

CAPÍTULO 14:

**Elementos ecológicos e históricos como determinantes de la diversidad de especies en comunidades**

**Claudia E. Moreno**

Centro de Investigaciones Biológicas,  
Universidad Autónoma del Estado de Hidalgo,  
Apartado Postal 69 plaza Juárez,  
42001 Pachuca, Hidalgo, México  
cmoreno@uaeh.edu.mx

**José R. Verdú**

Centro Iberoamericano de la Biodiversidad,  
Universidad de Alicante,  
San Vicente del Raspeig s/n,  
03080 Alicante, España.  
jr.verdu@ua.es

**& Héctor T. Arita**

Instituto de Ecología, A.C.  
Universidad Nacional Autónoma de México,  
Apartado Postal 70-275,  
CP 04510 México, D.F., México.  
arita@ecologia.unam.mx

**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.B.N. 978-84-935872-1-5  
30 Noviembre 2007  
pp: 179-192.

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

**ELEMENTOS ECOLÓGICOS E HISTÓRICOS  
COMO DETERMINANTES DE LA DIVERSIDAD  
DE ESPECIES EN COMUNIDADES\***

**Claudia E. Moreno, José R. Verdú  
& Héctor T. Arita**

\* Ensayo dedicado a Gonzalo Halffter en su 75 cumpleaños

*"Ecologists do not easily accept the language of biogeographers, nor are biogeographers familiar with the contributions and methods of ecologists. Knowing that I am stepping onto difficult territory, I will try to act as an ecotone animal, moving between two worlds..."*  
Gonzalo Halffter, 1991.

**Resumen:** En este trabajo presentamos una serie de reflexiones relacionadas con el estudio de la diversidad biológica en el nivel de organización de las comunidades, partiendo de que el estudio de la biodiversidad necesita de una visión integradora de conceptos y técnicas aportados por distintas disciplinas. Revisamos varios términos afines al concepto de "comunidad" –tales como gremio, taxón, biota, ensamblaje, taxocenosis y ensamble–, con el fin de aclarar su uso en este nivel de organización. Examinamos los mecanismos y procesos de índole histórica y ecológica que influyen en la biodiversidad a distintos niveles de las escalas de espacio y tiempo. En el nivel local los procesos que determinan en mayor medida la diversidad de especies en las comunidades, son de índole ecológica, como la selección del hábitat y las interacciones interespecíficas (competencia y depredación). Por otro lado, en el nivel regional la biodiversidad está determinada por eventos históricos únicos y por procesos de tipo evolutivo y biogeográfico, tales como el intercambio de biotas, la especiación, la extinción regional. A la luz de esta revisión, presentamos un análisis para detectar la existencia de una relación entre la diversidad de linajes y el papel funcional de los ensambles de escarabajos coprófagos, utilizando medidas de diferenciación taxonómica. En dicho análisis comparamos la respuesta de los escarabajos de la provincia de Alicante, en el sur de la Península Ibérica, y de la Barranca de Metztlán, en el centro de México, para evaluar la influencia de los elementos históricos y ecológicos en la estructura de los ensambles. Para las dos regiones es claro que una reducción en la diversidad funcional de los escarabajos está ligada a una reducción en la diferenciación taxonómica promedio de los ensambles locales, independientemente de la riqueza de especies en dichos ensambles. Finalmente, reconocemos algunos temas específicos que vinculan los términos y conceptos revisados en este trabajo tomando en cuenta los requerimientos de información importantes en biología de la conservación, dando un especial énfasis en el estudio de la relación entre biodiversidad y funcionamiento de los ecosistemas (BD-EF).

**Palabras clave:** ecología, biogeografía, comunidad, interacciones, Scarabaeoidea, Aphodiidae, Geotrupidae, Scarabaeidae, Península Ibérica, Alicante, México, Metztlán.

**Ecological and historical elements as drivers of species diversity in communities.**

**Abstract:** In this essay we discuss some ideas related to the study of biological diversity at the organizational level of communities, assuming that for appraise biodiversity we need an integrative approach than joins concepts and techniques from different disciplines. We review some terms related to the concept of "community" –such as guild, taxon, biota, assemblage, taxocenosis and ensemble–, in order to clarify their use at this level of organization.

We examine the historical and ecological mechanisms and processes that affect biodiversity at different spatial and temporal scales. At the local level, ecological processes such as habitat selection and interspecific interactions (competence and predation) are the main drivers of species diversity. Conversely, at a regional level unique historical processes, of evolutionary and biogeographic nature, are the main factors influencing species diversity, such as biotic interchange, speciation and regional extinctions. Following this revision, we analyze the existence of a relationship between the diversity of lineages and the functional role

of dung beetle ensembles, using taxonomic distinctness measures. For this analysis we compare the response of dung beetles from the Alicante Province, southern Spain, and from the Barranca de Metztlán, in central Mexico, to assess the influence of historical and ecological elements on the structure of ensembles. For both regions it is clear that a reduction of dung beetle functional diversity is related to a reduction of the mean taxonomic distinctness of their local ensembles, independently of species richness. Finally, we recognize some specific issues that link the terms and concepts reviewed here to the main needs of information in biological conservation, giving a special emphasis on the study of the relationship between biodiversity and ecosystem functioning (BD-EF).

**Key words:** ecology, biogeography, community, interactions, Scarabaeoidea, Aphodiidae, Geotrupidae, Scarabaeidae, Iberian peninsula, Alicante, Mexico, Metztlán.

### Eléments écologiques et historiques comme facteurs déterminant la diversité d'espèces au sein des communautés.

**Résumé:** Dans ce travail nous présentons quelques réflexions relatives à l'étude de la diversité biologique au niveau de l'organisation des communautés, sur la base de l'idée que l'étude de la biodiversité doit s'appuyer sur une vision qui intègre concepts et techniques empruntés de disciplines différentes. Nous révisons les affinités de quelques termes relatifs au concept de « communauté », tels que guildes, taxon, biota, assemblage, taxocénose, ensemble, dans le but d'éclaircir leur usage dans le contexte de ce niveau d'organisation. Nous examinons les mécanismes et les processus de type historique et écologique qui agissent sur la biodiversité à de différents niveaux des échelles de l'espace et du temps. Au niveau local les processus qui jouent le rôle le plus important dans la formation de la diversité spécifique, sont de nature écologique, tels que la sélection d'habitat et les interactions interspécifiques (compétition et prédation). Par contre, au niveau régional la biodiversité est déterminée par d'événements historiques uniques y de processus de type évolutif et biogéographique, comme l'échange d'éléments entre biotas, la spéciation, l'extinction régionale. En nous appuyant sur cette révision, notre analyse se propose de montrer qu'il existe une relation entre la diversité des lignées et le rôle fonctionnel des ensembles de scarabéidés coprophages, en utilisant de mesures de différenciation taxonomique. Dans cette analyse, nous comparons de la richesse des scarabéidés de la province d'Alicante, dans le Sud de la Péninsule Ibérique, et celle de la Barranca de Metztlán, dans le Mexique central, pour évaluer l'influence des facteurs historiques et écologiques sur la structure des ensembles. Pour les deux régions, il est clair que la réduction de la diversité fonctionnelle des scarabéidés se doit à une réduction de la diversité taxonomique moyenne des ensembles locaux, indépendamment de la richesse spécifique des ensembles eux-mêmes. Finalement, nous indiquons quelques thèmes spécifiques qui délimitent les termes et les concepts révisés au cours de cet essai, en considérant les exigences d'information, qui sont importantes au sein de la biologie de la conservation, en soulignant spécialement l'étude des rapports entre la biodiversité et le fonctionnement des écosystèmes (BD-EF).

**Mots clé:** Ecologie. Biogéographie. Communauté. Interactions. Scarabaeoidea. Aphodiidae, Geotrupidae, Scarabaeidae. Péninsule Ibérique, Alicante. Mexique, Metztlán.

## Introducción

El estudio moderno de la biodiversidad tiene una visión integradora de conceptos y técnicas aportados por distintas disciplinas, antes irreconciliables, que aportan elementos complementarios para entender el mundo orgánico, tanto en su estructura como en su función, en sus patrones y sus procesos. Se trata de reconocer un binomio que Margalef (1997) identificó formado por un patrimonio histórico (biodiversidad en sentido sistemático, evolutivo y biogeográfico), y los procesos funcionales que constituyen la diversidad biológica en sentido ecológico. Bajo una metáfora literaria Margalef trasladó el sentido recto de estos conceptos a un sentido figurado donde el patrimonio histórico equivale a un diccionario, el "diccionario de la vida", mientras que los procesos ecológicos toman el papel de las voces que se conjugan con tal diccionario en "lenguajes", cuyas variantes son experimentos de evolución que a su vez van enriqueciendo la biodiversidad misma.

Sin embargo, aún bajo este panorama integrador resulta demasiado sencillo perderse entre la atracción hacia métodos accesibles y llamativos, y la presión por dar respuestas oportunas a problemas concretos de conservación. La biodiversidad es uno de los temas cruciales de la biología de la conservación, y por tanto su acelerado desarrollo reciente no se debe tanto al interés intrínseco que los científicos han reconocido en una propiedad por definición compleja, sino al interés impuesto por la crisis ambiental de las últimas décadas del siglo XX. La respuesta de la comunidad

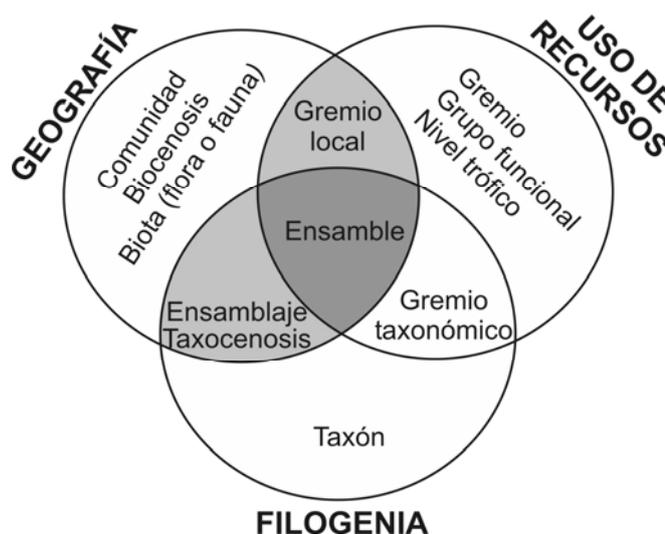
científica a esta apremiante problemática ha sido y debe ser prioritaria (Srivastava, 2002).

