DISTRIBUCIÓN OBSERVADA Y POTENCIAL DEL GÉNERO *ACROSSUS* MULSANT, 1842 (COLEOPTERA, SCARABAEOIDEA, APHODIIDAE) EN LA PENÍNSULA IBÉRICA

Lorena del Rey & Jorge M. Lobo¹

Resumen: Compilando toda la información disponible sobre la distribución de las especies del género *Acrossus* en la península lbérica, georreferenciando las localidades de colecta a una resolución de cuadrículas UTM de 100 km², y utilizando los datos ambientales de seis variables climáticas, se han elaborado modelos bioclimáticos sencillos a fin de estimar la distribución potencial de cada una de estas especies. En general, las distribuciones potenciales son mucho más extensas de lo que los puntos de distribución permitían suponer, constatándose que las especies de *Acrossus* ibéricas poseen una gran valencia ambiental, pudiendo habitar bajo un amplio espectro de condiciones climáticas y existiendo un gran solapamiento en las condiciones climáticas bajo las que pueden habitar. Para cada una de las especies se definen los territorios en los que se deberían realizar muestreos suplementarios a fin de estimar la fiabilidad de las distribuciones estimadas. Es destacable que, tanto los puntos con presencia observada como las áreas potenciales estimadas, se encuentran en zonas que actualmente son bosques o zonas de cultivo y, en menor medida, matorrales. Más del 40% del área de distribución potencial de las especies se encuentra actualmente cultivada. Por último, el grado de protección que poseen estas especies bajo la figura de Espacio Natural Protegido no es alto. sin superar nunca el 17%.

Palabras clave: Coleoptera, Aphodiidae, Acrossus, modelos bioclimáticos, distribución potencial, Península Ibérica.

Observed and potential distribution of the genus *Acrossus* Mulsant, 1842 (Coleoptera, Scarabaeoidea, Aphodiidae) in the Iberian Peninsula.

Abstract: Assembling all the available information on the distribution of the species of the genus *Acrossus* in the Iberian Peninsula, and georeferencing all the available localities at a 100 km² UTM resolution, the data of six climatic variables were used to estimate the potential distribution of these species by bioclimatic envelope models. In general, the potential distributions are larger than observed ones, suggesting that Iberian *Acrossus* species have a relatively high environmental tolerance and are able to inhabit under a wide spectrum of climatic conditions. According to the potential distributions a high climatic and spatial overlap exists between these species. The territories in which supplementary sampling must be undertaken are defined for each one of the species in order to estimate the reliability of the predicted distributions. It is worth noting that both observed and potential distribution areas are currently forests or cultivated areas and, to a lesser extent, shrublands. More than 40% of the potential distribution area is currently cultivated. Lastly, the percentage of the species' distribution area included in protected areas is not high (around 17%).

Key words: Coleoptera, Aphodiidae, Acrossus, bioclimatic envelope models, potential distribution, Iberian Peninsula.

Introducción

Los estudios dirigidos al conocimiento de la distribución de las diversas especies animales rara vez se han centrado en los invertebrados. A pesar de que las especies de estos grupos taxonómicos constituyen, aproximadamente, el 80% del total existente sobre la tierra (Wilson, 2002), nuestro escaso conocimiento taxonómico sobre ellos y nuestra carencia de información aún mayor acerca de su distribución geográfica (Whittaker *et al.*, 2005), imposibilitan ofrecer criterios de conservación fiables que garanticen la conservación futura de todo el conjunto de la diversidad biológica (Kremen *et al.*, 1993).

Aunque se trate de una tarea prácticamente imposible de lograr a corto o medio plazo (Williams & Gaston, 1994), el desarrollo de los Sistemas de Información Geográfica y el progreso informático han permitido, en los últimos años, que sea posible elaborar hipótesis de distribución relativamente fiables a partir de nuestra incompleta información biológica, utilizando para ello cartografía ambiental digitalizada y diversas técnicas de modelización (Ferrier *et al.*, 2002). Entre las distintas alternativas de modelización propuestas, una de las más sencillas consiste en estimar la región con similares condiciones ambientales a las existentes en los puntos en que se ha detectado la especie. Los así denominados "Climatic Envelope Models" o modelos bio-

climáticos (Nix, 1986) buscan pues conocer la distribución potencial de las especies acudiendo a diferentes variables ambientales digitalizadas, pero utilizando la única información fiable que a menudo disponemos: las presencias. Tanto la cantidad de la información biológica utilizada como la representatividad ambiental de la misma son los factores que más influencian el éxito de estos modelos bioclimáticos (Kadmon et al., 2003). Evidentemente, la elección de las variables adecuadas que influyen de manera efectiva sobre la distribución de la especie es otro de los factores clave (Parra et al., 2004). En última instancia, el resultado de estos modelos debe considerarse como una hipótesis de distribución que es necesario comprobar o validar posteriormente, a fin de discriminar si la distribución predicha se encuentra en desequilibrio con las condiciones ambientales presentes o si faltan datos observacionales. La superposición posterior de estos mapas de distribución potenciales individuales ofrecería la posibilidad de realizar diseños de conservación para el conjunto del territorio que permitiesen representar todas las especies seleccionadas (Cabeza et al., 2004).

