

RECONOCIMIENTO DE LOS FACTORES DETERMINANTES DE LA RIQUEZA DE ESPECIES: EL CASO DE LOS APHODIINAE (COLEOPTERA, SCARABAEOIDEA, APHODIIDAE) EN LA PENÍNSULA IBÉRICA

F. J. Cabrero-Sañudo* y J. M. Lobo

RESUMEN

En el presente artículo se procedió a explorar las variables que explican la riqueza de especies de Aphodiinae (Aphodiidae, Scarabaeoidea) a escala peninsular ibérica partiendo únicamente de previos estudios faunísticos y haciendo uso de las técnicas estadísticas conocidas como Modelos Lineales Generalizados. Para examinar los factores que influyen en la riqueza de este grupo, se analizaron los datos referidos a 30 estudios faunísticos procedentes de la literatura. Para cada localización, se recopilaban 22 variables, referidas a factores ambientales de tipo topográfico, geográfico, de diversidad ambiental, climático, litológico y de usos ganaderos. Tras eliminar el efecto del área, algunos de los factores ambientales climáticos, litológicos, de usos ganaderos y geográficos se mostraron capaces de explicar la variación en la riqueza de Aphodiinae ibéricos. No obstante, se observó que una función compuesta por el índice de aridez y la variable referida a la proporción de los suelos silíceos podría resumir toda la variación en la distribución de riqueza de Aphodiinae ibéricos propiciada por el ambiente, lo que ponía de manifiesto la correlación existente entre el resto de variables significativas con estas dos variables.

Un análisis de jerarquización de la varianza expuso que los factores climáticos eran los más influyentes en la riqueza de especies, seguidos por los litológicos, los de usos ganaderos y los geográficos. Sin embargo, el espacio en sí mismo fue capaz de explicar mucho más que el resto de variables ambientales, por lo que otras variables no consideradas podrían expresar mejor la variación en la riqueza de Aphodiinae. La distribución de la riqueza de Aphodiinae ibéricos mostró dos áreas con un mayor número de especies, localizadas en la zona sur y la noroccidental de la península. A nuestro juicio, dicha variable no considerada tendría un carácter histórico-geográfico: la fauna ibérica de Aphodiinae estaría básicamente constituida por dos conjuntos de especies con diferentes orígenes y adaptaciones fisioclimáticas (un grupo paleártico o templado-frío y otro mediterráneo o afrotropical), y la distribución disyunta de los centros de riqueza de Aphodiinae coincidiría con las áreas, actualmente bajo condiciones más favorables, que alojan cada uno de estos conjuntos faunísticos. Además, la riqueza de especies que se acumula en el extremo noroccidental de la península sería una de las evidencias que reflejaría el papel ejercido por la Península Ibérica como corredor y refugio de faunas durante los ciclos glaciares/interglaciares.

Palabras clave: Aphodiinae, Scarabaeoidea, coleópteros coprófagos, determinantes de riqueza de especies, Península Ibérica.

Departamento de Biodiversidad y Biología Evolutiva, Museo Nacional de Ciencias Naturales, CSIC, José Gutiérrez Abascal, 2. 28006, Madrid

* Autor para correspondencia. E-mail: fcabrero@mncn.csic.es

ABSTRACT

Examination of determining factors of species richness: the case of Aphodiinae (Coleoptera, Scarabaeoidea, Aphodiidae) at the Iberian Peninsula

In the present article, variables that explain the Aphodiinae (Aphodiidae, Coleoptera) species richness at the Iberian Peninsula were explored, only considering previous faunistic studies and using the Generalized Linear Models statistic procedures. Data from 30 faunistic studies taken from the literature were analysed to examine the factors which have an influence on the species richness of this group. For each location, 22 variables were compiled, referred to topographic, geographic, environmental diversity, climatic, type of soils, and cattle customs factors. After eliminating area effects, several climatic, type of soils, cattle customs and geographic factors were able to explain the variation on Iberian Aphodiinae species richness. However, a function which made up the aridity index and the percentage of siliceous soils variable would gather all the variation on species richness distribution of Iberian Aphodiinae caused by environment. This fact showed the present correlation between these two variables with the other significant ones.

Variance hierarchical partitioning techniques exhibited that climatic factors were the most influent on the species richness, followed by the type of soils, cattle customs and geographic ones. Nevertheless, space *per se* was able to explain more than all the environmental variables together, so some other variables which were not considered could better resume the variation on Aphodiinae richness. Distribution of Iberian Aphodiinae richness showed two areas with a higher number of species located southwards and in the north-western part of the peninsula. In our opinion, such variable would be of historic-geographic nature, and so: 1) Iberian Aphodiinae fauna would be constituted by two principal species groups of different origins and physic-climatic adaptations (a Palaearctic or cold-temperate group and a Mediterranean or Afrotropical group); and 2) the separated distribution of Aphodiinae richness centres would represent the most favourable areas at present, that give refuge to each one of these faunistic groups. Moreover, the fact of an accumulated species richness on the north-western part of the peninsula would be one of the evidences which reflect the Iberian Peninsula role both as a colonization route and as a refuge during glacial/interglacial cycles.

Key words: Aphodiinae, Scarabaeoidea, coprophagous Coleoptera, determining factors of species richness, Iberian Peninsula.

Introducción

La riqueza de especies es una buena medida *a priori* de la diversidad de un grupo de organismos en un territorio (Gaston, 1996), considerándose uno de los aspectos inmediatos de la biodiversidad (Noss, 1990), puesto que se corresponde directamente con la variedad de características ecológicas, morfológicas, filogenéticas o funcionales que presenta dicho taxon en ese territorio. Como la distribución de la riqueza de especies no es homogénea a lo largo de una región, es lógico pensar que numerosos factores, históricos y/o ecológicos, podrían haber sido determinantes en el pasado o estar actuando en la actualidad (Coope, 1979; Ricklefs & Schluter, 1993; Lobo, 1997), modificando y condicionando las diferencias de riqueza de especies entre localidades. Así pues, un mayor conocimiento de dichos factores y de su influencia sobre la riqueza de especies puede ser de suma importancia a la hora de identificar los patrones de riqueza de especies (Hengeveld, 1990; Huston, 1994), así como para diseñar posteriores estudios o para llevar a cabo planes de conservación de dichos grupos (Miller, 1994).

Hoy por hoy es muy probable que no exista ninguna cartografía precisa acerca de la distribución de la riqueza de especies en una región para ningún grupo taxonómico; además, esta tarea podría presentarse muy costosa tanto en tiempo como en recursos económicos, por lo que en la actualidad, no parece rentable (Gaston, 1991). Es por esta razón que habitualmente se prefiere identificar mediante alguna medida de esfuerzo de muestreo aquellas localidades dentro de un territorio suficientemente inventariadas para, posteriormente, a través de los datos de dichas localidades y de la información acerca de los posibles factores que las caracterizan, realizar un modelo predictivo de la riqueza de especies que nos proporcione sus valores en aquellas localidades dentro del territorio para las que no se tiene una buena información. Ésta ha sido, por ejemplo, la estrategia seguida en el caso de los escarabeidos de distintas regiones (Hortal *et al.*, 2001; Lobo *et al.*, 2001; Lobo & Martín-Piera, 2002), utilizando como información de base la procedente de atlas faunísticos (Lobo *et al.*, 1997a; Morrone, 2000), como los de Scarabaeidae de Francia (Lumaret, 1990; Lumaret *et al.*, 1996), o la información presente en bases de datos, como, por

ejemplo, BANDASCA para Scarabaeidae ibéricos (Lobo & Martín-Piera, 1991).

Sin embargo, la existencia de atlas o bases de datos para cualquier grupo taxonómico es excepcional, pues la gran mayoría de los grupos animales, sobre todo insectos, carece de una información compendiada (Martín-Piera, 1997) y a lo sumo sólo existe un número limitado de referencias pertenecientes a publicaciones de carácter faunístico. No obstante, partiendo únicamente de un número discreto de informes faunísticos previamente realizados y haciendo uso de técnicas estadísticas eficaces, como los Modelos Lineales Generalizados (GLM; McCullagh & Nelder, 1989; Crawley, 1993), puede ser posible, como mínimo, realizar una primera exploración de los factores que podrían explicar la riqueza de especies para un taxon en un amplio territorio.

En el presente estudio se pretende identificar y ponderar el efecto de distintas variables ambientales y espaciales relacionadas con la variación en la riqueza de especies de Aphodiinae (Aphodiidae, Scarabaeoidea) a escala peninsular, utilizando para ello la información faunística actualmente existente sobre este grupo en la Península Ibérica. Los Aphodiinae, junto con las familias Scarabaeidae y Geotrupidae (Scarabaeoidea), forman principalmente el grupo de coleópteros vulgarmente conocidos como escarabajos del estiércol (*dung beetles*). La característica más notable de los escarabajos del estiércol es su adaptación trófica al aprovechamiento de excrementos de vertebrados como alimento (Hanski, 1991a). A diferencia de escarabeidos y geotrupidos, que presentan comportamientos más complejos en relación con el excremento, básicamente telecópridos y paracópridos (rodadores y excavadores, respectivamente), los Aphodiinae tienen la singularidad de que esa dependencia del excremento es de carácter endocóprido o morador (Bornemissza, 1976), es decir, se alimentan y reproducen en el interior de éste, así como presentan comportamientos sencillos de nidificación. No obstante, en algunas especies se ha observado un comportamiento ligeramente más complejo de formación de nidos primitivos en el interior del excremento o de excavación por debajo del excremento (Rojewski, 1983; Zunino & Barbero, 1990; Borghesio & Palestrini, en prensa). La subfamilia Aphodiinae es un grupo con un gran éxito evolutivo, que ostenta una gran diversidad conocida de especies (alrededor de 2000 especies descritas; Dellacasa, 1991). Aunque es un grupo de distribución mundial (ver, por ejemplo, Dellacasa, 1987), es en las comunidades del estiércol presentes en las

zonas templado-frías de la región Paleártica donde se presenta como el grupo predominante (Hanski, 1991b). En cualquier caso, a pesar de ser un grupo del cual se tiene un gran conocimiento taxonómico, sobre todo en el Paleártico Occidental, una notable cantidad de especies aún permanecería sin describir (Cabrero-Sañudo & Lobo, 2003).

Hasta el momento, algunos estudios han analizado la influencia de algunos factores ambientales, como temperatura, humedad o precipitación, sobre determinadas especies de afodinos a escala local (Landin, 1961). Igualmente, otros estudios puntuales han examinado la variación altitudinal de estas comunidades (Jay-Robert *et al.*, 1997; Martín-Piera *et al.*, 1992), su variación según el tipo y la cantidad de excremento (Finn & Giller, 2002; Galante & Cartagena, 1999; Kadiri *et al.*, 1997; Lumaret *et al.*, 1992), según la naturaleza del hábitat (Menéndez & Gutiérrez, 1996; Romero-Alcaraz *et al.*, 2000) o según la estacionalidad (Hanski & Koskela, 1979; Palmer, 1995; Sowig 1997). Sin embargo, a pesar del conocimiento general existente en el Paleártico Occidental sobre la relación entre estas especies y algunas variables ambientales (Hanski & Cambefort, 1991a, 1991b; Lumaret, 1978; Sowig & Wassmer, 1994), los patrones de variación de la riqueza de especies y de otros atributos de la diversidad a escala geográfica y la elucidación de los factores ambientales que los determinan sólo han sido estudiados en el grupo hermano de los Scarabaeidae (Lobo & Martín-Piera, 2002; Lobo *et al.*, 2002; Martín-Piera, 2001; Verdú & Galante, 2002). La mayoría de estos trabajos han podido desarrollarse gracias a una excelente información taxonómica de base sobre los Aphodiinae y los Scarabaeoidea en general (Báguena 1967; Baraud, 1992; Dellacasa, 1983; Dellacasa *et al.*, 2000; Martín-Piera & López-Colón, 2000; Veiga, 1998), lo que también ha facilitado en los últimos años el desarrollo de numerosos estudios faunísticos para la Península Ibérica acerca de la composición de diferentes comunidades del estiércol repartidas por su territorio (ver Tabla 1). Sin embargo, aparte de dichos estudios faunísticos, no existe en la actualidad una información compendiada de todas las citas existentes para los Aphodiinae ibéricos.

A falta de recursos minuciosos (bases de datos, atlas) que pudieran contener toda la información faunística existente en la bibliografía y en las colecciones y aprovechando únicamente los datos de aquellos estudios realizados, el cometido del presente estudio es la observación de las posibles relaciones entre diversos factores ambientales y espaciales con la riqueza de especies, para así dilu-

Tabla 1.— Listado de las 30 localidades de la Península Ibérica consideradas en el presente estudio. Área (A), Latitud (Lat), Longitud (Lon), Riqueza de especies de Aphodiinae (RA). Área en km². Latitudes y longitudes se incluyen en grados. El número de localidad coincide con el de la Figura 1.

Table 1.— List of the 30 Iberian localities considered in the present study. Area (A), Latitude (Lat), Longitude (Lon), Aphodiinae species richness (RA). Area in km². Latitudes and longitudes in grades. Locality numbers correspond to numbers in Figure 1.

Nº	Localidad	Referencias	A	Lat (N)	Lon (O)	RA
1	Nava de Francia	Gutiérrez García (2000)	0,06	40°25'	6°23'	25
2	Colmenar Viejo	Veiga (1982)	0,2	40°40'	3°45'	21
3	Sierra de Alfacar	Fernández-Sigler (1986)	1	37°20'	3°30'	20
4	Cabo de Gata	Rozas & Ávila (1990)	1	36°45'	2°10'	12
5	La Hiruela	Baz (1988)	1	41°00'	3°30'	20
6	El Ventorrillo	Martín-Piera <i>et al.</i> (1986)	1	40°45'	4°00'	27
7	Chiclana de la Frontera	Avila & Sánchez-Piñero (1990)	4	36°25'	6°10'	26
8	Pego-Oliva	Mico <i>et al.</i> (1998)	9	38°52'	0°05'	6
9	Serra de Grândola	Serrano <i>et al.</i> (1999)	14	38°00'	8°42'	13
10	Valle del Alberche	Lobo (1982)	25	40°42'	4°40'	25
11	Parque Natural de la Font Roja	Verdú (1994)	25	38°40'	0°32'	10
12	Sierra de Onil	Galante & Cartagena (1999)	25	38°38'	0°41'	3
13	Villafáfila	Salgado (1983)	28	41°50'	5°40'	21
14	Sierra de Salinas	Cartagena & Galante (1998), Galante & Cartagena (1999)	48	38°39'	0°51'	3
15	Sierras Subbéticas	Hidalgo & Cárdenas (1994)	50	37°25'	4°20'	20
16	Sierra de Baza	Romero-Alcaraz <i>et al.</i> (1998)	91	37°23'	2°53'	14
17	Macizo Central de Gredos	Lobo (1992)	100	40°15'	5°20'	31
18	Doñana	Lobo <i>et al.</i> (1997b)	300	37°00'	6°22'	32
19	Depresión Guadix-Baza	Sánchez-Piñero (1994)	400	37°30'	3°10'	29
20	Sierra de Urbión	De la Villa (1992)	489	42°03'	2°53'	39
21	Picos de Europa	Galante & Stebnicka (1994), Menéndez (1997)	866	43°05'	5°05'	34
22	Sierra Nevada	Ávila & Pascual (1988)	1250	37°05'	3°30'	28
23	Vizcaya	Bahillo <i>et al.</i> (1988)	2217	43°10'	2°50'	27
24	Almería	Carrión (1961)	8774	37°17'	2°24'	21
25	Navarra	Herrera Mesa & Rey-Escalera (1985)	10421	42°40'	1°40'	21
26	Cordillera Cantábrica	Galante & Stebnicka (1994)	10569	43°00'	5°35'	45
27	Salamanca	Galante (1983)	12336	40°45'	6°00'	38
28	Albacete	Ruano <i>et al.</i> (1988), Sánchez-Ruiz <i>et al.</i> (1994)	14858	38°45'	1°50'	35
29	León	Delgado & Salgado (1982), Salgado & Delgado (1979, 1982), Salgado & Galante (1987)	15468	42°40'	5°55'	55
30	Cáceres	Galante & Stebnicka (1993)	19945	39°50'	6°20'	37

cidar cuáles de entre estos factores podrían ser determinantes a la hora de explicar la distribución de la riqueza ibérica de Aphodiinae. Se trata pues de analizar el efecto de los factores relacionados con el patrón de variación ibérico de la riqueza de especies de afodinos, como paso previo para emitir hipótesis con sentido biológico capaces de explicar esas relaciones.

