

# EFFECTO DE UN ESCARABAJO PELOTERO (*THORECTES LUSITANICUS*) SOBRE LA REGENERACIÓN DE DOS ESPECIES DE *QUERCUS* EN UN BOSQUE MEDITERRÁNEO

Ignacio M. Pérez-Ramos

Instituto de Recursos Naturales y Agrobiología de Sevilla (IRNASE), CSIC

## RESUMEN

La dispersión de semillas hacia micrositios favorables y el fenómeno de la depredación postdispersiva parecen jugar un papel muy importante como unos de los principales factores que pueden limitar la regeneración de las quercíneas estudiadas (*Quercus suber* y *Quercus canariensis*) en los bosques de las sierras orientales de las provincias de Cádiz y Málaga (Parque Natural los Alcornocales). Estas bellotas constituyen una parte importante de la dieta de muchos animales, fundamentalmente aves y mamíferos. Lo más novedoso del presente trabajo es que se ha descrito por primera vez la interacción de un coleóptero (*Thorectes lusitanicus*), que cuando llega el otoño cambia su dieta (fundamentalmente coprófaga) para alimentarse de bellotas que encuentra en el suelo. No se trata de un hecho puramente anecdótico pues se ha encontrado que esta especie de coleóptero es capaz de manipular más de un 40% de las bellotas expuestas experimentalmente en determinados micrositios, actuando como un auténtico depredador postdispersivo en nuestro área de estudio. Ahora bien, el impacto que ejerce es bastante diferente en las dos especies de *Quercus* estudiadas. Así, la temprana disponibilidad de bellotas en el suelo para el caso del quejigo, que coincide con el pico máximo de actividad del *Thorectes*, y la aparente menor dureza de la testa que presentan sus bellotas hacen que el efecto sobre esta especie sea mucho más negativo que para el caso del alcornoque. En este último caso, la acción de estos coleópteros puede llegar incluso a favorecer su proceso de regeneración al dispersar (enterrándolas en el suelo) una importante proporción de bellotas que no llegan a consumir por completo.

**Palabras clave:** alcornoque, quejigo, Parque Natural Los Alcornocales, depredación, dispersión secundaria.

## INTRODUCCIÓN

La regeneración natural de cualquier especie leñosa depende en gran parte del éxito en la supervivencia durante las primeras fases de semilla y plántula. Muchas de estas leñosas, como es el caso de las dos especies de *Quercus* estudiadas en el presente trabajo (*Q. suber* y *Q. canariensis*), producen semillas de gran tamaño y elevado valor nutritivo, constituyendo una parte importante de la dieta de algunos animales, que pueden llegar a consumir gran parte de la producción anual y comprometer el proceso de regeneración natural. Hasta el momento se ha documentado mucho sobre el papel de aves y fundamentalmente mamíferos como principales responsables de estas enormes pérdidas, pero muy poco se ha especulado sobre el papel de los insectos como posibles depredadores postdispersivos de bellotas.

En este artículo se ha documentado un novedoso y sorprendente caso de interacción entre un escarabajo pelotero (*Thorectes lusitanicus*) y las semillas de dos especies de quercíneas en los bosques de las sierras del Aljibe y el Campo de Gibraltar. Durante el otoño, *Thorectes* cambia las heces de herbívoros por las bellotas de *Quercus*, lo cual supone el paso de una dieta fundamentalmente coprófaga hacia otra balanófaga. Este drástico cambio, jamás descrito con anterioridad, debe implicar la posesión por parte del coleóptero de unas fuertes mandíbulas para poder romper la dura testa de la bellota y, probablemente, unas enzimas digestivas muy particulares capaces de procesar este tipo de alimento, tan diferente del habitual en la comunidad de escarabajos peloteros. Normalmente, cuando *Thorectes* encuentra una bellota, se entierra con ella unos pocos centímetros bajo tierra y permanece ahí durante semanas, protegida en muchas ocasiones dentro del duro pericarpio de la semilla. Así, al contrario de lo que ha sido generalmente aceptado en otros estudios, un escarabajo pelotero puede comportarse (al menos estacionalmente) como un consumidor de semillas. Además, durante el lento proceso de roedura del cotiledón, algunas de estas bellotas enterradas pueden ser abandonadas cuando aún están parcialmente consumidas o incluso intactas. En estos casos, si el embrión no ha sido dañado, puede ocurrir la emergencia satisfactoria de plántulas, ejerciendo entonces el escarabajo un importante papel como dispersor secundario de bellotas.

