

MODIFICACION DE LAS COMUNIDADES DE SCARABAEOIDEA COPROFAGOS (COLEOPTERA) EN PASTIZALES DE ALTURA DEL SISTEMA CENTRAL IBERICO (ESPAÑA) A LO LARGO DE UN GRADIENTE ALTITUDINAL

Jorge M. Lobo

Museo Nacional de Ciencias Naturales
U.E.I. de Entomología. (C.S.I.C.)
c/ José Gutiérrez Abascal 2. 28006, Madrid. ESPAÑA

RESUMEN

Se analizó el efecto producido por una moderada variación altitudinal (500 m), sobre las comunidades de Scarabaeoidea coprófagos de los pastizales de altura del Sistema Central Ibérico. Conforme aumenta la altitud, disminuye la riqueza de estas comunidades. Esta disminución es mucho más acusada en la vertiente cálida meridional que en la septentrional, debido a que sus pastizales están habitados por un número mayor de especies con poblaciones escasas, que son incapaces de colonizar los pastizales de mayor altura. Entre estas especies destacan las que pertenecen a la familia Scarabaeidae. Por el contrario, no puede decirse que exista un gradiente altitudinal evidente respecto a la abundancia. Las comunidades de la vertiente septentrional, que poseen un menor número de especies, tienen en cambio biomásas superiores y abundancias similares. Estos resultados podrían ser consecuencia de un mecanismo compensatorio para adecuar las poblaciones a los recursos disponibles.

Palabras Clave: Distribución altitudinal, escarabajos coprófagos, Scarabaeoidea, península Ibérica.

ABSTRACT

"Modification in the dung beetles communities on highland grasslands of the Iberian Central System (Spain) along an altitudinal gradient". The effect of a moderated altitudinal

variation (500 m) on the dung beetle communities is studied in highland grasslands of the Iberian Central System. The more is the altitude the less is the richness of these communities. This decrease is more important in the warm south slope stations than in the north slope stations, since south slope grasslands are inhabited for a larger number of species with small populations, which are unable to colonize grasslands of the highest altitude. The Scarabaeidae species are the principal component of this latter group. However there is not an altitudinal variation in the abundance. In addition, north-slope dung beetle communities have a lesser number of species, but similar number of individuals and larger biomass. These results are in accordance with a density compensation pattern.

Key words: Altitudinal distribution, dung-beetles communities, Scarabaeoidea, Iberian peninsula.

INTRODUCCION

La modificación a lo largo de un gradiente altitudinal de diversos atributos de las comunidades, es un fenómeno frecuente y constatado en distintos grupos de insectos (McCoy, 1990). En los biomas templados, algunos trabajos han analizado la variación de la diversidad y la modificación de la composición faunística de las comunidades de Scarabaeoidea coprófagos con la altitud (Dzhambazishvili, 1973; Key, 1981; Avila & Pascual, 1988; Carpaneto, 1988; Lumaret & Stiernet, 1991; Lobo, 1992a; Martín-Piera *et al.*, 1993), aunque en pocas ocasiones los datos proceden de estudios con tamaños de muestra idénticos y comparables para todas las estaciones.

El objetivo de este trabajo es analizar la variación altitudinal de algunas características de las comunidades de Scarabaeoidea coprófagos, ubicadas en los pastizales de altura del Sistema Central Ibérico. Se estudia el efecto producido por un moderado gradiente altitudinal, sobre las comunidades establecidas en las dos vertientes de un macizo montañoso, a fin de comparar los resultados obtenidos con los de otras investigaciones similares.

METODOLOGIA

El área de muestreo elegida posee, aproximadamente, una superficie de 100 km². Se trata de una serie de pastizales naturales por encima de los 1 500 m de altitud, situados en el Macizo Central de Gredos (Sistema Central Ibérico, España). En esta área se eligieron cinco estaciones de muestreo en un transecto Norte-Sur, desde la población de Hoyos del Espino hasta Candeleda (Avila): 1 500 y 1 740 metros en la vertiente norte, 1 500 y 1 720 metros en la vertiente sur y 2.000 metros en la misma cima denominada Puerto de Candeleda. En cada una de estas cinco estaciones, se realizaron seis muestreos en las siguientes fechas: del 22 al 24 de septiembre y del 28 al 30 de octubre de 1984; del 1 al 3 de mayo, del 11 al 13 de junio, del 22 al 24 de Julio y del 21 al 23 de agosto de 1985. Cada uno de los muestreos consistió en la disposición de 3 boñigas (excremento vacuno) construidas artificialmente (1.5 kg) en cada estación de muestreo, lo que hace un total de 15 boñigas por fecha. Las boñigas situadas en cada estación estaban separadas 10 metros entre ellas, mientras que entre las cinco zonas de muestreo existía una separación media de 2.5 km.

