

¿SON LAS SUCESIONES HETEROTRÓFICAS VERDADERAS SUCESIONES?

JORGE M. LOBO

Museo Nacional de Ciencias Naturales (C.S.I.C.)

U.E.I. de Entomología

C/ José Gutiérrez Abascal, 2.

28006. Madrid. ESPAÑA.

RESUMEN. —Se han analizado las características de las sucesiones heterotróficas o microsucesiones, que tienen lugar en hábitats efímeros como los excrementos de herbívoros, comparando sus propiedades con las atribuidas a las sucesiones clásicas. La analogía entre ambos procesos es sólo aparente, debido principalmente a que el tiempo de duración microsucesional es menor que el tiempo generacional de las especies coprófilas. Como consecuencia se proponen dos hipótesis previas contrastables experimentalmente: 1) las variaciones climáticas espaciales o temporales deben de influenciar grandemente el transcurso de la microsucesión, no debiendo ser posible establecer un ordenamiento sucesional típico más allá del existente entre grupos tróficos; 2) en los grupos tróficamente homogéneos que colonizan las heces, deben de existir importantes adaptaciones tendentes a propiciar una rápida colonización del recurso, más que una segregación microsucesional, lo que podría manifestarse en que el tiempo de aparición de las especies fuera dependiente de la densidad.

SUMMARY. —«Are the heterotrophic successions real successions?»

The characteristics of the heterotrophic successions or microsuccessions in ephemeral habitats (cattle dung pats) have been analyzed, in comparison with the properties attribute to the classics successions. The analogy between both process is only apparent, mainly because the microsuccessional time is smaller that the life span of the coprophagous species. For that reason, two predictions are proposed: 1) the spatial or temporal climatic variations must influence greatly the microsuccessions, so that the order of occurrence must not possible to establish, except between trophic groups. 2) In homogeneous trophic groups

which colonize the dungs-pats must exist important adaptations, in order to produce more a fast colonization of the resource than a microsuccesional segregation. If that would be true, the mean occurrence of species has be density-dependent.

Agradecimientos: Este trabajo fue posible realizarlo gracias a los proyectos 1.530/82 de la CAYCIT y PB 870397 (Fauna Ibérica) de la DGICYT.

INTRODUCCIÓN

Los relevos faunísticos que tienen lugar a medida que un recurso efímero va disminuyendo en su calidad son denominados sucesiones heterotróficas (ver, por ejemplo, HANSKI, 1987) o microsucesiones (MARGALEF, 1977, pág. 750). Entre estos procesos, destacan los que tienen lugar en los cadáveres de vertebrados (PUTMAN, 1983 y referencias allí citadas) y en los excrementos de los grandes mamíferos (MOHR, 1943; DESIÈRE, 1974; KOSKELA Y HANSKI, 1977 o HANSKI, 1980a), participando, casi exclusivamente, algunos taxones de insectos. En ambos casos y en otros similares (BEAVER, 1977), se han constatado una serie de regularidades, probablemente originadas como consecuencia de algunas presiones selectivas propias de estos medios, íntimamente relacionadas con la rapidez del proceso.

De esta manera, aunque el número de especies decrece logarítmicamente a medida que el recurso desaparece, la proporción de predadores se incrementa con el tiempo. Existe pues, en todos los casos, un claro relevo coprófagos-necrófagos/depredadores que responde a una lógica dinámica entre los recursos y sus consumidores. También ocurre que los primeros taxones en aparecer manifiestan un mayor grado de especialización al recurso (ciclos biológicos cortos; adaptaciones anatómicas, etológicas o fisiológicas estrictas, etc), consecuencia asimismo de la propia efimeridad del recurso y la aceleración inicial del proceso degradativo.

La evidente analogía existente entre este tipo de sucesos y las sucesiones clásicas, tal y como se los entiende en Ecología, ha promovido su comparación, intentando adscribir los relevos faunísticos que se producen en los hábitats efímeros dentro de los modelos sucesionales (CONNEL Y SLATYER, 1977). Tomando en consideración los estudios llevados a cabo sobre las sucesiones heterotróficas en heces, el presente trabajo constituye, básicamente, una reflexión sobre las características de ambos procesos, planteándose una serie de hipótesis teóricas previas que podrían ser objeto de ulterior experimentación.