En el presente artículo se presentan algunos resultados preliminares de varios experimentos de campo y en cautividad, donde se documentan por primera vez los efectos de un escarabajo pelotero (*Thorectes lusitanicus*) sobre la regeneración de dos especies de quercíneas (*Q. suber* and *Q. canariensis*), y se relata cómo un comportamiento fundamentalmente depredador puede también favorecer la dispersión de semillas.

## MATERIAL Y MÉTODOS

### Área de estudio

El área de estudio está localizada en los bosques de quercíneas de las sierras del Aljibe y del Campo de Gibraltar, en el sur de España. La geología dominante está formada por areniscas oligo-miocénicas, con un relieve de suaves lomas con alturas que no superan los 900 m (exceptuando el pico del Aljibe, que cuenta con 1094 m de altitud). El clima es de tipo mediterráneo, caracterizado por presentar inviernos suaves y lluviosos alternados con veranos cálidos y secos. Las temperaturas son suaves en todo el área, con una media anual de 17°C. Las precipitaciones medias anuales oscilan entre 763 y 1180 mm, debido a la influencia del relieve montañoso.

La vegetación está dominada por un extenso bosque de alcornoques perennes (*Quercus suber*) que se mezcla con quejigos semidecíduos (*Q. canariensis*) en los valles y zonas más húmedas. El matorral del sotobosque es muy diverso y rico en taxones endémicos (ver descripción general en Ojeda *et al.* 2000). La mayor parte del área forestal ha sido protegida como Parque Natural (P. N. Los Alcornocales), que cuenta con una superficie aproximada de 1700 km<sup>2</sup>.

Los experimentos de campo se llevaron a cabo en dos sitios de bosque, separados unos 40 Km aprox. de distancia: Panera (P) a 36° 31' 54" N, 5° 34' 29" W y San Carlos del Tiradero (T) localizado a 36° 9' 46" N, 5° 35' 39" W. Estos sitios fueron seleccionados por estar localizados en dos situaciones geográficas muy alejadas (norte y sur del parque, respectivamente) y presentar unas cargas ganadera y cinegética altamente contrastadas. Así, Panera contaba con un mayor número de ungulados, tanto silvestres (24.31 ciervos/100 Ha) como domésticos; mientras que Tiradero presentaba un menor número de ciervos (18.66/100 Ha) y estaba excluido del ganado. En cada uno de estos bosques se delimitó una parcela de una Ha, cercada con malla cinegética para evitar la interferencia de los grandes herbívoros, donde se está estudiando la regeneración de ambas especies de *Quercus* desde 1999-2000 (Pérez-Ramos *et al.* 2004, Marañón *et al.* 2004).

### Diseño experimental

#### Experimentos de campo

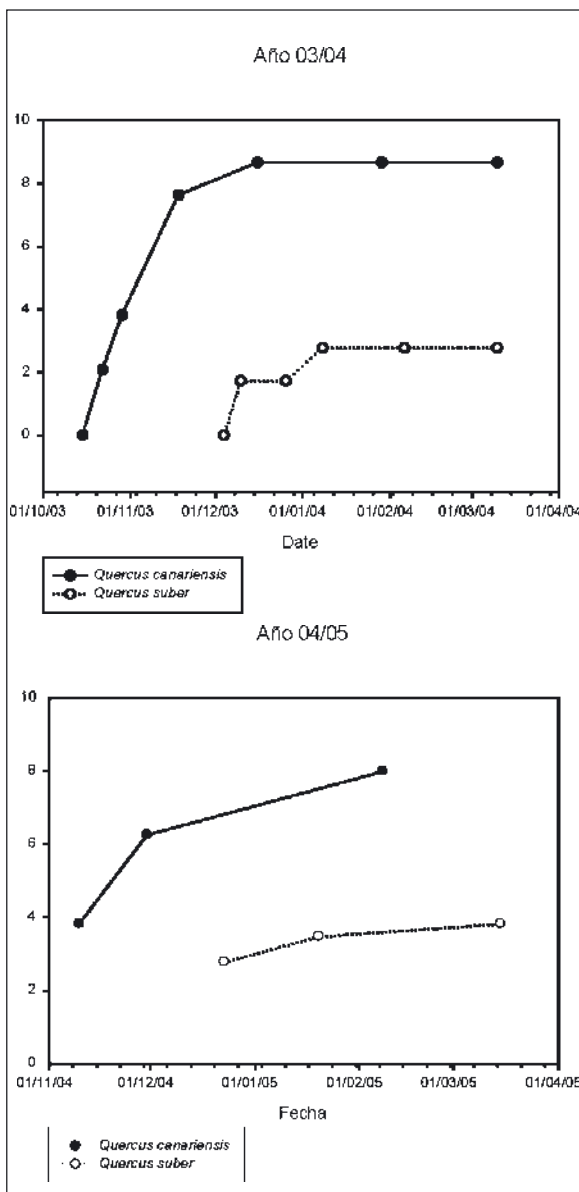
Las bellotas fueron recolectadas durante el periodo de disponibilidad natural de cada una de las especies, en las inmediaciones de la zona experimental y procedentes de varias plantas-madre, con el fin de recoger un alto grado de variabilidad genética. Se utilizó una muestra de bellotas completamente sanas y de tamaño similar, desechándose (por el método de flotabilidad) aquellas que aparecían resacas o con síntomas de infestación por larvas de lepidópteros o coleópteros. Para su conservación, las bellotas se almacenaron durante varias semanas en cámara fría (a una temperatura constante de 2-4 °C), estratificadas en bandejas de plástico usando vermiculita como material inerte, y provistas de humedad suficiente para evitar su desecación.

