

# La taxocenosi a Scarabeidi coprofagi di un ambiente xerico: materiali per un'analisi biogeografica storico-causale (\*)

MARIO ZUNINO (\*), ENRICO BARBERO (°), CLAUDIA PALESTRINI (°),  
MICHELE LUZZATTO (°)

(\*) *Istituto di Zoologia, Via Archirafi, 18 - 90123 Palermo*

(°) *Dipartimento di Biologia Animale, Via Accademia Albertina, 17 - 10123 Torino*

## SUMMARY

A study of a dung beetles (Coleoptera, Scarabaeidae) taxocenosis from a xeric area of the Southern Cone of South America has been carried out in December 1987 and in February 1989.

13 species were detected, belonging to four tribes, i. e., Eucraniini (Eucraniina and Ennearabdina), Onitini (Gromphina and Phanaeina), Coprini (Dichotomiina) and Scarabaeini (Canthonina).

The phyletic and geographic relationships of the involved taxa, suggest that at least two different allochronic Distribution Patterns overlap in the study area.

The eldest, related to the earlier steps of the Southern Atlantic opening, is represented by the endemic, relict group of Eucraniini. The second Pattern includes typically neotropical elements, the presence of which in the area results from dispersal phenomena, more recent.

The trophic and behavioural features of the different taxa have been analyzed in relation to their position in the taxocenosis and interpreted from a causal point of view also on the ground of their biogeographical history.

Con la ricerca oggetto della presente nota si intende portare un primo contributo allo studio degli eventuali rapporti fra il ruolo dei singoli elementi di una data taxocenosi nel suo ambito, e le relazioni filogenetiche e geografiche di ciascuno di essi. In altri termini, si è presa in considerazione l'ipotesi che la storia biogeografica delle singole componenti di una taxocenosi condiziona non soltanto la sua composizione sistematica, ma anche la sua struttura ecologica.

A tal fine è stata studiata la comunità a Coleotteri Scarabaeinae di un ambiente xerico del Cono Sud del Sudamerica. Tale scelta si è basata sulle seguenti considerazioni:

a) Il taxon considerato è numericamente assai consistente (circa diecimila specie), è praticamente cosmopolita e comprende numerosi gruppi subordinati, anche sensibilmente differenziati sia dal punto di vista morfologico, che ecologico e comportamentale (von Lengerken, 1954; Halffter & Matthews, 1966; Halffter & Edmonds, 1982).

La sistematica e la filogenesi del gruppo sono state oggetto di lavori re-

---

<sup>(101)</sup> (\*) Lavoro eseguito con il contributo MURST 40% («Ecoetologia della fauna di ambienti desertici e sabbiosi costieri»).

centi, grazie ai quali siamo oggi in possesso di ipotesi relativamente solide in ordine a tali problemi (Iablokoff-Khnzorian, 1977; Halffter & Edmonds, cit.; Zunino, 1983; d'Hotman & Scholtz, 1990; Scholtz, in print). Come condizione generale il gruppo è coprofago, sfrutta cioè una risorsa trofica le cui peculiari caratteristiche hanno promosso l'evoluzione di una gamma di adattamenti, sia comportamentali che morfofisiologici, estremamente estesa ed articolata, e l'occupazione di una gamma di ambienti altrettanto vasta (Halffter & Matthews, cit.; Halffter & Edmonds, cit.).

b) L'ambiente dove sono state condotte le ricerche presenta sufficienti caratteristiche di stabilità ecologica, non ha subito drastiche e rapide modificazioni recenti, soprattutto antropiche, e ospita un numero di specie di Scarabaeinae non eccessivamente elevato, cioè una taxocenosi relativamente semplice. Inoltre, trattandosi di un ambiente xerico, possiede caratteristiche così estreme e severe per gli Scarabaeinae da giustificare l'ipotesi della presenza di adattamenti morfologici e comportamentali non soltanto differenti in relazione al diverso ruolo svolto da ciascuna componente della taxocenosi, ma anche sensibilmente accentuati.

