

EL RELEVO MICROSUCESIONAL ENTRE LOS SCARABAEOIDEA COPRÓFAGOS (COL.)

J. M. LOBO

Lobo, J.M., 1992. El relevo microsucesional entre los Scarabaeoidea coprófagos (Col.). *Misc. Zool.*, 16: 45-59.

The microsuccessional sequence among dung beetles Scarabaeoidea (Col.).— The successive appearance of fauna associated with the dispersion of an ephemeral food source, such as the droppings of large herbivorous mammals, is known as microsuccession or heterotrophic succession. The microsuccessive occurrence and permanence of dung-beetles (Scarabaeoidea) is studied under four different climatic conditions in the Central Massif of Gredos (Iberic Central System). The timing of successional mean occurrence and permanence for different species of dung-beetles depends, among other factors, on environmental temperature and species abundance. An increase in environmental temperature reduces the average occurrence and permanence times for any given species, while there seems to be a higher probability that individuals from more numerous populations will manage to colonize a given dung-pat. This faunistic group does not seem to select from among available dung pats according to quality criteria. It is supposed that any niche displacement in the microsuccessional dimension would require the modification of feeding habits due to the instability and rapid alteration of the excrement food source. This study provides empirical evidence and the basis for theoretical arguments against the existence of competitive exclusion and niche displacement in this dimension among coprophagous Scarabaeoidea.

Key words: Cow droppings, Dung beetles, Heterotrophic successions, Scarabaeoidea.

(*Rebut: 24 XI 92; Acceptació condicional 28 V 93; Acc. definitiva: 5 X 93*)

Jorge M. Lobo, U.E.I. de Entomología, Museo Nacional de Ciencias Naturales - CSIC, c/José Gutiérrez Abascal 2, 28006 Madrid, España (Spain).

Este trabajo fue posible realizarlo gracias a los proyectos 1.530/82 de la CAYCIT y PB87-0397 (Fauna Ibérica) de la DGICYT.

INTRODUCCIÓN

Se denomina microsucesión o sucesión heterotrófica, al relevo faunístico que se produce a medida que un recurso efímero, como las heces de los grandes herbívoros, se modifica en sus cualidades hasta homogeneizarse con el medio circundante (MARGALEF, 1977; HANSKI, 1987). Los estudios en torno a la microsucesión en heces suelen considerar a buena parte del total de la fauna coprófila y, en esos casos, se constata que existen dife-

rentes tiempos de colonización y permanencia relacionados, generalmente, con el espectro trófico (predador o coprófago) de los grupos taxonómicos considerados (MOHR, 1943; DESIÈRE, 1974, 1987; HANSKI & KOSKELA, 1977; KOSKELA & HANSKI, 1977; HANSKI, 1980a; LOBO, 1992a). Ésta es una consecuencia lógica de la dinámica entre recursos y consumidores, que se repite cuando se consideran las microsucesiones que tienen lugar en otros hábitats efímeros (PUTMAN, 1983).

Sin embargo, entre las especies coprófilas con similar tipo de alimentación, es más difícil la constatación de diferencias en la aparición y permanencia microsucesionales (HANSKI & KOSKELA, 1977; THOMÉ & DESIÈRE, 1979; HANSKI, 1980a; HOLTER, 1982). En este caso, la existencia de un relevo microsucesional entre las especies, significaría que la adaptación diferencial hacia heces de distinta edad y cualidades facilitaría la coexistencia de las especies y que la dimensión microsucesional resultaría efectiva a la hora de explicar la estructura de las comunidades coprófagas.

Los Scarabaeoidea coprófagos son, sin duda, el grupo taxonómico más diversificado y especializado en el consumo de heces (HALFFTER & EDMONS, 1982). Debido a la rapidez con que se modifican las condiciones físico-químicas y microambientales de las heces, el tiempo de duración microsucesional es siempre menor que el tiempo generacional de estas especies coprófagas, de tal modo que la modificación del momento de aparición microsucesional puede requerir cambiar el espectro alimentario. Por ello se ha propuesto que, entre los Scarabaeoidea coprófagos, las adaptaciones tendentes a propiciar una rápida colonización de las heces, deben de haber sido más importantes que las adaptaciones hacia los diferentes estados microsucesionales del recurso excremento (LOBO, en prensa). Además, también se supone que las condiciones ambientales han de ejercer una profunda influencia sobre el desarrollo y la preponderancia de los grupos taxonómicos que participan en estas microsucesiones, ello como consecuencia de la acción de los ritmos climáticos diarios y anuales sobre el rápido y corto proceso microsucesional (LOBO, en prensa). El presente estudio, centrado en una comunidad de escarabeidos de Europa meridional, tiene como objetivos: i. Conocer el grado de solapamiento entre las especies de

escarabeidos a lo largo de la microsucesión ii. Dilucidar la posible existencia de una segregación microsucesional en base a diferentes momentos de aparición o permanencia de las especies implicadas; iii. Averiguar si dichos tiempos de aparición y permanencia microsucesionales se modifican conforme varían las condiciones climáticas generales.

METODOLOGÍA

Se efectuaron dos estudios en pastizales de altura del Macizo Central de Gredos (Sistema Central Ibérico): uno del 10 al 23 de septiembre de 1984 y otro del 17 al 29 de julio de 1985. En cada uno de estos estudios se depositaron artificialmente 30 excrementos de vacuno de 1.000 ± 30 gr, en dos zonas de similares características e idéntica altitud (1.900m), pero con diferente exposición: el denominado Prado de las Pozas (U.T.M. 30TUK099608) situado en la vertiente norte, y las praderas altas de la Trocha Real (U.T.M.30TUK095576) en la vertiente sur. En cada caso, los excrementos se dispusieron de forma regular sobre un área de 2.000m^2 (50m x 40m), con una separación de 10 metros entre ellos. Una vez dispuestos, se recogían aleatoriamente dos excrementos a los siguientes intervalos de tiempo: 12 horas, 1, 2, 3, 4, 5, 6, 8, 10 y 12 días. Tanto el método de extracción de la fauna, como el cálculo de la biomasa de los ejemplares, están descritos en trabajos anteriores (LOBO, 1992a, 1993). Este tipo de muestreo no garantiza la captura de aquellas especies que ruedan un pedazo de excremento lejos de la fuente original (telecópridos). En los pastizales del Macizo Central de Gredos situados a 1.900m de altitud hay dos especies con este comportamiento (LOBO, 1992b): *Trypocopris pyrenaeus* (Charpentier, 1825) y *Gymnopleurus flage-lletus* (Fabricius, 1787). Aunque la primera

ha sido capturada en este estudio, es necesario considerar que estos datos impiden evaluar el papel de los escarabeidos telecópridos en el proceso microsucesional.

