

Algunos datos y observaciones sobre la influencia del origen del excremento en la estructura de las comunidades de *Scarabaeoidea* (Col.) coprofagos.

J. Miguel Lobo

Dep. Zoología y Fisiología Animal
Universidad Autónoma. Cantoblanco, Madrid

RESUMEN

Se analizan las posibles preferencias de excremento (vacuno y equino) en los coleópteros coprofagos (Scarabaeidae) y se estudia la estructura de la comunidad. Restricciones de índole climática, podrían ser la causa de estas preferencias y quizás de las apariciones estacionales y altitudinales. También podrían generarse estas preferencias debido a propiedades mecánicas del excremento y a los movimientos del ganado.

ABSTRACT

The possible preferences of dung (cow and horse) was described in the coprophages beetles. Community structure was studied. Climatic limitations, would be generate these preferences and perhaps verticals and seasonals accurrences. Mechanis proprieties of dung and cattle movements would be generate these preferences too.

INTRODUCCION.

El estudio de las comunidades coprófilas es una materia que en la actualidad es objeto de numerosas investigaciones, bien por su implicación agrícola, médica y veterinaria (GILLARD, P. 1967), bien por las posibilidades experimentales que el "microecosistema" excremento ofrece al biólogo, debido a su asequibilidad.

Hábitat, alimento y tiempo son para SCHOENER (1974), por este orden, las tres más decisivas dimensiones del nicho de las especies. En animales poiquiloterms, sin embargo, la estacionalidad tiene sin duda una mayor influencia. Diversos autores han intentado evaluar el papel de los factores bióticos y abióticos en la caracterización de las comunidades coprófilas (HANSKI, 1977; 1979 y 1980; LUMARET, 1978 y HOLTER, 1982), estos estudios y otros (GOLJAN, 1953; LANDIN, 1961 y PECK & FORSYTH, 1982) no permiten establecer que el origen del excremento sea un factor primordial para explicar, ni la estructura de la comunidad coprófila, ni la presencia o ausencia de un escarabajo dado. Tanto alimentación como tipo de hábitat están tan estrechamente relacionados que, ni uno ni otro pueden ser determinantes (HALFFTER & MATTHEWS, 1966).

El presente trabajo intenta aportar algunos datos y especulaciones sobre las preferencias tróficas hacia el excremento vacuno o equino, por parte de algunas especies de escarabidos; la posible influencia de estos dos tipos de heces en la caracterización de las comunidades coprófagas y su interacción con otras variables, como altitud y estacionalidad, que traen como consecuencia variaciones de índole climática.

MATERIAL Y METODOS.

Los datos del presente estudio fueron recogidos durante el periodo comprendido entre Octubre de 1979 y Octubre de 1980, mediante 22 muestreos repartidos en el tiempo. Manualmente, se examinaron 285 excrementos de origen vacuno y equino sobre una superficie de 25 Km², situada en el término municipal de "El Barraco" (Avila). En dicho territorio hemos elegido, para cada uno de los muestreos, dos zonas: una "alta" entre los 1300m y 1550m, dominada por piornos y céspedes; y otra "baja" comprendida entre los 900m y 1050m, dominada por encinas en régimen de dehesa.

El clima de la comarca es Mediterraneo Templado (ELIAS CASTILLO & RUIZ BELTRAN, 1977), aglutinandose las muestras examinadas en cada uno de los periodos climáticos característicos. La Tabla 1 sumaria los datos recopilados. El total de ejemplares capturados fué de 4058, repartidos en 52 especies.

Cuando quisimos averiguar la influencia de cada factor (tipo de excremento y zona altitudinal) por separado, a consecuencia de que solo uno de ellos ofrecía duda sobre su influencia, se ha comprobado la significación de las diferencias entre me

dias calculando la desviación normal estándar (P 0.05). Si suponíamos que más de un factor influenciaba nuestra variable y queríamos averiguar además, la posible interacción entre factores, entonces usamos el análisis de la varianza (P 0.05) (SOKAL & ROHLF, 1969).

RESULTADOS.