L'area indagata, situata nell'Argentina occidentale, è compresa nella Provincia zoogeografica del Monte (Cabrera & Willink, 1980). La ricerca in campo è stata condotta all'interno della stazione sperimentale dell'I.N.T.A. (Istituto Nacional de Tecnología Agropecuaria) «Las Vizcacheras», situata a 25 km SE di Chamental, nella provincia di La Rioja, 30° 25' S, 66° 10' W. L'area, estesa per circa 26 km<sup>2</sup>, è in gran parte occupata da lassa vegetazione a matorral spinoso che a tratti ingloba chiazze di vegetazione arborea dove dominano le leguminose. Una porzione limitata di territorio (circa il 35% dell'estensione totale) è stata trasformata in pascolo per bovini semibradi. La fauna autoctona di mammiferi comprende almeno tre specie di roditori - viscaccia (*Lagostomus maximus* Desmarest), mara (*Dolichotis patagonum* Zimmermann) e coniglio delle saline (*Pediolagus salinicola* Burmeister) - ed inoltre il puma (*Felis concolor* Jardine) e la volpe grigia delle pampas (*Dusicyon griseus* Fischer).

La ricerca sul terreno è stata realizzata in due riprese, nel dicembre 1987 e nel febbraio 1989, in corrispondenza con i cicli di attività dell'entomofauna legati alle brevi piogge stagionali.

Sono stati effettuati campionamenti intensivi tramite la raccolta diretta nelle deiezioni dei vertebrati, sia in superficie sia nel terreno sottostante, sia ancora alla luce artificiale, e per mezzo di trappole pitfall ad esca differenziata (escremento umano, carne in decomposizione). È stata così rilevata la presenza di tredici specie di Scarabaeinae (Tab. 1).

L'analisi dei rapporti filogenetici e delle distribuzioni geografiche degli elementi di tale comunità consente di riconoscerne l'appartenenza ad almeno due componenti.

La prima componente è rappresentata dalla tribù Eucraniini, con entrambe le sottotribù, Eucraniina e Ennearabdina (cfr. Zunino, 1985). Si tratta di un taxon endemico delle regioni aride dell'Argentina centrooccidentale (Mar-

Tab. 1 - Composizione sistematica della taxocenosi studiata.  
 (L'impostazione sistematica segue: Martínez, 1959; Edmonds, 1972; Halffter & Martínez, 1977;  
 Zunino, 1985)

---

SCARABAEINI

CANTHONINA

Canthon edentulus Harold  
 Canthon lituratus (Germar)  
 Vulcanocanthon seminulum (Harold)  
 Tetraechma tarsalis (Balthasar)  
 Malagoniella (Malagoniella) argentina (Gillet)  
 Malagoniella (Megathopomina) puncticollis (Blanchard)  
 Deltochilum (Calhyboma) variolosum Burmeister

EUCRANIINI

EUCRANIINA

Glyphoderus sterquilinus Westwood

ENNEARABDINA

Ennearabdus lobocephalus (Harold)

ONITINI

GROMPHINA

Bolbites onitoides Harold

PHANAEINA

Sulcophanaeus imperator (Chevrolat)  
 Coprophanaeus (Megaphanaeus) bonariensis Gory

COPRINI

DICHOTOMIINA

Dichotomius (Luederwaldtinia) micans (Luederwaldt)

---

tínez, 1959), che rappresenta la linea primitiva di un grande tronco filetico, essenzialmente americano, con remote, ma dirette affinità con una linea a gravitazione sudafricana.

La seconda componente, filogeneticamente non omogenea, raggruppa le sottotribù Phanaeina, Gromphina, Dichotomiina e Canthonina, e comprende taxa tutti a gravitazione più settentrionale, neotropicale e, almeno in parte, neartica.