Las bellotas, que previamente fueron pesadas y marcadas, se dispusieron sobre el suelo del bosque distribuidas en 48 unidades de dispersión, separadas en tres tipos de micrositios: 1) abiertos, 2) bajo árbol, sin matorral y 3) bajo árbol y denso matorral. Cada unidad de dispersión constaba de 4 bellotas dispuestas en el suelo, en las esquinas de un cuadrado virtual de 0.5 m, haciendo un total de 192 semillas dispersas para cada especie. Todas las bellotas expuestas fueron revisadas periódicamente, anotándose si aparecían señales de actividad animal. Cuando la bellota no aparecía, se excavó en un radio cercano para verificar la presencia de *Thorectes lusitanicus*, anotándose el nivel de consumo de la bellota y los daños ocasionados a la misma. Los experimentos de dispersión y posterior monitorización fueron repetidos durante dos ciclos: 2003-2004 y 2004-2005. Los censos se llevaron a cabo de manera más asidua durante el primer ciclo: a las 24 horas, a la semana, a los 15 días y posteriormente de manera mensual (durante tres o cuatro meses); mientras que en el segundo ciclo tan sólo se realizaron tres censos: a la semana, al mes y a los tres meses.

Debido al desfase natural existente en la caída de semillas al suelo (más temprana para el caso del quejigo), las bellotas de cada especie fueron colocadas en situaciones temporales diferentes, coincidiendo con los picos de máxima producción de cada una de ellas. En primer lugar, las 192 bellotas de *Q. canariensis* fueron dispersadas a mediados de octubre (2003) o principios de noviembre (2004), mientras que las bellotas de *Q. suber* se colocaron a principios de diciembre (2003 y 2004).

Para comprobar si los escarabajos tenían capacidad de discriminar entre bellotas de las dos especies estudiadas, se llevó a cabo un segundo estudio experimental a finales de noviembre del 2004 (período en el que solapan, de manera natural, los dos tipos de bellotas en el suelo), en el que se expusieron conjuntamente semillas de ambas especies. Se siguió un diseño similar al anterior, con unidades de dispersión constituidas también por cuatro bellotas, pero esta vez mezclando las dos especies (dos bellotas de cada una). En total, se distribuyeron 24 unidades entre los tres tipos de micrositios comentados con anterioridad. En este experimento, se utilizaron bellotas de peso similar para las dos especies, con el fin de eliminar el efecto del tamaño.

En un tercer experimento, se dispersaron bellotas al otro lado del cercado (sin exclusión de herbívoros) para investigar la posible interferencia de los grandes mamíferos, tales como el ciervo o el ganado. Se utilizó un diseño similar con 24



**Figura 1.** Dinámica temporal de manipulación de bellotas por *Thorectes lusitanicus* para el rodal de bosque de la parcela de Panera, en los dos años muestreados. Porcentajes referidos al total de bellotas expuestas (tanto dentro como fuera de cercado), englobando los tres tipos de micrositios.

unidades de dispersión para cada especie (de cuatro bellotas cada una), distribuidas entre los tres mismos tipos de micrositios, pero en el exterior de las parcelas experimentales. Al igual que en el primer experimento, las bellotas de *Q. canariensis* fueron dispersas a principios de otoño, mientras que las de *Q. suber* se colocaron a finales de otoño-principios de invierno, tanto en el 2003 como en el 2004. Otro experimento mixto, también con 24 unidades, pero mezclando bellotas de ambas especies, fue llevado a cabo durante noviembre del 2004. La periodicidad de los censos realizados en el segundo y tercer experimento fue la misma que la descrita para el primer caso.