Tras dos días completos de permanencia en el campo, se recogían las boñigas, junto con los 5 primeros centímetros de suelo. Si existían galerías bajo ellas, se cavaba el suelo hasta encontrar los ejemplares. La extracción de la fauna contenida, se realizaba mediante el desmenuzamiento e inmersión de las boñigas en una disolución sobresaturada de agua y sulfato de magnesio o sal común (Laurence, 1954). Después, los restos se rociaban con benceno, con el fin de hacer visibles los ejemplares de menor tamaño (Southwood, 1966).

La biomasa total se calculó teniendo en cuenta los pesos secos medios estimados para algunas especies y los valores de las rectas de regresión entre la longitud y el peso seco medio de las especies ofrecidos por Lobo (1993). Por último, el criterio sistemático adoptado para la determinación del material es el propuesto por Baraud (1977) y

Paulian & Baraud (1982) para los Scarabaeidae, Dellacasa (1983) para los Aphodiidae y Zunino (1984) para los Geotrupidae, que se corresponde con el catálogo de Veiga & Martín Piera (1988).

En las comunidades de Escarabeidos coprófagos del sur de Europa, y por tanto también en las comunidades de la Península Ibérica, existe una marcada estacionalidad (Lumaret & Kirk, 1991; Lobo, 1992a), de modo que tanto el número de especies como la abundancia total varía mucho a lo largo del año. Como consecuencia, los seis tripletes de boñigas colocados en cada una de las cinco estaciones de muestreo, no pueden considerarse como repeticiones para un análisis estadístico.

RESULTADOS

Comparando el número total de especies capturadas en cada una de las cinco zonas (figura 1 y cuadro I), podemos observar que un incremento de la altitud, tanto en la vertiente meridional como en la vertiente septentrional, produce una disminución de la riqueza faunística, y que la caída del número de especies con la altura se muestra más acusada en la vertiente meridional. La realización de una prueba de Kolmogorov-Smirnov (Siegel, 1956) nos permite constatar que la variación del número de especies por estación se aleja significativamente de lo que sería esperable por azar ($D = 0.103^{**}$, $n = 161$). Este resultado es lógico, ya que tanto el cambio de vertiente como la altura deben afectar al número de especies. Los valores del coeficiente de correlación de Pearson (r , Sokal & Rohlf, 1981) entre la altura y el número de especies recolectadas en cada localidad son altos y negativos, aunque no llegan a ser significativos debido al escaso número de datos que pueden entrar en cada cálculo: $r = -0.945$ para la vertiente septentrional y $r = -0.993$ para la vertiente meridional ($P_{0.05} = 0.997$, $g/ = 1$).

Cuadro 1

Número de ejemplares capturados de las distintas especies en las cinco estaciones de muestreo. VN = Vertiente Norte, VS = Vertiente Sur.