Per quanto riguarda gli aspetti comportamentali, la taxocenosi comprende sia elementi ipofagici (Zunino & Palestrini, 1986), che ricollocano cioè il pabulum in una cavità scavata direttamente al di sotto della massa alimentare, sia organismi telefagici che presentano una qualche modalità di ricollocazione orizzontale, trasportando il pabulum ad una certa distanza dalla fonte prima di inumarlo.

È opportuno sottolineare il fatto che gli organismi a comportamento ipofagico e quelli a comportamento telefagico non corrispondono rispettivamente all'una o all'altra componente, ma sono presenti in entrambe.

Introducendo come ulteriori parametri di valutazione sia il tipo di alimento — ed in particolare le caratteristiche fisiche e lo stadio di degradazione nel quale il pabulum viene utilizzato — sia le modalità con cui il comporta-

mento di ricollocazione, ipofagico o telefagico, viene realizzato, si rileva quanto segue:

1) Per quanto riguarda la prima componente, gli Eucraniina, endemici delle zone aride dell'Argentina, con circa 18 specie distribuite in modo discontinuo, ma rappresentate spesso da popolazioni abbondanti, presentano tutti un comportamento telefagico, con modalità di trasporto esclusive. Appaiono infeudati a deiezioni di roditori, configurate in unità di piccole dimensioni, dalla notevole compattezza e fortemente disidratate, e solo raramente utilizzano frammenti sparsi di deiezioni bovine, sempre molto disidratate. Presentano un'attività concentrata nelle ore diurne ed in pieno sole, prediligendo spazi aperti e privi di copertura vegetale (Zunino, Barbero & Luzzatto, 1989). Tutte queste specie, inoltre, presentano una serie di modificazioni morfologiche che rivelano adattamenti piuttosto spinti all'ambiente desertico: microtterismo, sutura elitrale permanente, meso e metatarsi modificati per la deambulazione veloce su un substrato incoerente, accentuazione della separazione fra protorace e mesotorace.

L'unica specie nota di Ennearabdina, *Ennearabdus lobocephalus* (Harold), endemica della stessa area e anch'essa diurna, si nutre invece di escrementi freschi di varia natura ed è ipofagica (Zunino, Barbero & Luzzatto, 1990).

2) La seconda componente non comprende alcun elemento endemico dell'area considerata né del Cono Sud del Sudamerica, inteso in senso stretto. Tutte le specie che appartengono a questa componente utilizzano, senza eccezioni, escrementi freschi, idratati, dalla consistenza plastica, rappresentati oggi dalle deiezioni del bestiame bovino semibrado. Alcune specie mostrano una certa tendenza alla necrofagia. Nessuna specie sembra utilizzare escrementi di roditori, e comunque mai con le modalità viste per gli Eucraniina. Sono in buona parte organismi notturni, alcuni tipici di aree a matorral relativamente denso, altri ubiquitari, nessuna è esclusiva di ambienti aperti. Non mostrano apprezzabili adattamenti morfologici alle condizioni di ambiente desertico o subdesertico. Dal punto di vista etologico sono presenti in questa seconda componente sia elementi ipofagici (Onitini, Coprini) che telefagici (Canthonina); a questi ultimi corrisponde tuttavia un comportamento radicalmente diverso da quello degli Eucraniina.

Da quanto succintamente esposto è possibile ricavare, almeno in prima approssimazione, uno schema del flusso delle attuali relazioni fra le risorse trofiche — l'escremento dei Mammiferi — e la taxocenosi a Scarabaeinae che le utilizza nell'area considerata (fig. 1).

A partire dall'analisi schematizzata nella figura, e sulla base di quanto ricordato sopra in ordine alle relazioni filetiche e geografiche degli elementi coinvolti, la storia biogeografica della taxocenosi in questione può essere ricostruita come segue.

