

LOS COLEÓPTEROS ESCARABEIDOS TELECÓPRIDOS DEL ATLAS MEDIO (MARRUECOS): INFLUENCIA DEL TIPO DE HÁBITAT, ALTITUD Y ESTACIONALIDAD Y RELEVANCIA EN LAS COMUNIDADES COPRÓFAGAS (COLEOPTERA, SCARABAEIDAE)

Jesús Romero Samper¹ y Jorge M. Lobo²

¹ Instituto de Humanidades Ángel Ayala, Universidad San Pablo CEU, 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: En un estudio faunístico realizado en diez localidades del Atlas Medio marroquí se han obtenido inventarios fiables, a tenor de las estimas generadas mediante el uso de diversos estimadores no paramétricos. Utilizando los datos de las especies de escarabeidos telecóprios se examina la distribución estacional, altitudinal y de hábitat de estas especies, comparando los datos obtenidos con los procedentes de la Península Ibérica. Las cinco especies de telecóprios colectadas constituyen el grupo dominante en biomasa de las comunidades coprófagas de esta región, situación similar a la que existía hace años en la Península lo que podría indicar el buen estado de conservación actual de la fauna coprófaga de éste área.

Palabras clave: escarabajos coprófagos, Scarabaeidae, rodadores, riqueza de especies, variación estacional y altitudinal, Atlas Medio, Marruecos.

Roller dung beetles of the Middle Atlas (Morocco): influence of the type of habitat, altitude and seasonality, and their relevance in dung beetle assemblages.

Abstract: Reliable local inventories were obtained in a faunistic study carried out in ten localities of the Middle Moroccan Atlas, as species richness estimations coming from four non parametric estimators do not significantly differ from observed scores. Using the data of roller dung beetle species the seasonal, habitat and elevational distribution of the species was examined, comparing the obtained data with those are available from the Iberian Peninsula. The five species roller collected species constitute the dominant group in biomass of the dung beetle assemblages of this region, a similar situation to which existed years ago in the Iberian Peninsula. This fact could indicate the current good conservation status of this fauna in Morocco.

Key words: Dung beetles, Scarabaeidae, rollers, species richness, seasonal and altitudinal variation, Middle Atlas, Morocco.

Antecedentes

Los escarabeidos constituyen una familia de coleópteros que agrupa a las especies con adaptaciones más especializadas hacia el consumo de las heces de herbívoros. Algunas de ellas manifiestan cuidados parentales de los adultos hacia las larvas, complejos sistemas de nidificación y recolocación de las heces, oviposición de un número reducido de huevos e incluso reabsorción ovárica (Halffter & Edmonds, 1982). Aunque no existe una propuesta consensuada sobre las relaciones filogenéticas de las categorías taxonómicas en las que se subdividen los escarabeidos (subfamilias, tribus o subtribus; ver: Halffter & Edmonds, 1982; Zunino, 1984 y 1985; Cambefort, 1991; Montreuil, 1998, Browne & Scholtz, 1998), esta familia se ha subdividido clásicamente en dos subfamilias, Scarabaeinae y Coprinae, basándose para ello en el tipo nidificación, el manejo del excremento y las características morfológicas asociadas a estas diferencias comportamentales. Mientras que los Coprinae entierran porciones de excremento en galerías bajo el propio excremento, los Scarabaeinae son “rodadores”, término que hace referencia al patrón nidificador telecóprio (Bornemissza, 1976; Halffter & Matthews, 1966), mediante el cual estos coleópteros moldean una porción esferoide de estiércol que ruedan a mayor o menor distancia de la fuente del recurso, procediendo entonces a su enterramiento. Existen tres géneros que agrupan la mayoría de las especies de escarabeidos telecóprios del Paleártico occidental: *Gymnopleurus*, *Si-*

syphus y *Scarabaeus*. Los dos primeros únicamente ruedan bolas de estiércol para nidificar (conocidas como “bolas-nido”), alimentándose los imagos sobre la fuente de *pabulum*. Los *Scarabaeus*, por el contrario, ruedan y entierran bolas de estiércol tanto para nidificar como para alimentarse. Hoy sabemos, sin embargo, que a pesar del probable origen común de todos los Scarabaeidae (Browne & Scholtz, 1998; Scholtz y Chown, 1995), tanto los datos morfológicos (Philips *et al.*, 2004a y 2004b; Forgie *et al.*, 2005) como los moleculares (Villalba *et al.*, 2002), nos confirman que la división clásica en estas dos subfamilias carece de sentido filogenético: las adaptaciones hacia la telefagia se habrían originado varias veces independientemente a lo largo de la historia evolutiva de estas especies. Incluso entre las especies de una familia de Scarabaeoidea diferente, los Geotrupidae, se da ocasionalmente el comportamiento telefágico existiendo especies que acarrear porciones de excremento no elaboradas (de conejo, ganado ovino o caprino) hasta el nido (Crovetti *et al.*, 1984; López-Colón, 1985; Ruiz, 1995), aunque nunca se produce el moldeo de la bola de estiércol. Éste es el caso de *Trypocopris pyrenaicus* (Romero-Samper, 1993 y 1996; Zunino y Palestini, 1986), *Jekelius castillanus*, *Jekelius intermedius*, *Jekelius nitidus* y *Thorectes lusitanicus*.

Se acepta ampliamente que el origen de los escarabeidos se produjo durante el Mesozoico, en el por entonces

continente meridional de Gondwana (Davis *et al.*, 2002), probablemente consumiendo heces de grandes saurios (Chin & Gill, 1996). La actual fauna existente en la región Paleártica sería el resultado de la reciente colonización (Plio-Pleistocénica) de algunas especies pertenecientes a líneas Afrotropicales y, posiblemente, también de la diversificación ocurrida durante el Cenozoico de algunos taxa de origen Afrotropical, en respuesta a la radiación de los mamíferos placentarios y la expansión de los biomas herbáceos. Esta primera colonización y radiación en el Paleártico probablemente ocurrió durante el Mioceno y significó la generación de algunos endemismos a nivel genérico y específico (Davis & Scholtz, 2001; Davis *et al.*, 2002; ver también: Zunino, 1984; Cambefort, 1991; Martín-Piera, 2000). De este modo, la actual fauna Paleártica sería principalmente el resultado de la diversificación en regiones asiáticas de antiguas líneas africanas, posteriormente diezmadas como consecuencia de los cambios climáticos Cuaternarios. Por este motivo, la riqueza de géneros y especies de escarabeidos en el Paleártico (17 y 335) es significativamente menor que la existente en la región Afrotropical (122 y 2.214, respectivamente) y su composición comprende tanto tribus eminentemente africanas (Gymnopleurini, Scarabeini y Onitini) como tribus más modernas con mayor (Coprini, Oniticellini y Onthophagini) o menor (Sisyphini) representación en las regiones Paleártica y Oriental. En todo caso, no hay representación en la región Paleártica de las tribus Gondwanicas más antiguas.

Con casi 300 géneros y más de 5.000 especies repartidas por todas las regiones biogeográficas, los escarabeidos constituyen uno de los grupos de insectos más estudiados, cuya taxonomía y catálogo ibérico pueden considerarse bien establecidos (ver Martín-Piera, 2000). En la Península Ibérica habitan 55 de las 335 especies presentes en el Paleártico y 11 de los 17 géneros que pueden encontrarse en esta región (Martín-Piera, 2000). Respecto a los Scarabaeinae o rodadores, de acuerdo con Hanski & Cambefort (1991) existirían en el mundo alrededor de 115 géneros y más de 1.100 especies distribuidas principalmente por las regiones tropicales y subtropicales. Sólo tres géneros (*Sisyphus*, *Gymnopleurus* y *Scarabaeus*) están presentes en Europa y el Norte de África con 13 y 20 especies, respectivamente, en cada una de estas dos regiones. El 25% de las 182 especies descritas pertenecientes a estos géneros se encuentran distribuidas por la región Paleártica, el 64% en la Afrotropical y solo el 10% en la región Oriental (datos tomados de Schoolmeesters, 2005), poseyendo generalmente las especies europeas una distribución casi exclusivamente circunscrita a la cuenca Mediterránea (Baraud, 1992). De este modo, la fauna europea de escarabajos rodadores se caracteriza por la amplia distribución de las especies que la componen. La ausencia de endemismos europeos y la localización de las áreas de máxima diversidad en la región Afrotropical y, en menor medida, en el centro de Asia sugieren que estas especies serían emisarios de líneas que encuentran en Europa su límite septentrional y/o occidental de distribución. En la Península viven 11 especies de tamaño corporal relativamente grande (entre los 10 y los 40 mm. de longitud, 29-650 mg. de peso seco), mientras que en Marruecos podrían existir 12 especies (ver Tabla I).

