

## OFICI DE NATURALISTA

# La biogeografía histórica y la interpretación de la biodiversidad: algunas reflexiones metodológicas

Mario Zunino\*

Rebut: gener 1994

### Resum

#### **La biogeografía històrica i la interpretació de la biodiversitat. Algunes reflexions metodològiques**

Malgrat que la idea de biodiversitat és fonamentalment un concepte ecològic, és prou evident que la complexitat biològica és el resultat del procés d'evolució orgànic en l'espai i en el temps. Aquesta consideració ens porta a la pregunta següent: de quina manera pot contribuir la biogeografia històrica a la comprensió de la biodiversitat?

Amb el propòsit de respondre a aquesta qüestió, dos conjunts imaginaris (però possibles) de societats d'escarabats piloters foren analitzats, aplicant la fórmula de Shannon-Wiener a diferents tipus de dades (nombre d'individus per espècie, per patró de comportament i per patró biogeogràfic). La comparació dels resultats suggereix que aquest mètode pot ser recomanable per discriminar entre els factors ecològics i els factors històrics que condicionen l'organització de les societats i, a més, per abordar problemes més generals, com són les convergències entre ecosistemes separats en l'espai i les redundàncies funcionals entre espècies.

**MOTS CLAU:** Anàlisi de la biodiversitat, Biogeografia històrica, índex de Shannon-Wiener, models biogeogràfics, models ecoetològics, societats.

### Abstract

#### **Historical Biogeography and the interpretation of Biodiversity: some methodological reflections**

Although biodiversity is a basically ecological concept, it is quite evident that biological complexity results from the process of organic evolution in space and through time. Such a consideration allows the following question: how can historical biogeography contribute to our understanding of biodiversity?

In the aim to answer this question, two sets of fictitious—but not unlikely—dung beetle guilds were analyzed by applying the Shannon-Wiener's formula to differently organized data (number of individuals were referred to species, to behavioral patterns, to biogeographical patterns). The comparison of the resulting indexes shows the possibility of recommending this method to discriminate between present ecological and historical factors conditioning the guilds organization, and moreover, to face more general problems, like ecosystem convergence, and species functional redundancy.

**KEYWORDS:** Biodiversity analysis, Historical Biogeography, Shannon-Wiener Index, Biogeographical Patterns, Eco-Ethological Patterns, Guilds.

\* Università degli Studi di Palermo, Istituto di Zoologia. Via Archirafi, 18 - 90123 Palermo (Italia)

## Resumen

Aunque la idea de biodiversidad es fundamentalmente un concepto ecológico, resulta bastante evidente que la complejidad es el resultado del proceso de evolución orgánico en el espacio y en el tiempo. Tal consideración nos lleva a preguntarnos cómo puede contribuir la biogeografía histórica a nuestra comprensión de la biodiversidad. Con la finalidad de responder a esta cuestión, dos conjuntos ficticios (aunque verosímiles) de gremios de escarabajos coprófagos fueron analizados mediante la aplicación de la fórmula de Shannon-Wiener a datos de diferente naturaleza (número de individuos por especie, pauta de comportamiento y patrones biogeográficos). La comparación de los resultados pone en evidencia la posibilidad de recomendar este método para discriminar entre los factores ecológicos actuales y los factores históricos que han condicionado la organización de las sociedades, además de permitir enfrentarnos a problemas más generales como son las convergencias entre ecosistemas y las redundancias funcionales entre especies.

**PALABRAS CLAVE:** Análisis de la biodiversidad, Biogeografía histórica, índice de Shannon-Wiener, modelos biogeográficos, modelos eco-etológicos, gremios.

## Introducción

El término «biodiversidad» se refiere a un concepto esencialmente ecológico, tanto si consideramos su nivel básico, intrahábitat, comúnmente conocido como «nivel  $\alpha$ », como los niveles superior e inferior, de acuerdo a la clasificación de RABINOWITZ *et al.* (1986; véase también HALFFTER & EZCURRA, 1992). Toda formulación del concepto de biodiversidad que encontramos en la literatura enmarca en una dimensión básicamente acróica, por lo menos cuando la comparamos con la escala temporal de la macroevolución.

