



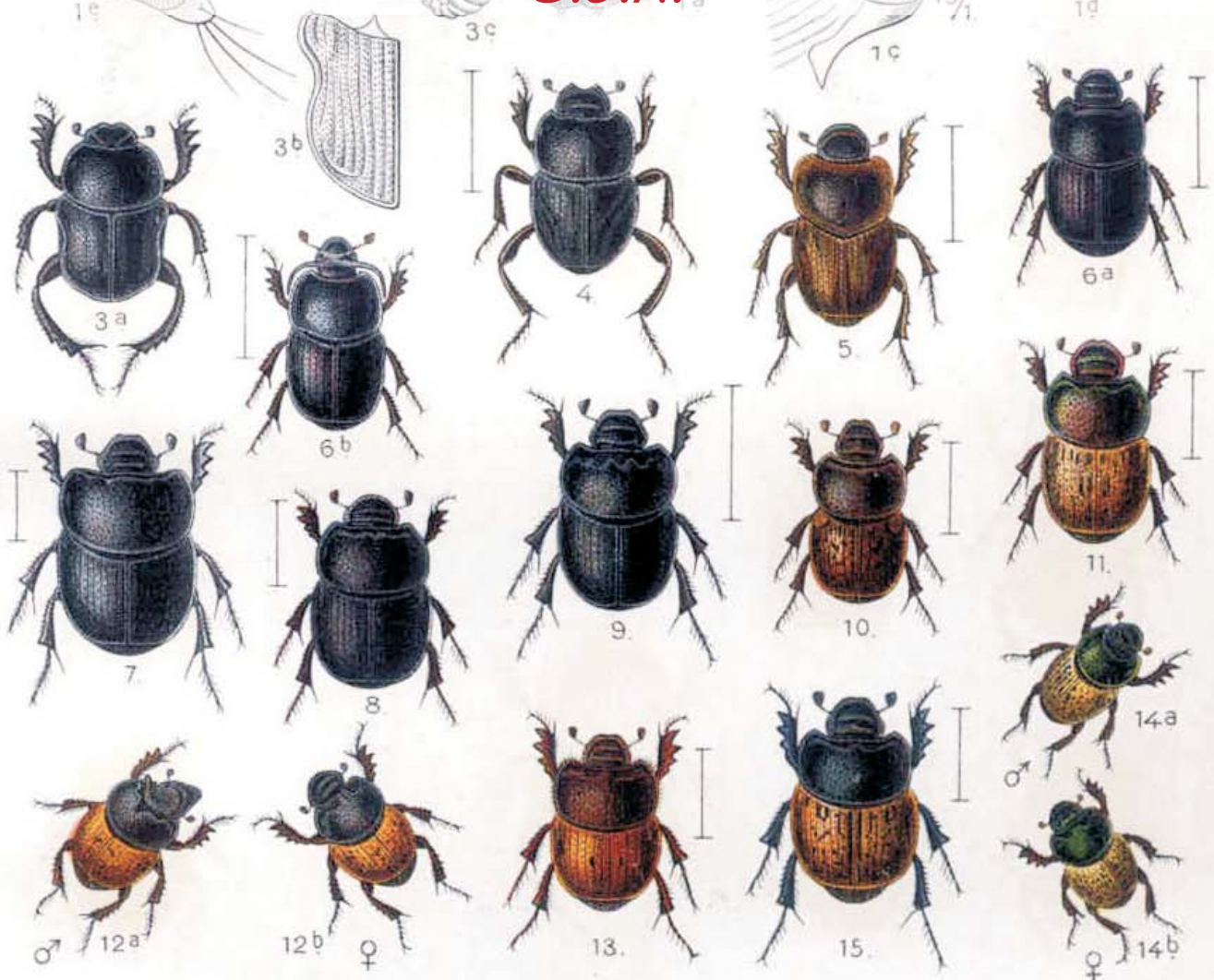
Monografías 3er Milenio, vol. 7 (2007)

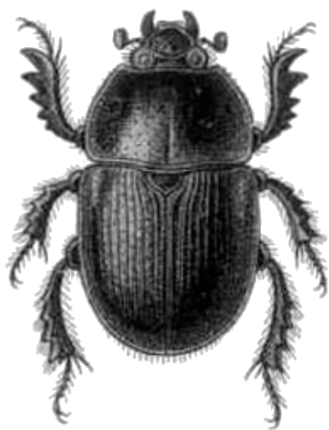
# Escarabajos, diversidad y conservación biológica

Ensayos en homenaje a Gonzalo Halffter

Mario Zunino & Antonio Melic (eds.)

*S.E.A.*





CAPÍTULO 13 :

**Los “Patrones de Dispersión” de la fauna Ibérica de Scarabaeinae (Coleoptera)**

**Jorge M. Lobo**

Departamento de Biodiversidad y Biología Evolutiva,  
Museo Nacional de Ciencias Naturales,  
c/ José Gutiérrez Abascal, 2,  
28006 Madrid, España.  
mcnj117@mncn.csic.es.

**Escarabajos, diversidad y conservación biológica. Ensayos en homenaje a Gonzalo Halffter**

Editores:  
Mario Zunino & Antonio Melic

**Sociedad Entomológica Aragonesa (S.E.A.)  
Monografías 3er Cer Milenio  
M3M, vol. 7 (2007)**  
I.S.S.N. 978-84-935872-1-5  
30 Noviembre 2007  
pp: 159–177.

Información sobre la publicación:  
[www.sea-entomologia.org](http://www.sea-entomologia.org)

**LOS “PATRONES DE DISPERSIÓN” DE LA FAUNA IBÉRICA DE SCARABAEINAE (COLEOPTERA)**

**Jorge M. Lobo**

**Resumen:** Tras revisar las principales propuestas sobre el papel ejercido por la inercia filogenética y las adaptaciones ecogeográficas de las especies según la zona de origen del linaje al que pertenecen, se comenta el concepto de “Patrón de Dispersión” propuesto por Gonzalo Halffter, resaltando el punto de vista común de estos acercamientos: el uso de información biogeográfica y ecológica actual a fin de discernir los procesos históricos que han originado los patrones de distribución de la biodiversidad. Posteriormente, se usa información taxonómica, ecológica y biogeográfica sobre los coleópteros Scarabaeinae para diferenciar los grupos de especies que probablemente poseen una historia de colonización compartida en la Península Ibérica. Por último, se revisa tanto la información biogeográfica de este grupo como la historia de las masas continentales, a fin de proponer una explicación narrativa coherente sobre el origen de los patrones de dispersión detectados.

**Palabras clave:** Coleoptera, Scarabaeidae, Scarabaeinae, escarabajos coprófagos, distribución geográfica, Patrones de Dispersión, Iberia.

**The “Dispersion Patterns” of the Iberian Scarabaeinae fauna (Coleoptera)**

**Abstract:** After revising the main suggestions about the role played by phylogenetic inertia and the ecogeographical adaptations of species in connection with the place of origin of the lineage to which they belong, the “Dispersion Pattern” concept proposed by Gonzalo Halffter is commented upon, highlighting the common point of view of these approaches, i.e. the use of present-day biogeographic and ecological data to discern the historical processes underlying current biodiversity patterns. Subsequently, taxonomic, ecological and biogeographical information on scarabaeine dung beetles is used to discriminate groups of species that probably share a common history of colonization for the Iberian Peninsula. Lastly, both the biogeographic history of these dung beetles and the history of land masses are revised to propose a coherent narrative explanation for the origin of the detected dispersion patterns.

**Key words:** Coleoptera, Scarabaeidae, Scarabaeinae, dung beetles, geographical distribution, Dispersion Patterns, Iberian Peninsula.

**Les “Patrons de Dispersion” de la faune ibérique de Scarabaeinae (Coleoptera)**

**Résumé:** A la suite d'une révision des principales propositions sur le rôle joué par l'inertie phylogénétique et les adaptations écogéographiques des espèces en rapport avec l'aire d'origine des lignées auxquelles elles appartiennent, on fait des commentaires sur le concept de “Patron de Dispersion”, proposé par Gonzalo Halffter, en soulignant le point de vue commun à ces approches: l'utilisation de données biogéographiques et écologiques actuelles pour discerner les processus historiques qui sont à l'origine des patrons de biodiversité actuels. Par la suite on utilise des données taxonomiques, écologiques et biogéographiques sur les bousiers Scarabaeinae pour séparer des groupes d'espèces qui probablement partagent une histoire commune de colonisation dans le cas de la Péninsule Ibérique. Finalement, on révisé l'histoire biogéographique de ces bousiers et celle des masses continentales afin de proposer une explication narrative cohérente pour l'origine des patrons de dispersion détectés.

**Mots-clés:** Coleoptera, Scarabaeidae, Scarabaeinae, bousiers, distribution géographique, Patrons de Dispersion, Péninsule Ibérique.

**Introducción**

¿Dónde y cuándo se originaron las especies que habitan actualmente una región? ¿Cuándo y cómo llegaron a ocupar el área que hoy habitan? Los datos paleontológicos y las reconstrucciones filogenéticas pueden ayudarnos a estimar el área de origen de un taxon, su era de aparición, las grandes condiciones mesoclimáticas y ecológicas que experimentó dicho taxon en su origen y el curso evolutivo que siguieron los descendientes de esta línea evolutiva en su proceso de colonización de nuevos territorios y ambientes. Sin embargo, dichos datos



no están siempre asequibles e incluso, cuando lo están, no constituyen pruebas irrefutables sino hipótesis cuya certidumbre crece con la adición de nuevas evidencias. En el caso de los insectos, son pocos y sesgados los datos paleontológicos disponibles (Lavandería & Eble, en prensa) e incompletas las hipótesis filogenéticas capaces de ayudar a interpretar la historia evolutiva de un taxon de alto rango (ver Caterino *et al.*, 2000 o Whiting, 2002; Kjer *et al.*, 2006 y referencias allí citadas). Sin embargo, estas carencias no han impedido que, a lo largo de la historia de la biología, se hayan realizado múltiples intentos de contestar estas preguntas utilizando para ello dos tipos de información básica: el conocimiento a menudo incompleto sobre el rango geográfico de las especies y las relaciones de similitud/parentesco establecidas mediante el uso de información morfológica y anatómica. Estas dos fuentes de información han permitido localizar la ubicación actual del área con mayor diversidad y describir la probable trayectoria geográfica experimentada por una línea filética a lo largo de su proceso evolutivo ¿Dónde se encuentran los taxones derivados? ¿Dónde los primitivos?, son preguntas cuya respuesta puede ayudar a entender mejor la actual distribución de la diversidad biológica apelando a un proceso de extinción y especiación diferenciales (ver Ricklefs, 2004 o Hawkins *et al.*, 2006).

### Procesos históricos y distribución

La distribución actual de cualquier especie es el resultado espacial de la interacción entre las adaptaciones ecofisiológicas que estas poseen, las características ambientales y topográficas del territorio que habitan y las historias únicas e irrepetibles, tanto del taxon como de las tierras. Comprender le génesis de esta distribución requiere conocer cómo interactúan y han interactuado en el pasado estas tres fuentes de variabilidad.

Por lo respecta a los atributos biológicos, se conoce que las particularidades del linaje al que pertenece una especie no son fáciles de cambiar, pues a menudo constituyen diseños evolutivos exitosos que implican un alto grado de interdependencia entre las características morfológicas y fisiológicas que sólo se alteran mínimamente para generar múltiples “variaciones sobre el mismo tema”. Estudios recientes demuestran que los genes que controlan la variabilidad fenotípica en los primeros estadios de desarrollo (los que controlan el diseño general de un clado), poseen una tasa de mutación menor que los que controlan las últimas fases (Nei, 2007), de modo que la variabilidad sobre la puede actuar la selección natural difiere según el tiempo evolutivo que poseen las distintas adaptaciones. Esta tendencia a conservar las adaptaciones básicas a lo largo del proceso de evolución de un grupo ha sido denominada de diversas formas (inercia filogenética, lastre filogenético o conservación de nicho; ver Williams, 1964; Mayr, 1982; Wiens & Graham, 2005 y Diniz-Filho & Bini, 2007), habiéndose propuesto en repetidas ocasiones que la distribución de una especie está fuertemente condicionada por las características del clado de alto rango

al que pertenece (Martínez-Meyer *et al.*, 2004; Alcaraz *et al.*, 2005; Peterson *et al.*, 1999; Huntley *et al.*, 1995) y que las adaptaciones que observamos actualmente en una especie se han generado en tiempos y lugares muy alejados de los actuales (Farrel *et al.*, 1992; Latham & Ricklefs, 1993; Farrel & Mitter, 1994; Beerling & Woodward, 1996; Webb *et al.*, 2002; Cavender-Bares & Wilczek, 2003; Reich *et al.*, 2003). Ello significa que la respuesta principal de una especie ante la modificación de las condiciones ambientales sería la dispersión y no la modificación de sus adaptaciones (ver los conceptos de adaptación espacial en Hengeveld, 1997 y vicariancia dinámica en Zunino & Zullini, 2003). Es decir, la búsqueda de esas mismas condiciones en otros lugares según la tasa intrínseca de dispersión de cada organismo y la “penetrabilidad” del territorio (ver Coope, 1979; Elias, 1994; Huntley & Birks, 1993; Webb *et al.*, 1993).