Material y métodos

ORIGEN Y SELECCIÓN DE LOS DATOS

Para intentar comprender los factores ambientales que influyen en la riqueza de especies de

Aphodiinae en la Península Ibérica se analizaron los datos obtenidos para 30 localidades o territorios, procedentes tanto de la literatura como de trabajos inéditos (Figura 1; Tabla 1). Dichos estudios difieren en el tamaño de la superficie que abarcan (Tabla 1): seis de ellos tienen una extensión menor o igual a 1 km², once entre 1-100 km² y otros trece poseen más de 100 km², coincidiendo siete de estos últimos con provincias políticas de España. Aunque su localización geográfica es diversa, destaca la escasez de datos en Portugal, zona nororiental de la península y la submeseta sur (Figura 1), y la concentración de estudios en determinadas regiones generalmente cercanas a los lugares de asentamiento, centros o universidades de los grupos de investigación dedi-

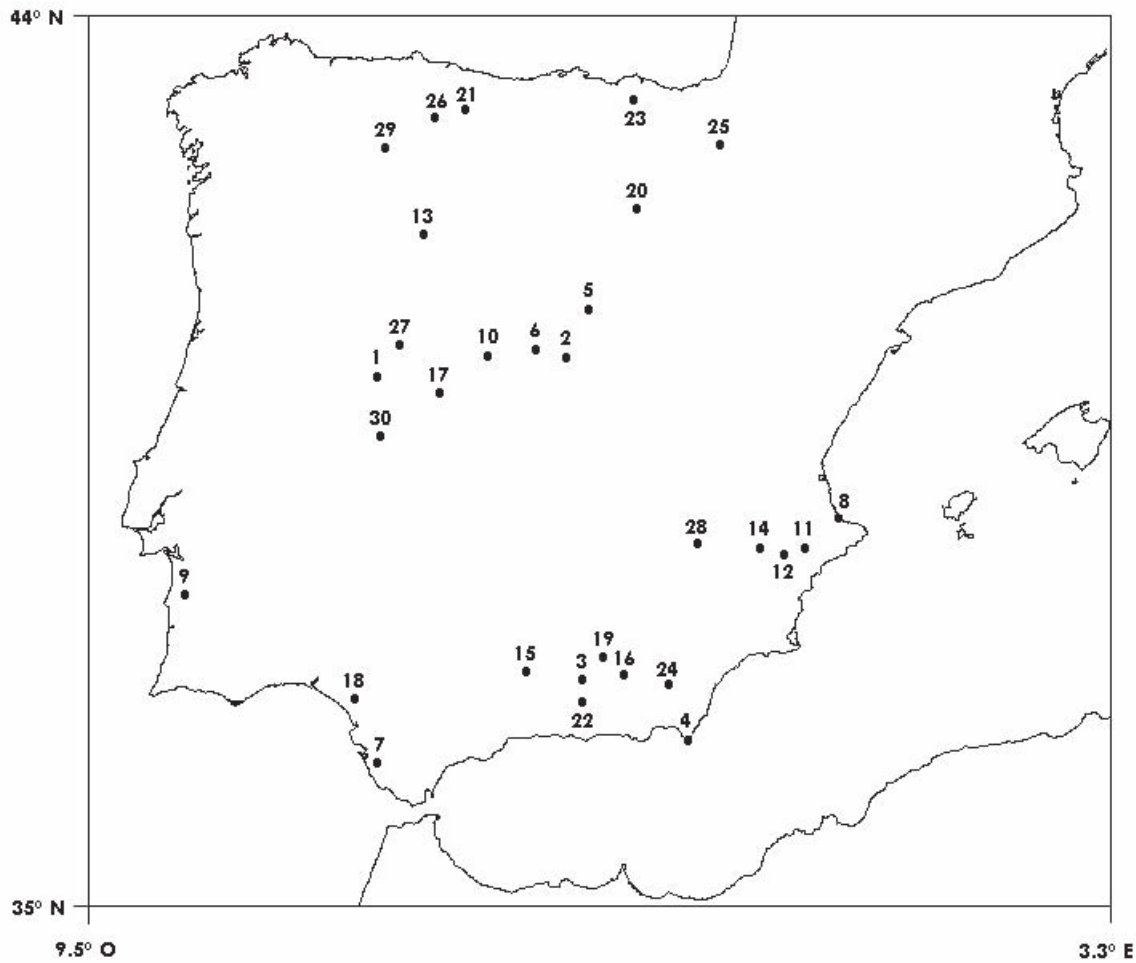


Fig. 1.— Mapa de la Península Ibérica en el que se representan las localidades consideradas en el presente estudio, según su latitud y longitud central. El número de la localidad corresponde al de la Tabla 1.

Fig. 1.— Map of the Iberian Peninsula, where considered localities in the present study are represented, according to their latitude and longitude. Numbers correspond to the localities in Table 1.

cados al estudio de Scarabaeoidea dentro de la Península Ibérica. El tamaño de superficie y la localización geográfica (latitud y longitud medias) de dichas localidades se encuentran resumidos así mismo en la Tabla 1. La nomenclatura de las especies citadas en los estudios ha tenido en cuenta los criterios taxonómicos de Baraud (1992), Dellacasa (1983), Dellacasa *et al.* (2000) y Veiga (1998).

La selección de dichas localidades fue efectuada considerando que los estudios en ellas realizados hubieran sido llevados a cabo durante al menos un año completo de muestreo. Así pues, los datos obtenidos a partir de los estudios están referidos a catá-

logos realizados durante amplios períodos de tiempo, a inventarios que recogieran toda la información regional disponible o a estudios en los que se utilizaran métodos de captura directos sobre excrementos naturales o mediante trampas cebadas de caída (Lobo *et al.*, 1988), con al menos un año de desarrollo. Tan sólo se desechó *a priori* la localización de las islas Baleares, pese a la suficiente información faunística presente en la literatura (Compte, 1968; Español, 1950; Martín-Piera & Lobo, 1992), para así evitar el posible efecto de disminución en la riqueza de especies producido en condiciones de insularidad (MacArthur & Wilson, 1963).

La fiabilidad de los inventarios utilizados se estimó mediante dos estimadores no paramétricos de la riqueza de especies (Chao2 [un estimador basado en el número de especies raras] y ACE [un estimador que tiene en cuenta la abundancia de las especies]; Chao, 1987; Chazdon *et al.*, 1998; Colwell & Coddington, 1994), que, utilizando los datos de abundancia de cada especie para cada localidad, permiten extrapolar el total de especies en cada estudio en el supuesto de que el esfuerzo de muestreo realizado fuera máximo. Los cálculos de estos estimadores fueron realizados mediante el programa EstimateS (Colwell, 2000), considerando únicamente la información referida a las especies de Aphodiinae para cada localidad. Algunas de las localidades (depresión Guadix-Baza, Pego-Oliva, sierra de Alfaca) presentaron unos valores observados de riqueza de especies significativamente menores a los proporcionados por los estimadores Chao2 ó ACE, pero, considerando que se trataban de localidades en las que el esfuerzo de muestreo había sido considerable, se decidió también incluirlas en los análisis posteriores. Por el contrario, mediante este procedimiento se desestimaron localizaciones como las de Los Monegros (López-Colón, 1999; Melic & Blasco-Zumeta, 1999) o Montseny (Español & Viñolas, 1986), puesto que mostraban valores significativamente inferiores a los predichos por los estimadores y no existía evidencia que permitiera conocer el esfuerzo realizado en cada estudio.

Para cada localización, se recopilaron los valores de un total de diecisiete variables ambientales continuas (Tabla 2). Nueve de las variables ambientales correspondían a factores climáticos: temperatura media anual (*tm*), temperatura media de las mínimas (*t*), temperatura media de las máximas (*T*), precipitación media anual (*P*), precipitación total estival (*Pe*), porcentaje de horas diurnas de sol (*Hs*), índice de termicidad (*It*), índice de mediterraneidad (*Im3*) e índice de aridez (*Ia*). Estos tres últimos factores aparecen en Rivas-Martínez (1987) y fueron utilizados en su origen como índices para definir zonas de vegetación. Otras tres variables se referían a factores de diversidad ambiental o heterogeneidad espacial: rango de alturas (*Ra*; diferencia entre la mayor y la menor elevación), rango de temperaturas (*Rt*; diferencia entre la temperatura media de las máximas y de las mínimas) y rango de precipitaciones (*Rp*; diferencia entre la mayor y la menor precipitación anual). Se utilizaron también dos variables topográficas, la altitud media (*am*) y la altitud máxima (*A*), y tres variables geográficas que representaban la distan-

cia a los Pirineos (*Dp*), al estrecho de Gibraltar (*De*) y al mar (*Dm*).

Todos los valores para estas variables fueron obtenidos a través de un sistema de información geográfica (GIS), para lo cual se representaron mapas de cada uno de estos factores mediante el programa Idrisi 32 (Eastman, 2001). La obtención de los mapas para los índices de termicidad, mediterraneidad y aridez se realizó interpolando, mediante medias móviles, la información referida a 314 estaciones meteorológicas de la Península Ibérica y Baleares (ver Verdú & Galante, 2002). En el caso de las variables altitudinales los datos procedían del tratamiento de un modelo digital del terreno con una resolución de 1 km. Los datos climáticos, también con una resolución de 1 km, fueron proporcionados por el Instituto Meteorológico Nacional. Los valores de estas variables se extrajeron superponiendo los mapas con cada uno de los polígonos referidos a las localizaciones consideradas en los análisis. En el caso de los factores geográficos, se elaboraron mapas de distancias a cada uno de los elementos geográficos correspondientes y se calculó la distancia media a la que se encontraba cada una de las localidades.

Por último, se incluyeron también tres variables ordinales ambientales referidas a factores de litología y dos variables ordinales ambientales relacionadas con factores de uso ganadero. Las variables litológicas representan la presencia de suelos calizos (*Sc*), arcillosos (*Sa*) y silíceos (*Ss*) y su rango varía según la superficie que representan sobre el total: rango 1, hasta 33,3%; rango 2, de 33,4-66,6%; rango 3, a partir de 66,7%. Los rangos litológicos para cada localización se estimaron digitalizando un mapa litológico ibérico (Instituto Geográfico Nacional, 1995) y superponiendo cada uno de los polígonos referidos a las localizaciones. Las dos variables referidas al uso ganadero representan la cantidad de individuos de los dos tipos principales de ganado doméstico de pastoreo: el ganado vacuno (*Gv*) y el ganado ovino-caprino (*Go*). Para el ganado vacuno, los rangos se basaron en los datos de censos ganaderos provinciales (Ministerio de Agricultura, Pesca y Alimentación, 2000) y son los siguientes: rango 1, hasta 50.000 cabezas; rango 2, de 50.001 a 100.000 cabezas; rango 3, más de 100.000 cabezas. Para el ganado ovino y caprino, los rangos también se basaron en censos ganaderos provinciales y son los siguientes: rango 1, hasta 200.000 cabezas; rango 2, de 200.001 a 400.000 cabezas; rango 3, más de 400.000 cabezas. A cada una de las localidades se le asignó el rango correspondiente al de su provincia, excepto en el caso de la Serra de Gràndola, a la cual se le atribuyó

Tabla 2.— Listado de las características ambientales de las 30 localidades de la Península Ibérica consideradas en el presente estudio. Altitud media (*am*), Altitud máxima (*A*), Distancia a los Pirineos (*Dp*), Distancia al estrecho de Gibraltar (*De*), Distancia al mar (*Dm*) y Rango de altitudes (*Ra*) en metros; Temperatura media anual (*tm*), Temperatura media de las mínimas (*t*), Temperatura media de las máximas (*T*) y Rango de temperaturas (*Rt*) en grados °C; Precipitación media anual (*P*), Precipitación estival (*Pe*) y Rango de precipitaciones (*Rp*) en milímetros; Índices de Termicidad (*It*), de Mediterraneidad (*Im3*) y de Aridez (*Ia*) como en Rivas-Martínez (1987); Suelos calizos (*Sc*), arcillosos (*Sa*) y silíceos (*Ss*), y Ganadería vacuna (*Gv*) y ovina-caprina (*Go*) en rangos según texto. El número de localidad coincide con el de la Figura 1.

Table 2.— List of the environmental variables of the 30 Iberian localities considered in the present study. Mean altitude (*am*), Maximum altitude (*A*), Distance to the Pyrenees (*Dp*), Distance to the Straits of Gibraltar (*De*), Distance to the sea (*Dm*), and Altitude range (*Ra*) in meters; Annual mean temperature (*tm*), Mean minimum temperature (*t*), Mean maximum temperature (*T*), and Temperature range (*Rt*) in degrees Centigrade; Annual mean precipitation (*P*), Summer precipitation (*Pe*), and Precipitation range (*Rp*) in millimeters; Indexes of Thermicity (*It*), Mediterraneity (*Im3*), and Aridity (*Ia*) as in Rivas-Martínez (1987); Calcareous (*Sc*), Clayey (*Sa*), and Siliceous (*Ss*) soils, and head numbers of cattle (*Gv*) and sheep-goats (*Go*) in three classes, as given in the text. Locality numbers correspond to Figure 1.