La Figura 1 representa la oscilación del número de especies y ejemplares capturados a lo largo del año en cada tipo de excremento, para cada una de las zonas altitudinales. En ambos excrementos, la primavera aparece como la época de máxima riqueza, seguida del otoño y el verano; sin embargo, la altitud parece influir negativamente en la riqueza faunística y el excremento de origen equino parece soportar poblaciones más abundantes durante la primavera, en ambas zonas. Efectivamente, durante este periodo, algunas especies tales como *Aphodius bonvouloiri* HAROLD y *Aphodius sphacelatus* (PANZ.) en la zona de mayor altitud y *Onthophagus taurus* (SCHREBER), *Caccobius schreberi* (LINN.) y *Onthophagus furcatus* (FABRICIUS) en la zona baja, se recolectaron más abundantemente en excremento equino.

Se observa además, que el excremento equino posee especies abundantes también durante el otoño y el verano, pero en la zona de menor altitud. *Aphodius contaminatus* (HERBST) y sobretodo *Aphodius affinis* PANZ., especies de fenología estrictamente otoñal muy parecidas morfológicamente, colonizan los excrementos de esta época en una gran densidad (véase VEIGA, 1982). En todas estas especies y en el caso de *Onthophagus furcatus* (FAB.) durante el estío, su aparición agregada y abundante puede producir, aunque no existan preferencias tróficas, una captura ocasional y numerosa en el excremento equino, disparándose el cómputo total de individuos capturados en este. Sin embargo, más adelante examinaremos el caso de *Aphodius contaminatus* (HERBST), ya que esta especie sí ha mostrado una preferencia significativa a habitar el excremento de origen equino.

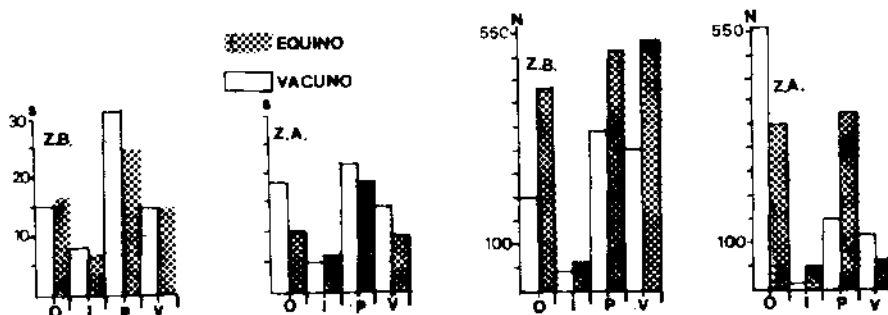


Figura 1.- Oscilación del número de especies (S) e individuos capturados (N), para cada uno de los tipos de excrementos, épocas climáticas (O.-Otoño, I.-Invierno, P.-Primavera, V.-Verano.) y zonas altitudinales (Z.B.-Zona baja, Z.A.-Zona alta).

La Figura 2 muestra la variación del número de especies e individuos a lo largo del tiempo, según las zonas de altitud y excrementos considerados, de los dos géneros con mayor implantación en las taxocenosis de escarabeidos coprófagos que habitan nuestra península: Aphodius y Onthophagus. Ambos difieren primordialmente en su forma de usar el excremento, tanto trófica como reproductivamente. Los primeros explotan el excremento "in situ" y las larvas han de crecer en este microambiente, expuestas a las condiciones ambientales. Los Onthophagus, como la mayoría de los Scarabaeinae, entierran su alimento a diferentes profundidades bajo el excremento, tanto para el consumo larvario como imaginal; no dependiendo tan fuertemente de las cambiantes condiciones ambientales (HALFFTER & MATTHEWS, 1966).

En términos generales, la zona de altitud superior posee mayores poblaciones de Aphodius, estando los Onthophagus relegados a algunas determinadas especies que nunca aparecen en gran número. Los gráficos son muy parecidos cuando se comparan excrementos, sin embargo la altitud parece ser un factor bastante más influyente. El verano y el invierno son las épocas que menor riqueza faunística poseen en ambos géneros, pero los Onthophagus declinan menos su número de especies durante el estío y algunas especies como Onthophagus furcatus (FABR.) y Onthophagus taurus (SCHREBER) aparecen en gran número en la zona de menor altitud. Otro tanto ocurre con los Aphodius durante el otoño, gracias sobretodo a la aparición de A.affinis (PANZ.) y A.contaminatus (HERBST).