Adaptación espacial e inercia filogenética son conceptos que expresan un mismo proceso evolutivo: las especies acoplan espacialmente sus requerimientos porque generalmente son incapaces de modificar sus adaptaciones con rapidez ante las modificaciones ambientales. Esta incapacidad promovería la diversidad biológica al impedir la hibridación entre especies próximas cuando las condiciones ambientales cambian (Wiens, 2004) pero, a la vez, facilitaría la recolonización de regiones con ambientes idóneos cuando las condiciones climáticas generales cambian como ha ocurrido durante el Plio-Pleistoceno (Svenning & Skov, 2007). Si las adaptaciones ecofisiológicas que actualmente condicionan la distribución de los organismos se generaron en el tiempo y lugar de los ancestros, según la fuerza de inercia filogenética del grupo al que pertenecen esas especies, entonces las condiciones del área y tiempo en las que se originó una especie o clado serían fundamentales para explicar la distribución actual (Darlington, 1957). De este modo, antiguas decisiones evolutivas realizadas por los ancestros de los actuales taxones serían relevantes para explicar la distribución actual de estas especies (*zonas de origen ecológicas*; Farrell *et al.*, 1992, Latham & Ricklefs, 1993; Wiens & Donoghue, 2004) o *memoria biogeográfica*; Lobo, 1999). Ante las variaciones ambientales, las especies se dispersarían buscando las adaptaciones adquiridas por su ancestros y la posición espacial sería únicamente relevante si en ella se encuentran las condiciones ambientales adecuadas o si impide o facilita la accesibilidad al área (limitantes de dispersión; Freestone & Intuye, 2006)

La clásica consideración de espacio y forma (Hennig, 1950; ver alternativamente Croizat, 1962) ha defendido que las relaciones genealógicas de los taxa integrantes de un grupo monofilético y la historia geológica de las áreas que ocupan permiten conocer los procesos que han dado lugar a la actual distribución (Morrone & Crisci, 1995). Ello significa asumir que las especies actualmente exclusivas de un área se han encontrado en ella desde su génesis. El concepto de adaptación espacial limita la amplia validez de estos argumentos, ya que la actual distribución de un

organismo no tiene por qué representar su área de origen: sería simplemente un área que posee condiciones ambientales similares a las del tiempo y lugar de origen del grupo filogenético al que pertenece. Sin embargo, la localización espacial actual del centro de origen de un grupo podría coincidir con la localización ambiental si dicha área se hubiese mantenido relativamente estable en sus condiciones ambientales. Si las adaptaciones ecofisiológicas y la inercia filogenética impidiesen franquear determinadas condiciones ambientales, las áreas con condiciones estables durante grandes periodos evolutivos albergarían una mayor diversidad, una mayor cantidad de taxa primitivos y una mayor probabilidad de albergar los centros de origen de esos taxones. Este es el proceso aducido para explicar el actual gradiente de riqueza en muchos grupos y la distribución tropical de los clados basales (Terborgh, 1973; Ricklefs & Renner, 1994; Hawkins *et al.*, 2006; Ricklefs, 2006). De este modo, si determinados limitantes fisiológicos evolutivamente difíciles de superar impiden colonizar algunos territorios, podría observarse una estricta correspondencia entre filogenia y condiciones ambientales del área de distribución; un grupo de especies hermanas colonizaría un tipo de ambiente y apenas existirían clados diferentes habitando esas condiciones ambientales (Schwarzbach & Ricklefs, 2000; Tofts & Silvertown, 2000; Webb, 2000; Helmus *et al.*, 2007). En este caso existiría una buena correspondencia entre las condiciones ambientales del área de distribución y la genealogía de las especies que la habitan pudiendo incluso aventurarse la ubicación geográfica del centro de origen del clado, si existe una región en la cual se hayan mantenido relativamente constantes las condiciones ambientales a las que este clado se encuentra adaptado. Por el contrario, si esa barrera fisiológica y ambiental es fácilmente superable, sería de esperar que unas mismas condiciones ambientales fuesen habitadas por clados de distinto origen y procedencia (Cavender-Bares *et al.*, 2004; Ackerly, 2004). En este caso, sería de esperar que el gradiente de diversidad con la variación en las condiciones ambientales se atenuase y la correspondencia entre filogenia y condiciones ambientales dejase de percibirse. Entre ambos esquemas extremos se darían respuestas variadas, aunque la probable dominancia de especies ancestrales en las zonas tropicales podría indicar que la incapacidad para superar los límites fisiológicos sería el patrón dominante.

### Patrones de Dispersión

Uno de los conceptos por los que es y será reconocida la obra de Gonzalo Halffter es el de Patrón Dispersión. A lo largo de varios trabajos (Halffter, 1962, 1964, 1965, 1974, 1976, 1978, 1987, 1991 y 2003) este autor ha tratado de sintetizar las principales características de los grupos de especies que, originándose u asociándose en una región con características fisiográficas y climáticas determinadas, han estado sometidos a similares presiones macroecológicas durante un amplio periodo temporal. La definición de

los Patrones de Dispersión utiliza información sobre la distribución actual de las especies, sus posibles relaciones de parentesco y su probable procedencia para explicar la actual composición de un territorio. El concepto de Patrón de Dispersión tienen su precedente en el concepto de *cenocrón* formulado por Osvaldo Reig (1962) (y de *cenogénesis*, ver Sukachev, 1958): asociaciones de especies que se han desarrollado a través del tiempo aunque tengan distinto origen o abolengo (Ringuelet, 1957). De acuerdo a estas concepciones, las biotas pueden estar constituidas por elementos de distinto origen geográfico y distintas edades evolutivas que se yuxtaponen e integran en la actualidad aunque hayan seguido trayectorias evolutivas individuales y separadas (ver Coope, 1979; Webb, 1981; Graham, 1986; Graham & Grim, 1990; Valentine & Jablonski, 1993).

Las especies de un mismo Patrón de Dispersión habrían sufrido una historia reciente de colonización similar y poseerían parecidas adaptaciones mesoclimáticas, aunque se hayan originado en tiempos y espacios diferentes. Como interesa definir la última trayectoria de colonización seguida por un taxon para acceder a la zona en cuestión, la definición de los Patrones de Dispersión está íntimamente ligada a la comprensión de la conformación de las biotas en las denominadas Zonas de Transición. Estos serían territorios que, como la denominada Zona de Transición Mexicana ubicada entre las regiones Neártica y Neotropical (desde el suroeste de los Estados Unidos hasta las tierras bajas de Nicaragua), estarían situados en la frontera entre regiones biogeográficas. La superposición durante diversos periodos de elementos con distinta antigüedad, procedencia y adaptaciones, junto al aislamiento y la especiación generados por la heterogeneidad y fragmentación ambiental que poseen estas áreas, habrían promovido la existencia de un alto grado de endemismo en las mismas. Estas Zonas de Transición serían áreas que albergarían una mezcla de taxones mayoritariamente capaces de superar, en mayor o menor medida, los límites y tolerancias ambientales impuestos por su ascendencia genealógica. Así, la definición de los Patrones de Dispersión en una Zona de Transición buscaría determinar los conjuntos de especies que, perteneciendo a linajes con distinta historia evolutiva, han sido capaces de colonizar y diversificarse en un área que posee condiciones ambientales situadas en el extremo del gradiente ambiental para el que están adaptadas las grandes líneas filogenéticas a las que pertenecen.

En ausencia de información filogenética pero asumiendo que la adscripción taxonómica es capaz de reflejar adecuadamente las relaciones genealógicas, Gonzalo Halffter demostró que es posible elaborar hipótesis coherentes utilizando información ecológica, biogeográfica y geológica; hipótesis que pueden confirmarse en un futuro mediante la aportación de nuevas evidencias. Indudablemente, la denominación elegida (Patrón de Dispersión) resulta equívoca, por cuanto mezcla la palabra *patrón* (modelo que sirve de muestra), corrientemente utilizada para designar un tipo de distribución, con la palabra *dispersión* que designa un

proceso. Sin embargo, este equívoco aparente refleja, en mi opinión, el propósito que se pretende: utilizar información biogeográfica y taxonómica actual para derivar hipótesis históricas. Se trata, sin duda, de un ejercicio arriesgado pero valiente que, implícitamente, reconoce que la historia de los taxones y las tierras deja una señal en el presente; señal que busca ser desentrañada para tratar de comprender el proceso histórico que ha conformado la biota de un territorio. Siguiendo sus pasos, este trabajo pretende homenajear el atrevimiento que tuvo en su día el Dr. Halffter, emulando el proceso de construcción narrativa seguido en sus trabajos sobre los Patrones de Dispersión en la Zona de Transición Mexicana, pero esta vez acudiendo a técnicas y criterios objetivos para el caso de la fauna de coleópteros de la subfamilia Scarabaeinae que habita la Península Ibérica (un territorio incluido en la que podríamos denominar Zona de Transición Euromediterránea; ver Zunino, 1985a).

Ciertas asunciones son necesarias en un trabajo de este tipo. En primer lugar debe admitirse, como hipótesis de trabajo, un actualismo ecológico: que las aptitudes ambientales y ecológicas de las especies hayan permanecido constantes a lo largo de un cierto lapso de tiempo. También debe asumirse que los caracteres ecológicos o las adaptaciones ambientales pueden ser tan heredables como las características morfológicas y, por tanto, que los organismos con un antepasado común, es más probable que hereden una forma de vida común. Esto significaría que las condiciones ambientales de los territorios que actuaron como área de diversificación primaria de un taxon de alto rango, suelen manifestarse todavía en las adaptaciones de sus descendientes. Esta *memoria ecogeográfica* implicaría que parte de las adaptaciones ambientales de una especie no son una respuesta a las condiciones que imperan en su área de distribución actual, sino que se enmarcan dentro del espectro, más extenso o más restringido, de sus características heredadas. Hemos visto, en el apartado anterior, que existen suficientes evidencias como para que podamos mantener estos supuestos. En este trabajo se asume, además, que los taxones (géneros o subgéneros) que poseen pocas especies actualmente, pero que están presentes en la Península Ibérica y tienen distribuciones restringidas, proceden de ancestros mucho más antiguos en la región, que aquellos otros taxa diversificados mundialmente pero con pocos elementos ibéricos. La presencia de una especie exclusiva en un área dada puede permitir definirla como endémica. Sin embargo, si ese tamaño de distribución restringido se debe al efecto refugio que ha experimentado la especie como consecuencia, por ejemplo, de la existencia de condiciones ambientales exclusivas, la especie en cuestión podría considerarse relictas. Así, si dentro de un grupo natural de especies, las especies presentan un área reducida y el grupo de alto rango se encuentra, además, poco diversificado, asumiremos que las posibilidades de que dicha especie sea relictas son mayores.

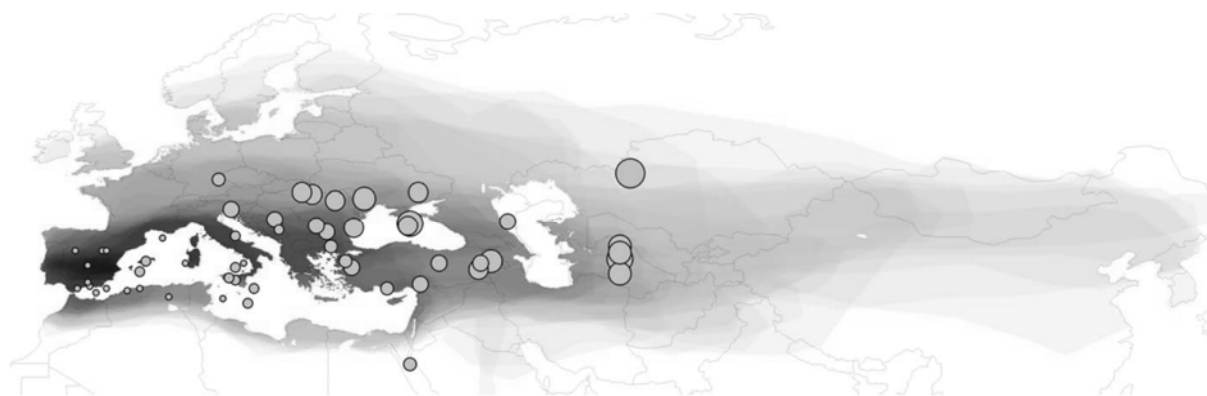
La reconstrucción del proceso de colonización y por tanto, la explicación sobre por qué, cuándo y dónde se generaron los taxa que actualmente habitan

una región necesita de información filogenética, paleontológica, paleoclimática y paleogeográfica, pero también requiere conocer las principales adaptaciones ambientales de las distintas especies así como las características de su actual distribución. En este trabajo se utilizan diversas fuentes de información para agrupar las especies de Scarabaeinae ibéricos en grupos que se pretende tengan sentido biogeográfico y evolutivo, combinando para ello informaciones sobre: i) las características de las áreas de distribución actuales de las especies, ii) sus aptitudes ecológicas y macroambientales, iii) la adscripción taxonómica de cada especie y género, y iv) la biogeografía y diversificación de los taxones de alto rango a los que pertenece cada especie. Se espera que estos diferentes conjuntos de información sean capaces de agrupar a las distintas especies según sus principales requerimientos ambientales, pero también según su procedencia, ya que se supone que las condiciones ambientales promedio de las áreas que albergan los taxones de alto rango debería ofrecer una señal histórica profunda capaz de proporcionar hipótesis sobre el proceso de conformación de la actual fauna ibérica. Tras realizar una serie de análisis de ordenación con estos conjuntos heterogéneos de información, se describirán a continuación los Patrones de Dispersión obtenidos.

## Material y Métodos

### Información utilizada

Para cada una de las 54 especies de Scarabaeinae Ibéricas (Martín-Piera, 2000) se calcularon los valores de 28 variables. No se incluyó a *Onthophagus opacicollis* Reitter porque las opiniones y evidencias ofrecidas por Palestini (1981), Rahola Fabra (1985), y Martín-Piera & Boto (1999) han promovido la no consideración de esta especie en muchos estudios ibéricos y la adscripción de sus ejemplares a *O. similis*. El tamaño corporal medio de las especies se extrajo de Lumaret & Kirk (1987), Lobo (1993) y Baraud (1992). Los datos de abundancia fueron obtenidos de una serie de 20 estudios publicados y no publicados realizados en la Península Ibérica bajo diferentes condiciones ambientales y que, demostradamente, poseen inventarios exhaustivos (ver Lobo & Davis, 1999 y Lobo & Martín-Piera, 1999). Estos estudios han servido para calcular un valor de abundancia y biomasa. El primero consistió en la suma, para cada una de las especies, de los valores de abundancia relativa calculados en cada estudio. El segundo se estimó como el producto del tamaño corporal por la suma de frecuencias relativas de cada especie. Estas medidas pueden considerarse estimas de la "importancia energética" de cada una de las especies en las comunidades coprófagas ibéricas. La presencia de cada una de las especies en los anteriormente mencionados inventarios locales y la presencia de estas mismas especies en las 255 cuadrículas de 50 x 50 km ibéricas con más del 15% de superficie terrestre (ver Lobo & Martín-Piera, 2002) se incluyeron también como variables, al objeto de representar la amplitud de distribución y ubicación de cada de estas especies en la Península Ibérica.



