

Influencias geográficas, históricas y filogenéticas sobre la diversidad de las comunidades locales: una revisión y algunos ejemplos utilizando Scarabaeoidea coprófagos (Coleoptera, Lepidosticti)

J.M. Lobo

RESUMEN

La diversidad de las comunidades locales se ha tratado de explicar acudiendo generalmente a la actuación de factores ecológicos. Es decir, factores que como la competencia o la predación actúan a una escala espacio-temporal corta. En este trabajo se realiza una revisión de algunas de las aproximaciones alternativas propuestas para explicar la diversidad de estas comunidades por medio de otro tipo de factores de carácter único e irrepetible (factores históricos).

Palabras clave: Diversidad local, factores ecológicos, factores históricos, Scarabaeoidea.

ABSTRACT

Influence of geographical, historical and phylogenetical processes in the diversity of local communities: a reviewing and some examples using dung beetles (Scarabaeoidea, Coleoptera, Lepidosticti).

The diversity of communities has been explained usually as the outcome of ecological factors. Is said: those as competition or predation that act on small spatial and temporal scales. This paper is a review of some alternative concepts and methodologies to estimate the influence of unique and exceptional factors (historical factors) in the diversity of local communities.

Key words: Local diversity, ecological factors, historical factors, dung-beetles, Scarabaeoidea.

NOTA DEL EDITOR

El manuscrito presentado por el Dr. J.M. Lobo no constituye en sí mismo un trabajo de investigación propiamente dicho; no obstante tiene un gran interés como síntesis informativa de un tema atractivo y sugerente. Por ello y, bajo mi exclusiva responsabilidad, lo he situado a la cabeza de este volumen 21 (3/4), en el lugar que hemos dedicado en otras ocasiones a las aportaciones preferentes de semejante índole. J.A. BARRIENTOS

INTRODUCCIÓN

Uno de los objetivos cruciales de la investigación biológica ha sido intentar comprender la diversidad de los seres vivos. Los biólogos han tratado de clasificar los distintos tipos biológicos existentes, han buscado las variables ambientales que mejor explican su presencia, o han intentado delimitar y comprender las causas de su distribución geográfica. En el inicio de estas búsquedas puede hallarse el nacimiento como disciplinas de la Sistemática, la Ecología o la Biogeografía. Son diferentes enfoques que estudian separadamente los tres procesos principales capaces de explicar la diversidad: evolución, sucesión y dispersión (MARGALEF, 1991). Estas tres ramas de la Biología, separadas entre sí paulatinamente por sus objetivos y metodologías, van convergiendo de nuevo gracias al impulso reciente de ciertos trabajos (RICKLEFS, 1987; RICKLEFS & SCHLUTER, 1993a; BENGTSSON *et al.*, 1994). En este escrito se pretende realizar una revisión de los fundamentos principales de esta nueva síntesis y una descripción de algunos de sus enfoques metodológicos para comprender el fenómeno de la diversidad biológica. Los métodos utilizados se han ilustrado con algunos ejemplos provenientes de los Scarabaeoidea coprófagos ibéricos.

LA EXPLICACIÓN DE LA DIVERSIDAD

Hasta la primera mitad de este siglo resultaba evidente que la composición y variedad biológica de un territorio era consecuencia directa de la actuación de los procesos evolutivos. Estos procesos debían de estar condicionados, evidentemente, por las actuales características ambientales del área en cuestión y por las adaptaciones particulares de cada grupo taxonómico; pero también por los avatares históricos específicos de ese territorio. Cada proceso evolutivo era considerado como especial e irrepetible. De este modo, para explicar la composición faunística de una localidad puntual era necesario conocer la diversidad, topografía, historia, etc., del territorio al cual pertenece esa localidad. La dirección explicativa iba por tanto de lo general a lo particular, de lo regional a lo local.

A partir de los años sesenta la Ecología ha sostenido que las condiciones ambientales, la competencia interespecífica o la depredación son las causas principales de la diversidad biológica de una comunidad. El número de especies de una comunidad está, de este modo, limitado por las interacciones interespecíficas o por las condiciones ambientales que operan sobre pequeñas áreas (procesos ecológicos). La dirección de las explicaciones cambia y va de lo local a lo regional, de lo particular a lo general. RICKLEFS (1987) y SCHLUTER & RICKLEFS (1993a) describen el proceso histórico-científico que conduce a esta transición del pensamiento.

El denominado «principio de exclusión competitiva» nace en los años 20 como consecuencia de los experimentos e investigaciones matemáticas de diversos naturalistas. Como los factores ambientales son limitantes e impiden

el crecimiento indefinido de las poblaciones, la competencia ha de surgir a partir de un cierto punto. De este modo, dos especies con similares necesidades ambientales es improbable que coexistan mucho tiempo en una misma localidad, debido a que una de ellas terminará desplazando a la menos competitiva. Esta estricta aseveración fue matizándose progresivamente. La especie competitivamente inferior puede no ser eliminada si el medio es fluctuante o heterogéneo, o si se considera la dispersión de los organismos (LIDICKER, 1962). Además, en muchas ocasiones es suficiente una ligera diferencia morfológica, fisiológica, comportamental o ecológica entre las especies para que el «reparto de recursos» permita la coexistencia (LACK, 1944; HUTCHINSON, 1959). Cuando, de todos modos, dos especies con hábitos similares coinciden, la competencia sería capaz de incrementar la diferencia entre ambas en distintos tipos de caracteres («desplazamiento de caracteres»; BROWN & WILSON, 1956). Se constata que cuantos más factores ambientales existen (mayor complejidad), mayor es la diversidad de una comunidad (MACARTHUR, 1965). Pero el número de especies similares que pueden coexistir en una comunidad cualquiera siempre está limitado por la competencia. Este concepto se conoce como «similaridad limitante»: máximo grado de solapamiento en el espacio del nicho que dos especies pueden tener sin excluirse (MACARTHUR & LEVINS, 1967). El desarrollo de los estudios en Ecología de Comunidades, la búsqueda del reparto de recursos en distintas comunidades y los trabajos sobre interacciones, tratan de descubrir el funcionamiento y la estructura de una comunidad por medio del estudio de los procesos que tienen lugar en ella. De este modo, se buscan las diferencias en la utilización del medio por parte de las distintas especies de una misma comunidad y, cuando se encuentran, se toman como evidencia de la actuación de la competencia y del desplazamiento de caracteres. La competencia está casi siempre presente. Se afirma que actuó en el pasado (CONNELL, 1980), y se trata de comprobar su actuación en el presente mediante diversos procedimientos que incluyen, como método más destacado, la comprobación estadística de hipótesis nulas (STRONG *et al.*, 1979; SCHOENER, 1983; CONNELL, 1983): ¿Tienen las especies ecológicamente similares más separación sobre un gradiente dado que la debida al azar?