Nº Localidad	am	A	Dp	De	Dm	tm	t	T	P	Pe	Hs	It	Im3	Ia	Ra	Rt	Rp	Sc	Sa	Ss	Gv	Go
1 Nava de Francia	1300	1300	516,8	513,8	210,8	11,3	5,0	23,0	62,0	134,0	59,0	250,0	5,8	3,5	15	18,0	49,0	1	1	3	3	3
2 Colmenar Viejo	900	900	332,1	583,6	311,8	12,4	3,0	22,0	46,0	90,0	58,0	129,0	4,2	2,9	0	19,0	46,0	1	1	3	2	2
3 Sierra de Alfacar	1465	1918	635,5	250,3	67,8	11,3	3,0	21,0	79,0	127,0	59,0	302,0	19,1	5,6	30	18,0	80,0	1	1	3	1	3
4 Cabo de Gata	10	260	653,9	351,9	3,0	17,8	11,0	24,0	32,0	25,0	64,0	377,0	25,0	8,8	0	13,0	50,0	3	1	1	1	2
5 La Hiruela	1300	1300	289,7	629,7	270,9	10,0	4,0	24,0	58,0	114,0	56,0	170,0	3,6	3,0	0	20,0	53,0	1	3	1	2	2
6 El Ventorrillo	1480	1480	339,5	583,9	299,0	9,6	3,0	22,0	48,0	97,0	57,0	42,0	2,5	1,4	40	19,0	46,0	1	1	3	2	2
7 Chiclana de la Frontera	17	17	840,8	72,3	5,0	18,1	10,0	22,0	66,0	68,2	66,0	400,8	19,1	3,6	5	12,0	98,0	1	3	1	3	2
8 Pego-Oliva	20	93	378,2	620,8	4,4	17,8	8,0	25,0	42,0	68,1	60,0	389,9	11,5	5,3	10	17,0	48,7	1	3	1	1	2
9 Serra de Grândola	200	252	827,7	376,1	20,4	17,1	10,0	22,0	55,0	19,0	66,0	351,0	20,6	4,4	100	12,0	100,5	1	3	1	3	3
10 Valle del Alberche	1250	1250	383,5	556,3	302,4	10,8	2,6	21,0	43,5	84,6	58,4	159,7	5,3	5,3	650	18,4	45,4	1	1	3	3	2
11 P. N. de la Font Roja	1026	1230	411,7	572,3	30,5	13,7	7,0	25,0	41,0	75,0	61,0	270,5	7,9	4,7	652	18,0	40,1	3	1	1	1	2
12 Sierra de Onil	1000	1094	420,4	558,2	34,7	14,4	6,0	24,0	42,0	74,9	61,0	287,5	8,5	5,4	100	18,0	42,0	3	1	1	1	2
13 Villafáfila	650	714	390,2	650,1	193,5	12,0	5,0	23,0	64,2	58,8	57,0	175,6	5,9	5,3	50	18,0	99,9	1	3	1	3	3
14 Sierra de Salinas	640	699	423,1	544,1	47,7	15,4	5,3	23,0	41,8	77,7	61,0	261,8	7,1	6,5	280	17,7	39,7	3	1	1	1	2
15 Sierras Subbéticas	781	1088	661,3	201,2	78,6	14,8	6,5	24,0	48,3	46,1	60,0	314,8	15,3	3,9	550	17,5	64,9	3	1	1	3	3
16 Sierra de Baza	1610	2213	606,1	311,6	71,6	10,5	2,0	19,0	88,9	155,5	60,1	320,7	25,4	8,1	1321	17,0	85,1	3	1	1	1	3
17 Macizo Central (Gredos)	1750	2418	458,7	483,7	302,3	8,4	3,0	20,0	74,1	118,9	60,0	184,4	5,7	2,3	500	17,0	74,4	1	1	3	3	2
18 Doñana	10	49	799,1	133,8	8,6	17,8	9,0	23,0	67,9	96,8	65,2	381,8	20,4	4,9	50	14,0	84,5	1	3	1	2	3
19 Depresión Guadix-Baza	917	1384	605,4	288,2	84,1	14,0	2,7	20,3	83,7	144,0	60,0	284,2	15,6	5,7	350	17,6	81,3	1	3	1	1	3
20 Sierra de Urbión	1500	2107	178,9	763,5	148,1	7,9	4,0	23,9	49,9	121,4	52,0	149,3	3,1	2,5	1120	19,9	33,4	3	1	1	1	3
21 Picos de Europa	1100	2215	318,4	809,7	43,6	7,4	6,1	20,2	77,3	97,3	49,0	172,1	2,5	2,0	1900	14,1	107,0	3	1	1	3	1
22 Sierra Nevada	1650	3399	658,9	250,1	34,9	9,9	3,4	21,6	74,1	115,1	59,1	296,0	17,8	4,7	1900	18,2	76,0	1	1	3	1	3
23 Vizcaya	303	1364	861,1	917,6	19,7	12,3	7,8	23,3	104,3	198,4	43,7	268,8	1,5	1,6	856	15,5	98,2	3	1	1	2	1
24 Almería	607	2576	611,1	330,5	30,7	18,4	5,9	21,8	59,0	91,7	62,3	344,5	22,0	8,3	2040	15,9	63,8	1	2	1	1	2
25 Navarra	1036	2132	58,2	878,3	82,7	9,4	6,0	22,5	66,8	109,5	47,6	227,9	2,7	3,4	1971	16,5	77,1	1	3	1	3	3
26 Cordillera Cantábrica	1145	2420	360,2	803,2	53,7	8,1	6,2	21,1	84,5	119,0	48,8	182,4	2,7	2,2	1090	14,9	108,4	1	1	3	3	2
27 Salamanca	842	2146	471,7	549,7	225,6	7,8	3,9	21,8	60,8	95,5	58,1	204,3	6,0	3,9	900	17,9	66,0	1	2	2	3	3
28 Albacete	912	1965	431,0	459,9	139,3	13,9	3,8	22,1	46,3	82,3	60,7	255,9	7,7	5,8	1500	18,3	45,0	2	2	1	1	3
29 León	917	2420	384,2	751,2	102,9	9,3	5,1	21,4	78,8	105,5	52,8	170,7	3,9	3,2	1010	16,3	105,8	1	2	2	3	3
30 Cáceres	505	2324	552,8	432,6	247,1	15,1	6,9	23,5	60,1	79,8	61,9	277,4	9,3	3,4	1200	16,6	69,7	1	1	3	3	3

el valor medio de los rangos de las provincias españolas colindantes.

Todas las variables, excepto el tamaño del área, la riqueza de especies y las variables ordinales, fueron estandarizadas, a media 0 y desviación estándar 1, para eliminar el efecto de posibles diferencias en la escala de medida. Los análisis estadísticos fueron realizados mediante el programa STATISTICA 6.0 (StatSoft, 2001).

EXPLORACIÓN DE LAS VARIABLES

En el análisis de las posibles relaciones entre la riqueza de Aphodiinae de cada localidad y las

variables consideradas, se recurrió a los Modelos Lineales Generalizados (GLM; McCullagh & Nelder, 1989; Crawley, 1993). Los GLM presentan varias ventajas de exploración estadística frente a los métodos tradicionales de regresión lineal: en primer lugar, no es necesario realizar ninguna transformación sobre la variable dependiente, puesto que no es preciso que esté normalmente distribuida; en segundo lugar, se puede relacionar a la variable dependiente de manera lineal o no lineal con las diferentes variables independientes, a través de una función de enlace que realiza la transformación requerida.

Con el fin de explorar la posible relación curvilínea (Austin, 1980) entre la variable dependiente y las independientes, se examinó la significación estadística de las funciones lineales ($y = a + bx$), cuadráticas ($y = a + bx + cx^2$) o cúbicas ($y = a + bx + cx^2 + dx^3$) de cada una de las variables independientes, eligiéndose aquella que presenta todos sus términos significativos. La bondad de ajuste de los modelos fue evaluada mediante el estadístico de la desviación, comparándose mediante un test de la F si cada función representaba un cambio en la desviación significativo respecto a un modelo nulo o completo en el que el número de parámetros es igual al número total de observaciones (McCullagh & Nelder, 1989; Dobson, 1999).

Para eliminar la variación en el número de especies de cada localidad según el tamaño del área (MacArthur & Wilson, 1963) se procedió a examinar la relación curvilínea entre estas dos variables. En general, se ha demostrado que esta relación es positiva ($S = cA^z$, donde S es el número de especies, c es una constante, A es el área y z es la tasa de acumulación de especies según el incremento del área; Connor & McCoy, 1979; Rosenzweig, 1995) y que presenta diferencias según los grupos a los que se refiera (diferentes parámetros c y z para cada grupo taxonómico; Lobo & Martín-Piera, 1999). Utilizando los datos del número de especies y del tamaño del área de cada uno de los estudios (Tabla 1), se realizó un ajuste curvilíneo según la función $S = cA^z$ (método Quasi-Newton), extrayendo los residuos de esta función como una medida de la variación de la riqueza de especies independiente de la superficie (residuos procedentes de la relación especies-área: REA).

A continuación se examinaron todas las posibles relaciones de los REA con cada una de las variables explicativas consideradas. Los REA seguían una distribución normal y se asumió que su relación con las variables independientes utilizadas era a través de una función de enlace de identidad. Después de examinar la relación individual de los REA con cada una de las variables explicativas consideradas, se intentó encontrar un modelo general capaz de explicar la variación ibérica de la riqueza de especies. Para ello se llevó a cabo un procedimiento de regresión por pasos (*stepwise procedure*) (Nicholls, 1989; Austin *et al.*, 1996; Heikkinen & Neuvonen, 1997), en el cual, primero se incluía en el modelo la función lineal, cuadrática o cúbica de la variable que había provocado el cambio más significativo en la desviación, para a continuación incluir secuencialmente el resto de las variables significativas (*forward selection*). La función de la variable que

permitía añadir un porcentaje de explicación de la varianza mayor se incluía y este procedimiento se repetía hasta que no quedaban más variables explicativas. Tras cada inclusión de cualquier variable en el modelo, se sometía al nuevo modelo a un procedimiento de eliminación hacia atrás (*backward removal*) para excluir los términos que se tornaban no significativos.

Por otra parte, las interacciones entre variables a menudo pueden poseer un poder explicativo mayor que las variables independientes por sí mismas (Margules *et al.*, 1987). Por ello, también se analizaron independientemente todos los posibles pares de interacciones entre variables que presentaran una relación significativa con los REA.

A menudo las variables consideradas no permiten explicar completamente la variación de la variable dependiente y, en este caso, los residuos de este modelo general (RMG) pueden mostrar una estructura espacial. Este hecho advertiría de la presencia de factores no considerados de carácter ecológico, histórico o incluso biótico que variarían espacialmente (Legendre & Legendre, 1998). Para reconocer estas posibles estructuras, se evaluó la significación de cada uno de los términos lineales, cuadráticos o cúbicos del polinomio de tercer grado de la latitud y de la longitud: $b_1 \text{Lat} + b_2 \text{Lon} + b_3 \text{Lat}^2 + b_4 \text{Lat} * \text{Lon} + b_5 \text{Lon}^2 + b_6 \text{Lat}^3 + b_7 \text{Lat}^2 * \text{Lon} + b_8 \text{Lat} * \text{Lon}^2 + b_9 \text{Lon}^3$ (análisis de tendencias de superficie; *trend surface analysis*; Legendre, 1993; Legendre & Legendre, 1998). Si al someter los RMG a un análisis de regresión con los nueve términos del polinomio de tercer grado de la latitud y la longitud aparecieran términos significativos, se realizaría un mapa de distribución de dichos residuos para intentar reconocer cuál es la variable explicativa escondida tras esa estructura espacial.

RECONOCIMIENTO DE LOS FACTORES DETERMINANTES

Un gran inconveniente al determinar la influencia comparada de un gran número de factores ambientales es la frecuente correlación y falta de independencia que presentan, lo que dificulta enormemente discriminar las variables ambientales causalmente importantes de aquellas otras que muestran correlaciones espurias (Guisan & Zimmermann, 2000; Legendre & Legendre, 1998; MacNally, 2000, 2002).

Las variables ambientales usualmente relacionadas con la diversidad biológica no son casi nunca independientes y esa es una característica de los sistemas naturales que dificulta la utilización de las herramientas estadísticas al uso. Reconocer cuándo una correlación es causal o espuria siempre

es complejo, siendo las correlaciones el material de base capaz de sugerir las hipótesis causales que deben, posteriormente, explorarse experimentalmente o validarse. Dos diferentes aproximaciones ayudan a discernir las variables con posibilidades de ejercer un efecto significativo y, por tanto, probablemente causales, de aquellas otras cuya correlación con la variable dependiente es falsa y no responde a un efecto causal directo o indirecto: la partición (Legendre & Legendre, 1998) y la jerarquización de la varianza (MacNally, 2000). En el presente caso se ha examinado, en primer lugar, la correlación entre todos los pares de variables independientes significativas mediante el coeficiente de correlación no paramétrico de Spearman, corrigiendo la probabilidad de significación según el número de pares de correlaciones efectuadas (corrección de Bonferroni, Siegel & Castellan, 1988). Posteriormente, se procedió a realizar un análisis de jerarquización de la varianza. Las variables independientes consideradas fueron agrupadas en 7 grupos: topográficas, geográficas, de diversidad ambiental, climáticas, litológicas, de uso ganadero y espaciales. Si un grupo presentaba varias variables significativas, se obtenía en primer lugar un modelo explicativo para ese grupo de variables a través de un procedimiento de selección por pasos. A continuación, se calculaba el porcentaje promedio de desviación explicado por cada grupo de variables independientes significativas ($U, V, W, X...$), tras estimar todos los posibles modelos con el resto de grupos de variables (MacNally, 2000, 2002). Por ejemplo, para el grupo de variables U , el promedio de desviación explicado sería la media de las desviaciones de todas las posibles funciones en las que puede participar este grupo de variables ($U, VU, WU, XU, VWU, VXU, WXU, VWXU...$).

Resultados

EFFECTO DEL ÁREA

Tras realizar, mediante la función $S = cA^z$, una estimación curvilínea de la relación entre el tamaño del área de cada localidad y el número de especies de Aphodiinae en cada una de ellas, se observa que el área explicaría hasta un 35,96% de dichos valores de riqueza de especies ($c = 15,58; z = 0,09$). La característica más notable de esta relación (Figura 2A) es el rápido incremento de la riqueza de especies a pequeños tamaños de área y el bajo valor de la tasa de incremento del número de especies con el área, lo que significa que la riqueza de

especies de afodinos de una localidad constituye una muestra representativa de la riqueza ibérica (Lobo & Martín-Piera, 1999).

Los residuos procedentes de la relación especie-área (REA) presentan una distribución normal (no mostrado). Los REA representarían proporcionalmente la riqueza real de especies de Aphodiinae en cada uno de los puntos pertenecientes a cada localidad, prescindiendo completamente del efecto del tamaño del área. Así pues, mediante una interpolación de los REA es posible obtener un patrón ibérico de la distribución de la riqueza de especies de Aphodiinae (Figura 3A). La riqueza de especies de Aphodiinae presenta una distribución disyunta, con dos áreas que muestran valores superiores, al noroeste y sur peninsulares, mientras que hacia los litorales oriental y occidental los valores disminuyen.

SIGNIFICACIÓN DE LAS VARIABLES

En la Tabla 3 se encuentran resumidas todas las relaciones de los REA con las distintas variables ambientales. En la Figura 2(B-I) se encuentran representadas todas las funciones de las variables explicativas que muestran una relación significativa con la riqueza de especies.