La tribù Eucraniini rappresenterebbe la componente più antica di questa taxocenosi. Esito di un tronco filetico isolatosi in situ a seguito della frattura sudatlantica e quindi di un'introggressione marina («Archiplatea») (Jeannel, 1967; Reig, 1968; Dietz & Holden, 1970; Smith & Briden, 1977), o comun-

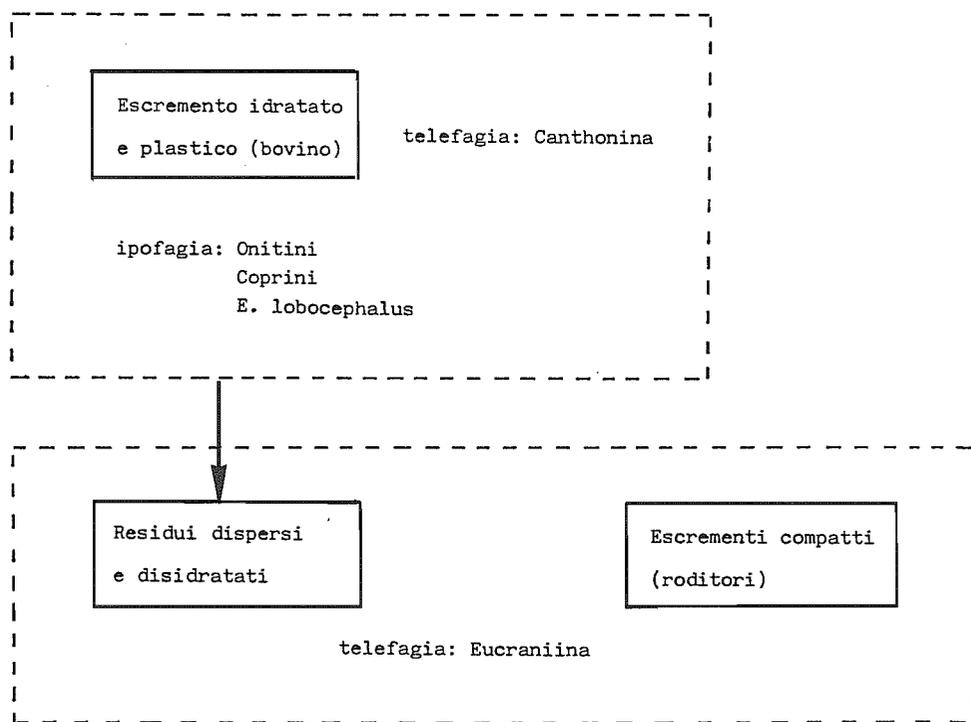


Fig. 1 - Schema del flusso delle relazioni attuali tra la risorsa trofica «escremento di mammiferi» e la taxocenosi a Scarabaeinae che la utilizza nell'area studiata.

que di una barriera marina trasversale estesa dall'attuale Rio della Plata fino alle attuali Ande argentino-boliviane, questa tribù avrebbe seguito la graduale desertificazione del territorio evolvendosi in conseguenza e specializzandosi alle condizioni di vita degli ambienti aridi ed alle relative disponibilità trofiche. Essa rientrerebbe quindi in un Modello di Distribuzione (sensu Halffter, 1965) denominato Platense (Zunino, 1986).

I restanti elementi che costituiscono la seconda componente della taxocenosi sono riconducibili tutti al Modello di Distribuzione Neotropica (sensu Halffter, 1962). Essi rappresenterebbero la fauna di Scarabaeidi coprofagi più recente. L'assenza di specializzazione per l'ambiente xerico indica come questi gruppi si siano evoluti in ambienti non desertici. Ciò conferma l'ipotesi, basata sulle relazioni filetiche e geografiche di tali elementi, che si tratti di gruppi evolutisi nella frazione principale, più settentrionale del Sudamerica. Ristabilitasi la continuità territoriale con il Cono Sud, questi avrebbero quindi colonizzato secondariamente anche tali aree, comprese le zone aride. In tale sede questi elementi, più competitivi nello sfruttamento di deiezioni dalla consistenza simile a quelle attualmente prodotte dai bovini, sarebbero quindi all'origine della odierna situazione di quella linea di Eucraniini, infeudata ad un alimento dalle stesse caratteristiche, rappresentata ormai dal solo *Ennea-*

*rabdus lobocephalus*. Questo infatti si presenta oggi come un vero relitto, a distribuzione estremamente frammentaria e rappresentato sempre da popolazioni numericamente molto ridotte.