A partir de los años ochenta se producen nuevos enfoques y la diversidad de una localidad comienza a explicarse también mediante procesos externos a la comunidad. La diversidad y los patrones ecológicos actuales pueden ser el resultado de la actuación de una gran variedad de procesos, tanto ecológicos como históricos (RICKLEFS, 1987; HERRERA, 1992). La competencia, la depredación y las condiciones ambientales impiden que un número ilimitado de especies pueda coexistir en una comunidad, pero no dan cuenta de la diversidad de especies de una región. Son más bien procesos restrictivos que impiden, no que crean. Al contrario, la dispersión incrementa constantemente la diversidad local mediante el aporte de individuos desde otras localidades. La diversidad a escala local, regional y geográfica están, por tanto, interconectadas. Los factores ecológicos deben jugar un importante papel cuanto menor sea la escala espacio-temporal considerada (figura 1), pero no pueden comprenderse las variaciones espaciales de la diversidad sólo teniendo en

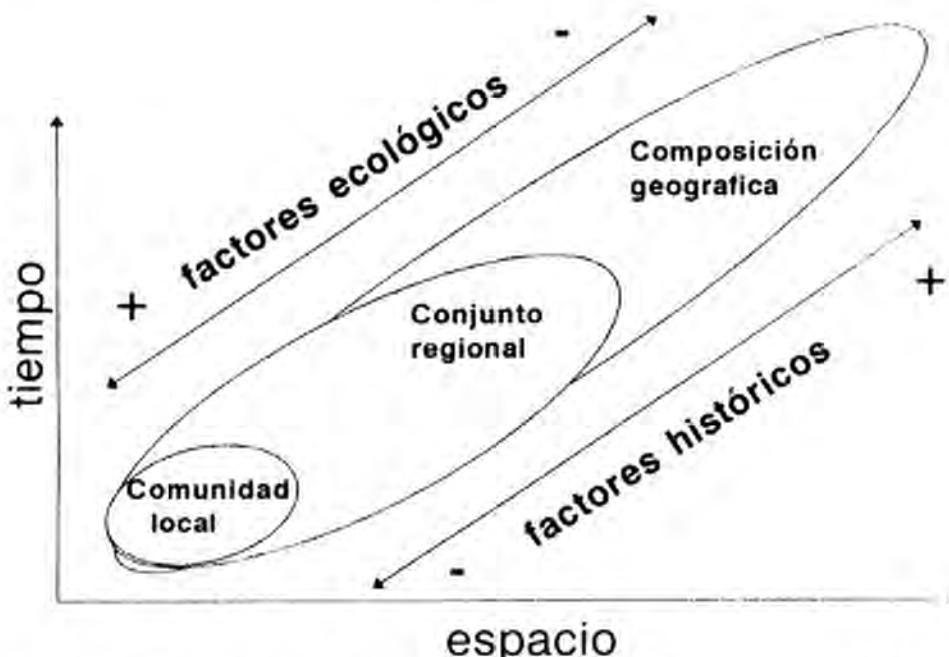


Figura 1: Influencia de los factores ecológicos e históricos sobre la diversidad según la escala espacio-temporal considerada.

Figure 1: Ecological and historical influences in the diversity according to the spatial and temporal scale.

cuenta las interacciones locales dentro de las comunidades, sino situando estas comunidades en su contexto evolutivo, histórico y biogeográfico (RICKLEFS & SCHLUTER, 1993b). Es el paso de un periodo de determinismo a un periodo de síntesis, en el cual es necesario considerar conjuntamente los aportes de disciplinas hasta ahora separadas como la Sistemática, la Ecología, la Biogeografía o la Paleontología.

DIVERSIDAD LOCAL Y DIVERSIDAD REGIONAL

La Ecología de las comunidades fue ensanchando sus horizontes a medida que los procesos dispersivos se integraban en sus estudios. Las comunidades son dinámicas, no están cerradas sino abiertas y la dispersión es capaz de facilitar la coexistencia e impedir la exclusión competitiva (LIDICKER, 1962; SLATKIN, 1974). Como las condiciones idóneas para la supervivencia de una especie se encuentran desigualmente repartidas, la dispersión entre hábitats es un fenómeno común que conecta las distintas poblaciones de una misma especie. En una aplicación general de la biogeografía insular (MACARTHUR & WILSON, 1967), los fragmentos de un mismo hábitat pueden ser vistos como

islas más o menos efímeras que están conectadas entre sí mediante la dispersión de algunos individuos: la extinción sería consecuencia de la actuación de los procesos locales restrictivos, mientras que la colonización sería un proceso que dependería de las características de la fuente de aprovisionamiento de especies y de la capacidad de dispersión de los organismos. De este modo la dinámica local y la regional se interconectan y las características de las comunidades dependen de procesos externos a ellas (CORNELL & LAWTON, 1992).

La región influye sobre la diversidad local introduciendo especies que no podrían subsistir con los recursos disponibles en la comunidad y evitando la extinción mediante el aporte constante de individuos. Para explicar la presencia de las especies de una comunidad dada, no es necesario suponer que sus poblaciones son estables. Pueden existir especies que sólo poseen poblaciones estables en ocasiones, desaparecen de una localidad si no hay suficientes recursos o efectivos, pero vuelven por medio de la dispersión desde otras localidades más o menos cercanas («efecto rescate»; BROWN & KODRIC-BROWN, 1977). Elegir localidades con pocos recursos y oportunidades para la supervivencia, puede ser una estrategia ventajosa si existe una alta competencia intraespecífica en las localidades con más recursos (FRETWELL & LUCAS, 1970; PULLIAM, 1988). Incluso pueden existir especies que jamás poseen poblaciones locales estables y subsisten regionalmente gracias a la dispersión y conexión del conjunto de sus poblaciones locales o metapoblación (LEVINS, 1969; HANSKI & GILPIN, 1991; HANSKI *et al.*, 1995). De esta manera, en una misma comunidad pueden coexistir especies con y sin poblaciones estables. Las primeras serían localmente abundantes y regionalmente frecuentes, mientras que las segundas podrían variar de un año a otro en la misma localidad (HANSKI, 1992).

Si la diversidad de las comunidades locales está limitada por la competencia, éstas deberían poseer frecuentemente un número de especies cercano al máximo posible (punto de saturación). En ocasiones, las comunidades están saturadas o cerca de su punto de saturación en especies, manifestando una fuerte resistencia a la invasión de especies foráneas y evidenciando la gran importancia de los procesos locales sobre la diversidad regional (SCHLUTER & RICKLEFS, 1993b). En otras ocasiones los procesos ecológicos por sí solos no dan cuenta de la diversidad de las comunidades. La invasión de especies foráneas no se acompaña de la exclusión de las especies nativas (LODGE, 1993) y el espacio del nicho se «alarga» con la adición de una nueva especie (MARTÍNEZ, 1992; RICKLEFS & SCHLUTER, 1993b). Por otro lado, el aislamiento de una localidad disminuye su diversidad (BURKEY, 1995) y la supresión de barreras la aumenta (FLYNN *et al.*, 1991; BARRY *et al.*, 1991). ¿Cómo podemos conocer si la diversidad de las comunidades locales es consecuencia de la dinámica regional o no? ¿Están saturadas de especies las comunidades locales?