**Fig. 1.** Variación geográfica en el número de especies de Scarabaeinae presentes en la Península Ibérica. El gradiente representado oscila entre 1 (tonos claros) y 55 (tonos oscuros). Los círculos grises representan el baricentro o punto central de distribución de cada una de las 54 especies ibéricas, mientras que su diámetro está relacionado con el tamaño del área de distribución. Este mapa no debe considerarse un mapa de riqueza de especies, sino una representación espacial de la afinidad de la fauna ibérica de Scarabaeinae. Puede observarse que las especies que tienen una distribución más amplia tienden a tener baricentros orientales, como consecuencia de la presencia en la Península de especies con distribución Mediterráneo occidental y la distribución Paleártica de otras muchas especies.

**Fig. 1.** Geographic variation in the number of Iberian Scarabaeinae species. The gradient oscillates between 1 (light tone) and 55 (dark tone). Grey circles represent the baricentre or central point of distribution for each one of the 54 Iberian species, while its diameter is related with the range size of the distributional area. This map should not be considered a species richness map, but a spatial representation of the resemblance of the Iberian Scarabaeinae fauna. It can be observed that species with a wider distribution generally have oriental baricentres, because the Iberian fauna harbour many species with Western Mediterranean or Palaearctic distributions.

Teniendo en cuenta la información corológica básica proporcionada por Baraud (1985 y 1992), Schoolmeesters (2005) y Löbl & Smetana (2006), se digitalizó la distribución completa aproximada de todas las especies estimando la latitud y longitud máximas y mínimas de cada una de las especies, así como el tamaño del área de distribución (en miles de km<sup>2</sup>). Esta estimación del tamaño y posición del área de distribución posee evidentes ventajas sobre anteriores estimaciones (ver Lumaret & Lobo, 1996), permitiendo representar los patrones de riqueza, endemiciadad y composición a escalas amplias (ver Fig. 1). Utilizando los datos provenientes de Cambefort (1991), Hanski & Cambefort (1991) y Schoolmeesters (2005) se calculó también el número mundial de especies de cada género y tribu, así como el porcentaje de especies de cada género y el porcentaje de géneros de cada tribu presentes en cada una de las clásicas regiones biogeográficas mundiales. Finalmente, se incluyeron cuatro variables binarias (0/1) que, conforme a los conocimientos ecológicos existentes sobre la fauna de Scarabaeinae ibérica (Martín-Piera, 2000) clasifica a las distintas especies según su presencia en montañas o valles (por encima o por debajo de lo 1500 m) o su presencia en biomas forestales o desprovistos de cubierta forestal.

#### Análisis de los datos

La matriz cuadrada con la información de las 28 variables seleccionadas (24 continuas y cuatro binarias) para cada una de las especies (ver Tabla I) fue sometida a una serie de análisis a fin de establecer, tanto las

agrupaciones de especies como los principales síndromes o conjuntos de características ecológicas, biogeográficas y evolutivas con cierto significado e identidad que caracterizan estas agrupaciones. En primer lugar, los valores de cada una de las variables cuantitativas fueron transformados para disminuir el peso de los valores extremos y, posteriormente, estandarizados a media cero y desviación estándar 1 a fin de que las distintas variables ejerciesen una influencia similar sobre los resultados obtenidos. Posteriormente, la matriz cuadrada fue convertida en una matriz triangular de similitud mediante aplicación del coeficiente de Bray-Curtis, probablemente el índice de similitud más usado y con mejores prestaciones (ver Faith *et al.*, 1987 y Clarke *et al.*, 2006). Dicha matriz de similitud fue sometida a un análisis de ordenación indirecto conocido como escalamiento multidimensional (NMDS), que permitió establecer una configuración o representación de las especies en el espacio definido por una serie de dimensiones, creadas a fin de mantener el orden o rango de las similitudes de la matriz de triangular original. Entre las distintas técnicas de ordenación existentes, el escalamiento multidimensional es una de las más fiables y recomendadas (Legendre & Legendre, 1998), estimándose la adecuación de las dimensiones por medio del valor de *stress*, el cual mide las diferencias entre el orden de los valores de similitud en la matriz original y la distancia que produce la nueva configuración. Los valores de las dos primeras dimensiones se utilizaron para visualizar la relación entre las distintas especies, superponiendo sobre el “mapa” de relaciones aquellas

**Tabla I.** Datos ecológicos, biogeográficos de cada una de las especies de Scarabaeinae ibéricas e información sobre la tasa de diversificación de los taxones de alto rango a los que pertenecen (ver Métodos).

**Table I.** Ecological and biogeographical data for each one of the Iberian Scarabaeinae species, and information on the rate of diversification of the high level taxonomic categories to which these species belong (see methods).

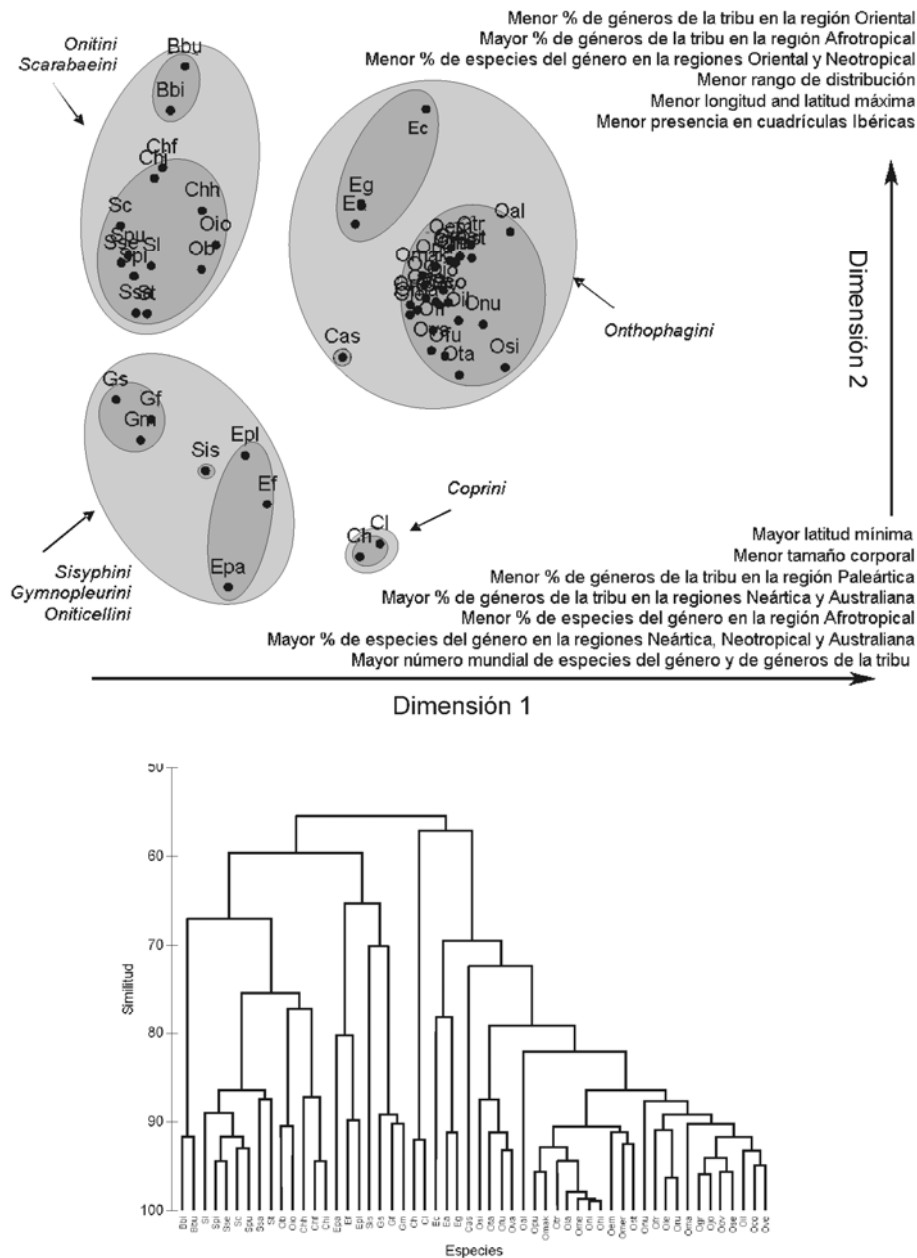
Acronimo	Especies	Patrón de Dispersión	Tamaño corporal	Abundancia	Biomasa	Presencia en cuadrículas	Presencia en localidades	longitud central	latitud central	bosque	pastizal	valle	montaña	tamaño distribución	% spp en Atrotropical	% spp en Paleártica	% spp en Oriental	% gen en Atrotropical	% gen en Paleártica	% gen en Oriental	nº Mundial spp genero/subgenero
Sc	<i>Scarabaeus cicatricosus</i> (Lucas, 1849)	C <sub>3</sub>	20,0	8	160	16	1	-3,5	36,8	0	1	1	0	479	52	14	4	91	27	18	142
SI	<i>S. laicollis</i> L., 1767	C <sub>3</sub>	19,4	137	2651	96	7	3,3	39,8	0	1	1	0	1387	52	14	4	91	27	18	142
Spi	<i>S. pius</i> (Illiger, 1893)	C <sub>3</sub>	24,0	1	24	5	0	27,3	39,8	0	1	1	0	4829	52	14	4	91	27	18	142
Spu	<i>S. puncticollis</i> (Latreille, 1819)	C <sub>3</sub>	17,6	20	351	32	3	15,5	34,8	0	1	1	0	1456	52	14	4	91	27	18	142
Ssa	<i>S. sacer</i> L., 1758	C <sub>3</sub>	30,2	67	2023	76	8	36,3	37,0	0	1	1	0	7563	52	14	4	91	27	18	142
Sse	<i>S. semipunctatus</i> Fabricius, 1792	C <sub>3</sub>	22,5	1	23	21	0	13,3	37,8	0	1	1	0	2226	52	14	4	91	27	18	142
SI	<i>S. lyphon</i> Fischer-Waldheim, 1823	C <sub>3</sub>	20,0	5	100	20	3	60,3	40,0	0	1	1	0	12766	52	14	4	91	27	18	142
Sis	<i>Sisyphus schaefferi</i> (L., 1758)	C <sub>2</sub>	9,0	122	1098	61	4	60,3	41,5	0	1	1	0	11713	46	3	23	100	33	67	39
Gf	<i>Gymnopleurus flagellatus</i> (Fabricius, 1787)	A <sub>6</sub>	13,5	343	4637	104	11	43,5	39,5	0	1	1	0	6964	58	10	16	75	25	100	62
Gm	<i>G. mopsus</i> (Pallas, 1781)	A <sub>6</sub>	10,5	11	116	39	4	60,3	40,8	0	1	1	0	10794	58	10	16	75	25	100	62
Gs	<i>G. sturmi</i> Mac Leay, 1821	A <sub>6</sub>	11,5	25	288	71	6	14,0	37,5	0	1	1	0	2812	58	10	16	75	25	100	62
Ch	<i>Copris hispanus</i> (L., 1764)	A <sub>3</sub>	19,0	688	13072	108	10	32,3	36,5	0	1	1	0	5518	36	2	27	70	20	30	263
CI	<i>C. lunaris</i> (L., 1758)	A <sub>3</sub>	19,5	1217	23695	88	9	36,0	48,0	0	1	1	0	9833	36	2	27	70	20	30	263
Chf	<i>Cheironitis furcifer</i> (Rossi, 1792)	D <sub>2</sub>	15,5	1	16	2	0	16,3	36,5	0	1	1	0	1840	40	52	4	89	17	11	25
Chh	<i>C. hungaricus</i> (Herbst, 1789)	D <sub>2</sub>	16,0	298	4768	38	9	14,0	42,8	0	1	1	0	1929	40	52	4	89	17	11	25
Chi	<i>C. irroratus</i> (Rossi, 1790)	D <sub>2</sub>	16,5	1	17	5	0	12,5	35,3	0	1	1	0	1312	40	52	4	89	17	11	25
Ob	<i>Onitis bellai</i> Fabricius, 1798	C <sub>3</sub>	24,6	422	10385	72	10	14,0	39,0	0	1	1	0	1541	76	3	15	89	17	11	163
Oio	<i>O. ion</i> (Olivier, 1789)	C <sub>3</sub>	12,5	590	7375	57	7	15,0	39,5	0	1	1	0	1043	76	3	15	89	17	11	163
Bbi	<i>Bubas bison</i> (L., 1767)	D <sub>1</sub>	17,0	1164	19788	82	8	8,0	39,5	0	1	1	0	1212	0	100	0	89	17	11	3
Bbu	<i>B. bubalus</i> Olivier, 1811	D <sub>1</sub>	18,2	2029	36908	99	14	-2,0	41,0	0	1	1	0	550	0	100	0	89	17	11	3
Ef	<i>Euoniticellus fulvus</i> (Goeze, 1777)	C <sub>2</sub>	9,4	4066	38017	115	13	44,8	39,8	0	1	1	0	10770	74	16	11	79	21	43	19
Epa	<i>E. pallens</i> (Olivier, 1789)	C <sub>2</sub>	7,5	2	15	4	1	35,0	27,5	0	1	1	0	4231	74	16	11	79	21	43	19
Epl	<i>E. pallipes</i> (Fabricius, 1781)	C <sub>2</sub>	9,9	271	2677	49	8	43,3	38,8	0	1	1	0	8413	74	16	11	79	21	43	19
Cas	<i>Caccobius schreberi</i> (L., 1767)	A <sub>4</sub>	5,6	1459	8170	110	13	28,3	43,8	0	1	1	0	9699	41	20	19	88	9	29	108
Ea	<i>Euonithophagus amyntas</i> (Olivier, 1789)	A <sub>5</sub>	10,5	846	8875	108	10	34,8	44,0	0	1	1	0	7963	48	52	0	88	9	29	33
Ec	<i>E. crocatus</i> (Mulsant & Godart, 1870)	A <sub>5</sub>	9,0	1	9	1	0	6,0	35,5	0	1	1	0	668	48	52	0	88	9	29	33
Eg	<i>E. gibbosus</i> (L., 1790)	A <sub>5</sub>	10,5	158	1659	34	7	38,5	39,5	0	1	1	0	6446	48	52	0	88	9	29	33
Ome	<i>Onthophagus mellitaeus</i> (Fabricius, 1798)	B <sub>2</sub>	5,0	355	1775	15	2	-2,8	36,0	0	1	1	0	648	36	10	16	88	9	29	2200



**Tabla I.** Datos ecológicos, biogeográficos de cada una de las especies de Scarabaeinae ibéricas e información sobre la tasa de diversificación de los taxones de alto rango a los que pertenecen (ver Métodos).  
**Table I.** Ecological and biogeographical data for each one of the Iberian Scarabaeinae species, and information on the rate of diversification of the high level taxonomic categories to which these species belong (see methods).

