñero, 1990; Veiga, 1998), o por Dellaca-

sa (1983) en Cerdeña. Sin embargo, en la región de Ifran (Atlas Medio), Mohammed (1995) señala su presencia entre agosto y septiembre; como también lo hace Agoiz-Bustamante (1998) para Huesca (España). En la misma cordillera, Janati-Idrissi (2000) la colectó entre mayo y septiembre, con un máximo poblacional a finales de verano.

Únicamente hemos registrado la especie en medios abiertos, conforme a lo señalado por Ruiz (1995) para Ceuta (España) y por Dellacasa (1983) para Cerdeña. De hecho, en nuestro muestreo ha sido colectada en las siete localidades de pastizal, pero no en las tres forestales, independientemente de la altitud. Si bien, un 82,1 % de las capturas lo fueron entre los 1.560 (Aguelmane-Azigza) y los 1.777 metros (Ain-Leuh). En el Medio Atlas, Janati-Idrissi *et al.* (1999) la recolectaron entre los 287 y los 1.664 metros, tanto en medios abiertos como forestales. Dellacasa y Pittino (1985) la señalan del Gran y Medio Atlas. En el Marruecos noroccidental, Haloti *et al.* (2006) la colectó entre los 13 y los 940 metros de altitud. Coincide este mismo rango (zonas litorales–900 metros) con el hallado en la Península Ibérica (Veiga, 1998) donde, asimismo, la especie se decanta por medios con escasa cobertura arborea (Ávila y Sánchez-Piñero, 1990).

En base a los abundantes registros (48 localidades), en Marruecos se distribuiría, latitudinalmente, entre los 27,95° y los 35,89° N; longitudinalmente, entre los 1,91° y los 12,91° W. Es decir, desde Oujda hasta el extremo sur de la costa atlántica, y desde la Península Tingitana, alcanzando la costa mediterránea (Ruiz, 1995), hasta la cordillera del Atlas. Coloniza, en fin, prácticamente todo Marruecos (Kocher, 1958; Baraud, 1985; Dellacasa y Pittino, 1985; Chavanon, 1990; Tauzin, 1990; Hollande y Théron, 1998).

● *Aphodius (Anomius) peyerimhoffi* Théry, 1925

Otra especie de corología magrebí (La Greca, 1964). Si bien fue descrita de Marruecos (Baraud, 1985), según Hollande y Théron (1998) se extendería por el norte de África, desde Marruecos hasta Libia. Los únicos nueve ejemplares colectados lo han sido durante octubre y en áreas de pastizal, concretamente a 1.680 metros de altitud (estación de Tiznit-tetten). Parece tratarse de una especie poco frecuente, conforme a lo comentado por Dellacasa y Pittino (1985), quienes sólo colectaron dos ejemplares en el Medio Atlas, al sur de Azrou y a 1.300 metros.

Aún resultando escasos los registros (13 localidades), en Marruecos se distribuiría, latitudinalmente, entre los 31,00° y los 34,56° N; longitudinalmente, entre los 4,5° y los 9,77° W. Es decir, desde el Rif (Souk-El-Arba), sin alcanzar la costa mediterránea, hasta el Medio Atlas y, desde este, hasta la costa atlántica (Essaouira).

● *Aphodius (Aphodius) fimetarius* (Linnaeus, 1758)

Distribuido por toda la región Holártica, salvo la zona oriental (Paulian y Baraud, 1982): toda Europa, Asia Paleártica y norte de África (Túnez, Argelia y Marruecos) (Kocher, 1958; Báguena, 1967; Pierotti, 1977; Dellacasa, 1983; Baraud, 1985 y 1992; Dellacasa y Pittino, 1985; Lumaret, 1990; Tauzin, 1990; Hollande y Théron, 1998). Introducido en Norteamérica (Schmidt, 1922; Woodruff, 1973; Ratcliffe, 1991; Cabrer-Sañudo *et al.*, 2007) y Australia (Zunino, 1982). En la Península Ibérica, su presencia es amplia, frecuente y abundante (Báguena, 1967; Galante, 1983a; Veiga, 1998).

Hemos registrado este elemento euritópico tanto en otoño (52,7 % de los ejemplares, $n = 2.151$) como en primavera. Lo que concuerda con las observaciones de Mohammed (1995) para la región de Ifran, en el Medio Atlas; así con lo señalado por Janati-Idrissi (2000) para la misma cordillera. En Casablanca, Aguesse y Bigot (1979-80) sólo la colectaron en noviembre. En la región de Ceuta (España), Ruiz (1995) la registró entre octubre y julio (Ruiz *et al.*, 1993). En la Península Ibérica también presenta, con ligeras variaciones, este ciclo fenológico (Veiga, 1982; Galante, 1983a; Fernández-Sigler, 1986; Bahillo de la Puebla *et al.*, 1988; Ruano *et al.*, 1988; Ávila y Sánchez-Piñero, 1990; Baselga y Novoa, 2004; Agoiz-Bustamante, 2008), encontrándose durante el verano sólo en pastizales montanos (Lobo, 1982; Ávila y Pascual, 1989). La fenología ibérica señalada por Veiga (1998) indica su presencia a lo largo de todo el año, con incluso tres generaciones (Veiga, 1982). Según Dellacasa (1983), en Italia es muy común durante todo el año. En Francia (Paulian y Baraud, 1982; Lumaret y Kirk, 1987) se encontraría de mayo a noviembre. En Florida (Estados Unidos) se encuentra entre noviembre y abril (Woodruff, 1973), y en Nebraska entre febrero y diciembre (Ratcliffe, 1991); algo explicable en base a la diferencia latitudinal entre ambos estados: el primero se sitúa en el paralelo 30°, el segundo en el 40°.

En Europa presentaría un ciclo bivoltino, en opinión de varios autores (Landin, 1961; Lumaret, 1978; Paulian y Baraud, 1982; Dellacasa, 1983). En la Península Ibérica, según Veiga (1998), podría presentar hasta tres generaciones anuales. En Nebraska (Estados Unidos), sería univoltino (Ratcliffe, 1991).

Respecto al hábitat, hemos detectado una cierta preferencia de *Aphodius fimetarius* por los pastizales (84,5 %). En las tres estaciones forestales lo hemos registrado tanto en octubre como en mayo, excepto en la penúltima cota en altitud (bosque de Ain-Kahla: 2.043 metros), donde sólo fue recolectado en primavera. Janati-Idrissi *et al.* (1999) preferentemente la registran, en el Medio Atlas, en medios forestales. En la Francia mediterránea, Lumaret y Kirk (1987) mencionan que prefiere la garriga baja, pero también los pastizales.

Altitudinalmente hemos registrado la especie en todas las localidades, desde los 1.560 (pastizal de Aguelmane-Azigza) hasta los 2.050 metros (pastizal de Ain-Kahla). Según Hollande y Théron (1998), en Marruecos alcanzaría los 2.000 metros (bosque de Haouanèt), cota coincidente con la señalada por Paulian y Baraud (1982) para los Pirineos. Janati-Idrissi *et al.* (1999) la colectaron, en el Medio Atlas, entre los 287 y los 1.664 metros. Haloti *et al.* (2006) la registran, en el Marruecos noroccidental, entre los 13 y los 940 metros de altitud. En la Península Ibérica puede encontrarse a más de 2.500 metros (Ávila y Pascual, 1989; Veiga, 1998). En los Rhodopes búlgaros, se encontraría desde los 200 hasta los 2.000 metros (Mikšić, 1957; Angelov, 1965; Zacharieva, 1965a; Král y Malý, 1993; Lobo *et al.*, 2007).

En peso seco, el conjunto de las colectas del muestreo (21,5 grs.), supone un 4,7 % de la biomasa total de los endocópridos, pero solo un 0,1 % del total de las 51 especies registradas en esta comunidad coprófaga (considerando todos los grupos).

En base a las referencias registradas (35 localidades), en Marruecos se distribuiría, latitudinalmente, entre los 31,22° y los 35,89° N; longitudinalmente, entre los 4,02° y

los 7,7° W. Llegando al litoral Mediterráneo no alcanzaría el Atlántico, y en el interior hasta zonas predesérticas. Una amplia distribución, como señalan Dellacasa y Pittino (1985) y Tausin (1990).

• *Aphodius (Biralus) satellitius* (Herbst, 1789)

Elemento Paleártico de distribución Euroturánica (La Greca, 1964): Europa central y meridional, norte de África (Argelia, Marruecos y Túnez), Siria y Transcaucasia (Pierotti, 1977; Paulian y Baraud, 1982; Dellacasa, 1983; Baraud, 1985 y 1992; Hollande y Thérond, 1998). En contra de lo opinado por Báguena (1967), en la Península Ibérica resulta una especie común (Medina, 1895; de la Fuente, 1926; Salgado y Delgado, 1979; Galante 1983a; Benitez-Donoso y García-Parrón, 1985; Mesa, 1985; Martín-Piera *et al.*, 1986; Ávila y Pascual, 1987a y b; Martín-Olmos *et al.*, 1987; Bahillo de la Puebla *et al.*, 1988; Ruano *et al.*, 1988; Ávila y Sánchez-Piñero, 1990; Delgado y Salgado, 1990; Galante y Stebnicka, 1993; Hidalgo y Cárdenas, 1994; Martín-Piera y Lobo, 1996; Lobo *et al.*, 1997; Hidalgo *et al.*, 1998; Lumbreras, 1998; Veiga, 1998; Cabrero-Sañudo y Zardoya, 2004; Hortal *et al.*, 2006). En Italia, sin embargo, no parece tan frecuente (Dellacasa, 1983).

En nuestro muestreo en el Medio Atlas sólo hemos registrado esta especie durante mayo, coincidiendo con el estudio de Mohammed (1995) en la región de Ifran (Medio Atlas), así como con los datos aportados por Janati-Idrissi (2000) para la misma cordillera. En Francia (Paulian y Baraud, 1982), Italia (Dellacasa, 1983) y la Península Ibérica su fenología es primavero-estival (Bahillo de la Puebla *et al.*, 1988; Ruano *et al.*, 1988; Veiga, 1998; Agoiz-Bustamante, 2008).

Colectamos dos ejemplares en pastizal (66,7%, n = 3) y uno sólo en bosque. Contrariamente a lo registrado por Janati-Idrissi *et al.* (1999), también en el Medio Atlas, quienes sólo la colectaron en medios forestales. Tanto Paulian y Baraud (1982) como Dellacasa (1983) la señalan de medios abiertos para, respectivamente, Francia e Italia. También en la Península Ibérica (Veiga, 1998) muestra una marcada preferencia por medios expuestos. Altitudinalmente la colectamos en tres estaciones, entre los 1.895 (pastizal de Ain-Kahla) y los 2.043 metros (bosque de Ain-Kahla). Baraud (1985) señala su presencia hasta los 2.000 metros en el Medio Atlas y, en la misma zona, entre los 1.110 y 1.600 según Janati-Idrissi *et al.* (1999). Haloti *et al.* (2006) únicamente la registran, en el Marruecos noroccidental, a 940 metros. En la Península Ibérica (Veiga, 1998) se reparte desde zonas litorales hasta la cota de los 1.600, si bien raramente supera los 1.200 metros. En Francia, sin embargo, no está presente en montaña (Paulian y Baraud, 1982).

En base a las referencias reunidas (15 localidades), en Marruecos se distribuiría, latitudinalmente, entre los 32,97° y los 35° N; longitudinalmente entre los 4,5° y los 7,62° W. Es decir, entre el Rif y el Atlas, no alcanzando el litoral Mediterráneo, aunque sí el Atlántico. Tausin (1990) la cita, concretamente, del Medio Atlas, donde, según nuestra recopilación de datos, parece ser más frecuente.

• *Aphodius (Bodilus) ictericus ghardimaouensis* Balthasar, 1929

De incierta posición taxonómica, varios autores (Schatzmayr, 1946; Mariani, 1959; Dellacasa, 1983; Dellacasa y

Pittino, 1985; Dellacasa, 1988; Veiga, 1998; Dellacasa y Dellacasa, 2006a y b) mantienen que se trata de la subespecie meridional de *A. (Bodilus) ictericus* (Laicharting, 1781), en tanto otros (Baraud, 1992; Ruiz *et al.*, 1993; Ruiz, 1995; Janati-Idrissi *et al.*, 1999; Haloti *et al.*, 2006) consideran que se trata de una especie bien diferenciada. En opinión de Dellacasa y Dellacasa (2005), su estatus taxonómico no puede considerarse definitivo.

Elemento Circunmediterráneo distribuido por toda la Europa meridional, incluida Córcega y la antigua Yugoslavia (Blanco Villero *et al.*, 2007), así como el norte de África (Túnez, Argelia, Marruecos, Egipto), Siria e Irán (Mateu, 1950; Kocher, 1958; Pierotti, 1977; Paulian y Baraud, 1982; Dellacasa, 1983; Galante, 1983a; Salgado, 1983; Dellacasa y Pittino, 1985; Baraud, 1985, 1987 y 1992; Ruano *et al.*, 1988; Ávila y Sánchez-Piñero, 1990; Tausin, 1990; Ruiz *et al.*, 1993; Ruiz, 1995). Macaronésico, se encuentra también en las Islas Canarias y en Madeira (Israelson *et al.*, 1981; Baraud, 1992 y 1994; Hollande y Thérond, 1998). En la Península Ibérica su distribución es amplia, haciéndose más raro hacia el norte (Baraud, 1977; Galante, 1983b; Salgado, 1983; Mesa, 1985; Ávila y Pascual, 1986, 1987a y b; Salgado y Galante, 1987; Ruano *et al.*, 1988; Secq y Secq, 1989; Ávila y Sánchez-Piñero, 1990; Delgado y Salgado, 1990; Ávila *et al.*, 1993; Ruiz, 1995; Lobo *et al.*, 1997; Hidalgo *et al.*, 1998; Veiga, 1998; Verdú, 1998; Cabrero-Sañudo y Lobo, 2000).

Únicamente hemos colectado esta especie en otoño, coincidiendo con lo observado por Fatima (1995) en Fez-Saïs. Mohammed (1995) la registra, en la región de Ifran (Medio Atlas), entre junio y septiembre, con esporádicas capturas a lo largo del invierno. Por su parte, Janati-Idrissi (2000), aún reseñando su fenología eminentemente otoñal, la menciona a lo largo de todo el año. En la región de Ceuta (España), Ruiz (1995) señala un máximo poblacional en octubre, aunque, exceptuando el mes de febrero, se encuentra durante todo el año. Fenología coincidente con la señalada por Veiga (1998) para la Península Ibérica. No obstante, en determinadas zonas de Iberia (Salamanca), el pico demográfico se da en agosto (Galante, 1983a); estando, por lo general, presente entre primavera y otoño (Ruano *et al.*, 1988). En Italia su fenología sería primavero-estival (Dellacasa, 1983).

La totalidad de los efectivos (n = 6) fueron recolectados en una estación de pastizal (Ain-Leuh, a 1.777 metros). Esta preferencia por medios abiertos es señalada por Dellacasa (1983) para Italia, y por Ávila y Sánchez-Piñero (1990) para la Península Ibérica, si bien Galante (1978 y 1983) indica cierta predilección por las dehesas con pastos ganaderos. Por su parte, Janati-Idrissi *et al.* (1999) registraron esta especie, en el Medio Atlas, tanto en zonas forestales como de pradería.

En cuanto a su distribución altitudinal, en el norte de África se encuentra desde áreas litorales (Ruiz *et al.*, 1993) hasta los 1.664 metros en Ifran (Ruiz, 1995; Janati-Idrissi *et al.*, 1999; Haloti *et al.*, 2006). En la Península Ibérica se localizaría desde el nivel del mar hasta la cota de los 1.000 metros (Veiga, 1998).

Conforme a los datos recopilados (34 localidades), en Marruecos se distribuiría, latitudinalmente, entre los 27,95° y los 35,91° N; longitudinalmente, entre los 2,86° y los 12,91° W. Desde Berkane al este, alcanzando la costa Medi-

terránea, hasta el litoral Atlántico en zonas presaharianas (Tauzin, 1990). Una distribución muy amplia que, prácticamente, cubriría todo el país. Del Medio Atlas lo citan Dellacasa y Pittino (1985), aunque considerándolo subespecie de *A. (Bodilus) ictericus*.

• *Aphodius (Bodilus) longispina* Küster, 1854

Especie de corología surmediterránea (La Greca, 1964; Pierotti, 1977). Con una distribución Íbero-Balear (Báguena, 1967; Martín-Piera y Lobo, 1992; Baraud, 1992; Sánchez-Piñero y Ávila, 1992), itálica y magrebínica (Marruecos, Argelia, Túnez y Libia) (Pardo Alcaide, 1955; Kocher, 1958; Carrión, 1961; Dellacasa, 1983; Baraud, 1985 y 1992; Ruiz *et al.*, 1993; Ruiz, 1995; Hollande y Thérond, 1998). Baraud (1985) recoge, con dudas, una cita del Sinaí (Egipto). En la Península Ibérica, preferentemente, coloniza áreas del centro, sur y levante, con algunas citas puntuales en provincias más septentrionales; citado además de las Islas Baleares (Menorca): Navás (1904); de la Fuente (1926); Báguena (1927); Español (1949); Carrión (1961); Torres-Sala (1962); Báguena (1967); Baraud (1977); Mesa (1985); Ruiz *et al.* (1993); Ruiz (1995); Martín-Piera y Lobo (1996); Lobo *et al.* (1997); Veiga (1998); Verdú (1998); Cabrero-Sañudo (2004); Hortal *et al.* (2006).

