

Tamaño corporal y composición de la fauna ibérica de *Scarabaeoidea* coprófagos (Insecta, Coleoptera)

Jorge M. Lobo

Museo Nacional de Ciencias Naturales. UEI de Entomología. (CSIC). c/ José Gutiérrez Abascal, 2. 28006 Madrid

Key words: body size, dung-beetles, Iberian faunistic composition, *Scarabaeoidea*.

Abstract. *Body size and the iberian dung beetles (Coleoptera, Scarabaeoidea)* Body size measurements have been used in a study of the composition of the iberic *Scarabaeoidea* coprophage fauna. Although the number of iberic species with relatively small body size is much greater, the majority of iberic genera are of a larger average body size. The number of world species of the iberic genera, and the proportion of species present in the Iberian Peninsula, is also a function of average body size. These facts seem to point to rates of speciation, extinction and evolutionary permanence being functions of the body size of the phyletic lines which constitute today's iberic *Scarabaeoidea* coprophage fauna.

Resumen. Se ha examinado la composición ibérica de los *Scarabaeoidea* coprófagos teniendo en cuenta el tamaño corporal. Aunque el número de especies ibéricas de menor tamaño relativo es mucho mayor, la mayoría de los géneros ibéricos tienen un tamaño corporal medio superior. El número de especies mundiales de los géneros ibéricos y la proporción de especies presentes en la península sobre el total, es también diferente según el tamaño corporal medio. Por todo ello, se estima probable que han debido de existir tasas de especiación, extinción y permanencia evolutiva diferentes, según el tamaño corporal de las líneas filéticas que constituyen la actual fauna ibérica de *Scarabaeoidea* coprófagos.

Introducción

Se han establecido relaciones entre el tamaño corporal y muy diversas características biológicas (ver, por ejemplo: Brown 1984, Brown & Maurer 1986, Gaston 1988, Leigh 1981 o Schoener 1983). En realidad, el tamaño de los organismos es siempre un atributo a considerar, a la hora de comprender la ecología de una especie (Southwood 1977) o la estructura y funcionamiento de las comunidades (Fowler & MacMahon 1982). De esta manera, considerando el tamaño corporal, el presente trabajo pretende examinar la composición actual de la fauna ibérica de un grupo de coleópteros (los *Scarabaeoidea* coprófagos), al objeto de comprobar si emerge algún patrón con sentido biológico y/o evolutivo.

Metodología

Para este trabajo se ha tenido en cuenta el catálogo recientemente elaborado por Veiga & Martín Piera (1988). El tamaño medio aproximado de las especies es el consignado en las obras de Bagueña Corella (1967), Baraud (1977) y Dellacasa (1983), y el número mundial de especies de cada género ha sido tomado de Cambefort (1991), Dellacasa (1987) y Zunino (1984). Para establecer el tamaño corporal medio de cada uno de los géneros ibéricos se ha tenido en cuenta, a su vez, el tamaño medio de todas las especies ibéricas de ese género.

En un análisis como este, siempre se puede aducir que no hay constancia de que los grupos sistemáticos comparados (en este caso géneros) sean monofiléticos y que, por tanto, cualquier comparación entre ellos esta sujeta a error. Ello es cierto, pero las especies de un mismo género comparten un determinado «plan morfoestructural» y debido a ello es más probable que tengan una historia evolutiva compartida. La realización en el futuro de estudios sistemático-filogenéticos permitirá nuevas aproximaciones al tema.

Resultados

Al contrario que en el norte de Europa en donde domina la familia *Aphodiidae* (Hanski 1986), las tres familias de *Scarabaeoidea* coprófagos (*Scarabaeidae*,