A favore di questa ipotesi depone anche la condizione di organismo volatore di tale specie, contrapposta alla perdita di capacità di volo di tutti gli Eucraniina: il mantenimento della facoltà di effettuare ampi spostamenti in volo rappresenterebbe un vantaggio selettivo nella ricerca di un alimento — le feci relativamente idratate e pastose di grandi erbivori — che in condizioni xeriche si distribuisce in modo incomparabilmente più disperso di quanto non si verifichi nel caso delle deiezioni dei roditori, e soprattutto di roditori relativamente sedentari, scavatori e spesso coloniali, come quelli delle aree studiate.

Da quanto sinora esposto non è possibile, evidentemente, trarre conclusioni di ordine generale. Tuttavia, se le nostre analisi sono corrette, almeno dal caso studiato emerge con sufficiente chiarezza che la storia biogeografica delle specie e dei gruppi che formano una taxocenosi consente di interpretarne la composizione non soltanto in termini sistematici. Il ruolo dei diversi elementi della comunità, sebbene sia condizionato dalle loro attuali interazioni, è comunque interpretabile in modo più esauriente alla luce anche della loro storia biogeografica. L'analisi biogeografica storico-causale, infatti, viene ad essere in tal caso la chiave di lettura non soltanto della presenza di un dato taxon in una data area ma della sua storia evolutiva, e quindi dell'origine della posizione che occupa nell'ambito della cenosi di cui oggi fa parte.

#### RINGRAZIAMENTI

Gli Autori desiderano esprimere la loro gratitudine a tutti coloro che hanno contribuito o facilitato lo svolgersi delle ricerche oggetto della presente nota: Ing. Pedro Namur, Direttore della stazione dell'I.N.T.A. «Las Vizcacheras», ed i suoi collaboratori; Dr. Fernando Biurrun (Universidad Regional de La Rioja, subsede di Chamental, Argentina); Dr. Antonio Martínez (Salta, Argentina); Prof. Estela Monteresino (Universidad de Rio Cuarto, Argentina).

#### BIBLIOGRAFIA

- CABRERA A.L., WILLINK A., 1980 - *Biogeografía de América Latina* - Secr. Gen. de O.E.A., Washington, D.C. 122 pp.
- DIETZ R.S., HOLDEN J.C., 1970 - *Reconstruction of Pangea: break up and dispersal of continents, Permian to present* - Journ. of Geophys. Res., **75**(26): 4939-4956.
- EDMONDS W.D., 1972 - *Comparative skeletal morphology, systematics and evolution of the Phanaeinae dung beetles (Coleoptera: Scarabaeidae)* - Univ. Kans. Sci. Bull., **49**(11): 731-874.
- HALFFTER G., 1962 - *Explicación preliminar de la distribución geográfica de los Scarabaeidae mexicanos* - Acta Zool. Mex., **5**(4-5): 1-17.
- HALFFTER G., 1965 - *Algunas ideas acerca de la zoogeografía de América* - Rev. Soc. Mex. Hist. Nat., **26** 1-16.
- HALFFTER G., EDMONDS W.D., 1982 - *The nesting behavior of dung Beetles (Scarabaeinae). An ecological and evolutive approach*. - Inst. Ecol., México D.F., 176 pp.