Observando como varía la diversidad local a medida que se incrementa el conjunto regional de especies, puede determinarse si las comunidades locales están saturadas o no (figura 2). Si las interacciones locales determinan la diversidad local independientemente de la diversidad regional, en los territorios con mayor diversidad regional las especies deben tener una especialización de hábitat mayor y una tasa de reemplazamiento espacial elevada. Si las inter-

acciones locales no condicionan la diversidad de las comunidades, a mayor diversidad regional mayor diversidad local. En este caso, tanto la especialización de hábitat como la tasa de reemplazamiento espacial de las especies deben ser independientes de la diversidad regional. Varios estudios muestran que la diversidad local aumenta cuanto mayor es el conjunto total de especies de la región y que la saturación podría no existir (TERBORGH & FAABORG, 1980; COX & RICKLEFS, 1977; CORNELL, 1985; RICKLEFS, 1987; CORNELL & LAWTON, 1992; RICKLEFS & SCHLUTER, 1993b; PÄRTEL *et al.*, 1996). Si esto es así, la diversidad de una comunidad puede estar condicionada principalmente por los fenómenos dispersivos y por las características de los territorios cercanos.

Probablemente el aspecto más delicado a la hora de examinar la relación entre la diversidad local y diversidad regional es como definir éstas correctamente (ERIKSSON, 1993). En realidad esta relación puede analizarse con distintos tipos de datos y a diversas escalas. Por ejemplo, el conjunto de Escarabeidos coprófagos que habitan una sola hez puede considerarse como un buen ejemplo de comunidad: el hábitat posee unas fronteras bien delimitadas y constituye el único recurso para estas especies. En este caso, cuanto mayor es el conjunto de especies que habitan en la localidad, mayor es la riqueza media por excremento (figura 3), sin apariencia de saturación. Sin embargo, es necesario tomar con precaución estos datos, ya que corresponden a capturas efectuadas con trampas en las que la posible emigración debida a interacciones competitivas se encuentra dificultada.



Figura 2: Representación de dos modos distintos de variación de la diversidad local en función de la diversidad regional.

Figure 2: A representation of two kinds of local diversity variation as a function of regional diversity.

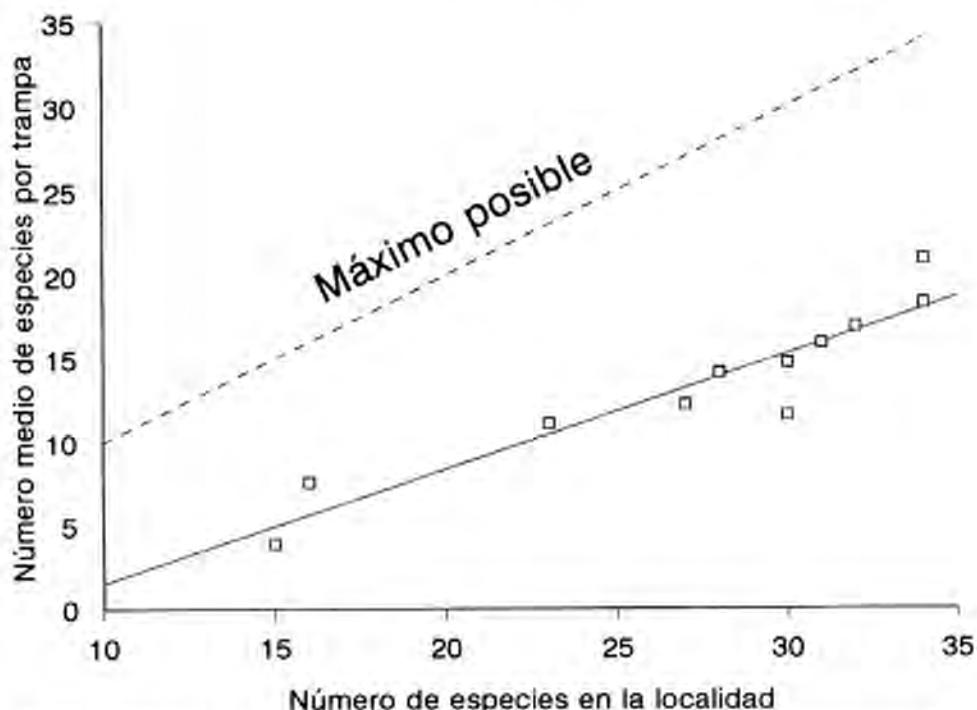


Figura 3: Relación entre el número de especies de una localidad y el número medio encontrado en las trampas. Los datos proceden de 11 localidades del Mediterráneo francés, en cada una de las cuales se situaron 20 trampas de caza sobre una superficie aproximada de 400 m².

Figure 3: Relationship between the number of species in one locality and the mean number of species per pitfall-trap. Data from 11 French Mediterranean localities. In each locality 20 pitfall traps are placed in an approximate surface of 400 m².

PROCESOS HISTÓRICOS Y DIVERSIDAD LOCAL

La dinámica regional puede ser responsable de la diversidad de las comunidades pero, ¿está influida la composición y diversidad de especies de una comunidad local por los factores históricos? Como factores históricos se entienden aquellos que han producido durante largos períodos de tiempo la acumulación de las características heredables de las especies (PEARSON & JULIANO, 1993). El conjunto faunístico de una región, y por tanto las comunidades que en él habitan, es el resultado de la yuxtaposición transitoria de taxones originados en distintos tiempos geológicos y en distintos escenarios biogeográficos. Las características geográficas de una región y las especiales y particulares circunstancias históricas que en él han ocurrido son responsables de las tasas de especiación e intercambio de taxones entre regiones. Por otra parte, ciertas características biológicas de un taxón pueden estar presentes actualmente, pero ser las respuestas adaptativas a condiciones ambientales

de otro tiempo y lugar (LECHOWICZ, 1984). Otras características pueden estar fijadas filogenéticamente y ser difíciles de cambiar, actuando como verdaderos factores restrictivos que impiden la colonización de ciertos territorios y la presencia en ciertas comunidades (FARREL *et al.*, 1992; FARREL & MITTER, 1993; RICKLEFS & LATHAM, 1992; 1993). Otras, ser el simple resultado de las distintas tasas de diversificación entre linajes de especies que poseen distintos atributos (HERRERA, 1992). ¿Cómo podemos comprobar la influencia de estos procesos a gran escala sobre la diversidad de las comunidades locales? En este trabajo se ofrecen tres aproximaciones metodológicas a esta cuestión.