Estos tres estudios experimentales se replicaron de manera idéntica en dos sitios de bosque diferentes: Panera y Tiradero; lo cual supone un total de 3072 bellotas de las dos especies, que fueron monitorizadas en dos años diferentes, para determinar evidencias de manipulación y enterramiento por *Thorectes lusitanicus*.

### Experimentos en cautividad

Para verificar que *Thorectes* era un verdadero depredador de bellotas y no un simple carroñero que aprovechaba bellotas parcialmente consumidas por otros animales, como los roedores, se llevaron a cabo una serie de experimentos de laboratorio con escarabajos en cautividad.

Los escarabajos fueron capturados manualmente en los mismos sitios de bosque donde fueron llevados a cabo los experimentos de dispersión. Posteriormente, fueron transportados al laboratorio y colocados, en grupos de cuatro individuos, en cajas de plástico de 15 x 15 x 25 cm, provistas de una fina capa de suelo procedente de la misma zona. De manera regular se les aportó una cierta cantidad de agua, mediante un difusor, con el fin de mantener unas condiciones de humedad lo más parecidas posibles a las de su hábitat natural. A cada grupo de escarabajos se les suministró un total de cuatro bellotas como único elemento de alimentación, que fueron localizadas de manera dispersa en cada una de las esquinas de la caja.

En un primer experimento, para evaluar la capacidad depredadora de los escarabajos, se utilizaron tres tipos de bellotas: 1) bellotas intactas, 2) bellotas germinadas (ligeramente abiertas a través de la hendidura provocada por la salida de la radícula); y 3) bellotas totalmente abiertas, con los cotiledones totalmente expuestos. Un total de 15 unidades (de cuatro bellotas cada una) fueron distribuidas entre los tres tipos de tratamientos para cada especie de *Quercus*, sumando un total

de 120 escarabajos y 60 bellotas de cada especie. Periódicamente (cada dos o tres días), durante los 30 días aproximados que duró el experimento, se cuantificó el número de bellotas que presentaron señales de depredación en cada una de las cajas así como el porcentaje aproximado de biomasa consumida de cada una de las bellotas. La tasa de consumo de bellotas en los experimentos de cautividad fue medida como el número de días necesarios para consumir al menos la mitad de la masa de la semilla ( $T_{50}$ ).

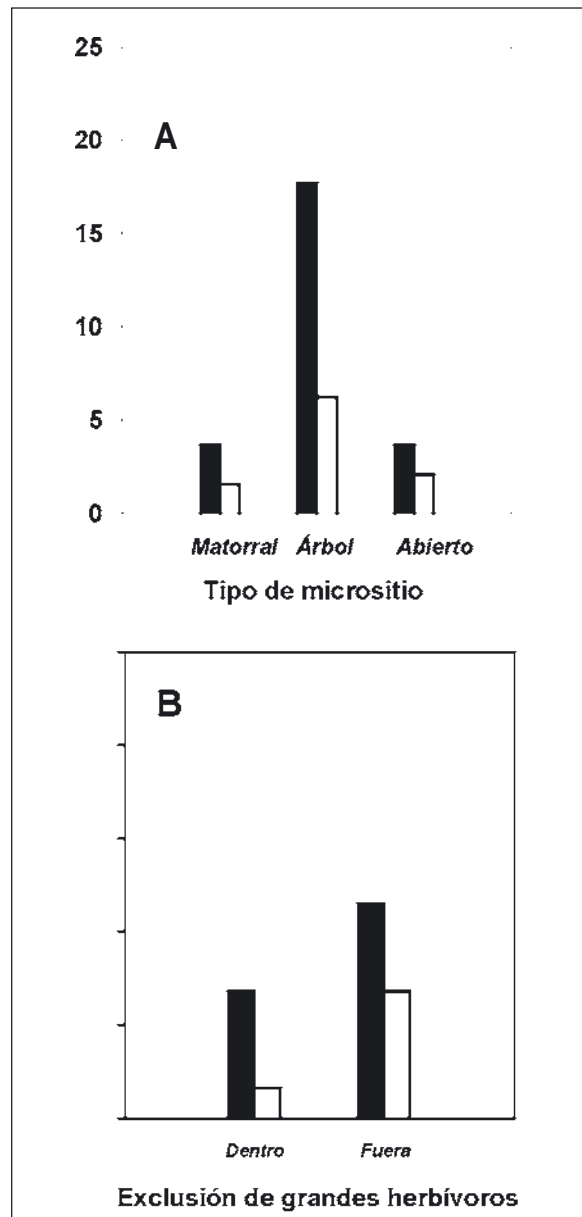
Para ver si los escarabajos mostraban algún tipo de predilección por una u otra especie de *Quercus*, se llevó a cabo un segundo experimento con el mismo diseño que en el caso anterior, pero esta vez mezclando bellotas de las dos especies en una misma caja. En este caso se utilizaron únicamente bellotas abiertas para testificar posibles preferencias por la composición de los cotiledones, no por efecto de la dureza de la testa. En total, se partió de 10 grupos de cuatro escarabajos (diferentes de los utilizados en el experimento anterior, para evitar posibles efectos de aprendizaje), haciendo un total de 40 escarabajos y 20 bellotas de cada especie. A cada uno de los grupos se les suministraron cuatro bellotas: dos de alcornoque y dos de quejigo, que fueron localizadas de manera alterna en las esquinas de cada caja.