Los Escarabeidos coprófagos (Coleoptera, Scarabaeidae: Scarabaeidae, Aphodiidae y Geotrupidae) son el grupo de insectos que muestra unas adaptaciones más singu-

¹ Departamento de Biodiversidad y Biología Evolutiva. Museo Nacional de Ciencias Naturales (CSIC). C/José Gutiérrez Abascal, 2; Madrid, 28006; España. mcnj117@mncn.csic.es

lares a la alimentación basada en el estiércol de vertebrados. Dentro de los Scarabaeoidea, los afódidos no sólo son el grupo de escarabajos coprófagos más diversificado de nuestra Península, sino de todo el Paleártico occidental (unas 395 especies; Cabrero-Sañudo & Lobo, 2003a). De forma generalmente alargada y pequeño tamaño comparado, los afódidos están especialmente adaptados para la vida endocóprida: tanto la alimentación como la nidificación son realizadas, prioritariamente, en el interior del excremento. La gran mayoría de las especies coprófagas de afódidos pertenecen a una de las ocho subfamilias que integran los Aphodiidae, los Aphodiinae, y a un solo género de amplia distribución: Aphodius (Cambefort & Hanski, 1991). Aunque el género Aphodius es cosmopolita, es en las comunidades del estiércol de las zonas templado-frías de la región Holártica donde estas especies se presentan como grupo predominante (Hanski, 1991; Lobo, 2000).

Aunque diversas variables climáticas parecen estar relacionadas con la distribución de los afodinos más generalistas (principalmente bajas temperaturas y altas precipitaciones), es de destacar la relevancia de diversos factores geográficos y espaciales (Cabrero-Sañudo & Lobo, 2003b, 2006) que permiten suponer un efecto importante de diversos factores históricos en la actual distribución de estos conjuntos de especies, tales como la actuación de la Península como refugio durante los cambios glaciares cuaternarios o la conexión con el Norte de África durante la crisis Mesiniense.

Recientemente se ha propuesto que todos los subgéneros de Aphodius sean considerados géneros (Dellacasa et al., 2000). Aunque este cambio nomenclatural carezca de un sustento filogenético general, es cierto que recientes análisis avalan tanto la monofilia de las especies del anterior subgénero Acrossus como su posición basal dentro de árbol evolutivo de los Aphodiinae (Cabrero-Sañudo & Zardoya, 2004). Por ello, en el presente trabajo hemos adoptado la categoría de género para las especies de Acrossus tal y como propuso originalmente Mulsant en 1842 y han considerado varios autores como consecuencia de sus caracteres exclusivos (ver Dellacasa et al., 2000). Este género consta de 47 especies a nivel mundial (Dellacasa, 1987, 1988a, 1988b, 1991, 1995; ver también Schoolmeesters, 2005), nueve de las cuales se encuentran en Europa (Baraud, 1992) y cuatro en la Península Ibérica (Veiga, 1998). La distribución mundial de estas especies (Figura 1) sugiere que el posible centro de diversidad del género se sitúa en los confines orientales del Paleártico, y que Europa constituye un territorio alejado con una relativamente escasa riqueza, que se caracteriza por: i) la presencia de algunas especies de amplia distribución y gran valencia ecológica, como Acrossus luridus (Fabricius, 1775), A. rufipes (Linnaeus, 1758) y A. depressus (Kugelann, 1792), ii) la existencia de algunos endemismos con un área de distribución pequeña que habitan zonas montañosas del extremo occidental, como A. carpetanus (Graëlls, 1847), A. siculus (Harold, 1862) y A. laticollis (Baudi, 1870) iii) y, por último, algunas otras especies de distribución caucásica, siberiana o transcaucásica no estrictamente distribuidas únicamente por el territorio Europeo, como A. bimaculatus (Laxmann, 1770), A. gagatinus (Ménétries, 1832) y A. planicollis (Reitter, 1890).

Recopilando toda la información corológica existente sobre las especies del género *Acrossus* en la Península Ibé-

rica y utilizando diversa cartografía ambiental digitalizada, este trabajo pretende emplear una de las técnicas de modelización más sencillas y difundidas para elaborar hipótesis de distribución sobre estas especies al objeto de conocer: i) el grado de simpatría de dichas especies en el territorio ibérico, ii) la localización y características de las regiones con condiciones ambientales favorables para la existencia de estas especies y iii) el grado de protección de estas especies en la Península.