Una posibilidad consiste en comparar la diversidad y estructura de comunidades ecológicamente similares, pero separadas geográficamente. Si la diversidad es producto de las interacciones y de la adaptación al medio local, entonces comunidades procedentes de hábitats similares pero situadas en distintos continentes deberían poseer parecido número de especies y parecida estructura. Si hay diferencias significativas en estos parámetros, es que factores histórico-geográficos particulares de cada región han afectado la diversidad. (CODY, 1975; PIANKA, 1975; KARR, 1976; PEARSON, 1977; SHIMIDA, 1981; ORIANS & PAINE, 1983; SCHLUTER, 1986; SCHLUTER & RICKLEFS, 1993b). Aunque no lo parezca, esta aproximación no es tan sencilla. En realidad se trata de comprobar que las comunidades bajo similares condiciones ambientales, pero situadas en distintos continentes, eran diferentes en su inicio y que, poco a poco, por la influencia de los factores ecológicos han ido «convergiendo» en su estructura y diversidad. Podemos observar que dos localidades poseen parecida diversidad actualmente, pero que tienden a diverger (figura 4a). O podemos observar que dos localidades difieren actualmente en su diversidad, pero sin embargo se hallan en proceso de converger (figura 4b). Como las comunidades de una región no son inmutables sino que cambian con el tiempo, debido a

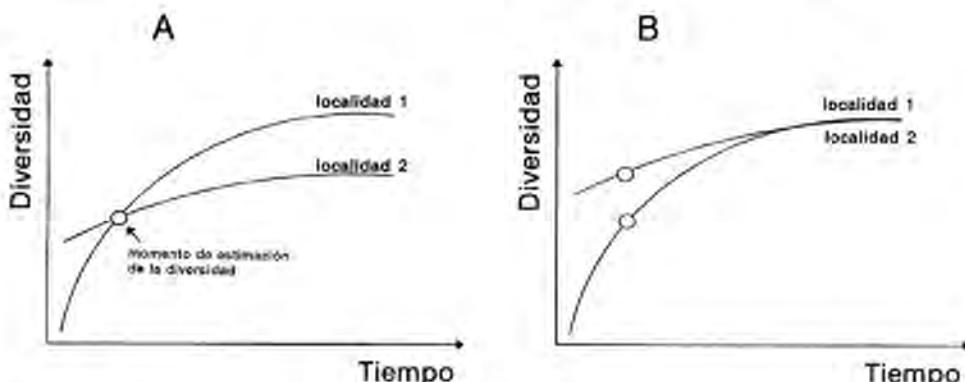


Figura 4: Esquema de la posible evolución temporal de la diversidad de dos localidades diferentes: (A) Ambas localidades tienen la misma diversidad actualmente pero no en el futuro. (B) Ambas localidades tienen distinta diversidad en el presente pero parecida en el futuro.

Figure 4: The possible temporal evolution of diversity in two different localities: (A) Both localities may have a similar diversity actually but not in the future. (B) Both localities may be dissimilar in diversity at present but similar in the future.

la entrada y salida de elementos, es difícil, por no decir imposible, conocer como eran en tiempos pasados. SCHLUTER & RICKLEFS (1993b) proponen que se examine si distintos hábitats de una misma región producen el mismo proceso de convergencia o no. Si las comunidades locales de distintos continentes tienen diferente diversidad y si ese patrón se repite en distintos tipos de hábitats, entonces es más probable que los factores históricos y geográficos ejerzan un papel significativo.

DAVIS (1993a; 1993b; 1994) aporta datos sobre la diversidad de los Scarabaeoidea coprófagos a distintas escalas espaciales en la región mediterránea de Sudáfrica: por sitio (pastizal ambientalmente homogéneo de aproximadamente 1 km²), por localidad (área de El Cabo de unos 8.000 km²) y para el conjunto de la región (unos 90.000 km²). La comparación de estos datos con los procedentes de la Península Ibérica ofrece algunos patrones interesantes. Calculando la relación especies-área para los Scarabacidae ibéricos (figura

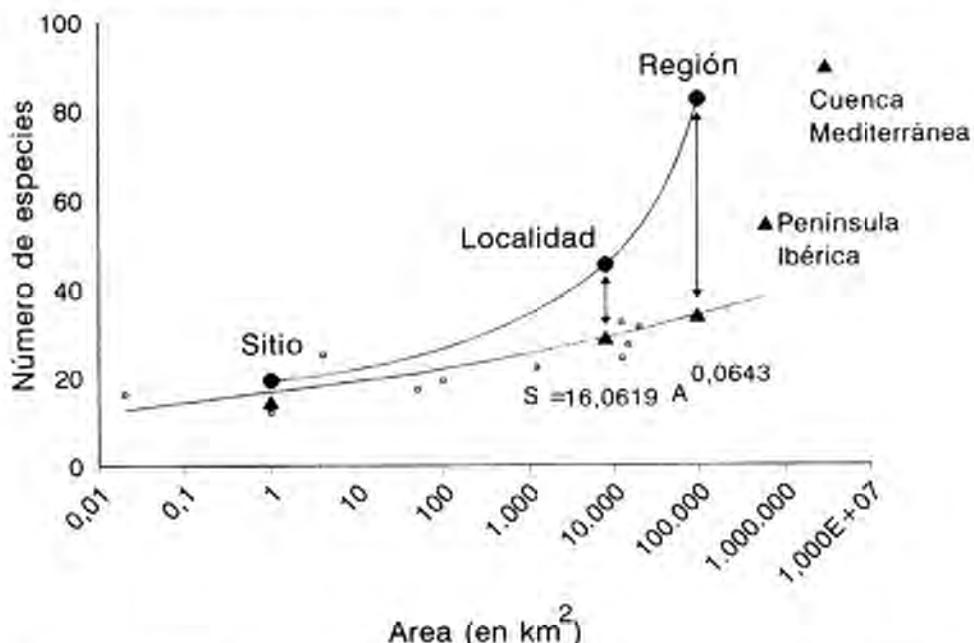


Figura 5: Relación especies-área para los Scarabacidae de la Península Ibérica teniendo en cuenta los datos de diez estudios ibéricos realizados durante, al menos, un año completo. La línea continua es el número de especies esperado según el ajuste de la regresión potencial ($S = xA^{\alpha}$). Número medio de especies por sitio, por localidad (8.000 km²) y por región (90.000 km²) para el Mediterráneo de Sudáfrica (●) y del Paleártico (▲). Los datos africanos proceden de Davis (1993a, 1993b y 1994).

Figure 5: Species-area relationship for Iberian dung-beetles take into account the data from ten studies with, at least, a one year sampling programme. The broken line represent the estimated number of species according to the power regression adjustment ($S = xA^{\alpha}$). Mean number of species per site, locality (8000 km²) and region (90000 km²) for South Africa (●) and West Palaearctic (▲) mediterranean climate regions. African data from Davis (1993a, 1993b and 1994).