La definición pormenorizada de los índices y estadísticos utilizados se ha efectuado también en un trabajo anterior (LOBO, 1992a). En esencia, se ha utilizado el índice de Lewis (LEWIS, 1978) para medir la intensidad del cambio que tiene lugar entre dos momentos microsucionales. Este índice es independiente de la abundancia y la riqueza de la comunidad y su valor es cero cuando todas las especies varían a una idéntica tasa. Para cuantificar la variación microsucesional de cada una de las especies, se ha estimado la aparición media sucesional (AMS en adelante) tal y como lo realiza HANSKI (1980a). Este índice procura un valor que es el tiempo medio en que aparece una especie según la abundancia con que se captura en cada periodo considerado. Otra medida utilizada ha sido la amplitud de nicho (AN en adelante), según el índice propuesto por LEVINS (1968). El cálculo de esta medida ofrece una estimación del tiempo de permanencia microsucesional de cada taxon. Como técnica de clasificación de los inventarios surgidos en las muestras de diferentes edades se ha utilizado el Análisis de Agrupamiento, operando sobre una matriz de similitud entre las muestras de diferentes edades, calculada mediante la aplicación del porcentaje de disimilitud (PD) recomendado por BEALS (1984). La formación de los agrupamientos con esta matriz se ha realizado mediante la utilización de cuatro estrategias de agrupamiento diferentes (centroide no pesado, centroide pesado, flexible y grupo medio; LUDWIG & REYNOLDS, 1988) eligiendo para su representación, de entre todos, el dendrograma realizado con la última estrategia. Cuando los diferentes dendrogramas no eran iguales, los grupos formados que se mencionan en el texto

corresponden con los de más alto nivel comunes a las diferentes estrategias. También se han utilizado los índices de solapamiento de nicho específico y general propuestos por PETRAITIS (1979) y recomendados por LUDWIG & REYNOLDS (1988).

RESULTADOS

La tabla 1 muestra la abundancia de las especies de Scarabaeoidea que aparecen en los cuatro muestreos, así como los valores de AN, AMS y biomasa. Durante el muestreo de julio aparecen cuatro especies en la estación de muestreo septentrional, una sola de las cuales (*Aphodius bonvouloiri* Harold) supone el 99% de los ejemplares y el 94% de la biomasa total capturada. En cambio, en la estación meridional aparecen 19 especies con un reparto más equitativo de la abundancia total entre las especies, ello a pesar de haberse capturado casi la mitad de ejemplares que en la vertiente norte. Por esta razón los valores de diversidad y equitabilidad son los más elevados (tabla 2). *Euoniticellus fulvus* (Goeze, 1777), *Onthophagus similis* (Scriba, 1790), *O. lemur* (Fabricius, 1781), *O. vacca* (L., 1767) y *Aphodius bonvouloiri* son las cinco especies que pueden considerarse relevantes en estas comunidades meridionales (abundancia > 5% del total de individuos), a las que pueden sumarse las cuatro especies de Geotrupidae: *Geotrupes ibericus* Baraud, 1958, *G. stercorarius* (L., 1758), *Sericotrupes niger* (Marsham, 1802) y *Trypocopris pyrenaicus* (Charpentier, 1825) si tomamos como criterio la biomasa.

Durante los muestreos realizados en septiembre, destaca la pobreza faunística de las capturas (tabla 1). En la estación de la vertiente norte aparecen únicamente 27 individuos repartidos en cinco especies. Sólo *Onthophagus similis* alcanza una cierta abun-

Tabla 1. Abundancia de las especies de escarabeidos a distintos momentos tras la deposición de las heces (en días), durante los dos muestreos efectuados en julio y septiembre: AMS. Aparición media sucesional (días); AN. Amplitud de nicho (días); BIOM. Biomasa (peso seco, mg); S. Número de especies.

Abundance of dung beetle species extracted from droppings at different times (in days) during July and September: AMS. Successional mean occurrence (days); AN. Niche breadth (days); BIOM. Biomass (dry weight, mg); S. Number of species.

	Tiempo en días										Total	AMS	AN	BIOM
	1/2	1	2	3	4	5	6	8	10	12				
Julio, Vertiente Norte														
<i>Onthophagus similis</i>	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1,0	1,0	6,8
<i>Aphodius granarius</i>	0	0	2	0	1	0	0	0	0	0	3	2,7	1,8	9,4
<i>Aphodius bonvouloiri</i>	130	185	281	36	5	3	6	1	1	0	648	1,8	3,2	4.672,1
<i>Geotrupes ibericus</i>	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	1	3,0	1,0	264,0
Total	130	186	282	37	6	3	6	1	1	0	652	1,8	3,2	4.952,1
S	1	2	2	2	2	1	1	1	1	0	4			
Julio, Vertiente Sur														
<i>Euoniticellus fulvus</i>	5	0	5	1	17	0	0	0	0	0	28	3,2	2,3	462,0
<i>Euonithophagus amyntas</i>	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	2	0,8	2,0	48,7
<i>Onthophagus taurus</i>	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0,5	1,0	13,3
<i>Onthophagus vacca</i>	5	4	18	1	3	1	0	0	0	0	32	2,2	2,7	688,0
<i>Onthophagus maki</i>	4	4	0	0	0	0	0	0	0	0	8	0,8	2,0	73,6
<i>Onthophagus lemur</i>	23	6	26	3	1	4	0	0	0	0	63	1,9	3,1	783,1
<i>Onthophagus similis</i>	26	22	46	6	6	0	0	0	0	0	106	1,9	3,4	725,0
<i>Onthophagus stylocerus</i>	2	1	1	1	0	0	0	0	0	0	5	1,7	3,6	142,0
<i>Onthophagus joannae</i>	0	2	4	2	1	0	0	0	0	0	9	2,4	3,2	36,8
<i>Aphodius scrutator</i>	0	0	2	1	0	0	0	0	0	0	3	2,3	1,8	61,3
<i>Aphodius ictericus</i>	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	1	2,0	1,0	2,0
<i>Aphodius unicolor</i>	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	1	5,0	1,0	2,0
<i>Aphodius fimetarius</i>	0	0	0	1	0	2	1	0	0	0	4	4,8	2,7	26,7
<i>Aphodius bonvouloiri</i>	3	6	36	7	5	4	0	0	0	0	61	2,4	2,6	439,8
<i>Aphodius niger</i>	0	0	0	3	1	0	0	0	0	0	4	3,3	1,6	8,0
<i>Geotrupes ibericus</i>	0	1	2	0	1	0	1	0	0	0	5	3,2	3,6	1.320,0
<i>Geotrupes stercorarius</i>	0	0	1	0	2	1	0	0	0	0	4	3,8	2,7	1.264,0
<i>Sericotrupes niger</i>	0	0	2	0	0	0	0	0	0	0	2	2,0	1,0	456,0
<i>Trypocopris pyrenaesus</i>	0	3	0	2	0	0	0	0	0	0	5	2,1	1,9	870,0
Total	70	50	144	28	37	13	2	0	0	0	344	2,3	3,9	7.422,4
S	9	10	12	11	9	6	2	0	0	0	19			
Septiembre, Vertiente Norte														
<i>Onthophagus similis</i>	0	2	1	5	5	3	1	0	0	0	17	3,7	4,5	116,3
<i>Aphodius ictericus</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	1	10,0	1,0	2,0
<i>Aphodius unicolor</i>	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	1	4,0	1,0	2,0
<i>Aphodius bonvouloiri</i>	0	3	1	3	0	0	0	0	0	0	7	2,3	2,6	50,5
<i>Sericotrupes niger</i>	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1,0	1,0	228,0
Total	0	6	2	8	6	3	1	0	1	0	27	3,8	4,8	398,7
S	0	3	2	2	2	1	1	0	1	0	5			

Tabla 1 (cont.)