Por otra parte, como ya subrayaron varios autores (véase AA.VV., 1993; DI CASTRI, 1991;

SOLBRIG, 1991a) es patente que la biodiversidad es función tanto del espacio como del tiempo. Por lo tanto los *patrones* de diversidad de los sistemas ecológicos actuales representan el resultado de un *proceso* evolutivo (ver discusión en MAY, 1978; MARGALEF, 1980; DI CASTRI, 1991), que se desarrolla en una dimensión diacrónica.

Si consideramos que la biogeografía histórica, o histórico-causal, es el estudio de la distribución espacial de la vida a través del tiempo, no es irrelevante la pregunta: ¿Qué aportes pueden brindar los análisis biogeográfico-históricos al estudio de la biodiversidad, y concretamente, a uno de sus aspectos fundamentales (SOLBRIG, 1991b; CHALMERS, 1992), o sea, por qué los patrones de la biodiversidad son los que hoy observamos?

Nuestro punto de partida para contribuir a responder a tal clase de interrogantes hace hincapié en la idea de que la diversidad biótica en un lugar dado es el producto de las interacciones ecológicas entre los elementos presentes, pero también de la historia evolutiva del área considerada (ver HALFFTER, 1992), y sobre todo, del desarrollo de sus relaciones biogeográficas en el tiempo. En consecuencia, coincidimos con el autor mexicano en subrayar la necesidad de una integración entre dos enfoques diferentes: el ecológico y el biogeográfico histórico.

Si admitimos pues, que desde ambos puntos de vista, cualitativo y cuantitativo, la organización de la diversidad biótica en un área dada puede ser función también de las restricciones que la historia biogeográfica de la propia área impusieron a lo largo del tiempo al conjunto de los ocupantes de la misma área, se nos plantean una serie de problemas, en primer lugar el de superar el obstáculo representado por las diferencias de «lenguaje» entre la ecología y la biogeografía histórica. En este trabajo consideramos la hipótesis de aplicar los criterios que comúnmente se utilizan para estimar la biodiversi-

---

dad —concretamente, la  $\alpha$  biodiversidad a la que por el momento nos limitamos en nuestras reflexiones— para comparar algunos aspectos ecológicos y biogeográficos del problema.

## Método

Con motivo de intentar responder a tal interrogante nos basamos en el análisis de una serie de modelos de gremios (guilds) de organismos terrestres, o sea, un nivel de organización jerárquicamente bajo, pero en cuyo ámbito es todavía posible separar subunidades funcionales. Los gremios utilizados en esta etapa de la investigación son ficticios, pero su composición fue elaborada de acuerdo con situaciones reales (gremios de Coleópteros Scarabaeidae degradadores estudiados por el autor o descritos en la literatura).

Los datos fueron procesados utilizando la fórmula del índice de Shannon-Wiener, aplicada tanto en la manera clásica, o sea, a una matriz de especies/individuos, como a otras formas de organizar los datos. Lo anterior está de acuerdo con lo que sugieren BARBAULT *et al.* (1991: 47-48), o sea, que «los mismos métodos pueden aplicarse a jerarquías basadas en otros criterios...». Entre las formas posibles elegimos las siguientes:

1) patrones biogeográficos vs. número total de individuos pertenecientes a las especies que integran cada uno de ellos. Los patrones biogeográficos se establecieron en base a relaciones filéticas y espaciales (y de ahí cronológicas) homogéneas entre sus respectivos integrantes, de acuerdo a un protocolo teórico y metodológico fundamentado en la síntesis entre el concepto de «Patrón de Distribución» de HALFFTER (1976, 1978) y los de la biogeografía filogenetista (discusión y ejemplos en PALESTRINI & ZUNINO,

1988; ZUNINO, 1990). Consideramos que este tipo de análisis representa una aproximación preliminar, pero conceptualmente correcta, a la medición del «peso» relativo de los diferentes componentes biogeográficos representados en cada sociedad, y por lo tanto, permite obtener lo que podemos llamar un «índice de diversidad biogeográfica».