Únicamente hemos registrado este elemento durante el muestreo de primavera y siempre en pastizales. Sin embargo, en el Medio Atlas, Janati-Idrissi (2000) únicamente lo colectó durante el mes de octubre. La fenología constatada en otras zonas de Marruecos es primavera-estival, entre abril y junio (Pardo Alcaide, 1955; Carrión, 1961). En la región de Ceuta (España), Ruiz *et al.* (1993) y Ruiz (1995) colectaron esta especie en verano (junio y julio) y siempre en medios desprovistos de cobertura arborea. También en la Península Ibérica, donde su fenología es estival (Veiga, 1998; Agoiz-Bustamente, 2008), parece decantarse por áreas áridas (Sánchez-Piñero y Ávila, 1992).

En relación a su distribución altitudinal, un 83,3 % de los individuos (n = 60) fueron registrados en la cota más baja de las muestreadas (pastizal de Aguelmane-Azizga: 1.560 metros), el resto en la siguiente en altitud (pastizal de Tizi-n-tretten: 1.680 metros). En otro estudio realizado en el Medio Atlas, Janati-Idrissi *et al.* (1999) sólo la colectaron en medios abiertos. Kocher (1958) llega a citarlo hasta los 2.000 metros de altitud, en la Cordillera del Atlas. Sin embargo, Janati-Idrissi *et al.* (1999) sólo mencionan su presencia a 919 metros en el Medio Atlas. En la Península Ibérica, aparece más frecuentemente en cotas bajas, pudiendo superar los 1.500 metros (Veiga, 1998); lo que viene a coincidir con lo observado en nuestro estudio.

En base a las escasas referencias recopiladas (12 localidades), en Marruecos se distribuiría, latitudinalmente, entre los 32,69° y los 35,89° N; longitudinalmente, entre los 1,91° y los 6,84° W. Desde Ceuta (España) hasta el Medio Atlas y de Oujda (al este) al litoral atlántico (Rabat). La escasez de registros confirma la rareza de esta especie en Marruecos.

• *Aphodius (Bodilus) lugens* Creutzer, 1799

Elemento Euroturánico que se distribuye por la Europa central y meridional, norte de África, Asia Menor, Transcaucasia, Transcaspio, Irán, Turquestán y norte de Afganistán (Paulian y Baraud, 1982; Dellacasa, 1983). Si bien se

creía que en el Magreb únicamente se encontraba en Marruecos (Kocher, 1958; Pierotti, 1977; Baraud, 1985 y 1992; Dellacasa y Pittino, 1985; Tauzin, 1990), Hollande y Thérond (1998) también lo citan de Argelia y Túnez. En la fauna Íbero-Balear resulta común, estando ampliamente repartido (Báguena, 1967; Martín-Piera y Lobo, 1992; Veiga, 1998).

Únicamente hemos colectado un ejemplar en primavera y en zona de pastizal (estación de Tizi-n-tretten: 1.680 metros). Según los datos de Mohammed (1995) y Janati-Idrissi (2000), referidos a la región de Ifran (Medio Atlas), la fenología sería predominantemente estival, coincidiendo con Kadiri (1989), respecto a Ain-Kerma (Marruecos oriental). Sin embargo, en Fez-Saïs se comporta como primavera-otoñal, no encontrándose durante el verano (Fatima, 1995). La fenología coincide con la primavera-estival señalada por varios autores para la Península Ibérica (Ruano *et al.*, 1988; Delgado y Salgado, 1990; Veiga, 1998). Sin embargo, en el Marruecos noroccidental (Haloti *et al.*, 2006) se comporta como otoño-invernal. También en Iberia prefiere terrenos expuestos y soleados (Veiga, 1998).

Tanto Baraud (1985) como Hollande y Thérond (1998) consideran que esta especie es común en la Cordillera del Atlas. Janati-Idrissi *et al.* (1999) la registran entre los 287 y los 1.664 metros en el Medio Atlas, tanto en áreas de pastizal como de bosque. Kocher (1958) lo cita hasta los 2.500 metros en el Alto Atlas. Haloti *et al.* (2006) la registran, en el Marruecos noroccidental, entre los 13 y los 940 metros de altitud, en zonas sin cobertura forestal. Kadiri (1989), en el Marruecos oriental, la colecta entre la costa y los 960 metros, tanto en medios abiertos como forestales, y Errouissi *et al.* (2004), por su parte, a 571 metros al sur de Fez. En Italia es una especie montana característica de los medios expuestos (Dellacasa, 1983). En la Península Ibérica raramente se encuentra por debajo de los 500 metros, pudiendo alcanzar los 2.000 (Veiga, 1998).

En base a los registros reunidos (36 localidades), esta especie se distribuiría en Marruecos entre los 31,28° y los 35,89° N en latitud y entre los 1,91° y los 9,77° W en longitud. Se encontraría por todo Marruecos, conforme señalan diversos autores (Kocher, 1958; Baraud, 1985; Dellacasa y Pittino, 1985; Tauzin, 1990): desde Oujda, al este, hasta el litoral atlántico (Essaouira), y de Ceuta (España) al Atlas; más allá de dicha cordillera no ha sido registrado.

• *Aphodius (Calamosternus) granarius* (Linnaeus, 1767)
Elemento cosmopolita originario de Europa (Horn, 1887). En el norte de África se encuentra desde Egipto a todo el Magreb (Kocher, 1958; Aguesse y Bigot, 1979-80; Dellacasa, 1983; Dellacasa y Pittino, 1985; Tauzin, 1990; Schoolmeesters, 1995; Hollande y Thérond, 1998), si bien Baraud (1985) no lo señala de Marruecos. Muy común también en la fauna Íbero-Balear (Uhagón, 1879; Báguena, 1967; Martín-Piera y Lobo, 1992; Veiga, 1998). Introducido en México (Cabrero-Sañudo *et al.*, 2007)

En nuestro muestreo esta especie aparece con mayor frecuencia durante octubre (95,4 % de las colectas, n = 66), resultando escaso en mayo (3 ejemplares). Kadiri (1989) únicamente la colecta en febrero, en el Marruecos oriental. Sin embargo, en la región de Ceuta (España) su fenología es primaveral (Ruiz, 1995), al igual que en Chiclana de la Frontera (Cádiz), según (Ávila y Sánchez-Piñero, 1990), o

en Navarra (Agoiz-Bustamante, 2008) y, por lo general, en toda la Península Ibérica (Veiga, 1998). En otras zonas de Iberia suele ser primavero-estival (Salgado y Delgado, 1979; Galante, 1983a; Delgado y Salgado, 1990; Baselga y Novoa, 2004; Cartagena y Viñolas, 2004), pudiendo prolongarse su fenología hasta noviembre (Bahillo de la Puebla *et al.*, 1988; Ruano *et al.*, 1988). En Francia e Italia se encontraría a lo largo de todo el año, pero especialmente en primavera (Paulian y Baraud, 1982; Dellacasa, 1983; Lumaret y Kirk, 1987). En Europa, según Baraud (1992) sería un elemento primaveral. Fenología primavero-estival que también ha sido citada en Nebraska (Estados Unidos) (Ratcliffe, 1991); en Carolina del Norte (Bertone *et al.*, 2005) es tardo invernal y primaveral.

Respecto al tipo de hábitat, únicamente lo registramos en zonas abiertas, nunca en áreas forestales. Kadiri (1989) lo colectó desde la zona litoral hasta la cota de los 1.310 metros en el Marruecos oriental, en todo tipo de hábitats. En Francia, Lumaret y Kirk (1987) lo colectaron tanto en prados como en garriga baja. Coincide Veiga (1998), quien lo señala, para la Península Ibérica, tanto de hábitats abiertos como forestales.

Altitudinalmente colectamos *A. granarius* en todas las cotas muestreadas, desde los 1.560 hasta los 2.050 metros, con la excepción de las tres estaciones boscosas intercaladas en ese rango. Para el Magreb, Hollande y Thérond (1998) lo señalan hasta los 2.500 metros. Haloti *et al.* (2006) lo registran, en el Marruecos noroccidental, entre los 13 y los 286 metros de altitud. Ruiz (1995) lo señala del área litoral en Ceuta (España). En la Península Ibérica (Veiga, 1998) se encontraría desde el nivel del mar hasta los 2.200 metros en los Pirineos. En los Rhodopes bulgaros, se encontraría desde los 700 hasta los 1.500 metros (Angelov, 1965; Zacharieva, 1965b; Král y Malý, 1993; Lobo *et al.*, 2007).

En base a las referencias recopiladas (40 localidades) esta especie se distribuiría en Marruecos entre los 29,13° y los 35,89° N de latitud y, longitudinalmente, entre los 2,02° y los 10,4° W. Como característico ubiquista se encontraría por todo Marruecos, conforme señalan diversos autores (Kocher, 1958; Aguesse y Bigot, 1979-80; Tauzin, 1990), si bien Dellacasa y Pittino (1985) restringen su distribución a la Cordillera del Atlas. En relación con ese carácter ubicuo y cosmopolita, debe indicarse que el régimen alimenticio de *A. granarius* no se limita a la coprofagia, sino que se extiende a comportamientos necrófagos y saprófagos (Ruano *et al.*, 1988). Polifagia reseñada por Lugger (1899), Landin (1961), Ritcher (1966) y Dellacasa (1983): estiércol, detritus vegetales o tierra rica en humus.

- *Aphodius (Chilothorax) melanostictus* W. Schmidt, 1840 De amplia distribución Paleártica, se encuentra por toda Europa, excepto en la parte septentrional, Transcaucasia, Turquestán, norte de África (Argelia, Marruecos, Túnez, Libia y Egipto), península del Sinaí y Siria (Paulian y Baraud, 1982; Dellacasa, 1983; Baraud, 1985 y 1992; Tauzin, 1990; Hollande y Thérond, 1998). En la Península Ibérica resulta frecuente (Medina, 1895; de la Fuente, 1926; Carrión, 1961; Báguena, 1967; Veiga, 1998).

En nuestro muestreo únicamente hemos registrado este elemento Euroturánico (La Greca, 1964) en octubre. Janati-Idrissi *et al.* (1999) también la señalan como otoñal del Medio Atlas. Sin embargo, Janati-Idrissi (2000) lo colecta,

en la misma cordillera, entre febrero y diciembre. En Francia (Paulian y Baraud, 1982), Bélgica (Janssens, 1960) y determinadas áreas de la Península Ibérica (Ruano *et al.*, 1988), en cambio, su fenología es primaveral. La fenología Ibérica ha sido estudiada detalladamente por Veiga (1998), quien concluye que se trata de una especie bivoltina, con una generación otoñal (más numerosa en efectivos) y otra invierno-primaveral.

Respecto a sus preferencias ambientales, muestra una marcada preferencia por los medios forestales (94,7 % de los ejemplares, n = 69.825), con una menor representación en los pastizales (3.669 individuos). Predilección constatada también por Janati-Idrissi *et al.* (1999) en el Medio Atlas y por Kadiri (1989) en el Marruecos oriental. Altitudinalmente, recolectamos *A. melanostictus* en todas las cotas muestreadas en el Medio Atlas. El máximo poblacional (86,1 % de los efectivos) lo detectamos en el bosque de Tagounit, a 1.780 metros, seguido por la estación forestal de Ain-Kahla (2.043 metros) con un 8,6 % de las colectas de esta especie. Ello corrobora las observaciones de Hollande y Thérond (1998) acerca de su distribución en el Atlas Medio. Por su parte, Janati-Idrissi *et al.* (1999) la colectan entre los 919 y los 1.600 metros en el Medio Atlas. En el Marruecos oriental, Kadiri (1989) sólo la registró a 960 metros. En la Península Ibérica es más frecuente entre los 500 y los 1.000 metros, pudiendo alcanzar los 1.800 (Veiga, 1998). En los Rhodopes bulgaros, se encontraría desde los 200 hasta los 2.000 metros (Mikšić, 1957; Angelov, 1965; Zacharieva, 1965a; Král y Malý, 1993; Lobo *et al.*, 2007).

Por lo que se refiere a su representatividad en biomasa, el peso seco de las colectas de esta especie (244,4 gramos) supone un 53,3 % del total del peso de los endocópriidos y un 12,7 % del peso seco total, si se considera el total de las 51 especies registradas en este muestreo (Romero-Samper y Lobo, 2006 y 2008). Es el primer *Aphodiidae* en abundancia y biomasa, seguido por *A. orbigny*. Ambas especies comparten preferencias estacionales (otoño) y ambientales (bosques). Como también constatan Janati-Idrissi *et al.* (1999) en alguna estación del Medio Atlas. Conforme a la recopilación de citas (20 localidades), su presencia en Marruecos resulta muy restringida. Se distribuiría, latitudinalmente, entre los 33,07° y los 33,63° N; longitudinalmente, entre los 4,02° y los 5,35° W. Básicamente pues, la presencia de esta especie se restringe a la cordillera del Atlas, aunque también está presente en el Marruecos oriental (Tauzin, 1990).

- *Aphodius (Colobopterus) erraticus* (Linnaeus, 1758) Elemento Euroasiático de corología Holopaleártica (La Greca, 1964). Con una amplia distribución Paleártica que abarca prácticamente toda Europa, norte de África (Marruecos, Argelia y Túnez), alcanzando el Cáucaso, Turquestán, Afganistán, Siberia, China septentrional y Tibet (Báguena, 1967; Pierotti, 1977, Paulian y Baraud, 1982; Dellacasa, 1983; Baraud, 1985 y 1992; Hollande y Thérond, 1998). Neártica también, pues ha sido introducida en Norteamérica (Ratcliffe, 1991; Lastro, 2006). Ni en el Magreb (Kocher, 1958; Dellacasa y Pittino, 1985; Tauzin, 1990) ni en la Península Ibérica (Veiga, 1998) resulta escasa.

En nuestro estudio únicamente lo hemos registrado en primavera. Fenología que coincide con la señalada por Mohammed (1995) y Janati-Idrissi (2000) para el Medio Atlas,

por Fatima (1995) para Fez-Saïs, por Aguesse y Bigot (1979-80) para Casablanca, por Kadiri (1989) para Ain-Kerma, así como por Ruiz (1995) para la región de Ceuta (España). En Italia se comportaría como primavera-estival (Dellacasa, 1983). En Francia (Paulian y Baraud, 1982) como primavera-otoñal, pero con un máximo de mayo a agosto. Por lo que respecta a la Península Ibérica, los máximos poblacionales se dan también en primavera (Galante, 1983a; Ruano *et al.*, 1988; Ávila y Sánchez Piñero, 1990; Baselga y Novoa, 2004) y verano (Bahillo de la Puebla *et al.*, 1988), llegando incluso a encontrarse en septiembre (Salgado y Delgado, 1982; Martín-Piera *et al.*, 1986; Ávila y Pascual, 1987a). En Nebraska y Carolina del Norte (Estados Unidos) su fenología también es primaveral (Ratcliffe, 1991; Bertone *et al.*, 2005). Según Landin (1961), Lumaret (1978), Dellacasa (1983) y Galante (1983a) se trataría de una especie bivoltina. Sin embargo, en latitudes más meridionales (Iberia, Magreb) su ciclo sería univoltino (Veiga, 1998).

Hemos colectado esta especie tanto en áreas de pastizal (66,7 % de los individuos, n = 6) como de bosque. Esta preferencia por los medios expuestos es señalada tanto por Veiga (1998) para la Península Ibérica, como por Paulian y Baraud (1982) para Francia, así como por Dellacasa (1983) para Italia. Janati-Idrissi *et al.* (1999), en el Medio Atlas, la encuentran tanto en medios abiertos como forestales, así como Kadiri (1989) en el Marruecos oriental.

Altitudinalmente, recolectamos *A. erraticus* únicamente en tres estaciones, entre los 1.680 (pastizal de Tiznitretten) y los 2.043 metros (bosque de Ain-Kahla), resultando más abundante en la cota intermedia de pastizal correspondiente a esta última localidad (1.895 metros, con un 50 % de los efectivos). La cota máxima de nuestro muestreo supera la señalada (1.800 metros) por Kocher (1958) y Baraud (1985), que coincidiría con la de máxima densidad demográfica hallada en este estudio. Dellacasa y Pittino (1985) la citan del Gran y Medio Atlas. En el Marruecos noroccidental, Haloti *et al.* (2006) la registran entre los 13 y los 940 metros; entre los 920 y los 960 en el oriental (Kadiri, 1989). Y en el Medio Atlas, Janati-Idrissi *et al.* (1999) la colecta entre los 287 y los 1.664 metros. En la Península Ibérica (Veiga, 1998) se encontraría desde el nivel del mar hasta los 2.500 metros. En Francia también su límite altitudinal se situaría en los 2.000 metros (Paulian y Baraud, 1982). En los Rhodopes búlgaros, se encontraría desde los 200 hasta los 1.700 metros (Angelov, 1965; Zacharieva, 1965a y b; Lobo *et al.*, 2007).