5) puede determinarse el número de especies previstas en superficies parecidas. El número medio de especies por sitio es parecido para los Aphodiidae entre ambas regiones, pero parece algo superior en Sudáfrica para los Scarabaeidae (tabla 1). Además, a medida que se incrementa la escala espacial, la diversidad de los Scarabaeidae es cada vez superior, de modo que el número de especies en la totalidad de la región mediterránea de Sudáfrica (82 spp) es similar al número de especies en la Cuenca Mediterránea (89 spp), aunque su superficie sea casi 30 veces más pequeña. La diversidad de los Scarabaeidae sudafricanos es probablemente superior en todas las escalas espaciales. La cercanía de la región afrotropical, centro de máxima diversidad para los Scarabaeidae, ha debido determinar este patrón. Prueba de ello es que la subfamilia Scarabaeinae, cuyas especies poseen hábitos telefágicos y se distribuyen esencialmente en la región afrotropical (CAMEBORT, 1991), supone el 50% de las especies en las comunidades sudafricanas, mientras que en la Península Ibérica un promedio del 10% de las especies pertenecen a esta subfamilia (tabla 1). Es, por tanto, muy probable que en este caso la historia y la geografía influyan sobre la diversidad de las comunidades locales.

Las características biológicas de algunos taxa que coexisten actualmente en la misma comunidad, difieren según la filogenia o la historia de la región y estas diferencias no son debidas a procesos adaptativos (GOULD & LEWONTIN, 1979; LECHOWICZ, 1984; PEARSON *et al.*, 1988; GOULD & WOODRUFF, 1990; HERRERA, 1992). La aproximación metodológica seguida en estos casos puede también efectuarse en el caso de las características ecológicas. Por ejemplo, pueden clasificarse las especies de una comunidad cualquiera por medio de alguna técnica de ordenación (LEGENDRE & LEGENDRE, 1983; LUDWIG & REYNOLDS, 1988). Mediante estas técnicas (Análisis de Componentes Principales, Análisis de Correspondencias, etc.) es posible simplificar la información

	Aphodiidae	Scarabaeidae			% Scarabaeinae % Coprinac
	número medio de especies por sitio	número medio de especies por sitio	S local (8.000 km ²)	S regional (90.000 km ²)	
Sudáfrica	18,8 ± 2,8	19,2 ± 3,3	45	82	51% - 49%
Península Ibérica	19,2 ± 4,5	14,3 ± 5,7	29	34	10% - 90%

Tabla 1: Comparación de la riqueza de especies (S) en las zonas mediterráneas de la Península Ibérica y Sudáfrica a diferentes escalas espaciales: por sitio de pastizal ($\approx 1 \text{ km}^2$), en una localidad (área de El Cabo en el caso de Sudáfrica) y en el conjunto de la región. El número medio de especies por sitio en la Península Ibérica se ha calculado teniendo en cuenta los datos de nueve estudios realizados durante, al menos, un año completo. El número de especies local y regional se ha calculado teniendo en cuenta la regresión potencial entre el número de especies y el área (figura 5).

Table 1: Species richness (S) comparison between two mediterranean climate regions: (Iberian Peninsula and South Africa) at different spatial scales: per site (pastures of $\approx 1 \text{ km}^2$), per locality (Cape area in South Africa), and per region (the whole South African Mediterranean climate region). The mean number of species per site in the Iberian Peninsula has been calculated with data from nine studies with, at least, a one year sampling programme. The number of Iberian local and regional species were calculated take into account the values predicted by the species-area relationship (figure 5).

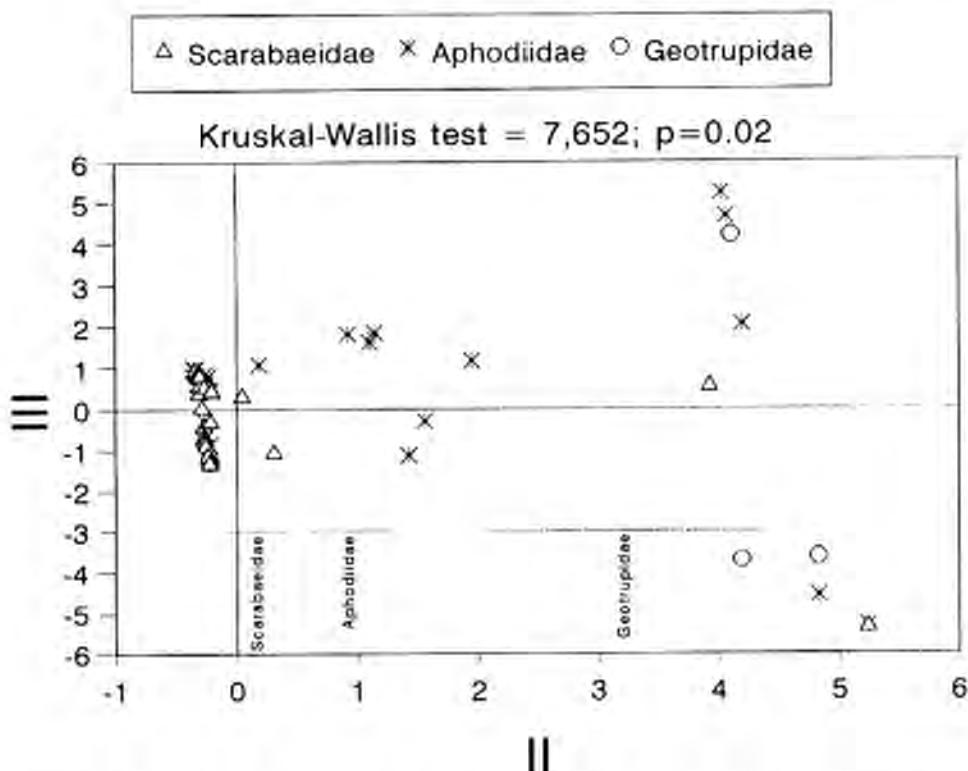


Figura 6: Análisis de Correspondencias efectuado sobre las especies de Scarabaeoidea coprófagos presentes en 14 localidades distintas del Sistema Central Ibérico (MARTÍN-PIERA *et al.*, 1992). Las tres líneas horizontales representan el valor medio (\pm error estándar) del gradiente ecológico representado por el componente principal II para cada una de las tres familias (Scarabaeidae, Aphodiidae y Geotrupidae). Para comprobar si los valores de este componente difieren entre las tres familias se realizó un Análisis de Varianza no paramétrico (test de Kruskal-Wallis).

Figure 6: Correspondence Analysis ordination of dung beetle species present in 14 localities of the Iberian Central System (MARTÍN-PIERA *et al.*, 1992). The three horizontal lines represent the mean value (\pm SE) of the first component for each one of the three families (Scarabaeidae, Aphodiidae and Geotrupidae). A nonparametric Analysis of Variance (the Kruskal-Wallis One-Way Analysis by Ranks procedure) has been made to estimate if the values of the first component are different between the three families.

procedente de una gran cantidad de datos, situando las localidades en un hiperespacio definido por la abundancia de cada especie, o situando las especies en un hiperespacio definido por su abundancia en cada localidad. En ambos casos las n dimensiones pueden reducirse minimizando la pérdida de información. Como resultado de este proceso se obtienen una serie de valores para cada especie o para cada localidad a lo largo de un gradiente ecológico. Puede comprobarse después si los valores de dicho gradiente difieren según el origen biogeográfico de los taxa o cualquier otra variable histórica, filogenética o geográfica.