Partiendo de que aún en la premura debe mantenerse claridad, en este ensayo presentamos una serie de ideas en torno a la diversidad de especies en las comunidades ecológicas. El objetivo es dilucidar una serie de conceptos relacionados con el término "comunidad", revisando los elementos históricos y ecológicos que influyen en su diversidad a distintos niveles de las escalas de espacio y tiempo. A la luz de esta revisión, analizaremos la influencia de los elementos históricos y ecológicos en la estructura de los ensambles de escarabajos coprófagos de la provincia de Alicante, en el sur de la Península Ibérica, y de la Barranca de Metztlán, en el centro de México. Finalmente, presentamos una serie de ideas relacionadas con biología de la conservación. Cabe aclarar que en este trabajo usamos el término "diversidad" para referirnos al número de especies o riqueza específica de una comunidad, sin hacer una diferencia semántica entre diversidad y riqueza, *i.e.* no incluimos conceptualmente en el término diversidad a los patrones de estructura de la comunidad dados por la importancia relativa de cada especie (Rosenzweig, 1995).

### La diversidad de especies: un enfoque en el nivel de comunidades

El concepto de biodiversidad que más ha calado en el ámbito socio-político hasta ser ya de dominio público

**Fig. 1.** Modelo en el que se asignan distintos términos relacionados con el nivel de organización de las comunidades ecológicas, de acuerdo a su limitación por tres ejes: la filogenia, el uso de recursos y la taxonomía. Modificado de Fauth *et al.* (1994).



es el que reúne tres niveles de organización biológica: la variabilidad de genes, especies y ecosistemas (Solbrig, 1991; UNEP, 1992; Heywood, 1995; Harper & Hawksworth, 1995; di Castri & Younès, 1996). Al referirnos a la diversidad de especies estamos acotándonos a una propiedad del nivel de organización de las comunidades. Un nivel de organización es el rango jerárquico de las entidades que caracterizan a los sistemas biológicos. En ecología, los niveles de organización van desde los individuos y las poblaciones hasta las comunidades y los ecosistemas (Begon *et al.*, 2006). Por tanto, la diversidad de especies es una propiedad emergente de las comunidades, entendidas de manera general como conjuntos de especies.

Las propiedades y los procesos relacionados con cada uno de los niveles de organización biológica pueden, a su vez, estudiarse a distintos niveles de las escalas de espacio y de tiempo. La escala será entonces la dimensión a la que se observa cierto nivel de organización ecológica, sus entidades, sus características y los procesos que la rigen. La diversidad de especies tiene distintos patrones y está influida por distintos procesos según el nivel de la escala espacio-temporal desde el cual se enfoque.

Una de las tareas básicas de las ciencias consiste en proporcionar definiciones precisas. Con las definiciones se evitan las confusiones, pues se sabe de qué se está hablando. Sin embargo, en las ciencias naturales hay definiciones que rehúyen el consenso, entre las cuales está la definición del concepto de "comunidad". El origen de la discrepancia está enraizado en dos visiones que marcan los extremos del concepto de comunidad: el determinismo de Clements (1916) y el individualismo de Gleason (1926). En su monografía sobre la sucesión de las plantas, Clements considera a las comunidades ecológicas como "superorganismos cuyas especies están estrechamente vinculadas en la actualidad y a lo largo de su historia evolutiva". A través de un prisma muy distinto Gleason observó que "las especies conviven como resultado de sus requerimientos y tolerancias, acoplándose entre sí y adaptándose al hábitat".

La falta de claridad en el concepto de comunidad es aún más notoria en castellano. Por lo tanto, revisaremos las relaciones entre términos cuyas definiciones están ligadas con conjuntos de especies, es decir, con el nivel de organización de las comunidades. Tomamos como punto de partida la propuesta de Fauth *et al.* (1996) sobre los conceptos de comunidad, taxón, gremio, ensamblaje y ensamble, definidos a partir de la forma en que los investigadores delimitan el grupo de organismos que estudian. Esta propuesta considera tres ejes básicos: la geografía, la filogenia o el uso de los recursos (fig. 1).

El eje "geografía" se refiere a la coexistencia de las especies en un mismo espacio o lugar, sin que se especifique la amplitud de este espacio. Por tanto, bajo este eje se define el concepto de **comunidad** como un conjunto de especies que coexisten en un mismo lugar, y puede estudiarse desde el nivel local hasta un nivel regional o incluso global. En el nivel local se utiliza también el término **biocenosis** para describir un conjunto de especies que coexisten en un mismo sitio, al cual bajo este enfoque se le llama biotopo. A una escala espacial más amplia, propia de los estudios de sistemática y biogeografía, se aplica el término **biota** al conjunto de especies que se encuentran en una región (o más acotado aún como **flora** o **fauna**). Cuando a una biota se le relaciona con el ambiente regional, incluyendo sus elementos abióticos, entonces se pasa al siguiente nivel de organización (ecosistemas) y se utiliza el término **bioma** para describirlo (*e.g.* la tundra, los bosques tropicales).

El eje "filogenia" agrupa a las especies con base en sus relaciones de ancestro-descendencia. Siguiendo este eje, el término **taxón** se refiere a una agrupación de especies o unidades taxonómicas de una clasificación biológica. Este término tiene sentido bajo el nivel de organización de comunidades sólo por el hecho de tratarse de un conjunto de especies, pero es muy limitado por no considerar la coexistencia de dichas especies. Por tanto, en el estudio de las comunidades adquiere mucho mayor peso la intersección de los ejes de la geografía y la filogenia, donde se define el **en-**

**samblaje**, **taxocenosis** o **taxoceno** (*sensu* Hutchinson, 1978) como una agrupación de especies filogenéticamente relacionadas que coexisten en un sitio.

Por otra parte, el eje “uso de recursos” limita a los conjuntos de especies desde un punto de vista funcional en el sistema ecológico. Bajo esta premisa se define un **gremio** (Root, 1967) o **grupo funcional** como la agrupación de especies que para adquirir la energía necesaria explotan recursos similares, de manera similar. La definición del gremio suele ser independiente de la posición taxonómica o relaciones filogenéticas de sus miembros, pero sí suele utilizarse de manera acotada a un sitio o región. Cuando el recurso es el alimento, el conjunto de especies que adquieren energía de forma similar para su metabolismo se llama **nivel trófico** (*e.g.* productores primarios, herbívoros, descomponedores) y constituye un eslabón en el flujo de energía o materia de una cadena trófica.

Finalmente, en la intersección de los tres ejes quedaría ubicado el término **ensamble**, definido como el conjunto de especies del mismo grupo taxonómico que coexisten en un sitio y utilizan un mismo recurso ecológico. Siguiendo esta aproximación, podemos ubicar los estudios en el nivel de comunidades con escarabajos coprófagos bajo esta categoría de “ensambles” puesto que suelen estar definidos tanto por filogenia (individuos del Orden Coleoptera, superfamilia Scarabaeoidea), uso de recursos (se alimentan del excremento de mamíferos herbívoros y nidifican en él) y geografía (se definen las localidades o regiones específicas de estudio).

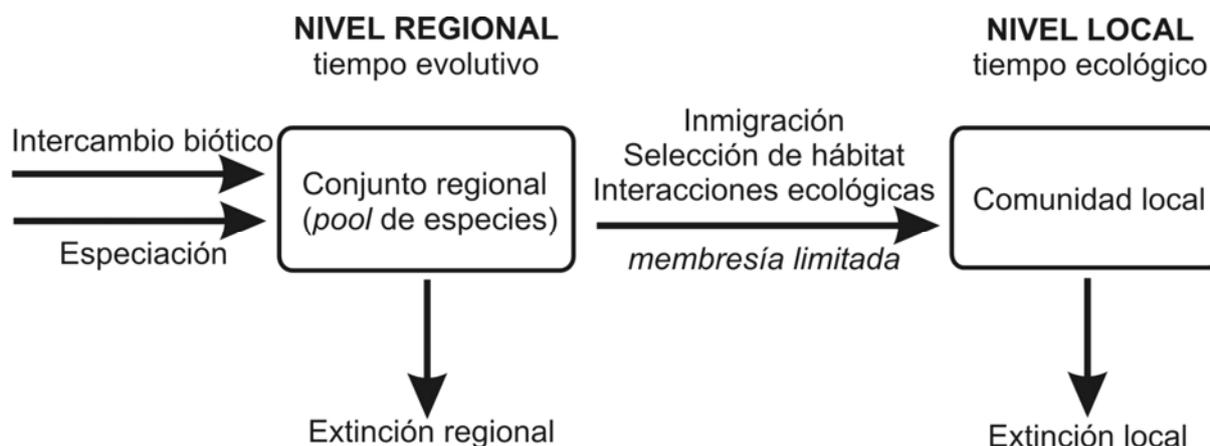
Es importante resaltar que para mayor precisión en las definiciones de estos conjuntos de especies, el esquema debería quedar incluido completamente en un eje temporal, dado que el tiempo es uno de los factores que delimitan las comunidades, acotando la coexistencia real de las especies. También conviene tener presente que la coexistencia de las especies en una agrupación (su **membresía** a un conjunto determinado) no implica que tales especies en realidad se relacionen entre sí. Es decir, aún cuando se definan claramente conjuntos de especies a través de los tres ejes mencionados (geografía, filogenia, uso de recursos) y en un mismo tiempo, su coexistencia no es garantía de la ocurrencia de interacciones que efectivamente afecten la abundancia o incluso determinen la presencia de otras especies. Sin embargo, si tales interacciones se detectan, es posible también definir una comunidad ecológica como una **asociación** de poblaciones relacionadas por sus interacciones (Ricklefs & Miller, 2000).

Todos estos términos, con sus diferencias semánticas, están por definición ligados al nivel de organización de las comunidades y en este nivel surgen propiedades intrínsecas, que no emergen en niveles inferiores de la organización jerárquica (como individuos o poblaciones). Entre tales propiedades emergentes de las comunidades está la riqueza o diversidad de especies, que está influida a su vez por distintos procesos según el nivel de la escala espacio-temporal desde el cual se enfoque.