## RESULTADOS

### Experimentos de campo

Se han encontrado unas tasas de manipulación de bellotas por *Thorectes lusitanicus* bastante importantes, llegando a alcanzar unos valores superiores al 40% en determinados micrositios. Los porcentajes más elevados se recogieron a principios de otoño, viéndose entonces más afectadas las semillas de *Q. canariensis*, que son dispersadas de manera más temprana (figura 1). El patrón natural y las diferencias entre ambas especies fueron consistentes para los dos años de estudio. Sin embargo, en el experimento de preferencias alimenticias, no se encontraron diferencias significativas entre las dos especies ( $p=0.861$ , mediante test de Kruskal-Wallis).

Por otro lado, usando también el test no paramétrico de Kruskal-Wallis, se ha encontrado un claro efecto del tipo de micrositio, siendo los situados “bajo árbol (sin matorral)” los que presentaron unas tasas mayores de manipulación de



**Figura 2.** Efectos del tipo de micrositio (A) y la exclusión de grandes herbívoros (B) sobre la tasa de manipulación de bellotas por *Thorectes lusitanicus*. Las barras negras corresponden a semillas de *Q. canariensis* y las blancas de *Q. suber*.

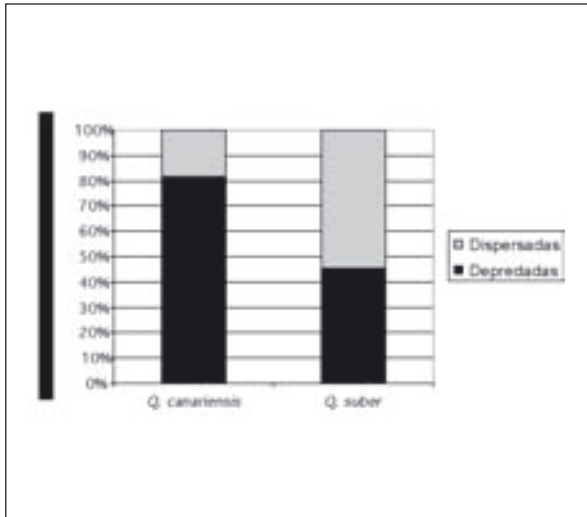


Figura 3. Proporción de semillas depredadas y dispersadas del total de bellotas manipuladas por *Thorectes lusitanicus*.

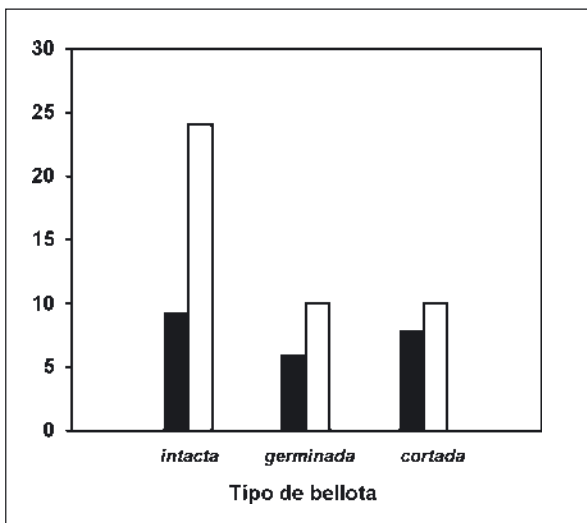


Figura 4. Resultados de la tasa de consumo de bellotas por *Thorectes lusitanicus* en condiciones de cautividad. Los valores de T<sub>50</sub> representan el tiempo (en nº de días) necesarios para consumir al menos el 50% de la biomasa de la bellota. Las barras negras corresponden a semillas de *Q. canariensis* y las blancas de *Q. suber*.

bellotas por *Thorectes*, en comparación con los sitios abiertos ( $p < 0.005$ ) así como con los localizados bajo matorral ( $p < 0.005$ ) (figura 2a). Estos resultados se mantienen tanto dentro como fuera del cercado (figura 2b). Se ha encontrado además un efecto del cercado marginalmente significativo ( $p = 0.051$ ), recogiendo unas tasas de manipulación más altas en el exterior de las parcelas experimentales, donde los animales pastorean y defecan libremente (figura 2b).