Material y Métodos

Revisando la bibliografía existente así como diversos estudios no publicados (tesis doctorales y tesis de licenciatura) e incorporando algunos datos inéditos, se ha confeccionado una base de datos de similar estructura a la que compila la información sobre los Scarabaeidae ibéricos (ver Lobo & Martín-Piera, 1991), en la que se han reunido todas las citas existentes sobre los *Acrossus* ibéricos. En total se dispone de 697 registros informáticos correspondientes a 3433 individuos. Tras georeferenciar todas las localidades de colecta a una resolución UTM de 10x10 km², se procedió a elaborar los mapas de distribución de las cuatro especies de interés, comparando los resultados cartográficos obtenidos con los mapas previamente elaborados por Veiga (1998). Para la realización de los mapas de distribución se empleó Idrisi Kilimanjaro (Clark Labs, 2003), mientras que los modelos predictivos fueron realizados utilizando el software de libre distribución (Diva-GIS 5.2 ver mas adelante). A la hora de realizar los modelos se han suprimido las observaciones existentes fuera de la Península Ibérica, tales como Ceuta y Melilla, Islas Baleares y Canarias, para mantener una cierta homogeneidad de características ambientales, territoriales e históricas.

El examen del conjunto de la información compilada nos permitió comprobar la existencia de un evidente sesgo en la información corológica, ya que parece haber una escasez de datos en determinadas regiones, como, por ejemplo, en todo Portugal, Castilla-La Mancha y Cataluña (Fig. 2). Ello es así, debido a que probablemente los grupos de investigación dedicados al estudio de Scarabaeoidea dentro de la Península Ibérica han efectuado sus estudios en emplazamientos próximos a asentamientos, centros o universidades, así como en varios de los sistemas montañosos de la Península (ver Cabrero-Sañudo & Lobo, 2003b).

Los modelos predictivos de distribución para cada una de las especies se han efectuado teniendo en cuenta la información ambiental de seis variables climáticas a una resolución de cuadrículas UTM de 100 km²: temperatura media anual, precipitación anual, temperatura máxima durante el verano, temperatura mínima durante el invierno, precipitación durante el otoño y precipitación durante el verano. Se han elegido variables relacionadas con la temperatura y la precipitación porque se considera que éstas pueden ser las principales variables climáticas con capacidad para limitar la distribución de estas especies (ver Cabrero-Sañudo & Lobo, 2006). En concreto, la precipitación, generalmente relacionada con la productividad vegetal, no sólo puede condicionar la fisiología de estos insectos por sí misma, sino ejercer un papel relevante sobre los vertebrados herbívoros de cuyas heces se alimentan. Por otra parte, como en todos los insectos, se asume un efecto notable de la temperatura

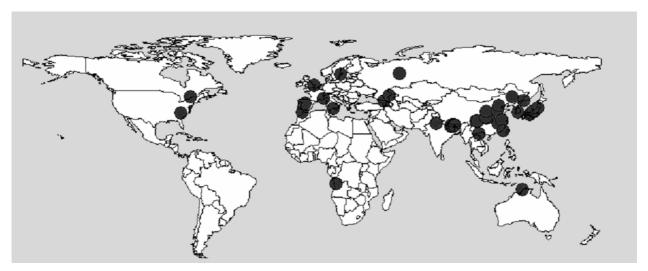


Fig. 1. Distribución mundial de las especies del género *Acrossus*, ejemplificada mediante la representación del *locus typicus* de cada especie de acuerdo a Dellacasa (1987, 1988a, 1988b, 1991, 1995).

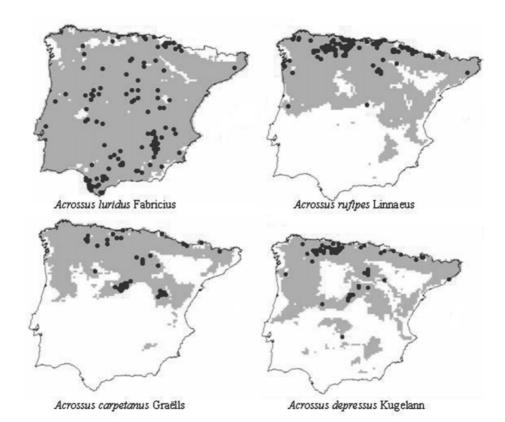


Fig. 2. Mapa de distribución de las observaciones realizadas en la Península Ibérica (puntos) para las cuatro especies de *Acrossus* estudiadas y distribución potencial de cada una (en gris) de acuerdo al modelo bioclimático generado utilizando la información ambiental de seis variables climáticas a una resolución de cuadrículas UTM de 100 km².