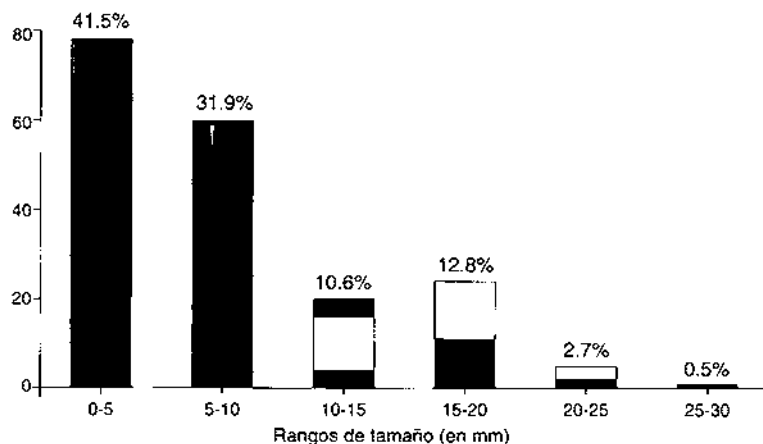


Figura 1. Distribución del número de especies de *Scarabaeoidea* coprófagos ibéricos de las tres familias según su tamaño corporal y porcentaje que supone cada clase de frecuencia sobre el total de las especies ibéricas. (■) *Scarabaeidae*, (□) *Geotrupidae*, (■) *Aphodiidae*.

Figure 1. Distribution of number of Iberian *Scarabaeoidea* species of the three families according to body size and their frequency of occurrence as a percentage of the whole of the Iberian species. (■) *Scarabaeidae*, (□) *Geotrupidae*, (■) *Aphodiidae*.

Aphodiidae y *Geotrupidae*) son relevantes en las comunidades ibéricas de estos hábitats efímeros, aunque las dos últimas sólo tienen especies coprófagas dentro de las subfamilias *Aphodiinae* y *Geotrupinae*. En más del 73% de las especies ibéricas sus individuos tienen menos de 10 mm de tamaño medio y las 3/4 partes de ellas son *Aphodiinae* (figura 1). Sin embargo, de los 22 géneros de *Scarabaeoidea* coprófagos, sólo 7 tienen especies cuyos individuos poseen tamaños medios inferiores a los 10 mm (los 3 géneros de *Onthophagini* y los 4 de *Aphodiinae*, ver Veiga & Martín Piera 1988). Las especies de gran tamaño son siempre *Scarabaeidae* y *Geotrupinae*.

Como se observa en la figura 2a, entre las especies ibéricas de *Scarabaeoidea* coprófagos no hay géneros que tengan pocas especies a nivel mundial en las cuales el tamaño medio sea pequeño, ni géneros de gran tamaño relativo que posean mundialmente muchas especies. Ahora bien, entre los géneros con una mayor proporción de especies en la Península Ibérica, destacan aquellos cuyas especies poseen un tamaño corporal mayor (figura 2b). Parece así que las líneas filéticas con especies de gran tamaño generalmente se encuentran menos diversificadas mundialmente, pero suelen estar, sin embargo, mejor representadas en un territorio tan concreto como la Península Ibérica.

Discusión

La interpretación de unos resultados como estos es siempre arriesgada y controvertida. La «regla de Cope» (Newell 1949, Stanley 1973) mantiene que, dentro de una línea filogenética, hay una tendencia general hacia el aumento del tamaño corporal a lo largo del tiempo evolutivo. De esta manera, los taxa de mayor antigüedad tendrían generalmente una mayor proporción de especies de gran tamaño. Además, se supone que las especies de gran tamaño poseen una mayor capacidad competitiva (Brown & Maurer 1986, Schoener 1983), lo cual puede ser especialmente cierto en el caso de los *Scarabaeoidea* coprófagos (Bartholomew & Heinrich 1978, Hanski & Cambefort 1991). Estas son razones que avalarían la permanencia evolutiva de las especies de mayor tamaño corporal y su primacía en las comunidades actuales.

Paradójicamente, sin embargo, en el análisis de cualquier comunidad, la regla es que existan muchas más especies de pequeño tamaño. Las razones para explicar un patrón como éste aducen que la selección natural favorece las especies con ciclos biológicos cortos (y, por tanto, con menores tamaños corporales), ya que estos procuran una superior plasticidad genética y una mayor tasa de especiación (Huston 1979; Marzluff & Dial, 1991). Además, aunque el tema sea controvertido (Tracy & George 1992), se supone que las especies de gran tamaño tienen una mayor tasa de extinción (Fowler & MacMahon 1982, Leigh 1981), como consecuencia de que un mayor tamaño corporal suele estar relacionado con algunas características que favorecen la extinción (especialización ecológica, tiempos generacionales grandes o menores tamaños poblacionales). En resumen, aunque la