	Tiempo en días										Total	AMS	AN	BIOM
	1/2	1	2	3	4	5	6	8	10	12				
Septiembre, Vertiente Sur														
<i>Euoniticellus fulvus</i>	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	1	8,0	1,0	16,5
<i>Onthophagus similis</i>	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	1	5,0	1,0	6,8
<i>Onthophagus vacca</i>	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	1	4,0	1,0	21,5
<i>Onthophagus joannae</i>	0	1	3	0	0	0	1	2	0	0	7	5,2	3,3	28,7
<i>Aphodius frigidus</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	1	10,0	1,0	2,0
<i>Aphodius heydeni</i>	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	1	8,0	1,0	2,7
<i>Aphodius niger</i>	0	0	3	0	0	0	0	0	0	0	3	2,0	1,0	1,5
<i>Aphodius annamariae</i>	0	1	0	0	1	0	0	0	0	0	2	3,0	2,0	9,3
<i>Aphodius contaminatus</i>	0	0	0	0	2	0	0	0	0	2	4	9,3	2,0	15,4
<i>Aphodius bonvouloiri</i>	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	1	4,0	1,0	7,2
<i>Geotrupes ibericus</i>	2	0	2	0	2	1	0	0	1	0	8	4,7	4,6	2.112,0
<i>Geotrupes stercorarius</i>	0	0	1	0	1	0	0	0	0	0	2	3,0	2,0	632,0
Total	2	2	9	0	8	2	1	4	2	2	32	5,8	5,6	2.860,1
S	1	2	4	0	6	2	1	3	2	1	12			

Tabla 2. Temperatura ambiental media en °C (Tª Amb), riqueza (S), abundancia (N), biomasa en mg peso seco (B), aparición media sucesional (AMS), amplitud de nicho (AN), diversidad (N1) y equitabilidad (E) según HILL (1973), en cada uno de los cuatro muestreos realizados: JVS. Julio vertiente sur; JVN. Julio vertiente norte; SVS. Septiembre vertiente sur; SVN. Septiembre vertiente norte.

Environmental mean temperature in °C (Tª Amb), number of species (S), abundance (N), biomass in mg dry weight (B), successional mean occurrence (AMS), niche breadth (AN), diversity (N1) and evenness (E) according to HILL (1973), during two sampling periods and two sampling stations: JVS. July south slope; JVN. July north slope; SVS. September south slope; SVN. September north slope.

Muestreos	Tª Amb	S	N	B	AMS	AN	N1	E
JVS	20,7	19	344	7.422,3	2,3	3,9	10,2	0,84
JVN	19,6	4	652	4.952,1	1,8	3,2	1,3	0,46
SVS	17,7	12	32	2.860,1	5,8	5,6	2,2	0,59
SVN	16,6	5	27	398,7	3,8	4,8	2,7	0,79

dancia. En la vertiente sur, aunque aparecen 12 especies, la abundancia apenas se incrementa y no hay ninguna especie que pueda considerarse abundante, si bien *Geotrupes ibericus* supone el 74% de la biomasa capturada.

Los análisis de agrupamiento realizados con los inventarios surgidos de los cuatro estudios, sólo aportan alguna información cuando se consideran los datos del mes de

julio, ya que los grupos formados con los datos de los muestreos de septiembre, varían ostensiblemente según las medidas de similitud y las estrategias de agrupamiento utilizadas. Con los datos de julio obtenidos en la estación septentrional (fig. 1A), aparecen cuatro grupos evidentes que se ordenan según su edad. Las muestras hasta el segundo día son claramente similares, al tercer día los efectivos de *A. bonvouloiri* han decaído nota-

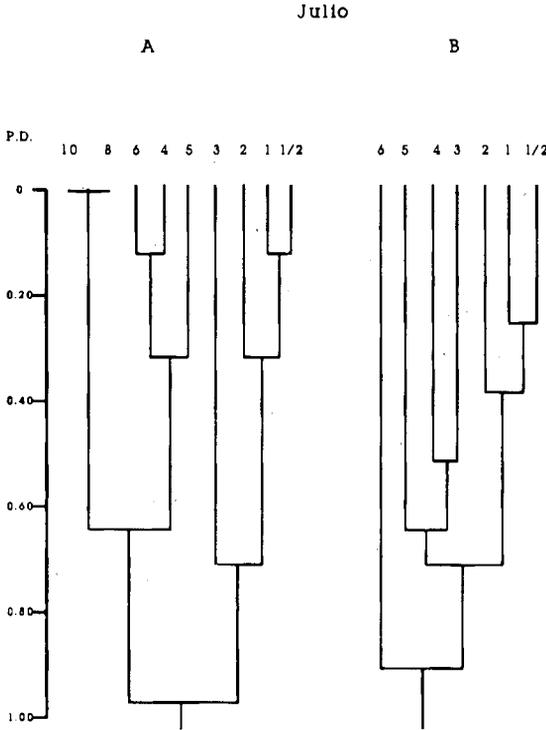


Fig. 1. Dendrogramas de similitud entre los inventarios recogidos a diferentes intervalos de tiempo (en días), utilizando PD (porcentaje de disimilitud, BEALS, 1984) y la estrategia del grupo medio (véase LUDWIG & REYNOLDS, 1988). A. Vertiente Sur; B. Vertiente norte.

Dendrograms of the clustering of 10 successional periods (in days), using PD (percent dissimilarity, BEALS, 1984) and group mean strategy (see LUDWIG & REYNOLDS, 1988). A. July south slope; B. July north slope.

blemente (AMS = 1,8 días) y después, hasta el sexto día, existen poblaciones escasas por lo que aparecen agrupadas las muestras de menor abundancia. Los análisis de agrupamiento realizados con los datos de la estación meridional durante julio son los más ilustrativos (fig. 1B). En ellos se forman siempre tres grupos, como consecuencia de la variación de la riqueza y la abundancia (fig. 2), en donde los días segundo y quinto aparecen como claras discontinuidades: al segundo día tiene lugar un incremento notable, tanto de la abundancia como de la riqueza, y al quinto día se produce la caída de ambos parámetros. La variación del índice de Lewis indica valores altos, es decir, cambios faunísticos intensos, en los periodos que tienen que ver con estos momentos de inmigración y emigración faunística (fig. 2).