debido a su carácter poiquilotermo. Utilizando estas variables ambientales se ha procedido a realizar un modelo de distribución simple, que pretende reconocer todas aquellas localidades de la región de estudio con valores ambientales similares a los existentes en los puntos con presencia conocida para cada una de las especies (*envelope modelling* o modelos bioclimáticos; ver Busby, 1986). De este modo, se estimaron los valores de las seis variables ambientales seleccionadas en todos los puntos de presencia conocidos de la especie, considerándose como distribución potencial al conjunto de todas las localidades ibéricas que poseen valores climáticos dentro del rango existente en las observaciones conocidas. Los valores de las seis variables climáticas seleccionadas poseían distribuciones normales o normales

truncadas para los puntos con observaciones de cada especie, de modo que no se rechazó ninguna de ellas como variable explicativa (ver Beaumont *et al.*, 2005). Es necesario considerar que las hipótesis de distribución generadas significan únicamente una aproximación a la distribución potencial de la especie, asumiendo que los factores ambientales seleccionados son los que condicionan prioritariamente la distribución del organismo.

Una vez obtenidas las distribuciones potenciales para cada una de las especies se exportaron los mapas obtenidos, calculándose los valores climáticos promedio de las zonas favorables, así como la altitud media de estas áreas. Del mismo modo y para conocer cuales son los usos del suelo actuales de las áreas de distribución potencial de estas espe-

Tabla I. Valores medios (± desviación estándar) de las principales variables ambientales utilizadas en las cuadrículas UTM de 10 x 10 km² en las que ha sido observada cada una de las especies (n = número de cuadrículas). El área estimada es la correspondiente a la distribución potencial generada mediante el modelo bioclimático elaborado para cada especie (Figura2).

· · · · · · · · · · · · · · · · · · ·							
Acrossus carpetanus (n = 44)		Media	Mínimo	Máximo			
Área	226.600 km ²						
Altitud media		1319 ± 376	57	2025			
Precipitación anual		10089 ± 3976	3819	20873			
Precipitación otoñal		2760 ± 1151	1045	5446			
Precipitación estival		1568 ± 799	636	3707			
Temperatura máxima del verano		$24,5 \pm 2,3$	20,1	28,9			
Temperatura media anual		$8,9 \pm 2,0$	4,5	14,0			
Temperatura mínima del invierno		-2,1 ± 2,2	-6,8	5,4			
Acrossus depressus (n = 59)		Media	Mínimo	Máximo			
Área	257.300 km ²						
Altitud media		1194 ± 454	54	2293			
Precipitación anual		12893 ± 3733	5069	18661			
Precipitación otoñal		3621 ± 1111	1246	5331			
Precipitación estival		1776 ± 677	409	4085			
Temperatura máxima del verano		$23,2 \pm 2,7$	19,5	32,8			
Temperatura media anual		8.8 ± 2.5	3,2	15,8			
Temperatura mínima del invierno		-1.8 ± 2.7	-8,2	4,5			
Acrossus Iuridus (n = 116)		Media	Mínimo	Máximo			
Área	567.700 km ²						
Altitud media		942 ± 533	75	2025			
Precipitación anual		13604 ± 3335	2574	17974			
Precipitación otoñal		3824 ± 983	1044	5501			
Precipitación estival		1904 ± 634	530	3873			
Temperatura máxima del verano		23,1 ± 1,9	19,7	30,9			
Temperatura media anual		9.7 ± 2.7	4,5	15,4			
Temperatura mínima del invierno		$-0.5 \pm 3,2$	-6,8	5,8			
Acrossus rufipes (n = 95)	_	Media	Mínimo	Máximo			
Área	305.300 km ²						
Altitud media		753 ± 448	9	2296			
Precipitación anual		7703 ± 3529	2574	17974			
Precipitación otoñal		2151 ± 951	933	4945			
Precipitación estival		824 ± 646	131	2591			
Temperatura máxima del verano		28.8 ± 3.2	21,4	35,3			
Temperatura media anual		$13,3 \pm 2,9$	7,0	18,2			
Temperatura mínima del invierno		1,8 ± 3,2	-3,5	9,8			

cies, se reclasificó el mapa Corine land-cover (European Environment Agency, 1996) de la Península Ibérica en seis categorías: suelo urbano e industrial, áreas cultivadas, pastos artificiales, pastos naturales, zonas de matorral-brezal y áreas forestales. La información topográfica proviene de un Modelo Digital del Terreno (Clark Labs, 2000) mientras que los datos climáticos son cortesía de los Institutos Español y Portugués de Meteorología. Por último, se estimó el área potencial de cada especie incluida dentro de los Espacios Naturales Protegidos de la Península Ibérica (Parques Nacionales y Naturales) a fin de determinar el grado de protección que estas especies poseen en la actualidad. La cartografía de estos espacios protegidos proviene del Banco de Datos de la Naturaleza español (http://www.mma.es/bd nat/ menu.htm) y del Instituto de Conservação da Naturaza portugués (http://www.icn.pt).