Los escarabeidos rodadores constituyen un conjunto de especies altamente vistosas, con capacidad para ser utilizadas como indicadores de determinadas condiciones ambientales naturales (Mc Geoch *et al.*, 2002) y, probablen-

te, también del grado de alteración antrópica. Frecuentes en un pasado reciente (Báguena, 1967; Zulueta, 1940) parecen sufrir un declive inusitado en el vigor de sus poblaciones y una disminución ostensible en el tamaño de sus áreas de distribución en Europa (Lobo, 2001; ver también Leclerc *et al.*, 1980, Lumaret, 1990; Lumaret & Kirk, 1991; Lobo *et al.*, 2001). Durante la segunda mitad del siglo XX el número de estas especies, el tamaño de sus poblaciones y su distribución podrían haberse visto afectadas por diversos factores antrópicos, como el abandono de los pastizales y la ganadería extensiva (Hutton & Giller, 2003), el desarrollo urbano en las zonas costeras (a las que están asociadas en ocasiones; ver Lobo, 2001; Lobo *et al.*, 1997 y 2001) o la contaminación química (Hole *et al.*, 2005). Otro factor aducido para explicar el declive de estas especies es el crecimiento de las poblaciones de la corneja (*Corvus corone*) en las últimas décadas, debido a su capacidad depredadora sobre estos insectos (Gittings *et al.*, 1994; Gittings & Giller, 1999; Horgan & Berrow, 2004).

En este trabajo analizamos los ensambles de escarabeidos telecópridos de una región del Atlas Medio marroquí a fin de: i) identificar las especies allí existentes, ii) conocer someramente algunas de sus adaptaciones ambientales (distribución altitudinal, estacional y de hábitat); y iii) estimar la importancia de estas especies en el conjunto de las comunidades de escarabeidos coprófagos, comparando dicha relevancia con la que estas mismas especies poseen en la Península Ibérica en dos periodos temporales distintos (antes y después de 1950). Nuestra intención última es que el análisis de estos datos permita evaluar la relevancia general de estas especies y comprender los cambios en la estructura y funcionamiento de las comunidades que han podido ocurrir como consecuencia de la modificación en el uso del territorio.

Material y métodos

Para el presente estudio se realizaron dos muestreos: uno efectuado durante el otoño (octubre) de 2003 y otro primaveral (mayo de 2005). El área de muestreo comprendió diez localidades ubicadas en la cordillera del Atlas Medio marroquí (Tabla II y Fig. 1). Estas estaciones fueron seleccionadas en función de dos factores principales: altitud y cobertura vegetal. El tipo general de hábitat se redujo a dos medios: zonas de pastizal desprovistas de cobertura arbustiva o arbórea y bosques de cedros.

El muestreo consistió en la colocación de diez trampas de caída de reconocida eficacia (Lobo *et al.*, 1988; Veiga *et al.*, 1989) en cada una de las localidades de colecta y en cada periodo de muestreo (10 trampas x 2 periodos x 10 localidades = 200), aunque desafortunadamente 18 de estas trampas fueron destruidas (ver Tabla II). Cada trampa consistía en un recipiente plástico (21 cm. de diámetro) enterrado a nivel del suelo en el fondo del cual se dispuso agua y, como cebo, se colocó estiércol bovino (350 gramos) sobre la malla superior. Las trampas se separaron 10 metros entre sí, permaneciendo activas durante 48 horas.

Como en los inventarios faunísticos resulta extremadamente difícil, sino imposible, registrar el número total de especies presentes en el área de estudio (especialmente en el caso de invertebrados), hemos examinado primero si la riqueza obtenida para cada localidad representa una estimación fiable de la riqueza total existente en el caso de que el esfuerzo de colecta fuera máximo. Para ello hemos realizado

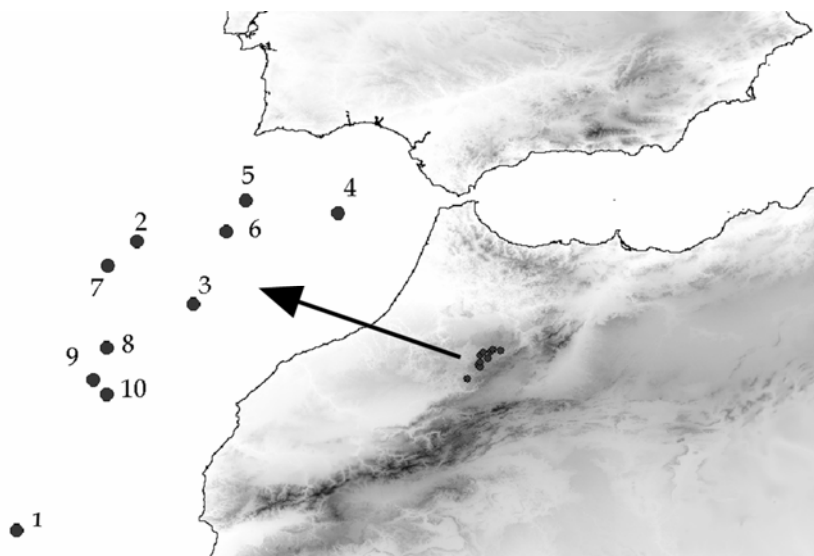
Tabla I. Especies de escarabeidos “rodadores” que habitan el norte de África, distribución general de las mismas y presencia en la Península Ibérica (P.Ib.) y en Marruecos (Marr.). Datos trabajados a partir de Schoolmeesters (2005).

| Especies | Distribución geográfica general | Presente en: | |
|--|--|--------------|--------|
| | | Marr. | P. Ib. |
| <i>Scarabaeus aegyptiacus</i> Stofa, 1938 | Egipto | No | No |
| <i>Scarabaeus bannuensis</i> Janssens, 1940 | Paleártica, norte de África hasta Pakistán | Si | No |
| <i>Scarabaeus cicatricosus</i> Lucas, 1846 | Ibero-norteafricana. | Si | Si |
| <i>Scarabaeus cristatus</i> Fabricius, 1775 | Paleártica y Afrotropical llegando hasta Afganistán y Chad o Eritrea | Si | No |
| <i>Scarabaeus laticollis</i> Linnaeus, 1767 | Mediterránea occidental y norteafricana. | Si | Si |
| <i>Scarabaeus multidentatum</i> Klug, 1845 | Norteafricana hasta Siria | No | No |
| <i>Scarabaeus puncticolis</i> Latreille, 1819 | Norteafricana y circunmediterránea, alcanzando Asia menor y Armenia | Si | Si |
| <i>Scarabaeus ritchei</i> McLeay, 1821 | Libia y Túnez | No | No |
| <i>Scarabaeus sacer</i> Linnaeus, 1758 | Paleártica hasta Liberia y Afrotropical en Sudan y Eritrea | Si | Si |
| <i>Scarabaeus semipunctatus</i> Fabricius, 1792 | Circunmediterránea. | Si | Si |
| <i>Scarabaeus sennaariensis</i> Laporte de Castelnau, 1840 | Afrotropical, presente en Egipto | No | No |
| <i>Scarabaeus transcaspicus</i> Stofa, 1938 | Paleártica desde Libia a Afganistán | No | No |
| <i>Scarabaeus variolosus</i> Fabricius, 1792 | Circunmediterránea. | Si | No |
| <i>Gymnopleurus flagellatus</i> (Fabricius, 1787) | Paleártica desde África del norte hasta Afganistán | Si | Si |
| <i>Gymnopleurus sturmi</i> McLeay, 1821 | Circunmediterránea. | Si | Si |
| <i>Gymnopleurus mopsus</i> (Pallas, 1781) | Paleártica desde África del Norte hasta Mongolia | Si | Si |
| <i>Gymnopleurus aeruginosus</i> Harold, 1867 | Afrotropical (Egipto, Libia y Sudán) | No | No |
| <i>Gymnopleurus geoffroyi</i> Fuessly, 1775 | Europa central y del este hasta Irán (Egipto, Argelia y Túnez) | No | No |
| <i>Gymnopleurus puncticolis</i> Gillet, 1909 | Afrotropical (Egipto, Libia, Sudán, Níger, Nigeria y Senegal) | No | No |
| <i>Sisyphus schaefferi</i> (Linnaeus, 1758) | Paleártica, desde el sur de Europa y el norte de África hasta Mongolia y Corea | Si | Si |

Tabla II. Características principales de las diez localidades de muestreo situadas en el Atlas Medio marroquí.