Según nuestra recopilación de datos (40 localidades), en Marruecos se distribuiría, latitudinalmente, entre los 30,36° y los 35,91° N; longitudinalmente, entre los 2,02° y los 9,61° W. Es decir, desde la región de Oujda (al este) hasta Agadir (al oeste) y alcanzando tanto la costa mediterránea como el litoral atlántico (Tauzin, 1990); aunque la mayoría de las referencias se centren en el Marruecos septentrional y central. Una especie, como indican Baraud (1985) y Tauzin (1990), común en todo el país magrebí.

A. erraticus puede desarrollar, puntualmente, un comportamiento nidificador paracóprido (Bernon, 1981; Rowjewski, 1983; Bertone *et al.*, 2005). En opinión de Hanski y Cambefort (1991), esta excepcionalidad puede darse en casos de extrema competitividad con los paracópridos y telecópridos. Comportamiento paracóprido que podría darse

en el área de estudio, dada la efimeridad del recurso trófico habitual (estiércol bovino).

• *Aphodius (Eudolus) quadriguttatus* (Herbst, 1783)

Elemento Euro-Mediterráneo-Turánico distribuido por toda la Europa central y meridional, incluidos los archipiélagos (Baleares, Sicilia), Magreb (Argelia, Marruecos y Túnez), Siria, Irak, Cáucaso, Turquestán y Transcaspio (Paulian y Baraud, 1982; Dellacasa, 1983; Baraud, 1992; Hollande y Thérond, 1998). Común, tanto en Marruecos (Kocher, 1958; Baraud, 1985; Tauzin, 1990), el norte de África (Ruiz, 1995), como entre la fauna Íbero-Balear (Uhagón, 1879; Medina, 1895; de la Fuente, 1897, 1907, 1917 y 1926; Báguena, 1927 y 1967; Cobos, 1949; Torres-Sala, 1962; Salgado y Delgado, 1979; Benítez-Donoso y García-Parrón, 1985; Mesa, 1985; Martín-Piera *et al.*, 1986; Ruano *et al.*, 1988; Blanco Villero, 1988, Ávila y Sánchez-Piñero, 1990; Delgado y Salgado, 1990; Galante y Stebnicka, 1993; Hidalgo y Cárdenas, 1994; Sánchez Ruiz *et al.*, 1994; Hidalgo *et al.*, 1998; Veiga, 1998; Cabrero-Sañudo, 2004; Hortal *et al.*, 2006).

Únicamente hemos colectado cuatro ejemplares en primavera y en zona de pastizal (estación de Aguelmane-Azizga: 1.560 metros de altitud). En el Medio Atlas, Janati-Idrissi (2000) registró esta especie entre diciembre y mayo, con un máximo demográfico en primavera. Fenología coincidente con la datada por Ruiz (1995) para la región de Ceuta (España), por Dellacasa (1983) para Italia, por Paulian y Baraud (1982) para Francia y por varios autores para la Península Ibérica (Galante, 1983a; Martín-Piera *et al.*, 1986; Ruano *et al.*, 1988; Delgado y Salgado, 1990; Veiga, 1998). Si bien pueden encontrarse individuos hasta noviembre, según Lumaret (1978), en nuestro muestreo de octubre no registramos la especie. Contrariamente, Mohammed (1995) la captura exclusivamente en febrero y marzo, en la región de Ifran (Medio Atlas). En Fez-Saïs (Fatima, 1995) su fenología sería invierno-primaveral.

En cuanto al hábitat, Dellacasa (1983) también señala la preferencia de esta especie por los pastizales, al igual que Kadiri (1989) en el Marruecos oriental. Sin embargo, en el Medio Atlas, Janati-Idrissi *et al.* (1999) la encontraron tanto en medios abiertos como forestales. Por lo que se refiere a la Península Ibérica (Veiga, 1998), Francia (Paulian, 1959; Lumaret, 1978) y Bélgica (Janssens, 1960), muestra una marcada preferencia por hábitats expuestos.

Respecto a su distribución altitudinal en Marruecos, varios autores (Kocher, 1958; Baraud, 1985; Hollande y Thérond, 1998) coinciden en señalar que no se presenta en altas cotas del Atlas. De hecho, Janati-Idrissi *et al.* (1999) y Janati-Idrissi (2000) lo registran entre los 287 y los 1.664 metros en el Medio Atlas. En el Marruecos noroccidental sólo ha sido registrada entre los 58 y los 286 metros (Haloti *et al.*, 2006); a 110 metros en el oriental (Kadiri, 1989). En la Península Ibérica (Veiga, 1998) se distribuye desde el nivel del mar hasta los 1.500 metros. En los Rhodopes búlgaros, se encontraría entre los 200 hasta los 1.200 metros (Mikšić, 1957; Lobo *et al.*, 2007).

Según nuestra matriz de datos (23 registros), en Marruecos se distribuiría, latitudinalmente, entre los 31,63° y los 35,91° N; longitudinalmente, entre los 1,91° y los 8° W. No se encuentra más al sur de la cordillera del Atlas.

• *Aphodius (Eupleurus) subterraneus* (Linnaeus, 1758)

Ampliamente distribuida por la región Holártica, se encuentra en toda Europa, norte de África (Argelia y Marruecos), Asia septentrional y central, alcanzando la Siberia occidental (Stebnicka, 1980; Paulian y Baraud, 1982; Dellacasa, 1983; Baraud, 1985 y 1992; Hollande y Thérond, 1998). En opinión de Báguena (1967) no es frecuente en la Península Ibérica. Valoración confirmada por Veiga (1998), autor que ubica esta especie en la meseta norte en base a las citas de varios autores, así como a la consulta de colecciones (Salgado y Delgado, 1979; Salgado, 1983). Especie introducida en Norteamérica (Veiga, 1998; Schoolmeesters, 2005).

Nuestros registros indican que su fenología es exclusivamente primaveral. En Francia (Paulian y Baraud, 1982) es primavero-estival o, únicamente, primaveral (Lumaret y Kirk, 1987). En Italia, según Dellacasa (1983), estivo-otoñal. Como indica Veiga (1998), se trata de una especie muy mal conocida en la Península Ibérica. Nosotros la hemos colectado, mayoritariamente, en pastizales (79,7%, n = 59), aunque también en bosques (12 individuos). Paulian y Baraud (1982) remarcan esa preferencia por los pastizales. De hecho, Lumaret y Kirk (1987) la detectan en garriga baja.

Respecto a su distribución altitudinal, colectamos *A. subterraneus* entre los 1.560 (pastizal de Aguelmane-Azizga) y los 2.043 metros (bosque de Ain-Kahla). El máximo demográfico lo hemos registrado en la cota de los 1.777 metros (pastizal de Ain-Leuh), con un 44,1 % de los efectivos (26 ejemplares). De hecho, Hollande y Thérond (1998) señalan que, en Marruecos, alcanzaría los 1.800 metros. En la Península Ibérica siempre se ha colectado en torno a la cota de los 1.000 metros (Veiga, 1998). En Italia, Dellacasa (1983) la indica de llanura y de colina. En los Rhodopes búlgaros, se encontraría desde los 150 hasta los 250 metros (Zacharieva, 1965a; Lobo *et al.*, 2007).

En base a los escasos registros (10 localidades), en Marruecos se distribuiría, latitudinalmente, entre los 30,37° y los 35,78° N; longitudinalmente entre los 3,97° y los 9,61° W. Sin alcanzar el litoral mediterráneo se extendería desde el extremo septentrional de Marruecos hasta la cordillera del Atlas, hacia el oeste alcanzaría, puntualmente, la costa Atlántica (Agadir).

• *Aphodius (Labarrus) lividus* (Olivier, 1789)

Elemento cosmopolita (Dellacasa, 1983) que se distribuye prácticamente por todos los continentes (Paulian, 1959; Petrovitz, 1972; Pierotti, 1977). Presente en la Europa central y meridional (Paulian y Baraud, 1982; Baraud, 1992) se encuentra, asimismo, por todo el Magreb (Marruecos, Argelia y Túnez) (Hollande y Thérond, 1998), salvo en regiones montañosas (Baraud, 1985), si bien Dellacasa y Pittino (1985) lo citan de la Cordillera del Atlas. En Marruecos alcanzaría desde las regiones saharianas (Kocher, 1958) hasta el litoral Atlántico (Tauzin, 1990). En la Península Ibérica es relativamente poco frecuente (Báguena, 1967), aunque está ampliamente repartido (López-Seoane, 1866; Cuní y Martorell, 1895; de la Fuente, 1907 y 1926; Báguena, 1927 y 1967; Cobos, 1949; Carrión, 1961; Torres-Sala, 1962; Baraud, 1977; Galante, 1983c; Toribio, 1985; Ávila y Pascual, 1987a; Mesa, 1985; Secq y Secq, 1989; Ávila y Sánchez Piñero, 1990; Delgado y Salgado, 1990; Ruiz *et al.*, 1993; Hidalgo y Cárdenas, 1994; Ruiz, 1995; Martín-

Piera y Lobo, 1996; Lobo *et al.*, 1997; Hidalgo *et al.*, 1998; Veiga, 1998; Verdú, 1998; Cabrero-Sañudo y Lobo, 2000; Cabrero-Sañudo, 2004; Zamora-Pastor, 2005; Hortal *et al.*, 2006). Ha sido introducido en Norteamérica (Schwarz, 1878; Horn, 1887; Schmidt, 1922; Woodruff, 1973; Ratcliffe, 1991; Navarrete-Heredia *et al.*, 2001; Navarrete-Heredia y Deloya, 2005; Cabrero-Sañudo *et al.*, 2007) e incluso en El Caribe (Martínez Hernández, 2007).

En nuestro muestreo la hemos colectado exclusivamente en primavera, coincidiendo con lo observado por Janati-Idrissi (2000) para la misma región. En Ceuta (Ruiz *et al.*, 1993; Ruiz, 1995) su fenología es estival, mientras que en la Península Ibérica es eminentemente otoñal (Ávila y Sánchez-Piñero, 1990; Veiga, 1998), con algunos registros en primavera y verano (Galante, 1983a; Delgado y Salgado, 1990). En Francia (Paulian y Baraud, 1982) se encuentra entre junio a septiembre. En Nebraska (Estados Unidos) ha sido registrada entre julio y septiembre (Ratcliffe, 1991). Durante etapas de sequía puede desarrollar comportamientos cleptoparásitos en nidificaciones de otros Escarabeidos, como Rougon y Rougon (1983) han testificado en el desértico Sahel (Níger).

En relación al tipo de hábitat, registramos esta especie mayoritariamente en medios abiertos (93,3 % de los individuos, n = 15), con tan solo un ejemplar hallado en una estación boscosa (Ain-Kahla, a 2.043 metros). Lo que coincide con las observaciones de Janati-Idrissi *et al.* (1999). Por lo que respecta a la altitud, la hemos recolectado entre los 1.560 metros y la citada cota forestal (2.043 metros). Por su parte, Janati-Idrissi *et al.* (1999) únicamente la encontraron a 287 metros en el Medio Atlas. Haloti *et al.* (2006) la registran, en el Marruecos noroccidental, entre los 13 y los 286 metros de altitud. Aunque, Baraud (1985) y Hollande y Thérond (1998) la consideran común en el norte de África, salvo en montaña, Dellacasa y Pittino (1985) citan su presencia en la Cordillera del Atlas. En la Península Ibérica coloniza zonas templadas de baja altitud, siendo muy frecuente en áreas litorales (Veiga, 1998).

En base a nuestra recopilación de datos (27 localidades), en Marruecos se distribuiría, latitudinalmente, entre los 29,67° y los 35,91° N; longitudinalmente, entre los 4,5° y los 9,77° W. Es decir, desde la región de Ceuta (España) hasta áreas presaharianas, y desde el Medio Atlas hasta la costa Atlántica (Essaouira).

• *Aphodius (Mecynodes) leucopterus* Klug, 1845

Elemento Paleártico de distribución Íbero-Balear y Norteafricana (Marruecos, Argelia, Túnez, Libia, Egipto), alcanzando Arabia, Israel, Turkmenistán, Turquistán y Afganistán (Tenenbaum, 1915; Báguena, 1967; Baraud, 1985; Baraud, 1992; Hollande y Thérond, 1998; Martín-Piera y Lobo, 1992). En la Península Ibérica se distribuye por la mitad meridional (de la Fuente, 1926; Báguena, 1927, 1930 y 1967; Baraud, 1977), así como en las Islas Baleares (Martín-Piera y Lobo, 1992; Veiga, 1998). Macaronésico, por ende, se encuentra en las Islas Canarias (Hollande y Thérond, 1998).

Tan sólo hemos colectado ocho ejemplares durante el muestreo primaveral en el pastizal de Tizi-n-tretten (1.680 metros). Su fenología primaveral coincide la señalada por Veiga (1998) para la Península Ibérica. Autor que, asimismo, señala una preferencia por cotas litorales. En base a las

escasas referencias (6 localidades), en Marruecos se distribuiría, latitudinalmente, entre los 31,51° y los 34,68° N; longitudinalmente, entre los 1,91° y los 9,77° W. Desde Oujda, en el este, hasta el litoral atlántico. No parece una especie frecuente ni extensamente repartida.

• *Aphodius (Melaphodius) barbarus* Fairmaire, 1860
Elemento Paleártico de distribución circummediterránea-occidental (Dellacasa, 1983), únicamente se encuentra en el Magreb (Marruecos, Argelia y Túnez), España (Báguena, 1967; Baraud, 1985; Dellacasa y Pittino, 1985; Tauzin, 1990; Hollande y Thérond, 1998; Veiga, 1998) y Sicilia (Baraud, 1985 y 1992). En opinión de Dellacasa (1983), la cita de Sicilia obedece a un error de determinación.

En el área de estudio sólo hemos registrado 5 ejemplares en primavera, en el pastizal de Tizi-n-tretten (1.680 metros). Janati-Idrissi (2000), en el Medio Atlas, registró un máximo demográfico en julio, y un pico menor en abril. En un estudio realizado en el Medio Atlas, Janati-Idrissi *et al.* (1999) sólo lo localizan a 1.100 metros de altitud, pero en medio forestales. Por su parte, Dellacasa y Pittino (1985), también en el Medio Atlas, lo registraron a 2.000 metros. De modo similar, en el Marruecos oriental, Kadiri (1989) lo colectó en zona forestal a 960 metros de altitud y en primavera.

En base a las escasas referencias (11 localidades), esta especie se distribuiría en Marruecos entre los 32,67° y los 35,52° N; longitudinalmente, entre los 4° y los 5,61° W: a lo largo del Medio Atlas hasta la Península Tingitana. No alcanza, sin embargo, ambas costas: de hecho, Ruiz (1995) no la registra en la región de Ceuta (España). Tanto Baraud (1985) como Dellacasa y Pittino (1985) o Tauzin (1990) señalan su presencia en la cordillera del Medio Atlas.

• *Aphodius (Melinopterus) consputus* Creutzer, 1799
Elemento Paleártico de distribución Euroanatólica-Caucásica, coloniza la Europa central y meridional, el norte de África (Marruecos, Argelia y Túnez), Asia Menor, Siria, Israel y el Cáucaso (Pierotti, 1977; Paulian y Baraud, 1982; Dellacasa, 1983; Baraud, 1985 y 1992; Hollande y Thérond, 1998; Veiga, 1998). Especie antaño considerada poco común en la fauna Íbero-Balear, en opinión de Báguena (1967), quien -sin embargo- recoge citas de Mallorca (Moragues de Manzanos, 1889; Tenenbaum, 1915; Compte, 1953), entre otras. Citas que, posteriormente, serían consideradas como erróneas por Martín-Piera y Lobo (1992). Sin embargo, la revisión de Veiga (1998) mostró que se trataba de una especie bien repartida en Iberia; véanse, por ejemplo: de la Fuente (1926), Báguena (1927 y 1967), Salgado y Delgado (1979), Galante (1983c), Salgado (1983), Mesa (1985), Ávila y Pascual (1987a), Bahillo *et al.* (1988), Baz (1988), Ruano *et al.* (1988), Ávila y Sánchez-Piñero (1989), Galante y Stebnicka (1993), Hidalgo y Cárdenas (1994), Hidalgo *et al.* (1998), Lumbreras (1998), Cabrero-Sañudo (2004) u Hortal *et al.* (2006).

Según nuestro muestreo, su fenología es exclusivamente primaveral. Janati-Idrissi (2000), en el Medio Atlas, sólo colectó esta especie en diciembre. En el Marruecos noroccidental, según Haloti *et al.* (2006), sería activo en invierno. En la Península Ibérica básicamente es otoñal (Galante, 1978 y 1983; Ávila, 1984; Bahillo de la Puebla *et al.*, 1988; Veiga, 1998), con algunos registros a finales del

invierno y en primavera (Ruano *et al.*, 1988). En Italia y Francia también presenta una fenología otoñal y primaveral (Paulian y Baraud, 1982; Dellacasa, 1983).