2) patrones eco-etológicos vs. número total de individuos que corresponden a las especies que integran cada uno de ellos. Se utilizaron los patrones generales que corresponden a los coleópteros Scarabaeinae degradadores, para establecer los cuales se tomaron en cuenta las relaciones etológicas generales con el alimento (véase BORNEMISSZA, 1969; HALFFTER & EDMONDS, 1982; HALFFTER & MATTHEWS, 1966; ZUNINO & PALESTRINI, 1986; ZUNINO, 1991) y el tamaño del cuerpo del adulto, de acuerdo con las ideas de CAMBEFORT (1991; ver también discusiones generales en MARGALEF, 1974, 1980), pero aumentando el número de los patrones para lograr una mejor correspondencia con la realidad (fig. 1). Consideramos que estos patrones representan con cierta aproximación el papel que las especies que los integran juegan en el marco del gremio, o sea, otros tantos «niveles funcionales» (véase SOLBRIG, 1991b). Por ende, su análisis permite obtener un «índice de diversidad de organización».

## Ejemplos

1) tres muestras (tabs. I, II, III) relativas a sociedades homólogas en otros tantos ecosistemas diferentes (bosque, chaparral, matorral árido: fig. 2) corresponden exactamente en cuanto a número de especies, abundancia de cada una de ellas y patrones eco-etológicos. Difieren desde el punto de vista de su composición sistemática y de los patro-

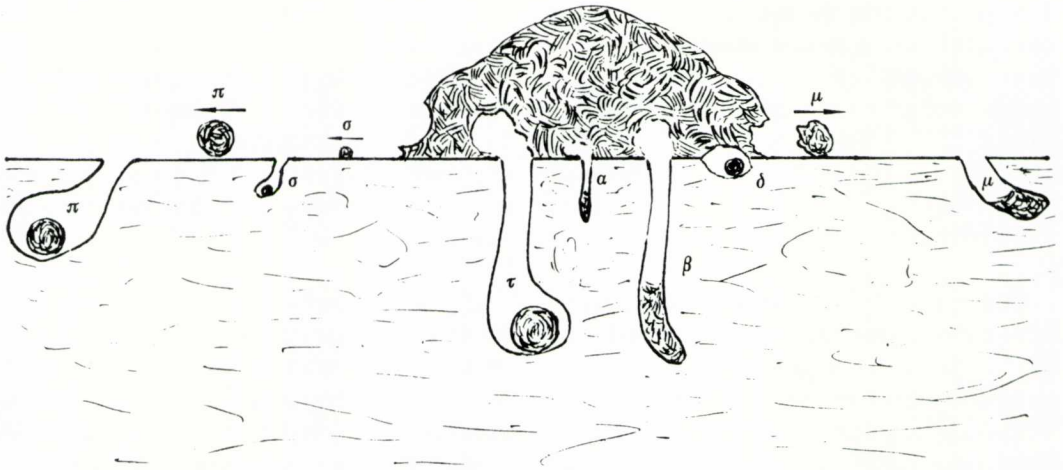


FIG. 1. Esquema de los patrones ecoetológicos utilizados en el análisis de los gremios (ver texto)

- π = moldeado + rodaje del alimento; organismo grande
- σ = comportamiento como en π; organismo pequeño
- τ = moldeado del alimento en cámara subterránea, sin transporte a la superficie del suelo
- α = compactación del alimento en cámara subterránea, sin transporte a la superficie del suelo, ni moldeado; organismo pequeño
- β = comportamiento como en α; organismo grande
- δ = transporte del alimento a la superficie del suelo, sin moldeado ni verdadero rodaje; organismo grande.

Schema of eco-ethological patterns used in guild analysis (see text).

- π = food moulding and rolling; big organism
- σ = the same behaviour that π; small organism
- τ = food moulding in underground chamber; no carriage to ground surface
- α = food compacting in underground chamber; neither carriage to ground surface nor moulding; small organism
- β = the same behaviour that α; big organism
- δ = food carriage to ground surface, without neither moulding nor rolling; big organism.

TABLA I. Estructura de la muestra A (ver símbolos de los patrones ecoetológicos y biogeográficos en las figs. 1 y 3). Número de individuos por patrón: α: 786; β: 98; τ: 72; π: 225; σ: 356. PAN: 786; PAS: 478; PAW: 225; PAA: 48.