| Código | Localidad | X-UTM | Y-UTM | Altitud | Tipo de hábitat | Nº trampas |
|--------|-------------------------|--------|---------|---------|-----------------|------------|
| 1 | Aguelmane-Azigza | 270864 | 3652056 | 1560 | Pastizal | 18 |
| 2 | Tagounit | 295495 | 3699158 | 1780 | Bosque | 18 |
| 3 | Jbel Hebri | 303147 | 3688449 | 1930 | Pastizal | 16 |
| 4 | Tizi-n-tretten | 323575 | 3703264 | 1680 | Pastizal | 18 |
| 5 | Tizi-n-tretten / bosque | 310744 | 3705703 | 1805 | Bosque | 20 |
| 6 | Mischliffen | 307892 | 3700489 | 1926 | Pastizal | 19 |
| 7 | Ain-Leuh | 291298 | 3695294 | 1777 | Pastizal | 20 |
| 8 | Ain-Kahla1 | 290869 | 3681446 | 1895 | Pastizal | 14 |
| 9 | Ain-Kahla2 | 290621 | 3673683 | 2050 | Pastizal | 20 |
| 10 | Ain-Kahla / bosque | 288774 | 3676203 | 2043 | Bosque | 19 |

Fig. 1. Mapa general de la situación del área de muestreo y ubicación específica de cada una de las 10 localidades. →



curvas de acumulación o curvas de colecta (Colwell & Coddington, 1994; Gotelli & Colwell, 2001; Willot, 2001; Gray, 2002; Jiménez-Valverde & Hortal, 2003) en las cuales se relaciona el número de especies registradas a medida que se incrementa el esfuerzo del muestreo (en nuestro caso el número de trampas). El ajuste a una función asintótica de la curva obtenida permite estimar la representatividad de nuestros muestreos, pero también ofrecer un valor de riqueza esperado (ver Jiménez-Valverde & Hortal, 2003). En nuestro caso hemos considerado que los inventarios producidos en cada una de las localidades podían considerarse

representativos cuando, al menos, se colectó el 70% del total de especies estimadas (ver Hortal & Lobo, 2002). Además de las curvas de colecta se utilizaron también diversos estimadores no paramétricos (Colwell & Coddington, 1994): algoritmos que considerando la proporción de especies raras, bien en número de individuos o en su presencia en las muestras, permiten estimar el número total (teórico) de especies. Estos cálculos fueron realizadas mediante el programa *EstimateS* computando cuatro estimadores distintos para cada zona de muestreo: ACE, ICE, Chao2 y Jackknife2 (Colwell, 2000).

Tabla III. Número de especies colectadas u observadas (Sobs) para cada una de las localidades muestreadas y valores de los cuatro estimadores no paramétricos utilizados. La última columna es el porcentaje mínimo y máximo de especies colectadas sobre el total estimado por cualquiera de los anteriores métodos de extrapolación.

| código | Localidad | Altitud | Hábitat | Sobs | ACE | ICE | Chao2 | Jack2 | % |
|--------|-------------------------|---------|----------|------|-----|-----|-------|-------|----------|
| 1 | Aguelmane-Azigza | 1560 | Pastizal | 36 | 44 | 42 | 47 | 51 | 71%-86% |
| 2 | Tagounit | 1780 | Bosque | 18 | 19 | 18 | 18 | 18 | 97%-100% |
| 3 | Jbel Hebri | 1930 | Pastizal | 24 | 25 | 25 | 25 | 28 | 86%-96% |
| 4 | Tizi-n-tretten | 1680 | Pastizal | 31 | 37 | 36 | 38 | 43 | 72%-85% |
| 5 | Tizi-n-tretten / bosque | 1805 | Bosque | 26 | 34 | 30 | 33 | 37 | 70%-85% |
| 6 | Mischlifffen | 1926 | Pastizal | 26 | 28 | 28 | 27 | 31 | 84%-95% |
| 7 | Ain-Leuh | 1777 | Pastizal | 34 | 35 | 36 | 35 | 37 | 92%-97% |
| 8 | Ain-Kahla1 | 1895 | Pastizal | 33 | 40 | 37 | 35 | 39 | 83%-94% |
| 9 | Ain-Kahla2 | 2050 | Pastizal | 22 | 23 | 24 | 23 | 24 | 91%-97% |
| 10 | Ain-Kahla / bosque | 2043 | Bosque | 25 | 28 | 27 | 28 | 33 | 77%-91% |

Tabla IV. Número medio de individuos por trampa (\pm desviación estándar) de cada una de las especies de escarabajos telecópridos según el periodo de muestreo y el tipo de hábitat. Para cada especie figura entre paréntesis el número total de ejemplares colectados y para cada variable el número de trampas. MW es el valor del test no paramétrico de Mann-Whitney a fin de comprobar si los valores de abundancia entre ambas categorías difieren significativamente. * $\leq 0,05$, ** $\leq 0,01$, *** $\leq 0,001$.

| | otoño (95) | primavera (88) | MW |
|---------------------------------|-------------------------|-----------------------|---------|
| <i>Scarabaeus sacer</i> | 0,09 \pm 0,04 (9) | 0,08 \pm 0,04 (7) | 0,44 |
| <i>Scarabaeus laticollis</i> | 60,85 \pm 6,66 (5781) | 6,03 \pm 6,92 (531) | 5,99*** |
| <i>Gymnopleurus flagellatus</i> | 0 | 0,46 \pm 0,08 (41) | 5,04*** |
| <i>Gymnopleurus sturmi</i> | 0 | 0,43 \pm 0,07 (38) | 5,04*** |
| <i>Sisyphus schaefferi</i> | 9,24 \pm 1,58 (878) | 5,89 \pm 1,64 (519) | 4,04*** |

| | pastizal (126) | bosque (57) | MW |
|---------------------------------|-------------------------|-------------------------|---------|
| <i>Scarabaeus sacer</i> | 0,13 \pm 0,03 (16) | 0 | 2,40* |
| <i>Scarabaeus laticollis</i> | 46,68 \pm 6,07 (5882) | 7,54 \pm 9,02 (430) | 2,60** |
| <i>Gymnopleurus flagellatus</i> | 0,32 \pm 0,07 (41) | 0 | 3,26*** |
| <i>Gymnopleurus sturmi</i> | 0,25 \pm 0,06 (32) | 0,11 \pm 0,10 (6) | 2,71** |
| <i>Sisyphus schaefferi</i> | 2,71 \pm 1,21 (341) | 18,53 \pm 1,80 (1056) | 5,23*** |

Tabla V. Número medio de individuos por trampa (\pm desviación estándar) de cada una de las especies de escarabajos telecópridos 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 (bosques, 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 (r_s) entre la altitud y la abundancia media se incluye igualmente. * $\leq 0,05$, ** $\leq 0,01$, *** $\leq 0,001$.

| Localidad | Altitud | <i>Scarabaeus sacer</i> | <i>Scarabaeus laticollis</i> | <i>Gymnopleurus flagellatus</i> | <i>Gymnopleurus sturmi</i> | <i>Sisyphus schaefferi</i> |
|----------------------|-----------|-------------------------|------------------------------|---------------------------------|----------------------------|----------------------------|
| Aguelmane-Aguiza (P) | 1560 (18) | 0,28 \pm 0,08 (5) | 0,05 \pm 13,71 (1) | 0,05 \pm 0,17 (1) | 0,67 \pm 0,16 (12) | 1,78 \pm 2,60 (32) |
| Tizi-n-tretten (P) | 1680 (18) | 0 | 18,11 \pm 13,71 (326) | 0,50 \pm 0,17 (9) | 0 | 0,17 \pm 2,60 (3) |
| Ain-Leuh (P) | 1777 (20) | 0,35 \pm 0,07 (7) | 101,30 \pm 13,00 (2026) | 0,85 \pm 0,16 (17) | 0,55 \pm 0,16 (11) | 6,05 \pm 2,47 (121) |
| Tagounit (B) | 1780 (18) | 0 | 15,44 \pm 13,71 (278) | 0 | 0 | 36,11 \pm 2,60 (650) |
| Tizi-n-tretten (B) | 1805 (20) | 0 | 5,55 \pm 13,00 (111) | 0 | 0 | 19,70 \pm 2,47 (394) |
| Ain-Kahla1 (P) | 1895(14) | 0 | 42,79 \pm 15,54 (599) | 0,07 \pm 0,19 (1) | 0,36 \pm 0,19 (5) | 7,64 \pm 2,95 (107) |
| Mischlifffen (P) | 1926 (19) | 0 | 40,80 \pm 13,00 (816) | 0,10 \pm 0,16 (2) | 0,15 \pm 0,16 (3) | 2,70 \pm 2,47 (54) |
| Jbel Hebri (P) | 1930 (16) | 0,25 \pm 0,08 (4) | 126,62 \pm 14,54 (2026) | 0,69 \pm 0,18 (11) | 0,06 \pm 0,18 (1) | 0,44 \pm 2,76 (7) |
| Ain-Kahla (B) | 2043 (19) | 0 | 2,16 \pm 13,34 (41) | 0 | 0,32 \pm 0,16 (6) | 0,63 \pm 2,53 (12) |
| Ain-Kahla2 (P) | 2050 (20) | 0 | 4,40 \pm 13,00 (88) | 0 | 0 | 0,85 \pm 2,47 (17) |
| | KW | 31,06** | 98,16*** | 38,63*** | 35,94*** | 115,42*** |
| | r_s | -0,169* | 0,063 | -0,201** | -0,252*** | -0,198** |

Los escasos análisis estadísticos efectuados han sido no paramétricos (Siegel & Castellan, 1988): test no paramétricos de Mann-Whitney y Kruskal-Wallis, así como el coeficiente de regresión de Spearman. Puntualmente se han utilizado regresiones en forma Modelos Lineales Generalizados (Crawley, 1993) a fin de examinar la relación entre los principales factores de variación considerados (estación, localidad y hábitat) sobre la abundancia media por trampa de cada una de las especies.