Por lo que se refiere al tipo de hábitat, muestra una preferencia por los medios forestales (95,6 % de los ejemplares, n = 113), con únicamente cinco colectas en pastizal (estación de Ain-Kahla: 2.050 metros). Las observaciones de Janati-Idrissi *et al.* (1999), también referidas al Medio Atlas, indican que *Aphodius consputus* se presenta en ambos tipos de hábitats. En la Península Ibérica, sin embargo, manifiesta una marcada preferencia por prados de montaña (Ávila y Sánchez-Piñero, 1989; Veiga, 1998).

Altitudinalmente la hemos registrado entre los 1.780 y los 2.050 metros, con un máximo poblacional en los 1.805 (estaciones boscosas de Tagounit y Tizi-n-tretten): el 95,6 % de los efectivos. Baraud (1985) señala su presencia en varias localidades de la Cordillera del Medio Atlas: Azrou e Ifran. Janati-Idrissi *et al.* (1999), en la misma Cordillera, lo registran a 919 y a 1.600 metros. Haloti *et al.* (2006) lo registran, en el Marruecos noroccidental, entre los 13 y los 940 metros de altitud. En Francia (Paulian, 1959; Paulian y Baraud, 1982) también se encuentra en regiones montañosas a media altitud. Distribución altitudinal coincidente con la registrada en la Península Ibérica (Veiga, 1998): entre 700 y 1.200 metros. En los Rhodopes bulgaros, se encontraría desde los 1.350 hasta los 1.850 metros (Angelov, 1965; Lobo *et al.*, 2007).

En base a las escasas referencias recopiladas (13 localidades), en Marruecos se distribuiría, latitudinalmente, entre los 33,05° y los 35,78° N; longitudinalmente, entre los 4,02° y los 6,29° W. Entre la región de Tánger y costa atlántica y el Medio Atlas, conforme indican Baraud (1985) y Hollande y Thérond (1998). No alcanza la costa Mediterránea, pero sí la Atlántica.

• *Aphodius (Nimbus) orbigny* Clouët, 1896
Anteriormente considerado como una subespecie de *A. (Nimbus) affinis* Panzer, esta especie (Clouët, 1896; Pittino, 1982) posee una distribución Magrebí (Marruecos, Argelia y Túnez) (Balthasar, 1963; Baraud, 1971a, 1985 y 1992; Pittino, 1982; Dellacasa, 1983; Dellacasa y Pittino, 1985; Boucher, 1990; Tauzin, 1990; Ahrens y Zorn, 1996; Hollande y Thérond, 1998; Ruiz, 1999 y 2002). Su especie hermana, *A. (Nimbus) affinis*, sería un elemento Paleártico restringido a la Europa occidental y centro-septentrional, por confirmar en Córcega y Cerdeña (Báguena, 1967; Paulian y Baraud, 1982; Pittino, 1982; Dellacasa, 1983; Sandoval y Ávila, 1989; Baraud, 1992). Cabe recalcar que en el subgénero *Nimbus*, al igual que en *Chilothorax* y *Melinopterus*, las larvas suelen presentar hábitos sabulícolas y regímenes saprófagos, consumiendo partículas de tierra (Martín-Piera y López-Colón, 2000).

En el área de estudio esta especie muestra una fenología exclusivamente otoñal, coincidiendo con la señalada por Janati-Idrissi (2000) para el Medio Atlas. Todo el material de Marruecos estudiado por Ruiz (1999) corresponde a los meses de octubre y noviembre. Posteriormente, el mismo autor (Ruiz, 2002) estudia material recolectado en pleno invierno (enero y febrero), en el Medio Atlas y en Tetuán. En la Península Ibérica, las especies pertenecientes al subgénero *Nimbus*, incluido este taxón específico, son eminentemente otoñales (Galante, 1983a; Veiga, 1985 y 1998; Martín-Piera *et al.*,

1986; Ruano *et al.*, 1988). Fenología coincidente con la señalada por Dellacasa (1983) para Italia.

Se trata de una especie prácticamente exclusiva del medio boscoso (94,9 % de los ejemplares colectados, $n = 30.762$), con una mínima representatividad en los pastizales (5 %). Paradójicamente, Janati-Idrissi *et al.* (1999) únicamente lo capturaron en medio pascícola. En la Península Ibérica, *A. affinis* prefiere los hábitats abiertos (Veiga, 1982; Baz, 1988). Si bien el subgénero *Nimbus* se caracteriza por sus preferencias forestales, una especie recientemente descrita de Marruecos, *Aphodius anyernae* (Ruiz, 1998), parece decantarse por cubiertas vegetales achaparradas y ralas.

Altitudinalmente, la hemos registrado en todas las estaciones muestreadas, desde los 1.560 (pastizal de Aguelmane-Azigza) hasta los 2.050 metros (pastizal de Ain-Kahla). Sin embargo, los mayores efectivos (un 99,6 % de los ejemplares) se colectaron entre los 1.789 (bosque de Tagounit) y 2.043 metros (bosque de Ain-Kahla), lo que confirma su carácter montano, ya señalado por Baraud (1985), así como por Hollande y Thérond (1998) y Ruiz (1999). Sin embargo, en el Medio Atlas, Janati-Idrissi *et al.* (1999) únicamente lo colectaron en la cota de los 287 metros. En la Península Ibérica *A. affinis* se distribuye, preferentemente, en praderas pastoreadas sobre los 900 metros (Veiga, 1998); alcanzando los 2.200 en Sierra Nevada (Ávila, 1984).

En nuestro muestreo, el peso seco de las colectas de *A. orbigny* (178,4 grs.) supone un 39 % de la biomasa total de los endocópidos. Por lo que respecta al total de biomasa, entre el total de las 51 especies de Escarabeidos registradas en este muestreo (ver Romero-Samper y Lobo, 2006 y 2008), esta especie representa un 9,3 % del peso seco total. En base a las referencias recopiladas (30 localidades), esta especie se distribuiría en Marruecos entre los 31,21° y los 35,83° N, es decir: desde Marrakech hasta la Península Tingitana; si bien Ruiz (1995) no la registra en la región de Ceuta (España), si la cita (Ruiz, 1999 y 2002) del Rif. Longitudinalmente, entre los 2,93° y los 7,86° W: de Marrakech a Melilla (España). En esta área, la mayoría de los registros corresponden a la Cordillera del Atlas, coincidiendo con lo señalado por varios autores (Baraud, 1985; Dellacasa y Pittino, 1985; Hollande y Thérond, 1998; Ruiz, 1999). No alcanza la costa atlántica.

● *Aphodius (Otophorus) haemorrhoidalis* (Linnaeus, 1758) Elemento Euroasiático de corología Holopaleártica (La Greca, 1964), con una amplia distribución por todo el norte de la región Holártica hasta Asia Menor, Tíbet y Siberia (Baraud, 1977 y 1992; Pierotti, 1977; Paulian y Baraud, 1982; Dellacasa, 1983; Baraud, 1992; Hollande y Thérond, 1998). En el norte de África se encuentra en Argelia y Marruecos (Baraud, 1985; Tauzin, 1990; Ávila *et al.*, 1993; Ruiz *et al.*, 1993; Ruiz, 1995). En la Península Ibérica, según Báguena (1967), es una especie poco frecuente aunque bien distribuida. Dicho autor la cita de todas las regiones peninsulares, excepto de Andalucía, de donde -sin embargo- lo señalaría Ávila (1984). En opinión de Veiga (1998) tan sólo resultaría escaso en la región sur-levantina. Ha sido introducido en Norteamérica (Schaeffer, 1915; Leng, 1928; Cartwright, 1934; Brimley, 1938; Brown, 1940 y 1967; Mohr, 1943; Horion, 1958; Jerath, 1960b; Woodruff, 1973; Ratcliffe, 1991; Lobo, 1994; Lastro, 2006).

Únicamente hemos registrado esta especie en otoño, en muy bajo número (tres ejemplares). Por el contrario, en la región de Ceuta (España), donde no resulta escaso, su fenología es predominantemente primavero-estival, si bien se encuentra entre febrero y octubre (Ávila *et al.*, 1993; Ruiz *et al.*, 1993; Ruiz, 1995). En el Rif (Ruiz, 2002) localiza la especie en agosto. Estacionalidad coincidente con la datada en la Península Ibérica (Martín-Piera *et al.*, 1986; Bahillo de la Puebla *et al.*, 1988; Ávila y Sánchez-Piñero, 1990; Delgado y Salgado, 1990; Veiga, 1998; Baselga y Novoa, 2004): de abril a octubre, con un máximo poblacional en verano. En Italia, donde también resulta frecuente, se comportaría como primavero-estival (Paulian y Baraud, 1982; Dellacasa, 1983). Al igual que en Francia (Paulian y Baraud, 1982; Lumaret y Kirk, 1987), donde se encuentra entre febrero y diciembre (Lumaret, 1990). En Suecia su fenología también es primavero-estival (Landin, 1961) al igual que en Estados Unidos (Woodruff, 1973; Ratcliffe, 1991; Lastro, 2006).

A pesar de las escasas colectas efectuadas, en el área de estudio hemos registrado esta especie preferentemente en medios desprovistos de cubierta arborea (66,7 % de los ejemplares, $n = 3$), habiéndose colectado un único individuo en zona boscosa. Ávila *et al.* (1993), así como Ruiz (1995), lo han recolectado, en la región de Ceuta (España), en zonas despejadas correspondientes a estadios de degradación del alcornocal. En el Rif, Ruiz (2002) registra la especie en hábitats abiertos. No así Ávila y Sánchez-Piñero (1990) en Chiclana de la Frontera (Cádiz). Paulian y Baraud (1982) y Baraud (1985) recogen una cita otoñal del bosque de La Mámora (Marruecos), registro reseñado por Ávila *et al.*, (1993). En la Francia Mediterránea, Lumaret y Kirk (1987) lo han colectado en garriga baja.

En cuanto a su repartición altitudinal, sólo hemos registrado *A. haemorrhoidalis* a 1.560 (pastizal de Aguelmane-Azigza), 1.777 (pastizal de Ain-Leuh) y 1.805 metros (bosque de Tizi-n-tretten). Carácter montano coincidente con el ya datado, en la Península Ibérica, por Ávila (1984) y por Ávila y Pascual (1989) para Sierra Nevada, donde puede encontrarse hasta los 2.500 metros (Veiga, 1998). En el Marruecos noroccidental, Haloti *et al.*, 2006 la encuentra desde zonas litorales hasta los 940 metros. Asimismo, por lo que respecta a Iberia, Veiga (1998) señala su presencia desde el nivel del mar hasta cotas superiores a los 2.200 metros. A tenor de la distribución en el Tíbet, señalada por Hollande y Thérond (1998), resulta claro que es una especie con un amplio rango en su distribución altitudinal. En los Rhodopes bulgaros, se encontraría desde los 650 hasta los 2.000 metros (Zacharieva, 1965b; Lobo *et al.*, 2007).

Aun contando con pocas referencias (14 localidades), en Marruecos se distribuiría, latitudinalmente, entre los 33,05° y los 35,89° N; longitudinalmente, entre los 5,05° y los 6,83° W. Alcanzando la Península Tingitana y la costa mediterránea en Ceuta (Ruiz, 1995), se extendería hasta el litoral atlántico (Rabat, Kenitra) (Tauzin, 1990), mostrando una marcada preferencia por la cordillera del Atlas, pero no superando el sur de la misma, lo que confirma el carácter montano ya reseñado. Sin embargo, como más arriba comentábamos, se trata de una especie que puede resultar abundante en determinadas áreas litorales del norte de África (Ruiz, 1995).

Discusión

La mayor parte de la fauna de endocópridos marroquíes del género *Aphodius* (56 de 85) es común a la de la Península Ibérica: 106 especies según Veiga (1998), un número similar de especies al existe en Marruecos (113). De los 20 endocópridos registrados en nuestro muestreo, tan sólo dos (*A. moraguesi* y *A. peyerimhoffi*) no se encuentran en Iberia. Sin duda, la característica fundamental de la fauna de afodinos marroquí es su escasa endemicidad (Lumaret y Lobo, 1996; Lumaret, 2007) ya que, en términos generales, está constituida por elementos ampliamente distribuidos, probablemente poseedores de una gran capacidad de dispersión y valencia ecológica. Se trata de especies esencialmente provenientes de linajes Paleárticos o Eurosiberianos (ver Cabrero-Sañudo y Lobo, 2009), lo que sugiere la ausencia de barreras efectivas durante el Pleistoceno entre el Norte de África y el extremo suroriental del Paleártico, al menos para este grupo. Otros autores (Fatima, 1995; Mohammed, 1995; Janati-Idrissi *et al.*, 1999) han registrado, en el Medio Atlas, otras doce especies (no superando nunca un total de 25); dos tercios de las cuales serían comunes a la fauna Ibérica. Ello se debe, muy probablemente, a que sus muestreos se realizaron en un rango altitudinal inferior al nuestro. La riqueza registrada por nosotros es similar a la existente en las cordilleras meridionales ibéricas, siendo muy inferior a la de las septentrionales (Cabrero-Sañudo y Lobo, 2003), una característica relacionada con la preponderancia de las adaptaciones templado-frías en este grupo. Así, la fauna endocóprida del Medio Atlas, en un transecto altitudinal que abarcaría de los 287 a los 2.050 metros, podría estar constituida por unas 32 especies.

Los resultados del presente estudio muestran que el Medio Atlas alberga una proporción no significativa de los Scarabaeoidea endocópridos presentes en Marruecos: apenas un 18%. Si se consideran las citadas doce especies no registradas por nosotros, esta cifra apenas supera la cuarta parte del total de la fauna marroquí. En esta cadena montañosa, la más meridional del Paleártico, la disminución altitudinal de la riqueza de especies es similar a la observada en las cordilleras europeas (Jay-Robert *et al.*, 1997), aunque en este caso, el relevo altitudinal entre los endocópridos y los paracópridos se encuentra atenuado (ver Romero-Samper, 2008). A nuestro juicio, ello evidencia: i) un mayor éxito competitivo de los Scarabaeidae, incluso en las cotas más elevadas; y ii) que, a diferencia de lo que sucede en Europa, las montañas marroquíes no han ejercido tan acusadamente como refugio para los linajes templado-fríos durante los periodos glaciares Pleistocénicos (Cabrero-Sañudo y Lobo, 2006).

Únicamente seis especies poseen una correlación negativa significativa entre la altitud y el número de ejemplares colectados (*Aphodius castaneus*, *A. granarius*, *A. leucopterus*, *A. longispina*, *A. melanostictus* y *A. subterraneus*), manifestando una clara preferencia por cotas de baja o mediana altitud. Ninguna especie presenta sus mayores poblaciones en las localidades de mayor altitud. En general, el factor más relevante a la hora de explicar las variaciones en abundancia de las especies es la altitud (un 30 % en promedio), seguido de la estacionalidad (21 %) y el tipo de hábitat (16 %). De forma que, en general, las variaciones en riqueza y abundancia serían consecuencia de las variaciones altitudinales y climáticas, y no de los cambios en el tipo de

hábitat. Así, con respecto al gradiente altitudinal, como ocurre con los paracópridos (Romero-Samper y Lobo, 2008), destaca la escasez de elementos endémicos en las cotas altas del Medio Atlas, a pesar de tratarse de un grupo con adaptaciones generales templado-frías.

Los endocópridos del Medio Atlas constituyen un grupo particularmente relevante durante el otoño, con un 98,8% de los ejemplares registrados; debido, básicamente, a las abundantes poblaciones de *Aphodius orbigny* y *A. melanostictus*. Sin embargo, la riqueza resultó mayor durante el muestreo primaveral (14 especies) que durante el otoñal (10 especies), siendo el número de especies con preferencias estacionales estadísticamente significativas parecido entre ambos periodos. Seis especies serían típicamente primaverales y cinco otoñales, un patrón que contrasta con la fenología preferentemente primaveral de las especies paracópridas del Medio Atlas (Romero-Samper y Lobo, 2008).

Por lo que se refiere al tipo de hábitat, la abundancia parece ser mayor en los medios forestales (90,6 %) que en los pastizales, debido a las dos especies anteriormente mencionadas. Sin embargo, en las localidades pascícolas se colectó el total de las especies registradas en este estudio (20), mientras que en las localidades de bosque únicamente se colectaron diez especies, mostrando tres de ellas preferencias estadísticamente significativas por este hábitat. En definitiva, si bien la riqueza de especies es superior en los pastizales y durante la primavera, las especies de endocópridos poseen poblaciones más abundantes en medios forestales y durante el otoño, circunstancias en las cuales este grupo trófico tendría una mayor relevancia en las comunidades coprófagas del Medio Atlas. Por su pequeña talla, los *Aphodius* son un grupo fundamental en la mineralización de las partículas menores de los excrementos (< 25 µm; ver Holter, 2000). Esta facultad, unida a la de sus regímenes, frecuentemente, sapro-coprófagos, podría suponer que los endocópridos fuesen un grupo funcional de relevancia en la incorporación edáfica de materia orgánica en los bosques durante el otoño.

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. Los acertados comentarios de Marco Dellacasa y Mario Zunino han mejorado sustancialmente este manuscrito, por lo que les estamos sinceramente agradecidos.