Structure of sample A (see symbols of eco-ethological and bio-geographical patterns in fig. 1, 3). Number of individuals by pattern: ...

Especie	Número individuos	Patrón ecoetológico	Patrón biogeográfico
Xus a	764	α	PAN
» b	22	α	»
Yus a	98	β	PAS
Zus a	72	τ	»
Wus a	27	π	PAW
Qus a	102	π	»
Kus a	260	σ	PAS
» b	48	σ	»
Hus a	31	σ	PAA
Eus a	17	σ	»
Dus a	96	π	PAW

TABLA II. Estructura de la muestra B (ver tab. I y figs. 1, 3). Los números de individuos por especie y por patrón ecoetológico corresponden a los de las muestras A y C. Número de individuos por patrón biogeográfico: PAS: 1.465; PAN: 72.

Structure of sample B (see tab. I and fig. 1, 3). Number of individuals by species and eco-ethological patterns corresponding to samples A and C. Number of individuals by biogeographical pattern: PAS, 1,465; PAN, 72.

Especie	Número individuos	Patrón ecoetológico	Patrón biogeográfico
Nus a	764	α	PAS
» b	22	α	»
Yus b	98	β	»
Ius a	72	τ	PAN
Tus a	27	π	PAS
» b	102	π	»
Kus a	260	σ	»
» b	48	σ	»
» c	31	σ	»
» d	17	σ	»
Vus a	96	π	»

TABLA III. Estructura de la muestra C (ver tab. I y figs. 1, 3). Los números de individuos por especie y por patrón ecoetológico corresponden a los de las muestras A y B. Número de individuos por patrón biogeográfico: PAS: 884; PAA: 428; PAW: 225.

Structure of sample C (see tab. I and fig. 1, 3). Number of individuals by species and eco-ethological patterns corresponding to samples A and B. Number of individuals by biogeographical pattern: PAS, 884; PAA, 428; PAW, 225.

<i>Especie</i>	<i>Número individuos</i>	<i>Patrón ecoetológico</i>	<i>Patrón biogeográfico</i>
Nus c	764	$\alpha$	PAS
» d	22	$\alpha$	»
Yus c	98	$\beta$	»
Pus a	72	$\tau$	PAA
Wus a	27	$\pi$	PAW
Qus b	102	$\pi$	»
Eus b	260	$\sigma$	PAA
» c	48	$\sigma$	»
Hus b	31	$\sigma$	»
» c	17	$\sigma$	»
Dus b	96	$\pi$	PAW

nes biogeográficos representados (fig. 3).

Es obvio que la fórmula de Shannon-Wiener (tab. IV) produce un mismo índice de  $\alpha$  biodiversidad, a pesar de las diferencias entre la estructura sistemática de los tres gremios, así como un mismo índice de diversidad de organización. Sin embargo, los índices de diversidad biogeográfica son diferentes para los tres gremios.

2) las tres muestras del segundo modelo (tabs. V, VI, VII), homólogas a las anteriores, varían en cuanto a número de especies y abundancia relativa, mientras corresponden en cuanto a patrones ecoetológicos y biogeográficos.

Del análisis de los datos, llevado a cabo de acuerdo al protocolo anterior (tab. VIII), resulta que la  $\alpha$  biodiversidad es máxima en E, menor en D y mucho menor en F. Sin embargo, tanto el índice de diversidad biogeográfica como el de diversidad de organización varían en manera diferente.

TABLA IV. Índices de Shannon-Wiener relativos a la primera serie de muestras considerada (ver tabs. I, II, III). H = índice clásico; eH = índice ecoetológico; bH = índice biogeográfico.

Shannon-Wiener index of the first sample series (see tab. I, II, III). H = classic index; eH = eco-ethological index; bH = bio-geographical index.

	<i>A</i>	<i>B</i>	<i>C</i>
H	2,42	2,42	2,42
eH	1,85	1,85	1,85
bH	1,58	0,29	1,39

## Discusión

Consideramos que lo anterior permite proponer un método para comparar el estudio ecológico, sincrónico, y el biogeográfico diacrónico de la biodiversidad, utilizando una misma herramienta de análisis y por ende, un único lenguaje.