Durante julio en la vertiente sur, no apare-

ce ninguna relación entre los valores de AN y AMS de las especies ($r=0,065$, n.s.). En realidad, la gran mayoría de las especies se concentran entre los 2-4 días de AMS y los 1,5-3,5 de AN. Tanto entre AN y abundancia, como entre AMS y abundancia tampoco se dan relaciones claras (fig. 3). Sin embargo, las cinco especies consideradas abundantes en este estudio muestran una correlación positiva entre AN y abundancia ($r=0,90$; $p<0,05$) y otra negativa entre AMS y abundancia ($r=-0,87$; $p=0,05$). Examinando los diagramas de colonización de esas mismas especies abundantes (fig. 4), vemos que todas ellas aparecen durante las primeras 12 horas de insolación y que entre el segundo y tercer día apenas existe inmigración, excepto en el caso de *Euoniticellus fulvus*. Además, las especies con menor abundancia, no muestran unos periodos de aparición diferentes a las

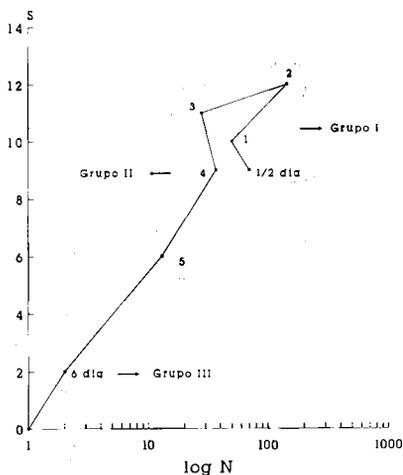
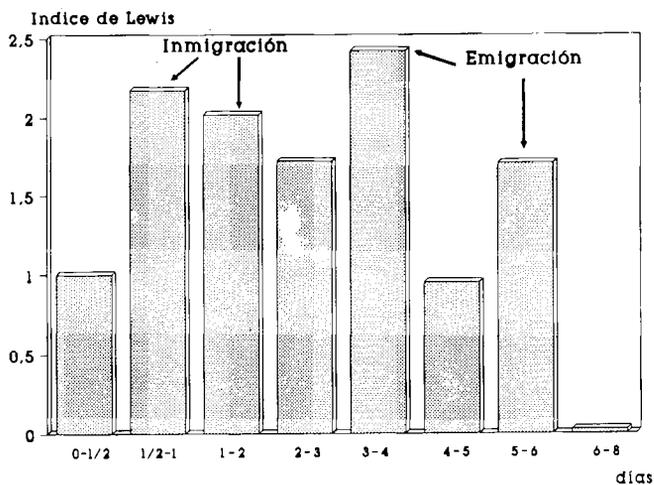


Fig. 2. Variación del índice de Lewis (LEWIS, 1978) y de la relación entre la abundancia ($\log N$) y el número de especies (S) de escarabeidos capturados a diferentes intervalos de tiempo (en días), tras la deposición de heces en el muestreo de julio en la vertiente sur.

Successional variation of Lewis index (LEWIS, 1978) and of the relation between abundance ($\log N$) and number of species (S) of dung beetles during July in the south slope station.

más abundantes. Independientemente del número de ejemplares, los individuos de todas las especies se capturan durante los primeros cinco días (véase tabla 1). En el resto de los muestreos realizados, la escasez de especies abundantes impide conocer si las relaciones entre AN, AMS y abundancia,

existen o no. Por otra parte, la única especie en la que podemos comparar con fiabilidad sus curvas de colonización es *Aphodius bonvouloiri* (fig. 5). Durante julio, la variación de la abundancia de esta especie en cada uno de los tiempos de captura considerados es significativamente diferente entre ambas

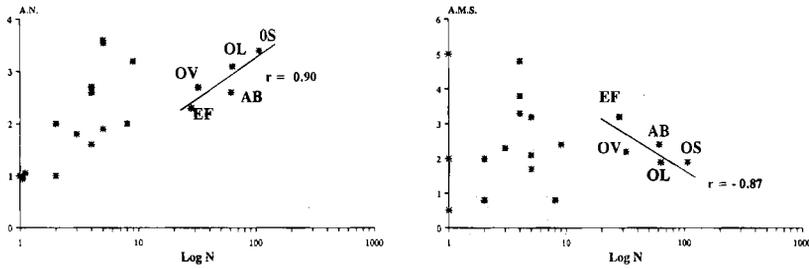


Fig. 3. Relación entre el logaritmo de la abundancia (log N) con la amplitud de nicho (AN) y la aparición media sucesional (AMS), en las especies de escarabeidos que aparecen en la zona meridional durante el muestreo de julio. Las cinco especies más abundantes están señaladas con sus iniciales de género y especie.

Relation between abundance (log N) and niche breadth (AN) and relation between abundance and successional mean occurrence (AMS) in dung beetles captured during July in the south slope station. The five most abundant species are marked with yours genera and specie abbreviations.

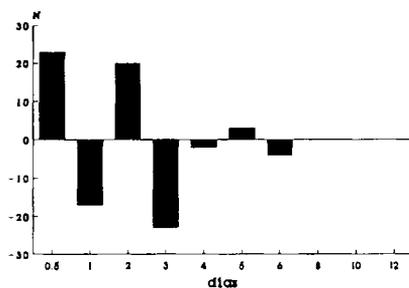
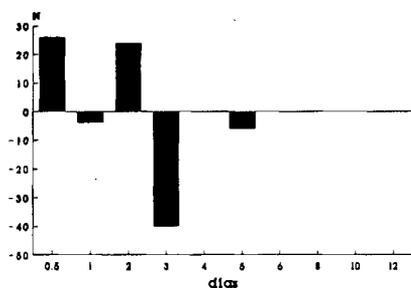
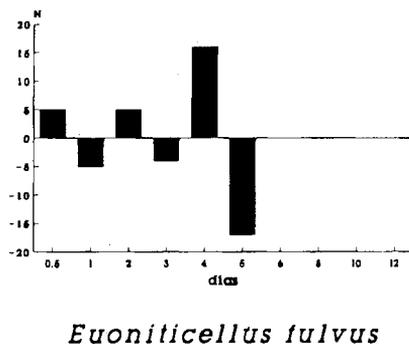
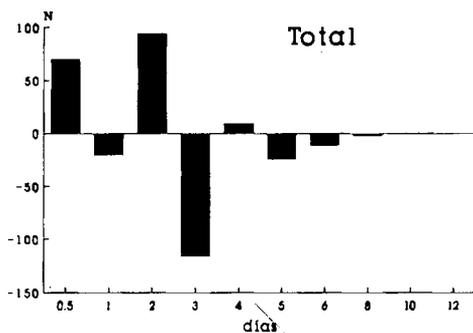
vertientes ($X^2=63,96$, $p<0,001$). En la vertiente septentrional, en donde es dominante, *A. bonvouloiri* aparece en los excrementos más tempranamente. Sin embargo, la emigración se produce mayoritariamente sobre el tercer día en ambos casos.