Tabla I. Especies de *Aphodius* que habitan en el norte de África, distribución general de las mismas y presencia en Marruecos (M) y en la Península Ibérica (PI). Se marcan (X) las especies registradas en el presente estudio. Datos elaborados a partir de Baraud (1985), Hollande y Théron (1998), Schoolmeesters (2005) y Löbl y Smetana (2006).

Especies de <i>Aphodius</i>	Distribución geográfica general	M	PI
<i>A. abeillei</i> Sietti, 1903	Paleártica (Norteafricana e Ibérica)	Si	Si
<i>A. aequalis</i> Schmidt, 1907	Paleártica (Norteafricana, hasta Turquestán)	No	No
X <i>A. orbigny</i> Clouët, 1896	Paleártica (Norteafricana)	Si	Si
<i>A. ambrosi</i> (Pardo, 1936)	Paleártica (Norteafricana e Ibérica)	Si	Si
<i>A. ammodytes</i> (Peyerimhoff, 1939)	Paleártica (Argelia)	No	No
<i>A. amplicollis</i> Peyerimhoff, 1949	Paleártica (Marruecos)	Si	No
<i>A. angulosus</i> Harold, 1869	Paleártica (Siria, Palestina, Israel, Egipto, Túnez)	No	No
<i>A. antii</i> Gridelli, 1930	Paleártica (Libia)	No	No
<i>A. anyerae</i> Ruiz, 1988	Paleártica (Marruecos)	Si	No
<i>A. apiceopacus</i> Petrovitz, 1959	Paleártica (Norteafricana)	Si	No
<i>A. apollonius</i> Petrovitz, 1971	Paleártica (Libia)	No	No
<i>A. assectator</i> Balthasar, 1961	Paleártica (Norteafricana hasta Irak)	No	No
<i>A. convexus</i> Erichson, 1848	Paleártica (Norteafricana y europea, hasta Mongolia)	Si	Si
<i>A. baeticus</i> Mulsant & Rey, 1869	Paleártica (Norteafricana)	Si	No
X <i>A. barbarus</i> Fairmaire, 1860	Paleártica (Norteafricana e Ibérica)	Si	Si
<i>A. beduinus</i> Reitter, 1892	Paleártica (Norteafricana)	Si	No
<i>A. berbericus</i> Balthasar, 1941	Paleártica (Norteafricana)	No	No
<i>A. biguttatus</i> Germar, 1824	Paleártica	Si	Si
<i>A. boiteli</i> Théry, 1918	Paleártica (Marruecos)	Si	No
<i>A. bonnairei</i> Reitter, 1892	Paleártica (Norteafricana y circunmediterránea)	Si	Si
<i>A. brevitarsis</i> Reitter, 1894	Paleártica (Norteafricana)	No	No
<i>A. carinifrons</i> Reitter, 1892	Paleártica (Marruecos)	Si	No
X <i>A. castaneus</i> Illiger, 1803	Paleártica (Norteafricana, Ibérica, Sicilia)	Si	Si
<i>A. chobauti</i> Clouët, 1896	Paleártica (Norteafricana hasta Irak)	Si	No
<i>A. cognatus</i> Fairmaire, 1860	Paleártica (norte África, hasta Afganistán) y macaronésica (Canarias)	Si	Si
X <i>A. consputus</i> Creutzer, 1799	Paleártica (Europa, norte África, Transcaucasia)	Si	Si
<i>A. contractus</i> Klug, 1845	Paleártica (norte África hasta Afganistán) y Afrotropical	Si	No
<i>A. cribicollis</i> Lucas, 1846	Paleártica (Norteafricana)	Si	No
<i>A. demoflysi</i> Baraud, 1977	Paleártica (Túnez)	No	No
<i>A. dentatus</i> Schmidt, 1908	Paleártica (Norteafricana e Ibérica)	Si	Si
<i>A. dogueti</i> Baraud, 1980	Paleártica (Argelia)	No	No
X <i>A. elevatus</i> (Olivier, 1789)	Paleártica (Norteafricana y circunmediterránea)	Si	Si
X <i>A. erraticus</i> (Linnaeus, 1758)	Paleártica (Europa, norte África y Asia) y neártica	Si	Si
<i>A. esimoides</i> Reitter, 1892	Paleártica (Norteafricana)	Si	No
<i>A. exclamationis</i> Motschulsky, 1849	Paleártica (Norteafricana e Ibérica)	No	Si
<i>A. felscheanus</i> Reitter, 1904	Paleártica (Norteafricana)	Si	No
X <i>A. fimetarius</i> (Linnaeus, 1758)	Cosmopolita	Si	Si
<i>A. finitimus</i> Schmidt, 1922	Paleártica (Norteafricana)	No	No
<i>A. foetidus</i> Herbst, 1783	Paleártica (Norteafricana y europea, hasta Transcaucasia)	Si	Si
<i>A. fossor</i> (Linnaeus, 1758)	Paleártica (Europa, Siberia, Corea) y neártica	No	Si
<i>A. franzi</i> Petrovitz, 1964	Paleártica (Marruecos)	Si	No
X <i>A. granarius</i> (Linnaeus, 1767)	Cosmopolita	Si	Si
<i>A. granulifrons</i> Fairmaire, 1883	Paleártica (Norteafricana)	Si	No
X <i>A. haemorrhoidalis</i> (Linnaeus, 1758)	Paleártica, neártica y neotropical	Si	Si
<i>A. hamricola</i> Clément, 1928	Paleártica (Marruecos)	Si	No
<i>A. helenaeliviae</i> Dellacasa & Pittino, 1985	Marruecos	Si	No
<i>A. hieroglyphicus</i> Klug, 1845	Paleártica (íbero-Norteafricana hasta Siria) y macaronésica (Canarias)	Si	Si
<i>A. hirtipennis</i> Lucas, 1846	Paleártica (Norteafricana)	No	No
<i>A. hyxos</i> Petrovitz, 1963	Paleártica (Norteafricana)	Si	No
<i>A. hydrochaeris</i> (Fabricius, 1798)	Paleártica (norte África, Europa, hasta Asia)	Si	Si
X <i>A. ictericus ghardimaouensis</i> Balthasar, 1929	Paleártica (Norteafricana circunmediterránea, hasta Irán) y macaronésica	Si	Si
<i>A. ibericus</i> Harold, 1874	Paleártica (Norteafricana y circunmediterránea)	Si	Si
<i>A. immundus</i> Creutzer, 1799	Paleártica (norte África, Europa, hasta Asia Menor)	Si	Si
<i>A. lekefensis</i> Baraud, 1981	Paleártica (Túnez)	No	No
X <i>A. leucopterus</i> Klug, 1845	Paleártica (Norteafricana, ibérico-balear, hasta Afganistán) y macaronésica (Canarias)	Si	Si
<i>A. lineolatus</i> Illiger, 1803	Paleártica (Norteafricana y circunmediterránea, hasta Transcaucasia)	Si	Si
X <i>A. lividus</i> (Olivier, 1789)	Cosmopolita	Si	Si
X <i>A. longispina</i> Küster, 1854	Paleártica (Norteafricana y circunmediterránea, hasta Egipto)	Si	Si
<i>A. lucidus</i> Klug, 1845	Paleártica (Norteafricana e ibero-balear, hasta Israel)	Si	No
X <i>A. lugens</i> Creutzer, 1799	Paleártica (norte África, Europa, Asia Menor hasta Turquestán)	Si	Si
<i>A. luridus</i> (Fabricius, 1775)	Paleártica, neártica y neotropical	Si	Si
<i>A. lusitanicus</i> Erichson, 1848	Paleártica (Norteafricana e Ibérica)	Si	Si
<i>A. marani</i> Balthasar, 1929	Paleártica (Túnez)	No	No
<i>A. mayeri</i> Pilleri, 1953	Paleártica (Norteafricana y circunmediterránea)	Si	Si
<i>A. merdarius</i> (Fabricius, 1775)	Paleártica (Norteafricana y circunmediterránea, hasta Turquestán)	Si	Si
X <i>A. melanostictus</i> Schmidt, 1840	Paleártica (norte África, Europa, hasta Turquestán)	Si	Si
<i>A. mineti</i> Clément, 1981	Paleártica (Marruecos)	Si	No
X <i>A. moraguesi</i> Baraud, 1978	Paleártica (Marruecos)	Si	No

Especies de <i>Aphodius</i>	Distribución geográfica general	M	PI
<i>A. naevuliger</i> Reitter, 1894	Paleártica (Norteafricana)	Si	No
<i>A. nanus</i> Fairmaire, 1860	Paleártica (Norteafricana y circunmediterránea, hasta Asia Menor)	Si	Si
<i>A. neidae</i> Petrovitz, 1971	Norteafricana	No	No
<i>A. numidicus</i> Mulsant, 1851	Norteafricana	Si	No
<i>A. opacior</i> Koshantschikov, 1894	Paleártica (Norteafricana hasta Egipto)	Si	No
<i>A. oranicus</i> Balthasar, 1961	Paleártica (Argelia)	No	No
<i>A. paganetti</i> (Petrovitz, 1963)	Península Ibérica y Marruecos	SI	SI
<i>A. palmenticolus</i> Karsch, 1881	Paleártica (Norteafricana, hasta la península del Sinaí)	Si	No
<i>A. paykulli</i> (Bedel, 1907)	Paleártica (Marruecos y Tunez)	Si	No
<i>A. permixtus</i> Clément & Petrovitz, 1971	Paleártica (Marruecos)	Si	No
<i>A. petrovitzi</i> Clément, 1976	Paleártica (Marruecos)	Si	No
X <i>A. peyerimhoffi</i> Théry, 1925	Paleártica (Norteafricana)	Si	No
<i>A. plagiatus</i> (Linnaeus, 1767)	Paleártica (norte África, Europa, Asia)	No	Si
<i>A. prodromus</i> (Brahm, 1790)	Cosmopolita	Si	Si
<i>A. pruinosis</i> Reitter, 1892	Norteafricana	Si	No
<i>A. psammophilus</i> Balthasar, 1941	Norteafricana	No	No
<i>A. pubescens</i> Sturm, 1800	Paleártica (Norteafricana y europea, hasta el Cáucaso)	No	Si
<i>A. punctatosulcatus punctatosulcatus</i> (Sturm, 1805)	Europea y Norteafricana	SI	No
X <i>A. quadriguttatus</i> (Herbst, 1783)	Paleártica (Norteafricana y europea, hasta Turquestán)	Si	Si
<i>A. richardi</i> Veiga, 1984	Paleártica (Norteafricana e Ibérica)	Si	Si
<i>A. rufipes</i> (Linnaeus, 1758)	Paleártica (Norteafricana y europea, hasta Transcaucasia)	No	Si
<i>A. rugifrons</i> Aubé, 1850	Paleártica (Norteafricana, Sicilia, Cerdeña)	No	No
<i>A. rutilinus</i> Reitter, 1892	Paleártica (Argelia)	No	No
X <i>A. satellitius</i> (Herbst, 1789)	Paleártica (Norteafricana y europea, hasta Transcaucasia)	Si	Si
<i>A. scrofa</i> (Fabricius, 1787)	Paleártica (norte África, Europa, hasta el Cáucaso y Pakistán)	Si	Si
<i>A. sefrensis</i> (Petrovitz, 1958)	Paleártica (Argelia)	No	No
<i>A. segonzaci</i> Bedel, 1903	Paleártica (Norteafricana)	Si	No
<i>A. sesquivittatus</i> Fairmaire, 1883	Paleártica (Norteafricana e Ibérica)	Si	Si
<i>A. sharpi</i> Harold, 1874	Paleártica (Norteafricana e Ibérica)	Si	Si
<i>A. sicardi</i> Reitter, 1892	Paleártica (Norteafricana)	No	No
<i>A. signifer</i> Mulsant & Rey, 1871	Paleártica (Norteafricana, hasta Siria)	No	No
<i>A. sitiphoides</i> D'Orbigny, 1896	Paleártica (Norteafricana)	Si	No
<i>A. sphacelatus</i> (Panzer, 1798)	Paleártica (Norteafricana, europea, hasta Turkmenistán)	Si	Si
<i>A. striatulus</i> Waltl, 1835	Paleártica (Norteafricana y circunmediterránea, hasta Asia Menor)	Si	Si
<i>A. sturmi</i> Harold, 1870	Paleártica (Norteafricana y circunmediterránea, hasta Japón)	Si	Si
X <i>A. subterraneus</i> (Linnaeus, 1758)	Paleártica (norte África, Europa, Asia central y septentrional)	Si	Si
<i>A. tersus</i> Erichson, 1848	Paleártica (Norteafricana e Ibérica, Sicilia y Cerdeña)	Si	Si
<i>A. tingens</i> Reitter, 1892	Paleártica (Norteafricana y circunmediterránea)	Si	Si
<i>A. tingitanus</i> Reitter, 1892	Paleártica (Marruecos)	Si	No
<i>A. unicolor</i> (Olivier, 1789)	Paleártica (Norteafricana, circunmediterránea, Senegal y Arabia)	Si	Si
<i>A. varians</i> Duftschmid, 1805	Paleártica (Norteafricana, europea, hasta Turquestán)	Si	Si
<i>A. vejdvovskyi</i> Balthasar, 1945	Paleártica (Argelia)	No	No
<i>A. villarreali</i> Baraud, 1973	Paleártica (Norteafricana e Ibérica)	Si	Si
<i>A. vitellinus</i> Klug, 1845	Paleártica (Norteafricana y circunmediterránea) y Afrotropical (Etiopía)	Si	Si
<i>A. wollastoni</i> Harold, 1862	Paleártica (Norteafricana, hasta Irán) y Macaronésica (Canarias)	Si	No

Tabla II. Categorías biogeográficas asignadas a cada una de las especies endocópidas registradas, así como abundancia y biomasa totales (en mgrs.) de cada una de ellas.

Categoría biogeográfica	Especies	Abundancia	Biomasa total
Pontomediterráneos	<i>Aphodius orbigny</i>	30.762	178.419
	<i>Aphodius lugens</i>	1	6
	<i>Aphodius quadriguttatus</i>	4	16
	<i>Aphodius satellitius</i>	3	21
Íbero-norteafricanos	<i>Aphodius barbarus</i>	5	20
Mediterráneos	<i>Aphodius castaneus</i>	195	585
	<i>Aphodius elevatus</i>	11	85
	<i>Aphodius leucopterus</i>	8	40
	<i>Aphodius longispina</i>	60	360
Paleártico-occidentales	<i>Aphodius consputus</i>	113	565
	<i>Aphodius ghardimaouensis</i>	6	42
	<i>Aphodius melanostictus</i>	69.825	2.444.994
Holárticos	<i>Aphodius erraticus</i>	6	42
	<i>Aphodius fimetarius</i>	2.151	21.510
	<i>Aphodius haemorrhoidalis</i>	3	10
	<i>Aphodius subterraneus</i>	59	236
Cosmopolitas	<i>Aphodius granarius</i>	66	269
	<i>Aphodius lividus</i>	15	45
Magrebíes	<i>Aphodius moraguesi</i>	2.530	12.093
	<i>Aphodius peyerimhoffi</i>	9	24

Tabla III. Número medio de individuos por trampa (+/- error estándar) de cada una de las especies de endocópridos 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: * $\leq 0,05$, ** $\leq 0,01$, *** $\leq 0,001$.

Especie	Otoño (94)		Primavera (88)		MW
	Total	Media \pm SE	Total	Media \pm SE	
<i>Aphodius orbigny</i>	30.762	327,3 \pm 68,4	0		308***
<i>Aphodius barbarus</i>	0		5	0,06 \pm 0,03	3995
<i>Aphodius castaneus</i>	192	2,0 \pm 0,4	3	0,03 \pm 0,5	2701***
<i>Aphodius consputus</i>	0		113	1,3 \pm 0,3	3243***
<i>Aphodius elevatus</i>	7	0,07 \pm 0,04	4	0,05 \pm 0,04	4131
<i>Aphodius erraticus</i>	0		6	0,07 \pm 0,02	3901*
<i>Aphodius fimetarius</i>	1.135	12,1 \pm 1,7	1.016	11,5 \pm 1,7	3817
<i>Aphodius ghardimaouensis</i>	6	0,06 \pm 0,05	0		4092
<i>Aphodius granarius</i>	63	0,6 \pm 0,1	3	0,03 \pm 0,1	3300***
<i>Aphodius haemorrhoidalis</i>	3	0,03 \pm 0,01	0		4004
<i>Aphodius leucopterus</i>	0		8	0,09 \pm 0,03	3901*
<i>Aphodius lividus</i>	0		15	0,17 \pm 0,04	3713**
<i>Aphodius longispina</i>	0		60	0,7 \pm 0,1	3431***
<i>Aphodius lugens</i>	0		1	0,01 \pm 0,01	4089
<i>Aphodius melanostictus</i>	69.825	742,8 \pm 172,5	0		528***
<i>Aphodius moraguesi</i>	2.530	26,9 \pm 7,1	0		3212***
<i>Aphodius peyerimhoffi</i>	9	0,1 \pm 0,04	0		4004
<i>Aphodius quadriguttatus</i>	0		4	0,05 \pm 0,02	3995
<i>Aphodius satellitius</i>	0		3	0,03 \pm 0,01	3995
<i>Aphodius subterraneus</i>	0		59	0,7 \pm 0,1	2773***

Tabla IV. Número medio de individuos por trampa (+/- error estándar) de cada una de las especies de endocópridos según el tipo de hábitat muestreado. 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: * $\leq 0,05$, ** $\leq 0,01$, *** $\leq 0,001$.