Resultados y discusión

Material colectado y fiabilidad de los inventarios

En total se colectaron 124.468 ejemplares en las 10 localidades de muestreo (112.804 en otoño y 11.464 en primavera), pertenecientes a 15 géneros y 51 especies de las fami-

lias Scarabaeidae, Geotrupidae, Aphodiidae y Trogidae. La estimas de riqueza muestran que entre el 70% y el 100% de la riqueza que potencialmente habita cada localidad habría sido colectada, dependiendo de la localidad y del estimador que se utilice (Tabla III). En promedio, se habría colectado el 85% de las especies estimadas. El incremento en el número acumulado de especies con el aumento en el número de trampas ofrece, generalmente, un aspecto asintótico (Fig.2).

Preferencias ambientales, estacionales y altitudinales

En la región de estudio se han colectado cinco especies de escarabeidos rodadores pertenecientes a tres géneros distintos: *Scarabaeus (Ateuchetus) laticollis* Linnaeus, 1767, *Scarabaeus (Scarabaeus) sacer* Linnaeus, 1758, *Sisyphus schaefferi* (Linnaeus, 1758), *Gymnopleurus flagellatus* (Fabricius, 1787) y *Gymnopleurus sturmi* McLeay, 1821.

Fig. 2. Curvas de acumulación para las localidades 5 (izquierda) y 2 (derechas; Tizi-n-tretten y Tagounit), ambas boscosas. En el eje de abscisas se muestran las unidades de esfuerzo de muestreo (trampas), mientras que en ordenadas se representa el número acumulado de especies tras realizar 100 aleatorizaciones en el orden de entrada de las trampas (ver Colwell, 2000). →

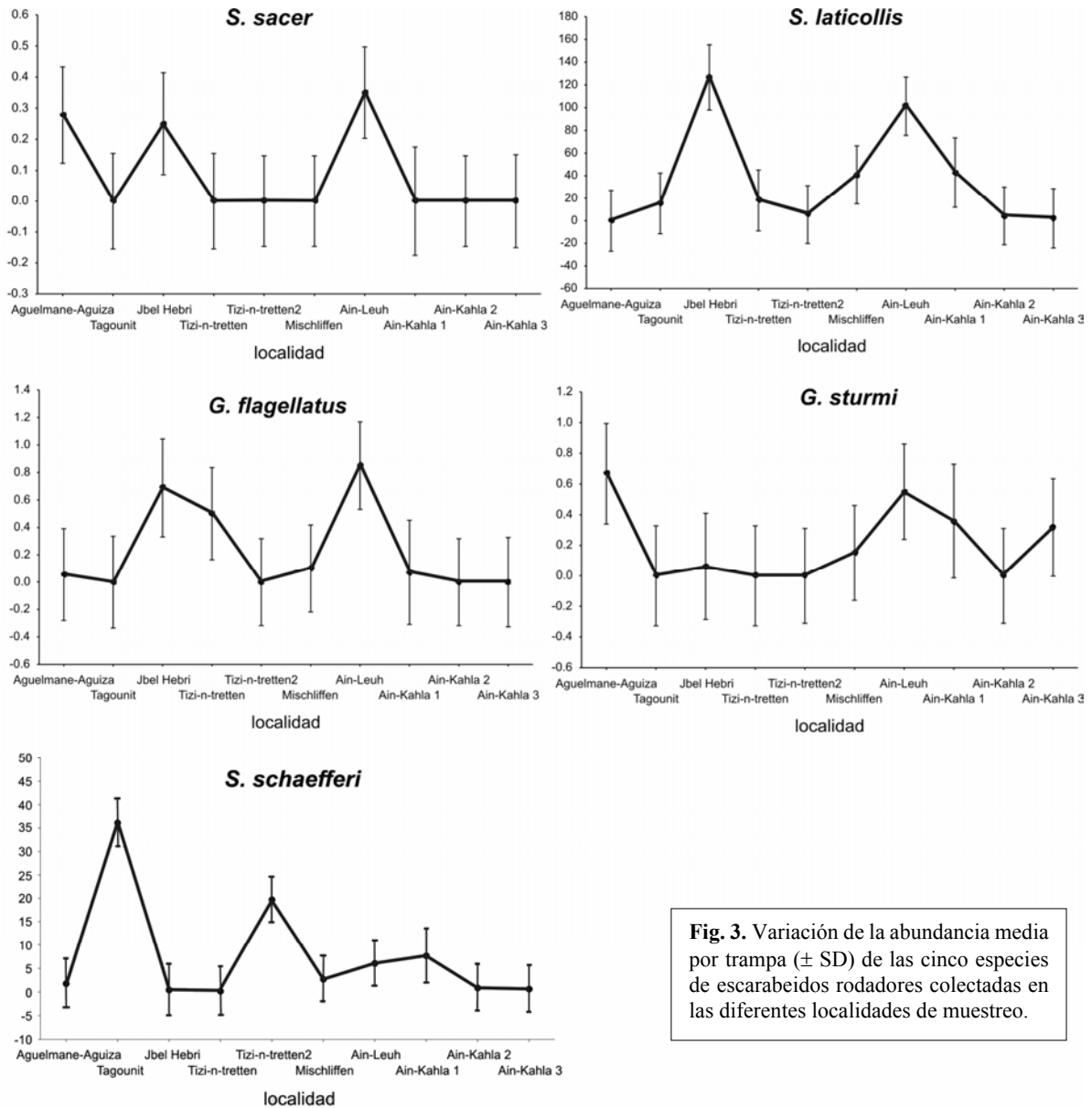
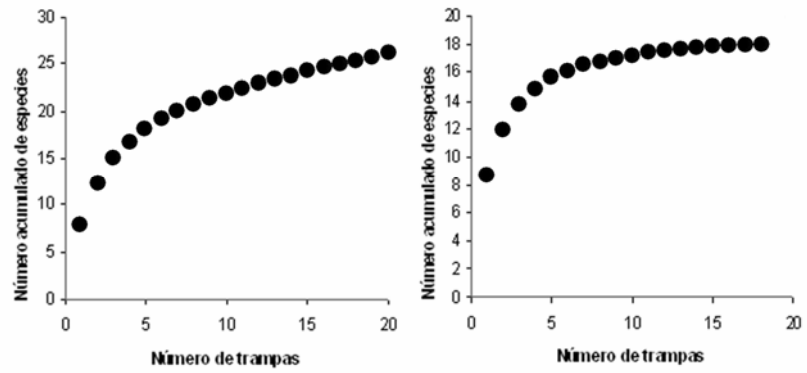


Fig. 3. Variación de la abundancia media por trampa (\pm SD) de las cinco especies de escarabeidos rodadores colectadas en las diferentes localidades de muestreo.

Todas las especies manifiestan marcadas preferencias espaciales y estacionales (Tablas IV y V). Excepto *Scarabaeus laticollis*, que aparece por todo el territorio (aunque es más abundante en las localidades de pastizal de media altura entre los 1.680 y los 1.930 metros), el resto de las especies parecen preferir las localidades de menor altitud muestreadas, ya que existen correlaciones negativas significativas entre la abundancia media por trampa y la altitud de las localidades. *Scarabaeus sacer* es siempre esporádico y se encuentra en zonas de pastizal, mientras que *Gymnopleu-*

rus flagellatus sigue una pauta de distribución similar a la de *Scarabaeus laticollis*, pero con una menor abundancia. *Gymnopleurus sturmi* habita, por el contrario, las zonas de menor altitud; mientras que *Sisyphus schaefferi* domina dentro de las localidades boscosas situadas a mediana altitud (alrededor de los 1.800 metros) (Tablas IV y V, Fig. 3). Así pues, en relación al tipo de hábitat, cuatro de las cinco especies de rodadores son características del pastizal (*Scarabaeus sacer*, *Scarabaeus laticollis*, *Gymnopleurus flagellatus* y *Gymnopleurus sturmi*) y una del bosque (*Sisyphus*

schaefferi). Respecto a la altitud, la mayoría de las especies parece que prefieren zonas de altitud intermedia o baja, no existiendo poblaciones de rodadores importantes en las localidades situadas a mayor altura. Por lo que se refiere a la época de colecta, los análisis efectuados muestran que habría dos especies propias de otoño (*Scarabaeus laticollis* y *Sisyphus schaefferi*), dos de primavera (*Gymnopleurus flagellatus* y *Gymnopleurus sturmi*) y una con capacidad de estar presente en ambas estaciones (*Scarabaeus sacer*).