Es importante tener presente que no todas las bellotas enterradas y manipuladas por *Thorectes* fueron completamente consumidas, apareciendo un determinado número de ellas que aun conservaban intacta su capacidad germinativa (figura 3). Este enterramiento positivo es más importante para *Q. suber* (55%) que para *Q. canariensis* (20%). En este tipo de casos, *Thorectes lusitanicus* se comporta como un auténtico dispersor secundario de bellotas para las dos especies de *Quercus*, aunque al parecer con una capacidad depredadora potencialmente más eficaz para el quejigo que para el alcornoque.

#### Experimentos en cautividad

El resultado principal es que, en condiciones de cautividad, *Thorectes lusitanicus* era capaz de roer la dura testa de la bellota y alimentarse de sus cotiledones, pudiendo llegar a consumirla por completo en unas pocas semanas. De esta forma, se confirmó el potencial de esta especie de coleóptero como depredador de bellotas.

Tal y como se esperaba, la tasa de consumo fue superior en las bellotas abiertas (germinadas o cortadas) en comparación con las intactas ( $p = 0.0029$ , mediante el test de análisis de varianzas, ANOVA) (figura 4). El efecto protector de la testa fue mayor para las bellotas de *Q. suber*, medido como el número de días necesarios para consumir al menos el 50% de la bellota (T<sub>50</sub>); sin embargo, no se produjo apenas efecto para las bellotas de *Q. canariensis*, que fueron consumidas más rápidamente, incluso cuando presentaban el pericarpio intacto (figura 4).

Por último, en el experimento de determinación de preferencias alimenticias no se han encontrado diferencias significativas en el porcentaje estimado de biomasa consumida, si comparamos las bellotas de ambas especies ( $p = 0.083$ , mediante el test de Mann-Whitney *U*). Parece ser que, una vez expuestas las bellotas (desprovistas de la testa), los escarabajos no muestran predilección por una u otra especie, consumiéndolas a una tasa similar.

## DISCUSIÓN

### *Thorectes lusitanicus* como depredador de semillas

Nuestro estudio documenta por primera vez cómo un escarabajo pelotero, *Thorectes lusitanicus*, que habita en un ambiente forestal con abundancia estacional de recursos (bellotas), es capaz de cambiar su dieta, básicamente coprófaga, para alimentarse de este tipo de semillas tan nutritivas y abundantes durante el otoño. Este descubrimiento contradice la afirmación comúnmente aceptada de que “los escarabajos peloteros no son consumidores de semillas” (Vander Wall & Longland 2004, p.157), y confirma la excepción de *Thorectes lusitanicus* como depredador postdispersivo de semillas de *Quercus*.

*Thorectes lusitanicus* Jeckel (Coleoptera, Scarabaeoidea, Geotrupidae) es un escarabajo pelotero áptero, endémico del sur de la península Ibérica (España y Portugal) (López-Colón 1981, 1995; Martín-Piera & López-Colón 2000). La poca información disponible sobre los hábitos tróficos de esta especie sugiere que tienen capacidad para alimentarse de una gran variedad de sustancias (Palestrini y Zunino, 1985). Algunos resultados preliminares sobre el estudio del sistema digestivo de *Thorectes lusitanicus* sugieren la existencia de unas fuertes mandíbulas y una flora microbiana muy diversa, que puede ayudar a comprender el extenso nicho trófico que presenta esta especie, que es incluso capaz de consumir semillas con un duro pericarpo, como es el caso de las bellotas de las dos especies de *Quercus* estudiadas.

Desde el punto de vista de los *Quercus*, la proporción de pérdidas de semillas debido a la acción de *Thorectes* no es demasiado alta en comparación con la de los roedores (80-90%). En los bosques mediterráneos, los roedores son precisamente los principales depredadores de bellotas (e.g., Pérez-Ramos 04; Gómez 03; Pulido 99; Herrera 95; Díaz 92). Sin embargo, el patrón de depredación postdispersiva de semillas por *Thorectes* es muy variable en el espacio y en el tiempo. Por un lado, los valores más altos se han encontrado en el exterior de las parcelas experimentales, sin exclusión de grandes herbívoros. Esto puede deberse a que los excrementos de estos ungulados suponen una de sus principales fuentes de alimentación y el medio principal, descrito hasta el momento, que utilizan para nidificar y efectuar sus puestas (Hanski & Cambefort 1991). En general, las poblaciones de escarabajos peloteros estarán reguladas por la densidad de herbívoros de la zona (e.g., Nummelin & Hanski 1989; Halffter *et al.* 1992; Davis *et al.* 2001). Así, los bosques que cuenten con mayor número de ungulados silvestres o domésticos probablemente contarán con poblaciones más abundantes de escarabajos peloteros (Kadiri *et al.*, 1997) y, por tanto, una mayor proporción de bellotas serán enterradas y consumidas (total o parcialmente) por ellos. Probablemente por esta razón se han encontrado unas tasas de manipulación de bellotas mucho más elevadas en la parcela experimental de Panera (20-40%), que cuenta con una carga de ungulados domésticos y salvajes mucho mayor que la parcela de Tiradero.