Especie	Pastizal (125)		Bosque (57)		MW
	Total	Media \pm SE	Total	Media \pm SE	
<i>Aphodius orbigny</i>	1.545	12,4 \pm 57,5	29.217	512,6 \pm 85,1	2757**
<i>Aphodius barbarus</i>	5	0,04 \pm 0,02	0		3477
<i>Aphodius castaneus</i>	195	1,6 \pm 0,4	0		2480***
<i>Aphodius consputus</i>	5	0,04 \pm 0,22	108	1,9 \pm 0,3	2629***
<i>Aphodius elevatus</i>	7	0,06 \pm 0,03	4	0,07 \pm 0,05	3464
<i>Aphodius erraticus</i>	4	0,03 \pm 0,02	2	0,04 \pm 0,03	3524
<i>Aphodius fimetarius</i>	1.817	14,5 \pm 1,4	334	5,9 \pm 2,1	2348***
<i>Aphodius ghardimaouensis</i>	6	0,05 \pm 0,04	0		3534
<i>Aphodius granarius</i>	66	0,5 \pm 0,1	0		2907***
<i>Aphodius haemorrhoidalis</i>	2	0,02 \pm 0,01	1	0,02 \pm 0,02	3557
<i>Aphodius leucopterus</i>	8	0,06 \pm 0,03	0		3420
<i>Aphodius lividus</i>	14	0,11 \pm 0,04	1	0,02 \pm 0,05	3395
<i>Aphodius longispina</i>	60	0,5 \pm 0,1	0		3135**
<i>Aphodius lugens</i>	1	0,01 \pm 0,01	0		3534
<i>Aphodius melanostictus</i>	3.669	29,3 \pm 145,8	66.156	1160,6 \pm 215,9	2914*
<i>Aphodius moraguesi</i>	2.530	20,2 \pm 6,2	0		2964**
<i>Aphodius peyerimhoffi</i>	9	0,07 \pm 0,04	0		3477
<i>Aphodius quadriguttatus</i>	4	0,03 \pm 0,02	0		3477
<i>Aphodius satellitius</i>	2	0,02 \pm 0,01	1	0,02 \pm 0,02	3557
<i>Aphodius subterraneus</i>	47	0,4 \pm 0,1	12	0,2 \pm 0,1	3120*

Tabla VI. 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 endocópridos. Sólo las especies con más de 6 individuos colectados han sido consideradas. Se presenta también la abundancia total de estas especies (N), así como el número de localidades en que se han colectado (N° Loc). Estas estimas se han realizado usando Modelos Lineales Generalizados (ver métodos).

	Periodo	Hábitat	Altitud	N° Loc	N
<i>Aphodius orbigny</i>	27,5%	38,4%	7,8%	10	30762
<i>Aphodius castaneus</i>	24,9%	16,0%	32,7%	7	195
<i>Aphodius consputus</i>	27,6%	35,9%	22,5%	3	115
<i>Aphodius elevatus</i>	0,8%	0,2%	9,2%	2	11
<i>Aphodius fimetarius</i>	0,1%	8,9%	1,7%	10	2151
<i>Aphodius granarius</i>	20,3%	16,1%	26,5%	6	64
<i>Aphodius leucopterus</i>	19,4%	10,0%	62,3%	1	8
<i>Aphodius lividus</i>	23,2%	5,9%	12,1%	5	15
<i>Aphodius longispina</i>	26,1%	13,5%	66,4%	2	60
<i>Aphodius melanostictus</i>	25,5%	35,2%	14,4%	10	69825
<i>Aphodius moraguesi</i>	21,2%	12,0%	69,5%	4	2530
<i>Aphodius peyerimhoffi</i>	15,9%	9,1%	56,6%	1	9
<i>Aphodius subterraneus</i>	34,7%	1,4%	2,7%	6	59

Tabla V. Número medio de individuos por trampa (+/- desviación estándar) de cada una de las especies de endocópidos 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: * $\leq 0,05$, ** $\leq 0,01$, *** $\leq 0,001$.

Aphodius	Aguelmane-Azizga (P) 1560 (18)	Tizi-tretten (P) 1680 (18)	Ain-Leuh (P) 1777 (20)	Tagounit (B) 1780 (18)	Tizi-tretten (B) 1805 (20)	Ain-Kahla 1 (P) 1895 (14)	Mischlifen (P) 1926 (19)	Jbel Hebri (P) 1930 (16)	Ain-Kahla (B) 2043 (19)	Ain-Kahla 2 (P) 2050 (20)	KW	rs
<i>A. orbigny</i>	0,7 ± 0,06 (12)	0,7 ± 0,1 (13)	2,7 ± 0,2 (55)	1,3 ± 97,8 (24.174)	3,2 ± 0,2 (65)	69,1 ± 5,8 (968)	8,7 ± 0,6 (165)	18,7 ± 1,6 (299)	262,0 ± 14,3 (4.978)	1,6 ± 0,2 (33)	26,7**	0,14
<i>A. barbarus</i>	-	0,3 ± 0,04 (5)	-	-	-	-	-	-	-	-	27,6**	-0,16*
<i>A. castaneus</i>	6,5 ± 0,7 (118)	0,6 ± 0,07 (11)	1,5 ± 0,2 (31)	-	-	0,9 ± 0,1 (12)	0,4 ± 0,04 (8)	0,6 ± 0,06 (10)	-	0,2 ± 0,03 (5)	33,9***	-0,18**
<i>A. consputus</i>	-	-	-	3,5 ± 0,3 (63)	2,2 ± 0,2 (45)	-	-	-	-	0,2 ± 0,03 (5)	56,7***	-0,04
<i>A. elevatus</i>	-	-	-	-	0,2 ± 0,03 (4)	-	-	-	-	0,3 ± 0,04 (7)	21,9**	0,10
<i>A. erraticus</i>	-	0,06 ± 0,01 (1)	-	-	-	0,2 ± 0,04 (3)	-	-	0,1 ± 0,02 (2)	-	15,5	0,05
<i>A. finetianus</i>	18,8 ± 0,7 (338)	12,3 ± 1,1 (221)	4,3 ± 0,3 (87)	5,8 ± 0,3 (105)	7,5 ± 0,5 (151)	45,4 ± 1,3 (635)	5,0 ± 0,2 (96)	4,4 ± 0,2 (70)	4,1 ± 0,4 (78)	18,5 ± 0,9 (370)	68,7***	-0,09
<i>A. ghardimaouensis</i>	-	-	0,3 ± 0,1 (6)	-	-	-	-	-	-	-	8,1	-0,08
<i>A. granarius</i>	2,0 ± 0,1 (36)	0,1 ± 0,02 (2)	0,5 ± 0,1 (11)	-	-	0,6 ± 0,1 (8)	0,3 ± 0,02 (6)	-	-	0,05 ± 0,01 (1)	42,4***	-
<i>A. haemorrhoidalis</i>	0,05 ± 0,01 (1)	-	0,05 ± 0,01 (1)	-	0,05 ± 0,01 (1)	-	-	-	-	-	6,5	-0,11
<i>A. leucopterus</i>	-	0,4 ± 0,05 (8)	-	-	-	-	-	-	-	-	46,6***	-0,19**
<i>A. lividus</i>	0,05 ± 0,01 (1)	0,4 ± 0,05 (8)	0,2 ± 0,03 (4)	-	-	0,07 ± 0,02 (1)	-	-	0,05 ± 0,01 (1)	-	17,7*	-0,17*
<i>A. longispina</i>	2,8 ± 0,2 (50)	0,5 ± 0,06 (10)	-	-	-	-	-	-	-	-	76,2***	-
<i>A. lugens</i>	-	0,06 ± 0,01 (1)	-	-	-	-	-	-	-	-	9,1	-0,09
<i>A. melanostictus</i>	0,5 ± 0,06 (9)	0,7 ± 0,1 (13)	10,7 ± 0,8 (215)	3,339,9 ± 251,8 (60.119)	2,8 ± 0,2 (57)	191,9 ± 16,0 (2.687)	17,6 ± 1,3 (335)	19,7 ± 1,9 (316)	314,7 ± 17,2 (5.960)	4,7 ± 0,6 (94)	28,9***	0,15*
<i>A. moraguesi</i>	137,2 ± 10,3 (2.469)	-	0,2 ± 0,04 (5)	-	-	0,2 ± 0,04 (3)	-	-	-	2,6 ± 0,2 (53)	57,4***	-0,03
<i>A. peyerimhoffi</i>	-	0,5 ± 0,07 (9)	-	-	-	-	-	-	-	-	27,6**	-0,16*
<i>A. quadrifidatus</i>	0,2 ± 0,03 (4)	-	-	-	-	-	-	-	-	-	27,6**	-0,20**
<i>A. satellitus</i>	-	-	-	-	-	0,07 ± 0,02 (1)	0,05 ± 0,01 (1)	-	0,05 ± 0,01 (1)	-	7,8	0,09
<i>A. subterraneus</i>	0,3 ± 0,04 (5)	-	1,3 ± 0,1 (26)	-	0,1 ± 0,02 (2)	0,4 ± 0,04 (5)	0,1 ± 0,02 (2)	-	0,5 ± 0,08 (10)	-	33,8***	-0,21**

Bibliografía

- AGOIZ-BUSTAMANTE, J.L. 1998. Coleópteros interesantes atraídos por las luces de Peñalba (Huesca). *Boletín Sociedad Entomológica Aragonesa*, **21**: 19-20.
- AGOIZ-BUSTAMANTE, J.L. 2008. Los Scarabaeoidea Laparosticti de Navarra (II): Familia Aphodiidae, nuevos datos y catálogo de especies (Coleoptera, Scarabaeoidea). *Heteropterus*, **8** (1): 53-94.
- AGUESSE, P. & L. BIGOT 1979-1980. Contribution a l'étude des coléoptères coprophages de la région de Casablanca, Maroc. *Bulletin de l'Institut. Scientifique (Rabat)*, **4**: 69-80.
- AHRENS, R. & C. ZORN 1996. Interessante Scarabaeoidea-Funde (Col.) aus Marokko, mit Bemerkungen zur Taxonomie der *A. sphacelatus* Panz.-Gruppe. *Entomologische Nachrichten und Berichte*, **40** (1): 11-17.
- ANGELOV, P. 1965. Mistkäfer (Coprinae, Scarabaeidae) aus Bulgarien. *Travaux scientifique de l'école normale supérieure, 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 1986. Contribución al estudio de los Escarabeidos (Col. Scarabaeoidea) coprófagos de Sierra Nevada. II. Relaciones con la vertiente, naturaleza del suelo y el grado de humedad y vegetación del sustrato (Coleoptera, Scarabaeoidea). *Boletim da Sociedade Portuguesa de Entomologia*, **7**: 1-14.
- 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 de la Asociación española de Entomología*, **11**: 81-86.
- ÁVILA, J.M. & F. PASCUAL 1987b. Contribución al estudio de los Escarabeidos coprófagos de Sierra Nevada (Granada). VI. Autoecología de las especies. Familia Aphodiidae (Coleoptera, Scarabaeoidea). *Boletim da Sociedade Portuguesa de Entomologia*, **3**: 1-18.
- ÁVILA, J.M. & F. PASCUAL 1989. Los Scarabaeoidea (Col.) coprófagos de los prados húmedos de alta montaña en Sierra Nevada (Granada, España). *Boletín de la Asociación española de Entomología*, **13**: 57-65.
- 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 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. Y & F. SÁNCHEZ-PIÑERO 1990. Contribución al conocimiento de las comunidades de Escarabeidos coprófagos de Chiclana de la Frontera (Cádiz, España). Autoecología de las especies de la familia Aphodiidae (Col., Scarabaeoidea). *Zoología Baetica*, **1**: 147-164.
- BÁGUENA, L. 1927. Los *A. Illiger* de la provincia de Valencia (Col. Scarab.). *Boletín de la Real Sociedad Española de Historia Natural*, **27**: 179-183.
- BÁGUENA, L. 1930. Las especies de Aphodiini (Col. Scarab.) de la provincia de Valencia. *Boletín de la Real Sociedad Española de Historia Natural*, **30**: 313-322.
- BÁGUENA, L. 1967. *Scarabaeoidea de la fauna ibero-balear y pirenaica*. Consejo Superior de Investigaciones Científicas. Instituto Español de Entomología. Madrid. 576 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 Palaearktischen 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. 1971a. Complement au catalogue des Scarabaeoidea du Maroc. *Bulletin de la Société des Sciences Naturelles et Physiques du Maroc*, **51**: 213-220.
- BARAUD, J. 1971b. Révision des *A. paléarctiques* du sous-genre *Ammoeicus* Muls. *Bulletin de la Société entomologique de France*, **76**: 63-71.
- BARAUD, J. 1977. Coléoptères Scarabaeoidea. Faune de l'Europe occidentale. Belgique, France, Grande Bretagne, Italia, Péninsule Ibérique. *Nouvelle Revue d'Entomologie, Toulouse, Suppl.*, IV, **7** (3): 1-352.
- BARAUD, J. 1978. Une nouvelle espèce d'*A.* du Maroc. *Nouvelle Revue d'Entomologie*, **8** (1): 53-55.
- BARAUD, J. 1985. *Coléoptères Scarabaeoidea. Faune du nord de l'Afrique, du Maroc au Sinaï*. Éditions Lechevalier. Paris. 651 pp.
- BARAUD, J. 1992. *Coléoptères Scarabaeoidea d'Europe*. Faune de France, **78**. Société Linnéenne de Lyon. Lyon. 856 pp.
- BARAUD, J. 1994. Coléoptères Scarabaeoidea des Archipiels atlantiques: Açores, Canaries et Madère. *Bulletin Mensuel de la Société Linnéenne de Lyon*, **63** (2): 37-64.
- BARBERO, E. & C. PALESTRINI 1995. *A. (Copriformus) scrutator* (Herbst, 1789): descripciones della larva e note di biologia riproduttiva (Coleoptera, Scarabaeoidea, Aphodiinae). *Fragmenta Entomologica*, **26** (2): 341-352.
- 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 Curculionioidea. *Boletín de la Asociación española de Entomología*, **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.
- BENÍTEZ-DONOSO, A. & M^a.J. GARCÍA-PARRÓN 1985. Los Scarabaeoidea (Coleoptera) de la colección del Departamento de Zoología de la Universidad de Oviedo. IV. Familias Aphodiidae y Trogidae. *Boletín de Ciencias Naturales I. D. E. A.*, **36**: 39-48.
- BERNON, G. 1981. *Species Abundance and Diversity of the Coleoptera Component of a South African Cow Dung Community, and associated Insect Predators*. Ph. D. diss., Univ. of Bowling Green, Ohio.
- 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.
- BLANCO-VILLERO, J.M. 1988. Algunos Escarabeidos coprófagos (Col. Scarabaeoidea) interesantes de las serranías de Cuenca y Albarracín. *Boletín Grupo Entomológico de Madrid*, **3**: 45-47.
- BLANCO VILLERO, J.M., J.A. SÁEZ BOLAÑO, P. BAHILLO DE LA PUEBLA & J.I. LÓPEZ-COLÓN 2007. Scarabaeoidea (Coleoptera) de la Sierra de Tudía (Badajoz, Extremadura, España): II. Inventario preliminar de especies. *Boletín de la Sociedad Entomológica Aragonesa*, **41**: 347-357.
- BORGHESIO, L. & C. PALESTRINI, 2002. Reproductive behaviour and larval development in *A. (Agrilinus) rufus* Moll, 1792 and *A. (Oromus) alpinus* Scopoli, 1763 (Coleoptera: Scarabaeoidea: Aphodiidae). *Elytron*, **16**: 75-81.