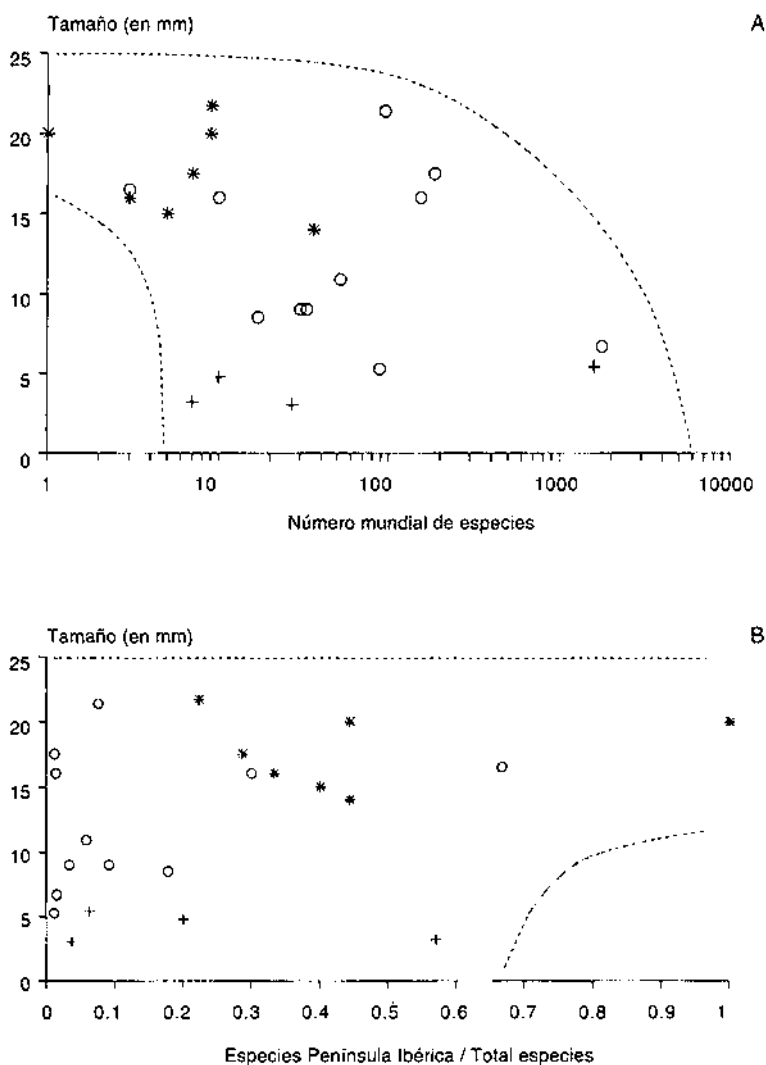


Figura 2. (A) Relación entre el tamaño corporal medio de los 22 géneros ibéricos de *Scarabaeoidea* coprófagos (Veiga & Martín Piera, 1988) y el número mundial de especies de esos géneros según Zunino (1984), Dellacasa (1987) y Cambefort (1991). (B) Relación entre ese mismo tamaño corporal y la razón entre el número de especies presentes en la Península Ibérica y el número mundial de especies de cada género.

(O) *Scarabaeidae*, (*) *Geotrupidae*, (+) *Aphodiidae*.

Figure 2. (A) The relation between the average body size of the 22 iberic *Scarabaeoidea* coprophagous genera (Veiga & Martín Piera, 1988) and the number of species worldwide of these genera according to Zunino (1984), Dellacasa (1987) and Cambefort (1991). (B) Relation between this same body size and the ratio between the number of species present in the iberian peninsula and the world-wide number of species of each genera. (O) *Scarabaeidae*, (*) *Geotrupidae*, (+) *Aphodiidae*.

evolución dentro de cualquier línea filogenética favorezca el incremento del tamaño corporal, la mayor probabilidad de extinción de las especies de gran talla y la superior tasa de especiación de las especies de pequeño tamaño, originaría la desigual frecuencia de especies según su tamaño corporal.