Examinando la relación entre los REA y el polinomio de tercer grado de la latitud y longitud, una función formada por los términos lineales de la longitud y latitud, el cuadrático de la longitud, el cúbico de la latitud y el término formado por la interacción de la longitud por la latitud al cuadrado ($Lon + Lat + Lon^2 + Lat^3 + Lon*Lat^2$) es capaz de explicar alrededor de un 74% de la variación en el número de especies (Tabla 3). Esta relación es consecuencia de la fuerte estructura espacial que muestra la variación de la riqueza de especies de Aphodiinae en la Península Ibérica.

Entre las variables relacionadas con la geografía, sólo Dm aparece como estadísticamente significativa (explicando más de un 21% de la desviación), de modo que a mayor distancia de la costa, mayor riqueza de especies.

Las variables relacionadas con la topografía y diversidad ambiental no explican porcentajes de la variación estadísticamente significativos.

Tres de las nueve variables climáticas (It, Ia y tm) se encuentran significativamente relacionadas con los REA; Ia y tm , de forma lineal, mientras que It , como cúbica. De ellas, la función cúbica de It resultó ser la que mayor capacidad explicativa poseía (más de un 38%) de modo que según aumentase la termicidad, disminuiría la riqueza de especies, aunque se produciría también un ligero aumento de

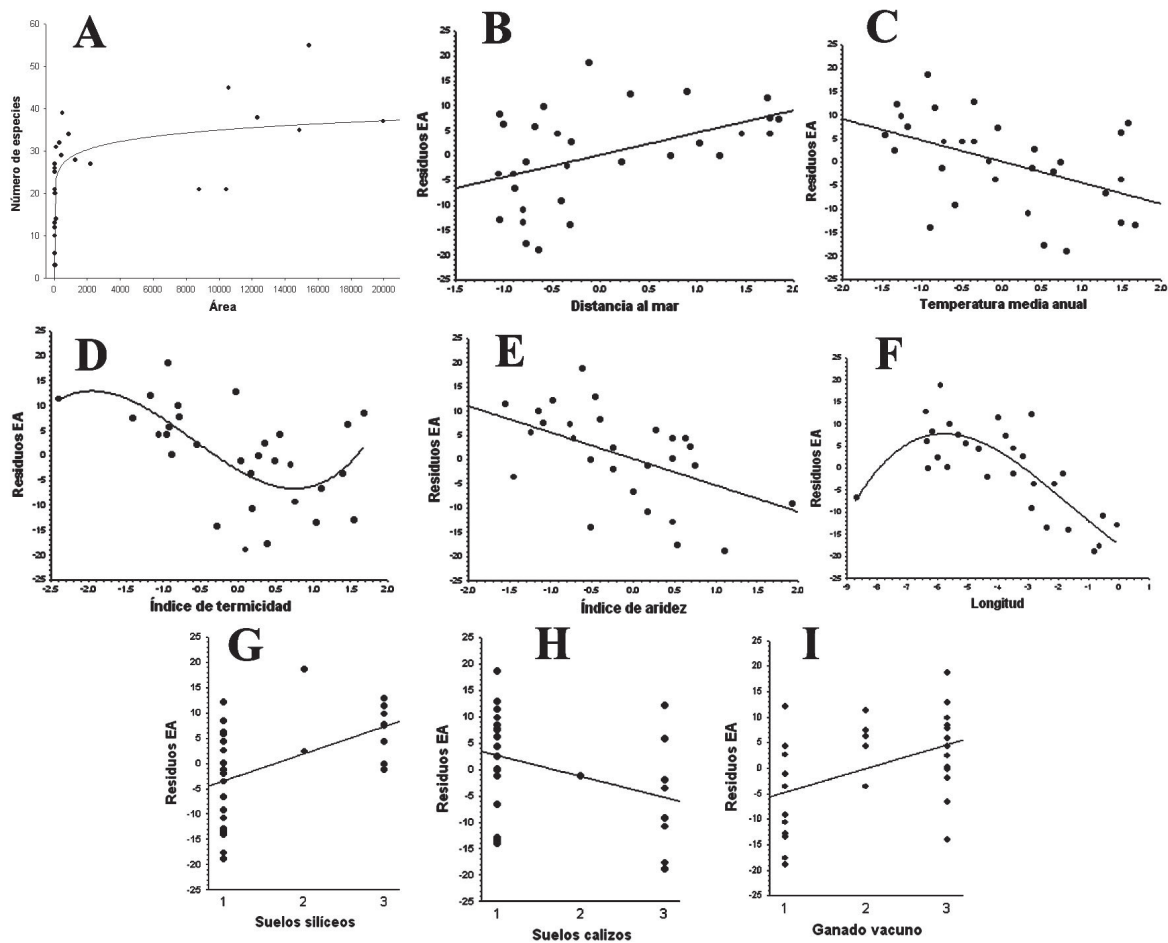


Fig. 2.— Relación entre el número de especies de Aphodiinae y el área de cada estudio y representación entre los residuos de la anterior relación con las diversas variables significativas consideradas (Tabla 3).

Fig. 2.— Relationship between the Aphodiinae number of species and the area size from each study; representation between residuals from that relationship versus the significant variables (Table 3).

ésta con valores altos del índice (Figura 2). *la* y *tm*, por su parte, explican casi un 32 y 22%, respectivamente, de la variación en la riqueza de Aphodiinae. Al introducir juntas las tres variables en un procedimiento de regresión por pasos, la función lineal de *la* es la única que permanece. Este resultado parece ser consecuencia de la gran correlación positiva que existe entre las variables climáticas significativas (Tabla 4).

Dentro del grupo de variables referidas a la litología, las funciones lineales de las variables *Sc* y *Ss* aparecen como significativas, explicando algo más de 14 y 26% de la desviación en la riqueza de espe-

cies, respectivamente. Así pues, la riqueza de Aphodiinae sería mayor cuando la proporción de suelos calizos disminuyera y la proporción de suelos silíceos aumentase, y viceversa (Figura 2). Si se introducen ambas variables en un procedimiento de regresión por pasos, sólo queda la variable *Ss*, puesto que ésta se encuentra en gran parte correlacionada inversamente con *Sc* (Tabla 4).

En cuanto al último grupo de variables, aquellas relacionadas con los usos ganaderos, sólo la variable *Gv* se muestra como significativa y relacionada positivamente con la riqueza de especies, explicando algo más de un 20% en la variación de

Tabla 3.— Desviación y significación del cambio en la desviación con respecto a un modelo completo del número de especies de Aphodiinae, considerando los factores ambientales y el espacio para cada localidad incluida en el estudio. Se ha seleccionado el término lineal, cuadrático o cúbico de cada variable siempre que proporcionaran un cambio significativo en la desviación ($p < 0,05$). En la columna de signos se muestra el tipo de relación para cada uno de los términos. Se incluye el porcentaje de la desviación explicada para cada variable significativa. *** $p < 0,001$; ** $p < 0,01$; * $p < 0,05$.

Table 3.— Deviance and change in deviance from a null model of the Aphodiinae number of species, considering the environmental and spatial variables for each locality considered in the study. The linear, quadratic, or cubic term from each variable was selected when it provided a significant change in deviance ($p < 0,05$). The sign column shows the type of relationship for each term. The percentage of the explained deviance for each significant variable is included. *** $p < 0,001$; ** $p < 0,01$; * $p < 0,05$.

Variables	Abreviatura	Términos Seleccionados	Desviación	d.f.	Cambio en Desviación	F	Signo	% Desviación Explicada
Modelo completo			2709,02	29				
Geografía								
Distancia a los Pirineos	Dp	Dp	2701,31	28	7,71	0,08		
Distancia al estrecho	De	De	2702,71	28	6,31	0,07		
Distancia al mar	Dm	Dm	2130,52	28	578,50	7,60	** +	21,35
Topografía								
Altitud media	am	am	2500,40	28	208,63	2,34		
Altitud máxima	A	A	2636,26	28	72,76	0,77		
Diversidad Ambiental								
Rango de altitudes	Ra	Ra	2653,00	28	56,02	0,59		
Rango de temperaturas medias	Rt	Rt	2701,05	28	7,97	0,08		
Rango de precipitaciones	Rp	Rp	2541,07	28	167,95	1,85		
Clima								
Temperatura media anual	tm	tm	2116,64	28	592,38	7,84	** -	21,87
Temperatura media de las mínimas	t	t	2559,58	28	149,45	1,63		
Temperatura media de las máximas	T	T	2458,61	28	250,41	2,85		
Precipitación media anual	P	P	2491,03	28	217,99	2,45		
Precipitación estival	Pe	Pe	2547,90	28	161,12	1,77		
Porcentaje de horas de sol diarias	Hs	Hs	2594,56	28	114,46	1,24		
Índice de Termicidad	It	It + It ² + It ³	1678,22	26	1030,80	15,97	*** - + +	38,05
Índice de Mediterrañidad	Im3	Im3	2480,61	28	228,41	2,58		
Índice de Aridez	Ia	Ia	1844,14	28	864,88	13,13	** -	31,93
Litología								
Suelos Calizos	Sc	Sc	2318,53	28	390,49	4,72	* -	14,41
Suelos Arcillosos	Sa	Sa	2692,04	28	16,98	0,18		
Suelos Silíceos	Ss	Ss	2002,39	28	706,63	9,88	** +	26,08
Usos Ganaderos								
Ganado Vacuno	Gv	Gv	2163,69	28	545,33	7,06	* +	20,13
Ganado Ovino	Go	Go	2668,27	28	40,75	0,43		
Espacio								
Polinomio de 3er grado de Longitud y Latitud			697,09	24	2011,93	69,27	***	74,27
			[Lon + Lon ² + Lon ³ + Lat + Lat ² + Lat ³ + (Lon + Lon ² + Lat + Lat ² + Lon*Lat + Lon ² *Lat + Lon*Lat ²) + Lat ³ + Lon*Lat ²]					

los datos; en este caso, la riqueza de especies de Aphodiinae aumentaría con el número de cabezas de ganado vacuno (Figura 2).

Un modelo general explicativo que intente aunar todas las variables significativas encontradas recoge únicamente los términos lineales del *Ia* y de *Ss*. Estas dos variables retienen conjuntamente el mayor porcentaje explicado de riqueza de especies de Aphodiinae (43,04%; $F = 52,98$; $p < 0,001$), y el resto de variables significativas lo son,

en gran parte, debido probablemente a su correlación con éstas (Tabla 4). En cuanto a las posibles interacciones o sinergias entre las variables significativas, sólo se consideraron aquellas que mostraban en cada caso una capacidad explicativa substancialmente mayor (al menos >10%) que la proporcionada por cada una de las variables correspondientes a cada interacción, independientemente. Así pues, sólo en el caso de la interacción entre *Ss* y *Gv* se observó un efecto sinérgico

Tabla 4.— Correlaciones entre factores ambientales y variables espaciales significativos. Valor mostrado según estadístico *R* de Spearman; signo según correlación. La significación de las correlaciones ($p > 0,05$), corregida mediante el test de Bonferroni, se muestra en negrita.

Table 4.— Correlations between significant environmental and spatial variables. Shown value according to the Spearman *R* statistic; sign according to type of correlation. Significance of correlations ($p > 0.05$), corrected by Bonferroni test and showed in bold letters.

	Dm	tm	It	Ia	Sc	Ss	Gv	Lon	Lat
Dm	—	-0,55	-0,78	-0,35	-0,33	0,57	0,35	-0,27	0,46
tm		—	0,74	0,58	0,05	-0,42	-0,31	0,16	-0,69
It			—	0,59	0,10	-0,41	-0,31	0,11	-0,80
Ia				—	0,16	-0,36	-0,57	0,39	-0,70
Sc					—	-0,53	-0,40	0,52	-0,03
Ss						—	0,32	-0,43	0,17
Gv							—	-0,76	0,45
Lon								—	-0,08
Lat									—

importante, de manera que a altos rangos de ambas variables se produciría un aumento extraordinario de la riqueza de Aphodiinae (Figura 4). Sin embargo, la adición de esta interacción al modelo general explicativo anteriormente encontrado ($Ia + Ss$) no producía un incremento sustancial en la varianza explicada.

Cuando se representan espacialmente los valores predichos por esta función (Figura 3B), el panorama de la distribución del número de especies de afodinos difiere ostensiblemente del proporcionado los residuos de la relación especies-área (Figura 3A). La función ambiental obtenida no produce un patrón espacial coherente debido a que sus residuos (RMG) están espacialmente estructurados (Figura 3C), lo que significa que alguna variable determinante de la riqueza de Aphodiinae no habría sido aún considerada. Por ello, al someter los RMG a un proceso de selección por pasos (*backward*) con los términos del polinomio de tercer grado de la latitud y la longitud como variables explicativas, aún podría explicarse un 40,73% ($F = 18,56$; $p < 0,001$) de la varianza de RMG por una función formada por el término cuadrático de la longitud y el término de interacción entre la longitud y la latitud al cuadrado ($Lon^2 + Lon*Lat^2$). Así pues, la variación no explicada por las variables ambientales consideradas todavía posee una estructura espacial, existiendo un número mayor de especies de lo esperado por el modelo hacia el noroeste y sur de la península y un número menor de especies de lo esperado en la submeseta sur y Pirineos, zonas éstas caracterizadas por cierta carencia de información faunística.

IMPORTANCIA RELATIVA DE LOS FACTORES DETERMINANTES

Las variables ambientales, ecológicas o de cualquier otro tipo no suelen ser independientes (Gaston & Williams, 1996; Hengeveld, 1990). En el presente caso, resulta evidente que las variables significativas a la hora de explicar la riqueza de especies de Aphodiinae están correlacionadas entre sí (Tabla 4). Debido a ello, en el modelo general explicativo sólo se seleccionaron dos variables (Ia y Ss), ya que éstas aglutinaban buena parte de la información del resto de las variables significativas. Por ejemplo, las variables climáticas son las que más colinealidades significativas muestran (con hasta otras 4 variables).

En vista de la incapacidad para diferenciar la importancia de cada grupo de variables en la riqueza de especies mediante los análisis explicativos previos, la jerarquización de la varianza puede ofrecer una visión más idónea de la contribución de cada grupo de variables significativas cuando éstas presentan colinealidades. En el presente caso, dos de los siete grupos posibles en los que se dividieron las variables (variables topográficas y de diversidad ambiental) no fueron incluidos en la jerarquización de la varianza, puesto que no mostraron ninguna variable significativa en la explicación de la riqueza de especies. Por tanto, la jerarquización de la varianza se realizó con los cinco grupos de variables restantes: geográficas, climáticas, litológicas, de uso ganadero y espaciales.