- BORNEMISSZA, G.F. 1969. A new type of brood care observed in the dung beetle *Oniticellus cinctus* (Scarabaeidae). *Pedobiologia*, **9**: 223-225.
- BORNEMISSZA, G.F. 1976. The Australian dung beetle Project 1965-1975. *Australian Meat Research Committee Review*, **30** : 1-32.
- BOUCHER, J.F. 1990. Captures intéressantes de Coléoptères Scarabaeoidea coprophages au Maroc. *Bulletin mensuel de la Société Linnéenne de Lyon*, **59** (2): 49-55.
- BRIMLEY, C.S. 1938. *The insects of North Carolina, being a list of the insects of North Carolina and their close relatives*. North Carolina Dept. Agr., Div. Ent., Raleigh. 560 pp.
- BROWN, W.J. 1940. Notes on the American distribution of some species of Coleoptera common to the European and North American continents. *Canadian Entomology*, **72** (4): 65-78.
- BROWN, W.J. 1967. Notes on the extralimital distribution of some species of Coleoptera. *Canadian Entomology*, **99** (1): 85-93.
- CABRERO-SAÑUDO, F.J. 2004. *Análisis filogenético de los Aphodiinae (Coleoptera, Scarabaeoidea) ibéricos. Composición faunística, distribución y diversidad de especies en la Península Ibérica*. Tesis Doctoral. Universidad Complutense de Madrid. 555 pp.
- CABRERO-SAÑUDO, F.J. & J.M. LOBO 2000. Los Scarabaeoidea Laparosticti (Coleoptera) del Archipiélago Canario depositados en el Museo Nacional de Ciencias Naturales de Madrid. *Graellsia*, **56**: 107-109.
- CABRERO-SAÑUDO, F.J. & J.M. LOBO 2003. Reconocimiento de los factores determinantes de la riqueza de especies: El caso de los Aphodiinae (Coleoptera, Scarabaeoidea, Aphodiidae) en la Península Ibérica. *Graellsia*, **59**: 155-177.
- CABRERO-SAÑUDO, F.J. & J.M. LOBO 2006. Determinant variables of Iberian Peninsula Aphodiinae diversity (Coleoptera, Scarabaeoidea, Aphodiidae). *Journal of Biogeography*, **33**: 1021-1043.
- CABRERO-SAÑUDO, F.J. & J.M. LOBO 2009. Biogeography of Aphodiinae dung Beetles based on the regional composition and distribution patterns of genera. *Journal of Biogeography*, in press (doi:10.1111/j.1365-2699.2009.02093.x).
- CABRERO-SAÑUDO, F.J. & R. ZARDOYA 2004. Phylogenetic relationships of Iberian Aphodiini (Coleoptera: Scarabaeidae) based on morphological and molecular data. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, **31**: 1804-1100.
- CABRERO-SAÑUDO, F.J., M. DELLACASA, I. MARTÍNEZ & G. DELLACASA 2007. Estado actual del conocimiento de los Aphodiinae mexicanos (Coleoptera: Scarabaeoidea: Aphodiidae). En: Zunino, M. y Melic, A. (Eds.): *Escarabajos, diversidad y conservación biológica. Ensayos en homenaje a Gonzalo Halffter*. m3m – Monografías Tercer Milenio, vol.7. S.E.A. Zaragoza: 69-92.
- CAMBEFORT, Y. 1982. Nidification behaviour of Old World Oniticellini (Coleoptera, Scarabaeidae). En: *The nesting behaviour of dung beetles (Scarabaeinae): An ecological and evolutive approach*. Halffter, G. y Edmonds, W.D. (Eds.). Publicación n° 10 del Instituto de Ecología. México: 141-145.
- CARDONA, F. 1872. *Catálogo Metódico de los coleópteros de Menorca*. Mahón. 120 pp.
- CARNE, P.B. 1956. An ecological study of the pasture scarab *A. howitti* Hope. *Australian Journal of Zoology*, **4**: 259-314.
- 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 Escarabidos coprófagos (Coleoptera: Scarabaeoidea) de las sierras de Salinas y Onil (Alicante). *Butlletí de la Institució Catalana d'Història Natural*, **72**: 49-60.
- CARTWRIGHT, O.L. 1934. A list of Scarabaeidae collected at Clemson College, South Carolina (Coleoptera). *Entomological News*, **45** (9): 237-240 y 45 (10): 268-269.
- CHAVANON, G. 1990. Note sur les Scarabaeoidea du Maroc Oriental. Quelques localités ou espèces nouvelles pour la région. *L'Entomologiste*, **46** (6): 283-286.
- CHRISTENSEN, C.M. & R.C. DOBSON 1976. Biological and Ecological studies on *A. distinctus* (Müller) (Coleoptera: Scarabaeidae). *The American Midland Naturalist*, **95**: 242-249.
- CHRISTENSEN, C.M. & R.C. DOBSON 1977. Biological studies on *A. fimetarius* (L.) (Coleoptera, Scarabaeidae). *Journal of the Kansas Entomological Society*, **50**: 129-134.
- CLOUËT, L. 1896. Description de deux Aphodiens nouveaux et notes sur divers Coléoptères de la tribu des Aphodiens. *Bulletin de la Société entomologique de France*, **1**: 371-373.
- COBOS, A. 1949. Coleópteros de los alrededores de Málaga. *Boletín de la Real Sociedad Española de Historia Natural*, **47**: 563-609.
- COMPTE, A. 1953. Algunos coleópteros de Palma y sus alrededores. *Boletín de la Sociedad de Historia Natural de Baleares*, **1**: 15-20.
- COMPTE, A. 1968. La fauna de Menorca y su origen. *Rev. Menorca*, n° Extr., Ateneo de Mahón ed. 212 pp.
- COMPTE, A. 1975. Notas sobre las especies españolas de *A.* del subgénero *Ammoeus* (Col. Scarabaeidae). *Graellsia*, **29**: 79-94.
- CUNÍ Y MARTORELL, M. 1895. Excursión entomológica a varias localidades de la provincia de Gerona (Cataluña). *Anales de la sociedad Española de Historia Natural*, **14**: 51-73.
- DAVIS, A.L.V. 1977. *The endocoprid dung beetles of Southern Africa (Coleoptera: Scarabaeidae)*. Thesis. Rhodes University. Grahamstown. 134 pp.
- DE LA FUENTE, J.M. 1897. Datos para la fauna de Ciudad Real. I. *Actas de la Sociedad española de Historia Natural*, **26**: 129-132.
- DE LA FUENTE, J.M. 1907. Sinopsis de los Aphodiini de la Península Ibérica con inclusión de las Baleares y Pirineos. *Boletín de la Sociedad aragonesa de Ciencias Naturales*, **6**: 431-464.
- DE LA FUENTE, J.M. 1917. Enumeración de las especies zoológicas que han sido descritas por primera vez sobre ejemplares procedentes de la provincia de Ciudad Real. *Boletín de la Real Sociedad Española de Historia Natural*, **17**: 277-299.
- DE LA FUENTE, J.M. 1926. Catálogo sistemático-geográfico de los coleópteros observados en la Península Ibérica, Pirineos propiamente dichos y Baleares. *Boletín de la Asociación española de Entomología*, **9**: 24-36, 83-96 y 134-160.
- DELGADO, A. & J.M. SALGADO 1990. Los Aphodiini (Col. Scarabaeoidea) coprófagos de los alrededores de Ávila. *Cuadernos abulenses*, **13**: 79-120.
- DELLACASA, G. 1983. Sistematica e nomenclatura degli Aphodiini italiani (Coleoptera: Scarabaeidae, Aphodiini). *Monografie del Museo Regionale di Scienze Naturali, Torino*, **1**: 1-463.
- DELLACASA, M. 1988. Contribution to a World-wide Catalogue of Aegialiidae, Aphodiidae, Aulonocnemidae, Termitrogitidae (Coleoptera, Scarabaeoidea). *Memorie della Società Entomologica Italiana* [1987], **66**: 1-455.
- DELLACASA, M. & G. DELLACASA 2005. Comments on some systematic and nomenclatural questions in Aphodiinae with descriptions of new genera and on Italian taxa (Coleoptera Aphodiidae). *Memorie della Società Entomologica Italiana*, **84**: 45-101.
- DELLACASA, M. & G. DELLACASA 2006a. Tribe Aphodiini. En: *Catalogue of Palearctic Coleoptera*, vol. 3. Löbl, I. y Smetana, A. (Eds.). Apollo Books. Strenstrup. 690 pp.
- DELLACASA, G. & M. DELLACASA 2006b. *Fauna d'Italia. Coleoptera Aphodiidae Aphodiinae*. Accademia Nazionale Italiana di Entomologia, Unione Zoologica Italiana. Ed. Calderini, Bologna, 484 pp.
- DELLACASA, G. & R. PITTINO 1985. *Aphodiidae* collected during a trip to Morocco, whit description of a new species (Coleop-

- tera, Scarabaeoidea). *Bolletino del Museo Regionale di Scienze Naturali, Torino*, **III**: 65-72.
- DOUBE, B.M. 1990. A functional classification for analysis of the structure of dung beetle assemblages. *Ecological Entomology*, **15**: 371-383.
- EMDEN, F.I. 1941. Larvae of British beetles. II. A key to the British Lamellicornia larvae. *The Entomologist's monthly Magazine*, **77**: 117-192.
- 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.
- ESPAÑOL, F. 1949. Coleópteros de las Pitiusas (Baleares occidentales) (Fam. Scarabaeidae). *Graellsia*, **7**: 81-89.
- FATIMA, B. 1995. *Contribution à l'étude des coléoptères coprophages dans la région de Fès Saïs*. Certificat d'Études Approfondies de Biologie Animale. Université Sidi Mohammed Ben Abdellah. Faculté Sciences Dhar Elmehraz. Fès. 43 pp.
- FERNÁNDEZ-SIGLER, A. 1986. *Estudio de las comunidades coprófagas de prados pastoreados en la Sierra de Alfajar (Granada) (Col., Scarabaeoidea)*. Memoria de Licenciatura. Universidad de Granada. 185 pp.
- GALANTE, E. 1978. *Los Scarabaeoidea (Col.) de las heces de vacuno de la Provincia de Salamanca*. Tesis Doctoral. Universidad de Salamanca. 221 pp.
- GALANTE, E. 1983a. Los *Scarabaeoidea (Col.)* de las heces de vacuno de la provincia de Salamanca. III. Familia *Aphodiidae*. *Bol. Asoc. Esp. Entom.*, **6**(2): 179-200.
- GALANTE, E. 1983b. Primera contribución al conocimiento de los Escarabeidos (Col., Scarabaeoidea) del Pirineo Altoaragonés. *Bol. Asoc. Esp. Entom.*, **7**: 19-29.
- GALANTE, E. 1983c. Sobre los Escarabeidos (Col. Scarabaeoidea) de la Península Ibérica (I). *Boletín de la Asociación Española de Entomología*, **7**: 55-68.
- GALANTE, E. & Z. STEBNICKA 1993. Los *Aphodiidae* de la provincia de Cáceres, España (Coleoptera, Scarabaeoidea). *Fragmenta entomologica*, **25**(1): 309-324.
- HALFFTER, G. 1977. Evolution of nidification in the Scarabaeinae (Coleoptera, Scarabaeidae). *Quaestiones Entomologicae*, **13** (3): 231-253.
- HALFFTER, G. & D. EDMONDS (Eds.). 1982. *The nesting behaviour 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.
- 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*, section Sciences de la Vie, n°28: 25-34.
- HANSKI, I. 1991. North Temperate Dung Beetles. En: *Dung Beetle Ecology*. Hanski, I. y Cambefort, Y. (Eds.). Princeton University Press. New Jersey: 75-96.
- HANSKI, I. & Y. CAMBEFORT (Eds.). 1991. *Dung Beetle Ecology*. Princeton University Press. Princeton, New Jersey. 481 pp.
- HIDALGO, J.M., C. BACH & A.M. CÁRDENAS 1998. Los Scarabaeoidea (Coleoptera) coprófagos de las comarcas naturales de la provincia de Córdoba, I: Aphodiinae, Geotrupidae y Scarabaeidae. *Boletín de la Asociación Española de Entomología*, **22** (3-4): 9-35.
- 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. THÉRON 1998. *Aphodiidae du Nord de l'Afrique (Coleoptera, Scarabaeoidea)*. Monographie del Museo Regionale di Scienze Naturali, Torino, **21**: 1-280.
- HOLTER, P. 1974. Food utilization of dung-eating *A.* larvae (Scarabaeidae). *Oikos*, **25**: 71-79.
- HOLTER, P. 1979. Effect of dung-beetles (*A.* spp.) and earthworms on the disappearance of cattle dung. *Oikos*, **32**: 393-402.
- HOLTER, P. 2000. Particle feeding in *A.* dung beetles (Scarabaeidae): old hypotheses and new experimental evidence. *Functional Ecology*, **14**: 631-637.
- HORION, A. 1958. Lamellicornia (Scarabaeidae-Lucanidae). En: *Faunistik der Mitteleuropäischen Käfer*, vol. 6. Kommissionsverlag Buchdruckerei aug Feyel. Überlingen Bodensee: 1-343.
- HORN, G.H. 1887. A monograph of the Aphodiini inhabiting the United States. *Transactions of the American Entomological Society*, **14**: 1-110.
- HORTAL, J., J.M. LOBO & L. DEL REY 2006. Distribución y patrones de diversidad de los afódidos en la comunidad de Madrid (Coleoptera, Scarabaeoidea, Aphodiidae, Aphodiinae y Psammodiinae). *Graellsia*, **62** (número extraordinario): 439-460.
- ISRAELSON, G., A. MACHADO, P. OROMI & T. PALM 1981. Novedades para la fauna coleopterológica de las Islas Canarias. *Vieraea*, **2** (1-2): 109-134.
- JANATI-IDRISSI, I.A. 2000. *Les Scarabaeides coprophages des pelouses seches de Maroc central : structure des communautés et role ecologique (Coleoptera, Scarabaeoidea)*. Thèse de Doctorat es 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). *Annales de la Société entomologique de France (N.S.)*, **35** (suppl.): 213-221.
- 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. Altitudinal turnover and species richness variation in European montane dung beetle assemblages. *Arctic and Alpine Research*, **29**: 196-205.
- JERATH, M.L. 1960a. Notes on the larvae of nine genera of Aphodiinae in the United States (Coleoptera: Scarabaeidae). *Proceedings of the United States National Museum*, **111**, No. **3.425**: 43-94.
- JERATH, M.L. 1960b. Distribution of Aphodiinae in Oregon (Coleoptera: Scarabaeidae). *Pan-Pacific Entomology*, **36** (4): 183-188.
- 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.
- KIM, J.M. & J.P. LUMARET 1986. Troisième contribution à l'étude des Aphodiidae de Corée : redescription de la larve d' *A. apicalis* Har. (Col.). *Bulletin de la Société entomologique de France*, **91**: 171-176.
- KLEMPERER, H.G. 1978. The repair of larval cells and other activities in *Geotrupes spiniger* Marsham and other species (Coleoptera, Scarabaeidae). *Ecological Entomology*, **3**: 119-131.
- KOCHER, L. 1958. *Catalogue commenté des Coléoptères du Maroc*. Travaux de l'Institut Scientifique Chérifien. Série Zoologie, n° 16. Fascicule VII Lamellicornes. Institut Scientifique Chérifien. Rabat. 83 pp.
- KRÁL, D. & V. MALÝ 1993. New records of Scarabaeoidea (Coleoptera) from Bulgaria. *Acta Societatis Zoologica Bohemoslovacae*, **57**: 17-29.
- LA GRECA, M. 1964. Le categorie corologiche degli elementi faunistici italiani. *Memorie della Società Entomologica Italiana*, **43**: 147-165.