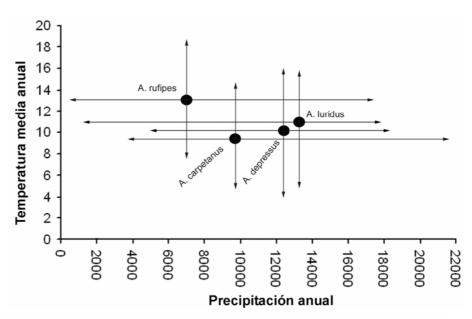
Resultados y Discusión

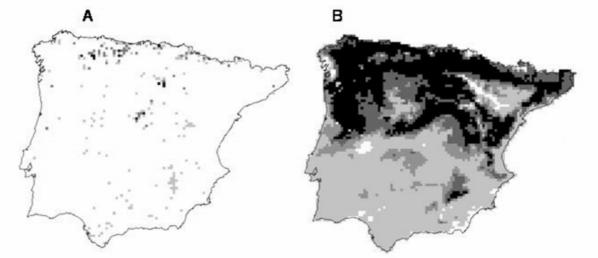
Los modelos obtenidos muestran que las distribuciones potenciales de estas especies en la Península Ibérica son, en general, muy amplias (Fig. 2). Como las especies aparecen a

lo largo de un extenso gradiente de condiciones ambientales (ver Tabla I), era esperable que estas distribuciones potenciales fuesen mucho más extensas de lo que los puntos de distribución permitían suponer a priori. Las diferencias de altitud en las localidades de colecta de estas especies oscilan entre valores inferiores a los 100 m y superiores a los 2000 m, siendo amplias también las oscilaciones en la temperatura media y la precipitación anuales (Fig. 3). Aparte de constatar que las especies de Acrossus ibéricas poseen una gran valencia ambiental, pudiendo habitar bajo un amplio espectro de condiciones climáticas, se observa además que existe un gran solapamiento en las condiciones climáticas bajo las que pueden habitar. Como no parecen existir razones ambientales capaces de impedir la simpatría de estas especies, sería esperable su coexistencia en una amplia parte del territorio ibérico central y septentrional. Los datos de distribución observados muestran que existen 52 cuadrículas UTM de 100 km² en las que aparecen conjuntamente un par de especies de Acrossus y 12 cuadrículas en las que se han colectado tres especies a la vez (Fig. 4): el trío luridusrufipes-depressus aparece conjuntamente en cuatro ocasiones, el trío carpetanus-depressus-rufipes en seis casos, y el

Fig. 3. Posición de las cuatro especies de *Acrossus* ibéricas a lo largo del gradiente de precipitación (mm) y temperatura medias anuales (°C). Cada punto representa los valores medios de los puntos de presencia observados para cada especie, mientras que las flechas indican la variación entre los valores mínimos y máximos. →

Fig. 4. Número de especies conjuntas observadas en las cuadrículas UTM de 10 x 10 km (A) y número de especies de *Acrossus* potenciales de acuerdo a la superposición de los modelos individuales (B). El número de especies oscila entre 1 (gris claro) y 4 (negro). ↓





trío carpetanus-depressus-luridus en dos ocasiones. Como parece que cualquiera de las especies es capaz de aparecer conjuntamente con el resto de las del género, hay que deducir que no sería improbable encontrar cuadrículas en las que coincidieran las cuatro especies. La superposición de los cuatro modelos de distribución potencial nos indica que sería posible encontrar esas regiones por casi todas las áreas de media altura de mitad septentrional de la Península Ibérica (Figura 4). Como las distribuciones potenciales predichas constituyen una hipótesis a validar, la realización de futuros muestreos exhaustivos debería permitir estimar si realmente es posible encontrar estas especies conjuntamente y si, dentro de cada cuadrícula, existe algún tipo de condicionante ambiental capaz de explicar la coexistencia y segregación local de estas especies.