Región Biogeográfica	S	M ± ES	rango promedio
Afrotropical	12	-0,295 ± 0,001	16,58
Paleártica	43	1,084 ± 0,302	32,95
Oriental	2	-0,279 ± 0,009	18,50

Tabla 2: Reparto de número de especies (S) de Scarabaeoidea coprófagos del Sistema Central Ibérico (MARTÍN-PIERA *et al.*, 1992) de acuerdo a la región biogeográfica en la cual el género o subgénero al que pertenecen está más diversificado. Valor medio ± error estándar (M ± ES) del componente II del Análisis de Correspondencias efectuado para ordenar las especies (figura 6), y rango promedio del Análisis de Varianza no paramétrico de Kruskall-Wallis. Este test fue utilizado para comprobar el efecto de la situación actual del centro de diversificación de cada género sobre las características ecológicas de las especies.

Table 2: Number of dung beetle species (S) of the Iberian Central System (MARTÍN-PIERA *et al.*, 1992) which genera or subgenera have their higher taxonomic diversity in the Afrotropical, Palearctic or Oriental regions. Mean values (M ± ES) of the first component in a species ordination analysis (Correspondence Analysis of figure 6); and average rank of the Kruskall-Wallis One-Way Analysis by Ranks procedure. This test has been made to estimate if the values of the first component are different according to the higher taxonomic diversity regions of each genera.

Las especies de Scarabaeoidea coprófagos presentes en 14 localidades distintas del Sistema Central Ibérico (MARTÍN-PIERA *et al.*, 1992) se disponen sobre el gradiente ecológico definido por un Análisis de Correspondencias tal y como se ve en la figura 6. A simple vista puede observarse que las tres familias tienen valores medios diferentes sobre el componente II. Para comprobar estadísticamente el efecto de la posición filogenética sobre el valor de este gradiente se realizó un Análisis de Varianza no paramétrico (test de Kruskal-Wallis). El valor de este test fue 7,65 ($p = 0,02$) e indica que las características ecológicas de las especies difieren significativamente según su posición filogenética. Estas mismas características ecológicas pueden también relacionarse con la región biogeográfica en la cual el género o subgénero muestra la mayor diversidad taxonómica (tabla 2). Es decir, aquellas especies pertenecientes a géneros o subgéneros que proceden de líneas filogenéticas principalmente afrotropicales tienen características ecológicas distintas que aquellas otras cuyos parientes se localizan fundamentalmente en la región Paleártica (test de Kruskal-Wallis = 9,96; $p = 0,07$). Es probable que las condiciones ambientales existentes en el centro actual con mayor diversidad taxonómica, orienten acerca de las adaptaciones que más favorecen la supervivencia de sus especies. Tal vez por ello, la posición ecológica actual de las especies en una localidad puede ser explicada en función de la región con mejores condiciones para la supervivencia y radiación adaptativa de la mayoría de las especies taxonómicamente afines.

Una tercera aproximación para comprobar la influencia de los factores históricos es la utilización de los denominados Patrones Ecogeográficos (MARTÍN-PIERA *et al.*, 1992). Si se dispone de suficiente información biológica y biogeográfica, puede adscribirse cada una de las especies de una comunidad a un Patrón Ecogeográfico dado. Es decir, el nombre de cada especie es sustituido por un conjunto de valores que definen sus características ecológicas

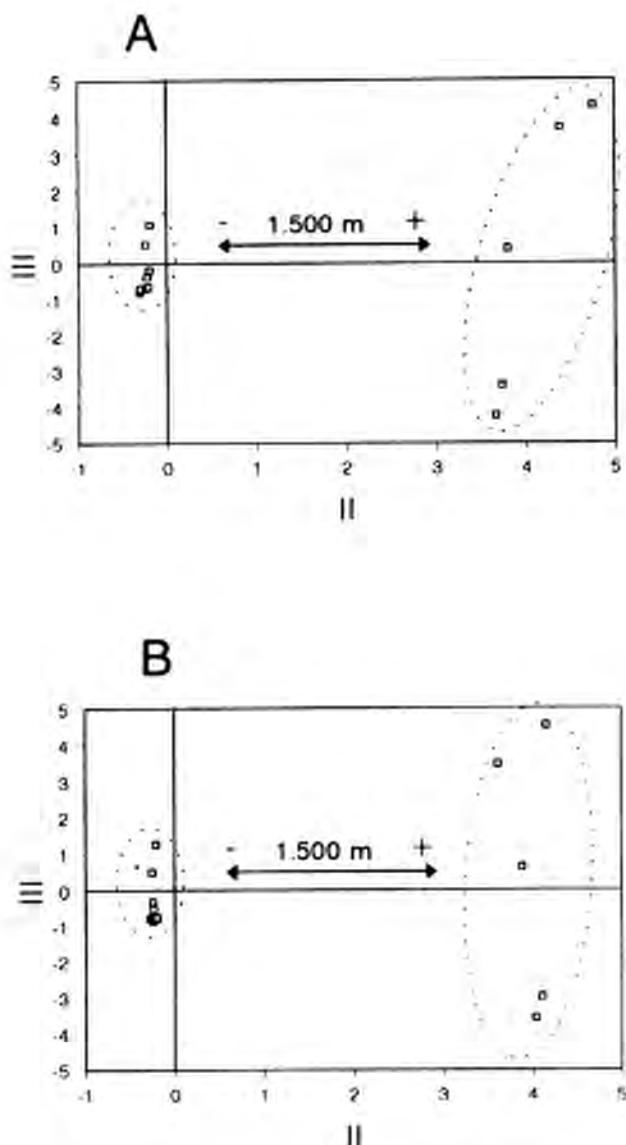


Figura 7: Análisis de Correspondencias efectuado sobre 14 localidades del Sistema Central Ibérico (MARTÍN-PIERA *et al.*, 1992), teniendo en cuenta la composición faunística (A) y los patrones ecogeográficos (B).