- LANDIN, B.O. 1961. Ecological studies on dung-beetles (Col. Scarabaeidae). *Opuscula Entomologica Supp.*, **19**: 1-228.
- LASTRO, E. 2006. *Dung Beetles (Coleoptera : Scarabaeidae and Geotrupidae) in North Carolina Pasture Ecosystem*. Tesis Doctoral. North Carolina State University. Raleigh. 134 pp.
- LENG, C.W. 1928. Coleoptera. En: *A list of the insects of New York*. Leonard, M.D. (Ed.). Cornell Agr. Exp. Sta. Mem., **101**: 1-1.121.
- LÖBL, I. & A. SMETANA 2006. *Catalogue of Palaearctic Coleoptera*, Vol. 3: Scarabaeoidea, Scirtoidea, Dascilloidea, Buprestoidea, Byrrhoidea. Apollo Books, Stenstrup, Denmark. 690 pp.
- LOBO, J.M. 1982. *Los Scarabaeoidea (Col.) coprófagos del Alto Valle del Alberche*. Memoria de Licenciatura. Universidad Autónoma de Madrid. 208 pp.
- LOBO, J.M. 1994. A southern distribution for the introduced dung beetle *A. (Otophorus) haemorrhoidalis* (L., 1758). *Journal of the New York Entomological Society*, **102** (3): 385-386.
- LOBO, J.M., B. GUÉORGUIEV & E. CHEHLAROV 2007. 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-SEOANE, V. 1866. *Reseña de la Historia Natural de Galicia*. Soto. Lugo. 66 pp.
- LUGGER, O. 1899. Beetles (Coleoptera) injurious to our fruit-producing plants. *Minnesota Agricultural Experimental Station Bulletin*, **66**: 1-248.
- LUMARET, J.P. 1975. Étude des conditions de ponte et de développement larvaire d'*A. (Agrilinus) constans* Dft. (Coléoptères Scarabaeidae) dans la nature et au laboratoire. *Vie et Milieu*, **25**: 267-282.
- 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 Flora. Secrétariat de la Faune et de la Flore. Paris, fasc. **1**: 418 pp.
- LUMARET, J.P. 2007. Aspects biogeographiques et ecologiques de la distribution des scarabeides (Coleoptera: Scarabaeoidea) au Maroc et dans la Péninsule Iberique. En: Zunino, M. y Mélic, A. (Eds.): *Escarabajos, diversidad y conservación biológica. Ensayos en homenaje a Gonzalo Halffter*. m3m – Monografías Tercer Milenio, vol.7. S.E.A. Zaragoza: 149-158.
- LUMARET, J.P. y KIRK, A. 1987. Ecology of dung beetles in the french mediterranean region (Coleoptera : Scarabaeidae). *Acta Zoologica Mexicana (ns)*, **24**: 1-55.
- LUMARET, J.P. & J.M. LOBO 1996. Geographic distribution of endemic dung beetles (Coleoptera, Scarabaeoidea) in the Western Palearctic region. *Biodiversity Letters*, **3**: 192-199.
- LUMARET, J.P. & N. STIERNET 1991. Montane Dung Beetles. En: *Dung Beetle Ecology*. Hanski, I. y Cambefort, Y. (Eds.). Princeton University Press. New Jersey: 242-254.
- LUMBRERAS, C.J. 1998. *Estudio de las microsucesiones de coléopteros coprófagos en encinares adhesados y evaluación de los efectos derivados del uso de fármacos antiparasitarios (Coleoptera: Scarabaeoidea)*. Tesis Doctoral. Universidad de Alicante. Alicante. 397 pp.
- MADLE, H. 1934. Zür kenntnis der Morphologie, Okologie und Physiologie von *A. rufipes* Lin. und einigen verwandten Arten. *Zool. Jahr. Abt. Für Anat. und Ontog. der Tiere*, **58** (3): 303-396.
- 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.
- MARTÍNEZ HERNÁNDEZ, N.J. 2007. *Composición y estructura de la fauna de escarabajos (Insecta: Coleoptera) en los remanentes de bosque del Recinto Universitario de Mayagüez, Puerto Rico, con énfasis en la superfamilia Scarabaeoidea*. Tesis Doctoral. Universidad de Puerto Rico. San Juan de Puerto Rico. 111 pp.
- MARTÍN-OLMOS, A., A. MUÑOZ SÁNCHEZ & J.M. ARIÑO GIL 1987. Contribución al estudio de los coleópteros escarabaeoideos de la provincia de Cáceres. *Alcántara. El Brocense*. Diputación de Cáceres, **11**: 81-94.
- MARTÍN-PIERA, F. y LOBO, J. 1992. Los Scarabaeoidea Laparosticti del archipiélago Balear (Coleoptera). *Nouvelle Revue Entomologie (N.S.)*, **9** (1): 15-28.
- MARTÍN-PIERA, F. & J.M. LOBO 1996. A comparative discussion of trophic preferents in dung beetle communities. *Miscellanea Zoologica, Barcelona*, **19** (1): 13-31.
- 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 & J.M. LOBO 1986. Contribución al conocimiento de los *Scarabaeoidea (Col.)* coprófagos del macizo central de Guadarrama. *Eos*, **62**: 103-123.
- MATEU, J. 1950. Escarabeidos de Ifni y del Sahara español. *Eos*, **26** (3-4): 271-297.
- MEDINA, M. 1895. Coleópteros de Andalucía existentes en el Museo de Historia Natural de la Universidad de Sevilla, clasificados por D. Francisco de P. Martínez y Sáez. *Actas de la Sociedad Española de Historia Natural*, **24**: 25-61.
- MESA, M. 1985. *Contribució al coneixement dels Escarabéids de Catalunya. Estudi especial del gèneres A., III. Y Onthopagus Latr.* Tesis Doctoral. Universitat de Barcelona. Barcelona. 350 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.
- MOHR, C.O. 1943. Cattle droppings as ecological units. *Ecological Monographs*, **13** (3): 276-298.
- MORAGUES DE MANZANOS, F. 1889. Coleópteros de Mallorca. *Anales de la Sociedad Española de Historia Natural*, **18**: 11-34.
- NAVARRETE-HEREDIA, J.L., L. DELGADO & H.E. FIERROS-LÓPEZ 2001. Coleoptera Scarabaeoidea de Jalisco, México. *Dugesiana*, **8** (1): 37-93.
- NAVARRETE-HEREDIA, J.L. & C. DELOYA 2005. Comentarios sobre algunas especies de Aphodiinae (Coleoptera: Scarabaeidae) de Jalisco, México. *Dugesiana*, **12** (1): 19-21.
- NAVÁS, L. 1904. Notas zoológicas. V. Excursión al Moncayo. *Boletín de la Sociedad Aragonesa de Ciencias Naturales*, **3**: 139-167.
- PALESTRINI, C., L. BORGHESIO & E. BARBERO 1997. A new pattern of nesting behaviour in the genus *A.* (Coleoptera, Scarabaeoidea). *Acta 25 th. Int. Congr. Eth. Vienna*.
- PALESTRINI, C., L. BORGHESIO & E. BARBERO 1999. Nesting behaviour and preimaginal morphology of *A. (Amidorus) obscurus* (F., 1792) (Coleoptera: Scarabaeoidea: Aphodiidae). En: *Some Aspects on the insight of insect Biology*. Editors Sobti y Yadav Pajni com. Volume Kurukshetra. Univ. India: 127-136.

- PALMER, M., C. GARCÍA-PLE & M. MOREY 1988. Distribución estacional de las especies del género *A.* (Coleoptera, Scarabaeoidea) en las heces de ovino de Mallorca. I: Abundancia. XXVIII Reunión Científica de la S.E.E.P.: 349-352.
- PARDO ALCAIDE, A. 1955. Contribución al conocimiento de la fauna entomológica marroquí, VI. Coleópteros del Valle inferior del Uad Muluya. *Tamuda*, III: 39-74.
- PAULIAN, R. 1959. *Faune de France. Coléoptères Scarabaeidae (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.
- PETROVITZ, R. 1972. Contribution à l'étude biologique du Sénégal septentrional. XX. Coléoptères Aphodiidae et Hybosoridae. *Bulletin de l'Institut fondamental d'Afrique noire*, **34**: 363-377.
- PIEROTTI, H. 1977. Contributo alla conoscenza degli *A.* della Calabria e del Pollino (Coleoptera, Aphodiidae). *Bollettino della Società entomologica italiana*, **109** (9-10): 173-198.
- PITTINO, R. 1979. Note su alcuni coleotteri Scarabaeoidea Lapa-rosticti della fauna italiana. *Bollettino dell'Associazione romana di Entomologia*, **34**: 32-41.
- PITTINO, R. 1982. Il rango tassonomico di *A. (Nimbus) orbigny* Clouët (Coleoptera, Aphodiidae). *Bollettino della Società entomologica italiana*, **114** (1-3): 42-45.
- RAMOS, M.A. et al. (Eds.). 2000. *Fauna Ibérica*, vol. 14. Museo Nacional de Ciencias Naturales. Consejo Superior de Investigaciones Científicas. Madrid. 526 pp.
- RATCLIFFE, B.C. 1991. The scarab beetles of Nebraska. *Bulletin of the University of Nebraska State Museum*, **12**: 1-333.
- RITCHER, P.O. 1966. *White grubs and their allies: a study of North American Scarabaeoid larvae*. Oregon State University Press. Corvallis. 219 pp.
- ROJEWSKI, C. 1983. Observations on the nesting behaviour of *A. erraticus* (L.) (Coleoptera, Scarabaeidae). *Bull. Entomol. Pol.*, **53**: 271-279.
- 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. Y 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 de la Sociedad Entomológica Aragonesa*, **39**: 235-244.
- ROMERO-SAMPER, J. & J.M. LOBO 2008. Datos ecológicos y biogeográficos sobre las comunidades de coleópteros Escarabeidos paracópridos (Coleoptera: Scarabaeidae y Geotrupidae) del Medio Atlas (Marruecos). *Boletín de la Sociedad Entomológica Aragonesa*, **43**: 121-144.
- ROMERO-SAMPER, J. & F. MARTÍN-PIERA 2007. Comportamiento reproductor y ciclo biológico de *A. conjugatus* (Panzer, 1795) (Coleoptera, Scarabaeoidea, Aphodiidae). *Boletín de la Sociedad Entomológica Aragonesa*, **41**: 189-192.
- ROUGON, D. & C. ROUGON 1982. Le comportement nidificateur des Coléoptères Scarabaeinae Oniticellini en zone sahélienne. *Bulletin de la Société Entomologique de France*, **87**: 272-279.
- ROUGON, D. & C. ROUGON 1983. Nidification des Scarabaeidae et cleptoparasitisme des Aphodiidae en zone sahélienne (Niger). Leur rôle dans la fertilisation des sols sableux (Col.). *Bulletin de la Société Entomologique de France*, **88**: 496-513.
- RUANO, L., F. MARTÍN-PIERA & A. ANDÚJAR 1988. *Los Scarabaeoidea de la provincia de Albacete (Coleoptera)*. Instituto de Estudios Albacetenses de la Excm. 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. 1998. *A. (Nimbus) anyerae* n. sp. de Aphodiini del norte de Marruecos (Coleoptera, Aphodiidae). *Nouvelle Revue d'Entomologie (N.S.)*, **15** (4): 307-315.
- RUIZ, J.L. 1999. Sobre la distribución de *A. (Nimbus) affinis orbigny* Clouët, 1896 en Marruecos (Coleoptera, Aphodiidae). *Zoologia Baetica*, **10**: 215-218.
- RUIZ, J.L. 2002. Notas de distribución de algunos *A.* Illiger, 1798 en el norte de Marruecos (Coleoptera: Aphodiidae). *Boletín de la Sociedad Entomológica Aragonesa*, **30**: 143-147.
- 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). *Zoologia Baetica*, **4**: 149-157.
- SALGADO, J.M. 1983. Ciclo anual de los Escarabeidos coprófagos de ganado ovino en el área de Villafáfila (Zamora). *Giornale Italiano di Entomologi*, **1**: 225-238.
- SALGADO, J.M. & A. DELGADO 1979. Contribución al conocimiento de los Aphodiini leoneses. *Publicaciones del Instituto de Zoología «Dr. Augusto Nobre» Porto*, **149**: 1-48.
- 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.
- SALGADO, J.M. & E. GALANTE 1987. Adiciones al catálogo de Scarabaeoidea de la provincia de León. *Boletín de la Asociación Española de Entomología*, **11**: 395-399.
- SÁNCHEZ-PIÑERO, F. & J.M. ÁVILA 1992. Dung beetles (Coleoptera, Scarabaeoidea) from Arid Lands of Southern Spain. Relationships with Coprophagous Communities from Different Biotopes. *Proceedings of the 4th ECE/XII. SIEEC, Gödöllő*: 788-793.
- SÁNCHEZ-RUIZ, A., M. SÁNCHEZ-RUIZ & J.I. LÓPEZ-COLÓN 1994. Nuevas aportaciones al Catálogo de Scarabaeoidea de la provincia de Albacete (centro-sudeste de la Península Ibérica) (Coleoptera). *Giornale Italiano di Entomologia*, **7**: 143-156.
- SANDOVAL, P.J. & J.M. ÁVILA 1989. Autoecología de las especies de Scarabaeoidea (Coleoptera) coprófagos de los excrementos de conejo [*Oryctolagus cuniculus* (Linneo)] en la provincia de Granada (España). *Abstract Volume, International Congress of Coleopterology*: 135. Asociación Europea de Coleopterología. Barcelona: 135.
- SCHAEFFER, C. 1915. New Coleoptera and miscellaneous notes. *Journal of the New York Entomological Society*, **23** (1): 47-55.
- 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 in Milano*, **85** (1-2): 40-84.
- SCHMIDT, A. 1922. Aphodiinae. Das Tierreich, Lieferung 45. Walter de Gruyer and Co., Berlin. 716 pp.
- 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.
- SCHWARZ, E.A. 1878. The Coleoptera of Florida. *Proceedings of the American Philosophical Society*, **17**: 353-469.
- SECQ, B. & M. SECQ 1989. Notes et liste de Coléoptères recoltés en Espagne. *Bulletin Sciences Naturelles*, **62**: 4-8.

- STEBNICKA, Z. 1980. Scarabaeoidea (Coleoptera) of the Democratic People's Republic of Korea. *Acta Zoologica Cracoviensia*, **24** (5): 191-298.
- STEVENSON, B.G. & D.L. DINDAL 1985. Growth and development of *A.* beetles (Scarabaeidae) in laboratory microcosms of cow dung. *Coleopterist Bulletin*, **39** (3): 215-220.
- TAUZIN, P. 1990. Coléoptères Scarabaeoidea coprophages du Maroc. *L'Entomologiste*, **46** (4): 159-165.
- TENEBAUM, S. 1915. *Fauna Koleopterologiczna wysp Balearskich*. Skład Główny w Księgarni Gebethnera i Wolffa. Warszawa. 150 pp.
- TORIBIO, J.M.M. 1985. Los Cerambycidae y Scarabaeidae de Montebatres en el término municipal de Batres (Madrid). *Boletín del Grupo Entomológico de Madrid*, **1**: 129-141.
- TORRES-SALA, J. DE 1962. *Catálogo de la colección entomológica «Torres Sala» de coleópteros y lepidópteros de todo el mundo*, vol. 1. Diputación Provincial de Valencia. Valencia. 487 pp.
- UHAGÓN, S. 1879. Coleópteros de Badajoz. Segunda parte. *Anales de la Sociedad Española de Historia Natural*, **8**: 187-216.
- VEIGA, C.M. 1982. *Los Scarabaeoidea (Col.) coprófagos de Colmenar Viejo (Madrid). Perfiles autoecológicos*. Memoria de Licenciatura. Universidad Complutense de Madrid. 195 pp.
- VEIGA, C.M. 1985. Contribución a la biología de los Scarabaeoidea coprófagos ibéricos. Estudio autoecológico de *A. (Nimbus) affinis* Panzer (Coleoptera, Aphodiidae). Actas II Congreso ibérico de Entomología, Lisboa. Suplemento nº 1 a *Boletim da Sociedade portuguesa de Entomologia*, **2**: 113-121.
- VEIGA, C.M. 1998. *Los Aphodiinae (Coleoptera, Aphodiidae) Ibéricos*. Tesis Doctoral. Universidad Complutense de Madrid. Madrid. 573 pp. + apéndices.
- VERDÚ, J.R. 1998. *Biología de los Escarabeidos coprófagos en ecosistemas iberolevantinos. Ecología y análisis biogeográfico (Coleoptera, Scarabaeoidea)*. Tesis Doctoral. Universidad de Alicante.
- VIGNA TAGLIANTI, A., P.E. AUDISIO, C. BELFIORE, M. BIONDI, M.A. SBOLOGNA, G. CARPANETO, A. DE BIASE, S. DE FELICI, E. PIATELLA, T. RACHELI, M. ZAPPAROLI & S. ZOIA 1992. Riflessioni di gruppo sui corotipi fondamentali Della fauna W-paleartica ed in particolare italiana. *Biogeographia*, **16**: 159-179.
- WHITE, E. 1960. The natural history of *A.* (Col., Scarabaeidae) in northern Pennines. *Entomologist's Monthly Magazine*, **96**: 25-30.
- WOODRUFF, R.E. 1973. *Arthropods of Florida and neighboring land areas*, vol. 8: *The Scarab beetles of Florida. (Coleoptera, Scarabaeidae)*. Part I: *The Laparosticti (Subfamilies: Scarabaeinae, Aphodiinae, Hybosorinae, Ochodaeinae, Geotrupinae, Acanthocerinae)*. Florida Department of Agriculture and Consumer Services. Florida. 220 pp.
- ZACHARIEVA, B. 1965a. Beitrag zur erforschung der coprophagen Scarabaeoidea (Coleoptera) aus den Ostrophoden. *Bulletin de l'Institut de Zoologie et Musée*, **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.
- ZAMORA-PASTOR, J. 2005. Los Escarabeidos coprófagos (Coleoptera, Scarabaeoidea) en la evaluación del estado de conservación de agrosistemas tradicionales mediterráneos. *Boletín de la Asociación española de Entomología*, **29** (3-4): 99-120.
- ZUNINO, M. 1982. Contributo alla conoscenza del popolamento di Scarabeidi coprofagi (Coleoptera, Scarabaeoidea) delle Alte Langhe piemontesi. *Bolletino del Museo di Zoologia dell'Università di Torino*, **2**: 5-28.
- ZUNINO, M. 1991. Food Relocation Behaviour: a multivalent strategy of Coleoptera. *Advances in Coleopterology*: 297-314. Asociación Europea de Coleopterología. Barcelona.
- ZUNINO, M. & E. BARBERO 1990. Food relocation and the reproductive biology of *A. fossor* (L.) (Coleoptera: Scarabaeidae: Aphodiinae). *Ethology, Ecology and Evolution*, **2** (2): 334.
- ZUNINO, M., L. CANINO & E. COLETTA 1994a. Feeling and nesting behaviour of *A. (Colobopterus) erraticus* (L.) (Coleoptera: Scarabaeidae: Aphodiinae). *Ethology, Ecology and Evolution*, **6**: 451-452.
- ZUNINO, M., L. CANINO & E. COLETTA 1994b. Food relocation and nesting behaviour in Aphodiinae Beetles: an evolutive approach. *Bollettino di Zoologi*, suppl. 1994: 34.
- ZUNINO, M. & A. MELIC (Eds.). 2007. *Escarabajos, diversidad y conservación biológica. Ensayos en homenaje a Gonzalo Halffer*. m3m – Monografías Tercer Milenio, vol.7. S.E.A. Zaragoza. 210 pp.