La distribución geográfica potencial de *A. depressus* coincide con la general establecida para la especie: se encuentra presente en las regiones montañosas y frías del centro y norte peninsular, ausentándose en las zonas de baja altitud (meseta de Castilla y León, depresión del Ebro, valles de los ríos Duero en su nacimiento y Jiloca, y la costa, tanto al este como al oeste). Sin embargo, resulta necesario comprobar su presencia en los Pirineos orientales, la Cordillera Costero-Catalana, la Sierra de Albarracín, Sierra Ne-

vada, Sierras de Cazorla, Alcaraz y Segura, así como en el norte de Portugal. En el caso de A. luridus, la distribución potencial abarca casi la totalidad de la Península, existiendo muy pocos lugares climáticamente desfavorables: zonas de elevada altitud Pirenaicas y Cantábricas, costas occidentales de Galicia y depresiones áridas del Ebro y sureste ibérico. A pesar de la probable amplia distribución de esta especies, sería necesario comprobar su presencia en el suroeste ibérico y toda la franja normediterránea, así como en el interior de Galicia. A. rufipes posee una distribución potencial similar a la de A. depressus, pero con menor capacidad para habitar la mitad sur peninsular y mayor para colonizar las depresiones del Ebro y de la meseta norte, apareciendo también en los valles del Duero y Jiloca y la zona costera de Galicia y Portugal. Para validar la distribución potencial de esta especie sería necesario realizar colectas en prácticamente toda la franja meridional de su área de distribución (ver Fig. 2). Por último, Acrossus carpetanus es, de las cuatro especies ibéricas del género, la que posee un área de distribución menor. Se trata, como ya hemos mencionado, de un endemismo que habita los pastizales de montaña del Sistema Central, la Cordillera Cantábrica, el Sistema Ibérico y los Pirineos meridionales. Datos fósiles nos indican que esta especie era frecuente en los valles pirenaicos durante el último máximo glacial (Ponel et al., 1999), y que durante los periodos calidos interglaciares poseía una distribución mucho más amplia que la actual, ya que se la ha encontrado en depósitos fósiles del sureste de Inglaterra (Coope, 2000). La gran valencia climática de los Acrossus en general y de A. carpetanus en particular (ver Tabla I y Fig. 3), sugiere que la especie podría perfectamente habitar un territorio europeo mucho más amplio, como parece haberlo hecho durante anteriores periodos cálidos interglaciares. La causas de la actual distribución ibérica de A. carpetanus deben de buscarse, pues, en el aislamiento y la incapacidad de colonización del resto del continente europeo tras su más que probable refugio en la Península Ibérica durante el máximo glacial. Respecto al modelo de distribución potencial obtenido, destaca la necesidad de confirmar su presencia en el noroeste peninsular.

Los afódidos y los escarabajos coprófagos, en general, están asociados a aquellos hábitats que, como los pastizales y zonas desprovistas de cobertura vegetal, poseen una mayor cantidad de recursos tróficos y son utilizados por los grandes rebaños de los mamíferos herbívoros. Aunque entre 27% y el 43% de las áreas de pastizal ibéricas se encuentran habitadas por estas especies (Tabla II), tanto los puntos con presencia observada, como las áreas potenciales estimadas se encuentran en zonas que actualmente son bosques o zonas de cultivo y, en menor medida, matorrales. El 86.7% de la superficie potencial media de las especies posee esta utilización del suelo, destacando que más de la mitad del área potencial de A. rufipes es actualmente zona de cultivo (Tabla II). Este resultado puede deberse a dos motivos no excluyentes: i) a que una buena parte del territorio climáticamente favorable para estas especies ha sido modificado convirtiéndose actualmente en zonas de cultivo o forestales; ó ii) a que estas especies prefieren territorios boscosos o de matorral, aunque dentro de ellos vivan en zonas desprovistas de vegetación.

Comparando las distribuciones observadas y potenciales (Fig. 2), puede observarse que, excepto en el caso de los usos agrícolas (más del 40% del área de distribución potencial de las especies se encuentra actualmente cultivada), existe una buena relación entre el porcentaje de cada categoría de uso del suelo en ambos tipos de distribuciones. Ello significa que, probablemente, la distribución real actual de las especies es, en realidad, mucho menor que la potencial debido al incremento de la superficie agraria y a la fragmentación e incomunicación de las poblaciones incluidas en una matriz paisajística antropizada. El grado de protección que poseen los afodinos del género Acrossus bajo la figura de Espacio Natural Protegido (ENP) en toda la Península no es alto. Tanto la superficie potencial como observada incluida dentro de estas figuras nunca supera el 17% (Tabla III), siendo de alrededor del 10% en A. luridus, A. rufipes y A. carpetanus. Es evidente, por tanto, que la actual red de espacios protegidos no parece garantizar la supervivencia de conjunto de poblaciones que estas especies poseen en la Península Ibérica. Evidentemente, la conservación de los Acrossus no garantiza la del conjunto de las especies de Aphodiinae ibéricas, siendo necesario realizar un estudio completo con todas las especies del grupo (principalmente con las endémicas), a fin de estimar la capacidad de conservación de los espacios naturales protegidos para esta fauna.