Acronimo	Especies	Patrón de Dispersión	Tamaño corporal	Abundancia	Biomasa	Presencia en cuadrículas	Presencia en localidades	longitud central	latitud central	bosque	pastizal	valle	montaña	tamaño distribución	% spp en Afrotropical	% spp en Paleártica	% spp en Oriental	% gen en Afrotropical	% gen en Paleártica	% gen en Oriental	n° Mundial spp genero/subgenero
Olu	<i>O. furcatus</i> (Fabricius, 1781)	C <sub>1</sub>	4,8	3355	16003	128	16	28,0	39,0	0	1	1	0	7056	36	10	16	88	9	29	2200
Oil	<i>O. illyricus</i> (Scopoli, 1763)	A <sub>2</sub>	8,5	27	230	31	2	29,5	47,3	1	1	1	0	11271	36	10	16	88	9	29	2200
Ola	<i>O. taurus</i> (Schreber, 1759)	A <sub>2</sub>	8,7	5243	45614	167	20	35,0	44,3	0	1	1	0	12296	36	10	16	88	9	29	2200
Oal	<i>O. albarracinus</i> Baraud, 1979	E	10,0	1	10	1	0	-1,5	41,0	0	1	0	1	258	36	10	16	88	9	29	2200
Oco	<i>O. coenobita</i> (Herbst, 1783)	A <sub>1</sub>	7,1	12	85	22	3	18,8	44,8	1	0	1	0	5714	36	10	16	88	9	29	2200
Ofr	<i>O. fracticornis</i> (Preissler, 1790)	A <sub>1</sub>	8,7	489	4230	77	9	22,0	48,0	0	1	0	1	8740	36	10	16	88	9	29	2200
Ogr	<i>O. grossepunctatus</i> (Reitter, 1905)	A <sub>1</sub>	4,8	87	414	51	3	19,3	43,5	0	1	1	0	2832	36	10	16	88	9	29	2200
Ojo	<i>O. joannae</i> Gofjan, 1953	A <sub>1</sub>	4,7	153	721	45	1	12,0	49,5	0	1	1	0	3794	36	10	16	88	9	29	2200
Ola	<i>O. laetigena</i> Dorbigny, 1897	B <sub>1</sub>	4,5	366	1647	24	3	-5,0	36,5	0	1	1	0	367	36	10	16	88	9	29	2200
Ole	<i>O. lemuri</i> (Fabricius, 1781)	A <sub>1</sub>	7,5	1304	9715	86	12	23,8	44,0	0	1	1	0	5702	36	10	16	88	9	29	2200
Oma	<i>O. marginalis</i> Gebler, 1817	A <sub>1</sub>	9,0	11	99	21	3	60,3	38,3	0	1	1	0	11089	36	10	16	88	9	29	2200
Omer	<i>O. meridarius</i> Chevrolat	B <sub>1</sub>	6,5	1711	11122	20	5	-3,8	39,3	0	1	1	0	262	36	10	16	88	9	29	2200
Onu	<i>O. nuchicornis</i> (L., 1758)	A <sub>1</sub>	7,5	1	8	8	0	61,5	50,3	0	1	1	0	15327	36	10	16	88	9	29	2200
Oov	<i>O. ovatus</i> (L., 1767)	A <sub>1</sub>	5,0	1	5	42	0	26,0	47,0	0	1	1	0	7958	36	10	16	88	9	29	2200
Oru	<i>O. ruficapillus</i> Brulle, 1832	A <sub>1</sub>	4,5	1312	5904	77	8	25,5	41,5	0	1	1	0	5060	36	10	16	88	9	29	2200
Ose	<i>O. semicornis</i> (Panzer, 1798)	A <sub>1</sub>	5,8	1	6	6	0	46,8	44,5	0	1	1	0	7202	36	10	16	88	9	29	2200
Osi	<i>O. similis</i> (Scriba, 1790)	A <sub>1</sub>	6,2	9943	61149	126	18	13,5	46,0	0	1	1	1	5768	36	10	16	88	9	29	2200
Ost	<i>O. stylocerus</i> (Graells, 1851)	E	10,5	511	5366	25	4	-5,3	41,0	0	1	0	1	266	36	10	16	88	9	29	2200
Oir	<i>O. irigibber</i> Reitter, 1893	B <sub>1</sub>	4,8	1	5	3	0	2,5	36,5	0	1	1	0	614	36	10	16	88	9	29	2200
Ova	<i>O. vacca</i> (L., 1767)	A <sub>1</sub>	10,3	2557	26209	138	16	23,3	47,8	0	1	1	0	8968	36	10	16	88	9	29	2200
Ove	<i>O. verticornis</i> (Laicharling, 1781)	A <sub>1</sub>	9,0	28	252	30	2	25,0	43,3	1	1	1	0	6091	36	10	16	88	9	29	2200
Oem	<i>O. emarginatus</i> Mulsant, 1842	B <sub>2</sub>	5,5	277	1524	24	6	5,3	42,5	0	1	1	0	664	36	10	16	88	9	29	2200
Oni	<i>O. nigellus</i> (Illiger, 1803)	B <sub>2</sub>	5,3	9	47	10	2	1,0	36,3	0	1	1	0	963	36	10	16	88	9	29	2200
Opu	<i>O. punctatus</i> (Illiger, 1803)	B <sub>2</sub>	5,5	84	462	82	9	-3,8	37,3	0	1	1	0	405	36	10	16	88	9	29	2200
Ohi	<i>O. hirtus</i> (Illiger, 1803)	C <sub>1</sub>	7,0	60	420	14	2	-1,5	36,5	0	1	1	0	651	36	10	16	88	9	29	2200
Omak	<i>O. maki</i> (Illiger, 1803)	C <sub>1</sub>	6,7	248	1649	65	11	2,5	38,5	0	1	1	0	1721	36	10	16	88	9	29	2200





**Fig. 2.** Ordenación de las especies de Scarabaeinae ibéricas según las dos primeras dimensiones del análisis de escalamiento multidimensional realizado utilizando el conjunto de variables consideradas (Tabla I). Se muestran las principales variables correlacionadas con estas dimensiones (Tabla II) así como los grupos obtenidos por el Análisis de Agrupamiento a similitudes de 60 y 75 (parte inferior).

**Fig. 2.** Ordination of the Iberian Scarabaeinae species according to the two first dimensions of a non-metric multidimensional scaling analysis accomplished by using all the considered variables (Table I). The main variables correlated with each one of the dimensions are shown (Table II) as well as the obtained groups by a Cluster Analysis at similarity levels of 60 and 75 (lower part).

agrupaciones obtenidas mediante un clásico Análisis de Agrupamiento (UPGMA, ver Legendre & Legendre, 1998). Los valores de las dos primeras dimensiones así obtenidas se han correlacionado con las distintas variables ambientales para conocer las características ecológicas, biogeográficas y evolutivas relacionadas con los distintos grupos de especies. A fin conocer si la similitud entre las distintas especies que pertenecen a una misma categoría taxonómica, es significati-

vamente mayor que la existente entre especies de distintas categorías, se realizó un Análisis de Similitud (ANOSIM; ver Clarke & Warwick, 2001). Dicha significación se calcula mediante el cómputo de un estadístico (*Global-R*) que, variando entre cero y uno, compara la variación intra y entre grupos observada con la que aparece permutando la matriz original (Clarke & Warwick, 2001).

**Tabla II.** Coeficientes de correlación de Spearman entre las dos primeras dimensiones del análisis de escalamiento multidimensional que ordena las especies de Scarabaeinae ibéricos (Fig 2) y las 28 variables consideradas.**Table II.** Spearman rank correlation coefficients between the two first dimensions of a non-metric multidimensional scaling analysis that ordinate the Iberian Scarabaeinae species (Fig 2) and the 28 considered variables.

Información eco-geográfica Ibérica		Dim1	Dim2
Tamaño corporal		-0,732	
Abundancia total en la Península Ibérica			
Biomasa total en la Península Ibérica			
Presencia en las cuadrículas ibéricas de 2500 km <sup>2</sup> (n=252)			
Presencia en inventarios ibéricos exhaustivos (n=20)			
Presencia en bosques			
Presencia en pastizales			
Presencia en valles			
Presencia en montañas			
Información biogeográfica			
Longitud mínima			
Longitud máxima			-0,665
Latitud mínima		0,443	
Latitud máxima			-0,570
Tamaño del área de distribución			-0,716
Información histórica			
% especies del género en la región Paleártica		-0,627	
% especies del género en la región Afrotropical			
% especies del género en la región Oriental			-0,597
% especies del género en la región Neártica		0,790	
% especies del género en la región Neotropical		0,599	-0,526
% de especies del género en la región Australiana		0,853	
% géneros de la tribu en la región Paleártica		-0,852	
% géneros de la tribu en la región Afrotropical			0,529
% géneros de la tribu en la región Oriental			-0,691
% géneros de la tribu en la región Neártica		0,666	
% géneros de la tribu en la región en Neotropical			
% géneros de la tribu en la región Australiana		0,785	
Número mundial de especies del género		0,802	
Número mundial de géneros de la tribu		0,825	

## Resultados

La utilización conjunta de las 28 variables seleccionadas produjo una configuración en dos dimensiones razonable, con un valor de *stress* de 0,13. La adición de una dimensión permite disminuir el valor de *stress* hasta 0,08. La superposición de los grupos obtenidos por el Análisis de Agrupamiento a similitudes de 60 y 75 permite comprobar la existencia de cuatro grandes conjuntos de especies claramente delimitados según su adscripción taxonómica (Fig. 2): un conjunto que agrupa las especies de *Onthophagini*, otro con las dos especies de *Copris*, un tercero que agrupa las especies de *Onitini* y *Scarabeini*, y un último con las especies de *Gymnopleurini*, *Oniticellini* y *Sisyphus schaefferi*. La primera dimensión está correlacionada con el tamaño corporal, la latitud máxima, la diversificación que poseen los géneros y las tribus a las que pertenecen las especies, el porcentaje de especies que poseen los géneros y el de géneros que poseen las tribus en las regiones Afrotropical, Paleártica, Neártica, Neotropical y Australina (Tabla II). De este modo, ser *Onthophagini*, poseer un pequeño tamaño, no alcanzar latitudes meridionales, pertenecer a líneas muy diversificadas capaces de haber colonizado casi todas las regiones biogeográficas pero que poseen, comparativamente, un menor número de especies en la región Afrotropical y pocos géneros en la región Paleártica son características asociadas. Por otra parte, la segunda dimensión está correlacionada con la presencia en las cuadrículas de 50 x 50 km ibéricas, la longitud y latitud máximas de

las distribuciones, el tamaño del área de distribución; el porcentaje de géneros en las regiones Oriental y Afrotropical y el porcentaje de especies en las regiones Oriental y Neotropical (Tabla III); de modo que estar presente en pocas localidades Ibéricas, poseer un área de distribución reducida respecto al total Paleártico, no alcanzar latitudes septentrionales y longitudes orientales, pertenecer a líneas con muchos géneros en la región Afrotropical pero pocos géneros y especies en la región Oriental parecen ser características asociadas.

La realización de un análisis similar únicamente para los *Onthophagini* permite generar una configuración bidimensional que representa relativamente bien la matriz de similitud (*stress* =0,14) original y en la que aparecen seis conjuntos (Fig. 3): uno monoespecífico para *Euonthopagus crocatus*, otro que agrupa a las otras dos especies de *Euonthopagus*, un tercero que incluye a *Caccobius schreberi* y a las tres especies de *Onthopagus* más abundantes y presentes en las localidades ibéricas (*O. vacca*, *O. taurus* y *O. similis*), un cuarto grupo formado por *O. stylocerus* y *O. albarracinus* y, por último, dos grupos que incluyen las restantes especies de *Onthopagus*. Un análisis de ANOSIM muestra que las similitudes eco-geográficas entre las especies del mismo género/subgénero son, en promedio, superiores a las similitudes generales entre las especies de distintos géneros/subgéneros (*Global-R* = 0,469; ninguna de las permutaciones realizadas sobre la matriz original

**Tabla III.** Principales características de las especies pertenecientes a los cinco Patrones de Dispersión previamente definidos. Para las variables continuas se ofrecen los valores medios ( $\pm$  SD), mientras que para las otras variables se muestra el porcentaje de especies. En el caso de la información biogeográfica se presentan los porcentajes promedios de especies de cada uno de los géneros con representación en el patrón, o los porcentajes promedios de géneros de cada tribu. El número mundial de especies es el total de especies de todos los géneros con representación en cada patrón.