Es patente que la aplicación de tal método al análisis de situaciones reales implica la acumulación previa de una gran cantidad de conocimiento, tanto filogenético, como biogeográfico. Sin embargo, consideramos que el enfoque que en forma preliminar se propone en este trabajo pueda contribuir a un análisis explícito, formal —y no puramente intuitivo— de varios problemas. En primer lugar, el de la importancia relativa de los factores históricos y ecológicos en el estudio comparativo de gremios homólogos en situaciones geográficas diferentes (HALFFTER, 1992: 32) y de su estructura (ZUNINO *et al.*, 1992: 46). De ahí, al estudio en términos de causas remotas de problemas de alcance mayor, como el de la convergencia entre ecosistemas separados en el espacio (ver p. ej. AA.VV., 1977; DI CASTRI, 1991) y el del origen de la redundancia funcional (MARGALEF, 1980; GRASSLE *et al.*, 1991; DI CASTRI & YOUNES, 1990; BARBAULT *et al.*, 1991), o sea, del supuesto exceso de riqueza específica que muchos ecosistemas aparentemente mues-

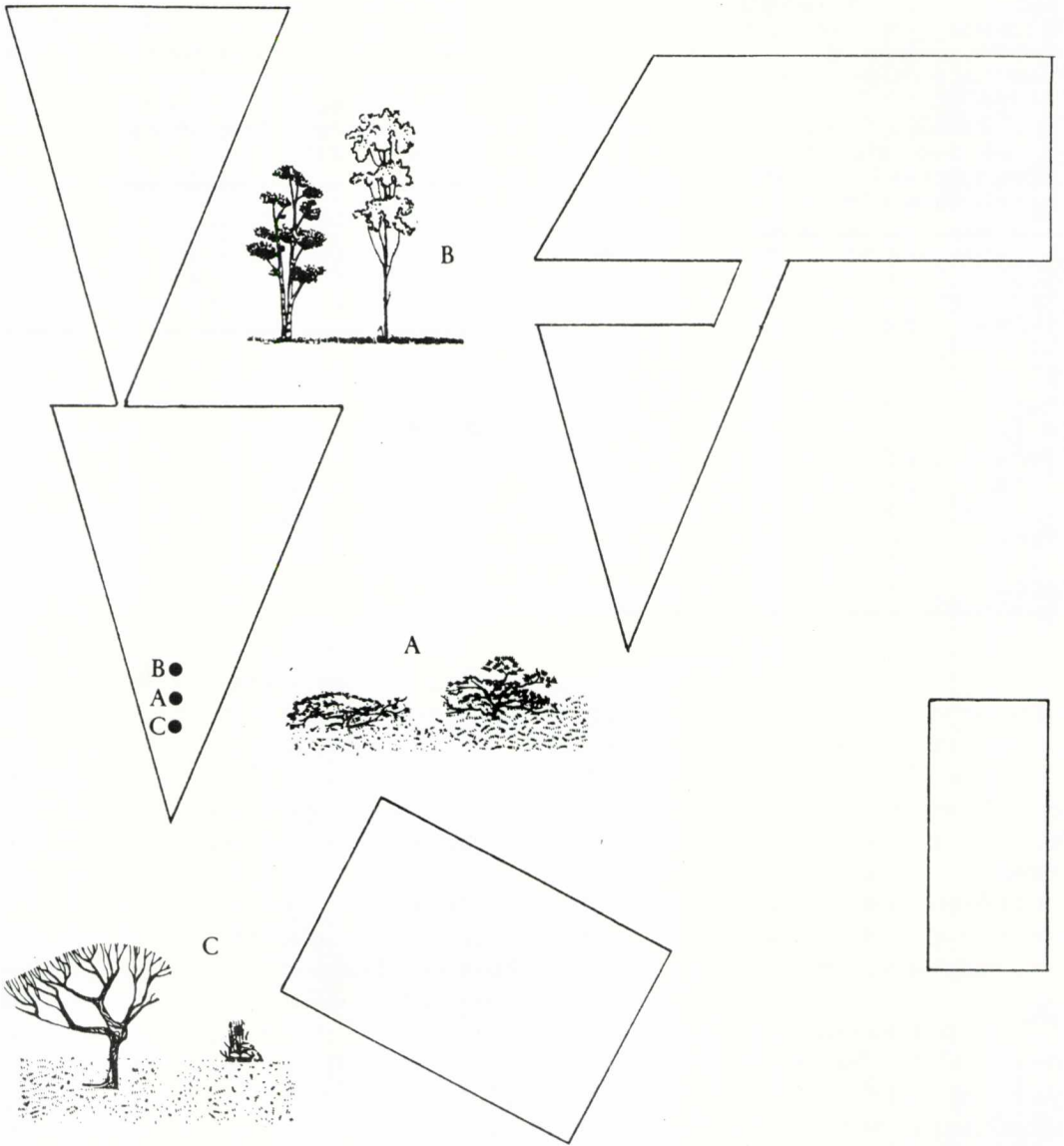


FIG. 2. Ubicación ecogeográfica de la primera serie de muestras consideradas. Eco-geographical location of first sample series.

TABLA V. Estructura de la muestra D (ver tab. I y figs. 1, 3). Número de individuos por patrón:  $\alpha$ : 123;  $\beta$ : 17;  $\tau$ : 50;  $\pi$ : 8;  $\sigma$ : 23;  $\delta$ : 6. PAN: 50; PAS: 177.

Structure of sample D (see tab. I and fig. 1, 3). Number of individuals by pattern:...

<i>Especie</i>	<i>Número individuos</i>	<i>Patrón ecoetológico</i>	<i>Patrón biogeográfico</i>
Xus a	45	$\alpha$	PAN
» b	5	$\alpha$	»