La variación promedio del número de especies explicada por las variables geográficas es de un 2,60% (Intervalo de confianza: 0-5,59%). Algo

mayor es la capacidad explicativa media de las variables referidas a los usos ganaderos (6,20%; intervalo de confianza entre 3,94-8,46%), y a la litología (7,30%; intervalo de confianza entre 3,54-11,06%). De entre todas las variables no espaciales, las climáticas son las que poseen un mayor poder explicativo, puesto que recogen un 11,54% en la variación de la riqueza de especies de Aphodiinae (Intervalo de confianza: 5,30-17,78%). Pese a los valores obtenidos en los análisis exploratorios previos, la jerarquización de la varianza nos ofrece valores explicativos de la variación en la riqueza de especies bastante menores para cada grupo de variables significativas. Esto es debido, principalmente, a que existe una fuerte estructura espacial en los datos que no puede ser explicada por las variables ambientales utilizadas. Por ello, el promedio explicado por las variables espaciales es mayor que la suma de los promedios del resto de grupos de variables (42,54%; intervalo de confianza entre 35,60-49,47%).

Discusión

SIGNIFICADO BIOLÓGICO DE LOS FACTORES AMBIENTALES

Los presentes resultados demuestran que se puede obtener un conocimiento relativamente preciso acerca de la influencia de distintos tipos de factores sobre la riqueza de especies de un grupo, aprovechando la información faunística dispersa y heterogénea que se posea de dicho grupo. Siguiendo esta aproximación, pueden emitirse ciertas hipótesis explicativas sobre los factores determinantes más importantes a gran escala, hipótesis que deben ser consideradas como punto de partida para posteriores análisis específicos más detallados o de carácter experimental. A la espera de una mejora de la información faunística con nuevos datos empíricos o recopilaciones exhaustivas para un territorio (atlas, bases de datos, etc), una aproximación similar a la del presente estudio es suficientemente adecuada y permite explorar cuáles son los determinantes de la distribución de la riqueza para un grupo dado.

En el grupo de escarabajos del estiércol de los Aphodiinae, los factores ambientales más importantes en la distribución ibérica de su riqueza parecen ser climáticos, lo que parece lógico en un grupo de insectos de pequeño tamaño que no poseen mecanismos fisiológicos eficientes de control de la temperatura (Heinrich, 1993). De entre estos factores, los índices de termicidad y aridez, junto con la

temperatura media anual, son los que mayor capacidad explicativa poseen. Es preciso recordar que los índices de termicidad y aridez son variables creadas a partir de los valores de temperatura, en el primer caso, y de temperatura y precipitación, en el segundo (Rivas-Martínez, 1987). Así pues, en general, los territorios con valores altos de temperatura serían inadecuados para la presencia de un buen número de especies de Aphodiinae, lo que ya fue en cierto modo adelantado por Landin (1961) en sus estudios a escala local. En contraposición a los Aphodiinae, se ha observado que los Scarabaeidae mediterráneos presentan una relación positiva con los diversos factores relativos a la temperatura (Lobo & Martín-Piera, 2002; Lobo *et al.*, 2002). Este hecho concuerda con la existencia de un reemplazo latitudinal de especies en la composición de las comunidades del estiércol (Hanski & Cambefort, 1991a; Lobo & Martín-Piera, 1999), de tal manera que en general en las comunidades más septentrionales, los Aphodiinae serían el grupo de coprófagos dominante (Hanski, 1991b), mientras que los Scarabaeidae tendrían su máximo en las comunidades más meridionales (Lumaret & Kirk, 1991). Además, se ha observado que este reemplazo de grupos coprófagos se repite también a nivel de las comunidades de montaña del centro y sur de Europa (Jay-Robert *et al.*, 1997) o incluso de la zona de transición mexicana entre las regiones Neártica y Neotropical (Lobo & Halffter, 2000).

Sin embargo, resulta sorprendente que dos variables climáticas como la insolación o la precipitación tengan tan escasa relevancia a la hora de explicar la variación en la riqueza de especies. El porcentaje de horas de sol, una variable directamente relacionada con la radiación incidente y no tanto con la temperatura del aire, resultó ser la variable ambiental con mayor capacidad predictiva en el caso de los Scarabaeidae (Lobo & Martín-Piera, 2002), probablemente debido a que sus adultos, al poseer una mayor talla corporal que los Aphodiinae, dependen de la radiación para mantener su actividad fuera del excremento (Lobo *et al.*, 1998). Los Aphodiinae, en cambio, no dependerían tanto de la radiación incidente debido a sus hábitos endocópidos y a que generalmente, tanto el suelo como el excremento, lugares en los que se desarrolla el ciclo vital de estas especies, pueden mantener temperaturas considerablemente superiores a las del aire (Landin, 1961).

A pesar de que la precipitación podría considerarse, *a priori*, uno de los factores más importantes para la supervivencia de los individuos, sobre todo en los estadios larvarios (Landin, 1961), en los pre-

sentes análisis no parece mostrar efecto directo alguno sobre la riqueza de Aphodiinae, aunque sí pueda hacerlo indirectamente a través de su participación en el índice de aridez. ¿Cuál puede ser el mecanismo biológico subyacente con capacidad de explicar este resultado? A nuestro juicio, este resultado debería corroborarse de forma más precisa, distinguiendo el efecto ejercido por la precipitación del causado por la humedad ambiental y, tal vez, distinguiendo dentro la subfamilia grupos biogeográficos o filogenéticos a fin de estudiar la influencia de este tipo de variables en cada uno de ellos. Es posible que la precipitación ejerza un papel relevante a la hora de explicar el número de especies paleárticas o templado-frías, pero que la riqueza de especies pertenecientes a grupos de origen Mediterráneo o Afrotropical no se vea influida por variaciones de precipitación o incluso que ésta les afecte negativamente.

En cuanto a la litología, se observa que la composición del suelo influye sobre la riqueza de especies, de manera que aquellos territorios con una mayor proporción de suelos silíceos o menor de calizos presentan también un mayor número de especies de Aphodiinae. Los suelos silíceos parecen poseer alguna característica que favorecería la presencia de los Aphodiinae. Tal vez, este hecho se relaciona con el intercambio iónico que podrían realizar con el suelo algunos de los estadios de desarrollo de los Aphodiinae, pero también al hecho de que los suelos silíceos suelen retener normalmente más agua, son más fríos y se compactan menos al secarse que los arcillosos y que, sobre todo, los calizos, lo cual sería fundamental en aquellos estadios no adultos del desarrollo que presentaran una vida libre en el substrato, independiente del excremento, como en el caso de las larvas de muchos Aphodiinae (Hanski & Cambefort, 1991b; Lumaret, 1983; Lumaret & Kirk, 1991; Osberg *et al.*, 1994).

Los factores relacionados con los usos ganaderos parecen ejercer también una cierta influencia sobre la riqueza de especies de Aphodiinae, de manera que aquellas localidades con una abundante ganadería vacuna presentan también una mayor riqueza de Aphodiinae. Sin embargo, no se ha podido constatar ninguna influencia equivalente del ganado ovino y caprino sobre la riqueza de especies de Aphodiinae. Ya anteriormente, Lumaret *et al.*, (1992) habían indicado que la abundancia y biomasa de los escarabajos coprófagos dependía fuertemente de la cantidad de recursos tróficos, siendo más ricas en lugares con ganadería vacuna. Los escasos datos comparados existentes que estudian

la preferencia trófica de las especies mediterráneas muestran que los Aphodiinae suelen preferir heces con mayor contenido hídrico, como las de vacuno (Martín-Piera & Lobo, 1996). Los Aphodiinae, a diferencia de Scarabaeidae y Geotrupidae, viven y comen dentro de heces relativamente frescas (endocópidos) y necesitan del excremento para reproducirse y depositar sus huevos. Por ello, el excremento de oveja o cabra, en relación con el de vaca, podría ser seleccionado con una menor frecuencia por los Aphodiinae, debido a su menor tamaño y a su mayor rapidez de desecación.

En cuanto a los factores de carácter geográfico, únicamente la distancia al mar influye positivamente sobre la variación de la riqueza de Aphodiinae, lo que probablemente es un reflejo de la preferencia de un buen número de estas especies hacia los ambientes continentales. Tradicionalmente, la distancia a los Pirineos se ha considerado un factor importante al explicar la distribución ibérica de otros grupos animales, como Lepidópteros (Martín & Gurrea, 1990), que habrían entrado en tiempos geológicos recientes desde latitudes septentrionales; del mismo modo, se había incluido en los análisis la distancia al estrecho de Gibraltar, para así tener en cuenta una posible entrada de especies africanas. Sin embargo, estos dos factores no parecen ser relevantes, pese a su evidente correlación con factores climáticos. Tanto en un caso como en otro, la falta de significación puede ser debida a que la presencia de estos organismos en la península no sea tan reciente, o bien a la existencia de una mezcla de faunas con dos diferentes orígenes. Tal vez, de nuevo, analizar la influencia de estos factores en grupos homogéneos biogeográfica o filogenéticamente pueda dirimir con más precisión la importancia de este tipo de factores geográficos.

Respecto a la topografía, ni la altitud máxima ni la media resultaron ser significativas. Las variables topográficas tampoco resultaron importantes a la hora de explicar la riqueza de especies de Scarabaeidae (Lobo & Martín-Piera, 2002; Lobo *et al.*, 2002). Es preciso aclarar que las variables de este tipo no son en sí mismas factores directos (ver Austin, 2002), sino indirectos que reflejan en realidad otras variables principalmente de tipo climático. Anteriormente se ha demostrado que la altitud influye en la riqueza de especies dentro de los Scarabaeoidea (Lobo & Halffer, 2000; Martín-Piera *et al.*, 1992) y que dicha riqueza no varía según la altitud o que incluso aumenta, en el caso de los Aphodiinae del Paleártico Occidental (Jay-Robert *et al.*, 1997). Por esta razón, sería previsible

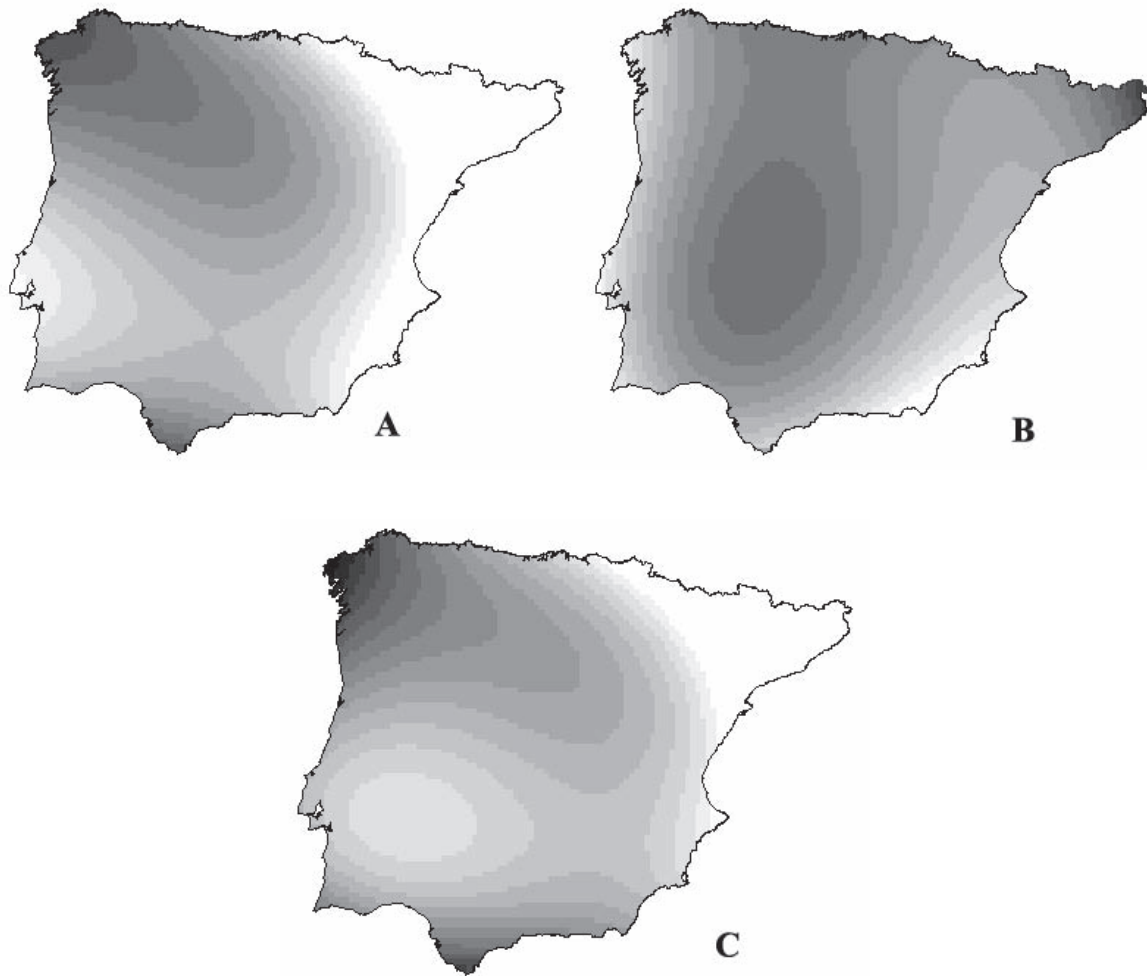


Fig. 3.— Mapas interpolados de distribución de Aphodiinae en la Península Ibérica. Las curvas de color oscuro corresponden a residuos positivos o valores mayores de riqueza de especies; las curvas de color claro corresponden a residuos negativos o valores menores de riqueza de especies. A: Distribución de los residuos procedentes de la relación especies-área (REA). B: Distribución de los valores predichos por el modelo general (MG) explicativo ($Ia + Ss$). C: Distribución de los residuos procedentes del modelo general explicativo (RMG).

Fig. 3.— Interpolated maps of Aphodiinae distribution at the Iberian Peninsula. Darker-coloured curves correspond to positive residuals or higher species richness values; clearer-coloured curves correspond to negative residuals or lower species richness values. A: Distribution of residuals from species-area relationship (REA). B: Distribution of predicted values from the explicative general model (MG: $Ia + Ss$). C: Distribution of the residuals from the explicative general model (RMG).

un efecto positivo de la altitud sobre la riqueza de Aphodiinae, hecho que no se ve reflejado en los presentes análisis. Existen evidencias constatadas de que la Península Ibérica ha ejercido como zona de refugio durante las glaciaciones pleistocénicas (Bennett *et al.*, 1991; Hewitt, 1996; Taberlet *et al.*, 1998; Brewer *et al.*, 2002). En el caso de los Aphodiinae, hay además evidencias fósiles que indican movimientos latitudinales durante los

ciclos glaciares/interglaciares (Coope, 1979, 1990; Coope & Angus, 1975; Foddari, 1994). Las zonas de montaña, debido a la heterogeneidad ambiental que alojan, han debido ser especialmente relevantes como corredor faunístico e incluso como refugio para algunas de estas especies. Pero debido al aislamiento y la dispersión espacial de las cadenas montañosas ibéricas, no todas han ejercido ese papel con la misma intensidad. Por tanto, la altitud no

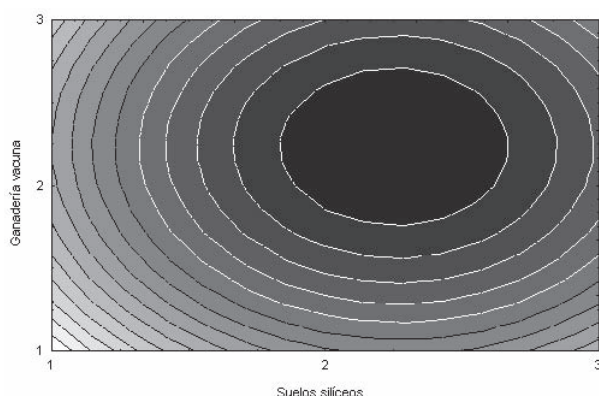


Fig. 4.— Mapa de contorno que muestra la variación de la riqueza de especies de Aphodiinae (REA) según la proporción de suelos silíceos y el número de cabezas de ganado vacuno. Las curvas de color oscuro se identifican con riquezas mayores de Aphodiinae.