La heterogeneidad espacial del bosque es otro factor de variabilidad en la depredación de semillas por escarabajos. Aunque *Thorectes lusitanicus* parece moverse por todo el mosaico de micrositios que ofrece el bosque, cuando las bellotas son dispersadas equitativamente en los tres tipos de micrositios, la tasa de manipulación por escarabajos es mayor en los microhábitats localizados “bajo árbol (sin matorral)”. Aunque este patrón debe ser confirmado mediante un estudio del comportamiento de forrajeo del *Thorectes*, es probable que este tipo de micrositios puedan llegar a atraer mayor número de estos coleópteros al presentar una mayor disponibilidad de bellotas en el suelo.

En condiciones naturales, se han encontrado unas tasas de manipulación por escarabajos más altas sobre las bellotas de quejigo que sobre las de alcornoque. Sin embargo, los resultados en el experimento en el que se ofrecieron bellotas de las dos especies al mismo tiempo, mostraron que los escarabajos no presentaban ningún tipo de preferencia alimenticia entre las dos especies de *Quercus*. Por tanto, parece ser que estas diferencias encontradas podrían estar más relacionadas con la fenología diferencial de caída de bellotas al suelo que presentan ambas especies. Así, *Q. canariensis* comienza a

desprenderse de sus frutos desde principios de otoño, momento en el cual los escarabajos parecen estar más activos. En cambio, las bellotas de *Q. suber* caen al suelo mucho más tarde, casi entrado ya el invierno, cuando las temperaturas son más bajas y los escarabajos ven reducida su actividad, por lo que se registran unas tasas de manipulación mucho menores.

Ahora bien, el daño que *Thorectes lusitanicus* ocasiona a la bellota parece ser bastante diferente si comparamos ambas especies de *Quercus*, lo cual conlleva profundas implicaciones demográficas. Una vez enterrada en el suelo, la probabilidad de que una bellota sea consumida totalmente o casi por completo por estos escarabajos es mucho más alta para *Q. canariensis* que para *Q. suber*, encontrándose en este último caso una mayor proporción de bellotas manipuladas pero con el embrión intacto (manteniendo su capacidad germinativa). Estas diferencias entre especies en la tasa de consumo de bellotas también ha sido demostrada en los experimentos en cautividad, lo cual parece ser explicado por la mayor dureza de la testa que presentan las bellotas de *Quercus suber*.

### ***Thorectes lusitanicus* como dispersor de semillas**

El comportamiento innato que presentan muchos escarabajos peloteros al enterrarse junto con porciones de excrementos bajo el suelo parece que está relacionado con la competencia por los recursos, protección frente a condiciones adversas y reducción del riesgo de ser devorado por sus depredadores (Hanski & Cambefort 1991). Otros autores han documentado, en bosques tropicales, el papel de algunos escarabajos peloteros como dispersores secundarios de semillas (previamente ingeridas por los herbívoros), que son enterradas junto con las heces que las contienen y, de esta forma, quedan más protegidas frente a los depredadores (e.g. Andresen 2003; Vander Wall & Longland 2004). En el caso concreto de *Thorectes lusitanicus*, el comportamiento enterrador se mantiene e incluso, ocasionalmente, pueden llegar a rodar a poca distancia algunas porciones de excrementos, ayudándose de sus patas delanteras. Este mismo comportamiento es el que parece seguir con la bellota. El efecto positivo para la regeneración de las quercíneas estudiadas es que siempre existe una pequeña proporción de esas bellotas previamente enterradas que no llega a ser consumida por completo, pudiendo llegar a emerger y establecerse como plántula. Un caso similar es el estudiado para algunas aves y roedores, que juegan un doble papel como depredadores y dispersores de semillas, y es aceptado que esa pequeña proporción de semillas viables que entierran en el suelo pero después olvidan es crucial para la dinámica y mantenimiento de las poblaciones de árboles (e.g. Gómez 03; Díaz 92).