SUCESIÓN: CONSIDERACIONES GENERALES

El término sucesión es uno de los que más interés ha suscitado en ecología. Surgido a principios de siglo en el campo de la ecología vegetal, el concepto se afianzó entre los investigadores, a pesar de algunos inconvenientes y difi-

cultades: reconstrucción de las etapas más avanzadas mediante evidencia indirecta, falta de atención al papel de los herbívoros y a las redes tróficas en general, y desconocimiento de la influencia de los denominados animales inferiores. En la actualidad no existe acuerdo sobre los atributos del término y su definición (MILES 1987) y, en realidad, una descripción concreta podría muy bien destruir la universalidad del concepto.

Para LEWIS (1978) dos componentes conceptuales deben ser ampliamente aceptados: 1) la sucesión constituye un cambio en la abundancia relativa de las especies de una comunidad, y 2) este cambio es direccional.

Los cambios en la abundancia relativa de las especies se producen también como consecuencia de las variaciones climáticas anuales e interanuales y puede ser difícil discernir el efecto de estas fluctuaciones sobre la sucesión. Además, y como señala ODUM (1971), los cambios sucesionales pueden ser alógenos (no producidos por los seres vivos) y autógenos (debidos a la acción de éstos). Nuestro desconocimiento sobre la importancia de ambos factores a la hora de determinar la sucesión, nos hace ser todavía más cautos. Si considerásemos los cambios autógenos como los únicos de interés para la cuestión, nos encontraríamos con que el efecto de estos es imposible de apreciar por separado (LEWIS 1978). Por si fuera poco, el crecimiento en riqueza, diversidad y estabilidad atribuido a las comunidades en sucesión, así como las relaciones y la propia definición de algunos de estos parámetros, está cuestionado (ver por ejemplo: PARSONS 1987 Y ORIANI 1975).

En el caso del otro componente atribuible a la sucesión: la direccionalidad del proceso; las características de las especies implicadas y la estructuración de las biocenosis a consecuencia de la interacción entre niveles tróficos, parecen ser factores de gran importancia.

CONNEL Y SLATYER (1977) han formulado un modelo sobre la dirección que pueden tomar las sucesiones, examinadas éstas desde el punto de vista autogénico. Existen, según ellos, tres modelos fundamentales: «facilitador», «tolerante» e «inhibidor». En el modelo facilitador existen especies «pioneras» capaces de colonizar un medio determinado. Su presencia modifica dicho medio de tal manera, que favorecen la aparición de nuevas especies. Para CONNELL Y SLATYER (*op.cit.*) el modelo facilitador sería aplicable a la mayoría de las sucesiones heterotróficas (hábitats efímeros) y a las sucesiones que tienen lugar sobre sustratos no influenciados anteriormente por organismos (sucesiones primarias). Los otros dos modelos tendrían lugar en la mayoría de las sucesiones secundarias.

Otro enfoque sobre la direccionalidad del proceso sucesional lo constituyen algunas argumentaciones que afirman que, durante la colonización y sucesión de una isla defaunada, las comunidades se estructuran tendiendo hacia una organización trófica equilibrada (HEATWOLE Y LEVINS, 1972). También existen argumentaciones contrarias, para las cuales este mismo fenó-

meno se produce principalmente a causa de la influencia abiótica y las características de las especies colonizadoras, sin que las interacciones entre especies jueguen un papel primordial (SIMBERLOFF Y WILSON, 1969; SIMBERLOFF 1976). Últimamente, FRETWELL (1987) Y GLASSER (1982a) aportan datos e ideas que, indudablemente, conceden gran importancia a las relaciones entre niveles tróficos en el proceso de sucesión y estructuración de las comunidades de seres vivos. Asimismo, OKSANEN Y COL.(1981), señalan que las comunidades de cada uno de los niveles tróficos podrían estar estructuradas, bien por competencia, bien por la presión del nivel inmediatamente superior, según la productividad primaria del ecosistema o, lo que es igual, según un gradiente geográfico. De este modo, la secuencia sucesional tendría una duración proporcional a la productividad del ecosistema.