## El estudio de la biodiversidad y las escalas espacio-temporales

La diversidad de especies en las comunidades ecológicas durante mucho tiempo se estudió únicamente en un ámbito local, dentro de un mismo tipo de ecosistema (Wiens, 1989). Desde la década de 1950 se postulaba que las comunidades ecológicas están influenciadas por las interacciones interespecíficas, particularmente la competencia y la depredación. Esta tendencia en ecología se originó con Hutchinson y más tarde se estableció con MacArthur y sus colaboradores (ver Arita & Rodríguez, 2001), y está ampliamente revisada en los trabajos de Cody & Diamond (1975), Emlen (1977) y Roughgarden (1989), quienes resaltan la baja resolución espacial y temporal de los trabajos en ecología de comunidades. En contraparte, a escala espacial más amplia han surgido propuestas importantes para estudiar a las comunidades ecológicas, como la de Robert MacArthur quien en su libro *Ecología Geográfica* (MacArthur, 1972) introdujo el estudio de los patrones de distribución de las especies en las regiones geográficas. También corresponde a esta visión amplia la propuesta de Gonzalo Halffter de estudiar biogeografía de comunidades más allá del ámbito descriptivo, particularizando esta perspectiva con las comunidades de escarabajos copro-necrófagos (Halffter, 1991). Más formalmente James Brown propuso la Macroecología como un enfoque para estudiar la repartición del alimento y el espacio entre las especies a grandes escalas espaciales (Brown & Maurer, 1989; Brown, 1995). Uno de los pilares para el desarrollo de la macroecología ha sido el uso de los modelos nulos, introducidos por Simberloff (Gotelli & Graves, 1996; Arita & Rodríguez, 2001), que se utilizan como modelos de comparación para poner a prueba estadísticamente los patrones que observamos en la naturaleza, tales como los patrones de co-ocurrencia de las especies en comunidades (Gotelli & Graves, 1996). Recientemente se han propuesto modelos neutrales con carácter predictivo, para probar por ejemplo si las comunidades que observamos realmente surgieron a través de procesos estocásticos (Hubbell, 2001; Bell, 2001; Gotelli & McGill, 2006). En general, algunas revisiones sobre la aproximación a la diversidad de especies desde una perspectiva regional son la de Ricklefs (1987), la tercera y cuarta parte del libro de Ricklefs & Schluter (1993), el libro de Rosenzweig (1995) y de manera sintética el trabajo de Arita & Rodríguez (2001).

Actualmente, la investigación dirigida a deslindar las causas actuales y remotas que determinan la diversidad de especies se hace desde distintos niveles de la escala espacio-temporal, incluyendo no sólo los procesos ecológicos sino también la influencia de los procesos históricos (Endler, 1982; Ricklefs, 1987; Brooks & McLennan, 1991; Halffter, 1991; Cornell & Lawton, 1992; Ricklefs & Schluter, 1993; Arita, 1997; Caley & Schluter, 1997; Lobo, 1997; Srivastava, 1999; Martín-Piera & Sanmartín, 1999; Lawton, 1999; Gaston, 2000; Whittaker *et al.*, 2001; Gering & Crist, 2002; Arita & Rodríguez, 2002; Ricklefs, 2004; Wiens & Donoghue, 2004). Por ejemplo, Wiens &



**Fig. 2.** Procesos que intervienen con mayor intensidad en la diversidad de especies en distintos niveles de la escala espacio-temporal. Modificado de Ricklefs & Schluter (1993).

Donoghue (2004) incorporan aspectos ecológicos y de biogeografía histórica en una aproximación integral para explicar el gradiente latitudinal de la riqueza de especies a través del conservadurismo de nicho y el tiempo hasta la especiación.

Generalmente se reconocen dos niveles que representan extremos en la escala espacio-temporal: el nivel regional y el nivel local (fig. 2), entre los cuales por supuesto hay categorías intermedias (e.g. nivel de mesoescala *sensu* Ricklefs & Schluter, 1993). La resolución y la extensión de cada nivel dependen del grupo biológico y de su historia natural, pero podemos decir que en un nivel regional los conjuntos de especies están determinados por procesos que ocurren a un nivel de “tiempo evolutivo” y en espacios biogeográficos. Las unidades de observación temporales suelen ser desde décadas hasta cientos y millones de años, mientras que las unidades espaciales suelen tener una extensión de cientos de kilómetros cuadrados. Por otro lado, en un nivel local la comunidad se rige principalmente por procesos que ocurren en corto tiempo y en un espacio restringido. Las unidades de observación suelen ser horas, días o años, mientras que en la escala espacial pueden ser desde metros cuadrados, hectáreas o kilómetros cuadrados.

### Procesos ecológicos

En el nivel local los procesos ecológicos que determinan en mayor medida la diversidad de especies en las comunidades son la selección del hábitat y las interacciones ecológicas (competencia y depredación), además de procesos de extinción local debidos a eventos estocásticos (Ricklefs & Schluter, 1993, fig. 2). La presencia e intensidad de estos procesos da lugar a distintos tipos de comunidades. En un extremo están conjuntos aleatorios en los que pueden coexistir todas o casi todas las especies que integran el conjunto regional (siguiendo el modelo individualista). En estos conjuntos aleatorios prácticamente no hay un proceso de selección del hábitat, ya sea porque el hábitat es homogéneo en toda la región, o porque las

especies no muestran preferencias por condiciones particulares de los parámetros ambientales. En este tipo de comunidades tampoco hay interacciones ecológicas fuertes que limiten la coexistencia de las especies en el nivel local. Este escenario podría observarse en algunas comunidades de escarabeidos coprófagos del norte de la región Paleártica, las cuales al estar formadas principalmente por especies de endocópridos (*Aphodius*) y unos pocos paracópridos (*Geotrupes*), no presentan interacciones interespecíficas relevantes y además viven en medios muy homogéneos espacialmente (Hanski, 1991).

En el extremo opuesto se encuentran comunidades que se estructuran bajo un modelo de **membresía limitada** (Elton, 1933), en las que sí se observa saturación en el número de especies que las integran. En dichas comunidades estructuradas, sólo coexiste una fracción de todas las especies del conjunto regional que potencialmente pueden estar presentes. Este patrón de membresía limitada implica que existen mecanismos que determinan cuáles de las especies presentes en una región (el conjunto o *pool* regional) forman parte de un conjunto local (comunidad ecológica). El mecanismo que filtra las especies es la selección del hábitat, y sobre las especies filtradas intervienen mecanismos de exclusión debido las interacciones ecológicas (principalmente competencia) que reducen el número de especies capaces de coexistir localmente.

El principio de **exclusión competitiva** establece que dos especies que compiten en un ambiente estable son capaces de coexistir debido a la diferenciación de sus nichos (Begon *et al.*, 2006). El concepto de **nicho** es de gran importancia en ecología, y se ha enfocado desde dos perspectivas distintas. La primera, desarrollada por Grinnell (1917) y Hutchinson (1959), se centra en los requerimientos de los individuos o las especies para su sobrevivencia en un ambiente determinado, reconociendo al nicho como una propiedad del ambiente y no de sus ocupantes. Hutchinson distinguió el nicho fundamental que describe las potencialidades amplias de una especie, y el nicho realizado

que describe un espectro más limitado de condiciones y recursos que permiten a la especie sobrevivir, aún con la presencia de competidores y depredadores. Según el principio de exclusión competitiva, si no hay una diferenciación en nichos de dos especies competidoras, entonces una de las especies eliminará o excluirá a la otra. Esta exclusión ocurre cuando el nicho realizado del competidor superior se sobrepone completamente en el espacio del nicho fundamental del competidor inferior. El nicho fundamental es todo el conjunto de condiciones y recursos que permiten a una especie mantener una población viable, y en ausencia de competidores, la especie ocupará este nicho fundamental. En presencia de competidores, sin embargo, la especie puede restringirse a un nicho realizado cuya naturaleza exacta está determinada por las especies presentes. Por tanto, los mecanismos de exclusión competitiva dan lugar a nichos diferenciados entre las especies coexistentes (Begon *et al.*, 2006).

La segunda perspectiva sobre el concepto de nicho, desarrollada por Elton (1933) y MacArthur & Levins (1967), se centra en el papel funcional de las especies o el impacto de las especies en su ambiente, por lo que reconoce al nicho como una propiedad de las especies: “el nicho de un organismo es su modo de vida, en el sentido en que hablaríamos de los trabajos o las profesiones en una comunidad humana” (Elton, 1933). Chase & Leibold (2003) complementan las perspectivas anteriores al definir al nicho como “las condiciones ambientales que le permiten a una especie satisfacer sus mínimos requerimientos a fin de que la tasa de crecimiento de una población local sea igual o mayor que su tasa de mortalidad, además del conjunto de impactos *per capita* de la especie sobre esas condiciones ambientales”. Las diferencias entre los nichos de las especies (en sus requerimientos, sus impactos o ambas) son importantes determinando los resultados en las interacciones de las especies, lo que debería ser revelado en sus distribuciones y/o abundancias, así como en la biodiversidad y sus funciones ecológicas en los ecosistemas (Chase & Leibold, 2003).

Entre las especies de escarabajos coprófagos es clara una diferenciación de nichos, principalmente en las dimensiones de espacio, tiempo y alimento (Halfpeter & Edmonds 1982, Halfpeter, 1991). En relación al espacio, una forma de dividir el nicho entre las especies es a través de la remoción horizontal o vertical del alimento, desde su sitio original hacia un sitio protegido (Halfpeter, 1991). La remoción vertical consiste en introducir una porción del alimento en una galería subterránea excavada previamente bajo la fuente de excremento. La remoción horizontal requiere que el escarabajo forme una bola de alimento y la ruede a cierta distancia de la fuente de alimento para posteriormente enterrarla (Halfpeter, 1991). Esta divergencia de comportamientos entre especies excavadoras y rodadoras probablemente surgió de una fuerte ventaja selectiva para reducir la competencia por la fuente de alimento, y como una extensión a este comportamiento de remoción se desarrolló posteriormente el comportamiento nidificante (Halfpeter & Edmonds,

1982). Asimismo, a esta misma escala existe una delimitación fundada en las características ecofisiológicas de las especies, especialmente en lo que May (1985) definió como nicho térmico y que en el caso de algunas comunidades de escarabeidos podemos observar claramente una segregación de nicho según sus particularidades fisiológicas desde el punto de vista de los distintos patrones de termorregulación de las especies (Verdú *et al.*, 2007).