Durante el verano, los excrementos situados en cada una de las zonas altitudinales poseen comunidades de escarabeidos coprófagos diferentes. La zona alta, una serie de especies de Aphodius que, aunque nunca son numerosas, dominan en abundancia y presencia el excremento, sobretodo el vacuno. Se trata de especies como A.scrutator (HERBST), A.haemorrhoidalis (LINN.) y A.bonvouloiri HAROLD. En la zona inferior más seca y en el excremento equino, de menor contenido hídrico y mayor coeficiente de evaporación (LANDIN, 1961), apenas aparecen 4 ejemplares de Aphodius.

Los Aphodius parece que poseen un máximo acusado en el número de especies durante la primavera y en el excremento de vaca, sea cual sea la zona examinada. En cambio, en el excremento equino de esta misma época, la aparición de Aphodius sphacelatus (PAN) en abundancia produce un máximo en el número de individuos.

Los análisis estadísticos efectuados y la aparición única de algunas especies en solo uno de los dos tipos de excremento, a portan unos resultados que permiten suponer preferencia trófica en total de 12 especies (MIGUEL LOBO, 1982).

Euonthophagus amyntas (OLIVIER) es la única especie perteneciente a la familia Scarabaeinae que parece poseer preferencia por uno de los dos tipos de excremento. PAULIAN (1959) y MARTIN PIERA (1982) apuntan también la tendencia de esta especie por el excremento equino. Euritópica, parece preferir condiciones

de aridez y sequedad (LUMARET, 1978).

Las tres grandes especies del género Geotrupes aparecidas en este estudio, muestran preferencia por el excremento de origen equino. PAULIAN (1959) señaló ya esta preferencia para G.mutator MARSHAM y G.stercorarius (LINN.). Otras dos especies aparecen preferentemente en este tipo de excremento, son Aphodius sphacelatus (PANZ.) y Aphodius contaminatus (HERBST), tercera y cuarta especies en el orden total de abundancia del total de ejemplares capturados (368 y 257, respectivamente). Su posible predilección a influenciado grandemente los valores del número de individuos capturados, en uno u otro excremento, durante el otoño y la primavera. LANDIN (1961) considera a A.sphacelatus polífaga y DESIERE (1974) junto a DESIERE & THOMÉ (1977), dicen que es más propia del excremento equino. A.contaminatus es una especie orófila bajo clima Mediterráneo (LUMARET, 1978). El valor significativo de la interacción en el análisis de la varianza, parece indicar que la altitud a la que esta especie puede encontrarse, está influenciada por el origen del excremento. Durante su periodo de aparición, el otoño, apenas posee predilección trófica en la zona superior, pero si la manifiesta en la inferior. JANSSENS (1960) ya la consideró de hez de equino.

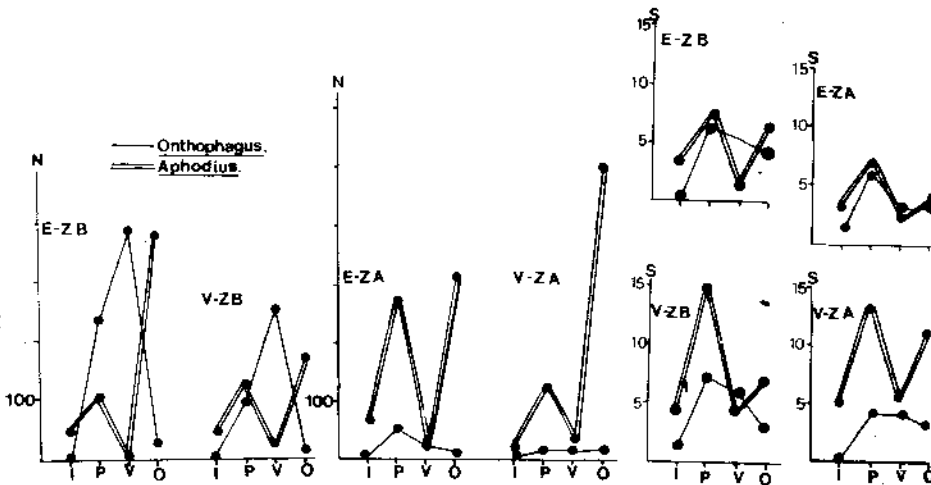


Figura 2.- Oscilación del número de especies (S) e individuos (N), en cada una de las épocas climáticas (O.-Otoño, I.-invierno, P.-Primavera y V.-Verano), para cada tipo de excremento y zona altitudinal (E.-Z.A., Equino en zona alta; E.-Z.B., Equino en zona baja; V.-Z.A., Vacuno en zona alta; V.-Z.B., Vacuno en zona baja).