De acuerdo con PICKETT (1976), la variación continua del ambiente choca con el carácter limitado de las adaptaciones necesarias por los organismos. Así, la heterogeneidad ambiental procura diferentes presiones selectivas a las especies, estableciendo un balance entre selección y flujo génico que determina el nivel de adaptación de una población. El rango que una especie ocupa sobre ese gradiente (ya sea espacial o temporal) integra todos los aspectos de su estrategia evolutiva y, por tanto, la sucesión sería una sustitución sucesiva de diferentes estrategias evolutivas tal y como ocurre en el espacio. Es más, la propia heterogeneidad espacial puede constituir el sustrato por el cual las especies, en su dispersión, producen el gradiente sucesional (LEVIN, 1976).

El conocimiento de las adaptaciones de una especie que mejor pudieran definir su estrategia evolutiva es, en la mayoría de los casos, muy pobre. Las denominadas estrategias *K* y *r* de MACARTHUR Y WILSON (1967) son los puntos extremos de un continuo. PARSONS (1987) propone un mejor conocimiento de los organismos en relación a su hábitat, una mayor comprensión de los parámetros ecológicos que limitan la distribución de las especies. Para este autor, algunas características fenotípicas (fenotipos ecológicos) de *Drosophila* (tolerancia a ambientes físicos extremos, tiempo de desarrollo, modo de utilizar los recursos, etc) explican mejor la distribución espacial observada que las características genéticas basadas en los resultados electroforéticos. También existen propuestas para establecer las estrategias evolutivas de las especies y, por tanto la estructuración de los ecosistemas, desde un punto de vista trófico («Optimal Foraging Theory», ver por ejemplo PYKE, PULLIAM Y CHARNOV, 1977 o GLASSER, 1982 b).

Como se puede observar, la direccionalidad en las sucesiones es un fenómeno complejo y difícilmente predecible, en donde las estrategias evolutivas de las especies implicadas, la productividad y estructuración trófica del ecosistema, los procesos de dispersión y colonización, las propias características abióticas del medio y, por qué no, el azar, pueden tener enorme trascendencia. A pesar de todos estos inconvenientes, no cabe duda de que con el transcurso

del tiempo, el medio, la composición taxonómica de los seres vivos, y la estructura de las diferentes comunidades se modifican. Este fenómeno puede ser seguido por un observador mediante la estimación de una serie de cualidades externas. Esas cualidades (diversidad, razón producción/biomasa, tamaño de los organismos, heterogeneidad espacial, estabilidad, etc) puede que no cuenten para la selección natural, pero nos permiten constatar el grado de complejidad que adquiere el medio, entendido este como un todo en donde participan indudablemente los seres vivos.

EL CASO PARTICULAR DE LA MICROSUCESIÓN EN EXCREMENTOS

Los estudios realizados acerca de la microsucesión en heces fueron relativamente abundantes desde comienzos de siglo (HAFEZ, 1939, HAMMER, 1942 y MOHR, 1943, entre otros). A partir de los años setenta, el número de publicaciones referidas a la microsucesión en excrementos se incrementa notablemente. DESIÈRE (1974) distingue una serie de «oleadas de invasión» limitadas temporalmente, oleadas que se modifican en el espacio y en el tiempo, pero que mantienen su constancia respecto a los grupos sistemáticos que las componen. En esta y otras investigaciones (FINNÉ y DESIÈRE, 1971; THOMÉ Y DESIÈRE, 1975; NAKAMURA, 1975; OLECHOWICZ, 1974; KESSLER Y BALSBAUGH, 1972; VALIELA, 1974; KOSKELA, 1972, etc.) se analiza la microsucesión para algunos de los grupos taxonómicos implicados y se constata que, cuando se trata con la totalidad de la fauna coprófila, existen diferentes tiempos de colonización y permanencia. En primer lugar aparecen las especies coprófagas, después las predatoras y, por último, aquellos grupos propios de la edafofauna, que terminan por invadir el excremento a medida que este se homogeneiza con el exterior.

Todos estos trabajos, excepto quizá los de MOHR (1943) y DESIÈRE (1974), enumeran desde una perspectiva más sistemática que ecológica, los grupos taxonómicos que aparecen a medida que se produce la desecación del excremento. Se constata el relevo faunístico sin proponer posibles explicaciones al fenómeno, desde una óptica acorde con las teorías ecológicas generales.