Fig. 4.— Contour plot of the Aphodiinae species richness variation (REA), according to the siliceous soils proportion and cattle heads. Darkest-coloured curves correspond to the highest Aphodiinae richness values.

aparecería como un factor relevante a la hora de explicar la variación en el número de especies de Aphodiinae porque su efecto no ha sido homogéneo en las distintas cadenas montañosas.

Tampoco la diversidad ambiental explica una variación significativa en la riqueza de especies de Aphodiinae. Previsiblemente, a mayor heterogeneidad ambiental debería existir un mayor número de especies, siempre y cuando éstas posean adaptaciones ambientales diferentes. Tal vez, la significación de las variables referidas a la diversidad ambiental es menor como consecuencia de eliminar el efecto del área en la riqueza de especies, pero a nuestro juicio la principal causa de la escasa relevancia de la heterogeneidad ambiental parece ser la existencia de dos principales grupos dentro de los Aphodiinae ibéricos con adaptaciones ecofisiológicas y orígenes diferentes (ver, por ejemplo, Veiga 1998): un grupo afrotropical y/o mediterráneo, básicamente adaptado a condiciones templado-cálidas (formado por géneros como, por ejemplo, *Anomius*, *Erytus*, *Labarrus*, *Nobius* o *Subrinus*), y un grupo eurosiberiano, con adaptaciones hacia climas templado-fríos (formado por géneros como, por ejemplo, *Acrossus*, *Agolius*, *Coprimorphus*, *Eupleurus*, *Neagolius*, *Nimbus*, *Oromus*, *Planolinus* o *Teuchestes*). Aunque posteriores análisis sobre los factores causales de la distribución en ambos gru-

pos de especies deben corroborar esta hipótesis, sospechamos que es probable que la segregación geográfica de las especies de ambos grupos impida que un aumento en la heterogeneidad conlleve un incremento de la riqueza.

RELEVANCIA DEL ESPACIO Y DE LOS FACTORES HISTÓRICOS

Como ya se ha mencionado en la introducción, siempre es difícil discernir el efecto propio de cualquier variable. Así, en el modelo general explicativo sólo fueron seleccionadas dos variables, el índice de aridez y el porcentaje de suelos silíceos, probablemente debido a la correlación que el resto de las variables significativas poseía con éstas. Sin embargo, el modelo general obtenido con el concurso de las variables ambientales deja sin explicar un porcentaje importante de la variabilidad en la riqueza de especies, que puede ser expresado por el espacio. Es decir, aun después de utilizar un buen número de variables ambientales, existirían variables, de carácter desconocido, muy importantes a la hora de explicar la variación en la riqueza de especies. El claro patrón espacial que muestran esas variables desconocidas (véase RMG, en Figura 3C) estaría indicando que existe un mayor número de especies de lo previsto, según las condiciones ambientales, tanto en el extremo meridional como en el noroccidental de la Península Ibérica. ¿Qué tipo de variables podrían explicar esa distribución disyunta en la riqueza de especies?

La importancia de esta variable desconocida queda de manifiesto en los resultados obtenidos mediante el método de jerarquización de la varianza, en los que el espacio terminó absorbiendo gran parte de la variación en la riqueza de especies originalmente englobada en el resto de variables, de tal manera que la capacidad explicativa promedio del espacio era superior a la suma de las capacidades explicativas promedio del resto de variables (hasta un 61% del total de la variabilidad explicada por las variables consideradas). Indudablemente, otros factores ambientales no tenidos en cuenta podrían ayudar a explicar la variación de la riqueza de Aphodiinae en la Península Ibérica, como, por ejemplo, la cantidad de recursos (Roslin, 2000; Roslin & Koivunen, 2001), la densidad relativa de conejo (Verdú & Galante, 2002) o de otros vertebrados salvajes y domésticos, la velocidad y la dirección del viento (Landin, 1961), las interacciones bióticas con otros organismos o el grado de perturbación humana. Sin embargo, a nuestro juicio, son las variables de tipo histórico-geográfico las que más posibilidades explicativas ofrecen. Como

ya se mencionó anteriormente, la fauna ibérica de Aphodiinae estaría básicamente constituida por dos conjuntos de especies con diferentes orígenes y adaptaciones fisioclimáticas, y la distribución disjunta encontrada de los centros de riqueza de Aphodiinae coincidiría con las áreas, actualmente bajo condiciones favorables, que alojan cada uno de estos conjuntos faunísticos.

La riqueza de especies que acumula el extremo noroccidental de la península, vuelve a remitir al papel ejercido por la Península Ibérica como corredor y refugio de faunas durante los ciclos glaciares/interglaciares (Bennett *et al.*, 1991; Hewitt, 1996; Taberlet *et al.*, 1998; Brewer *et al.*, 2002). Los Alpes habrían actuado como una barrera para la migración de faunas procedentes del centro y del este de Europa (Hewitt, 2001) y, por ello, la entrada en la península de estos taxones septentrionales se habría producido, principalmente, siguiendo la línea de costa atlántica francesa hasta los Pirineos occidentales (Brewer *et al.*, 2002; Cottrell *et al.*, 2002; Petit *et al.*, 2002a y b). De esta manera, si la entrada de los Aphodiinae eurosiberianos en la península se ha producido principalmente por la zona occidental de los Pirineos, más que por la oriental, la Cordillera Cantábrica habría actuado como corredor para dichas especies y desde allí éstas habrían podido colonizar una y otra vez regiones más meridionales (Figura 5). De este modo, al ser la región noroccidental ibérica un lugar de trasiego faunístico, su riqueza actual podría ser la consecuencia de la acumulación reiterada de especies que, tras los sucesivos periodos glaciares e interglaciares, habrían quedado refugiadas en esta región. Así, por ejemplo, especies como *Acrossus carpeta-nus* (Graëlls, 1847), *Agolius bonvouloiri* (Harold, 1860), *Ammoecius frigidus* Brisout, 1866, o *Neagolius heydeni* (Harold, 1781), entre otras, se encuentran actualmente presentes únicamente en la Cordillera Cantábrica e incluso pueden alcanzar algunas de ellas el Sistema Central y en ciertas ocasiones la zona oriental de los Pirineos. Existen distintas evidencias procedentes del estudio filogeográfico de otro tipo de organismos, las cuales demuestran que las poblaciones europeas están relacionadas con las del occidente peninsular (Branco *et al.*, 2000; Lunt *et al.*, 1998; Olalde *et al.*, 2002) y que las zonas cántabro-atlántica y del sur peninsular han actuado repetidamente como refugio para las especies de procedencia eurosiberiana y africano-mediterránea, respectivamente (Brewer *et al.*, 2002; Hewitt, 2001; Taberlet *et al.*, 1998).

No obstante, para el grupo de los Aphodiinae, este hecho es una mera hipótesis que pudiera ser tal

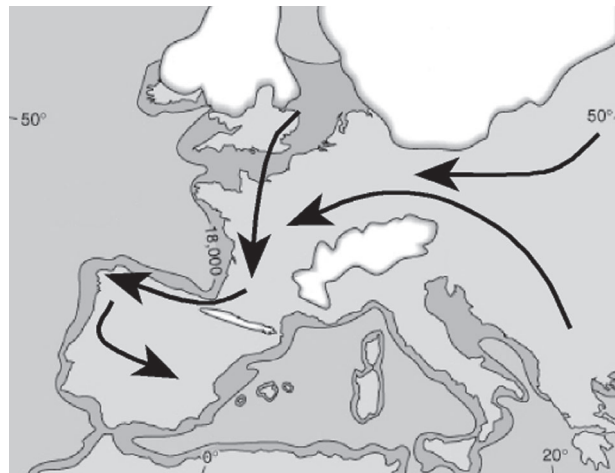


Fig. 5.— Mapa de la ruta más probable de colonización de la Península Ibérica por los Aphodiinae europeos durante los periodos glaciares. La curva que rodea el continente es la situación de la línea de costa hace 18.000 años. Mapa basado en Skinner *et al.*, 1999.

Fig. 5.— Map of the most probable colonization route of the Iberian Peninsula by the European Aphodiinae during the glacial ages. The curve surrounding the continent is the location of the coastline 18,000 years ago. Map modified from Skinner *et al.*, 1999.

vez en el futuro confirmada de diversas formas; así pues, por último, se reseñan algunos de los posibles estudios que podrían continuar con esa línea de investigación. En primer lugar, podría ser interesante explorar la influencia de las variables ambientales consideradas en el presente estudio procurando diferenciar entre los dos grupos biogeográficos de Aphodiinae presentes en la Península Ibérica. Probablemente, factores como la precipitación media y la estival, influirían positivamente sobre las especies de origen europeo y eurosiberiano, y todos los índices de termicidad, mediterraneidad y aridez, de manera negativa. Por el contrario, los mismos factores podrían actuar de manera inversa sobre las especies de origen africano y mediterráneo. Esta misma diferenciación entre grupos sería posible incluso realizarla con conjuntos de especies evolutivamente relacionadas, una vez se pueda precisar de una hipótesis filogenética de los Aphodiinae ibéricos. En segundo lugar, para confirmar la entrada atlántica occidental de los Aphodiinae europeos en la Península Ibérica, un estudio faunístico a modo de transecto longitudinal realizado en los Pirineos podría aportar evidencias de diferencias graduales en la riqueza de especies. Así, de oeste a este en los

Pirineos probablemente se produciría una rarefacción progresiva de especies europeas y de especies compartidas con la Cordillera Cantábrica. Finalmente, sería también interesante corroborar el papel de la Península Ibérica como corredor y refugio de especies europeas de Aphodiinae, lo cual podría abordarse mediante estudios de carácter filogeográfico. Así pues, por ejemplo, lo esperable en este caso sería que hubiera una mayor diversidad genética en aquellas poblaciones de especies que hubieran quedado residentes en la Península Ibérica tras los ciclos glaciares/interglaciares y una menor diversidad en aquellas poblaciones de especies con un amplio rango de distribución, puesto que en estas últimas se hubiera dado un mayor flujo genético y, por tanto, una mayor homogeneización.

AGRADECIMIENTOS

Agradecemos a Joaquín Hortal, Jose-Ramón Verdú y Eduardo Galante la obtención de los datos ambientales o mapas necesarios en cada caso. También agradecemos a Jean-Pierre Lumaret los comentarios realizados acerca del presente trabajo.

FJCS: Este trabajo está realizado en memoria y agradecimiento a Fermín Martín-Piera, mi primer director de tesis, que me dio la oportunidad de integrarme en su equipo de trabajo y de iniciarme en la investigación.

Referencias

- AUSTIN, M. P., 1980. Searching for a model for use in vegetation analysis. *Vegetatio*, 42: 11-21.
- AUSTIN, M. P., 2002. Spatial prediction of species distribution: an interface between ecological theory and statistical modelling. *Ecological Modelling*, 157: 101-118.
- AUSTIN, M. P., PAUSAS, J. G. & NICHOLLS, A. O., 1996. Patterns of tree species richness in relation to environment in south-eastern New South Wales, Australia. *Australian Journal of Ecology*, 21: 154-164.
- ÁVILA, J. M. & PASCUAL, F., 1988. Contribución al conocimiento de los escarabeidos coprófagos (Coleoptera, Scarabaeoidea) de Sierra Nevada. III. Distribución altitudinal y temporal. *Bollettino del Museo Regionale di Scienze Naturale di Torino*, 6: 217-240.
- ÁVILA, J. M. & SÁNCHEZ-PIÑERO, F., 1990. Contribución al conocimiento de las comunidades de escarabeidos coprófagos de Chiclana de la Frontera (Cádiz, España). Familia Aphodiidae (Coleoptera, Scarabaeoidea). *Zoologica Baetica*, 1: 147-164.
- BÁGUENA, L., 1967. *Scarabaeoidea de la fauna ibero-baleár y pirenaica*. Consejo Superior de Investigaciones Científicas. Instituto Español de Entomología. Madrid. 576 pp.
- BAHILLO, P., ALCORTA, J., GARCÍA, M. & SANTAMARÍA, Y., 1988. Coleoptera Scarabaeoidea coprófagos de las heces de ganado vacuno y equino presentes en la provincia de Bizcaia. *Kobie*, 17: 67-77.
- BARAUD, J., 1992. *Faune de France. 78. Coléoptères Scarabaeoidea d'Europe*. Fédération Française des Sociétés de Sciences Naturelles, Paris. Société linnéenne de Lyon, Lyon. 856 pp.
- BAZ, A., 1988. Selección de macrohábitat por algunas especies y análisis de una comunidad de escarabeidos coprófagos (Coleoptera) del Macizo de Ayllón (Sistema Central, España). *Annales de la Société Entomologique de France (N. S.)*, 24: 203-210.
- BENNET, K. D., TZEDAKIS, P. C. & WILLIS, K. J., 1991. Quaternary refugia of north European trees. *Journal of Biogeography*, 18: 103-115.
- BORGHESIO, L. & PALESTRINI, C., en prensa. Reproductive behaviour and larval development in *Agrilinus rufus* (Möls, 1792) and *Oromus alpinus* (Scopoli, 1763) (Coleoptera, Scarabaeoidea Aphodiidae). *Elytron*.
- BORNESMISSZA, G. F., 1976. The Australian dung beetle Project 1965-1975. *Australian Meat Research Committee Review*, 30: 1-32.
- BRANCO, M., FERRAND, N. & MONNEROT, M., 2000. Phylogeography of the European rabbit (*Oryctolagus cuniculus*) in the Iberian Peninsula inferred from RFLP analysis of the cytochrome *b* gene. *Heredity*, 85: 307-317.
- BREWER, S., CHEDDADI, R., DE BEAULIEU, J. L., REILLE, M., & DATA CONTRIBUTORS, 2002. The spread of deciduous *Quercus* throughout Europe since the last glacial period. *Forest Ecology and Management*, 156: 27-48.
- CABRERO-SAÑUDO, F. J. & LOBO, J. M., 2003. Estimating the number of species not yet described and their characteristics: the case of Western Palaearctic dung beetle species (Coleoptera, Scarabaeoidea). *Biodiversity & Conservation*, 12:147-166.
- CARRIÓN, E., 1961. Scarabaeoidea (Col.) de Almería y su provincia. *Archivos del Instituto de Aclimatación de Almería*, 10: 99-126.
- CARTAGENA, M. C. & GALANTE, E., 1998. Diversity of dung beetles in two Mediterranean habitats (Coleoptera, Scarabaeoidea). *Acta Zoologica Cracoviensis*, 41(2): 183-190.
- CHAO, A., 1987. Estimating the population size for capture-recapture data with unequal catchability. *Biometrics*, 43: 783-791.
- CHAZDON, R. L., COLWELL, R. K., DENSLOW, J. S. & GUARIGUATA, M. R., 1998. Statistical methods for estimating species richness of woody regeneration in primary and secondary rain forests of north-eastern Costa Rica. In: F. Dallmeir & J. A. Comiskey (eds.). *Forest Biodiversity Research, Monitoring and Modelling. Conceptual Background and Old World Case Studies*. Parthenon Publishing. Paris: 285-309.