**Table III.** Main characteristics of species belonging to the five Dispersion Patterns previously defined. For continuous variables mean values ( $\pm$  SD) are shown, while in the other variables we show the percentage of species. In the case of the biogeographic information the mean percentages of species of each genera represented in the Dispersion Pattern is showed, as well as the mean percentage of genera in each tribe. The world number of species is the total number of species for all the genera with species within a Dispersal Pattern.

	Patrón de Dispersión				
	A	B	C	D	E
Número de especies	24	7	16	5	2
Tamaño corporal	9,0 $\pm$ 3,9	5,3 $\pm$ 0,6	15,3 $\pm$ 6,6	16,6 $\pm$ 1,0	10,3 $\pm$ 0,4
Abundancia	1080 $\pm$ 2222	400 $\pm$ 598	586 $\pm$ 1780	699 $\pm$ 883	256 $\pm$ 361
Biomasa	8965 $\pm$ 15642	2369 $\pm$ 3933	5186 $\pm$ 12583	12299 $\pm$ 15969	2688 $\pm$ 3787
Presencia en cuadrículas	66 $\pm$ 45	25 $\pm$ 26	52 $\pm$ 43	45 $\pm$ 44	13 $\pm$ 17
Presencia en localidades	7 $\pm$ 6	4 $\pm$ 3	6 $\pm$ 5	6 $\pm$ 6	2 $\pm$ 3
Longitud central	30,6 $\pm$ 15,2	-0,9 $\pm$ 3,9	24,6 $\pm$ 20,1	9,7 $\pm$ 7,2	-3,4 $\pm$ 2,6
Latitud central	43,5 $\pm$ 4,2	37,7 $\pm$ 2,4	37,8 $\pm$ 8,7	39,0 $\pm$ 3,1	41,0 $\pm$ 0,0
% bosque	13	0	0	0	0
% pastizal	96	100	100	100	100
% valle	96	100	100	100	0
% montaña	8	0	0	0	100
Tamaño distribución	7438 $\pm$ 3385	560 $\pm$ 236	4865 $\pm$ 4326	1369 $\pm$ 555	262 $\pm$ 6
% spp en Afrotropical	44	36	57	20	36
% spp en Paleártica	19	10	9	76	10
% spp en Oriental	16	16	14	2	16
% gen en Afrotropical	82	88	89	89	88
% gen en Paleártica	14	9	21	17	9
% gen en Oriental	44	29	34	11	29
nº Mundial de especies	2666	2200	2563	28	2200

posee un valor de  $R$  superior). La posición diferencial en este gradiente eco-geográfico de las especies de *Palaeonthophagus*, *Euonthophagus* y *Caccobius*, junto a la ubicación de los otros subgéneros de *Onthophagus* (Fig. 3) genera este patrón.

Las especies ibéricas que no pertenecen a la tribu *Onthophagini* se encuentran siempre en localidades de baja o media altitud y prefieren los biomas herbáceos. La configuración bidimensional de estas especies, cuando se analizan de forma separada, representa también la matriz de similitud original correctamente ( $stress = 0,12$ ), apareciendo cinco conjuntos de especies básicos (Fig. 4): uno formado por las dos especies de *Bubas*, otro constituido por las especies de *Copris*, uno tercero monoespecífico con *Euoniticellus pallens*, un cuarto integrado por las restantes especies de *Euoniticellus*, *Gymnopleurus* y *Sisyphus schaefferi*, y un último compuesto por las especies de *Scarabaeus*, *Onitis*, y *Cheironitis*. En este caso, las similitudes entre las especies del mismo género son claramente superiores a las similitudes generales entre las especies de distintos géneros ( $Global-R = 0,928$ ).

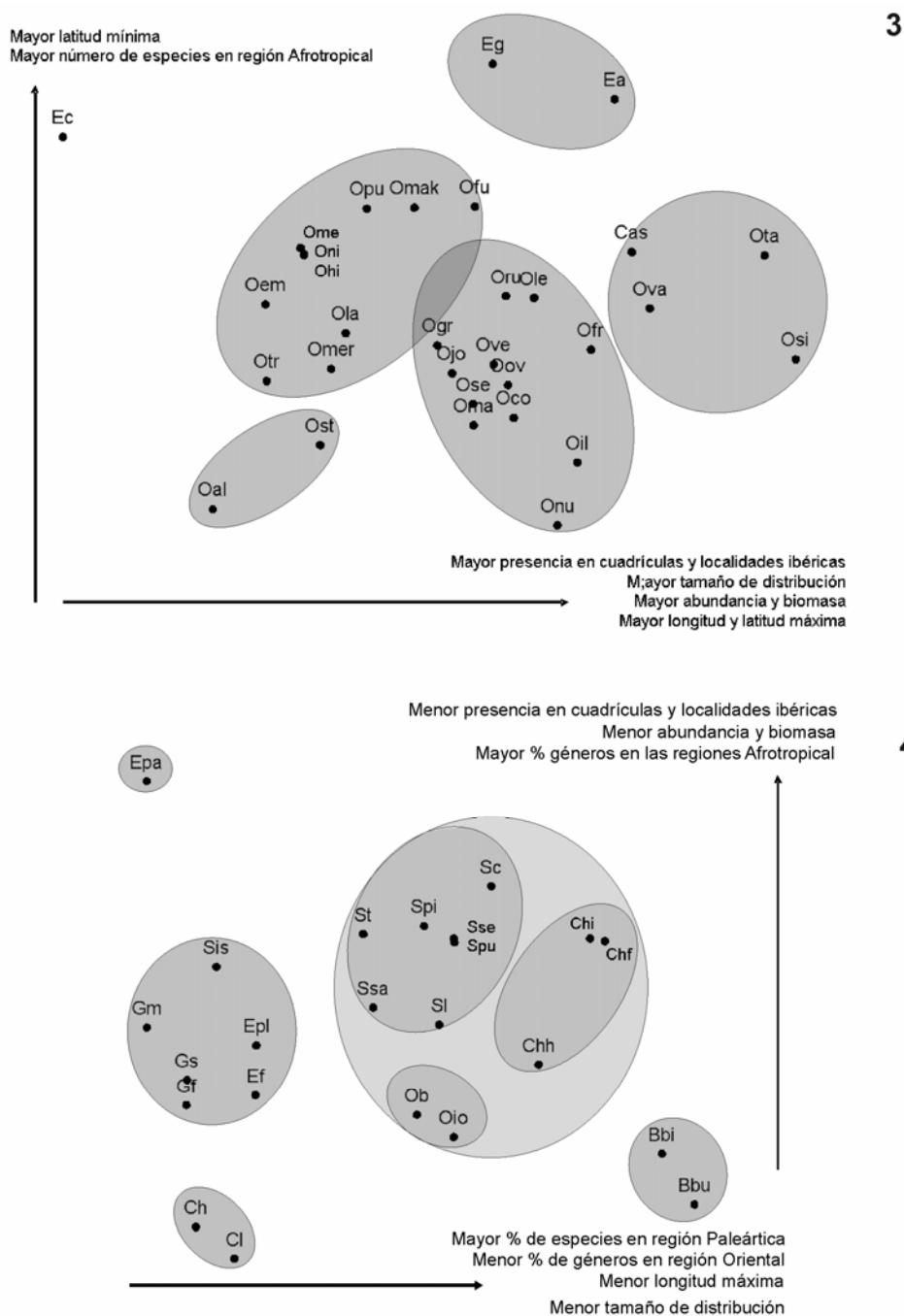
### Patrones de dispersión (Tabla III)

#### Paleo-Paleárticooriental- estepario (A)

Este patrón incluiría a aquellas especies que, procediendo ancestralmente de linajes Afrotropicales u Orientales, han tenido en la región Paleártica un centro de diversificación importante y antiguo, siendo actualmente capaces de habitar enclaves templado fríos. Pertenecen a este patrón la mayoría de las especies del subgénero *Palaeonthophagus* (grupo A<sub>1</sub>) y las dos del subgénero *Onthophagus* (grupo A<sub>2</sub>), las espe-

cies de géneros notablemente diversificados en las regiones Afrotropical y Oriental como *Copris* (grupo A<sub>3</sub>), en las regiones Afrotropical, Paleártica y Oriental como *Caccobius* (grupo A<sub>4</sub>), o en las regiones Afrotropical y Paleártica como *Euonthophagus* (grupo A<sub>5</sub>). Estos géneros pertenecen a tribus presentes en todas las regiones biogeográficas, pero cuyo centro de diversificación primario se encontraría en la región Afrotropical. También se incluirían en este patrón las especies de tribus diversificadas en la región Oriental (también presentes en las regiones Afrotropical y Paleártica; *Gymnopleurus*, grupo A<sub>6</sub>)

Dentro del grupo A<sub>1</sub> se encuentran las especies que poseen una mayor presencia y abundancia en los ensamblajes de coleópteros coprófagos ibéricos. De amplia distribución (Europeas, Eurosiberianas, Paleárticas o Euroturánicas) han sido capaces de colonizar los enclaves más septentrionales pudiendo habitar tanto en zonas de montaña como en los valles (*O. illyricus*, *O. taurus*, *O. coenobita*, *O. marginales*, *O. nuchicornis*, *O. fracticornis*, *O. similis*, *O. joannae*, *O. ovatus*, *O. ruficapillus*, *O. grossepunctatus*, *O. vacca*, *O. verticicornis* y *O. lemur*). Buena parte de estas especies pertenecen al subgénero *Palaeonthophagus* el cual es, sin duda, una de las líneas de Scarabaeinae más diversificada en todo el Paleártico y del que no se conocen representantes en otras regiones. Zunino (1979) sugiere un origen Angárico o Siberiano-Oriental para este subgénero, con un centro de dispersión secundario en el área Turánica (región Uralo-Altaica; ver Zunino, 1981). Dentro del subgénero se han distinguido dos grupos de especies: el denominado "grupo *ovatus*" (Martín-Piera & Zunino, 1983, 1985 y 1986) y el "grupo *latigena*" (Martín-



**Fig. 3.** Ordenación de las especies de *Onthophagini* según las dos primeras dimensiones de un análisis de escalamiento multidimensional realizado únicamente usando los datos de estas especies. Se incluyen los grupos mencionados en el texto, así como las principales variables correlacionadas con estas dimensiones.

**Fig. 3.** Ordination of the Iberian *Onthophagini* species according to the two first dimensions of a non-metric multidimensional scaling analysis accomplished by using only the data of these species. The groups mentioned in the text have been included as well as the main variables correlated with these dimensions.

**Fig. 4.** Ordenación de las especies del resto de especies de Scarabaeinae (no *Onthophagini*) según las dos primeras dimensiones de un análisis de escalamiento multidimensional realizado únicamente usando los datos de estas especies. Se incluyen los grupos mencionados en el texto, así como las principales variables correlacionadas con estas dimensiones.

**Fig. 4.** Ordination of the remaining Scarabaeinae species (non *Onthophagini* species) according to the two first dimensions of a non-metric multidimensional scaling analysis accomplished by using only the data of these species. The groups mentioned in the text have been included as well as the main variables correlated with these dimensions.



Piera, 1983; Martín-Piera & Zunino, 1985). Según Martín-Piera (1983 y 1984), ambos grupos se corresponderían con las primeras oleadas de *Palaeonthophagus*, estando actualmente ecológica y geográficamente relegados a causa, presumiblemente, de las posteriores invasiones de especies del subgénero. Sin embargo, los recientes datos moleculares no avalan el origen primitivo de estas líneas (Villalba *et al.*, 2002). El “grupo *ovatus*” tiene una distribución Euro-Normediterránea, mientras que el “grupo *latigena*” es Anfimediterráneo, un patrón que se repite en otros subgéneros de *Onthophagus* como *Parentius*. Las especies del “grupo *ovatus*” junto al resto de los *Palaeonthophagus* con distribuciones Euroturánicas o Eurocentroasiáticas han sido incluidas en este patrón de dispersión, mientras que las especies del “grupo *latigena*” se han incluido en el siguiente patrón (Paleo-Paleártico-Cálido).

Las dos especies ibéricas del subgénero *Onthophagus* (*O. taurus* y *O. illyricus*, grupo A<sub>2</sub>) pueden incluirse también en este patrón de dispersión a pesar de su más que probable origen Oriental. Un buen contingente de las especies de este género presentes en las regiones Australiana y Neártica pertenecerían a este subgénero (Palestrini, 1985; Zunino & Halffter, 1988), pero en todo caso se trataría de emisarios provenientes de una línea claramente extra-Paleártica. Algo similar ocurre con las dos especies del género *Copris* (grupo A<sub>3</sub>) y la única especie de *Caccobius* (grupo A<sub>4</sub>). Aunque el género *Copris* posee un gran número de especies en las regiones Afrotropical y Oriental, y el género *Caccobius* esta muy diversificado en las regiones Afrotropical y Oriental, solo tres especies del primer género y una especie del segundo, todas ampliamente distribuidas, han sido capaces de colonizar el extremo occidental de la región Paleártica.

El género *Euonthophagus* (grupo A<sub>5</sub>) engloba tanto especies Paleárticas como Afrotropicales.). Las especies Paleárticas podrían constituir una unidad monofilética (ver Zunino, 1972) actuando el centro de Asia como centro secundario de diversificación (Martín-Piera, 1983) desde el cual algunas especies habrían penetrado en occidente. En una situación similar se encontraría el género *Gymnopleurus* (grupo A<sub>6</sub>). Aunque levemente diferenciadas en los análisis anteriores (véase Figuras 1 y 2), las tres especies de rodadores de mediano tamaño del género *Gymnopleurus* (*G. flagellatus*, *G. mopsus*, *G. sturmi*) también pueden adscribirse a este patrón de dispersión debido a su amplia distribución y pertenencia a linajes mayormente diversificados en las regiones Afrotropical y Oriental.