## **AGRADECIMIENTOS**

El presente estudio ha estado financiado por el proyecto HETEROMED (REN2002-04041-C02-02) y una beca FPU concedida por el Ministerio de Educación y Ciencia. Esta investigación se enmarca en las redes temáticas REDBONE (Andalucía) y GLOBIMED (España).

## **BIBLIOGRAFÍA**

- ANDRESEN, E. (2003). *Effect of forest fragmentation on dung beetle communities and functional consequences for plant regeneration*. *Ecography*, 26, pp 87-97
- DAVIS, A. J et al. (2001). *Dung beetles as indicators of change in the forests of northern Borneo*. *J. Appl. Ecol.* 38, pp. 593-616.
- DÍAZ, M. (1992). *Rodent seed predation in cereal crop areas of central Spain: effects of physiognomy, food availability, and predation risk*. *Ecography* 15, pp. 77-85.
- GÓMEZ, J. M. (2003). *Spatial patterns in long-distance dispersal of Quercus ilex acorns by jays in an heterogeneous landscape*. *Ecography*, 26: 573-584.
- HALFFTER, G., M. E. Favila, and V. Halffter, (1992). *A comparative study of the structure of the scarab guild in Mexican tropical rain forest and derived ecosystems*. *Folia Entomol. Mex.* 84, pp. 131-156.
- HANSKI, I. and Y. Cambefort (1991). *Dung beetle ecology*. Princeton : Princeton University Press, cop.— XII, 481 p: il. ; 25 cm.
- HERRERA, J. (1995). *Acorn predation and seedling production in a low-density population of cork oak (Quercus suber L.)*. *Forest Ecology and Management* 76, pp. 197-201.
- KADIRI, N., J.M. Lobo, & J.P. Lumaret (1997). *Conséquences de l'interaction entre préférences pour l'habitat et quantité de ressources trophiques sur les communautés d'insectes coprophages (Coleoptera, Scarabaeidae)*. *Acta Oecologica*, 17, 107-119.



- LÓPEZ-COLÓN, J.I. 1981. *Contribución al conocimiento del género Thorectes Mulsant, 1842 (Coleoptera Scarabaeoidea). Thorectes baraudi, nueva especie española*. Nouv. Rev. Ent., 11 (3): 277-286.
- LÓPEZ-COLÓN, J.I. 1995. *El género Thorectes Mulsant, 1842 (Coleoptera Scarabaeoidea, Geotrupidae) en la fauna europea*. G. it. Ent., 7:355-388.
- MARANÓN T, R. Zamora, R. Villar, M. A. Zavala, J.L. Quero, I. Pérez-Ramos, I. Mendoza, J. Castro (2004). *Regeneration of tree species and restoration under contrasted Mediterranean habitats: field and glasshouse experiments*. International Journal of Ecology and Environmental Sciences 30: 187-196.
- MARTÍN-PIERA, F. & J.I. López-Colón, 2000. *Coleoptera, Scarabaeoidea I*. En: Fauna Ibérica, vol. 14. Ramos, M.A. et al. (Eds.). Museo Nacional de Ciencias Naturales. CSIC. Madrid. 526 pp.
- NUMMELIN, M. & I. Hanski, (1989). *Dung beetles of the Kibale forest, Uganda; comparison between virgin and managed forest*. J. Trop. Ecol. 5, pp. 349-352.
- PALESTRINI C. & M. Zunino, 1985. *Osservazioni sul regime alimentare dell'adulto di alcune specie del genere Thorectes Muls.*. Boll. Mus. Reg. Sci. Nat. Torino: 3:183-190.
- PÉREZ-RAMOS, I. M., M. T. Domínguez y T. Maraño (2004). *Depredación de semillas de alcornoque (Q. suber) y quejigo (Q. canariensis): una aproximación experimental*. Revista de la Sociedad Gaditana de Historia Natural, 4. pp. 175-180.
- PÉREZ-RAMOS, I. M. y T. Maraño (2004). *Limitaciones en la Regeneración Natural de las especies leñosas de un bosque mediterráneo*. Almoraima 31 (2004): 129-135
- PULIDO, F. J. (1999). *Herbivorismo y regeneración de la encina (Quercus ilex) en bosques y dehesas*. Ph.D. Dissertation. Universidad de Extremadura, Cáceres, Spain.
- Proyecto de seguimiento y caza mayor en Andalucía* (2003). Consejería de Medio Ambiente (Junta de Andalucía)
- VANDER WALL, S. B. & W. S. Longland. 2004. *Diplochory: are two seed dispersers better than one?* Trends in Ecology and Evolution 19: 155-161.

*Almoraima, 35, 2007*