- COLWELL, R. K., 2000. *EstimateS 6.0b1*, (Beta for Windows). Disponible en: <http://viceroy.eeb.uconn.edu/Estimates6>.
- COLWELL, R. K. & CODDINGTON, J. A., 1994. Estimating terrestrial biodiversity through extrapolation. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London B*, 345: 101-118.
- COMPTE, A., 1968. La fauna de Menorca y su origen. *Revista de Menorca*, 59: 1-212.
- CONNOR, E. F. & MCCOY, E. D., 1979. The statistics and biology of the species-area relationship. *American Naturalist*, 113: 791-833.
- COOPE, G. R., 1979. Late Cenozoic Coleoptera: Evolution, Biogeography and Ecology. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 10: 247-267.
- COOPE, G. R., 1990. The invasion of northern Europe during the Pleistocene by Mediterranean species of Coleoptera. In: F. Di Castri, A. J. Hansen & M. Debussche (eds.). *Biological invasions in Europe and the Mediterranean Basin*. Kluwer. Dordrecht: 203-215.
- COOPE, G. R. & ANGUS, R. B., 1975. An ecological study of a temperate interlude in the middle of the last glaciation, based on fossil Coleoptera from Isleworth, Middlesex. *Journal of Animal Ecology*, 44: 365-391.
- COTTRELL, J. E., MUNRO, R. C., TABBENER, H. E., GILLIES, A. C. M., FORREST, G. I., DEANS, J. D. & LOWE, A. J., 2002. Distribution of chloroplast DNA variation in British oaks (*Quercus robur* and *Q. petraea*): the influence of postglacial colonization and human management. *Forest Ecology and Management*, 156: 181-195.
- CRAWLEY, M. J., 1993. *LIM for ecologists*. Blackwell Scientific Publications. Oxford, UK. i-ix + 379 pp.
- DE LA VILLA, M. A., 1992. *Estudio de los escarabeidos coprófagos (Col. Scarabaeidae, Geotrupidae, Aphodiidae) de la Sierra de Urbión*. Tesis de Licenciatura. Universidad de Alicante. Alicante. 146 pp.
- DELGADO, A. & SALGADO, J. M., 1982. Nuevas aportaciones al conocimiento de los Scarabaeoidea leoneses (II). *Boletín de la Real Sociedad Española de Historia Natural (Sección Biológica)*, 80: 175-188.
- DELLACASA, G., 1983. Sistematica e nomenclatura degli Aphodiini italiani (Coleoptera, Scarabaeidae: Aphodiinae). *Monographie del Museo Regionale di Scienze Naturali, Torino*, 1: 1-464.
- DELLACASA, G., BORDAT, P. & DELLACASA, M., 2000. A revisional essay of world genus-group taxa of Aphodiinae (Coleoptera, Aphodiidae). *Memorie della Società Entomologica Italiana*, 79:1-482.
- DELLACASA, M., 1987. Contribution to a World-wide catalogue of Aegialiidae, Aphodiidae, Aulonocnemidae, Termitotrogidae (Coleoptera, Scarabaeoidea). *Memorie della Società Entomologica Italiana*, 66:1-456.
- DELLACASA, M., 1991. Contribution to a World-wide catalogue of Aegialiidae, Aphodiidae, Aulonocnemidae, Termitotrogidae (Coleoptera, Scarabaeoidea). Addenda et corrigenda (second note). *Memorie della Società Entomologica Italiana*, 70: 3-57.
- DOBSON, A., 1999. *An introduction to Generalized Linear Models*. Chapman & Hall / CRC. London. 240 pp.
- EASTMAN, J. R., 2001. *Idrisi 32 release 2. Manual version 32.20*. Clark Labs, Clark University. Worcester. 238 pp.
- ESPAÑOL, F., 1950. Coleópteros de las Pitiusas (Baleares occidentales) (Fam. Scarabaeidae). *Graellsia*, 8: 81-89.
- ESPAÑOL, F. & VIÑOLAS, A., 1986. *Coleópteros: Scarabaeoidea*. In: J. Terradas & J. Miralles (eds.). *El patrimoni biològic del Montseny: catàlegs de flora y fauna, 1*. Diputació de Barcelona, Servei de Parcs Naturals. Barcelona: 146-147.
- FERNÁNDEZ-SIGLER, A., 1986. *Estudio de las comunidades coprófagas de prados pastoreados de la Sierra de Alfacar (Granada) (Coleoptera, Scarabaeoidea)*. Tesis de Licenciatura. Universidad de Granada. Granada. 185 pp.
- FINN, J. A. & GILLER, P. S., 2002. Experimental investigations of colonisation by north temperate dung beetles of different types of domestic herbivore dung. *Applied Soil Ecology*, 20: 1-13.
- FODDARI, D., 1994. Fossil arthropods from a full glacial site in north eastern Italy. *Quaternary Research*, 41: 336-342.
- GALANTE, E., 1983. Los Scarabaeoidea (Col.) de las heces de vacuno de la provincia de Salamanca. IV. Familia Aphodiidae. *Boletín de la Asociación Española de Entomología*, 6: 179-200.
- GALANTE, E. & CARTAGENA, M. C., 1999. Comparison of Mediterranean dung beetles (Coleoptera: Scarabaeoidea) in cattle and rabbit dung. *Environmental Entomology*, 28: 420-424.
- GALANTE, E. & STEBNICKA, Z., 1993. Los Aphodiidae de la provincia de Cáceres, España (Coleoptera, Scarabaeoidea). *Fragmenta Entomologica*, 25: 309-324.
- GALANTE, E. & STEBNICKA, Z., 1994. Biogeography of Aphodiinae from phytogeographic Orocantábrica Province, Cantabrian Range, Spain (Col. Scarabaeoidea). *Acta Zoologica Cracoviensis*, 37: 39-58.
- GASTON, K. J., 1991. The magnitude of global insect species richness. *Conservation Biology*, 5: 283-296.
- GASTON, K. J., 1996. Species richness: Measure and measurement. In: K. J. Gaston (ed.). *Biodiversity. A biology of numbers and difference*. Blackwell Science. Oxford: 77-113.
- GASTON, K. J. & WILLIAMS, P. H., 1996. Spatial patterns in taxonomic diversity. In: K. J. Gaston (ed.). *Biodiversity. A biology of numbers and difference*. Blackwell Science. Oxford: 202-229.

- GUISAN, A. & ZIMMERMANN, N. E., 2000. Predictive habitat distributions models in ecology. *Ecological Modelling*, 135: 147-186.
- GUTIÉRREZ-GARCÍA, I., 2000. *Distribución espacio-temporal de los Aphodiidae (Coleoptera) en un robleal de Quercus pyrenaica en el oeste ibérico*. Tesis de Licenciatura. Universidad de Alicante. Alicante. 141 pp.
- HANSKI, I., 1991a. The dung insect community. In: I. Hanski & Y. Cambefort (eds.). *Dung beetle ecology*. Princeton University Press. New Jersey: 5-21.
- HANSKI, I., 1991b. North temperate dung beetles. In: I. Hanski, & Y. Cambefort (eds.). *Dung beetle ecology*. Princeton University Press. New Jersey: 75-96.
- HANSKI, I. & CAMBEFORT, Y., 1991a. Species richness. In: I. Hanski, & Y. Cambefort (eds.). *Dung beetle ecology*. Princeton University Press. New Jersey: 350-365.
- HANSKI, I. & CAMBEFORT, Y., 1991b. Resource partitioning. In: I. Hanski, & Y. Cambefort (eds.). *Dung beetle ecology*. Princeton University Press. New Jersey: 330-349.
- HANSKI, I. & KOSKELA, H., 1979. Resource partitioning in six guilds of dung-inhabiting beetles (Coleoptera). *Annales Zoologici Fennici*, 45: 1-12.
- HEIKKINEN, R. K. & NEUVONEN, S., 1997. Species richness of vascular plants in the subarctic landscape of northern Finland: modelling relationships to the environment. *Biodiversity and Conservation*, 6: 1181-1201.
- HEINRICH, B., 1993. *The hot-blooded insects: strategies and mechanisms of thermoregulation*. Harvard University Press. Cambridge, Massachusetts. i-v + 601 pp.
- HENGEVELD, R., 1990. *Dynamic biogeography*. Cambridge University Press. Cambridge, UK. i-xiv + 249 pp.
- HERRERA-MESA, L. & REY-ESCALERA, M. A., 1985. Contribución al conocimiento de los coleópteros escarabeoideos de Navarra (Coleoptera, Scarabaeoidea). *Suplemento de Ciencias*, 5: 243-269.
- HEWITT, G. M., 1996. Some genetic consequences of ice ages, and their role in divergence and speciation. *Biological Journal of the Linnean Society*, 58: 247-276.
- HEWITT, G. M., 2001. Speciation, hybrid zones and phylogeography – or seeing genes in space and time. *Molecular Ecology*, 10: 537-549.
- HIDALGO, J. M. & CÁRDENAS, A. M., 1994. Escarabeidos coprófagos de las Sierras Subbéticas (Provincia de Córdoba, España) (Coleoptera, Scarabaeoidea). *Nouvelle Revue d'Entomologie*, 11: 217-231.
- HORTAL, J., LOBO, J. M. & MARTÍN-PIERA, F., 2001. Forecasting insect species richness scores in poorly surveyed territories: the case of the Portuguese dung beetles (Col. Scarabaeinae). *Biodiversity and Conservation*, 6: 1181-1201.
- HUSTON, M. A., 1994. *Biological diversity*. Cambridge University Press. Cambridge. i-xix + 681 pp.
- INSTITUTO GEOGRÁFICO NACIONAL, 1995. *Atlas Nacional de España*. Vols. 1 & 2. Centro Nacional de Información. Madrid. 4 volúmenes, XII secciones.
- JAY-ROBERT, P., LOBO, J. M. & LUMARET, J. P., 1997. Altitudinal turnover and species richness variation in European montane dung beetle assemblages. *Arctic and Alpine Research*, 29: 196-205.
- KADIRI, N., LOBO, J. M. & LUMARET, J. P., 1997. Conséquences de l'interaction entre préférences pour l'habitat et quantité de ressources trophiques sur les communautés d'insectes coprophages (Coleoptera: Scarabaeoidea). *Acta Oecologica*, 18: 107-119.
- LANDIN, B. O., 1961. Ecological studies on dung beetles (Col. Scarabaeidae). *Opuscula Entomologica, Supplementum*, 19: 1-228.
- LEGENDRE, P., 1993. Spatial autocorrelation: Trouble or new paradigm? *Ecology*, 74: 1659-1673.
- LEGENDRE, P. & LEGENDRE, L., 1998. *Numerical ecology*. 2nd edition. Elsevier. Amsterdam. i-xv + 853 pp.
- LOBO, J. M., 1982. *Los Scarabaeoidea (Col.) coprófagos del Alto Valle del Alberche*. Tesis de Licenciatura. Universidad Autónoma de Madrid. Madrid. 208 pp.
- LOBO, J. M., 1992. *Biogeografía y ecología de los coleópteros coprófagos en los pastizales alpinos del Macizo Central de Gredos (Coleoptera, Scarabaeidae)*. Tesis Doctoral. Universidad Autónoma de Madrid. Madrid. 456 pp.
- LOBO, J. M., 1997. Influencias geográficas, históricas y filogenéticas sobre la diversidad de las comunidades locales: una revisión y algunos ejemplos utilizando Scarabaeoidea coprófagos (Coleoptera, Laparosticti). *Boletín de la Asociación Española de Entomología*, 21: 15-31.
- LOBO, J. M., CASTRO, I. & MORENO, J. C., 2001. Spatial and environmental determinants of vascular plant species richness distribution in the Iberian Peninsula and Balearic Islands. *Biological Journal of the Linnean Society*, 73: 233-253.
- LOBO, J. M. & HALFFTER, G., 2000. Biogeographical and ecological factors affecting the altitudinal variation of mountainous communities of coprophagous beetles (Coleoptera: Scarabaeoidea): a comparative study. *Annals of the Entomological Society of America*, 93: 115-126.
- LOBO, J. M., LUMARET, J. P. & JAY-ROBERT, P., 1997a. Les atlas faunistiques comme outils d'analyse spatiale de la biodiversité. *Annales de la Société Entomologique de France (N. S.)*, 33: 129-138.
- LOBO, J. M., LUMARET, J. P. & JAY-ROBERT, P., 1998. Sampling dung beetles in the French Mediterranean area: effects of abiotic factors and farm practices. *Pedobiology*, 42: 252-266.