Averiguar el solapamiento general, requiere pocos ceros en los datos. Por ello, la medida de solapamiento general más fiable es la efectuada con los datos del estudio realizado durante julio en la vertiente sur que, aunque para las cinco especies abundantes ofrece un valor alto ($SG=0,845$), no llega a ser significativo ($V=97,36 > X^2=31,41$, véase LUDWIG & REYNOLDS, 1988), rechazándose la hipótesis nula que presupone un solapamiento general entre las especies tomando en consideración los diferentes tiempos microsucesionales. Sin embargo, los valores del solapamiento específico entre pares de especies son altos en algunos casos (tabla 3). La transformación de cada valor por $\log x+1$ permite que la mayoría de los solapamientos de nicho sean significativos estadísticamente, tanto si se consideran los solapamientos generales entre las cinco especies más abundantes o el total de especies,

como si se consideran los solapamientos específicos entre pares de especies.

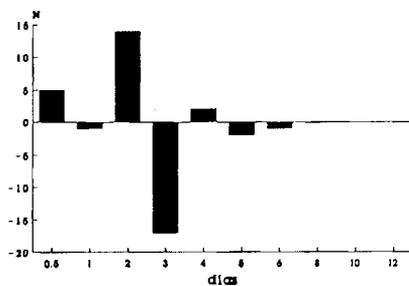
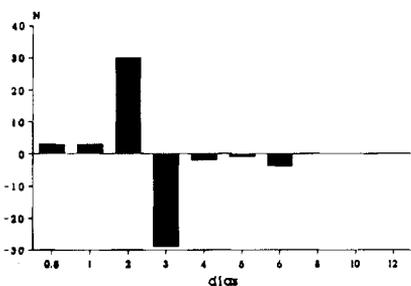
DISCUSIÓN Y CONCLUSIONES

El proceso microsucesional del recurso excremento puede subdividirse en una serie de fases, según la composición de la fauna de escarabeidos. Estas fases se aprecian como consecuencia de la variación de la abundancia y la riqueza, es decir, se deben a las modificaciones en las tasas de inmigración y emigración y no a un verdadero relevo microsucesional de especies. Sin embargo, aunque el solapamiento microsucesional es grande, la hipótesis nula de un solapamiento completo se ve rechazada en el único caso examinado, tanto entre las especies abundantes como entre todas las especies. Cabe la posibilidad, por tanto, que existan diferencias microsucesionales entre distintas especies. Antes de emitir una hipótesis al respecto, es necesario analizar algunos factores que parecen incidir en la existencia de diferencias microsucesionales entre las especies.



Onthophagus similis

Onthophagus lemur



Aphodius bonvouloiri

Onthophagus vacca

Fig. 4. Tasas de colonización del total de escarabeidos y de las cinco especies más abundantes capturadas durante el muestreo meridional del mes de julio. El número de individuos de cada periodo, es $(nt) - (nt-1)$, en donde nt es la abundancia capturada en dicho periodo. Esta diferencia puede suponer una tasa neta positiva (inmigración) o negativa (emigración).

Colonization rates for all dung beetles (Scarabaeoidea) and colonization curves for the five most abundant species captured during July in the south slope station. The number of individuals of each successional stage is $(nt) - (nt-1)$, where nt is the number of individuals extracted from droppings of this stage. Differences can be positive (immigration) or negative (emigration).

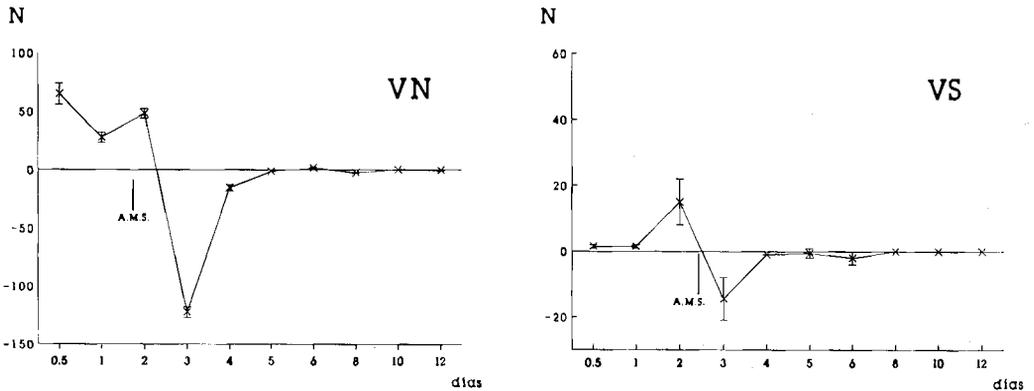


Fig. 5. Tasas de colonización de *Aphodius bonvouloiri* en los dos estudios efectuados durante el mes de julio: VN. Vertiente norte; VS. Vertiente sur; AMS. Aparición media sucesional.

Colonization rates for Aphodius bonvouloiri based on the data of July: VN. North slope; VS. South slope; AMS. Successional mean occurrence.

La temperatura ambiental influye notablemente sobre la composición de las comunidades coprófilas. En primer lugar, los escarabeidos son bastante más abundantes en nuestras latitudes (HANSKI, 1986) y su importancia se vería elevada sustancialmente si se considerara la biomasa, ya que su tamaño medio es significativamente superior al de los otros grupos coprófilos. En segundo lugar, la biomasa de escarabeidos coprófagos que participan en estas microsucesiones, es superior cuanto mayor es la temperatura ambiental media (tabla 2). Esto es así incluso si se consideran todos los grupos de insectos coprófilos que aparecen en las heces (LOBO, 1992a). Pero además, la temperatura ambiental influye sobre la permanencia (AN) y la aparición media microsucesionales (AMS). Incrementos de tres grados centígrados en la temperatura ambiental media, como los acontecidos entre ambos meses de muestreo, disminuyen la AMS entre uno y tres días aproximadamente y la AN entre uno o dos días (tabla 2). La aparición media sucesional también se ve afectada por efecto de la diferente climatología entre el norte y el sur de Europa: la AMS

de los escarabeidos varía en nuestro caso entre 1,8 y 5,8 días y entre 1 y 10,4 días en el norte de Europa (HANSKI & KOSKELA, 1977). Diversos estudios han evidenciado también la influencia de la temperatura ambiental en la aparición microsucesional de hydrofílidos y escarabeidos (HANSKI, 1980a; HOLTER, 1982; LOBO, 1992a), estableciendo que los tiempos de permanencia y aparición microsucesionales son más cortos durante el verano.

Otro probable factor influyente es de orden fisiológico, aunque íntimamente relacionado con la temperatura ambiental. Parece comprobado que existen, entre las especies de escarabeidos, distintos requerimientos térmicos asociados al vuelo, requerimientos que provocan diferencias en el momento elegido para el vuelo diario según la época (LANDIN, 1968; KOSKELA, 1979; MENA et al., 1979). HANSKI (1980a) examina si las especies que necesitan una temperatura de vuelo mayor tienen una aparición más tardía en las heces y no encuentra correlación alguna. El asunto necesita nuevos estudios en donde se tenga en cuenta la variación de la aparición media con la temperatura ambiental. En efecto, sería lógico esperar

Tabla 3. Valores de los solapamientos de nicho específicos (SNE) entre las cinco especies más abundantes capturadas durante el muestreo de julio en la vertiente sur, y valores del solapamiento general (SG) entre esas cinco especies (S=5) y entre todas las capturadas (S=19): gl. Grados de libertad. Los valores de U y V permiten comprobar la significación estadística de los solapamientos (PETRAITIS, 1979, 1985). Se indican con asterisco los valores estadísticamente significativos con datos normales y transformados por log x+1.