Figure 7: Correspondence Analysis ordination of 14 localities situated in the Iberian Central System (MARTÍN-PIERA *et al.*, 1992) take into account: (A) the faunistic composition of the localities; and (B) the ecogeographical patterns (set of ecologic features common to, and present geographic range shared by, a group of species).

y geográficas. Por ejemplo, *Bubas bubalus* Olivier puede sustituirse por Mediterránea/Montaña/Primavero-Otoñal/Práctico. Como dos especies diferentes pueden tener el mismo Patrón Ecogeográfico, habrá generalmente menos Patrones que especies en una comunidad dada. Ahora pueden ordenarse las distintas comunidades de una localidad, o las distintas localidades de una región, en función de las especies y en función de los Patrones Ecogeográficos que comparten. Si el resultado de ambos análisis es similar, puede decirse que las comunidades se asocian porque poseen una composición faunística similar, pero también porque sus especies poseen biogeografías y adaptaciones ambientales parecidas. La variación espacial de las comunidades tendría entonces un componente histórico (MARTÍN-PIERA *et al.*, 1992). Distintas localidades del Sistema Central Ibérico se ordenan claramente en dos grupos principales de acuerdo a su composición faunística (figura 7A): aquellas localidades por encima de los 1.500 metros de altitud y aquellas otras por debajo de esa altura. Este mismo patrón aparece cuando se realiza el Análisis de Correspondencias según 22 Patrones Ecogeográficos (figura 7B), de modo que entre los valores de la coordenada II de ambos análisis existe una correlación altamente significativa (coeficiente de correlación de Spearman = 0,763; gl = 12; p = 0,006). Los dos grupos de localidades están compuestos por conjuntos faunísticos distintos, cuyas especies poseen adaptaciones ambientales y áreas de distribución también diferentes. Es decir, por especies que probablemente difieren en su historia evolutiva.

CONCLUSIÓN

Esta revisión sintetiza buena parte de información científica existente acerca de la importancia de considerar los factores históricos, a la hora de explicar la diversidad y estructura de las comunidades locales. Los ejemplos empleados, utilizando diversos datos de Scarabaeoidea coprófagos, muestran algunas de las aproximaciones metodológicas que pueden emplearse para este fin. Muy probablemente, la utilización de estos u otros enfoques similares puede permitir dilucidar, en un futuro próximo, si para explicar el número de especies de una localidad debe acudirse preferentemente a los factores de tipo ecológico o histórico.

AGRADECIMIENTOS:

Un resumen de este trabajo fue presentado como ponencia en el 7.^º Congresso Ibérico de Entomología (Santiago de Compostela, 19-23 de septiembre de 1996), dentro de la mesa redonda «Aspectos biogeográficos del poblamiento de insectos en la Península Ibérica». Trabajo realizado gracias una beca postdoctoral del C.S.I.C. con destino en el Laboratoire de Zoogéographie, Université Paul Valéry (Montpellier).

BIBLIOGRAFÍA

- BARRY, J.C., M.E. MORGAN, A.J. WINKLER, L.J. FLYNN, E.H. LINDSAY, L.L. JACOBS & D. PILBEAN, 1991. Faunal interchange and Miocene terrestrial vertebrates of southern Asia. *Paleobiology*, 17: 231-245.
- BENGTSSON, J., T. FAGERSTRÖM & H. RYDIN, 1994. Competition and coexistence in plant communities. *Tree*, 9: 246-250.
- BROWN, W.L. & E.O. WILSON, 1956. Character displacement. *Syst. Zool.*, 5: 49-64.
- BROWN, J.H. & A. KODRIC-BROWN, 1977. Turnover rates in insular biogeography: effect of immigration on extinction. *Ecology*, 58: 445-449.
- BURKEY, T.V., 1995. Extinction rates in archipelagoes: Implications for populations in fragmented habitats. *Conserv. Biol.*, 9: 527-541.
- CAMBEOFORT, Y., 1991. Biogeography and evolution. In HANSKI, I. & Y. CAMBEFORTE (Ed.): *Dung Beetle Ecology*: 51-67. Princeton University Press, New Jersey.
- CODY, M.L., 1975. Toward a theory of continental species diversities: Bird distributions over Mediterranean habitat gradients. In COOY, M.L. & J.M. DIAMOND, (Ed.): *Ecology and Evolution of Communities*: 214-257. Harvard University Press, Cambridge.
- CONNELL, J.H., 1980. Diversity and the coevolution of competitors, or the ghost of competition past. *Oikos*, 35: 131-138.
- CONNELL, J.H., 1983. On the prevalence and relative importance of interspecific competition: evidence from field experiments. *Am. Nat.*, 122: 661-696.
- CORNELL, H.V., 1985. Species assemblages of cynipid gall wasps on California Oaks. *Ecology*, 66: 1247-1260.
- CORNELL, H.V. & J.H. LAWTON, 1992. Species interactions, local and regional processes, and limits to the richness of ecological communities: A theoretical perspective. *J. Anim. Ecol.*, 61: 1-12.
- COX, G.W. & R.E. RICKLEFS, 1977. Species diversity, ecological release, and community structuring in Caribbean land bird faunas. *Oikos*, 29: 60-66.
- DAVIS, A.L.V., 1993a. Alpha-diversity patterns of dung beetle assemblages (Coleoptera: Scarabaeidae, Aphodiidae, Staphylinidae, Histeridae, Hydrophilidae) in the winter rainfall region of South Africa. *Afr. Entomol.*, 1: 67-80.
- DAVIS, A.L.V., 1993b. Biogeographical groups in a southern African, winter rainfall, dung beetle assemblage (Coleoptera: Scarabaeidae): Consequences of climatic history and habitat fragmentation. *Afr. J. Ecol.*, 31: 306-327.
- DAVIS, A.L.V., 1994. Compositional differences between dung beetle (Coleoptera: Scarabaeidae s. str.) assemblages in winter and summer rainfall climates. *Afr. Entomol.*, 2: 45-51.
- ERIKSSON, O., 1993. The species-pool hypothesis and plant community diversity. *Oikos*, 68: 371-374.
- FARREL, B.D., C. MITTER & D.I. FUTUYAMA, 1992. Diversification at the insect-plant interface. *BioScience*, 42: 34-42.
- FARREL, B.D. & C. MITTER, 1993. Phylogenetic determinants of insect/plant community diversity. In RICKLEFS, R.E. & D. SCHLUTER (Ed.): *Species Diversity in Ecological Communities*: 253-266. University Chicago Press, Chicago.
- FLYNN, L.J., R.H. TEDFORD & Q. ZHANXIANG, 1991. Enrichment and stability in the Pliocene mammalian fauna of north China. *Paleobiology*, 17: 246-265.
- FRETWELL, S.D. & H.L. LUCAS, 1970. On territorial behaviour and other factors influencing habitat distribution in birds. I. Theoretical development. *Acta Biotheoret.*, 19: 16-36.