Los estudios que más han contribuido al conocimiento de la microsucesión han sido realizados durante los últimos trece años en Europa del Norte. Tres trabajos primordiales, realizados en Finlandia e Inglaterra, HANSKI Y KOSKELA, 1977; KOSKELA Y HANSKI, 1977 Y HANSKI, 1980a) abordan este tema directamente teniendo en cuenta a todo el conjunto de los coleópteros coprófilos. Un cuartó trabajo realizado en Dinamarca (HOLTER, 1982), estudia la coexistencia y el reparto de recursos en el género de Escarabeidos predominante en esas latitudes (*Aphodius*), investigando la dimensión sucesional entre otras. Además, otras investigaciones inciden en el conocimiento de las activi-

dades de vuelo (KOSKELA, 1979), las tasas de inmigración y emigración (HANSKI, 1980b) y la incidencia de dichas tasas en la distribución espacial (HANSKI, 1980c). Un tratamiento general de las principales conclusiones de estos trabajos se encuentra en HANSKI (1987).

Todas estas investigaciones aportan nuevas consideraciones al tema y, sobre todo, inciden más hondamente en el tratamiento de algunas de las regularidades observadas, utilizando diversos índices y formulaciones que permiten una cuantificación y comparación de los datos. Además, se especula sobre el origen y sentido biológico de dichas regularidades. Con estos estudios se verifica la segregación microsucesional entre diferentes taxones de coleópteros, atendiendo primordialmente a la posición que ocupa cada grupo faunístico dentro de la cadena trófica. La tasa de cambio microsucesional decrece con el transcurso del tiempo y las especies coprófagas no manifiestan una segregación evidente en esta dimensión temporal. Para algunos grupos concretos, el tamaño, la fenología, el macrohábitat, el sexo o el estado fisiológico de las hembras, condicionan los tiempos de aparición y permanencia, aunque los datos necesitan una mayor confirmación.

Parece pues que la elección de un recurso como éste, a medida que decrece en calidad, es una cuestión en la que pueden influir numerosos factores, algunos de ellos constatados y otros no tenidos en cuenta hasta ahora (abundancia de las poblaciones, grado de agregación de los excrementos, escasez de los mismos, etc.). En fin, la segregación microsucesional es clara entre grupos tróficos pero confusa dentro de ellos.

DISCUSIÓN Y CONCLUSIONES

Como se mencionó, la sucesión consiste en cambios que se superponen a fluctuaciones y ritmos más breves, en ocasiones de carácter cíclico, producidos por las variaciones climáticas diarias, anuales o interanuales, siendo difícil valorar la influencia que sobre la sucesión ejercen estos fenómenos de periodicidad climática. En aquellos casos en los que la sucesión abarca un período de tiempo que rebasa ampliamente la duración de estos ciclos, no cabe duda que la importancia de estas variaciones periódicas es escasa. Pero si el tiempo requerido para completar la sucesión es menor que la duración de estos ciclos, la influencia de los factores ambientales ha de ser elevada. Por ello se plantea la hipótesis previa según la cual, las variaciones climáticas espaciales o temporales deben de ejercer una profunda influencia en el transcurso de la microsucesión, no debiendo ser posible establecer un ordenamiento sucesional típico más allá del constatado entre grupos tróficos.

Por otro lado, la sucesión procura el marco general sobre el cual evolucionan las especies (MARGALEF 1977, págs. 890-891). La microsucesión, en

cambio, no incrementa en complejidad el medio y se repite continuamente. Nunca configura el medio. En el primer caso las especies pueden llegar a tener un importante papel en la conformación del medio ambiente, en el segundo caso las características ambientales resultan determinantes y las especies han de tener, en la variación del recurso, una posibilidad más de segregarse según sus adaptaciones.