### Procesos históricos

En el nivel regional la biodiversidad está determinada por eventos históricos únicos y por procesos de tipo evolutivo y biogeográfico, tales como el intercambio de biotas, la especiación, la extinción regional o global (Ricklefs & Schluter, 1993, fig. 2). Así, los patrones de coexistencia de las especies en las comunidades son producto de distintos mecanismos históricos. Primero, dos o más especies pueden coexistir actualmente porque al menos una de ellas se originó en otro sitio y posteriormente colonizó el área que actualmente ocupa. Así, la coexistencia actual se debe a la colonización. Segundo, dos o más especies pueden coexistir en la actualidad porque sus ancestros coexistían en el pasado, por tanto, las relaciones biogeográficas contemporáneas son un componente ancestral persistente de la estructura biótica en la cual residen las especies (Brooks & McLennan, 1991). En este caso, la coexistencia actual se debe a la descendencia, porque cada especie ha heredado su asociación con otras especies, y pueden compartir un mismo nicho sin tener necesariamente afinidad desde el punto de vista filogenético. En general, las comunidades contienen tanto elementos vicariantes como elementos dispersionistas que determinan la manera en la cual se ha generado el área de las especies. Más aún, es posible solucionar algunas contradicciones entre hipótesis de dispersión e hipótesis de vicarianza, por ejemplo mediante el planteamiento de un modelo de vicarianza que no implique necesariamente una relación estable entre áreas geográfica y áreas de distribución de las especies (Zunino & Zullini, 2003). Esto lo podemos observar en algunos grupos de especies de escarabajos coprófagos como es el caso del género *Jekelius* en la Península Ibérica (Lobo *et al.*, 2006).

Para los escarabeidos se han propuesto distintos procesos históricos relacionados con la biodiversidad regional. Por ejemplo, el origen de las especies que coexisten en zonas montañosas se ha relacionado con dos procesos dispersionistas: la colonización horizontal por elementos que se originaron de linajes propios de latitudes mayores; y la colonización vertical por linajes de la misma latitud pero originales de menores altitudes (Lobo & Halfpeter, 2000). El proceso de colonización horizontal ha sido detectado en las montañas de la Zona de Transición Mexicana, donde los ensamblajes de alta montaña están dominados por especies Paleo-Americanas y Neárticas que pertenecen a géneros que diversificaron en la región Holártica, mientras que los ensamblajes de las zonas bajas están dominados por elementos Neotropicales (Halfpeter, 1976; Halfpeter *et al.*, 1995; Lobo & Halfpeter, 2000). En esta zona la

orientación de las montañas facilita la llegada de elementos de latitud norte (Halffter, 1987; Lobo & Halffter, 2000). Sin embargo, en el norte de Los Andes no se ha detectado la influencia de un proceso de colonización horizontal, probablemente como resultado del aislamiento y origen reciente de estas montañas, en comparación con cadenas montañosas de otras latitudes (Escobar *et al.*, 2006).

### Elementos ecológicos e históricos en los ensamblajes de escarabajos coprófagos de dos regiones

A continuación exploramos una relación entre la diversidad taxonómica (como un reflejo de la historia evolutiva) y la diversidad funcional (reflejo de los procesos ecológicos) de los ensamblajes de escarabajos coprófagos (Coleoptera: Scarabaeoidea). Comparamos la respuesta de conjuntos de especies de dos regiones biogeográficas distintas, con historias independientes, pero que coinciden en sus condiciones ambientales de calidez y aridez. En ambas regiones se presentan altas temperaturas y escasas precipitaciones que dan lugar a climas semiáridos, en los cuales se desarrolla una vegetación principalmente de matorrales.

La primera región es la provincia de Alicante, España, al sur de la Península Ibérica. Es una región caracterizada por una gran variabilidad topográfica pues incluye tanto comarcas montañosas al norte como comarcas llanas al sur, y marcadas diferencias entre las zonas de interior y las litorales. El 37% del área de la provincia se ubica a una altitud menor a 200 m, el 40% tiene altitudes que van de 200 a 600 m, y el 23% restante se ubica a más de 600 m s.n.m., hasta un máximo de 1558 m. en la Sierra de Aitana. En general, en la región predomina un clima típico mediterráneo. En la zona costera la temperatura media anual va de 17 a 19°, mientras que en las serranías y altos llanos interiores la media va de 14 a 16°. La precipitación varía de igual manera con la altitud y la distancia a la costa, desde 900 mm de precipitación anual en zonas altas hasta menos de 300 mm al año en zonas costeras. En esta región el 58% de las especies de escarabajos coprófagos son endémicas de la Cuenca Mediterránea, y el 12% son especies endémicas de la Península Ibérica (Verdú, 1998). Es de destacarse que gran parte de las especies presentan algún tipo de adaptación a la explotación de los excrementos de conejo europeo (*Oryctolagus cuniculus*) por tratarse de un mamífero cuyo centro de dispersión se localiza en la Península Ibérica (Verdú & Galante, 2004).

La segunda región es la Barranca de Metztlán, ubicada en el estado de Hidalgo, México, en la intersección de tres provincias biogeográficas: el Eje Volcánico Transmexicano, la Sierra Madre Oriental y el Altiplano Mexicano, de las cuales las dos primeras pertenecen a la región Neotropical y la última a la región Neártica (Morrone, 2001). Por lo tanto, la barranca se caracteriza por una extrema variabilidad ambiental y una alta diversidad de flora y fauna. El clima es seco semicálido con lluvias en verano (García, 1973). La temperatura promedio anual oscila entre

los 18 y los 22 °C, y la precipitación total anual es menor de 600 mm (CONANP, 2003). En esta región los datos de escarabeidos proceden de localidades con matorral submontano y matorral crassicaule con distinto grado de perturbación (Moreno *et al.*, 2007). En términos biogeográficos, el ensamble de escarabajos coprófagos de la Barranca de Metztlán tienen elementos Neotropicales pero también una fuerte afinidad con las faunas del Altiplano Central Mexicano y de la región Neártica en general.

Con los datos de composición de especies de ambas regiones seguimos una aproximación basada en las relaciones entre los taxones que forman parte de una comunidad. Utilizamos la clasificación taxonómica asumiendo que la taxonomía refleja el grado de parentesco entre las distintas especies. Para ambas regiones utilizamos cuatro niveles jerárquicos (familia, subfamilia, género y especie) para clasificar las especies de la superfamilia Scarabaeoidea. Además, cada especie fue identificada como perteneciente a uno de los tres grupos funcionales descritos para los escarabeidos de acuerdo con la ubicación del sitio de nidificación con respecto a la fuente de alimento: paracópridos, endocópridos o telecópridos (Borne-missza, 1976; Halffter & Edmonds, 1982). Las especies paracópridas construyen sus nidos debajo de la fuente de alimento, manteniendo comunicación con el excremento a través de un sistema de galerías subterráneas. Las especies endocópridas anidan dentro de la misma fuente de alimento, o en una cavidad justo debajo de la masa de excremento y en contacto con él. Finalmente, las especies telecópridas construyen sus nidos a cierta distancia de la fuente de alimentación por lo que requieren transportar el alimento sobre el suelo, para lo cual forman una bola con un fragmento del excremento y la hacen rodar empujándola. En todos los casos, el anidamiento de los escarabeidos involucra la acumulación de una cantidad de alimento suficiente para asegurar el desarrollo de los estadios inmaduros, en un lugar que funciona como sitio para la oviposición y el desarrollo posembriionario, y, en algunos casos, también como sitio de residencia para los adultos (Halffter & Edmonds, 1982).

Para cada uno de los tres grupos funcionales de cada región, medimos la diversidad taxonómica asumiendo que la comunidad más diversa será aquella que tenga mayores distancias evolutivas entre sus especies, *i.e.* mayores ramificaciones en los niveles taxonómicos superiores. Para ello, calculamos como medida de diversidad la diferenciación taxonómica promedio ( $\Delta+$ ):

$$\Delta+ = \left[ \sum \sum_{i < j} \omega_{ij} \right] / [S(S-1)/2]$$

donde  $S$  es la riqueza de especies y  $\omega$  es la distancia taxonómica que une a las especies en la clasificación jerárquica de la comunidad (Clarke & Warwick, 1998, 2001; Warwick & Clarke, 1995, 1998). Las distancias entre las especies son los niveles que hay que subir en la jerarquía taxonómica para conectar dos especies, y la sumatoria es desde uno hasta el total de especies.

Además, calculamos también la variación de la diferenciación taxonómica ( $\Lambda^+$ ), que mide la estructura taxonómica como la equitatividad en la distribución de los taxones a través de la clasificación jerárquica (Clarke & Warwick, 2001):

$$\Lambda^+ = \frac{\sum \sum_{i \neq j} (\omega_{ij} - \bar{\omega})^2}{S(S-1)/2}$$

Tanto la medida de diferenciación taxonómica promedio como la medida de variación taxonómica son independientes del esfuerzo de muestreo y de la riqueza de especies de cada sitio (Clarke & Warwick, 1998). Además, ambas medidas son independientes entre sí (Clarke & Warwick, 2001), por lo que reflejan distintos aspectos de la estructura de un árbol de clasificación, y en conjunto encapsulan una visión más completa de las relaciones entre especies dentro de una jerarquía taxonómica.

Los valores de diferenciación taxonómica promedio y variación taxonómica de cada grupo funcional de escarabeidos fueron comparados con los valores esperados de un modelo nulo. Dicho modelo fue construido para probar si los valores reales de cada grupo funcional con  $m$  especies son estadísticamente diferentes de la diferenciación y la variación taxonómica que se obtendría de grupos de  $m$  especies obtenidas al azar a partir del cada conjunto regional de especies (Clarke & Warwick, 1998). La hipótesis nula asume que si cada grupo funcional estuviera integrado por especies seleccionadas aleatoriamente del conjunto regional (*pool* de especies), entonces su valor de diversidad taxonómica debe estar incluido dentro de los intervalos de confianza (95%) de la media teórica. Dado que los valores de la media esperada se mantienen constantes mientras la varianza disminuye al aumentar el número de especies ( $m$ ), los intervalos de confianza toman la forma de un embudo (Clarke & Warwick, 1998). Los valores reales de diversidad taxonómica de cada grupo funcional determinan su posición relativa en dicho embudo y con él es posible calcular la probabilidad con la cual tales valores se ubican por arriba o por debajo del valor esperado para un grupo con el mismo número de especies. Las medidas de diversidad taxonómica y los modelos nulos fueron calculados con el programa PRIMER ver. 5.2.8 (Clarke & Gorley, 2001).