ESPECIES	Altitud en metros	ESTACIONES				
		1500 VN	1740 VN	2000	1720 VS	1500 VS
<i>Geotrupes ibaricus</i> Beraud, 1958		43	40	15	27	38
<i>G. mutator</i> Marsham, 1802		19	4	2	0	1
<i>G. stercorarius</i> (L., 1758)		42	14	10	2	1
<i>Seicotruxes niger</i> (Marsham, 1802)		1	0	0	1	2
<i>Gymnopleurus flagellatus</i> (Fab., 1787)		0	0	0	1	1
<i>Scarabeus (Araucherus) leithcollii</i> L., 1787		0	0	0	1	1
<i>Copris lunaris</i> (L., 1758)		74	2	0	8	10
<i>Euoniticellus fulvus</i> (Gozze, 1777)		73	34	30	38	82
<i>E. pallipes</i> (Fab., 1781)		0	0	0	0	1
<i>Euonthophagus amyntae</i> (Olivier, 1789)		0	0	1	1	1
<i>Caccobius schreiberi</i> (L., 1787)		3	0	0	4	8
<i>Onthophagus (Onthophagus) laevis</i> (Schreber, 1759)		2	1	0	18	35
<i>O. (Furc)onthophagus furcatus</i> (Fab., 1781)		0	0	0	8	4
<i>O. (Paleo)onthophagus fracticornis</i> (Phe., 1790)		30	18	12	10	14
<i>O. (Paleo)onthophagus atriflora</i> (Scitbe, 1790)		74	158	96	599	349
<i>O. (Paleo)onthophagus grossepunctatus</i> Rehr., 1905		0	0	1	0	3
<i>O. (Paleo)onthophagus joannes</i> Gaján, 1953		1	0	1	130	5
<i>O. (Paleo)onthophagus formosus</i> (Fab., 1781)		0	22	172	140	285
<i>O. (Paleo)onthophagus stylocornis</i> Giesels, 1851		105	81	82	112	42
<i>O. (Paleo)onthophagus vacca</i> (L., 1787)		0	0	7	9	14
<i>O. (Paleo)onthophagus verticicornis</i> (Lach., 1781)		0	0	0	6	13
<i>O. (Paranit) punctatus</i> (Wegler, 1803)		1	0	0	0	0
<i>O. (Trich)onthophagus maki</i> (Wliger, 1803)		0	0	0	38	118
<i>Aphodius (Aphodius) bonvouloiri</i> Harold, 1880		2920	3749	802	64	24
<i>A. (Aphodius) scybalerus</i> (Fab., 1781)		3	4	0	0	14
<i>A. (Annoeci) elevatus</i> (Olivier, 1789)		0	0	0	1	1
<i>A. (Annoeci) trigelus</i> Brisout, 1886		0	1	0	0	0
<i>A. (Annoeci) annamitae</i> Beraud, 1982		1	0	0	0	4
<i>A. (Aphodius) conjugatus</i> (Panzer, 1795)		1	13	18	14	7
<i>A. (Aphodius) firmiterius</i> (L., 1758)		8	39	42	27	12
<i>A. (Aphodius) foetidus</i> (Herbst, 1783)		37	23	4	88	141
<i>A. (Bodilus) ictericus</i> (Lach., 1781)		28	5	0	0	4
<i>A. (Celaen)osternus granarius</i> (L., 1787)		0	2	0	8	1
<i>A. (Chal)othorax distinctus</i> (Müller, 1776)		34	54	23	3	2
<i>A. (Chal)othorax lineolatus</i> Wliger, 1803		0	0	0	3	4
<i>A. (Colob)opterus erraticus</i> (L., 1758)		0	0	0	1	4
<i>A. (Copr)imorphus scrutator</i> (Herbst, 1799)		3	4	8	44	105
<i>A. (Elymus) merdarius</i> (Fab., 1775)		41	1	0	3	5
<i>A. (Eu)roedelus coenosus</i> (Panzer, 1799)		28	0	0	1	0
<i>A. (Eu)roedelus rarus</i> Erichson, 1848		0	0	0	0	1
<i>A. (Mecyn)odes sibiricus</i> Waltl, 1835		0	0	0	0	1
<i>A. (Melin)opterus conspurcus</i> Cresson, 1799		0	0	0	24	0
<i>A. (Melin)opterus sphaerellus</i> (Panzer, 1798)		3044	1039	235	892	378
<i>A. (Nir)bus atkinsi</i> Panzer, 1823		844	1814	3859	449	98
<i>A. (Nir)bus contaminatus</i> Herbst, 1873		1632	7186	4779	7033	8068
<i>A. (O)tophorus haemorrhoidalis</i> (L., 1758)		5	0	0	3	5
<i>A. (S)igorus porcus</i> (Fab., 1782)		3	0	1	0	0
<i>A. (Teuch)estes fossor</i> (L., 1758)		2	0	0	0	4
<i>A. (Trich)onotulus scrofa</i> (Fab., 1787)		11	3	2	5	3
<i>Hepta)ulcus testudinarius</i> (Fab., 1775)		2	0	0	0	0
ABUNDANCIA TOTAL		8011	14109	10199	9815	9919
NUMERO DE ESPECIES		32	26	23	37	44
HKIMASA (en gramos, peso seco)		99.7	90.3	47.8	53.4	80.1

Modificación de comunidades de Scarabaeoidea coprófagos en pastizales de altura

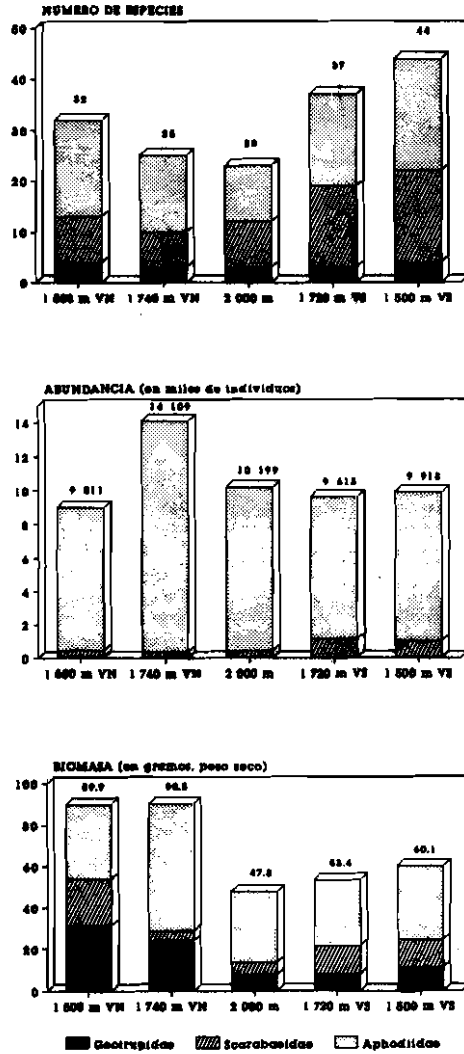


Figura 1

Número de especies capturadas (riqueza), abundancia y biomasa en cada una de las cinco estaciones de muestreo. Los totales se han desglosado según las tres familias de Scarabaeoidea coprófagos. VN = vertiente norte, VS = vertiente sur.