Podría establecerse una similitud entre estas microsucesiones y las sucesiones que tienen lugar en medios inestables, en donde siempre existen parcelas que inician las primeras etapas de la sucesión. Ambientes heterogéneos en donde un recurso efímero es, sin embargo, seguro debido a la propia heterogeneidad espacial (LEVIN, 1976). En realidad, probablemente todos los ecosistemas poseen algún grado de heterogeneidad y existen en ellos parcelas que inician las primeras etapas sucesionales, sin necesidad de invocar grandes desplazamientos del rango geográfico de las especies, ni la aparición de nuevas presiones selectivas. En ambos casos la selección natural ha de tender a maximizar aquellas estrategias que favorecen una mayor capacidad reproductora o dispersiva. Sin embargo, la analogía pierde su sentido cuando se compara la escala del tiempo sucesional con la escala del tiempo generacional. En las microsucesiones, el tiempo de cada generación es habitualmente varias veces superior al tiempo durante el cual el recurso permanece explotable. En las sucesiones, el tiempo generacional es siempre mucho menor que el tiempo sucesional y los seres vivos tienen a su disposición unos recursos que cambian más lentamente, y a los cuales pueden adaptarse evolutivamente. Existe, en este caso, la posibilidad de que la selección natural favorezca unas características determinadas de las especies, según las diferentes condiciones ambientales de las etapas sucesionales. Por el contrario, la selección natural en los hábitats efímeros ha de tender a favorecer, más un rápido acceso al recurso que unas adaptaciones a los diferentes estados del mismo según éste se modifica. Se trata de una utilización de los recursos en «grano fino» (sucesión) o en «grano grueso» (microsucesión) tal y como ocurre en el espacio (LEVINS, 1968).

Por ello se plantea una segunda hipótesis previa según la cual, en los grupos tróficamente homogéneos que colonizan las heces de los grandes herbívoros, deben de existir importantes adaptaciones fisiológicas, anatómicas y comportamentales tendentes a propiciar más una rápida colonización del recurso que una segregación microsucesional. La presión selectiva tendente a promover una rápida colonización del recurso, debería manifestarse asimismo en una respuesta densidad-dependiente hacia la rapidez de colonización: las especies aparecerían en las heces en un momento microsucesional u otro dependiendo del tamaño de sus poblaciones, no existiendo tiempos de aparición diferentes ni ordenamiento microsucesional estricto entre ellas.

Naturalmente, una modificación en el espectro trófico puede provocar una modificación en la posición microsucesional de una especie y sería interesante tener en cuenta los hábitos alimenticios larvarios. Por ejemplo, en los Escarabeidos (el grupo principal de coleópteros coprófagos), algunas especies parecen manifestar una cierta segregación microsucesional (HANSKI Y KOSKELA, 1977; HANSKI, 1980a y HOLTER, 1982) prolongando su permanencia en la heces. Sin embargo, no se ha tenido en cuenta que la alimentación de las fases larvianas de estas especies puede realizarse sobre excrementos secos ya que, al contrario que los adultos, poseen la capacidad de ingerir, no sólo fluidos, sino partículas sólidas (LANDIN, 1961, GOIDANICH Y MALAN, 1962).

Existen algunas evidencias en la literatura que parecen avalar este supuesto para los Escarabeidos coprófagos. HEINRICH Y BARTHOLOMEW (1980) ó BARTHOLOMEW Y HEINRICH (1978), han comprobado que existen mecanismos fisiológicos asociados al vuelo en los Escarabeidos, y por tanto a la capacidad de colonización, encaminados a procurar un rápido acercamiento al recurso excremento. La presión selectiva por llegar pronto hasta él produce, en los escarabajos de mayor tamaño, mecanismos fisiológicos tendentes a procurar altas temperaturas corporales que facilitan el inicio del vuelo. Por ello, la maquinaria metabólica ha debido seleccionarse al objeto de adaptar su funcionamiento a altas temperaturas. Por otra parte, HALFFTER Y EDMONDS (1982) constatan las excepcionales características anatómicas, fisiológicas y comportamentales de los Scarabaeidae, que han surgido como consecuencia de la especialización ante un recurso efímero al que es necesario llegar pronto. Existe en esta familia toda una variedad de comportamientos tendentes a preservar la fuente alimentaria, tanto para el adulto como para la larva; apareciendo toda una gradación de adaptaciones, que culminan en algunas tan notables como la reducción ovárica, la cooperación sexual o el comportamiento subsocial.