Todas las especies que aparecen ligadas al excremento vacuno son Aphodius. A.scrutator (HERBST), A.haemorrhoidalis (LINN.) y A.fossor (LINN.) son estivales y submontanas o montanas. invernan en cualquier estadio de su desarrollo, aunque la norma sea hacerlo en estado larvario bajo excrementos ya secos. Excepto A.haemorrhoidalis, existen datos en la literatura sobre la preferencia trófica de estas especies (PAULIAN, 1959; CARPANETO, 1975).

	Ex. Vacuno.					Ex. Equino.												
	S	N	E.m/E.h.	A	P	S	N	E.m/E.h.	A	P								
OTOÑO	Zona Baja	15	200	47/18	A.A. 59.5%	A.A. 21.3%	16	431	8/6	A.A. 47.7%	A.A. 62.5%	A.C. 50.3%	G.S. 50.0%					
	Zona Alta	19	547	26/13	A.A. 58.0%	A.A. 34.6%	10	348	17/11	A.A. 70.4%	A.A. 41.2%	A.C. 21.0%	A.C. 35.3%					
INVIERNO	Zona Baja	8	45	34/15	A.S. 42.2%	A.F. 26.7%	7	55	20/12	A.S. 69.1%	A.S. 30.0%	C.H. 25.0%						
	Zona Alta	5	16	11/6	A.Co. 37.5%	A.S. 36.7%	5	70	22/9	A.S. 81.1%	A.S. 31.8%							
PRIMAVERA	Zona Baja	31	338	15/15	C.Sh. 17.8%	A.F. 66.7%	25	522	19/14	O.T. 17.8%	O.T. 42.1%	C.Sh. 18.0%	O.V. 42.1%	C.L. 42.1%	A.Scy. 36.8%	O.S. 36.8%		
	Zona Alta	21	151	16/13	A.F. 58.9%	A.F. 50.0%	19	378	17/14	A.B. 50.0%	O.S. 47.1%	A.S. 24.9%	G.H. 41.2%	A.S. 35.3%	O.L. 35.3%	O.Fr. 35.3%		
VERANO	Zona Baja	15	301	9/9	O.F. 47.8%	O.T. 88.9%	15	525	8/8	C.F. 63.4%	O.F. 87.5%	E.A. 16.0%	E.A. 75.0%	Ch.H. 75.0%	C.V. 62.5%	C.T. 37.5%	E.F. 37.5%	O.S. 37.5%
	Zona Alta	14	78	10/9	A.Sc. 20.5%	A.H. 40.0%	8	53	5/5	A.B. 34.0%	A.B. 33.3%	E.A. 24.5%	O.S. 33.3%	O.V. 15.1%	O.V. 33.3%			
TOTAL		49	1676	168/98			43	2362	117/79									

Tabla 1.- Número total de excrementos muestreados (E.m.) y número total de los que se encontraban habitados por alguna especie (E.h.). Número de especies (S), número de ejemplares (N) y especies abundantes (A) y presentes (P), para cada una de las épocas, tipos de excremento y zonas altitudinales examinadas. Se han tomado como abundantes aquellas especies que poseían más de un 15% del total de ejemplares y como presentes aquellas que se encontraban en al menos un 20% de los excrementos. A.A.-*Aphodius affinis*, A.C.-*A. contaminatus*, A.S.-*A. sphaelatus*, A.F.-*A. fimetarius*, A.Co.-*A. constans*, A.Sc.-*A. scrutator*, A.B.-*A. bonyouloiri*, A.H.-*A. haemorrhoidalis*, A.Scy.-*A. scybalarius*, B.B.-*Bubas bubalus*, C.Sh.-*Caccobius scheberi*, E.A.-*Euonthophagus amyntas*, C.L.-*Copris lunaris*, E.F.-*Euponicellus fulvus*, Ch.H.-*Chironitis hungaricus*, C.H.-*Ceratophyus hoffmannseggii*, O.S.-*Onthophagus similis*, O.V.-*O. vacca*, O.F.-*O. furcatus*, O.T.-*O. taurus*, O.L.-*O. lemuri*, O.Fr.-*O. fracticornis*, G.S.-*Geotrupes stercorarius*, G.M.-*Geotrupes mutator*.