Con la altura la abundancia total no se modifica sustancialmente en ninguna de las vertientes (figura 1). Según la prueba de Kolmogorov-Smirnov, el número de individuos que aparece por estación también se aleja significativamente de lo que sería esperable por azar ($D = 0.037^{***}$, $n = 52852$), sobre todo debido al número de individuos capturados en la zona situada a 1 740 metros de la vertiente norte. En este caso, los valores del coeficiente de correlación de Pearson entre la altura y el número de individuos recolectadas en cada localidad no son estadísticamente significativos, pero además son muy bajos y positivos: $r = 0.200$ para la vertiente septentrional y $r = 0.540$ para la vertiente meridional. Sin embargo, los valores de la biomasa total capturada sí muestran correlaciones negativas y altas con la altura ($r = -0.872$ para la vertiente septentrional y $r = -0.992$ para la vertiente meridional). La biomasa calculada es inferior en las zonas de la vertiente meridional, de modo que ésta se reduce ostensiblemente cuando alcanzamos la zona de mayor altura desde la vertiente norte, pero no desde la vertiente sur (figura 1). De esta forma, en la vertiente meridional el número de especies disminuye con la altitud, pero la biomasa y la abundancia apenas varían. Por otro lado, en las estaciones ubicadas en la vertiente septentrional, las comunidades son menos ricas pero la biomasa total capturada parece muy superior.

La diversidad, medida mediante el índice de Shannon (H') disminuye con la altitud en la vertiente septentrional, pero aumenta en la vertiente meridional (figura 2). La equidad (E), medida por la razón modificada de Hill (Ludwig & Reynolds, 1988), presenta valores muy semejantes en las zonas de la vertiente norte y en la zona de mayor altura, pero es mucho más baja en las zonas de la vertiente sur.

Se establecieron categorías, según la abundancia total con que fueron capturadas las distintas especies en cada estación de muestreo (cuadro I): especies con poblaciones muy abundantes (más de 1000 individuos), especies abundantes (entre 500 y 1000 individuos), especies de abundancia moderada (entre los 100 y los 500 individuos), especies raras (entre los 100 y los 10 individuos) y especies muy raras (con

menos de 10 individuos). Como puede observarse en la figura 3, el porcentaje de especies muy abundantes y abundantes es mayor en las zonas septentrionales que en las meridionales. En estas zonas, sin embargo, hay más especies de abundancia moderada y muy raras.

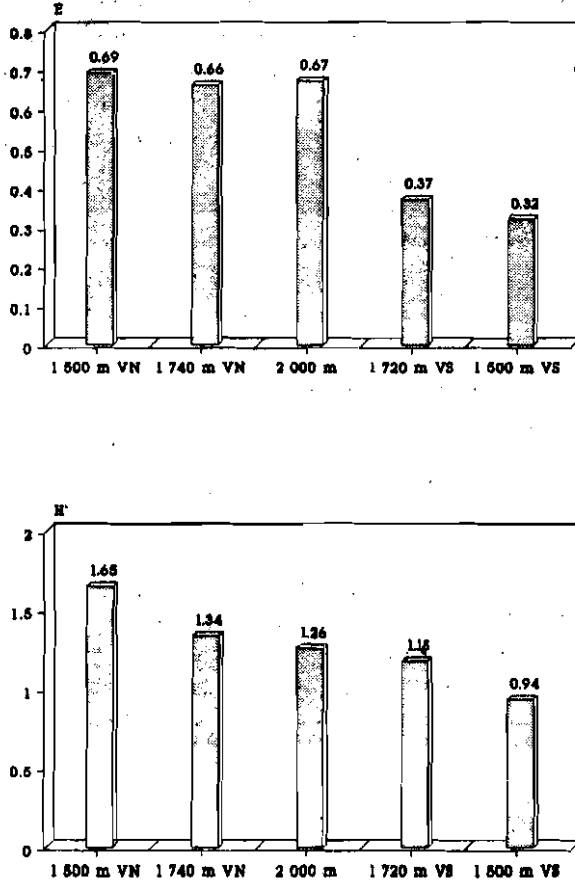


Figura 2

Valores del índice de diversidad de Shannon (H') así como de la equidad (E) medida por la razón modificada de Hill (Ludwig & Reynolds, 1988), para cada una de las estaciones de muestreo. VN = vertiente norte, VS = vertiente sur.