Specific overlap values (SNE) among the five most abundant species captured during July in the south slope station; general overlap values (SG) among these five species (S=5) and among all species (S=19): gl. Degrees of freedom. To test the specific and complete overlap of the species we compute the statistics U and V (PETRAITIS, 1979, 1985). The overlaps statistically confirmed are marked with an asterisk. Datos transformados. Logarithmic transformation of the data (log x+1).

Especies	SNE	U	Datos transformados	
<i>E. fulvus</i> - <i>O. vacca</i>	0,384	53,65	*	
<i>O. vacca</i> - <i>E. fulvus</i>	0,044	199,43		
<i>E. fulvus</i> - <i>O. lemur</i>	0,146	107,80	*	
<i>O. lemur</i> - <i>E. fulvus</i>	0,039	409,63		
<i>E. fulvus</i> - <i>O. similis</i>	0,299	67,70	*	
<i>O. similis</i> - <i>E. fulvus</i>	0,017	861,88		
<i>E. fulvus</i> - <i>A. bonvouloiri</i>	0,304	66,69	*	
<i>A. bonvouloiri</i> - <i>E. fulvus</i>	0,034	414,03		
<i>O. vacca</i> - <i>O. lemur</i>	0,813	13,23	*	
<i>O. lemur</i> - <i>O. vacca</i>	0,824	24,32	*	
<i>O. vacca</i> - <i>O. similis</i>	0,559	37,25	*	
<i>O. similis</i> - <i>O. vacca</i>	0,897	22,97	*	
<i>O. vacca</i> - <i>A. bonvouloiri</i>	0,876	8,47*	*	
<i>A. bonvouloiri</i> - <i>O. vacca</i>	0,874	16,44	*	
<i>O. lemur</i> - <i>O. similis</i>	0,312	146,95		
<i>O. similis</i> - <i>O. lemur</i>	0,846	35,55	*	
<i>O. lemur</i> - <i>A. bonvouloiri</i>	0,600	64,41	*	
<i>A. bonvouloiri</i> - <i>O. lemur</i>	0,702	43,10	*	
<i>O. similis</i> - <i>A. bonvouloiri</i>	0,701	75,21	*	
<i>A. bonvouloiri</i> - <i>O. similis</i>	0,266	161,59		

	S	SG	V	gl	Datos transformados
Especies más abundantes	5	0,845	97,36	20	*
Total especies	19	0,724	222,45	108	*

que las especies cuya temperatura óptima de vuelo es más baja que la ambiental, fueran capaces de iniciar éste antes e incluso colonizar el excremento en los periodos diarios con menor temperatura (al amanecer y al crepúsculo, por ejemplo). Ese comportamiento variaría completamente si la temperatura ambiental fuese más baja que la óptima para el vuelo. De esta manera, si las apariciones medias micros-

cesionales son un promedio de las existentes en diferentes meses, como es el caso del estudio de HANSKI (1980a), es difícil comprobar su correlación con la temperatura óptima de vuelo.

Otros factores que supuestamente podrían influir sobre la aparición microcesional serían el tamaño corporal y la capacidad de vuelo asociada (HANSKI, 1980a, 1980b; OTRONEN & HANSKI, 1983), o la diferente

movilidad y por tanto distinta permanencia microsucesional entre machos y hembras, o entre hembras inmaduras y grávidas demostrada en *Aphodius* (HANSKI, 1980b; OTRONEN & HANSKI, 1983). En nuestro caso los datos no permiten comprobar la influencia del tamaño corporal y, en ninguna de las especies de escarabeidos abundantes aparecen diferencias significativas entre ambos sexos. Los tiempos de permanencia distintos entre machos, hembras inmaduras y hembras grávidas de *Aphodius*, junto a la menor tasa de migración de estas últimas, pudieran tener también una explicación causal en los requerimientos tróficos de las larvas de algunas de estas especies. De acuerdo con los estudios norteamericanos existen especies que permanecen más tiempo en el excremento: *Aphodius fimetarius*, *A. fossor*, *A. haemorroidalis*, *A. conspurcatus*, *A. foetens*, *A. piceus*, *A. borealis*, *A. fasciatus* y en menor medida *A. rufus*, *A. lapponum* y *A. erraticus* (HANSKI, & KOSKELA, 1977; HOLTER, 1982). De estas once especies, siete u ocho habitan los excrementos cuando larvas pudiendo invernar en él (DELLACASA, 1983). Los hábitos tróficos de las larvas de *Aphodius* son poco conocidos (MADLE, 1935; CAMBEFORT, 1991) y sólo en algunos casos se sabe que se alimentan de excrementos (ROJEWSKI, 1983; ZUNINO & BARBERO, 1990), pudiéndoselas encontrar en heces prácticamente secas. De este modo, no resultaría ilógico relacionar la tardía aparición media de los imagos de estas especies y su mayor permanencia microsucesional, con las necesidades tróficas de sus larvas.

En este caso, uno de los factores que parece incidir claramente sobre los tiempos de aparición media y permanencia es la abundancia. Entre las especies abundantes se observó una correlación negativa entre AMS y abundancia y una correlación positiva entre AN y abundancia. Además, en el único caso en donde los datos lo han permitido (*Aphodius bonvouloiri*),

una misma especie tiene un momento de aparición más temprano cuando sus poblaciones son más numerosas. Parece pues que cuanto mayores son las poblaciones de una especie, mayor es la probabilidad de colonizar antes el recurso y, por tanto, más temprana es su aparición media y más amplia su permanencia.