A fin de estimar la importancia que tiene cada tipo de variable hemos regresado mediante Modelos Lineales Generalizados la abundancia de cada una de las especies respecto a las tres principales fuentes de variación de nuestro muestreo: la estacionalidad (primavera-otoño), el tipo de hábitat (pastizal-bosque) y la altitud o localidad de colecta (Tabla VI). Como podemos observar, la variación en la abundancia de *Scarabaeus sacer* se relaciona principalmente con la altitud de las localidades, la de *Sisyphus schaefferi* con la altitud y el tipo de hábitat, mientras que la estacionalidad y la altitud parecen las variables decisivas para explicar la variación en la abundancia de las restantes especies.

Preferencias ambientales de las especies

Scarabaeus laticollis y *Sisyphus schaefferi*.

De las cinco especies de “rodadores” presentes en el área de estudio, únicamente *Scarabaeus laticollis* y, principalmente, *Sisyphus schaefferi* presentan abundancias medias similares entre ambos periodos de colecta, pudiendo encontrarse a las dos especies tanto en otoño como en primavera. Sin embargo, durante el otoño no se registró la presencia de *Scarabaeus laticollis* en las localidades 1 y 10 correspondientes -respectivamente- a un cedral/encinar situado en pedregal y a un bosque de cedros. Coinciden también ambas especies en presentar un mayor número de ejemplares y, por tanto, una mayor biomasa durante el otoño.

En general, el número de ejemplares de *Scarabaeus laticollis* es, tanto en otoño como en primavera, superior al de *Sisyphus schaefferi*. Cuatro zonas constituyen la excepción en la que la tendencia se invierte y *Sisyphus schaefferi* supera a *Scarabaeus laticollis*: localidad 1 (Aguelmane-Azigza), 1.560 metros, cedral-encinar en pedregal; localidad 2 (Tagounit), 1.780 metros, límite entre el cedral y el encinar; localidad 5 (Tizi-n-tretten), 1.805 metros, bosque de cedros; y localidad 10 (Ain-Kahla), 2.043 metros, bosque de cedros. De las diez zonas muestreadas, precisamente estas cuatro últimas corresponden a medios exclusivamente boscosos. En las otras seis zonas, todas correspondientes a pastizales o predesiertos, la biomasa y la abundancia de *Scarabaeus laticollis* es siempre superior a la de *Sisyphus schaefferi*. Estos datos confirman que *Sisyphus schaefferi* muestra una preferencia por los medios boscosos, particularmente durante la primavera, en tanto que *Scarabaeus laticollis* estaría más ligado a medios abiertos: pastizales, predesiertos y vegetación cespitosa. Tanto diferencias climáticas como tróficas podrían explicar las preferencias desiguales de estas especies entre ambos tipos de hábitat, ya que si bien los pastizales son pastoreados con frecuencia por ovejas acompañadas de équidos, en los cerrados bosques de cedros el único recurso trófico posible para estos escarabajos es el de la fauna silvestre, entre ellos los macacos de Berbería (*Macaca sylvanus*) y los jabalíes (*Sus scrofa*).

Scarabaeus laticollis ha sido citado de Marruecos y del oeste de Argelia (Baraud, 1985). En la Península Ibérica,

esta especie se distribuye desde la costa hasta los 1.600 metros, siendo la cota de los 1.300 un factor limitante (Martín-Piera & López-Colón, 2000). En la zona de estudio, cuya cota mínima son los 1.560 metros, esta especie alcanza los 2.050 m. Baraud (1985) lo cita de Oukaïmeden, en el Alto Atlas, a 2.650 m. *S. laticollis* coloniza fundamentalmente ambientes xeroterms, pero es capaz de soportar temperaturas medias invernales del orden de los 2° C (Lumaret, 1978; Lumaret & Kirk, 1987). En cuanto a la fenología, el máximo poblacional de *Scarabaeus laticollis* en el Atlas Medio tiene lugar durante el otoño. En la Península Ibérica sucede a la inversa, encontrándose los máximos durante los meses de abril, mayo y junio (Martín-Piera & López-Colón, 2000). Se trata de una especie bivoltina, con una generación en primavera y otra en otoño (Lumaret, 1978; Lumaret y Kirk, 1987). Según la literatura, se trata de una especie que vuela y recoloca excremento en las horas centrales del día (Ávila & Pascual, 1988; Lumaret, 1990), datos que concuerdan con los observados en el Atlas.

Con respecto a *Sisyphus schaefferi*, aunque no fue reseñada en el catálogo de Mateu (1950), esta especie está citada del Magreb (Baraud, 1985) y, concretamente, de Ifni. En la Península Ibérica se distribuye desde los niveles costeros hasta cotas que rebasan los 3.000 metros (Sierra Nevada), si bien las poblaciones más abundantes se sitúan entre los 1.200 y los 1.700 m. (Martín-Piera & López-Colón, 2000). En el Atlas Medio hemos registrado la especie entre los 1.560 y los 2.050 m. tanto en primavera como en otoño. Se trata de una especie bivoltina cuyos niveles poblacionales son prácticamente similares en ambos periodos de estudio, alcanzando el máximo de altitud en los 1.780 metros. En la Península Ibérica, sin embargo, parece comportarse como univoltina: los imagos se localizan de mayo a julio, siendo ocasionales las capturas entre agosto y noviembre (Martín-Piera & López-Colón, 2000).

Sisyphus schaefferi coloniza preferentemente los medios abiertos, aunque también se encuentra en áreas de matorral (Lumaret & Kirk, 1987) e, incluso, bosques umbrófilos caducifolios (Martín-Piera *et al.*, 1992). Los datos obtenidos en el actual estudio concuerdan con la bibliografía. Conforme hemos corroborado en el área de estudio, esta especie muestra una actividad diurna (Martín-Piera *et al.*, 1994).

Scarabaeus sacer

Respecto a *Scarabaeus sacer*, el mayor rodador encontrado en el área de estudio (650 mgrs de peso seco), sólo se ha registrado su presencia en tres zonas comprendidas entre los 1.560 y los 1.930 metros de altitud, siempre en muy escaso número. A mayor altitud, en la localidad 3 (vegetación cespitosa con “cambrón” o *Adenocarpus* sp.) el número de ejemplares muestreados coincide en otoño y primavera. A 1.777 metros, en la localidad 7 (pastizal en cedral), la especie sólo se registró en otoño. Finalmente, a menor altitud (1.560 m.), en la localidad 1 (cedral-encinar en pedregal) únicamente se registró *Scarabaeus sacer* durante la primavera.

Presente en el África Paleártica (Baraud, 1985), ha sido citada de Sidi-Ifni por Mateu (1950). En la Península Ibérica coloniza hasta los 1.000 metros, encontrándose sus poblaciones más abundantes alrededor de los 500-600 m. En el Atlas Medio hemos registrado, siempre en bajo número, la especie hasta los 1.930 metros. Si bien la distribución estacional de *Scarabaeus sacer* en la Península Ibérica

Tabla VI. Porcentajes de variabilidad en la abundancia de cada una de las especies que los diferentes tipos de variables consideradas son capaces de explicar. Estas estimas se han realizado usando Modelos Lineales Generalizados (ver métodos).

| | <i>S. sacer</i> | <i>S. laticollis</i> | <i>G. flagellatus</i> | <i>G. sturmi</i> | <i>S. schaefferi</i> |
|-----------|-----------------|----------------------|-----------------------|------------------|----------------------|
| periodo | 0,14% | 30,67% | 31,13% | 30,89% | 1,99% |
| hábitat | 13,41% | 14,66% | 15,87% | 2,63% | 34,10% |
| localidad | 44,22% | 53,96% | 39,49% | 30,82% | 67,55% |

abarca los meses de primavera y verano (Martín-Piera & López-Colón, 2000), encontrándose algún ejemplar en otoño (Martín-Piera & Lobo, 1992) e invierno (Rodríguez-Romo *et al.*, 1988), en el Atlas Medio hemos registrado *Scarabaeus sacer* tanto en primavera como en otoño. Los datos fenológicos obtenidos parecen indicar que se trata de una especie univoltina. Los imagos emergerían en primavera y subsistirían hasta el otoño, favoreciéndose de la perpetuidad de los pastizales de alta montaña. Ahora bien, el escaso número de ejemplares registrados en primavera (7) y otoño (9) sugiere que la altitud de la zona de estudio (1.560-2.050 metros) constituye un factor limitante para la distribución de esta especie. *Scarabaeus sacer* presenta un ritmo de actividad esencialmente crepuscular y nocturno (Martín-Piera & López-Colón, 2000), tal como hemos confirmado en el Atlas Medio.