Para Hanski (1986) todas aquellas especies con menos de 0.5 individuos por bofuga, tienen altas probabilidades de extinción local. En nuestro caso, hemos considerado que una especie tiene poblaciones bien establecidas en una estación de muestreo, cuando ha sido capturada con abundancias diez veces superiores. Es decir, con 5 o más individuos por bofuga en alguno de los seis muestreos efectuados en esa localidad. Si tenemos en cuenta este criterio, aproximadamente la mitad de las especies que aparecen en las zonas septentrionales, tendrían poblaciones bien establecidas, mientras que en las zonas meridionales esas especies constituirían alrededor de un tercio del total (figuras 4 y 1). El número de especies con más de 5 individuos por bofuga (figura 4), no varía mucho entre las cinco zonas de estudio, sin embargo, el número de especies con menos de 5 individuos por excremento, es muy superior en las estaciones meridionales.

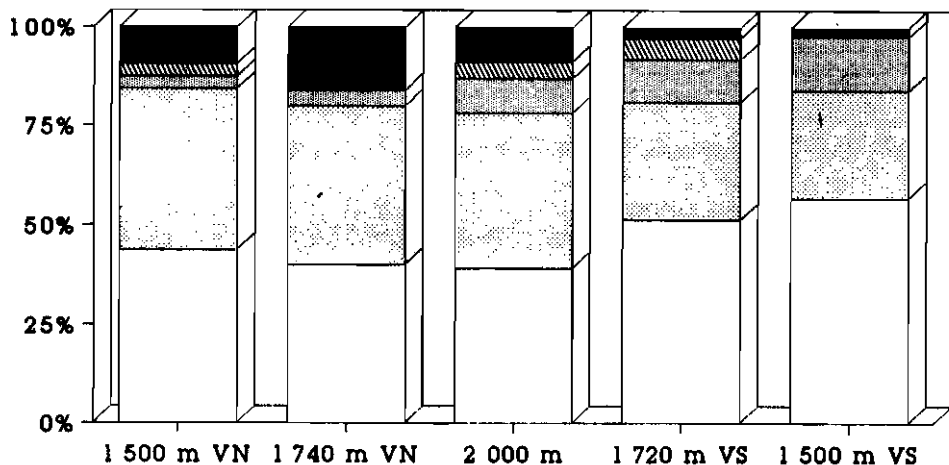
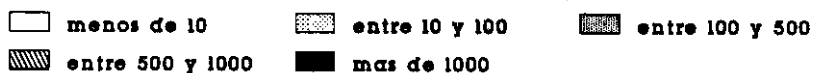


Figura 3

Porcentaje de especies que pertenecen a cinco categorías de abundancia sobre el total capturado en cada estación de muestreo. VN = vertiente norte, VS = vertiente sur.

A continuación se realiza un análisis desglosando los datos según las tres familias de Scarabaeoidea coprófagos: Scarabaeidae, Aphodiidae y Geotrupidae. Como puede verse representado en la figura 1, el número de especies de la familia Scarabaeidae es mayor en las dos estaciones de la vertiente sur (18 especies), que en las estaciones septentrionales (10 especies). Con la abundancia total de esta familia ocurre otro tanto (2086 individuos en las estaciones meridionales y 677 en las septentrionales), no así con la biomasa (26.9 g de peso seco en las estaciones meridionales y 27.4 g en las estaciones septentrionales), la cual es similar en ambas vertientes debido a que la biomasa de la estación septentrional de menor altura es muy elevada (22.4 g), por la aparición de una única especie de gran tamaño, que llega a representar el 77% de toda la biomasa de esta familia en la zona: *Copris lunaris*.

El número de especies de la familia Geotrupidae en cada una de las zonas es similar (3 ó 4 solamente), pero la abundancia y la biomasa de esta familia son superiores en las zonas septentrionales y disminuyen con la altura: 163 individuos y 55.5 g de peso seco en las estaciones septentrionales, 72 individuos y 19.1 g en las estaciones meridionales, y 27 individuos y 7.8 g en la estación ubicada a 2 000 metros.

El número de especies de la familia Aphodiidae disminuye con la altura (figura 1). En las estaciones meridionales, el número de especies recolectadas de esta familia es algo superior (24 especies por 21 especies en las estaciones septentrionales), pero en cambio su biomasa es muy similar en todas las zonas (entre 32 y 36 g), excepto en la situada a 1 740 metros en la cara norte (61.3 g), como consecuencia de la contribución de las especies otoñales que aparecen con grandes poblaciones. La abundancia de Aphodiidae tampoco difiere mucho según las distintas altitudes (entre los 8 463 y los 9 771 individuos), pero al igual que ocurre con la biomasa, es superior en la estación septentrional situada a 1 740 metros (13 737 individuos).