Que la aparición microsucesional dependa de la densidad plantea algunas cuestiones colaterales interesantes. Si este supuesto fuera cierto, las especies con poblaciones escasas deberían manifestar tiempos de aparición tardíos. Sin embargo, hemos visto que estas especies pueden tener también apariciones medias tempranas. Una explicación podría ser que esas especies raras compensan su escasa abundancia con una mayor capacidad de dispersión ("especies fugitivas", HORN & MacARTHUR, 1972). Esa es una hipótesis postulada para otros hábitats efímeros (BEAVER, 1977) que es verosímil siempre y cuando dichas especies aparezcan invariablemente con poblaciones escasas. Pero, ¿qué decir en el caso de especies cuyas poblaciones son poco numerosas, debido a encontrarse alejadas de sus óptimos fenológicos? Los escarabeidos coprófagos manifiestan una fuerte estacionalidad y, en nuestras latitudes, el relevo temporal entre diferentes especies parece notorio (LOBO, 1992c). En este caso es difícil aceptar la existencia de un "fugitivismo facultativo" dependiente de la densidad. Otra posibilidad explicativa sería que las especies abundantes tuvieran un efecto agregativo suplementario por causas feromonales o de otro tipo. En este caso nos encontraríamos con que éstas, no sólo colonizarían los excrementos más temprano debido a su alta densidad, sino que se acumularían más rápidamente en las heces promoviendo una menor aparición media sucesional. Por el contrario, las especies con poblaciones escasas tendrían diferentes tiempos de colonización en un patrón aleatorio, como en efecto así parece ocurrir en

nuestro caso. Aunque la existencia de feromonas o reconocimiento químico en escarabeidos coprófagos ha sido demostrada en pocas ocasiones (TRIBE, 1975; BELLÉS & FAVILA, 1983; FAVILA, 1988), su actuación puede que sea más general de lo que parece (HALFFTER & EDMONDS, 1982; PLUOT-SIGWALT, 1984). Por otra parte, este efecto agregativo ha sido encontrado por HANSKI, (1981) en el caso de dípteros coprófagos y el mismo autor señala que posiblemente también se encuentre en *Aphodius*. Dicho efecto se interpreta como una manera de incrementar la varianza espacial y disminuir la competencia interespecífica, facilitándose así la coexistencia (ATKINSON & SHORROCKS, 1981; HANSKI, 1987). De este modo, las poblaciones numerosas tendrían más posibilidades de colonizar un excremento recién depositado y la agregación produciría un efecto suplementario que reduciría el valor de la aparición media. Un argumento de este tipo ha sido aducido para explicar la escasa disminución de la riqueza entre trampas con cebo próximas, que diferían notablemente en la abundancia total capturada (LOBO et al, 1988).

Concluyendo, se puede decir que, en general, todas las especies aparecen pronto en el excremento sin encontrarse disimilitudes fundamentales en los momentos de llegada (HANSKI & KOSKELA, 1977; HANSKI, 1980a). La formación de una costra superficial sobre la boñiga podría impedir la llegada de nuevos individuos, al no permitir la difusión de atrayentes (THOMÉ & DESIÈRE, 1979) y la pérdida hídrica sería la causa principal de la emigración debido a que la alimentación se realiza mediante la filtración de los coloides existentes en el excremento (LANDIN, 1961; HATA & EDMONDS, 1983). Por ello, posiblemente, una permanencia más prolongada debe de estar relacionada con una mayor resistencia a la sequedad o con alguna modificación del espectro alimentario.

Es difícil decidir si entre las diferentes especies de escarabeidos existen discrepancias en los momentos de llegada, aparición media o permanencia, pues esos parámetros varían para cada especie dependiendo de una serie de factores, entre los que aparecen como primordiales la temperatura ambiental y, en menor medida, la abundancia. Mas bien parece que el solapamiento es extenso y la segregación microsucesional escasa o inexistente. HOLTER (1982) y HANSKI & KOSKELA (1977) tampoco conceden gran importancia a esta dimensión a la hora de conformar la estructura de las comunidades de escarabeidos. Como se propuso previamente (LOBO, en prensa), en un grupo microsucesional tróficamente homogéneo, es más probable que la selección natural tienda a propiciar una rápida colonización, que una segregación microsucesional. Cualquier desplazamiento de nicho a lo largo de esta dimensión, puede requerir modificar los hábitos alimentarios debido al carácter efímero y la rápida alteración del recurso excremento. Si encontrásemos diferencias microsucesionales entre las especies de escarabeidos, éstas podrían deberse a un espectro trófico distinto entre las especies implicadas, o a que la aparición microsucesional sea sólo una manifestación de la adaptación hacia un funcionamiento térmico determinado del sistema metabólico. En este sentido, resulta interesante comparar, para algunas especies norteamericanas, los datos aportados por LANDIN (1961) sobre resistencia a la desecación y a la temperatura, con los de KOSKELA (1979) referidos a las temperaturas de vuelo y los de HANSKI & KOSKELA (1977) sobre la aparición media sucesional (tabla 4). De ellos parece desprenderse que estas variables se encuentran correlacionadas entre sí y que la aparición media microsucesional es superior en las especies más resistentes. Estos datos permiten sospechar que la adaptación a un funcionamiento térmico determinado del sistema metabólico puede ser una posible

Tabla 4. Resistencia a la desecación en horas (RD), resistencia a la temperatura en °C (RT), temperatura media de vuelo en °C (TV) y aparición media micro-sucesional en días (AMS) de cinco especies del género *Aphodius*. Datos tomados de LANDIN (1961), HANSKI & KOSKELA (1977) y KOSKELA (1979).

Desiccation resistance in hours (RD), temperature resistance in °C (RT), mean temperature of flight in °C (TV) and successional mean occurrence in days (AMS) in five species of Aphodius. Data from LANDIN (1961), HANSKI & KOSKELA (1977) and KOSKELA (1979).

Especie	RD	RT	TV	AMS
<i>A. foetens</i>	28,5	43,5	–	6,00
<i>A. fimetarius</i>	25,0	44,4	23,0	7,78
<i>A. ictericus</i>	17,8	42,6	–	2,44
<i>A. rufus</i>	17,0	40,1	13,0	3,74
<i>A. rufipes</i>	8,6	38,1	12,5	2,52

explicación de los diferentes tiempos de permanencia de algunos grupos de especies y del mantenimiento del orden microsucesional entre esos mismos grupos en distintas localidades (HANSKI, 1980a).

Así, existen argumentos teóricos y empíricos que provienen de ésta y otras investigaciones, que permiten sospechar con fundamento la ausencia de exclusión competitiva o desplazamiento de nicho en esta dimensión. Las diferencias en los periodos de permanencia y aparición, o lo que es igual, la elección de un recurso trófico efímero según un gradiente de calidad, no es evidente ni parece haber sido una presión selectiva importante en el grupo. Por el contrario, sí existen pruebas de que la pronta colonización de este recurso ha ejercido un papel selectivo primordial (HALFFTER & EDMONDS, 1982).

REFERENCIAS

ATKINSON, W. D. & SHORROCKS, B., 1981. Competition on a divided and ephemeral resource: a simulation model. *J. Anim. Ecol.*, 50: 461-471.

BEALS, E. W., 1984. Bray-Curtis ordination: An effective strategy for analysis of multivariate ecological data. *Adv. Ecol. Research.*, 14: 1-55.

BEAVER, R. A., 1977. Non-equilibrium "island" communities: Diptera breeding in dead snails. *J. Anim. Ecol.*, 46: 783-798.

BELLÉS, X. & FAVILA, M. E., 1983. Protection chimique du nid chez *Canthon cyanellus cyanellus* LeConte (Col. Scarabaeidae). *Bull. Soc. ent. France*, 88: 602-607.

CAMBÉFORT, Y., 1991. From saprophagy to coprophagy. In: *Dung Beetle Ecology*: 22-35 (I. Hanski & Y. Cambéfort, Eds.). Princeton University Press, New Jersey.