En el nivel regional en la provincia de Alicante se distribuyen 50 especies de escarabajos coprófagos (Verdú, 1998; Tabla I), y en el nivel puntual la riqueza específica de distintas localidades varía 3 a 17 especies de escarabeidos. De las 50 especies, 23 son escarabajos paracópidos, 23 son endocópidos y 4 son telefágicos. Para la Barranca de Metztitlán el conjunto regional está formado por 20 especies de escarabajos coprófagos (Moreno *et al.*, 2007), y puntualmente la riqueza varía de 4 a 14 especies. De este conjunto regional 11 son especies de escarabajos paracópidos, seis son endocópidos y tres son telefágicos (Tabla I).

Tanto para los escarabajos coprófagos de Alicante (Fig. 3a) como para los de Metztitlán (Fig. 3b),

nuestros resultados muestran que el subconjunto de especies paracópidas tiene mayor diferenciación taxonómica promedio ( $\Lambda^+$ ) que las especies endocópidas. Esto significa que dentro del mismo árbol de clasificación taxonómica de una región, la distancia que separa a dos especies paracópidas seleccionadas al azar es mayor que la distancia que separa a dos especies endocópidas. Es decir, las especies paracópidas están en promedio más lejanamente relacionadas en la clasificación Linneana que las especies endocópidas. En Alicante esto es evidente puesto que apenas el 48% de las especies paracópidas (11 de 23 especies) pertenecen a un mismo género (*Onthophagus*), mientras que el 87% de las especies endocópidas (20 de 23 especies) son de un mismo género (*Aphodius*, Tabla I). Tales relaciones cercanas (distancias cortas) entre especies hacen que el valor de diferenciación taxonómica promedio de las especies endocópidas sea mucho menor que el valor para el grupo de especies paracópidas (Fig. 3a). Para las especies telécropidas no es posible obtener una conclusión clara dado que este grupo está integrado por sólo tres especies en Metztitlán y cuatro especies en Alicante.

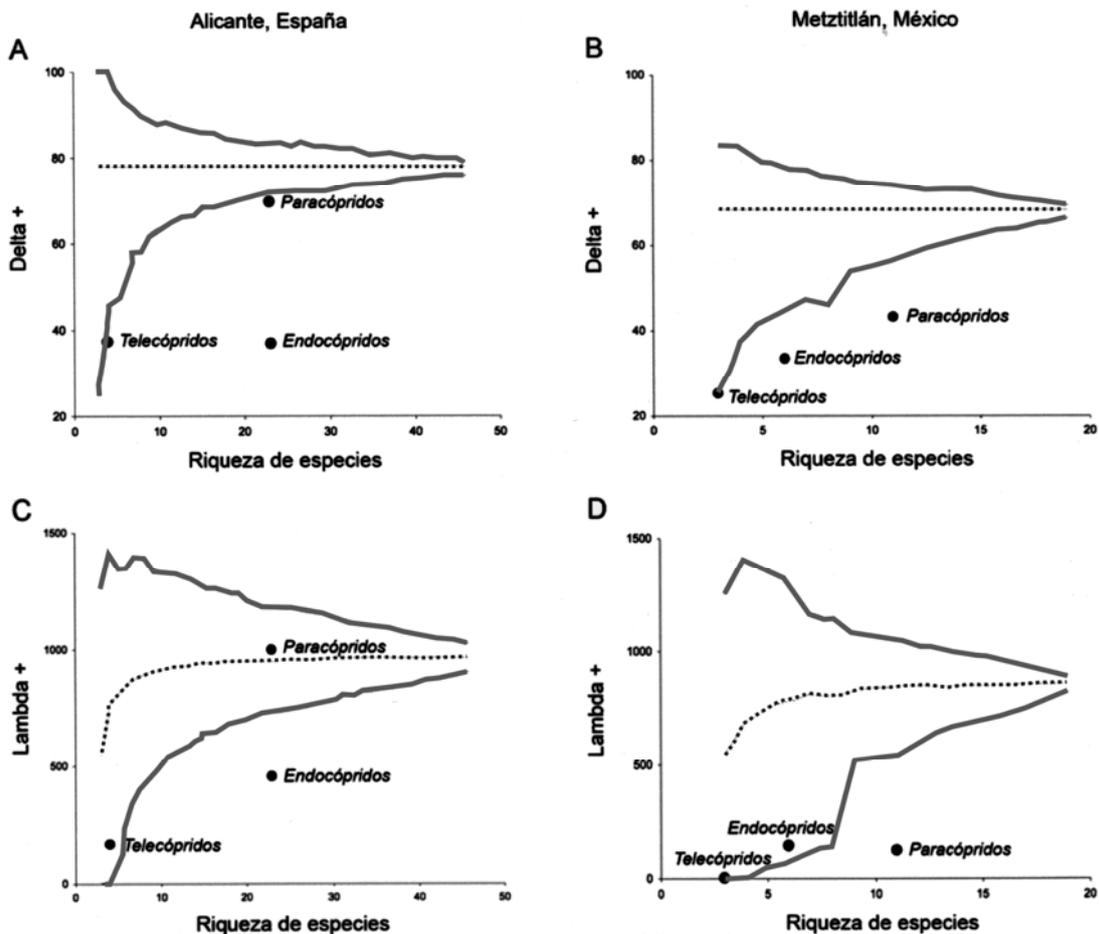
También es consistente en ambas regiones que la diferenciación taxonómica promedio de los grupos funcionales es menor que los valores esperados para grupos con el mismo número de especies seleccionadas al azar de cada conjunto regional (sin considerar su papel funcional). Es decir, los grupos funcionales de escarabajos (especialmente los endocópidos y paracópidos) tienen una diferenciación taxonómica menor a la que se esperaría que tuvieran subconjuntos aleatorios del *pool* regional (Fig. 3a y b).

Sin embargo, en términos de la variación en la diferenciación taxonómica ( $\Lambda$ ) los grupos funcionales de Alicante y de Metztitlán se comportan de una manera distinta. En Alicante el grupo funcional de especies paracópidas tiene un valor de  $\Lambda$  mayor que el del grupo de especies endocópidas (Fig. 3c). Es decir, el árbol taxonómico del grupo funcional de paracópidos tiene una estructura menos equilibrada (irregular) que el árbol de los endocópidos, debido a que las especies endocópidas estarían distribuidas con mayor equidad a través de la jerarquía taxonómica. No obstante, el valor alto de variación en la diferenciación taxonómica de los paracópidos es cercano a la variación promedio de todo el conjunto regional de especies, por lo que no se diferencia de lo esperado por azar (Fig. 3c). Por otro lado, el valor de variación en la diferenciación taxonómica de los endocópidos sí es estadísticamente menor a la variación esperada para todo el conjunto regional de especies de acuerdo al modelo nulo.

Para la región de Metztitlán ambos grupos funcionales (endocópidos y paracópidos) tienen valores bajos, muy similares, de variación en la diferenciación taxonómica (Fig. 3d), *i.e.* los taxones se distribuyen de forma equitativa a través del árbol de taxonomía jerárquico, dando lugar a una estructura taxonómica uniforme. Sin embargo, a pesar de la similitud de valores de  $\Lambda$ , el grupo funcional de endocópidos se comporta dentro de lo esperado para un subgrupo del

**Tabla I. Clasificación taxonómica de las especies de escarabajos coprófagos (Scarabaeoidea) de Alicante, España, y de la Barranca de Metztitlán, México.**