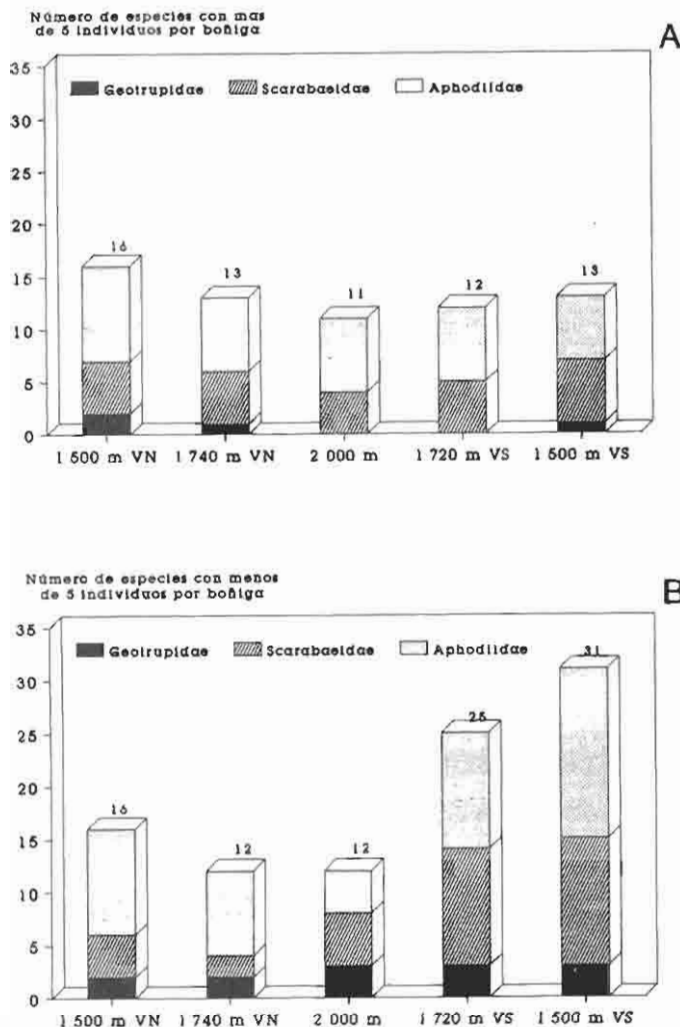


Figura 4

Número de especies con abundancias iguales o superiores a los 5 individuos por boñiga (A) y número de especies con abundancias inferiores a los 5 individuos por boñiga (B), en alguno de los muestreos efectuados en cada estación de muestreo. Los totales se han desglosado según las tres familias de Scarabaeoidea coprófagos. VN = vertiente norte, VS = vertiente sur.

El número de especies de las tres familias que podríamos considerar bien establecidas en el área (con abundancias mayores que los 5 individuos por boñiga), no varía mucho entre las cinco estaciones de muestreo (figura 4). Destaca, sin embargo, que en la estación meridional de menor altura, los Scarabaeidae llegan a tener tantas especies como los Aphodiidae (figura 4). Por lo que respecta a las especies con menos de 5 individuos por boñiga, resulta notable la gran contribución de la familia Scarabaeidae en las zonas meridionales y de mayor altura.

DISCUSION

Con un gradiente altitudinal muy poco acusado (tan sólo 500 metros), se ha establecido que, conforme se incrementa la altitud, disminuye el número de especies de Scarabaeoidea coprófagos que habita una comunidad local. Este no es un resultado infrecuente en insectos (McCoy, 1990) y sus causas pueden ser múltiples y variadas (Lawton *et al.*, 1987): reducción de la variedad de recursos o del tamaño del área con la altura, disminución de la productividad, sensibilidad ante el acortamiento del período climáticamente favorable que provoca un aumento de altura, etc. En nuestro caso, este descenso en la riqueza es del 48%, en los 500 metros de desnivel que separan la zona de menor altura meridional de la zona más elevada, pero resulta mucho menor (28%) en el caso de la vertiente septentrional.

En los trópicos, las comunidades de Scarabaeoidea coprófagos parecen manifestar disminuciones altitudinales de la riqueza parecidas a las que se dan en la vertiente meridional estudiada. Aunque los Scarabaeoidea no parecen alcanzar altitudes elevadas, en 800 metros de desnivel la riqueza disminuye aproximadamente un 50%, tanto en el Sudeste Asiático (Hanski & Krikken, 1991), como en el límite norte de América Central (Arellano Gámez, 1992). En Europa poseemos datos de los Alpes franceses (Lumaret & Stienet, 1991) y, aunque sus comunidades están compuestas por un número menor de especies, los

todas del género *Aphodius*: *A. affinis*, *A. contaminatus*, *A. sphacelatus* y *A. bonvouloiri*. Estas suponen el 93% de los individuos capturados a 1 500 metros y el 96% de los capturados a 1 700 metros. En la estación de máxima altitud son tres las especies muy abundantes (*A. affinis*, *A. contaminatus* y *A. bonvouloiri*), que representan el 93% de los ejemplares recogidos.