Las especies de Gymnopleurus

La distribución de las dos especies del género *Gymnopleurus* encontradas ofrece, tanto desde el enfoque fenológico como zonal, ciertas particularidades reseñables. Ambas especies (*Gymnopleurus flagellatus* y *Gymnopleurus sturmi*) no han sido registradas en las localidades 2, 5 y 9 (Tagounit, Tizi-n-tretten y Ain-Kahla) localizadas entre los 1.780 m y los 1.895 m. Además, *Gymnopleurus flagellatus* también está ausente en la zona 10, a 2.043 metros, correspondiente al bosque de cedros. Nuevamente, como ocurría en el caso de *Scarabaeus laticollis*, estos datos parecen sugerir que los *Gymnopleurus* muestran una mayor preferencia por los medios abiertos, en detrimento de los boscosos. Por lo que se refiere a *Gymnopleurus flagellatus* no ha sido registrado en el muestro de otoño, lo que sugiere se trata de una especie univoltina de fenología otoñal.

En cuanto a *Gymnopleurus sturmi* únicamente se registró un ejemplar durante el otoño, en la localidad 4 (1.680 metros; predesierto). Entre los 1.560 y los 1.777 metros, su presencia primaveral es puntual y discontinua. Sin embargo, a mayor altitud (en la franja comprendida entre los 1.895 y los 2.043 metros), se distribuye regularmente por los pastizales en cedrales (localidades 8 y 6), disminuye en la zona de vegetación cespitosa (localidad 3), para alcanzar un máximo en el bosque de cedros ubicado a mayor altura. Este último dato sugiere la posibilidad de que *Gymnopleurus sturmi* podría, en altitud y en los bosques de cedros, ser un eficaz competidor de *Sisyphus schaefferi*.

Gymnopleurus flagellatus es una especie propia de hábitats abiertos con escasa o nula cobertura vegetal (Lumaret & Kirk, 1987), en la Península Ibérica su distribución abarca un rango amplio: desde el nivel del mar hasta los 2.500 metros (Ávila & Pascual, 1988; Ávila *et al.*, 1989), aunque a partir de los 1.400 m. su aparición es muy limitada. En el Atlas Medio el límite altitudinal registrado se circunscribe a lo 1.930 metros (localidad 3, vegetación cespitosa o “cambrón”). Se trata de una especie univoltina que, en la Península Ibérica, presenta su máximo demográfico entre mayo y julio, si bien se conocen registros desde

febrero hasta noviembre (Rodríguez Romo *et al.*, 1988). Y es que, como señalan Martín-Piera & López-Colón (2000), el perfil estacional puede variar dependiendo de las condiciones climáticas locales. En el Atlas Medio únicamente hemos registrado la especie en primavera (mayo).

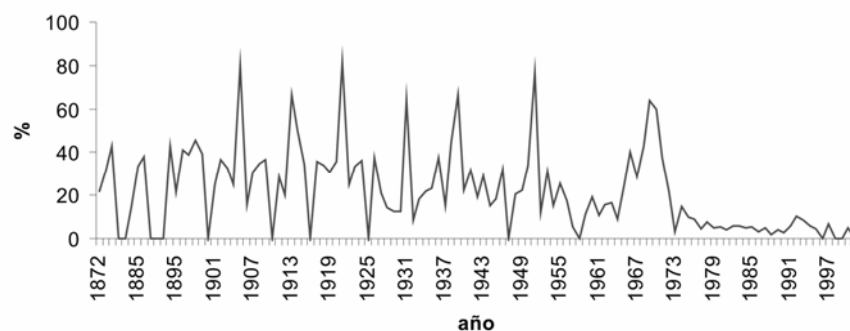
Respecto a *Gymnopleurus sturmi*, se trata de una especie citada en todo el norte de África por la mayoría de los autores. En la Península Ibérica raramente se encuentra por encima de los 1.000 metros. En el Atlas Medio la hemos registrado desde los 1.560 hasta los 2.043 m. *Gymnopleurus sturmi* es una especie univoltina que, en la Península Ibérica, se distribuye entre abril y septiembre, con un máximo poblacional entre mayo y julio, fenología que concuerda con los registros realizados en el Atlas Medio.

Importancia de los escarabeidos rodadores en las comunidades coprófagas del Atlas

En otoño las cuatro especies de telecópridos encontradas representan un 12,5% sobre el total (32 especies), con 6.669 individuos sobre un total de 112.804 ejemplares (5,91%) de Scarabaeoidea coprófagos, lo que supone un 65,11% (1.031 grs., peso seco) de la biomasa total encontrada. En primavera, las cinco especies de “rodadores” registradas representan un 11,6% de la riqueza total (43 especies) y un 9,90% (1.135) del total de ejemplares (11.464) de Scarabaeoidea coprófagos capturados, suponiendo en cambio un 33,9% (117 grs.) del total de biomasa colectada. Los rodadores representan, entre otoño y primavera, un 9,8% de la riqueza de especies, un 6,28% del número de ejemplares, pero un 59,49% de la biomasa. Así pues, en términos energéticos, las cinco especies de rodadores dominan las comunidades coprófagas de la región, con una relevancia mayor que la que poseen las especies de los otros dos grupos funcionales de escarabeidos coprófagos: paracópridos y endocópridos.

Esta predominancia de los telecópridos podría muy ser un indicador del buen estado de conservación de la fauna coprófaga en el Atlas Medio marroquí, situación comparable a la de los escarabeidos rodadores de la Península Ibérica hasta la primera mitad del siglo XX (Zulueta, 1940; Báguena, 1967; Lobo, 2001). La elaboración de una exhaustiva base de datos que compila toda la información sobre las especies de escarabeidos ibéricos existente en las colecciones de historia natural y en la bibliografía (54 especies y 15.924 registros en la actualidad; ver Lobo & Martín-Piera, 1991), nos permite corroborar este supuesto. Examinando la variación temporal en el porcentaje de ejemplares de rodadores desde 1872 (Fig. 4), podemos observar que existe una pronunciada disminución en la probabilidad de encontrar este tipo de especies desde los años 80, declive que ha significado también una disminución del área de distribución de estas especies (Lobo, 2001). Mientras casi el 90% de los registros totales pertenecientes a especies no rodadoras fueron colectados después de 1950, ese porcentaje es del 61 % en el caso de los rodadores. El promedio anual de registros de rodadores antes y después de 1950 difiere significativamente entre ambos periodos (test de Mann-Whitney = 2.91; p=0,004).

Fig. 4. Variación en el porcentaje de ejemplares de rodadores o telecópridos sobre el total de escarabeidos presentes en BANDASCA (Lobo & Martín-Piera, 1991), una base de datos que recopila toda la información existente sobre la distribución de este grupo animal en la Península Ibérica.



Conclusiones

El inventario de los escarabeidos coprófagos del Atlas Medio marroquí, considerando globalmente los muestreos de otoño y primavera, aporta un total de 51 especies y 124.468 ejemplares. Un análisis de la eficiencia en el muestreo muestra que alrededor del 85% de las especies estimadas por diversos estimadores habrían sido colectadas.

Con cinco especies y 7.804 ejemplares registrados, los Scarabaeidae telecópridos apenas representan un 9,80 % del número total de especies y un 6,28 % del total de ejemplares inventariados. Sin embargo, en términos de biomasa, los rodadores constituyen el grupo dominante: un 59,49 % del total. Lo que constituye un indicador de la excelente conservación de la fauna coprófaga en el área de estudio, en comparación con la regresión que la misma ha sufrido en los últimos cincuenta años en la Península Ibérica.

Tanto la altitud, como el tipo general de hábitat o la estación del año afectan a la presencia y abundancia de las especies de escarabeidos telecópridos del Atlas Medio. Por lo que se refiere a la estacionalidad hay dos especies propias del otoño (*Scarabaeus laticollis* y *Sisyphus schaefferi*), dos

de la primavera (*Gymnopleurus flagellatus* y *Gymnopleurus sturmi*) y una sin predilección por ninguno de los dos periodos (*S. sacer*). En relación al hábitat, sólo *Sisyphus schaefferi* parece preferir las zonas boscosas, siendo el resto de las especies propias de los medios desprovistos de cobertura arbórea. La distribución altitudinal de los cinco rodadores registrados refleja, en general, un rango más amplio que el presentado por las mismas especies en la Península Ibérica. En general, las especies muestran preferencia por las zonas de menor o mediana altitud, siendo significativa la ausencia de poblaciones importantes de rodadores en las cotas de mayor altura.

Agradecimientos

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.