Familia	Subfamilia	Genero	Especie	Grupo funcional
<b>Alicante</b>				
Aphodiidae	Aphodiinae	<i>Aphodius</i>	<i>A. elevatus</i> (Olivier, 1789)	E
Aphodiidae	Aphodiinae	<i>Aphodius</i>	<i>A. lusitanicus</i> Ericsson, 1848	E
Aphodiidae	Aphodiinae	<i>Aphodius</i>	<i>A. arenarius</i> (Olivier, 1789)	E
Aphodiidae	Aphodiinae	<i>Aphodius</i>	<i>A. ibericus</i> Harold, 1874	E
Aphodiidae	Aphodiinae	<i>Aphodius</i>	<i>A. contaminatus</i> (Herbst, 1783)	E
Aphodiidae	Aphodiinae	<i>Aphodius</i>	<i>A. cervorum</i> Fairmaire, 1871	E
Aphodiidae	Aphodiinae	<i>Aphodius</i>	<i>A. distinctus</i> (Müller, 1776)	E
Aphodiidae	Aphodiinae	<i>Aphodius</i>	<i>A. foetidus</i> (Herbst, 1783)	E
Aphodiidae	Aphodiinae	<i>Aphodius</i>	<i>A. fimetarius</i> (Linnaeus, 1758)	E
Aphodiidae	Aphodiinae	<i>Aphodius</i>	<i>A. hyxos</i> Petrovitz, 1962	E
Aphodiidae	Aphodiinae	<i>Aphodius</i>	<i>A. granarius</i> (Linnaeus, 1767)	E
Aphodiidae	Aphodiinae	<i>Aphodius</i>	<i>A. luridus</i> (Fabricius, 1775)	E
Aphodiidae	Aphodiinae	<i>Aphodius</i>	<i>A. lividus</i> (Olivier, 1789)	E
Aphodiidae	Aphodiinae	<i>Aphodius</i>	<i>A. baeticus</i> Mulsant & Rey, 1869	E
Aphodiidae	Aphodiinae	<i>Aphodius</i>	<i>A. longispina</i> Küster, 1854	E
Aphodiidae	Aphodiinae	<i>Aphodius</i>	<i>A. pusillus</i> (Herbst, 1789)	E
Aphodiidae	Aphodiinae	<i>Aphodius</i>	<i>A. tersus</i> Ericsson, 1848	E
Aphodiidae	Aphodiinae	<i>Aphodius</i>	<i>A. ghardimaouensis</i> Baltasar, 1929	E
Aphodiidae	Aphodiinae	<i>Aphodius</i>	<i>A. tingens</i> Reitter, 1892	E
Aphodiidae	Aphodiinae	<i>Aphodius</i>	<i>A. nanus</i> Fairmaire, 1860	E
Aphodiidae	Psammodiinae	<i>Brindalus</i>	<i>B. porcicollis</i> (Illiger, 1803)	E
Aphodiidae	Psammodiinae	<i>Platytomus</i>	<i>P. tibialis</i> (Fabricius, 1798)	E
Aphodiidae	Psammodiinae	<i>Pleurophorus</i>	<i>P. caesus</i> (Creutzer, 1796)	E
Geotrupidae	Geotrupinae	<i>Jekelius</i>	<i>J. intermedius</i> (Costa, 1827)	P
Geotrupidae	Geotrupinae	<i>Jekelius</i>	<i>J. punctatolineatus</i> (François, 1904)	P
Geotrupidae	Geotrupinae	<i>Thorectes</i>	<i>T. valencianus</i> (Baraud, 1966)	P
Geotrupidae	Geotrupinae	<i>Typhaeus</i>	<i>T. typhoeus</i> (Linnaeus, 1758)	P
Geotrupidae	Geotrupinae	<i>Sericotrupes</i>	<i>S. niger</i> (Marcham, 1802)	P
Scarabaeidae	Scarabaeinae	<i>Bubas</i>	<i>B. bubalus</i> (Olivier, 1811)	P
Scarabaeidae	Scarabaeinae	<i>Eouniticellus</i>	<i>E. pallipes</i> (Fabricius, 1781)	P
Scarabaeidae	Scarabaeinae	<i>Eouniticellus</i>	<i>E. fulvus</i> (Goeze, 1777)	P
Scarabaeidae	Scarabaeinae	<i>Onitis</i>	<i>O. ion</i> (Olivier, 1789)	P
Scarabaeidae	Scarabaeinae	<i>Onthophagus</i>	<i>O. emarginatus</i> Mulsant, 1842	P
Scarabaeidae	Scarabaeinae	<i>Onthophagus</i>	<i>O. taurus</i> (Schreber, 1759)	P
Scarabaeidae	Scarabaeinae	<i>Onthophagus</i>	<i>O. opacicollis</i> D'Orbigny 1897	P
Scarabaeidae	Scarabaeinae	<i>Onthophagus</i>	<i>O. similis</i> (Scriba, 1790)	P
Scarabaeidae	Scarabaeinae	<i>Onthophagus</i>	<i>O. lemur</i> (Fabricius, 1781)	P
Scarabaeidae	Scarabaeinae	<i>Onthophagus</i>	<i>O. furcatus</i> (Fabricius, 1781)	P
Scarabaeidae	Scarabaeinae	<i>Onthophagus</i>	<i>O. makii</i> (Illiger, 1803)	P
Scarabaeidae	Scarabaeinae	<i>Onthophagus</i>	<i>O. merdarius</i> Chevrolat, 1865	P
Scarabaeidae	Scarabaeinae	<i>Onthophagus</i>	<i>O. marginalis andalusicus</i> Waltl, 1835	P
Scarabaeidae	Scarabaeinae	<i>Onthophagus</i>	<i>O. ruficapillus</i> Brullé, 1832	P
Scarabaeidae	Scarabaeinae	<i>Onthophagus</i>	<i>O. vacca</i> (Linnaeus, 1767)	P
Scarabaeidae	Scarabaeinae	<i>Scarabaeus</i>	<i>S. semipunctatus</i> Fabricius, 1792	T
Scarabaeidae	Scarabaeinae	<i>Scarabaeus</i>	<i>S. laticollis</i> Linnaeus, 1767	T
Scarabaeidae	Scarabaeinae	<i>Scarabaeus</i>	<i>S. sacer</i> Linnaeus, 1767	T
Scarabaeidae	Scarabaeinae	<i>Gymnopleurus</i>	<i>G. sturmi</i> Mac Leay, 1821	T
Scarabaeidae	Coprinae	<i>Copris</i>	<i>C. hispanus</i> (Linnaeus, 1764)	P
Trogidae	Troginae	<i>Trox</i>	<i>T. perlatus hispanicus</i> Harold, 1872	P
Trogidae	Troginae	<i>Trox</i>	<i>T. hispidus</i> (Pontoppidan, 1763)	P
<b>Metztitlán</b>				
Aphodiidae	Aphodiinae	<i>Aphodius</i>	<i>A. caballeroi</i> Islas, 1945	E
Aphodiidae	Aphodiinae	<i>Aphodius</i>	<i>A. guatemalensis</i> Bates, 1887	E
Aphodiidae	Aphodiinae	<i>Aphodius</i>	<i>A. lansbergei</i> Harold, 1874	E
Aphodiidae	Aphodiinae	<i>Aphodius</i>	<i>A. lividus</i> (Olivier, 1789)	E
Aphodiidae	Aphodiinae	<i>Aphodius</i>	<i>A. sallei</i> Harold, 1863	E
Scarabaeidae	Scarabaeinae	<i>Canthon</i>	<i>C. humectus hidalgoensis</i> Bates, 1887	T
Scarabaeidae	Scarabaeinae	<i>Canthon</i>	<i>C. humectus humectus</i> (Say, 1832)	T
Scarabaeidae	Scarabaeinae	<i>Canthon</i>	<i>C. imitator</i> Brown, 1946	T
Aphodiidae	Aphodiinae	<i>Cephalocyclus</i>	<i>C. fuliginosus</i> (Harold, 1863)	E
Scarabaeidae	Scarabaeinae	<i>Dichotomius</i>	<i>D. colonicus</i> (Say, 1835)	P
Scarabaeidae	Scarabaeinae	<i>Digitonthophagus</i>	<i>D. gazella</i> (Fabricius, 1787)	P
Scarabaeidae	Scarabaeinae	<i>Euoniticellus</i>	<i>E. intermedius</i> (Reiche, 1849)	P
Scarabaeidae	Scarabaeinae	<i>Glaphyrocantion</i>	<i>G. viridis</i> (P. de Beauvois, 1805)	P
Scarabaeidae	Scarabaeinae	<i>Onthophagus</i>	<i>O. igualensis</i> Bates, 1887	P
Scarabaeidae	Scarabaeinae	<i>Onthophagus</i>	<i>O. landolti</i> Harold, 1880 aff. 1	P
Scarabaeidae	Scarabaeinae	<i>Onthophagus</i>	<i>O. landolti</i> Harold, 1880 aff. 2	P
Scarabaeidae	Scarabaeinae	<i>Onthophagus</i>	<i>O. lecontei</i> Harold, 1871	P
Scarabaeidae	Scarabaeinae	<i>Onthophagus</i>	<i>O. mexicanus</i> Bates, 1887	P
Scarabaeidae	Scarabaeinae	<i>Onthophagus</i>	<i>O. semiopacus</i> Harold, 1869	P
Scarabaeidae	Scarabaeinae	<i>Phanaeus</i>	<i>P. adonis</i> Harold, 1863	P



**Fig. 3.** Valores de diferenciación taxonómica promedio (Delta +) y variación de la diferenciación taxonómica (Lambda +), en relación al número de especies, para los tres grupos funcionales de escarabajos coprófagos de la provincia de Alicante, España, y la Barranca de Metztlitlán, México. Las líneas discontinuas corresponden al valor promedio y las líneas continuas señalan el embudo de los intervalos de confianza al 95%, calculados a partir de la selección aleatoria de especies del inventario total de cada región.

mismo número de especies (6) tomadas aleatoriamente del conjunto regional, mientras que el grupo de especies paracópridos se comporta distinto a lo esperado por azar de acuerdo al modelo nulo (Fig. 3d).

Si bien estos análisis no ponen a prueba directamente la relación entre la diversidad taxonómica y la diversidad funcional de los ensamblajes de escarabajos coprófagos, sí demuestran que un ensamblaje donde las especies se apropien de recursos de una sola manera tiene menor diversidad de líneas evolutivas que un conjunto de especies con mayor variabilidad en la forma de apropiación de los recursos. Warwick & Clarke (1998) han postulado que la medida de diferenciación taxonómica refleja los efectos de mecanismos ecológicos y evolutivos que intervienen en la composición taxonómica. Aunque las medidas utilizadas de diversidad taxonómica se basan en información básica de taxonomía Linneana, constituyen una aproximación a las relaciones filogenéticas entre las especies, por lo que reflejan la influencia de procesos evolutivos y biogeográficos.

Para las dos regiones que hemos analizado, es claro que una reducción en la diversidad funcional de los escarabajos puede estar ligada a una reducción en

la diferenciación taxonómica promedio de los ensamblajes locales, independientemente de la riqueza de especies en dichos ensamblajes. Esta perspectiva de la relación Biodiversidad–Funcionamiento del Ecosistema (BD-FE) es distinta a la aproximación más general que enfoca dicha relación midiendo la biodiversidad sólo como número de especies, sin considerar la variabilidad de linajes evolutivos. La BD-FE propone que una reducción en la diversidad de especies conllevará a una reducción en el funcionamiento de los ecosistemas, y constituye uno de los argumentos clásicos en biología de la conservación (di Castri & Younès, 1990; Ehrlich & Wilson, 1991; Schulze & Mooney, 1993; Srivastava, 2002). Por tanto, este tipo de análisis donde se une la influencia de procesos históricos y ecológicos en la biodiversidad de un grupo es crucial para la toma de decisiones en el marco de la conservación.

### Perspectivas

Es fácil percibir que en las últimas décadas el estudio de la biodiversidad ha surgido como una nueva disciplina conciliadora de perspectivas históricas y ecoló-

gicas, que sigue de forma independiente su propia agenda científica, en conjunción con los avances de las disciplinas científicas de las que se nutre (ecología, fisiología, sistemática, biogeografía, fisiología, entre otras). Por ejemplo, los patrones de riqueza de especies se pueden analizar a la luz de la teoría metabólica (Brown *et al.*, 2004), que relaciona la tasa metabólica (la tasa con la cual los organismos toman, transforman y gastan energía y materiales) con el tamaño corporal y la temperatura. Esta teoría predice la forma en que la tasa metabólica, al determinar la proporción en que se toman recursos del medio y se adjudican a la sobrevivencia, crecimiento y reproducción, controla otros procesos ecológicos en los distintos niveles de organización. En el nivel de comunidades el hecho de que la diversidad de especies varíe inversamente con el tamaño corporal sugiere que el metabolismo juega un papel central (Brown *et al.*, 2004). En escarabeidos endotérmicos la temperatura corporal se relaciona con el tamaño corporal y la temperatura ambiente durante el vuelo (Verdú *et al.*, 2006), y los patrones de termorregulación entre especies simpátricas de escarabeidos muestran que hay una clara diferenciación en sus nichos térmicos que favorece la coexistencia de las especies (Verdú *et al.*, 2007).