Podría asumirse que la importancia de las especies de este patrón en los biomas mediterráneos y templados se debe a su plasticidad ecológica y su capacidad de habitar condiciones templado-frías. Efectivamente, buena parte de estas especies son frecuentes y abundantes en las comunidades coprófagas Ibéricas y poseen amplias distribuciones que podríamos denominar Paleártico-Meridionales o Mediterráneas. Además, la ausencia de endemismos ibéricos en estas líneas permite definir a estas especies

como emisarios de líneas filogenéticas con un éxito evolutivo importante en el Paleártico oriental.

#### PD Paleo-Paleártico-cálido (B)

Este patrón incluiría a aquellas especies que, aunque podrían proceder también de linajes ancestrales Afrotropicales, se han diversificado desde antiguo en la región Paleártica habitando actualmente enclaves templado-cálidos, en biomas desprovistos de cubierta forestal localizados en áreas de baja o, a lo sumo, media altitud. A este patrón pertenecerían algunas especies raras de *Palaeonthophagus* con un origen secundario pero antiguo en la región Paleártica, que habitan la mitad meridional peninsular y que poseen actualmente una distribución Ibérica o Ibero-Magrebí (*O. merdarius*, *O. triggiber* y *O. latigena*; grupo B<sub>1</sub>). También pueden incluirse en este patrón las especies de los subgéneros *Parentius* (*O. nigellus*, *O. punctatus* y *O. emarginatus*) y *Amphionthophagus* (*O. melitaeus*) que procediendo de líneas Paleárticas, habitan actualmente enclaves cálidos de la región Mediterránea (grupo B<sub>2</sub>). Ambos subgéneros podrían ser linajes de presencia antigua en el Paleártico pero con ancestros Afrotropicales (Martín-Piera, 1983 y 1986) y vías de penetración norteafricanas (Martín-Piera & Zunino, 1983).

#### Cálido-Africano Miocénico (C)

Constituido por especies del género *Onthophagus* pertenecientes a líneas con escasa representación en el Paleártico (subgéneros *Furconthophagus* y *Trichonthophagus*) pero bien diversificadas en la región Afrotropical que, generalmente, habitan áreas de escasa altitud, climas templado-cálidos y poseen distribuciones relativamente amplias (Euroturánicas como *O. furcatus* o Mediterráneas como *O. maki*). *Furconthophagus* es un subgénero Indo-Africano (Zunino, 1981), mientras que *Trichonthophagus* es un linaje de distribución Afrotropical y Oriental (Palestrini, 1985) cuyas especies ibéricas podrían ser remanente de la antigua fauna tropical del Terciario (grupo C<sub>1</sub>).

Otras especies pueden adscribirse a este patrón. Se trataría de aquellas especies que, o bien pertenecen a tribus diversificadas y distribuidas por todas regiones biogeográficas excepto la Australiana, o bien a tribus con géneros presentes en las regiones Afrotropical, Paleártica y Oriental, pero que siempre tienen en la región Afrotropical el centro de diversificación primario de la tribu y del género, aunque posean especies distribuidas por las otras regiones. Se trata de las especies de los géneros *Euoniticellus* y *Sisyphus* (grupo C<sub>2</sub>), y de aquellas de los géneros *Scarabaeus* y *Onitis* (grupo C<sub>3</sub>).

Las especies del grupo C<sub>2</sub> poseen, generalmente, grandes áreas de distribución que pueden alcanzar Europa central y Mongolia. *Sisyphus schaefferi* es la única especie Paleártica del único género de *Sisyphini* presente en esta región y, aunque no coloniza los ambientes más montañosos, puede considerarse una especie eurícora. Las tres especies de *Euoniticellus* presentes en la Península Ibérica poseen adaptaciones ambientales que, claramente, siguen un gradiente

ambiental que oscila desde la euricoría (*E. fulvus*) hasta la preferencia por medios áridos (*E. pallens*, de ahí su posición separada en la Figura 2). Aunque improbable, los ancestros de estos taxa podrían haber poseído una distribución Euroamericana (ver Noonan, 1988) ya que estos géneros poseen especies distribuidas al otro lado del Atlántico (ver Zunino, 1990; Barbero *et al.*, 1991). Sin embargo, parece mucho más probable que los ancestros de estas líneas fuesen Asiamericanos a comienzos del Terciario, antes de que se iniciara la conexión entre Asia y Europa. Las especies del grupo C<sub>3</sub> poseen distribuciones mediterráneas más o menos amplias que, en ocasiones, llegan hasta el Asia Central y el extremo occidental de la región Paleártica (casos de *S. sacer*, *S. typhon*). Las especies de estas líneas pueden considerarse emisarios de líneas filogenéticas con un éxito evolutivo importante en la región Afrotropical y que tienen en la parte meridional de la región Paleártica su límite de distribución septentrional. Aunque las especies de *Onitis* se ajusten bien a este patrón, las especies de *Scarabeus* podrían haber sido asignadas al patrón Paleopaleártico-Oriental-estepario, debido a su relativamente importante diversificación en la región Paleártica. Su posición ecogeográfica cercana al género *Onitis* (Figs 1 y 2) y la presencia de abrumadora de géneros hermanos en la región Afrotropical ha contribuido a esta asignación.

#### Arquimediterráneo (D)

Patrón compuesto por las especies del género *Bubas* (grupo D<sub>1</sub>) que, aunque pertenecen a una tribu muy diversificada en la región Afrotropical y, secundariamente, en las regiones Paleártica y Oriental, sólo esta representado por tres especies, todas ellas endémicas del Mediterráneo Occidental. Se trata de especies de gran talla, frecuentes en los biomas herbáceos de las zonas de baja y media altitud que, además, poseen una gran relevancia en la abundancia y biomasa total de las comunidades Ibéricas.

También podría incluirse en este patrón a las especies del género *Cheironitis* (grupo D<sub>2</sub>; ver Martín-Piera, 2000). Según Zunino (1985b) los *Onitini* tiene un origen Gondwánico, procediendo los géneros Paleárticos de una línea que habría alcanzado la actual región Afrotropical desde la Neotropical, para después colonizar el margen septentrional del Tethys. Desde esta ubicación, que coincidiría básicamente con el centro de Asia, se conquistaría la actual región Mediterránea (Cambefort, 1995). De este modo, las especies del género *Cheironitis* habrían penetrado en Europa desde Asia tras la conexión de estos dos continentes a finales del Eoceno (Noonan, 1988). Considerando que el clima de gran parte de Asia y Europa durante este periodo era subtropical (Zachos *et al.*, 2001), hemos de pensar que buena parte de los representantes de esta línea (y probablemente de *Bubas*) que entraron en Europa durante ese periodo han desaparecido siendo su presencia borrada por la aridificación Miocénica y las glaciaciones Pleistocénicas. Estos procesos dispersivos este-oeste pueden haber sido, en ocasiones, relativamente recientes ya que las diferencias morfológicas entre algunas especies de

*Cheironitis* pueden considerarse variaciones fenotípicas de una única especie politípica (Martín-Piera, 1987). Como la propia flora mediterránea, originada a partir de los elementos distribuidos por la franja septentrional del Tethys durante el Cretácico y el Terciario temprano (Axelrod, 1973), este género podría muy bien ser un remanente, tal vez preadaptado a la aridez, del amplio conjunto de especies que debió habitar el Terciario subtropical.

#### De Montaña Plio-Pleistocénico (E)

Constituido por dos especies (*Onthophagus stylocerus* y *O. albarracinus*) cuya distribución actual esta restringida a los macizos montañosos de la mitad septentrional peninsular, pero que pertenecen a una línea filética ampliamente diversificada en la región Paleártica (Zunino, 1981; Martín-Piera, 1983) que, muy probablemente, tuvo su origen en sus confines orientales. A este patrón pertenecerían otras muchas especies de coleópteros Ibéricos que, como en este caso, se habrían refugiado y aislado en los macizos montañosos Ibéricos tras el último periodo glacial.

En realidad, todas las especies ibéricas debieron modificar profundamente su distribución geográfica como consecuencia de las alteraciones climáticas Plio-Pleistocénicas, como el registro fósil atestigua en algunos casos (Coope, 1970, 1974 y 1979; Coope & Angus, 1975). Estas especies de *Palaeonthophagus* y algunas otras que no se encuentran actualmente en el África Paleártica, podrían haber colonizado la Península durante estos periodos, habiendo permanecido aisladas o refugiadas en zonas montañosas del centro y norte peninsular.

#### Consideraciones finales

El origen de la fauna mediterránea e ibérica es complejo y difícil de desenmarañar debido, muy probablemente, a la relativamente reciente historia de conexiones que han experimentado las masas continentales del hemisferio norte si se las compara con las del hemisferio sur (Milne, 2006). A fines del Mesozoico y comienzos del Terciario, Europa era una masa terrestre con clima tropical separada de Asia durante un gran periodo temporal, pero conectada con el este de Norte América (Noonan, 1988). En esa época, Asia y el oeste de Norte América constituían una masa continental conectada (Asiamérica). Los datos filogenéticos disponibles indican que el antiguo continente Asiamericano parece haber jugado un papel relevante como centro de diversificación primario para la fauna Euromediterránea (ver Martín-Piera & Sanmartín, 1999; Sanmartín *et al.*, 2001). Ello se debió a que, durante el Oligoceno, se produjo la conexión entre Europa y Asia y la desconexión Euroamericana y muchos grupos de organismos diversificados en Asia colonizan tanto Europa como África (Hedges, 2001; Bossuyt *et al.*, 2006). También en ese periodo, linajes africanos colonizan Europa y Asia (el caso de los propios homínidos). La colonización oriental de Europa durante este periodo coincide con un enfriamiento y aridificación del clima europeo y norteafricano, la aparición de las sabanas, estepas y pastizales (Wood-

ward *et al.*, 2004), y el inicio de la formación de los desiertos asiáticos y africanos (Cox, 2000; Hedges, 2001). Iberia, una placa esporádicamente conectada con Europa hasta entonces, se une definitivamente a este continente también durante el Oligoceno (López Martínez, 1989). A este intercambio faunístico entre África y Eurasia le siguió un proceso de diversificación durante mediados del Mioceno en Asia, proceso que en la mayoría de los casos supuso una “recolonización” posterior de África, Europa y Norte América durante mediados del Mioceno tras la colisión de Arabia y Turquía (ver Folinsbee & Brooks, 2007 y referencias allí citadas). Posteriormente, a finales del Mioceno se produce una nueva conexión de las biotas africanas y euroasiáticas, esta vez asociada a los procesos de desecación de la Cuenca Mediterránea que finalizó con la apertura completa del estrecho de Gibraltar durante el Plioceno, el nacimiento del clima Mediterráneo a finales del Plioceno principios del Pleistoceno (Suc, 1984), y la formación del actual desierto del Sahara que aísla definitivamente el Norte de África y Europa del resto del continente africano.

La monofilia de los Scarabaeinae está parcialmente confirmada (Browne & Scholtz, 1998; Smith *et al.*, 2006) y existen evidencias fósiles relativamente fiables acerca de la presencia de especies de Scarabaeinae desde finales del Jurásico comienzos del Cretácico procedentes de Asia (Krell, 2000), por lo que parece evidente que, como en otros grupos (Hallam, 1981), los Scarabaeinae podrían haber estado presentes tanto en Laurasia como en Gondwana durante el Mesozoico, aunque las evidencias filogenéticas más recientes sugieren que los taxa más primitivos habitan actualmente antiguas masas continentales de origen Gondwánico (Philips *et al.*, 2004). La fragmentación de Gondwana explica buena parte de las vicariancias entre los taxa de alto rango que actualmente habitan exclusivamente el hemisferio sur (Davis *et al.*, 2002). Sin embargo, los taxa que habitan el hemisferio norte se caracterizan por su mayor amplitud de distribución y su presencia en África, una posible indicación de que estas líneas han sufrido procesos de vicariancia relativamente más tardías y, tal vez, dispersiones más recientes debido a la propia historia de las relaciones de las masas continentales septentrionales (Milne, 2006). La preferencia de las tribus Gondwánicas por los biomas forestales y las heces de pequeño tamaño (Davis & Scholtz, 2001), junto a la gran cantidad de especies pertenecientes a taxa Neárticos que muestran preferencia por los biomas herbáceos y los grandes excrementos, podría indicar que la diversificación de buena parte de las líneas que actualmente habitan el hemisferio septentrional estaría ligada al surgimiento de este tipo de paisaje durante el Oligoceno, así como a la radiación y expansión de los grandes herbívoros (Davis & Scholtz, 2001; Davis *et al.*, 2002).

La Península Ibérica, como parte importante de la Zona de Transición Euromediterránea, alberga muy probablemente representantes de líneas filéticas que han ido yuxtaponiéndose conforme discurrían los

eventos geológicos y ambientales anteriormente reseñados. Esta yuxtaposición puede observarse actualmente a lo largo de diferentes gradientes ambientales (Lobo, 2000; Lobo & Halffter, 2000) que demuestran la segregación macroclimática de los taxones de alto rango según su origen más probable y sus requerimientos. Los diferentes procesos de intercambio faunístico durante el Terciario debieron influir profundamente en la actual fauna de Scarabaeinae ibérica, de modo que buena parte de los taxa pertenecientes al patrón Paleo-Paleártico-oriental-estepario y Cálido-Africano Miocénico podrían ser producto de sucesivas oleadas de colonización asiáticas o africanas ocurridas durante este periodo (principalmente durante el Mioceno en el segundo caso). Los patrones Paleo-Paleártico-cálido y, sobre todo, el Arquimediterráneo podrían muy bien ser la consecuencia de colonizaciones más antiguas, pero también los remanentes de líneas ancestrales típicamente europeas (caso de *Bubas*). Algunos estudios han puesto de relieve que el occidente Mediterráneo (y por tanto la Península Ibérica) albergaría linajes antiguos y endémicos de la actual fauna Mediterránea (Oosterbroeck & Arntzen, 1992; Palmer & Cambefort, 1997). Sin embargo, el papel como “área basal” de Iberia es contestado por otros análisis (de Jong, 1998; Martín-Piera & Sanmartín, 1999).