Agradecimiento

Agradecemos tanto la ayuda financiera de la Fundación BBVA como la del proyecto CGL2004-0439 del MEC.

Tabla II. Porcentaje del área potencial (Pot.) y observada (Obs.) de cada una de las especies que se halla bajo las distintas categorías de uso del suelo. Los porcentajes están referidos al total ibérico existente para cada una de las categorías.

Usos	A. carpetanus		A. depressus		A. luridus		A. rufipes		Total	
	Pot.	Obs.	Pot.	Obs.	Pot.	Obs.	Pot.	Obs.	Pot.	Obs.
urbano-industrial	0,4	0	0,5	3,4	0,8	2,1	1,2	5,2	0,7	2,7
cultivos	37,2	11,4	33,2	11,9	39,8	14,7	51,7	33,6	40,4	17,9
pastos artificiales	1,6	4,5	1,3	5,1	1,2	6,3	0,6	0,9	1,2	4,2
pastos naturales	6,6	15,9	7,6	5,1	6,4	8,4	4,9	6,9	6,3	9,1
matorrales	16,1	29,5	17,8	23,7	15,0	17,9	12,4	9,5	15,3	20,2
bosques	33,5	34,1	35,0	39,0	32,0	40,0	23,4	36,2	31,0	37,3
otros	4,6	4,5	4,7	11,9	4,9	10,5	5,7	6,9	5,0	8,4

Tabla III. Porcentaje de presencia de las distintas especies en los Espacios Naturales Protegidos de la Península Ibérica (%ENP), tanto para las observaciones consideradas (Obs.) como para las distribuciones potenciales (Pot.).

	A. carpetanus		A. depressus		A. luridus		A. rufipes		Total	
%ENP	Pot.	Obs.	Pot.	Obs.	Pot.	Obs.	Pot.	Obs.	Pot.	Obs.
%ENP	4,6	11,4	6,2	16,9	5,1	10,3	4,3	10,5	5,0	12,3

Bibliografía

- BARAUD, J. 1992. Faune de France. 78. Coléoptères Scarabaeoidea d'Europe. Féderation Française des Sociétés de Sciences Naturelles, Paris. Société Linnéenne
- BEAUMONT, L.J., L. HUGHES & M. POULSEN 2005. Predicting species distributions: use of climatic parameters in BIOCLIM and its impact on predictions of species' current and future distributions. *Ecological Modelling*, **186**: 251-270.
- BUSBY, J. R. 1986. A biogeoclimatic analysis of *Notophagus cunninghamii* (Hook.) Oerst. in southeastern Australia. *Australian Journal of Ecology*, **11:** 1-7
- CABEZA, M., M.B. ARAÚJO, R. J. WILSON, C. D. THOMAS, M.J.R. COWLEY & A. MOILANEN 2004. Combining probabilities of occurrence with spatial reserve design. *Journal of Applied Ecology*, **41**, 252-262.
- CABRERO-SAÑUDO, F.J. & J.M. LOBO 2003a. Estimating the number of species not yet described and their characteristics: the case of western Palaearctic dung beetle species (Coleoptera, Scarabaeoidea). *Biodiversity and Conservation*, 12: 147-166.
- CABRERO-SAÑUDO, F.J. & J.M. LOBO 2003b. Reconocimiento de los factores determinantes de la riqueza de especies: el caso de los Aphodiinae (Coleoptera, Scarabaeoidea, Aphodiidae) en la Península Ibérica. Graellsia, 59(2-3): 155-177.
- CABRERO-SAÑUDO, F.J. & J.M. LOBO 2006. Determinant variables of Iberian Peninsula Aphodiinae (Coleoptera, Scarabaeoidea, Aphodiidae) diversity. *Journal of Biogeography*, 33: 1021-1043
- CABRERO-SAÑUDO, F.J. & R. ZARDOYA 2004. Phylogenetic relationships of Iberian Aphodiini (Coleoptera: Scarabaeidae) based on morphological and molecular data. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 31: 1084-1100.
- CAMBEFORT, Y. & I. HANSKI 1991. *Dung Beetle Population Biology*. En: I. Hanski & Y. Cambefort (eds.). Dung Beetle Ecology. Princeton University Press. New Jersey: 36-50.
- CLARK LABS. 2000. Gobal Change Data Archive Vol. 3. 1 km Global Elevation Model. CD-Rom, Clark University.
- CLARK LABS. 2003. *Idrisi Kilimanjaro*. GIS software package. Clark Labs, Worcester, MA.
- COOPE, G.R. 2000. The climatic significance of coleopteran assemblages from the Eemian deposits in southern England. *Netherlands Journal of Geosciences*, **79**: 257-267.
- DELLACASA, M. 1987. Contribution to a world-wide catalogue of Aegialiidae, Aphodiidae, Aulonocnemidae, Termitotrogidae (Coleoptera, Scarabaeoidea). Memorie della Società Entomologica Italiana, 66: 1-456.
- DELLACASA, M. 1988a. Contribution to a world-wide catalogue of Aegialiidae, Aphodiidae, Aulonocnemidae, Termitotrogidae (Part II). *Memorie della Società Entomologica Italiana*, **67**: 1-231.
- Dellacasa, M. 1988b. Contribution to a world-wide catalogue of Aegialiidae, Aphodiidae, Aulonocnemidae, Termitotrogidae. Addenda et corrigenda. First note. *Memorie della Società Entomologica Italiana*, **67**: 291-316.
- Dellacasa, M. 1991. Contribution to a world-wide catalogue of Aegialiidae, Aphodiidae, Aulonocnemidae, Termitotrogidae. Addenda et corrigenda. Second note. *Memorie della Società Entomologica Italiana*, **70**: 3-57.
- DELLACASA, M. 1995. Contribution to a world-wide catalogue of Aegialiidae, Aphodiidae, Aulonocnemidae, Termitotrogidae (Coleoptera Scarabaeoidea). Addenda et Corrigenda. Third Note. Memorie della Societa Entomologica Italiana, 74: 159-232.