- GOULD, S.J. & R.C. LEWONTIN, 1979. The spandrels of San Marco and the Panglossian paradigm: a critique of the adaptationist programme. *Proc. Roy. Soc. London B.*, 205: 581-598.
- GOULD, S.J. & D.S. WOODRUFF, 1990. History as a cause of area effects: an illustration from Cerion on Great Inagua, Bahamas. *Biol. J. Linn. Soc.*, 40: 67-98.
- HANSKI, I., 1992. Dynamics of regional distribution: the core and satellite species hypothesis. *Oikos*, 38: 210-221.
- HANSKI, I. & M. GILPIN, 1991. Metapopulation dynamics: brief history and conceptual domain. *Biol. J. Linn. Soc.*, 42: 3-16.
- HANSKI, I., T. PAKKALA, M. KUSSAARI & G. LEI, 1995. Metapopulation persistence of an endangered butterfly in a fragmented landscape. *Oikos*, 72: 21-28.
- HERRERA, C.M., 1992. Historical effects and sorting processes as explanations for contemporary ecological patterns: Character syndromes in mediterranean woody plants. *Am. Nat.*, 140: 421-446.
- HUTCHINSON, G.E., 1959. Homage to Santa Rosalia, or why are there so many kinds of animals? *Am. Nat.*, 93: 145-159.
- KARR, J.R., 1976. Within- and between-habitat avian diversity in African and neotropical lowland habitats. *Ecol. Monogr.*, 46: 457-481.
- LACK, D., 1944. Ecological aspects of species-formation in passerine birds. *Ibis*: 260-286.
- LECHOWICZ, M.J., 1984. Why do temperate deciduous trees leaf out at different times? Adaptation and ecology of forest communities. *Am. Nat.*, 124: 821-842.
- LEGENDRE, L. & P. LEGENDRE, 1983. *Numerical Ecology*. Elsevier, New York.
- LEVINS, R., 1969. Some demographic and genetic consequences of environmental heterogeneity for biological control. *Bull. Entomol. Soc. Am.*, 15: 237-240.
- LIDICKER, W.Z., 1962. Emigration as a possible mechanism permitting the regulation of population density below carrying capacity. *Am. Nat.*, 96: 29-33.
- LODGE, D.M., 1993. Biological invasions: lessons for Ecology. *Tree*, 8: 133-137.
- LUDWIG, J.A. & J.F. REYNOLDS, 1988. *Statistical Ecology*. John Wiley & Sons, New York. 337 pp.
- MACARTHUR, R.H., 1965. Patterns of species diversity. *Biol. Rev.*, 40: 513-533.
- MACARTHUR, R.H. & R. LEVINS, 1967. The limiting similarity, convergence, and divergence of coexisting species. *Am. Nat.*, 101: 377-385.
- MACARTHUR, R.H. & E.O. WILSON, 1967. *The Theory of Island Biogeography*. Princeton University Press, New Jersey.
- MARGALEF, R., 1991. *Teoría de los Sistemas Ecológicos*. Universitat de Barcelona, Barcelona.
- MARTÍN-PIERA, F., C.M. VEIGA & J.M. LOBO, 1992. Ecology and biogeography of dung-beetle communities (Coleoptera, Scarabaeoidea) in an Iberian mountain range. *J. Biogeogr.*, 19: 677-691.
- MARTÍNEZ, N.D., 1992. Constant connectance in community food webs. *Am. Nat.*, 139: 1208-1218.
- ORIANS, G.H. & R.T. PAYNE, 1983. Convergent evolution at the community level. In FUTUYAMA, D.J. & M. SLATKIN (Ed.): *Coevolution*: 431-458. Sinauer Associates, Sunderland.
- PÄRTELL, M., M. ZOBEL, K. ZOBEL & E. MAAREL, 1996. The species pool and its relation to species richness: evidence from Estonian plant communities. *Oikos*, 75: 111-117.
- PEARSON, D.L., 1977. A pantropical comparison of bird community structure on six lowland forest sites. *Condor*, 79: 232-244.

- PEARSON, D.L., M.L. BLUM, T.H. JONES, H.M. FALES, E. GONDA & B.R. WITTE, 1988. Historical perspective and the interpretation of ecological patterns: defensive compounds of tiger beetles (Coleoptera: Cicindelidae). *Am. Nat.*, 132: 404-416.
- PEARSON, D.L. & S.A. JULIANO, 1993. Evidence for the influence of historical processes in co-occurrence and diversity of tiger beetle species. In RICKLEFS, R.E. & D. SCHLUTER (Ed.): *Species Diversity in Ecological Communities*: 194-202. University Chicago Press, Chicago.
- PIANKA, E.R., 1975. Niche relations of desert lizards. In CODY, M.L. & J.M. DIAMOND (Ed.): *Ecology and Evolution of Communities*: 292-314. Harvard University Press, Cambridge.
- PULLIAM, H.R., 1988. Sources, sinks, and population regulation. *Amer. Nat.*, 132: 652-661.
- RICKLEFS, R.E., 1987. Community diversity: Relative roles of local and regional processes. *Science*, 235: 167-171.
- RICKLEFS, R.E. & R.E. LATHAM, 1992. Intercontinental correlation of geographical ranges suggests stasis in ecological traits of relic genera of temperate perennial herbs. *Am. Nat.*, 139: 1305-1321.
- RICKLEFS, R.E. & R.E. LATHAM, 1993. Global patterns of diversity in mangrove floras. In RICKLEFS, R.E. & D. SCHLUTER (Ed.): *Species Diversity in Ecological Communities*: 215-229. University Chicago Press, Chicago.
- RICKLEFS, R.E. & D. SCHLUTER, 1993a. *Species Diversity in Ecological Communities*. University Chicago Press, Chicago.
- RICKLEFS, R.E. & D. SCHLUTER, 1993b. Species diversity: Regional and historical influences. In RICKLEFS, R.E. & D. SCHLUTER (Ed.): *Species Diversity in Ecological Communities*: 350-363. University Chicago Press, Chicago.
- SCHLUTER, D., 1986. Test for similarity and convergence of finch communities. *Ecology*, 67: 1073-1085.
- SCHLUTER, D. & R.E. RICKLEFS, 1993a. Species diversity. An introduction to the problem. In RICKLEFS, R.E. & D. SCHLUTER (Ed.): *Species Diversity in Ecological Communities*: 1-10. University Chicago Press, Chicago.
- SCHLUTER, D. & R.E. RICKLEFS, 1993b. Convergence and the regional component of species diversity. In RICKLEFS, R.E. & D. SCHLUTER (Ed.): *Species Diversity in Ecological Communities*: 230-240. University Chicago Press, Chicago.
- SCHOENER, T.W., 1983. Field experiments on interspecific competition. *Am. Nat.*, 122: 240-285.
- SHMIDA, A., 1981. Mediterranean vegetation in California and Israel: Similarities and differences. *Israel J. Bot.*, 30: 105-123.
- SLATKIN, M., 1974. Competition and regional coexistence. *Ecology*, 55: 128-134.
- STRONG, D.R., L.A. SZYSKA & D.S. SIMBERLOFF, 1979. Test of community-wide character displacement against null hypotheses. *Evolution*, 33: 897-913.
- TERBORGH, J.W. & J. FAABORG, 1980. Saturation of bird communities in the West Indies. *Am. Nat.*, 116: 178-195.

Fecha de recepción: 7 de octubre de 1996

Fecha de aceptación: 18 de abril de 1997

Jorge Miguel Lobo, Departamento de Biodiversidad y Biología Evolutiva, Museo Nacional de Ciencias Naturales (C.S.I.C.), c/ José Gutiérrez Abascal, 2. 28006 Madrid (España). e-mail: mcnj117@fresno.csic.es