Así, la extinción y especiación diferenciales según el tamaño corporal, favorecerían la diversificación en aquellas líneas de pequeño tamaño. Ahora bien, si aquellas líneas filogenéticas de gran tamaño relativo no se extinguen totalmente, podría ocurrir que actualmente se observara la existencia de un número mayor de tales líneas, pero con pocas especies. De este modo, no sería extraño que en el análisis de cualquier taxocenosis apareciera: i) Un número mayor de especies con un pequeño tamaño relativo; ii) Muchas líneas filogenéticas con pocas especies, pero de tamaño corporal relativo grande, y iii) Pocas líneas filogenéticas con muchas especies que tendrían un tamaño corporal relativo pequeño.

Esto es lo que sucede entre los *Scarabaeoidea* coprófagos ibéricos: existe un número mayor de especies de pequeño tamaño corporal y los géneros cuyas especies son de gran talla son numerosos y no presentan en la actualidad muchas especies. Hay pocos «modelos morfoestructurales» caracterizados por una talla media pequeña, pero estos han sufrido una gran diversificación de especies. Mientras que hay una gran variedad de «modelos» caracterizados por una talla media grande, pero estos no presentan actualmente muchas especies. El hecho de que no haya géneros con especies ibéricas de pequeña talla que estén poco diversificadas, sería también un patrón esperable, ya que, como hemos visto, se supone que los taxones de pequeño tamaño tienden a poseer mayores tasas de especiación.

Es necesario precisar que la aparición de estas regularidades o patrones no dice nada acerca de la antigüedad evolutiva de las diferentes líneas filogenéticas o, en su caso, de los diferentes géneros o «modelos morfoestructurales». Para Fowler & MacMahon (1982) debe de existir una suerte de equilibrio evolutivo, de modo que la mayor probabilidad de extinción de las especies de gran tamaño se compense con una mayor tasa de creación de estas especies. Desde este supuesto, las especies de gran tamaño corporal serían generalmente más recientes en su cladogénesis. Tal vez, la debilidad del razonamiento esté en la inevitabilidad de un equilibrio evolutivo de este tipo. Otros argumentos hacen difícil relacionar el tamaño corporal con la antigüedad filogenética. Por ejemplo, si las líneas de pequeño tamaño tienen una mayor tasa de especiación (Huston 1979, Marzluff & Dial 1991), también es más probable que contengan especies filogenéticamente recientes. Otro factor influyente podría ser la heterogeneidad ambiental de un territorio y, por tanto, la existencia de zonas refugio durante los períodos de modificación ambiental. En este caso sería posible la subsistencia de especies de gran tamaño, ya que estas, aunque poseen una mayor probabilidad de extinción, serían competitivamente superiores en esos pequeños enclaves. Como se ve, hay que tomar con prudencia la asignación del atributo «antiguo» para un taxón, teniendo en cuenta sólo su tamaño corporal.

La composición de los *Scarabaeoidea* ibéricos atendiendo al tamaño corporal, revela que probablemente la mayoría de las líneas filogenéticas están consti-

tuidas actualmente sólo por algunas especies con individuos de gran tamaño. La modificación acelerada de las condiciones ambientales desde inicios del Terciario en nuestra península (Aguirre Enríquez 1986), puede haber provocado tasas importantes de extinción reciente, sobre todo en aquellas líneas con especies de gran tamaño. Pero también la heterogeneidad ambiental de este territorio puede haber propiciado el refugio y mantenimiento de algunas de las especies con más probabilidades de extinción, que pertenecían a líneas filogenéticas antiguas en la región. Tal vez por ello, sólo entre los géneros con un mayor tamaño corporal relativo aparecen altos porcentajes de especies en la península (figura 2b). Por otra parte, las cualidades ecofisiológicas de las especies de Escarabeidos de gran tamaño (Bartholomew & Heinrich 1978, Hanski & Cambefort 1991), podrían favorecer la colonización de nuevas áreas tras las modificaciones climáticas, con lo que algunas de estas especies podrían ser colonizadores recientes de la península. De este modo, un tamaño corporal mayor permitiría, tanto la colonización reciente de la península en épocas geológicas de cambio ambiental, como la permanencia evolutiva y la subsistencia en este territorio.