- HALFFTER G., MARTÍNEZ A., 1977 - *Revisión monográfica de los Cantbonina americanos. IV Parte. Clave para géneros y subgéneros* - Folia Ent. Mex., **38**: 29-107.
- HALFFTER G., MATTHEWS E.G., 1966 - *Natural History of dung Beetles of the Subfamily Scarabaeinae* - Folia Ent. Mex., **12-14**: 1-312.
- D'HOTMAN D., SCHOLTZ C.H., 1990 - *Comparative morphology of the male genitalia of derived groups of Scarabaeoidea (Coleoptera)* - Elytron, **4**: 3-39.
- IABLOKOFF-KHNZORIAN S.M., 1977 - *Über die Phylogenie der Lamellicornia (Insecta, Coleoptera)* - Ent. Abhandl., **41(5)**: 135-200.
- JEANNEL R., 1967 - *Biogéographie de l'Amérique australe* - In: AA.VV., *Biologie de l'Amérique australe*. Ed. du Centre Natn. de la Rech. Scient., Paris, vol. **3**: 401-470.
- LENGERKEN H. VON, 1954 - *Brutfürsorge und Brutpflegeinstinkte der Käfer* - Geest & Portig, Leipzig, 383 pp. 241 figs.
- MARTÍNEZ A., 1959 - *Catálogo de los Scarabaeidae argentinos (Coleoptera)* - Revta. Mus. Arg. Cien. Nat. «Bernardino Rivadavia», **5(1)**: 1-126.
- REIG O., 1968 - *Peuplement en Vertébrés tétrapodes de l'Amérique du sud* - In: AA.VV., *Biologie de l'Amérique australe*. Ed. du Centre Natn. de la Rech. Scient., Paris, vol. **4**: 215-260.
- SCHOLTZ C.H., in print - *Phylogenetic trends in the Scarabaeoidea (Coleoptera)* - J. Nat. Hist.
- SMITH A.G., BRIDEN J.C., 1977 - *Mesozoic and Cenozoic paleocontinental maps* - Cambridge Univ. Press, Cambridge, 63 pp.
- ZUNINO M., 1983 - *Éssai préliminaire sur l'évolution des armures génitales des Scarabaeinae, par rapport à la taxonomie du groupe et à l'évolution du comportement de nidification* - Bull. Soc. Ent. Fr., **88**: 531-542.
- ZUNINO M., 1985 - *Las relaciones taxonómicas de los Phanaeina (Coleoptera, Scarabaeidae) y sus implicaciones biogeográficas* - Folia Ent. Mex., **64**: 101-115.
- ZUNINO M., 1986 - *Patrones de dispersión de los Scarabaeoidea (Col.) en el Con o Sur de América* - X Congr. Latinoamericano de Zool., Viña del Mar, Chile, **20-26.X.1986**: 171.
- ZUNINO M., BARBERO E., LUZZATTO M., 1989 - *Food relocation behaviour in Eucraniina beetles (Scarabaeidae) and the constraints of xeric environment* - Tropical Zoology, **2**: 235-240.
- ZUNINO M., BARBERO E., LUZZATTO M., 1990 - *La ricollocazione dell'alimento in ambienti xerici: il caso di Ennearabus lobocephalus (Harold) (Col.: Scarabaeidae)* - Abstracts XIV Conv. Soc. It. Etol., Lericci (SP), IX.1990.
- ZUNINO M., HALFFTER G., 1988 - *Análisis taxonómico, ecológico y biogeográfico de un grupo americano de Onthophagus* - Monogr. Mus. Reg. Sci. Nat. Torino, **9**: 1-215.
- ZUNINO M., PALESTRINI C., 1986 - *El comportamiento telefágico del Trypocoprís pyrenaicus (Charp.) adulto (Coleoptera, Scarabaeoidea: Geotrupidae)* - Graellsia, **42**: 1-25.
- ZUNINO M., PALESTRINI C., 1988 - *L'evoluzione differenziale dei caratteri ed il riconoscimento della specie nei Coleotteri Scarabeidi* - In: AA.VV., *Il problema biologico della specie. Collana U.Z.I.* - Problemi di biologia e di storia della Natura, Mucchi, Modena, **1**: 173-176.