Bibliografía

- ÁVILA, J. M. & F. PASCUAL 1988. Contribución al conocimiento de los escarabeidos coprófagos (Coleoptera, Scarabaeoidea) de Sierra Nevada: III. Distribución altitudinal y temporal. *Bollettino Museo Regionale di Scienze Naturali*, **6**(1): 217-240.
- ÁVILA, J. M., F. SÁNCHEZ-PIÑERO & F. PASCUAL 1989. Sobre los Scarabaeoidea (Col.) coprófagos de Chiclana de la Frontera (Cádiz, España). Familia Scarabaeidae. *Anales de Biología*, **15**: 19-71.
- BÁGUENA, L. 1967. *Los Scarabaeoidea de la fauna ibero-balear y pirenaica*. Instituto Español de Entomología, CSIC. Madrid. 575 pp.
- BARAUD, J. 1985. *Coléoptères Scarabaeoidea. Faune du Nord de l'Afrique, du Maroc au Sinaï*. Lechevalier. Paris. 651 pp.
- BARAUD, J. 1992. *Coléoptères Scarabaeoidea d'Europe*. En: Faune de France, vol. 78. Fédération Française des Sociétés de Sciences Naturelles. Lyon. 856 pp.
- BORNEMISSZA, G. F. 1976. The Australian dung beetle Project 1965-1975. *Australian Meat Research Committee Review*, **30**: 1-32.
- BROWNE, D. J. & C. H. SCHOLTZ 1995. Phylogeny of the families of the Scarabaeoidea (Coleoptera) based on characters of the hindwing articulation, hindwing base and wing venation. *Systematic Entomology*, **20**: 145-173.
- BROWNE, D. J. & C. H. SCHOLTZ 1998. Evolution of the scarab hindwing articulation and wing base: a contribution toward the phylogeny of the Scarabaeidae (Scarabaeoidea: Coleoptera). *Systematic Entomology*, **23**: 307-326.
- BROWNE, D. J. & C. H. SCHOLTZ 1999. A phylogeny of the families of Scarabaeoidea (Coleoptera). *Systematic Entomology*, **24**: 51-84.
- CAMBEFORT, Y. 1991. Biogeography y evolution, En: Hanski I., Cambefort Y. (Eds.), *Dung Beetle Ecology*, Princeton University Press, New Jersey, 1991, pp. 51-67.
- CHIN, K. & B. D. GILL 1996. Dinosaurs, dung beetles, and conifers: Participants in a Cretaceous food web. *Palaios*, **11**: 280-285.
- COLWELL, R. K. 2000. *EstimateS: Statistical Estimation of Species Richness and Shared Species from Samples* (Software and User's Guide), version 6.0. Disponible en <http://viceroy.eeb.uconn.edu/estimates>.
- COLWELL, R. K. & J. A. CODDINGTON 1994. Estimating terrestrial biodiversity through extrapolation. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London. Series Biological Sciences*, **345**: 101-118.
- CRAWLEY, M. J. 1993. *GLIM for ecologist*. Blackwell Scientific, Oxford.

- CROVETTI, A., A. RASPI, B. PARAPATTI, L. SANTINI & P. MALFATTI 1984. Osservazioni eco-etologiche sul coleottero geotrupino *Thorectes intermedius* (Costa) (Coleoptera, Geotrupidae). VIII Contributo alla conoscenza dei coleotteri scarabaeoidei. *Frustula Entomologica N.S.*, **6**(19): 1-23.
- DAVIS, A.L.V. & C.H. SCHOLTZ 2001. Historical versus ecological factors influencing global patterns of scarabaeine. Dung beetle diversity. *Diversity & Distributions*, **7**: 161-174.
- DAVIS, A.L.V., C.H. SCHOLTZ & T.K. PHILIPS 2002. Historical biogeography of scarabaeine dung beetles. *Journal of Biogeography*, **29**: 1217-1256.
- FORGIE, S., T.K. PHILIPS & C.H. SCHOLTZ 2005. Evolution of the Scarabaeni (Scarabaeidae: Scarabaeinae). *Systematic Entomology*, **30**: 60-96.
- GITTINGS, T. & P.S. GILLER 1999. Larval dynamics in an assemblage of *Aphodiid* dung beetles. *Pedobiologia*, **43**: 439-452.
- GITTINGS, T., P.S. GILLER & G. STAKELUM 1994. Dung decomposition in contrasting temperate pastures in relation to dung beetle and earthworm activity. *Pedobiologia*, **38**: 455-474.
- GOTELLI, N.J. & R.K. COLWELL 2001. Quantifying biodiversity: procedures and pitfalls in the measurement and comparison of species richness. *Ecology Letters*, **4**: 379-391.
- GRAY, J. S. 2002. Species richness of marine soft sediments. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, **244**: 285-297.
- HALFFTER, G. & E.G. MATTHEWS 1966. The Natural History of dung beetles of the subfamily Scarabaeinae (Coleoptera: Scarabaeidae). *Folia Entomologica Mexicana*, **12-14**: 1-312.
- HALFFTER, G. & W.D. EDMONDS 1982. *The nesting behavior of dung beetles (Scarabaeinae): an ecological and evolutive approach*. Instituto de Ecología, México Distrito Federal, México. 176 pp.
- HANSKI, I. & Y. CAMBEFORT 1991. *Dung Beetle Ecology*. Princeton University Press. Princeton, New Jersey. 481 pp.
- HOLE, D. G., A. J. PERKINS, J. D. WILSON, I. H. ALEXANDER, P. V. GRICE & A. D. EVANS 2005. Does organic farming benefit biodiversity? *Biological Conservation* **122**: 113-130.
- HORGAN, F. G. & S. D. BERROW 2004. Hooded crow foraging from dung pats: implications for the structure of dung beetle assemblages. *Biology and Environment: Proceedings of the Royal Irish Academy*, **104b** (2): 119-124.
- HORTAL, J. & J. M. LOBO 2002. Una metodología para predecir la distribución espacial de la diversidad biológica. *Ecología (n.s.)*, **16**: 151-178.
- HUTTON, S. & P. S. GILLER 2003. The effects of the intensification of agriculture on northern temperate dung beetle communities. *Journal of Applied Ecology*, **40**: 994-1007.
- JIMÉNEZ-VALVERDE, A. & J. HORTAL 2003. Las curvas de acumulación de especies y la necesidad de evaluar la calidad de los inventarios biológicos. *Revista Ibérica de Aracnología*, **8**: 151-161.
- KRELL, F.T. 2000. The fossil record of Mesozoic and Tertiary Scarabaeoidea (Coleoptera: Polyphaga). *Invertebrate Taxonomy*, **14**: 871-905.
- LECLERC, J., C. GASPAR, J. L. MARCHAL, C. VERSTRAETEN & C. WONVILLE 1980. Analyse des 1600 premières cartes de l'Atlas provisoire des insectes de Belgique, et première liste rouge d'insectes menacés dans la faune belge. *Notes Fauniques de Gembloux*, **4**: 1-104.
- LOBO, J.M. 2001. Decline of roller dung beetle (Scarabaeinae) populations in the Iberian Peninsula during the 20th century. *Biological Conservation*, **97**: 43-50.
- LOBO, J.M. & F. MARTÍN-PIERA 1991. La creación de un banco de datos zoológico sobre los Scarabaeidae (Coleoptera: Scarabaeoidea) Ibero-Baleares: una experiencia piloto. *Elytron*, **5**: 31-38.
- LOBO, J.M., F. MARTÍN-PIERA & C.M. VEIGA 1988. Las trampas pitfall con cebo, sus posibilidades en el estudio de las comunidades coprófagas de Scarabaeoidea (Col.). I. Características determinantes de su capacidad de captura. *Revue d'Écologie et Biologie du Sol*, **25**(1): 77-100.
- LOBO, J.M., I. SANMARTÍN & F. MARTÍN-PIERA 1997. Diversity and spatial turnover of dung beetles (Col., Scarabaeoidea) communities in a protected area of south Europe (Doñana National Park, Huelva, Spain). *Elytron*, **11**: 71-88.
- LOBO, J.M., J.P. LUMARET & P. JAY-ROBERT 2001. Diversity, distinctiveness and conservation status of the Mediterranean coastal dung beetle assemblage in the Regional Natural Park of the Camargue (France). *Diversity & Distributions*, **7**: 257-270.
- LÓPEZ-COLÓN, J.I. 1985. Contribución al conocimiento del género *Thorectes* Mulsant, 1842. Las especies de la provincia de Madrid (Coleoptera, Geotrupidae). *Nouvelle Revue d'Entomologie (N.S.)*, **2**(2): 221-225.
- 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 de Flore, fascicule 1; Secrétariat de la Faune et de la Flore. Paris. 418 pp.
- LUMARET, J.P. & A.A. KIRK 1987. Ecology of dung beetles in the French Mediterranean region (Coleoptera, Scarabaeidae). *Acta Zoológica Mexicana (N.S.)*, **24**: 1-55.
- LUMARET, J.P. & A.A. KIRK 1991. South temperate dung beetles. In: Hanski, I., Cambefort, Y. (Eds.), *Dung Beetle Ecology*. Princeton University Press, Oxford, pp. 97-115.
- MARTÍN-PIERA, F. 2000. Familia Scarabaeidae. *Coleoptera, Scarabaeoidea* (ed. by M.A. Ramos et al.), Fauna Ibérica, vol. 14. Museo Nacional de Ciencias Naturales. CSIC. Madrid.
- 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. & J. M. LOBO 1992. Los Scarabaeoidea Laparosticti del archipiélago Balear (Coleoptera). *Nouvelle Revue Entomologie (N.S.)*, **9**(1): 15-28.
- MARTÍN-PIERA, F., I. SANMARTÍN & J. M. LOBO 1994. Observaciones sobre el ritmo de actividad diaria en Escarabeidos telecópidos (Coleoptera, Scarabaeidae). *Bulletin de la Société Entomologique de France*, **99**(5): 463-470.
- MARTÍN-PIERA, F., C.M. VEIGA & J.M. LOBO 1992. Ecology and biogeography of dung-beetle communities (Coleoptera, Scarabaeoidea) in an Iberian mountain range. *Journal of Biogeography*, **19**: 677-691.
- MATEU, J. 1950. Escarabeidos de Ifni y del Sahara español. *Eos*, **26**(3-4): 271-297.
- MC GEOCH, M.A., B.J. VAN RENSBURG & A. BOTES 2002. The verification and application of bioindicators: a case study of dung beetles in a savanna ecosystem. *Journal of Applied Ecology*, **39**: 661-672.
- MONTREUIL, O. 1998. Analyse phylogénétique et paraphylie des Coprini et Dichotomiini (Coleoptera: Scarabaeidae). Scénario biogéographique. *Annales de la Société Entomologique de France*, **34**: 135-148.
- PHILIPS, T.K., C.H. SCHOLTZ, & F.C. OCAMPO 2002. A phylogenetic analysis of the Eucraniini (Scarabaeidae: Scarabaeinae). *Insect Systematics y Evolution*, **33**: 241-252.
- PHILIPS, T.K., R. PRETORIUS & C.H. SCHOLTZ 2004a. A phylogenetic analysis of the dung beetles: (Scarabaeidae: Scarabaeinae): Unrolling an evolutionary history. *Invertebrate Systematics*, **18**: 1-36.
- PHILIPS, T.K., D.W. EDMONDS & C.H. SCHOLTZ 2004b. Phylogenetic analysis of the New World *Phanaeini* (Scarabaeidae: Scarabaeinae): Hypotheses on origins and relationships. *Insect Systematics y Evolution*, **35**: 43-63.