y DESIERE & THOME, 1977). A. conjugatus (PANZ.) es también una especie estenotrófica y montana (CARPANETO, 1975) sobretodo abundante en excremento de bóvido (DELLACASA, 1983), pero cuya fenología es otoño-invernal. A. fimetarius (LINN.), en cambio, es euritópica y eurífaga, muy común y con dos generaciones al año. Según los datos aportados por LANDIN (1961), en condiciones calurosas su número, tanto de imagos como de larvas, es superior en el excremento vacuno. Para nosotros, esta especie es predominante en el excremento vacuno durante su periodo de máxima captura (Junio), sobretodo en la zona alta. A. constans es una especie invernal que ya para JANSSENS (1960) y THEROND & BIGOT (1971) era propia de excremento de bóvido.

DISCUSION Y CONCLUSIONES.

De los anteriores resultados parece desprenderse una cierta tendencia a elegir el excremento, según las condiciones climáticas que imperen y el comportamiento de las especies en cuestión. Otros estudios han comparado la fauna coprófila existente en excrementos de origen vacuno y equino (DESIERE & THOME, 1977 y SCHOENLY, 1983), pero la restricción temporal de su estudio o la escasez de capturas de coleópteros, no permiten comparaciones.

La captura de Aphodius estivales orófilos, sobretodo en excremento vacuno, podría explicarse por su mayor contenido hídrico y menor tasa de evaporación, debido a la formación de una capa exterior protectora (LANDIN, 1961). GORDON (1983) apunta la posibilidad de que sea el tipo de excremento el que restringe a los Aphodius a ciertos hábitats; especies de herbívoros y omnívoros forestales producirían excrementos menos susceptibles de evaporación, en la umbría del bosque y por tanto más atractivos para los coleópteros coprófagos.

La influencia de factores climáticos en la estructura de las comunidades coprófagas, ha sido señalada por diversos autores. Para LUMARET (1978) temperatura y humedad son primordiales para explicar la distribución de estas especies; HANSKI (1980) observa que las condiciones climáticas hacen variar la fenología y la elección de macrohábitat; MARTIN PIERA (1984) hace incapie en la mayor contribución de los elementos eurosiberianos, dentro de los Orthophagini ibéricos, a medida que se incrementa la altura y se acerca el estío; de forma que las especies se acomodan en el espacio y en el tiempo según sus óptimos climáticos (MIGUEL LOBO, 1982).

LANDIN (1961) encontró experimentalmente, diferentes amplitudes térmicas e hídricas óptimas, para los Aphodiinae. Desgraciadamente no existen estudios equivalentes dentro de los Scara-baeinae. Este autor señaló también, que la lección del excremento podría estar influenciada por el hábitat; y GORDON (1983) observa que existen más especies estenotróficas hacia el excremento de ciervo en el este de E.E.U.U. que en el oeste más seco.

Así pues, factores abióticos de orden micro y macroclimático parecen influir fuertemente en la elección que estas especies realizan de sus diferentes recursos. Posibles preferencias y restricciones climáticas, serían causa principal de la distribución y condicionarian, no solo la aparición temporal y espacial, sino la elección de hábitat y excremento.

Las invasiones anteriores de algunas especies y los consiguientes desplazamientos de otras, hacia nichos tróficos o de hábitat más estrechos (MARTIN PIERA, 1982), serían de esta manera causas que podrían explicar la distribución actual de algunas especies, pero que actuarían conforme a los condicionantes climáticos.

La segregación entre los grandes grupos de coprófagos es explicada, en parte, mediante modelos comportamentales en Scarabaeinae (HALFFTER & MATTHEWS, 1966 y 1982); el ambiente físico y/o pasadas interacciones competitivas (HANSKI, 1980) serían la causa de la adaptación a diferentes condiciones ambientales y de las segregaciones de todo tipo observadas entre coleópteros coprófagos.

Los Aphodiinae son característicos de las comunidades coprófagas norteamericanas y los Scarabaeinae de las tropicales (véase HANSKI, 1980 y CAMBEFORT, 1982; por ejemplo). Acaso su adaptación climática según el origen biogeográfico, explique la estructura de las comunidades coprófagas en nuestra península y así exista un "relevo faunístico" del tipo: Aphodiinae/"condiciones frías y húmedas"-Scarabaeinae/"condiciones cálidas y secas", que actuaría a grandes rasgos condicionando, incluso, las preferencias tróficas, dentro del marco de un modelo laxo.