De manera similar, los patrones de diversidad pueden analizarse también considerando la estequiometría biológica: el estudio del balance de energía y múltiples elementos químicos en los sistemas vivos, y particularmente en las interacciones ecológicas (Elser *et al.*, 2000). Esta teoría propone que en el nivel de comunidades los patrones de estructura de la comunidad, interacciones tróficas y ciclos biogeoquímicos en redes alimenticias son generados por variaciones genéticas específicas entre la biota que interactúa y coevoluciona (Elser *et al.*, 2000).

Para los fines de la biología de la conservación, se perfila cada vez más necesario complementar la mayor información posible de las diferentes vertientes que influyen en la biodiversidad. Si bien gran parte de las acciones de conservación en el nivel de comunidades se basan únicamente en los patrones espaciales de la riqueza de especies, los estudios sobre mecanismos que intervienen en dicha riqueza señalan la conveniencia de considerar los procesos ecológicos y evolutivos que la determinan, así como las escalas espacio-temporales en que se manifiestan. La información filogenética se ha empleado en dos temas con claro enfoque de conservación: la selección de áreas prioritarias a conservar y las evaluaciones de impacto ambiental. Para la selección de áreas prioritarias primero se calcula la singularidad taxonómica de cada área a partir del árbol filogenético del grupo biológico que se evalúa, midiendo el porcentaje de contribución de cada taxón terminal a la diversidad total (May, 1990; Vane-Wright *et al.*, 1991). Más aún, las recomendaciones de áreas prioritarias pueden fortalecerse al combinar esta información de singularidad taxonómica con los patrones espaciales de la riqueza de especies y de endemividad (Posadas *et al.*, 2001). Por otro

lado, las medidas de diversidad taxonómica tienen también gran potencial para la evaluación ambiental (Warwick & Clarke 1998). Por ejemplo, se han utilizado para evaluar distintos escenarios de perturbación en sistemas fluviales de la India (Bhat & Magurran, 2006) y en sistemas acuáticos de la Península Ibérica (Abellán *et al.*, 2006; Salas *et al.*, 2006).

En este trabajo hemos aplicado las medidas de diversidad taxonómica con otro enfoque para evaluar la existencia de una relación entre la biodiversidad y el funcionamiento (BD-FE), de tal forma que el primer componente de esta relación (la biodiversidad) se cuantifica no sólo como número de especies sino como diferenciación taxonómica, sintetizando el patrón de relaciones filogenéticas de las comunidades. Para refinar esta idea es necesario lograr relacionar directamente medidas de diversidad evolutiva con medidas de diversidad funcional. Más aún, la hipótesis BD-EF, debe analizarse evaluando los componentes clave del funcionamiento de los ecosistemas: magnitud, resiliencia y resistencia a las perturbaciones, constancia en espacio y tiempo, y resistencia a la invasión de especies exóticas.

La relación BD-FE como pilar en biología de la conservación puede enfocarse también siguiendo otra de las aproximaciones que ha tenido auge en los análisis modernos de la biodiversidad: la relación entre la diversidad local y la diversidad regional (Cornell & Lawton, 1992, Ricklefs & Schluter 1993, Caley & Schluter 1997, Lawton 1999, Srivastava 1999; Hillebrand, 2005; Fox & Srivastava, 2006). Siguiendo este enfoque se ha propuesto que cuando la riqueza local es independiente de la riqueza regional, la riqueza local no está relacionada con el funcionamiento del ecosistema por la influencia de una fuerte competencia interespecífica (Srivastava, 2002). Por lo contrario, en comunidades donde la riqueza del conjunto regional tiene un papel crucial en la riqueza local, se relaciona también con el funcionamiento de los ecosistemas. Es claro que estas ideas deberán probarse a escalas apropiadas que permitan efectivamente evaluar el papel de los procesos ecológicos e históricos en la diversidad y funcionamiento de las comunidades.

Todas estas líneas de investigación ejemplifican posibles aplicaciones de la biología teórica en el marco de la conservación. Dado que muchos de los problemas en biología de la conservación (como el impacto y posible mitigación de los cambios ambientales globales) son fundamentalmente en el nivel de comunidades, no podemos resolverlos sin una búsqueda continua y avances en varias escalas, incluyendo la de las comunidades (Simberloff, 2004). Las relaciones sobre biodiversidad que hemos expuesto refuerzan la idea de que para lograr casos exitosos en la conservación de la diversidad biológica es necesario tomar en cuenta un abanico amplio de información, que abarque desde el concepto mismo de lo que es una comunidad en ecología, hasta la importancia que tiene o puede llegar a tener dicha biodiversidad para el hombre, desde el punto de vista socio-cultural y económico (Halfiter, 2005).

## Agradecimiento

Agradecemos a Alvaro Soutullo su asesoría en el cálculo de las medidas de diferenciación taxonómica. El inventario de especies de Mezquitlán fue posible gracias a la colaboración de varios colegas de la UAEH, del CIBIO y de la CONANP en el campo y en el laboratorio, a la consulta de la Colección Entomológica de la UAEH facilitada por J. Márquez y J. Asiaín, y a la determinaron las especies de Aphodinae y Onthophagini realizada por Z. Stebnicka y M.

Zunino, respectivamente. Este trabajo ha sido financiado por los proyectos A/1870/04 y A/3415/05 de la AECEI, y al Fondo Mixto CONACYT-HIDALGO (FOMIX 2006-C01-43761). C.E.M. agradece al Ministerio de Educación y Ciencia de España por la ayuda recibida (SB2005-0129) para una estancia posdoctoral, así como los apoyos de la Universidad Autónoma del Estado de Hidalgo, México y de la Universidad de Alicante, España.

## Bibliografía

- Abellán, P., D. T. Bilton, A. Millán, D. Sánchez-Fernández & P. M. Ramsay. 2006. Can taxonomic distinctness assess anthropogenic impacts in inland waters? A case study from a Mediterranean river basin. *Freshwater Biology*, 51: 1744-1756.
- Arita, H. T. 1997. Species composition and morphological structure of the bat fauna of Yucatán, Mexico. *Journal of Animal Ecology*, 66: 83-97.
- Arita, H.T. & P. Rodríguez. 2001. Ecología geográfica y macroecología. En: J. Llorente-Bousquets & J.J. Morrone (eds.), *Introducción a la Biogeografía en Latinoamérica: Teorías, Conceptos, Métodos y Aplicaciones*. Las Prensas de Ciencias, Facultad de Ciencias, UNAM, México, D.F. Pp. 63-80.
- Arita, H. T. & P. Rodríguez. 2002. Geographic range, turnover rate and scaling of species diversity. *Ecography*, 25: 541-550.
- Begon, M., C. R. Townsend & J. L. Harper. 2006. *Ecology: from Individuals to Ecosystems*. 4th ed., Blackwell Publishing. Oxford.
- Bell, G. 2001. Neutral macroecology. *Science*, 293: 2413-2418.
- Bhat, A. & A. E. Magurran. 2006. Taxonomic distinctness in a linear system: a test using a tropical freshwater fish assemblage. *Ecography*, 29: 104-110.
- Bornemissza, G. F. 1976. The Australian dung beetle project 1965-1975. *Australian Meat Research Committee Review*, 30: 1-32.
- Brooks, D. L. & D. A. McLennan. 1991. *Phylogeny, ecology, and behavior: a research program in comparative biology*. University of Chicago Press, Chicago.
- Brown, J. H. 1995. *Macroecology*. The University of Chicago Press, Chicago.
- Brown, J. H., J. F. Gillooly, A. P. Allen, V. M. Savage & G. B. West. 2004. Toward a metabolic theory of ecology. *Ecology*, 85: 1771-1789.
- Brown, J. H. & B. A. Maurer. 1989. Macroecology: The division of food and space among species on continents. *Science*, 243: 1145-1150.
- Caley, M. J. & D. Schluter. 1997. The relationship between local and regional diversity. *Ecology*, 78: 70-80.
- Chase, J. M. y M. A. Leibold. 2003. *Ecological niches: Linking classical and contemporary approaches*. The University of Chicago, Chicago.
- Clarke, K. R. & R. N. Gorley. 2001. *PRIMER v5: User Manual/Tutorial*. PRIMER-E, Plymouth.
- Clarke, K. R. & R. M. Warwick. 1998. A taxonomic distinctness index and its statistical properties. *Journal of Applied Ecology*, 35: 523-531.
- Clarke, K. R. & R. M. Warwick. 2001. *Change in Marine Communities: An Approach to Statistical Analysis and Interpretation*. 2nd ed., PRIMER-E, Plymouth.
- Clements, F. E. 1916. Plant succession: an analysis of the development of vegetation. *Carnegie Institution of Washington Publication*, 242: 1-512.
- Cody, M. L. & J. M. Diamond. 1975. Towards a theory of continental species diversities: bird distributions over Mediterranean habitat gradients. En: M.L. Cody & J.M. Diamond (eds.), *Ecology and Evolution of Communities*. The Belknap Press. Harvard University Press, Cambridge. Pp. 214-257.
- CONANP. 2003. *Programa de Manejo de la Reserva de la Biosfera Barranca de Mezquitlán*. Comisión Nacional de Áreas Naturales Protegidas. México, D. F.
- Cornell, H. V. & J. H. Lawton. 1992. Species interactions, local and regional processes, and limits to the richness of ecological communities: a theoretical perspective. *Journal of Animal Ecology*, 61: 1-12.
- di Castri & T. Younès. 1990. Ecosystem function of biological diversity. *Biology International*, Special Issue Number 22.
- di Castri & T. Younès. 1996. Introduction: biodiversity, the emergence of a new scientific field – its perspectives and constraints. En: F. di Castri & T. Younès (eds.), *Biodiversity, Science and Development: Towards a New Partnership*. CAB International & IUBS, Cambridge. Pp. 1-11.
- Ehrlich, P. R. & E. O. Wilson. 1991. Biodiversity studies: science and policy. *Science*, 253: 758-761.
- Elser, J. J., R. W. Sterner, E. Gorokhova, W. F. Fagan, T. A. Markow, J. B. Cotner, J. F. Harrison, S. E. Hobbie, G. M. Odell & L. J. Weider. 2000. Biological stoichiometry from genes to ecosystems. *Ecology Letters*, 3: 540-550.