Profundizar acerca de la antigüedad de los *Scarabaeoidea* coprófagos en nuestra península, requiere la elaboración de estudios sistemáticos y biogeográficos. Sólo de este modo será posible establecer si el tamaño corporal de un taxón determinado ha podido facilitar, bien la colonización de la Península Ibérica en épocas geológicas recientes, bien su permanencia durante períodos geológicos prolongados. Lo que sí es posible asegurar es que, cuando se examine la estructura y composición actual de las comunidades de Escarabaeidos coprófagos y se considere el tamaño corporal, será necesario tener en cuenta que las características de estas comunidades pueden tener su origen en causas históricas y no en causas ecológicas recientes.

Agradecimientos

Este trabajo ha sido financiado por los proyectos 1530/82 de la CAICYT y PB87-0397 de la DGICYT. Agradezco al Dr. Mario Zunino sus críticas al manuscrito.

Bibliografía

- Aguirre Enríquez, E. 1986. Cambios en la corteza y envolturas terrestres al final del Cenozoico. In López-Vera (ed.). Quaternary climate in western Mediterranean. Universidad Autónoma de Madrid, pp. 423-439.
- Baguena Corella, L. 1967. *Scarabaeoidea* de la fauna ibero-balear y pirenaica. Inst. Esp. Ent., C.S.I.C., Madrid. 576 pp.
- Baraud, 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): 352 pp.
- Bartholomew, G.A. & Heinrich, B. 1978. Endothermy in african dung beetles during flight, ball making, and ball rolling. J. exp. Biol. 73: 65-83.

- Brown, J.H. 1984. On the relationship between abundance and distribution of species. *Am. Nat.* 124: 255-279.
- Brown, J.H. & Maurer, B.A. 1986. Body size, ecological dominance and Cope's rule. *Nature*, 324: 248-250.
- Cambefort, Y. 1991. Biogeography and Evolution. In I. Hanski & Y. Cambefort (ed.) *Dung Beetle Ecology*. Princeton University Press, New Jersey, pp. 51-67.
- Dellacasa, G. 1983. Sistematica e nomenclatura degli *Aphodiini* italiani (*Coleoptera Scarabaeidae: Aphodiinae*). Museo Regionale di Scienze Naturali, Torino. 463 pp.
- Dellacasa, M. 1987. Contribution to a world-wide catalogue of *Aegialidae*, *Aphodiidae*, *Aulonocnemidae*, *Termitotrogidae* (*Coleoptera, Scarabaeoidea*). *Boll. Soc. Ent. Ital.* (suppl.), 120 (1): 3-455.
- Fowler, C.W. & MacMahon, J.A. 1982. Selective extinction and speciation: their influence on the structure and functioning of communities and ecosystems. *Am. Nat.* 119: 480-498.
- Gaston, K. J. 1988. The intrinsic rates of increase of insects of different sizes. *Ecol. Entomol.* 14: 399-409.
- 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. 1991. Competition in dung beetles. In I. Hanski & Y. Cambefort (ed.) *Dung Beetle Ecology*. Princeton University Press, New Jersey, pp. 305-329.
- Huston, M. 1979. A general hypothesis of species diversity. *Am. Nat.* 113: 81-101.
- Leigh, E.G. 1981. The average life time of a population in a varying environment. *J. Theor. Biol.* 90: 213-239.
- Marzluff, J.M. & Dial, K.P. 1991. Life history correlates of taxonomic diversity. *Ecology*, 72: 428-439.
- Newell, N.D. 1949. Phyletic size increase. An important trend illustrated by fossil invertebrates. *Evolution* 3: 103-124.
- Schoener, T.W. 1983. Field experiments on interspecific competition. *Am. Nat.* 122: 240-285.
- Southwood, T.R.E. 1977. Habitat, the templet for ecological strategies? *J. Anim. Ecol.* 46: 337-365.
- Stanley, S.M. 1973. An explanation for Cope's Rule. *Evolution* 27: 1-26.
- Tracy, R.C. & George, T.L. 1992. On the determinants of extinction. *Am. Nat.* 139: 102-122.
- Veiga, C.M. & Martín Piera, F. 1988. Las familias, tribus y géneros de los *Scarabaeoidea* (Col.) ibero-baleares. Cátedra de Entomología, Universidad Complutense. 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.

Manuscrito recibido en junio de 1992