Esta "memoria" biogeográfica puede que se manifieste de otras formas. FINCHER, STEWART & DAVIS (1970) observan, que excrementos de animales con parecida dieta muestran una atracción diferencial y sospechan que exista una adaptación de estos coleópteros, al olor emitido por los excrementos más abundantes dentro de un área geográfica dada. CRAGG (1956) comenta que, tal vez, la especialización en dípteros carroñeros se deba a la variación del comportamiento olfativo según región, calidad y cantidad del recurso. De esta forma, introducciones de herbívoros foráneos traerían como consecuencia la acumulación de excrementos (WATERHOUSE, 1974) y la desaparición de otros traería como consecuencia la pérdida de su fauna coprófaga más asociada (CAMBEFORT, 1982 y PAULIAN, 1943). En cambio, introducciones de herbívoros emparentados filogenéticamente con la fauna nativa no traerían estas consecuencias. En nuestra península y en general en toda la región Paleártica, la ancestral actividad ganadera puede haber permitido una acomodación entre herbívoros y fauna coprófaga asociada.

Las posibles preferencias tróficas puede que estén influenciadas por otros muchos factores. NEALIS (1977) aventura la posibilidad de que la estenotopía observada por algunas especies, sea debida a que el ambiente afecte al éxito reproductivo (véase

también HOLTER, 1982). La maniobrabilidad de vuelo, la imposibilidad de rodar "pelotas" de excremento, o la influencia en la cámara de puesta, de la textura del suelo, pueden condicionar la elección de un tipo u otro de excremento. En nuestro caso, la preferencia de las tres grandes especies de Geotrupes encontradas hacia el excremento equino, tal vez pueda deberse a la mejor textura de este, ya que estos coleópteros fabrican galerías bajo el excremento, en donde empaquetan este.

Tampoco debe olvidarse, que la elección trófica puede depender de la disponibilidad de excremento en el campo y por tanto de la presencia o no de un determinado animal. LANDIN (1961) ya comentó, que durante el otoño las especies de Aphodius coprófagas, tienden a aparecer en los excrementos del ganado doméstico más común en esa época, es decir los équidos. Tal vez, sea este el caso de A.sphacelatus (PANZER) y A.contaminatus(HERB.).

BIBLIOGRAFIA.

- CAMBEFORT, Y., 1982.- Les Coléoptères Scarabaeidae s.str. de Lamto (Cote-D'Ivoire): Structure des peuplements et role dans l'écosystème. Ann.Soc.Entomol.Fr. 18(4):433-459.
- CARPANETO, G.M., 1975.- Note sulla distribuzione geografica ed ecologica dei Coleotteri Scarabaeoidea Laparosticti nell'Italia appenninica (I Cont.). Boll.A.R.D.E. 29 (3-4):32-54.
- CRAGG, J.B., 1956.- The olfactory behaviour of Lucilia species (Diptera) under natural conditions. Ann.Appl.Biol. 44:467-477.
- DELLACASA, G., 1983.- Sistematica e nomenclatura degli Aphodiini italiani. (Col.Scarab.Aphodinae). Mus.Reg. di Sci. Nat.Torino. 463 pp.
- DESIERE, M., 1974.- Ecologie des Coléoptères coprophiles en prairie naturée et en foret. Thèse Doc. Univ.Liege. (Inédita). 235 pp.
- DESIERE, M. & Thome, J.P., 1977.- Variations qualitatives et quantitatives de quelques populations de Coléoptères coprophiles associées aux excréments de trois types d'herbivores. Rev.Ecol.Biol.Sol. 14(4):611-619.
- ELIAS CASTILLO, F. & RUIZ BELTRAN, L., 1977.- Agroclimatología de España. Cuad. I.N.I.A. 7.Minis.Agric.Madrid.
- FINCHER, G.T., STEWART, T.B. & DAVIS, R., 1970.- Attraction of coprophagous beetles to feces of various animals. J. Parasit. 56:378-383.
- GILLARD, P., 1967.- Coprophagous beetles in pasture ecosystems. J.Anat.Inst.Agric.Sci. 38:30-34.
- GOLJAN, A., 1953.- Studies on Polish beetles of the Onthophagus cvatus L. group with some biological observations on coprophagism. Annls.Mus.Zool.Pol. 15:55-88.