- LOBO, J. M., LUMARET, J. P. & JAY-ROBERT, P., 2002. Modelling the species richness distribution of French dung beetles (Coleoptera, Scarabaeoidea) and delimiting the predictive capacity of different groups of explanatory variables. *Global Ecology & Biogeography*, 11: 265-277.
- LOBO, J. M. & MARTÍN-PIERA, F., 1991. La creación de un banco de datos zoológico sobre los Scarabaeidae (Coleoptera: Scarabaeoidea) ibero-baleares: una experiencia piloto. *Elytron*, 5: 31-38.
- LOBO, J. M. & MARTÍN-PIERA, F., 1999. Between-group differences in the Iberian dung beetle species-area relationship (Coleoptera: Scarabaeidae). *Acta Oecologica*, 20: 587-597.
- LOBO, J. M. & MARTÍN-PIERA, F., 2002. Searching for a predictive model for species richness of Iberian dung beetles based on spatial and environmental variables. *Conservation Biology*, 16: 158-173.
- LOBO, J. M., MARTÍN-PIERA, F. & VEIGA, C. M., 1988. Las trampas pitfall con cebo, sus posibilidades en el estudio de las comunidades de Scarabaeoidea (Col.). I. Características determinantes de su capacidad de captura. *Revue d'Écologie et de Biologie du Sol*, 25: 77-100.
- LOBO, J. M., SANMARTÍN, I. & MARTÍN-PIERA, F., 1997b. Diversity and spatial turnover of dung beetle (Coleoptera: Scarabaeoidea) communities in a protected area of South Europe (Doñana National Park, Huelva, Spain). *Elytron*, 11: 71-88.
- LÓPEZ-COLÓN, J. I., 1999. *Los coleópteros Scarabaeoidea de Los Monegros*. In: A. Melic & J. Blasco-Zumeta (eds.). *Manifiesto Científico por Los Monegros*. Volumen Monográfico, Sociedad Entomológica Aragonesa, 24: 169-171.
- LUMARET, J. P., 1978. Biogéographie et écologie des Scarabéidés coprophages du sud de la France. I. Méthodologie et modèles de répartition. *Vie Milieu*, 28-29: 1-34.
- LUMARET, J. P., 1983. Structure des peuplements de coprophages Scarabaeidae en région méditerranéenne française: relations entre les conditions écologiques et quelques paramètres biologiques des espèces. *Bulletin de la Société Entomologique de France*, 88: 481-495.
- LUMARET, J. P., 1990. *Atlas des Coléoptères Scarabéidés Laparosticti de France*. Collection «Inventaires de Faune et de Flore», Volume 1. Secrétariat de la Faune et de la Flore, Muséum National d'Histoire Naturelle. Paris. 418 pp.
- LUMARET, J. P., KADIRI, N. & BERTRAND, M., 1992. Changes in resources: consequences for the dynamics of dung beetle communities. *Journal of Applied Ecology*, 29: 349-356.
- LUMARET, J. P. & KIRK, A. A., 1991. South temperate dung beetles. In: I. Hanski & Y. Cambefort (eds.). *Dung beetle ecology*. Princeton University Press. New Jersey: 97-115.
- LUMARET, J. P. & LOBO, J. M., 1996. Geographic distribution of endemic dung beetles (Coleoptera, Scarabaeoidea) in the Western Palearctic region. *Biodiversity Letters*, 3: 192-199.
- LUMARET, J. P., LOBO, J. M. & JAY-ROBERT, P., 1996. *Catalogue et Atlas des Scarabéidés Laparosticti de France*. Collection Patrimoines Naturelles, Volume 26. Paris. 70 pp.
- LUNT, D. H., IBRAHIM, K. M. & HEWITT, G. M., 1998. mtDNA phylogeography and postglacial patterns of subdivision in the meadow grasshopper *Chorthippus parallelus*. *Heredity*, 80: 633-641.
- MACARTHUR, E. D. & WILSON, E. O., 1963. An equilibrium theory of insular zoogeography. *Evolution*, 17: 373-387.
- MACNALLY, R., 2000. Regression and model-building in conservation biology, biogeography and ecology: The distinction between –and reconciliation of– ‘predictive’ and ‘explanatory’ models. *Biodiversity and Conservation*, 9: 655-671.
- MACNALLY, R., 2002. Multiple regression and inference in ecology and conservation biology: further comments on identifying important predictor variables. *Biodiversity and Conservation*, 11: 1397-1401.
- MARGULES, C. R., NICHOLLS, A. O. & AUSTIN, M. P., 1987. Diversity of *Eucalyptus* species predicted by a multi-variable environment gradient. *Oecologia*, 71: 229-232.
- MARTÍN, J. & GURREA, P., 1990. The peninsular effect in the Iberian butterflies (Lepidoptera: Papilionoidea and Hesperoidea). *Journal of Biogeography*, 17: 85-96.
- MARTÍN-PIERA, F., 1997. Apuntes sobre biodiversidad y conservación de insectos: dilemas, ficciones y ¿soluciones? *Boletín de la Sociedad Entomológica Aragonesa*, 20: 1-31.
- MARTÍN-PIERA, F., 2001. Area networks for conserving Iberian insects: A case study of dung beetles (Col., Scarabaeoidea). *Journal of Insect Conservation*, 5: 233-252.
- MARTÍN-PIERA, F. & LOBO, J. M., 1992. Los Scarabaeoidea Laparosticti del Archipiélago Balear (Coleoptera). *Nouvelle Revue d'Entomologie (N. S.)*, 9: 15-28.
- MARTÍN-PIERA, F. & LOBO, J. M., 1996. A comparative discussion of trophic preferences in dung beetle communities. *Miscellanea Zoologica*, 19: 13-31.
- MARTÍN-PIERA, F. & LÓPEZ-COLÓN, J. I., 2000. *Coleoptera, Scarabaeoidea I*. In: M.A. Ramos et al. (eds). *Fauna Ibérica. Volumen 14*. Museo Nacional de Ciencias Naturales. CSIC. Madrid. 526 pp., 7 h. lám.
- MARTÍN-PIERA, F., VEIGA, C. M. & LOBO, J. M., 1986. Contribución al conocimiento de los Scarabaeoidea (Col.) coprófagos del macizo central de Guadarrama. *Eos*, 62: 103-123.
- MARTÍN-PIERA, F., VEIGA, C. M. & LOBO, J. M., 1992. Ecology and biogeography of dung-beetle communi-

- ties (Coleoptera, Scarabaeoidea) in an Iberian mountain range. *Journal of Biogeography*, 19: 677-691.
- McCULLAGH, P. & NELDER, J. A., 1989. *Generalized linear models*. Chapman & Hall. London. 532 pp.
- MELIC, A. & BLASCO-ZUMETA, J., 1999. Inventario provisional de la biodiversidad monegrina (31 de marzo de 1999). In: A. Melic & J. Blasco-Zumeta (eds.). *Manifiesto Científico por Los Monegros*. Volumen Monográfico, Sociedad Entomológica Aragonesa, 24: 169-171.
- MENÉNDEZ, M. R., 1997. *Distribución espacial y temporal de los agregados de especies de escarabeidos coprófagos del macizo occidental de los Picos de Europa*. Tesis Doctoral. Universidad de Oviedo. Oviedo. 165 pp.
- MENÉNDEZ, M. R. & GUTIÉRREZ, D., 1996. Altitudinal effects on habitat selection of dung beetles (Scarabaeoidea: Aphodiidae) in the northern Iberian peninsula. *Ecography*, 19: 313-320.
- MICÓ, E., VERDÚ, J. R. & GALANTE, E., 1998. Diversity of dung beetles in Mediterranean wetlands and bordering brushwood. *Annals of the Entomological Society of America*, 91: 299-302.
- MILLER, R. I., 1994. *Mapping the diversity of nature*. Chapman & Hall. London. i-xvii + 218 pp.
- MINISTERIO DE AGRICULTURA, PESCA Y ALIMENTACIÓN, 2000. *Anuario de Estadística Agroalimentaria 2000*. Tercera Parte. Capítulo 19. Publicado en <http://www.mapya.es>.
- MORRONE, J. J., 2000. La importancia de los atlas biogeográficos para la conservación de la biodiversidad. In: F. Martín-Piera, J. J. Morrone & A. Melic (eds.). *Trabajos del 1º taller iberoamericano de entomología sistemática, Villa de Leyva (Colombia)*. Monografías del Tercer Milenio, Sociedad Entomológica Aragonesa. Zaragoza: 69-78.
- NICHOLLS, A. O., 1989. How to make biological surveys go further with generalised linear models. *Biological Conservation*, 50: 51-75.
- NOSS, R. F., 1990. Indicators for monitoring biodiversity: A hierarchical approach. *Conservation Biology*, 4: 355-364.
- OLALDE, M., HERRÁN, A., ESPINEL, S. & GOICOECHEA, P. G., 2002. White oaks phylogeography in the Iberian Peninsula. *Forest Ecology and Management*, 156: 89-102.
- OSBERG, D. C., DOUBE, B. M. & HANRAHAN, S. A., 1994. Habitat specificity in African dung beetles: the effect of soil type on the survival of dung beetle immatures (Coleoptera Scarabaeidae). *Tropical Zoology*, 7: 1-10.
- PALMER, M., 1995. Testing for a seasonal displacement in a dung beetle guild. *Ecography*, 18: 173-177.
- PETIT, R. J., BREWER, S., BORDÁCS, S., KORNEL, B., CHEDDADI, R., COART, E., COTTRELL, J., CSAIKL, U. M., VAN DAM, B., DEANS, J. D., ESPINEL, S., FINESCHI, S., FINKELDEY, R., GLAZ, I., GOICOECHEA, P. G., JENSEN, J. S., KÖNIG, A. O., LOWE, A. J., MADSEN, S. F., MÁTYÁS, G., MUNRO, R. C., POPESCU, F., SLADE, D., TABBENER, H., DE VRIES, S. G. M., ZIEGENHAGEN, B., DE BEAULIEU, J. L. & KREMER, A., 2002. Identification of refugia and post-glacial colonisation routes of European white oaks based on chloroplast DNA and fossil pollen evidence. *Forest Ecology and Management*, 156: 49-74.
- PETIT, R. J., LATOUCHE-HALLÉ, C., PEMONGE, M. H. & KREMER, A., 2002. Chloroplast DNA variation of oaks in France and the influence of forest fragmentation on genetic diversity. *Forest Ecology and Management*, 156: 115-129.
- RICKLEFS, R. E. & SCHLUTER, D., 1993. *Species diversity in ecological communities*. University Chicago Press. Chicago. 414 pp.
- RIVAS-MARTÍNEZ, S., 1987. *Memoria del mapa de series de vegetación de España 1:400.000*. ICONA, Madrid. 268 pp.
- ROJEWSKI, C., 1983. Observations on the nesting behaviour of *Aphodius erraticus* (L.) (Coleoptera, Scarabaeidae). *Bulletin Entomologique de Pologne*, 53: 271-279.
- ROMERO-ALCARAZ, E., ÁVILA, J. M. & SÁNCHEZ-PIÑERO, F., 1998. Inventario faunístico y corología de los escarabeidos coprófagos (Coleoptera) de la Sierra de Baza (Granada, Sureste de la Península Ibérica). *Zoología Baetica*, 9: 47-67.
- ROMERO-ALCARAZ, E., ÁVILA, J. M. & SÁNCHEZ-PIÑERO, F., 2000. Effect of elevation and type of habitat on the abundance and diversity of Scarabaeoid dung beetle (Scarabaeoidea) assemblages in a Mediterranean area from Southern Iberian Peninsula. *Zoological Studies*, 39: 351-359.
- ROSENZWEIG, M. L., 1995. *Species diversity in space and time*. Cambridge University Press. Cambridge. 458 pp.
- ROSLIN, T., 2000. Dung beetle movements at two spatial scales. *Oikos*, 91: 323-335.
- ROSLIN, T. & KOIVUNEN, A., 2001. Distribution and abundance of dung beetles in fragmented landscapes. *Oecologia*, 127: 69-77.
- ROZAS, L. & ÁVILA, J. M., 1990. Fenología y periodos de actividad de los Scarabaeoidea (Coleoptera) coprófagos de los excrementos de vacuno de la zona de Cabo de Gata (Almería, España). *Memorias del IV Congreso Ibérico de Entomología*: 79.
- RUANO, L., MARTÍN-PIERA, F. & ANDÚJAR, A., 1988. *Los Scarabaeoidea de la provincia de Albacete (Coleoptera)*. Instituto de Estudios Albacetenses de la Excma. Diputación de Albacete y SIC. Confederación Española de Estudios Locales, Serie I. Ensayos Históricos y Científicos nº 32. Albacete. 201 pp.

- SALGADO, J. M., 1983. Ciclo anual de los escarabeoides coprófagos del ganado ovino en el área de Villafáfila (Zamora). *Giornale Italiano di Entomologia*, 1: 225-238.
- SALGADO, J. M. & DELGADO, A., 1979. Contribución al conocimiento de los Aphodiini leoneses. *Publicaciones del Instituto de Zoología 'Dr. Augusto Nobre'*, 149: 9-48.
- SALGADO, J. M. & DELGADO, A., 1982. Contribución al conocimiento de los Scarabaeoidea (Col.) coprófagos de la provincia de León. *Boletín de la Asociación Española de Entomología*, 6: 17-27.
- SALGADO, J. M. & GALANTE, E., 1987. Adiciones al catálogo de Scarabaeoidea de la provincia de León. *Boletín de la Asociación Española de Entomología*, 11: 395-399.
- SÁNCHEZ-PIÑERO, F., 1994. *Ecología de las comunidades de coleópteros en zonas áridas de la depresión de Guadix-Baza (Sureste de la Península Ibérica)*. Tesis Doctoral. Universidad de Granada. Granada. 313 pp.
- SÁNCHEZ-RUIZ, A., SÁNCHEZ-RUIZ, M. & LÓPEZ-COLÓN, J. I., 1994. Nuevas aportaciones al catálogo de Scarabaeoidea de la provincia de Albacete (centro-sudeste de la Península Ibérica). *Giornale Italiano di Entomologia*, 7: 143-156.
- SERRANO, A., BOIEIRO, M. & AGUIAR, C., 1999. Escarabaeóides (Insectos, Coleópteros). In: M. Santos-Reis & A. I. Correia (eds.). *Caracterização da flora e da fauna do Montado da Herdade da Ribeira Abaixo (Grândola-Baixo Alentejo)*. Centro de Biología Ambiental. Lisboa: 119-150.
- SIEGEL, S. & CASTELLAN, N. J., 1988. *Nonparametric statistics for the behavioral sciences*. McGraw-Hill. New York. 384 pp.
- SKINNER, B. J., PORTER, S. C. & BOTKIN, D. B., 1999. *An introduction to Earth System Science*. 2nd edition. John Wiley & Sons. New York. 576 pp.
- SOWIG, P., 1997. Niche separation in coprophagous beetles: a comparison of two multivariate approaches. *Bulletin of Entomological Research*, 87: 625-631.
- SOWIG, P. & WASSMER, T., 1994. Resource partitioning in coprophagous beetles from sheep dung: phenology and microhabitat preferences. *Zoologisches Jahrbuch, Abteilung für Systematik*, 121: 171-192.
- STATSOFT, INC., 2001. *STATISTICA (data analysis software system), version 6*. www.statsoft.com.
- TABERLET, P., FUMAGALLI, L., WUST-SAUCY, A. G. & COSSONSS, J. F., 1998. Comparative phylogeography and postglacial colonization routes in Europe. *Molecular Ecology*, 7: 453-464.
- VEIGA, C. M., 1982. *Los Scarabaeoidea (Col.) coprófagos de Colmenar Viejo (Madrid). Perfiles autoecológicos*. Tesis de Licenciatura. Universidad Complutense de Madrid. Madrid. 195 pp.
- VEIGA, C. M., 1998. *Los Aphodiinae (Coleoptera, Aphodiidae) ibéricos*. Tesis Doctoral. Universidad Complutense de Madrid. Madrid. 573 pp.
- VERDÚ, J. R., 1994. *Biología y ecología de los Escarabeidos coprófagos del Parque Natural del Carrascal de la Font Roja (Col., Scarabaeoidea)*. Tesis de Licenciatura. Universidad de Alicante. Alicante. 114 pp.
- VERDÚ, J. R. & GALANTE, E., 2002. Climatic stress, food availability and human activity as determinants of endemism patterns in the Mediterranean region: the case of dung beetles (Coleoptera, Scarabaeoidea) in the Iberian Peninsula. *Diversity and Distributions*, 8: 259-274.
- ZUNINO, M. & BARBERO, E., 1990. Food relocation and the reproductive biology of *Aphodius fossor* (L.) (Coleoptera, Aphodiinae). *Ethology, Ecology & Evolution*, 2: 334.