Al igual que puede aceptarse que un área deforestada ha de sufrir un proceso sucesional que tienda al establecimiento de una comunidad en equilibrio, debe de aceptarse que un área sin fauna coprófila debe de tender progresivamente al establecimiento de una comunidad más estable y equilibrada. En este caso, el proceso sucesional abarca al conjunto de la comunidad coprófila y no a la que aparece en el proceso degradativo de cada excremento concreto. Naturalmente, los procesos sucesionales también pueden implicar a los seres vivos circunscritos a estas microsucesiones. En este caso, estaríamos tratando con otro tipo de presiones selectivas y adaptaciones relacionadas, por ejemplo: con la aparición de diferentes rangos térmicos, cambios en los tipos de excremento, nuevas áreas de pastoreo, etc., siendo necesario considerar en los relevos sucesionales a toda la comunidad coprófila que habita los excrementos.

BIBLIOGRAFÍA

- BARTHOLOMEW, G. A. y B. HEINRICH. (1978). Endothermy in african dung beetles during flight, ball making, and ball rolling. *J. exp. Biol.* 73: 65-83.
- BEAVER, R. A. (1977). Non-equilibrium 'island' communities: Diptera breeding in dead snails. *J. Anim. Ecol.* 46: 783-798.
- CONNELL, J. H. y R. O. SLATYER. (1977). Mechanisms of succession in natural communities and their role in community stability and organization. *Amer. Natur.* 111: 1119-1144.
- DESIÈRE, M. (1974). *Écologie des coléoptères coprophiles en prairies pâturées et en forêt*. Tesis doctoral en Ciencias. Lieja. Facultad de Ciencias (inérita). 235 págs.
- FINNÉ, D. y DESIÈRE, M. (1971). Étude synécologique des bouses de Bovides. I. Évolution estivale de la biomasse des Coléoptères en fonction du vieillissement des bouses. *Rev. Ecol. Biol. Sol*, 8(3): 409-417.
- FRETWELL, S. D. (1987). Food chain dynamics: the central theory of ecology?. *Oikos*, 50: 291-301.
- GLASSER, J. W. (1982a). On the causes of temporal change in communities: modification on the biotic environment. *Amer. Nat.* 119 (3): 375-390.
- GLASSER, J. W. (1982b). A theory of trophic strategies: the evolution of facultative specialist. *Amer. Nat.* 119 (2): 250-261.
- GOIDANICH, A. y C. E. MALAN (1962). Sulla fonte di alimentazione e sulla microflora aerobica del nido pedotrofico e dell'apparato digerente delle larve di scarabei coprofagi (Coleoptera, Scarabaeidae) *Atti. Accad. Sci. Torino*, 96: 575-628.
- HAFEZ, M. (1939). Some ecological observations on the insect fauna of dung. *Bull. Soc. Fouad Entomol.* 23: 241-387.
- HALFFTER, G. y W. D. EDMONDS. (1982). *The nesting behaviour of dung beetles (Scarabaeinae): an ecological and evolutive approach*. Instituto de Ecología, México. 177 págs.
- HAMMER, O. (1941). Biological and ecological investigations of flies associated with pasturing cattle and their excrement. *Vidensk. Medd. Naturhist. Foren. Kovenhavn.* 105: 141-393.
- HANSKI, I. (1980a). Patterns of beetle succession in droppings. *Ann. Zool. Fenn.* 17: 17-26.
- HANSKI, I. (1980b). Migration to and from cow droppings by coprophagous beetles. *Ann. Zool. Fenn.* 17: 11-16.
- HANSKI, I. (1980c). Spatial patterns and movements in coprophagous beetles. *Oikos*, 34: 311-321.
- HANSKI, I. (1987). Colonization of ephemeral habitats. págs. 155-185. En *Colonization, Succession and Stability*. A. J. GRAY, M. J. CRAWLEY y P. J. EDWARDS (edit.). Blackwell Scientific Publications. Oxford.
- HANSKI, I. y KOSKELA, H. (1977). Niche relations among dung-inhabiting beetles. *Oecologia (Berlin)*, 28 : 203-231.