- GORDON, R.D., 1983.- Studies on the genus Aphodius of the United States and Canada (Coleoptera: Scarabaeidae). VII. Food and habitat, distribution; key to eastern species. Proc. Entomol. Soc. Wash. 85 (4):633-652.
- HALFFTER, G. & MATTHEWS, E.G., 1966.- The natural history of dung beetles of the subfamily Scarabaeinae (Col.: Scarabaeidae). Folia Entomologica Mexicana. 12-14. 312 pp.
- HALFFTER, G. & EDMONDS, W.D., 1982.- The nesting behavior of dung beetles (Scarabaeinae). An ecological and evolutive approach. Instituto de Ecología, Mexico, D.F. 143 fig., 176 pp.
- HANSKI, I. & KOSKELA, H., 1977.- Niche relations among dung-inhabiting beetles. Oecologia (Berl.) 28:203-231.
- HANSKI, I. & KOSKELA, H., 1979.- Resource partitioning in six guilds of dung-inhabiting beetles (Col.). Ann. Ent. Fern. 45(1):1-12.
- HANSKI, I., 1980.- The community of coprophagous beetles (Col. Scarabaeoidea and Hydrophilidae) in northern Europe. Ann. Ent. Fern. 46 (3):57-74.
- HOLTER, P., 1982.- Resource utilization and local coexistence in a guild of scarabeid dung beetles (Aphodius spp.). Oikos 39:213-227.
- JANSENS, A., 1960.- Faune de Belgique: Insectes Coléoptères Lamellicornes. Ed. Inst. Roy. Sc. Nat. Belgique. Bruxelles. 409 pp.
- LANDIN, B.O., 1961.- Ecological studies of dung beetles. Opusc. Entomol. suppl. 19. 228 pp.
- LUMARET, J.P., 1978.- Biogéographie et écologie des Scarabéides coprophages du sud de la France. Univ. Languedoc. Montpellier. 2 vols. Thèse Doc. (Inédita). 255 pp.
- MARTIN PIERA, F., 1982.- Los Scarabaeinae (Col. Scarabaeoidea) de la Península Ibérica e Islas Baleares. Tesis Doc. Univ. Comp. Madrid. 2 vols. (Inédita). 490 pp.
- MARTIN PIERA, F., 1984.- Los Onthophagini ibero-baleares. Col. Scarabaeoidea. II. Corología y Autoecología. Eos, LX:101-173.
- MIGUEL LOBO, J., 1982.- los Scarabaeoidea (Col.) coprófagos del alto valle del Alberche. Mem. Licen. Univ. Auton. Madrid (Inédita). 208 pp.
- NEALIS, V.G., 1977.- Habitat associations and community analysis of South Texas dung beetles (Col. Scarabaeinae). Can. J. Zool. 55:138-147.
- PAULIAN, R., 1943.- Les Coléoptères, formes, mœurs y roles. Ed. Payot. Paris. 396 pp.
- PAULIAN, R., 1959.- Coléoptères Scarabéides. Faune de France. Paris. (ed. 2ª). 64. 298 pp.
- PECK, S.B. & FORSYTH, A., 1982.- Composition, structure, and competitive behaviour in a guild of Ecuadorian rain forest dung beetles (Col. Scar.). Can. J. Zool. 60:1624-1634.
- SCHOENER, T.W., 1974.- Resource partitioning in ecological communities. Science 185:27-39.
- SCHOENLY, K., 1983.- Arthropods associated with bovine and equine dung in an ungrazed Chihuahuan desert ecosystem. Ann. Ent.

Soc.Am. 76:790-796.

SOKAL, R.R. & ROHLF, F.J., 1969.- *Biomntry*. Ed. Freeman and Compa. San Francisco. 776 pp.

THEROND, J. & BIGOT, L., 1971.- Sur les modifications de la communauté des Coléoptères scarabaeides coprophages en Camargue. *Bull.Soc.Etude.Sci.nat.Nîmes*. 2:62-78.

VEIGA, C., 1982.- Los Scarabaeoidea (Col.) coprófagos de Colmenar Viejo (Madrid). *Perfiles autoecológicos*. Mem.Licen.Univ. Complut.Madrid. (Inédita). 195 pp.

WATERHOUSE, D.F., 1974.- The biological control of dung. *Scient Am.* 230:100-109.

--- . ---