- RODRÍGUEZ-ROMO, J., E. GALANTE & M. GARCÍA-ROMÁN 1988. Los Escarabeidos coprófagos de la provincia de Cáceres (España): Scarabeini, Coprini, Onitini y Oniticellini (Col., Scarabaeidae). *Boletim da Sociedade Portuguesa de Entomología*, **3**(24): 1-26.
- ROMERO-SAMPER, J. 1993. Hábitos encaramadotes de *Trypocoprís pyrenaicus* (Charpentier, 1825) (Col.: Scarabaeoidea, Geotrupidae) en bosques caducifolios de Cantabria (España). *Estudios del Museo de Ciencias Naturales de Álava*, **8**: 171-174.
- ROMERO-SAMPER, J. 1996. Notas sobre comportamiento de dos Geotrupinae (Col.: Scarabaeoidea, Geotrupidae) en bosques caducifolios de Cantabria (España). *Estudios del Museo de Ciencias Naturales de Álava*, [1995-96], **10/11**: 233-238.
- 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.
- SCHOLTZ, C.H. & C.L. CHOWN 1995. The evolution of habitat use and diet in the Scarabaeoidea: a phylogenetic approach. En: *Biology, Phylogeny, and Classification of Coleoptera*. Papers Celebrating the 80th Birthday of Roy A. Crowson. Pakaluk, J. y Slipinski, S.A. (Eds.). Muzeum I Instytut Zoologiczny PAN. Warszawa: 355-374.
- 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.
- SIEGEL, S. & N.J. CASTELLAN 1988. *Nonparametric Statistics for the Behavioural Sciences*, McGraw-Hill, New York.
- VEIGA, C.M., LOBO, J.M. & F. MARTÍN-PIERA 1989. Las trampas pitfall con cebo, sus posibilidades en el estudio de las comunidades coprófagas de Scarabaeoidea (Col.). II. Análisis de efectividad. *Revue d'Écologie et Biologie du Sol*, **26**(1): 91-109.
- VILLALBA, S., J.M. LOBO, F. MARTÍN-PIERA & R. ZARDOYA 2002. Phylogenetic relationships of Iberian dung beetles (Coleoptera: Scarabaeinae): Insights on the evolution of nesting behaviour. *Journal of Molecular Evolution*, **55**: 116-126.
- WILLOTT, S. J. 2001. Species accumulation curves and the measure of sampling effort. *J. Appl. Ecol.*, **38**: 484-486.
- ZULUETA, A. 1940. *El mundo de los insectos*. Espasa-Calpe. Madrid. 94 pp.
- ZUNINO, M. 1984. Essai préliminaire sur l'évolution des armures génitales des Scarabaeinae, par rapport à la taxonomie du groupe et à l'évolution du comportement de nidification. *Bulletin de la Société Entomologique de France*, **88**: 531-542.
- ZUNINO, M. 1985. Las relaciones taxonómicas de los *Phanaeina* (Coleoptera, Scarabaeinae) y sus implicaciones biogeográficas. *Folia Entomológica Mexicana*, **64**: 101-115.
- ZUNINO, M. & C. PALESTRINI 1986. El comportamiento telefágico de *Trypocoprís pyrenaicus* (Charp.) adulto (Coleoptera: Scarabaeoidea, Geotrupidae). *Graellsia*, **42**: 205-216.

Paleoentomología

Boletín de la SEA, nº 16 (volumen monográfico), 1996

206 pp., 12 euros.

Solicitudes: A.Melic-SEA.

Fax: 976-535697 - Email: amelic@telefonica.net

A través de página web: <http://entomologia.rediris.es/sea>

A modo de introducción: Paleoentomología para Neoentomólogos. A. Melic. ★

La Historia de la Vida. José A. Domínguez. ★ Notas breves: Monegros y el origen

de la vida. J. A. Domínguez. ★ Fósiles y fosilización: procesos y resultados

de la larga historia subterránea. A. Pardo. ★ Notas Breves: *Megaplanolites ibericus*:

un espectacular icnofósil de Teruel. A. Melic. ★ Los trilobites. E. Liñán.

★ Trilobites del Cámbrico aragonés. Taxonomía y bioestratigrafía. O. Martínez-

Montero. ★ El registro fósil de los Crustacea: apuntes sobre su origen y evolu-

ción. A. Pardo & L. Bolea. ★ Arácnidos fósiles (con exclusión de arañas y escor-

piones). J. A. Dunlop. ★ El registro fósil de los escorpiones: entre el agua y la

tierra. A. Melic. ★ La historia geológica de las arañas. Paul A. Selden. ★ El registro fósil de un grupo heterogéneo: Myriapoda. A. Melic

& D. Grustán. ★ Origen y diversificación de los insectos. Su registro fósil. X. Martínez-Delclos. ★ Yacimientos con insectos fósiles de

Aragón (España). E. Peñalver. ★ Los insectos en ámbar. A. Arillo. ! Notas breves: los insectos del ámbar según Marcial. ★ Notas bre-

ves: Algunos artrópodos del ámbar Báltico. J. García Carrillo. ★ Notas breves: Las Petrificaciones. A. Melic y P. Fernández. ★ Técnicas

y métodos de obtención, preparación, conservación y estudio de insectos fósiles. E. Peñalver. ★ Entomología del Cuaternario. R. Angus

& I. Ribera. ★ Arqueo-entomología: cuando los insectos fósiles contribuyen al conocimiento de nuestro pasado. P. Moret. ★ La crono-

diversidad biológica. A. Melic & I. Ribera

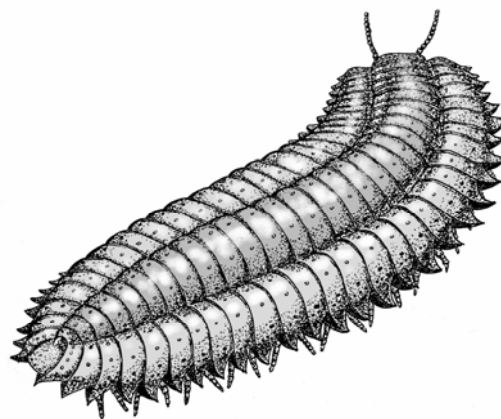


Fig. Reconstrucción hipotética de un artropleúrido (*Arthropleura* sp.), 'miriápodo' gigante de posición sistemática incierta, con una longitud superior a 1,5 m y una anchura de unos 45 cm (Carbonífero) (de Melic & Grustán, nº 12).