En este trabajo se asume que los episodios pasados de especiación, extinción y dispersión dejan huella en la distribución actual (ver Ricklefs, 2004) y que la información sobre la distribución actual de las especies, la de los taxones de alto rango a los que pertenecen y las actuales tasas de diversificación diferencial de estos taxones de alto rango entre las distintas regiones biogeográficas, pueden permitir elaborar hipótesis históricas verificables. Superando la fase narrativa, recientemente (Goldberg *et al.*, 2005) se ha elaborado un modelo que conecta los patrones que pueden detectarse en la actualidad (tamaño de distribución, diversificación y edad de los taxones) con los procesos de históricos de especiación, extinción y dispersión (cambios en la distribución como respuesta a modificaciones climáticas; Roy *et al.*, 2001; Wiens & Donoghue, 2004). Goldberg y colaboradores muestran que en aquellas regiones en las que la diversidad existente es consecuencia, mayoritariamente, de la existencia de altas tasas de especiación (*regiones fuente*), poseer una mayor diversificación no tiene por qué estar asociado con tener mayores tasas de endemismo pero que, sin embargo, es más probable encontrar en ellas taxones derivados. Por el contrario, en las “*regiones destino*” abundarían los taxa de edad intermedia, sin ser necesario esperar bajas tasas de endemismo y/o diversificación. Nuevas hipótesis filogenéticas y un examen de la antigüedad de los taxa que habitan actualmente cada una en cada una de las regiones biogeográficas podrán mejorar, en un futuro, nuestro conocimiento sobre los procesos que han conformado la actual fauna Ibérica y Mediterránea.

## Bibliografía

- Ackerly, D. D. 2004. Adaptation, niche conservatism, and convergence: comparative studies of leaf evolution in the California chaparral. *The American Naturalist*, 163: 654-671.
- Alcaraz, C., A. Vila-Gispert. & E. García-Berthou. 2005. Profiling invasive fish species: the importance of phylogeny and human use. *Diversity and Distributions*, 11: 289-298.
- Axelrod, D. I. 1973. History of the mediterranean ecosystems in California, En: di Castri F., Money H. A. (Eds.), *Mediterranean Type Ecosystems, Origin and Structure*, Springer-Verlag, Berlin, pp. 225-277.
- Baraud, J. 1985. *Coléoptères Scarabaeoidea. Faune du Nord de l'Afrique, du Maroc au Sinaï*. Lechevalier. Paris. 651 pp.
- Baraud, J. 1992. *Coléoptères Scarabaeoidea d'Europe*. Faune de France, vol. 78. Fédération Française des Sociétés de Sciences Naturelles. Lyon. 856 pp.
- Barbero, E., C. Palestini & M. Zunino. 1991. Filogenesi, biogeografia e sistematica generica dei Sisyphini (Coleoptera: Scarabaeidae). *Atti XVI. Congr. Naz. Ital. Entomol.*, Bari - Martina Franca 23- 28. IX. 1991: 837-844.
- Beerling, D. J. & F. I. Woodward. 1996. Palaeo-ecophysiological perspectives on plant responses to global change. *Trends in Ecology and Evolution*, 11: 20-23.
- Bossuyt, F., R. M. Brown, D. H. Hillis, D. C. Cannatella & M. C. Milinkovitch. 2006. Phylogeny and biogeography of a cosmopolitan frog radiation: Late Cretaceous diversification resulted in continent-scale endemism in the family Ranidae. *Systematic Biology*, 55: 579-594.
- Browne, D. J. & C. H. Scholtz. 1998. Evolution of the scarab hindwing articulation and wing base: A contribution toward the phylogeny of the Scarabaeidae (Scarabaeoidea: Coleoptera). *Systematic Entomology*, 23: 307-326.
- Cambefort, Y. 1991. Biogeography y evolution, En: I. Hanski & Y. Cambefort (Eds.), *Dung Beetle Ecology*, Princeton University Press, New Jersey, 1991, pp. 51-67.
- Cambefort, Y. 1995. Deux nouvelles espèces du genre *Neonitis* Péringuey, 1901, et note sur la phylogénie et la biogéographie des Onitini (Coleoptera, Scarabaeidae). *Revue française d'Entomologie*, 17: 41-48.
- Caterino, M. S., S. Cho & F. A. H. Sperling. 2000. The current state of insect molecular systematics: A thriving toser of babel. *Annual Review of Entomology*, 45: 1-54
- Cavender-Bares, J. & A. Wilczek. 2003. Integrating micro- and macroevolutionary processes in community ecology. *Ecology*, 84: 592-597.
- Cavender-Bares, J., D. D. Ackerly, D. A. Baum & F. A. Bazzaz. 2004. Phylogenetic overdispersion in Floridian oak communities. *The American Naturalist*, 163: 823-843.
- Clarke, K. R. & R. M. Warwick. 2001. *Change in Marine Communities: An Approach to Statistical Analysis and Interpretation*. 2ª edición, PRIMER-E, Plymouth, United Kingdom, 172 pp.
- Clarke, K. R., P. J. Somerfield & M. G. Chapman. 2006. On resemblance measures for ecological studies, including taxonomic dissimilarities and a zero-adjusted Bray-Curtis coefficient for denuded assemblages. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 330: 55-80.
- Coope, G. R. 1970. Interpretations of Quaternary insect fossils. *Annual Review of Entomology*, 15: 97-120.
- Coope, G. R. 1974. Interglacial coleopteran from Bbbitshole, Ipswich, Suffolk. *Journal of the Geological Society*, 130: 333-340.
- Coope, G. R. 1979. Late Cenozoic fossil Coleoptera: Evolution, biogeography and ecology. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 10: 247-267.
- Coope, G. R. & R. B. Angus. 1975. An ecological study of a temperate interlude in the middle of last glaciation based on fossil Coleoptera from Islewort, Middlesex. *Journal of Animal Ecology*, 44: 365-392.
- Cox, C. B. 2000. Plate tectonics, seaways and climate in the historical biogeography of mammals. *Memorias del Instituto Oswaldo Cruz*, 95: 509-516.
- Croizat, L. 1962. *Space, Time, Form: The Biological Synthesis*, Caracas.
- Darlington, P. J., Jr. 1957. *Zoogeography. The geographical distribution of animals*. Wiley, New York, New York, USA.
- Davis, A. L. V. & C. H. Scholtz. 2001. Historical versus ecological factors influencing global patterns of scarabaeine. Dung beetle diversity. *Diversity & Distributions*, 7: 161-174.
- Davis, A. L. V., C. H. Scholtz & T. K. Philips. 2002. Historical biogeography of scarabaeine dung beetles. *Journal of Biogeography*, 29: 1217-1256.
- De Jong, H. 1998. In search of historical biogeographic patterns in the western Mediterranean terrestrial fauna. *Biological Journal of Linnean Society*, 65: 99164.
- Diniz-Filho, J. A. F. & L. M. Bini. 2007. Macroecology, global change and the shadow of forgotten ancestors. *Global Ecology and Biogeography* (en prensa).
- Elias, S. A. 1994. *Quaternary Insects and their Environments*. Smithsonian Institution Press, Washington.
- Faith, D. P., P. R. Minchin & L. Belbin. 1987. Compositional dissimilarity as a robust measure of ecological distance. *Vegetatio*, 69: 57-68.
- Farrell, B., C. Mitter & D. J. Futuyma. 1992. Diversification at the insect-plant interface. *BioScience*, 42: 34-42.
- Farrell, B. & C. Mitter. 1994. Adaptive radiation in insects and plants: time and opportunity. *American Zoology*, 34: 57-69.



- Folinsbee, K. E. & D. R. Brooks. 2007. Miocene hominoid biogeography: pulses of dispersal and differentiation. *Journal of Biogeography*, 34: 383-397.
- Freestone, A. L. & B. D. Inouye. 2006. Dispersal limitation and environmental heterogeneity shape scale-dependent diversity patterns in plant communities. *Ecology*, 87: 2415-2432.
- Graham, R. W. 1986. Response of mammalian communities to environmental changes during the late Quaternary. En: *Community Ecology*, Diamond, J. D. & T. J. Case (Eds.), Harper and Row, New York, pp. 300-313.
- Graham, R. W. & E. C. Grim. 1990. Effects of global climate change on the patterns of terrestrial biological communities. *Trends in Ecology and Evolution*, 5: 289-292.
- Halffter, G. 1962. Explicación preliminar de la distribución geográfica de los Scarabaeidae mexicanos. *Acta Zoológica Mexicana*, 5: 1-17.
- Halffter, G. 1964. La Entomofauna Americana: Ideas acerca de su origen y distribución. *Folia Entomológica Mexicana*, 6: 1-108.
- Halffter, G. 1965. Algunas ideas acerca de la Zoogeografía de América. *Revista de la Sociedad Mexicana de Historia Natural*, 26: 1-16.
- Halffter, G. 1974. Eléments anciens de l'entomofaune Neotropical: ses implications biogéographiques. *Quaestiones Entomologicae*, 13: 231-253.
- Halffter, G. 1976. Distribución de los insectos en la Zona de Transición Mexicana: Relaciones con la entomofauna de Norteamérica. *Folia Entomológica Mexicana*, 35: 1-64.
- Halffter, G. 1978. Un nuevo patrón de dispersión en la Zona de Transición Mexicana: El mesoamericano de montaña. *Folia Entomológica Mexicana*, 39-40: 219-222.
- Halffter, G. 1987. Biogeography of the montane entomofauna of Mexico and Central America. *Annual Review of Entomology*, 32: 95-114.
- Halffter, G. 1991. Historical and ecological factors determining the geographical distribution of beetles (Coleoptera: Scarabaeidae: Scarabaeinae). *Folia Entomológica Mexicana*, 82: 195-238.
- Halffter, G. 2003. Biogeografía de la entomofauna de montaña de México y América Central. En: J. J. Morrone & J. Llorente Bousquets (Eds.), *Una Perspectiva Latinoamericana de la Biogeografía*, Las Prensas de Ciencias, Facultad de Ciencias, UNAM, México, D.F., pp. 87-97.
- Hallam, A. 1981. Biogeographic relations between the northern and southern continents during the Mesozoic and Cenozoic. *Geologische Rundschau*, 70: 583
- Hanski, I. & Y. Cambefort. 1991. *Dung Beetle Ecology*. Princeton University Press. Princeton, New Jersey. 481 pp.
- Hawkins, B.A., J. A. Felizola Diniz-Filho, C. A. Jaramillo & S. A. Soeller. 2006. Post-Eocene climate change and the latitudinal diversity gradient of New World birds. *Journal of Biogeography*, 33: 770-780.
- Hedges, S. B. 2001. Afrotheria: Plate tectonics meets genomics. *Proceedings of the National Academy of Sciences USA*, 98:1-2.
- Helmus M. R., K. Savage, M. W. Diebel, J. T. Maxted & A. R. Ives. 2007. Separating the determinants of phylogenetic community structure. *Ecology Letters*, 10: 917-925.
- Hengeveld, R. 1997. Impact of Biogeography on a population-biological paradigm shift. *Journal of Biogeography*, 24: 541-547.
- Hennig, W. 1950. *Grundzüge einer Theorie der phylogenetischen Systematik*. Deutscher Zentralverlag, Berlin.
- Huntley, B. & H. J. B. Birks. 1993. *An atlas of past and present pollen maps for Europe: 0-13,000 years ago*. Cambridge University Press, Cambridge.
- Huntley, B., P. M. Berry, W. Cramer & A. P. McDonald. 1995. Modelling present and potential future ranges of some European higher plants using climate response surfaces. *Journal of Biogeography*, 22: 967-1001.
- Kjer, K. M., F. L. Carle, J. Litman & J. Ware. 2006. A molecular phylogeny of Hexapoda. *Arthropod Systematics & Phylogeny*, 64: 35-44.
- Krell, F. T. 2000. The fossil record of Mesozoic and Tertiary Scarabaeoidea (Coleoptera: Polyphaga). *Invertebrate Taxonomy*, 14: 871-905.
- Labandeira, C. C. & G. J. Eble. en prensa. "The fossil record of insect diversity and disparity, En: J. Anderson, F. Thackeray, B. Van Wyk & M. De Wit, *Gondwana Alive: Biodiversity and the Evolving Biosphere*, Johannesburg: Witwatersrand University Press (accesible en <http://www.santafe.edu/research/publications/workingpapers/00-08-044.pdf>)
- Latham, R. E. & R. E. Ricklefs. 1993. Global patterns of tree species richness in moist forests: energy-diversity theory does not account for variation in species richness. *Oikos*, 67: 325-333.
- Legendre, P. & L. Legendre. 1998. *Numerical Ecology*, 2nd edn. Elsevier, Amsterdam.
- Löbl, I. & A. Smetana. 2006. *Catalogue of Palaearctic Coleoptera*, Vol. 3: Scarabaeoidea, Scirtoidea, Dascilloidea, Buprestoidea, Byrrhoidea. Appollo Books, Stenstrup, Denmark. 690 pp.
- Lobo, J. M. 1993. Estimation of dung beetle biomass (Coleoptera, Scarabaeoidea). *European Journal of Entomology*, 90: 235-238.
- Lobo, J. M. 1999. Individualismo y adaptación espacial: un nuevo enfoque para explicar la distribución geográfica de las especies. *Boletín de la Sociedad de Entomología Aragonesa*, 26: 561-572.
- Lobo, J. M. 2000. Species diversity and composition of dung beetle (Coleoptera: Scarabaeoidea) assemblages in North America. *The Canadian Entomologist*, 132: 307-321.
- Lobo, J. M. & A. L. V. Davis. 1999. An intercontinental comparison of dung beetle diversity between two mediterranean-climatic regions: local versus regional and historical influences. *Diversity and Distributions*, 5: 91-103.