- HEATWOLE, H. y R. LEVINS. (1972). Trophic structure stability and faunal change during recolonization. *Ecology*, 53: 531-534.
- HEINRICH, B. y G. A. BARTHOLOMEW. (1980). La ecología del escarabajo estercolero africano. *Inv. Ciencia*, 40: 70-78.
- HOLTER, P. (1982). Resource utilization and local coexistence in a guild of scarabaeid dung beetles (*Aphodius spp.*). *Oikos*, 39: 213 -227 .
- KESSLER, H. y BALBSBAUGH, E. U. (1972). Succession of adult Coleoptera in bovine manure in East Central South Dakota. *Ann. Entomol. Soc. Amer.* 65: 1333 - 1336.
- KOSKELA, H. (1972). Habitat selection of dung-inhabiting Staphylinids (Coleoptera) in relation to age of the dung. *Ann. Zool. Fennici*, 9: 156 -171.
- KOSKELA, H. (1979). Patterns of diel flight activity in dung-inhabiting beetles: An ecological analysis. *Oikos*, 33: 419-439 .
- KOSKELA, H. y HANSKI, I. (1977). Structure and succession in an beetle community inhabiting cow dung. *Ann. Zool. Fennici*, 14: 204-223 .
- LANDIN, B. O. (1961). Ecological studies of dung beetles. *Opuscula Entomol. Suppl.* 19: 1-228.
- LEVIN, S. A. (1976). Population dynamic models in heterogeneous environments. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 7: 287-310.
- LEVINS, R. (1968). *Evolution in changing environments*. Princenton Univ. Press. Princenton . 120 págs .
- LEWIS, W. M. Jr. (1978). Analysis of succession in a tropical phytoplankton community and a new measure of succession rate. *Amer. Natur.* 112: 401-414.
- MACARTHUR, R. H. y E. O. WILSON. (1967). *The theory of island biogeography*. Princenton Univ. Press, Princeton, N. J. 203 págs.
- MARGALEF, R. (1977). *Ecología*. Editorial Omega, Barcelona. 951 págs.
- MILES, J. (1987). Vegetation succession: past and present perceptions. En *Colonization, Succession and Stability*. A.J GRAY, M.J. CRAWLEY & P.J. EDWARDS (edit.). 1-29.
- MOHR, C. O. (1943). Cattle droppings as ecological units. *Ecol. Monogr.* 13: 275-309.
- NAKAMURA, Y. (1975). Decomposition of organic materials and soil fauna in pasture. 3. Disappearance of cow dung and the associated soil macrofaunal succession. *Pedobiologia*, 15: 210-221.
- ODUM, E. P. (1971). *Fundamentals of ecology*. 3a. ed. Saunders, Phyladelphia. 574 págs.
- OKSANEN, L., S. D. FRETWELL, J. ARRUDA y P. NIEMELA. (1981). Exploitation ecosystems in gradients of primary productivity. *Amer. Nat.* 118 (2): 240-261.
- OLECHOWICZ, E. (1974). Analysis of a sheep pasture ecosystem in the Pieniny mountains (the Carpathians). X. Sheep dung and the fauna colonizing it. *Ekol. Polska*, 22: 589-616.
- ORIAN, G. H. (1975). Diversidad, estabilidad y madurez en los ecosistemas naturales. En *Conceptos unificadores en ecología*. Editorial Blume, Barcelona. 174-189.

- PARSONS, P. A. (1987). Features of colonizing animals: phenotypes and genotypes. En *Colonization, Succession and Stability*. A.J. GRAY, M.J. CRAWLEY & P.J. EDWARDS (edit.). 133-154.
- PICKETT, S. T. A. (1976). Succession: an evolutionary interpretation. *Amer. Natur.* 110: 107-119.
- PIKE, G. H., PULLIAM, H.R. y E.L. CHARNOV. (1977). Optimal Foraging: a selective review of theory and tests. *Quart. Rev. Biol.* 52 (2): 137-154.
- PUTMAN, R. J. (1983). *Carrion and Dung. The decomposition of animal wastes*. Edward Arnold (edit.). Londres. 62 págs.
- SIMBERLOFF, D. (1976). Trophic structure determination and equilibrium in an arthropod community. *Ecology*, 57: 395-398.
- SIMBERLOFF, D. S. y E. O. WILSON. (1969). Experimental zoogeography of islands: The colonization of empty islands. *Ecology*, 50: 278-296 .
- THOMÉ, J. P. y DESIÈRE, M. (1975). Évolution de la densité numérique des populations de Collemboles dans excréments de Bovidés et d'Équides. *Rev. Ecol. Biol. Sol*, 12 (3): 627-641.
- VALIELA, I. (1974) . Composition, food webs and population limitation in dung arthropod communities during invasion and succession. *Amer. Midl. Natur.* 92: 370-385.