De este modo, habitar las cotas más elevadas de la sierra, parece que resulta problemático para muchas de las especies presentes en los pastizales de altura meridionales más cálidos. Este es un fenómeno similar al que se produce en los trópicos, en donde colonizar las zonas elevadas resulta mucho más difícil para las especies (Janzen, 1967). Estas comunidades meridionales están compuestas por un número superior de especies, debido a la presencia de más especies raras que, aunque abundantes a altitudes inferiores, no son capaces generalmente de colonizar las boñigas situadas a mayor altura. Un tercio de las especies de estas comunidades poseen abundancias inferiores a los 5 individuos por excremento y la desaparición de estas especies es la causa principal de la disminución altitudinal de la riqueza.

La abundancia total, en cambio, no se modifica tanto, ni entre ambas vertientes ni con la altura (figura 1). Esto se debe a que es mayor el número de especies que poseen abundancias moderadas en las estaciones meridionales (figura 3). No puede decirse que exista un gradiente altitudinal evidente respecto a la abundancia, siendo el número de individuos capturados muy similar, a pesar de la oscilación de la riqueza. El mantenimiento de la abundancia total y la biomasa en las zonas de mayor altura, en donde la riqueza disminuye, ha sido observado en diferentes estudios (Lumaret & Stiernat, 1991; Hanski & Krikken, 1991; Hanski, 1983). En todos ellos, la dominancia se incrementa con la altura, en lo que parece ser un mecanismo compensatorio para adecuar las poblaciones a los recursos disponibles (Hanski & Cambefort, 1991a).

En nuestro caso este efecto compensatorio no sólo se observa en altura, sino también con el cambio de vertiente, ya que las comunidades septentrionales que tienen un menor número de especies, poseen abundancias iguales o superiores a las de las comunidades meridionales. Las comunidades septentrionales tienen además biomásas superiores. Es decir, presentan una relación recurso/biomasa muy inferior. Ello se debe a la contribución de las especies de *Aphodius* muy abundantes y de los Geotrupidae de gran tamaño.

El número de especies y la abundancia de la familia Scarabaeidae es superior en las estaciones meridionales. Además, esta familia posee un número mayor de especies con poblaciones mal establecidas (menos de 5 individuos por excremento) en la vertiente meridional. Es decir, parece que los Scarabaeidae tienen más dificultades que las otras dos familias, a la hora de colonizar las estaciones con temperaturas medias inferiores. En el Macizo Central de Gredos, el decremento de la riqueza con la altura se produce, sobre todo, a costa de las especies con una distribución Euroturánico-Mediterránea, entre las que destacan los elementos que pertenecen a la familia Scarabaeidae (Lobo, 1992b). Estos hechos provocan la existencia, en el Sistema Central Ibérico, de un relevo altitudinal entre los tres grupos sistemáticos de Scarabaeoidea (Lobo, 1992a; Martín-Piera *et al.*, 1992). Este relevo altitudinal, podría aparecer también en otras regiones biogeográficas que han actuado como zonas de combinación faunística (Martín-Piera & Lobo, 1993) y sería similar al que se produce latitudinalmente (Hanski, 1986; Hanski & Cambefort, 1991b).

AGRADECIMIENTOS

Este trabajo estuvo financiado por los proyectos 1530/82 de la CAYCIT y PB82-0392 de la DGICYT.