- Elton, C. 1933. *The Ecology of Animals*. Methuen, Londres.
- Emlen, J. M. 1977. *Ecology: an Evolutionary Approach*. Addison-Wesley Publishing Co.
- Endler, J. A. 1982. Problems in distinguishing historical from ecological factors in biogeography. *American Zoologist*, 22: 441-452.
- Escobar, F., J. M. Lobo & G. Halffter. 2006. Assessing the origin of Neotropical mountain dung beetle assemblages (Scarabaeidae: Scarabaeinae): the comparative influence of vertical and horizontal colonization. *Journal of Biogeography*, 33: 1793-1803.
- Fauth, J. E., J. Bernardo, M. Camara, W. J. Resetarits, J. Van Buskirk, & S. A. McCollum. 1996. Simplifying the jargon of community ecology: a conceptual approach. *The American Naturalist*, 147: 282-286.
- Fox, J. W. & D. Srivastava. 2006. Predicting local-regional richness relationships using island biogeography models. *Oikos*, 113: 376-382.
- García, E. 1973. *Modificaciones al Sistema Climático de Köppen*. Instituto de Geografía. Universidad Nacional Autónoma de México. Mexico, D.F.
- Gaston, K. J. 2000. Global patterns in biodiversity. *Nature*, 405: 220-227.
- Gering, J. C. & T. O. Crist 2002. The alpha-beta-regional relationship: providing new insights into local-regional patterns of species richness and scale dependence of diversity components. *Ecology Letters*, 5: 433-444.
- Gleason, H. A. 1926. The individualistic concept of the plant association. *Torrey Botanical Club Bulletin*, 53: 7-26.
- Gotelli, N. J. & G. R. Graves. 1996. *Null models in ecology*. Smithsonian Institution Press, Washington.
- Gotelli, N. & B. J. McGill. 2006. Null versus neutral models: what's the difference? *Ecography*, 29: 793-900.
- Grinnell, J. 1917. The niche-relationships of the California thrasher. *Auk*, 34: 427-433.
- 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. 1987. Biogeography of 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. 2005. Towards a culture of biodiversity conservation. *Acta Zoológica Mexicana (n.s.)*, 21: 133-153.
- Halffter, G. & W. D. Edmonds. 1982. *The Nesting Behavior of Dung Beetles (Scarabaeinae): an Ecological and Evolutionary Approach*. Instituto de Ecología. México, D. F.
- Halffter, G., M. E. Favila & L. Arellano. 1995. Spatial distribution of three groups of Coleoptera along and altitudinal transect in the Mexican Transition Zone and its biogeographical implications. *Elytron*, 9: 151-185.
- Hanski, I. 1991. North temperate dung beetles. En: I. Hanski & Y. Cambefort (eds.), *Dung beetle Ecology*. Princeton University Press. New Jersey. Pp. 75-96.
- Harper, J. L. & D. L. Hawksworth. 1995. Biodiversity: measurement and estimation, preface. En: D.L. Hawksworth (ed.), *Biodiversity: Measurement and Estimation*. Chapman & Hall, The Royal Society, Londres. Pp. 5-12.
- Heywood, V. H. 1995. *Global Biodiversity Assessment*. Cambridge University Press - UNEP, Cambridge.
- Hillebrand, H. 2005. Regressions of local on regional diversity do not reflect the importance of local interactions or saturation of local diversity. *Oikos*, 110: 195-198.
- Hubbell, S. P. 2001. *The unified neutral theory of biodiversity and biogeography*. Princeton University Press, Princeton.
- Hutchinson, G. E. 1959. Homage to Santa Rosalia or why are there so many kinds of animals? *The American Naturalist*, 93: 145-159.
- Hutchinson, G. E. 1978. *An Introduction to Population Ecology*. Yale University Press, New Haven.
- Lawton, J. H. 1999. Are there general laws in ecology? *Oikos*, 84: 177-192.
- Lobo, J. M. 1997. Influencias geográficas, históricas y filogenéticas sobre la diversidad de las comunidades locales: una revisión y algunos ejemplos utilizando Scarabaeoidea coprófagos (Coleoptera, Laparosticti). *Boletín de la Asociación Española de Entomología*, 21: 15-31.
- Lobo, J. M. & 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., J. R. Verdú & C. Numa. 2006. Environmental and geographical factors affecting the Iberian distribution of flightless *Jekelius* species (Coleoptera: Geotrupidae). *Diversity and Distributions*, 12: 179-188.
- MacArthur, R. H. 1972. *Geographical ecology: patterns in the distribution of species*. Harper and Row, Nueva York.
- MacArthur, R. H. & R. Levins. 1967. The limiting similarity, convergence and divergence of coexisting species. *The American Naturalist*, 101: 377-385.
- Margalef, R. 1997. *Our Biosphere*. Excellence in Ecology Series. Ecology Institute, Oldendorf.
- Martín-Piera, F. & I. Sanmartín. 1999. Biogeografía de áreas y biogeografía de artrópodos Holárticos y Mediterráneos. *Boletín de la Sociedad Entomológica Aragonesa*, 26: 535-560.

- May, M. L. 1985. Thermoregulation. En: G. A. Kerut & L. I. Gilbert (eds.), *Comprehensive Insect Physiology Biochemistry and Pharmacology*. Pergamon Press, Oxford. Pp. 507-552.
- May, R. M. 1990. Taxonomy as destiny. *Nature*, 347: 129-130.
- Moreno, C. E., G. Sánchez-Rojas, J. R. Verdú, C. Numa, M. A. Marcos-García, A. P. Martínez-Falcón, E. Galante & G. Halffter. 2007. Biodiversidad en ambientes agropecuarios áridos en la Reserva de la Biosfera Barranca de Metztitlán, México. En: S. Guevara, G. Halffter & A. Melic (eds.), *La Cultura de la Diversidad Biológica*. Sociedad Entomológica Aragonesa, Zaragoza. En prensa.
- Morrone, J. J. 2001. *Biogeografía de América Latina y el Caribe*. M&T – Manuales & Tesis vol. 3. Sociedad Entomológica Aragonesa, Zaragoza.
- Posadas P., D. R. Miranda-Esquível y J. V. Crisci. 2001. Using phylogenetic diversity measures to set priorities in conservation: an example from Southern South America. *Conservation Biology*, 15: 1325-1334.
- Ricklefs, R. E. 1987. Community diversity: relative roles of local and regional processes. *Science*, 235: 167-171.
- Ricklefs, R. E. 2004. A comprehensive framework for global patterns in biodiversity. *Ecology Letters*, 7: 1-15.
- Ricklefs, R. E. & G. L. Miller. 2000. *Ecology*. 4th. Ed. W. H. Freeman. Nueva York.
- Ricklefs, R. E. & D. Schluter. 1993. *Species Diversity in Ecological Communities: Historical and Geographical Perspectives*. The University of Chicago Press, Chicago.
- Root, R. 1967. The niche exploitation pattern of the blue-grey gnatcatcher. *Ecological Monographs*, 37: 317-350.
- Rosenzweig, M. L. 1995. *Species Diversity in Space and Time*. Cambridge University Press, Cambridge.
- Roughgarden, J. 1989. The structure and assembly of communities. En: *Perspectives in Ecological Theory*. J. Roughgarden, R. M. May & S. A. Levin (eds.), Princeton University Press. Pp. 203-226.
- Salas, F., J. Patrício, C. Marcos, M. A. Pardal, A. Pérez-Ruzafa & J. C. Marques. 2006. Are taxonomic distinctness measures compliant to other ecological indicators in assessing ecological status? *Marine Pollution Bulletin*, 52: 817-829.
- Schulze, E. D. & H. A. Mooney. 1993. *Biodiversity and ecosystem function*. Springer-Verlag, Berlin.
- Simberloff, D. 2004. Community ecology: is it time to move on? *The American Naturalist*, 163: 787-799.
- Solbrig, O. T. 1991. The origin and function of biodiversity. *Environment*, 33: 16-38.
- Srivastava, D. S. 1999. Using local-regional richness plots to test for species saturation: pitfalls and potentials. *Journal of Animal Ecology*, 68: 1-16.
- Srivastava, D. S. 2002. The role of conservation in expanding biodiversity research. *Oikos*, 98: 351-360.
- UNEP, 1992. *Convention on biological diversity*. United Nations Environmental Program – Environmental Law and Institutions Program Activity Centre, Nairobi.
- Vane-Wright, R. I., C. J. Humphries & P. H. Williams. 1991. What to protect?—Systematics and the agony of choice. *Biological Conservation*, 55: 235-254.
- Verdú, J. R. 1998. *Biología de los escarabeidos coprófagos en ecosistemas iberolevanticos*. *Ecología y análisis biogeográfico (Coleoptera, Scarabaeoidea)*. Tesis de Doctorado. Departamento de Ciencias Ambientales y Recursos Naturales, Universidad de Alicante, Alicante. 393 pp.
- Verdú, J. R. & E. Galante. 2004. Behavioural and morphological adaptations for a low-quality resource in semi-arid environments: dung beetles (Coleoptera, Scarabaeoidea) associated with the European rabbit (*Oryctolagus cuniculus* L.). *Journal of Natural History*, 38: 705-715.
- Verdú, J. R., L. Arellano & C. Numa. 2006. Thermoregulation in endothermic dung beetles (Coleoptera: Scarabaeidae): Effect of body size and eco-physiological constraints in flight. *Journal of Insect Physiology*, 52: 854-860.
- Verdú, J. R., L. Arellano, C. Numa & E. Micó. 2007. Roles of endothermy in niche differentiation for ball-rolling dung beetles (Coleoptera: Scarabaeidae) along an altitudinal gradient. *Ecological Entomology*, en prensa.
- Warwick, R. M. & K. R. Clarke. 1995. New 'biodiversity' measures reveal a decrease in taxonomic distinctness with increasing stress. *Marine Ecology Progress Series*, 129: 301-305.
- Warwick, R. M. & K. R. Clarke. 1998. Taxonomic distinctness and environmental assessment. *Journal of Applied Ecology*, 35: 532-543.
- Whittaker, R. J., K. J. Willis & R. Field. 2001. Scale and species richness: toward a general hierarchical theory of species diversity. *Journal of Biogeography*, 28: 453-470.
- Wiens, J. A. 1989. Spatial scaling in ecology. *Functional Ecology*, 3: 385-397.
- Wiens, J. J. & M. J. Donoghue. 2004. Historical biogeography, ecology, and species richness. *Trends in Ecology and Evolution*, 19: 639-644.
- Zunino, M. & A. Zullini. 2003. *Biogeografía: la Dimensión Espacial de la Evolución*. Fondo de Cultura Económica. México D. F.