- Lobo, J. M. & G. Halffter. 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. & F. Martín-Piera. 1999. Between-group differences in the Iberian dung beetle species-area relationship (Coleoptera, Scarabaeidae). *Acta Oecologica*, 20: 587-597.
- Lobo, J.M. & F. Martín-Piera. 2002. Searching for a predictive model for Iberian dung beetle species richness (Col., Scarabaeinae) using spatial and environmental variables. *Conservation Biology*, 16: 158-173.
- López Martínez, M. 1989. Tendencias en Paleobiogeografía. El futuro de la biogeografía del pasado, En: Aguirre, E. (Ed.), *Paleontología, Nuevas Tendencias*. C.S.I.C., Madrid. pp. 271-296
- Lumaret, J.P. & A.A. Kirk. 1987. Ecology of dung beetles in the French Mediterranean region (Coleoptera, Scarabaeidae). *Acta Zoologica Mexicana (N.S.)*, 24: 1-60.
- Lumaret, J. P. & J. M. Lobo. 1996. Geographic distribution of endemic dung beetles (Coleoptera, Scarabaeoidea) in the Western Palaearctic region. *Biodiversity Letters*, 3: 192-199.
- Martínez-Meyer, E., A. T. Peterson & W. W. Hargrove. 2004. Ecological niches as stable distributional constraints on mammal species, with implications for Pleistocene extinctions and climate change projections for biodiversity. *Global Ecology and Biogeography*, 13: 305-314.
- Martín-Piera, F. 1983. Composición sistemática y Origen Biogeográfico de la fauna Ibérica de Onthophagini (Coleoptera, Scarabaeoidea). *Bolletino del Museo Regionale di Scienze Naturali di Torino*, 1: 165-200.
- Martín-Piera, F. 1984. Los Onthophagini ibero-baleares (Col., Scarabaeoidea); II Corología y Autoecología. *Eos*, 60: 101-173.
- Martín-Piera, F. 1986. The palearctic species of the subgenus *Parentius* Zunino, 1979, (Coleoptera, Scarabaeoidea, Onthophagini). *Bolletino del Museo Regionale di Scienze Naturali di Torino*, 4: 77-122.
- Martín-Piera, F. 1987. Review of the genus *Chironitis* Lansberge, 1875, I: Taxonomy, Phylogeny and Zoogeography of the palearctic species. *Ent. Arb. Mus. Frey*, 35/36: 203-245.
- Martín-Piera, F. 2000. Familia Scarabaeidae, En: M.A. Ramos *et al.* (Eds.), *Coleoptera, Scarabaeoidea*, Fauna Ibérica, vol. 14. Museo Nacional de Ciencias Naturales. CSIC. Madrid.
- Martín-Piera, F. & L. Boto. 1999. A reappraisal of the "*fracticornis-opacicollis*" taxonomic complex of the genus *Onthophagus* using allozymes (Coleoptera, Scarabaeoidea). *Journal of the Zoological Systematics and Evolutionary Research*, 37: 75-84.
- Martín-Piera, F. & I. Sanmartín. 1999. Biogeografía de áreas y biogeografía de artrópodos holárticos y mediterráneos. *Boletín de la Sociedad de Entomología Aragonesa*, 26: 535-560.
- Martín-Piera, F. & M. Zunino. 1983. *Amphionthophagus*, nuovo sottogenere di *Onthophagus* Latr. *Bolletino Museo Regionale di Scienze Naturali Torino*, 1:59-76.
- Martín-Piera, F. & M. Zunino. 1985. Taxonomie et biogéographie des *Onthophagus* du "groupe de l'*O. ovatus*". I. *Nouvelle Revue d'Entomologie (N.S.)*, 2: 241-250.
- Martín-Piera, F. & M. Zunino. 1986. Analisi sistematica, filogenetica e biogeografica di un gruppo di specie del sottogenere *Palaeonthophagus* Zunino, 1979: il gruppo *ovatus*. *Bolletino Museo Regionale di Scienze Naturali Torino*, 4: 413-467.
- Mayr, E. 1982. *The Growth of Biological Thought: Diversity, Evolution, and Inheritance*. Belknap Press, Cambridge, Massachusetts, U.S.A
- Milne, R. I. 2006. Northern hemisphere plant disjunctions: A window on Tertiary land bridges and climate change? *Annals of Botany*, 98: 465-472.
- Morrone, J. J. & J. V. Crisci. 1995. Historical biogeography: Introduction to methods. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 26: 373-401.
- Nei, M. 2007. The new mutation theory of phenotypic evolution. *Proceedings of the National Academy of Sciences USA*, 104: 12235-12242.
- Noonan, G. R. 1988. Faunal relationships between eastern North America and Europe as shown by insects. *Memoirs of the Entomological Society of Canada*, 144: 39-53.
- Oosterbroeck, P. & J. W. Arntzen. 1992. Area-Cladograms of circummediterranean taxa in relation to Mediterranean paleogeography. *Journal of Biogeography*, 19: 3-20
- Palestrini, C. 1981. *Onthophagus fracticornis* (Preyssler) e *O. similis* (Scriba): status tassonomico e considerazioni zoogeografiche. *Bolletino del Museo Regionale di Scienze Naturali di Torino*, 2: 13-24.
- Palestrini, C. 1985. Note sistematiche e zoogeografiche su un sottogenere indoafricano di *Onthophagus* (Coleoptera, Scarabaeoidea, Onthophagini). *Bolletino del Museo Regionale di Scienze Naturali di Torino*, 3: 29-52.
- Palmer, M. & Y. Cambefort. 1997. Aptérisme et diversité dans le genre *Thorectes* Mulsant, 1842 (Coleoptera: Geotrupidae): Une étude phylogénétique et biogéographique des espèces méditerranéennes. *Annales de la Société entomologique de France (N.S.)*, 33: 318.
- Peterson, A. T., J. Soberon. & V. Sánchez-Cordero. 1999. Conservatism of ecological niches in evolutionary time. *Science*, 285: 1265-1267.
- Philips, T. K., E. Pretorius & C. H. Scholtz. 2004. A phylogenetic analysis of dung beetles (Scarabaeinae: Scarabaeidae): unrolling and evolutionary history. *Invertebrate Systematics*, 18: 53-88.
- Rahola Fabra, P. 1985. Diferenciación entre *Onthophagus similis* Scriba y *Onthophagus opacicollis* Reitter (Col., Scarabaeidae). *Graellsia*, 41: 31-42.

- Reich, P. B., I. J. Wright, J. Cavender-Bares, J. M. Craine, J. Oleksyn, M. Westoby & M. B. Walters. 2003. The evolution of plant functional variation: traits, spectra, and strategies. *International Journal of Plant Sciences*, 164: 143-164.
- Reig, O. A. 1962. Las integraciones cenogenéticas en el desarrollo de la fauna de vertebrados tetrápodos de América del Sur. *Ameghiniana*, 2: 131-140.
- Ricklefs, R. E. & S. S. Renner. 1994. Species richness within families of flowering plants. *Evolution*, 48: 1619-1636.
- Ricklefs, R.E. 2004. A comprehensive framework for global patterns in biodiversity. *Ecology Letters*, 7: 1-15.
- Ricklefs, R.E. 2006. Evolutionary diversification and the origin of the diversity-environment relationship. *Ecology*, 87: 3-13.
- Ringuelet, R. A. 1957. Biogeografía de los arácnidos argentinos del orden Opiliones. *Contribuciones Científicas de la Facultad de Ciencias Exactas y Naturales, serie Zoología*, 1: 1-33.
- Roy, K., D. J. Jablonski & J. W. Valentine. 2001. Climate change, species range limits and body size in marine bivalves. *Ecology Letters*, 4: 366-370.
- Sanmartín, I., H. Enghoff & F. Ronquist. 2001. Patterns of animal dispersal, vicariance and diversification in the Holarctic. *Biological Journal of the Linnean Society*, 73: 345-390.
- Schoolmeesters, P. 2005. World Scarabaeidae database. En: F. A. Bisby, M. A. Ruggiero, Y. R. Roskov, M. Cachuela-Palacio, S. W. Kimani, P. M. Kirk, A. Soulier-Perkins, J. van Hertum (Eds.), *Species 2000 & ITIS Catalogue of Life: 2006 Annual Checklist, CD-Rom*, Species 2000: Reading, United Kingdom.
- Schwarzbach, A. E. & R. E. Ricklefs. 2000. Systematic affinities of Rhizophoraceae and Anisophyllaceae, and intergeneric relationships with the Rhizophoraceae, based on chloroplast DNA, nuclear ribosomal DNA, and morphology. *American Journal of Botany*, 87: 547-564.
- Smith, A. B. T., D. C. Hawks & J. M. Heraty. 2006. An overview of the classification and evolution of the major scarab beetle clades (Coleoptera: Scarabaeoidea) based on preliminary molecular analysis. *Coleopterists Society Monographs*, 5: 35-46.
- Suc, J. P. 1984. Origin and Evolution of the Mediterranean vegetation and climate in Europe. *Nature*, 307: 429-432.
- Sukachev, V. N. 1958. On the principles of genetic classification in biocenology. *Ecology*, 39: 364-367.
- Svenning, J. C & F. Skov. 2007. Could the tree diversity pattern in Europe be generated by post-glacial dispersal limitation? *Ecology Letters*, 10: 453-460.
- Terborgh, J. 1973. On the notion of favorableness in plant ecology. *The American Naturalist*, 107: 481-501.
- Tofts, R. & J. Silvertown. 2000. A phylogenetic approach to community assembly from a local species pool. *Proceedings of the Royal Society Biological Sciences Series B*, 267: 363-369.
- Valentine, J. W. & D. Jablonski. 1993. Fossil communities: Compositional variation at many time scales. En: R.E. Ricklefs, D. Sshluter (Eds.), *Species Diversity in Ecological Communities*, University of Chicago Press, Chicago. pp. 341-349.
- Villalba, S., J. M. Lobo, F. Martin-Piera & R. Zardoya. 2002. Phylogenetic relationships of Iberian dung beetles (Coleoptera: Scarabaeinae): Insights on the evolution of nesting behaviour. *Journal of Molecular Evolution*, 55: 116-126.
- Webb, C. 2000. Exploring the phylogenetic structure of ecological communities: an example for rain forest trees. *The American Naturalist*, 156: 145-155.
- Webb, C.O., D. D. Ackerly, M. A. Mcpeek & M. J. Donoghue. 2002. Phylogenies and community ecology. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 33: 475-505.
- Webb, T. 1981. The past 11,000 years of vegetational change in eastern north America. *BioScience*, 31: 501-506.
- Webb, T., P.J. Bartlein, S. P. Harrison & K. H. Anderson. 1993. Vegetation, lake levels, and climate in eastern North America for the past 18,000 years, in Global Climates since the Last Glacial Maximum. En: Wright, H. E. et al. (Eds.), *Vegetation, lake levels, and climate in Eastern North America for the past 18,000 Years*, University of Minnesota Press, Minneapolis, pp. 415-467.
- Whiting, M. F. 2002. Phylogeny of the holo-metabolous insect orders: Molecular evidence. *Zoological Scripta*, 31: 3-15.
- Wiens, J. J. & M. J. Donoghue. 2004. Historical biogeography, ecology and species richness. *Trends in Ecology and Evolution*, 19: 639-644.
- Wiens, J. J. & C. Graham 2005. Niche conservatism: Integrating evolution, ecology, and conservation biology. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 36: 519-539.
- Wiens, J. J. 2004. Speciation and ecology revisited: phylogenetic niche conservatism and the origin of species. *Evolution*, 58: 193-197.
- Williams, C. B. 1964. *Patterns in the Balance of Nature*. Academic Press, London and New York. 324 pp.
- Woodward, F. I., M. R. Lomas & C. K. Kelly. 2004. Global climate and the distribution of plant biomes. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London, Series B, Biological Sciences*, 359: 465-476.
- Zunino, M. 1972. Revisione delle specie paleartiche del sottogenere *Euonthophagus* Balth. *Bolletino del Museo Regionale di Scienze Naturali di Torino*, 1: 1-28.
- Zunino, M. 1979. Gruppi artificiali e gruppi naturali negli *Onthophagus*. *Bollettino del Museo di Zoologia dell'Università di Torino*, 1: 1-18.

- Zunino, M. 1981. Insects of Saudi Arabia. Coleoptera, Fam. Scarabaeidae, Tribus Onthophagini. *Fauna of Saudi Arabia, Basel*, 3: 408-416.
- Zunino, M. 1985b. Gli Scarabaeoidea coprofagi dell'area euromediterranea: relazioni filetiche e biogeografiche. *Atti XIV Congr. Naz. Ital. Ent.* Palermo. 321-325.
- Zunino, M. 1985b. Las relaciones taxonómicas de los *Phanaeina* y sus implicaciones biogeográficas. *Folia Entomológica Mexicana*, 64: 101-115.
- Zunino, M. 1990. Antillean Scarabaeidae: some problems of phylogenetic and geographic affinities. *Atti Convegno Lincei*, 85 (Biogeographical Aspects of Insularity): 715-727.
- Zunino, M. & G. Halffter 1988. Analisis taxonómico, ecológico y biogeográfico de un grupo americano de *Onthophagus*. *Monografie Museo Regionale di Scienze Naturali di Torino*, IX: 1-212.
- Zunino, M. & A. Zullini. 2003. *Biogeografía. La dimensión espacial de la evolución*. Fondo de Cultura Económica, México.
- Zachos, J., M. Pagani, L. Sloan, E. Thomas & K. Billups. 2001. Trends, rhythms, and aberrations in global climate 65 Ma to present. *Science*, 292: 686-693.