DELLACASA, G., 1983. *Sistematica e nomenclatura degli Aphodini italiani (Coleoptera Scarabaeidae: Aphodiinae)*. Museo Regionale di Scienze Naturali, Torino.

DESIÈRE, M., 1974. Ecologie des coléoptères coprophiles en prairies pâturées et en forêt. Tesis doctoral, Universidad de Liège.

– 1987. Ecologie des coléoptères coprophiles en prairies permanente pâturée. II.- Les brigades de coléoptères adultes coprophiles. *Bull. Écol.*, 18: 13-21.

FAVILA, M. E., 1988. Chemical labelling of the food ball during rolling by males of the subsocial coleopteran *Canthon cyanellus cyanellus* LeConte (Scarabaeidae). *Insect Sociaux*, 35 (1): 125-129.

HALFFTER, G. & EDMONDS, W. D., 1982. *The nesting behaviour of dung beetles (Scarabaeinae): an ecological and evolutive approach*. Instituto de Ecología, México.

HANSKI, I., 1980a. Patterns of beetle succession in droppings. *Ann. Zool. Fenn.*, 17: 17-26.

– 1980b. Migration to and from cow droppings by coprophagous beetles. *Ann. Zool. Fenn.*, 17: 11-16.

– 1981. Coexistence of competitors in patchy environment with and without predation. *Oikos*, 37: 306-312.

– 1986. Individual behaviour, population dynamics and community structure of *Aphodius* (Scarabaeidae) in Europe. *Acta Oecol., Oecol. Gener.*, 7 (2): 171-187.

– 1987. Colonization of ephemeral habitats. In: *Colonization, Succession and Stability*: 155-185 (A.J. Gray, M.J. Crawley y P.J. Edwards, Eds.). Blackwell Scientific Publications, Oxford.

HANSKI, I. & KOSKELA, H., 1977. Niche relations among dung-inhabiting beetles. *Oecologia (Berlin)*, 28: 203-231.

HATA, K. & EDMONDS, W. D., 1983. Structure and function of the mandibles of adult dung beetles (Coleoptera: Scarabaeidae). *Int. J. Insect Morphol. Embryol.*, 12: 1-12.

- HILL, M. O., 1973. Diversity and evenness: an unifying notation and its consequences. *Ecology*, 54: 427-432.
- HOLTER, P., 1982. Resource utilization and local coexistence in a guild of scarabaeid dung beetles (*Aphodius* spp.). *Oikos*, 39: 213-227.
- HORN, H. S. & MACARTHUR, R. N., 1972. Competition among fugitive species in a harlequin environment. *Ecology*, 53: 749-752.
- KOSKELA, H., 1979. Patterns of diel flight activity in dung-inhabiting beetles: An ecological analysis. *Oikos*, 33: 419-439.
- KOSKELA, H. & HANSKI, I., 1977. Structure and succession in an beetle community inhabiting cow dung. *Ann. Zool. Fennici*, 14: 204-223.
- LANDIN, B. O., 1961. Ecological studies of dung beetles. *Opusc. Entomol. Suppl.*, 19: 1-228.
- 1968. The diel flight activity of dung beetles (Coleoptera: Scarabaeidae). *Opusc. Entomol. Suppl.*, 32: 1-172.
- LEVINS, R., 1968. *Evolution in changing environments*. Princeton University Press, Princeton.
- LEWIS, W. M., 1978. Analysis of succession in a tropical phytoplankton community and a new measure of succession rate. *Amer. Natur.*, 112: 401-414.
- LOBO, J. M., 1992a. Microsucesión de insectos en heces de vacuno: influencia de las condiciones ambientales y relación entre grupos tróficos. *Graellsia*, 48: 71-85.
- 1992b. Biogeografía de los Scarabaeoidea coprófagos (Coleoptera) del Macizo Central de Gredos (Sistema Central Ibérico). *Ecol. Mediterranea*, 18: 69-80.
- 1992c. Biogeografía y Ecología de los coleópteros coprófagos en los pastizales alpinos del Macizo Central de Gredos (Coleoptera, Scarabaeoidea). Tesis doctoral, Univ. Autónoma de Madrid.
- 1993. Estimation of dung beetle biomass (Coleoptera: Scarabaeoidea). *Eur. J. Entomol.*, 90: 235-238.
- (en prensa). Son las sucesiones heterotróficas verdaderas sucesiones?. *Studia Oecologica*.
- LOBO, J. M., MARTÍN-PIERA, F. & VEIGA, C. M., 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. *Rev. Écol. Biol. Sol.*, 25: 77-100.
- LUDWIG, J. A. & REYNOLDS, J. F., 1988. *Statistical Ecology. A primer on methods and computing*. John Wiley & Sons, New York.
- MADLE, H. VON, 1935. Die larven der gattung *Aphodius* I. *Arb. phys. angew. Ent. Berlin*, 2 (4): 289-304.
- MARGALEF, R., 1977. *Ecología*. Editorial Omega, Barcelona.
- MENA, J., GALANTE, E. & LUMBRERAS, C. J., 1989. Daily flight activity of Scarabaeidae and Geotrupidae (Col.) and analysis of the factors determining this activity. *Ecol. Mediterranea*, 15 (1/2): 69-80.
- MOHR, C. O., 1943. Cattle droppings as ecological units. *Ecol. Monogr.*, 13: 275-309.
- OTRONEN, M. & HANSKI, I., 1983. Movement patterns in *Sphaeridium*: differences between species, sexes, and feeding and breeding individuals. *J. Anim. Ecol.*, 52: 663-680.
- PETRAITIS, P. S., 1979. Likelihood measures of niche breadth and overlap. *Ecology*, 60: 703-710.
- 1985. The relationship between likelihood niche measures and replicated test for goodness of fit. *Ecology*, 66: 983-985.
- PLUOT-SIGWALT, D., 1984. Les glandes tégumentaires des Coléoptères Scarabaeidae: Répartition des glandes sternales et pygidiales dans la famille. *Bull. Soc. ent. Fr.*, 88: 597-602.
- PUTMAN, R. J., 1983. *Carrion and Dung. The decomposition of animal wastes*. Edward Arnold, Londres.
- ROJEWSKI, C., 1983. Observations on the nesting behaviour of *Aphodius erraticus* (L.) (Coleoptera, Scarabaeidae). *Bull. ent. Pol.*, 53 (3): 271-279
- THOMÉ, J. P. & DESIÈRE, M., 1979. Observations préliminaires sur les mécanismes d'attraction de quelques espèces de coléoptères Hydrophilidés coprophiles. *Bull. Ecol.*, 10 (3): 211-221.
- TRIBE, G. D., 1975. Pheromone release by dung beetles (Coleoptera: Scarabaeidae). *S. Afri. J. Sci.*, 71: 277-278.
- ZUNINO, M. & BARBERO, E., 1990. Food relocation and the reproductive biology of *Aphodius fossor* (L.) (Coleoptera, Scarabaeidae, Aphodiinae). *Etho. Ecol. & Evol.*, 2: 334.