REFERENCIAS CITADAS

- Arellano Gamez, L.. 1992. *Distribución y abundancia de Scarabaeidae y Silphidae* (Insecta: Coleoptera) en un transecto altitudinal en el estado de Veracruz. Tesis Grado de Biología. Univ. Nac. Aut. México (inédita), 139 pp.
- Avila, J.M. & Pascual, F.. 1988. Contribución al conocimiento de los escarabeidos coprófagos de Sierra Nevada. III. Distribución altitudinal y temporal. *Boll. Mus. reg. Sci. Nat. Torino*, 6 (1): 217-240.
- Braud, J.. 1977. Coléoptères Scarabaeoidea. Faune de l'Europe occidentale (Belgique, France, Grande Bretagne, Italie, Péninsule Ibérique). Toulouse IV suppl. *Plubs. Nouv. Rev. Ent.* 7(3): 1-352.
- Carpaneto, G. M.. 1988. Le comunita a Scarabaeoidei coprofagi di ambienti montani e culminali delle Dolomiti. *Studi Trentini di Scienze Naturali* 64: 285-318.
- Dellacasa, G. 1983. *Sistematica e nomenclatura degli Aphodiini Italiani* (Coleoptera Scarabaeidae: Aphodiinae). Museo Regionale di Scienze Naturali, Torino, 463 págs.
- Dzhambazishvili, Ya. S.. 1973. Vertical distribution of *Scarabaeidae* (Coleoptera) in Abkhazia. *Ent. Rev.*, 52(4): 552-554.
- Hanski, I.. 1983. Distributional ecology and abundance of dung and carrion-feeding beetles (*Scarabaeidae*) in tropical rain forest in Sarawak, Borneo. *Act. Zool. Fennica* 167: 1-45.
- Hanski, I.. 1986. Individual behaviour, population dynamics and community structure of *Aphodius* (*Scarabaeidae*) in Europe. *Acta Oecol. Oecol. Gener.* 7(2): 171-187.
- Hanski, I. & Cambefort, Y.. 1991a. Competition in dung beetles. págs., 305-329. *In: Dung Beetle Ecology*, I. Hanski & Y. Cambefort (eds.). Princeton University Press, New Jersey.
- Hanski, I. & Cambefort, Y.. 1991b. Species richness. págs., 350-365. *In: Dung Beetle Ecology*, I. Hanski & Y. Cambefort (eds.). Princeton University Press, New Jersey.
- Hanski, I. & Krikkan, J.. 1991. Dung beetles in tropical forest in south-east Asia. págs., 179-197. *In: Dung Beetle Ecology*, I. Hanski & Y. Cambefort (eds.). Princeton University Press, New Jersey.
- Janzen, D. H.. 1967. Why mountain passes are higher in the tropics? *Am. Nat.* 101: 233-249.
- Key, R.S.. 1981. Cluster analysis of dung inhabiting beetle communities from different altitudes in Jostedal, South-West Norway. *Fauna norv. Ser. B* 29: 24-33.
- Laurence, B.R.. 1954. The larval inhabitants of cow pats. *J. Anim. Ecol.* 23: 234-260.
- Lawton, J. H., MacGarvin, M. & Heads, P.A.. 1987. Effects of altitude on the abundance and species richness of insect herbivores on bracken. *J. Anim. Ecol.*, 56: 147-160.
- Lobo, J. M.. 1992a. *Biogeografía y Ecología de los Coleópteros coprófagos en los pastizales alpinos del Macizo Central de Gredos* (Coleoptera, Scarabaeidae). Tesis

- ' Doctoral (inérita). Univ. Autón. Madrid, 456 pp.
- Lobo, J. M.. 1992b. Biogeografía de los *Scarabaeoidea* coprófagos (Coleoptera) del Macizo Central de Gredos (Sistema Central Ibérico). *Ecol. Mediterranea* 18: 1-20.
- Lobo, J. M.. 1993. Estimation of dung beetle biomass (Coleoptera: Scarabaeoidea). *Eur. J. Entomol* 90 (en prensa).
- Ludwig, J. A. & Reynolds, J. F.. 1988. *Statistical Ecology. A primer on methods and computing*. John Wiley & Sons. New York, 337 pp.
- Lumaret, J. P. & Kirk, A. A.. 1991. South temperate dung beetles. págs., 97-115. En *Dung Beetle Ecology*, I. Hanski & Y. Cambefort (eds.). Princeton University Press, New Jersey.
- Lumaret, J. P. & Stjernat, N.. 1991. Montane dung beetles. págs., 242-254. En *Dung Beetle Ecology*, I. Hanski & Y. Cambefort (eds.). Princeton University Press, New Jersey.
- Martín-Piera, F. & Lobo, J. M.. 1993. Altitude distribution patterns of copro-necrophage Scarabaeoidea (Coleoptera) on a Veracruz (Mexico) mountain. *Col. Bull.*, (en prensa).
- Martín-Piera, F., Veiga, C. M. & Lobo, J. M.. 1993. Ecology and biogeography of dung-beetle communities (Coleoptera, Scarabaeidae) in an Iberian mountain range. *J. Biog.*, (en prensa).
- McCoy, E. D.. 1990. The distribution of insects along elevational gradients. *Oikos*, 58: 313-322.
- Paulian, R. & Baraud, J.. 1982. *Faune des Coléoptères de France. I, Lucanoidea et Scarabaeoidea*. Encyclopédie entomologique 43. Lechevalier. París, 477 pp.
- Siegel, S.. 1956. *Estadística no paramétrica*. Trillas, Mexico, D.F. (1972), 344 pp.
- Sokal, R. R. & Rohlf, F. J.. 1981. *Biometry*. W.H. Freeman & Co.. San Francisco, 859 pp.
- Southwood, T. R. E.. 1966. *Ecological methods with particular reference to the study of insect populations*. Methuen, Londres, 391 pp.
- Veiga, C. M. & Martín-Piera, F.. 1988. *Las familias, tribus y géneros de los Scarabaeoidea (Col.) Ibero-baleares*. Cátedra de Entomología, Universidad Complutense, Madrid, 88 pp.
- Zunino, M.. 1984. Sistematica generica dei Geotrupinae (Coleoptera, Scarabaeoidea : Geotrupidae), filogenesi della sottofamiglia e considerazioni biogeografiche. *Boll. Mus. Sci. Nat. Torino* 2(1): 9-162.