- DIVA-GIS. Versión 5.2. 2005. Manual. Hijmans, R.J., L. Guarino, A. Jarvis, R. O'Brien, P. Mathur, C. Bussink, M. Cruz, I. Barrantes, & E. Rojas. Disponible en http://www.diva-gis.org.
- Dellacasa, G., P. Bordat & M. Dellacasa 2000. A revisional essay of world genus-group taxa of Aphodiinae (*Coleoptera, Aphodiidae*). *Memorie della Società Entomologica Italiana*, **79**:1-482.
- EUROPEAN ENVIRONMENT AGENCY. 1996. *Natural Resources CD-Rom*. European Environment Agency.
- FERRIER, S., G. WATSON, J. PEARCE & M. DRIELSMA 2002. Extended statistical approaches to modelling spatial pattern in biodiversity in northeast New South Wales. I. Species-level modelling. *Biodiversity and Conservation*, 11: 2275-2307.
- HANSKI, I. 1991. North temperate dung beetles. En: I. Hanski & Y. Cambefort (eds.). *Dung beetle ecology*. Princeton University Press. New Jersey: 75-96.
- KADMON, R., O. FARBER & A. DANIN 2003. A systematic analysis of factors affecting the performance of climatic envelope models. *Ecological Applications*, 13(3): 853-867.
- Kremen, C., R.K. Colwel, T.L. Erwin, D.D. Murphy, R.F. Noss & M.A. Sanjayan 1993. Terrestrial arthropod assemblages: their use in conservation planning. *Conservation Biology*, **7**(4): 796-808.
- 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. & F. MARTÍN-PIERA 1991.La creación de un banco de datos zoológico sobre los Scarabaeidae (Coleoptera: Scarabaeoidea) Ibero-Baleares: Una experiencia piloto. *Elytron*, 5: 31-37.
- NIX, H. A. 1986. A biogeographic analysis of Australian elapid snakes. En: R.C. Longmore (ed). *Atlas of Australian elapid snakes*. Australian Flora and Fauna Series N° 7. Australian Government Publishing Service, Canberra: 4-15.
- PARRA, J.L., C.C. GRAHAM & J.F. FREILE 2004. Evaluating alternative data sets for ecological niche models of birds in the Andes. *Ecography*, 27: 350-360.
- PONEL, P., G.R. COOPE, V. ANDRIEU-PONEL & M.R. PONEL 1999. Coleopteran evidence for a mosaic of environments at high altitude in the eastern Pyrénées, France, during the climatic transition between the Allerød and Younger Dryas. *Journal* of Quaternary Science, 14: 69-174
- 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.
- VEIGA, C. M. 1998. Los Aphodiinae (Coleoptera, Aphodiidae) ibéricos. Tesis Doctoral (inédita). Universidad Complutense de Madrid. Madrid. 573 pp.
- WHITTAKER, R.J., M.B. ARAÚJO, P. JEPSON, R.J. LADLE, J.E.M. WATSON & K.J. WILLIS 2005. Conservation Biogeography: assessment and prospect. *Diversity and Distributions*, 11, 3-23
- WILLIAMS, P. H. & K.J. GASTON 1994. Measuring more of biodiversity: can higher-taxon richness predict wholesale species richness? *Biological Conservation*, 67: 211-217
- WILSON, E.O. 2002. The Future of Life. Knopf, Borzoi Books. New York, 229 pp.