Nus a	30	$\alpha$	PAS
» b	6	$\alpha$	»
Jus a	32	$\alpha$	»
Dus a	2	$\alpha$	»
Dus a	3	$\alpha$	»
Yus a	15	$\beta$	»
» b	2	$\beta$	»
Zus a	7	$\tau$	»
» b	12	$\tau$	»
Fus a	6	$\tau$	»
Lus a	25	$\tau$	»
Tus a	8	$\pi$	»
Kus a	12	$\sigma$	»
» b	8	$\sigma$	»
» c	3	$\sigma$	»
Bus a	6	$\delta$	»

tran, con respecto a sus requerimientos de eficiencia biogeoquímica y funcional.

## Agradecimientos

Una versión preliminar de este trabajo fue presentada por invitación en ocasión de la Sessió Conjunta ICHN-SCB «Biodiversitat i patrimoni natural» (Barcelona, 13 a 15 de abril de 1993), gracias al apoyo que ambas instituciones brindaron al autor. La investigación básica se realizó con el apoyo del MURST (presupuestos 40 % y 60 %). El Dr. Maurizio Sarà del Istituto di Zoologia dell'Università di Palermo y la Profra. Estela Monteresino de la Universidad de Río Cuarto, Argentina (Investigador visitante del Istituto di Zoologia), así como la Dra. Marina Blas del Departamento de Biología Animal de la Universidad de Barcelona colaboraron en distintas etapas del trabajo. A todos mi más sincero agradecimiento.

TABLA VI. Estructura de la muestra E (ver tab. I y figs. 1, 3). Número de individuos por patrón:  $\alpha$ : 178;  $\beta$ : 31;  $\sigma$ : 123;  $\tau$ : 51;  $\pi$ : 17;  $\delta$ : 2. PAN: 103; PAS: 299.

Structure of sample E (see tab. I and fig. 1, 3). Number of individuals by pattern:...

<i>Especie</i>	<i>Número individuos</i>	<i>Patrón ecoetológico</i>	<i>Patrón biogeográfico</i>
Xus a	3	$\alpha$	PAN
» c	58	$\alpha$	»
» d	32	$\alpha$	»
» e	10	$\alpha$	»
Nus a	35	$\alpha$	PAS
Jus a	40	$\alpha$	»
Yus a	18	$\beta$	»
» c	3	$\beta$	»
Gus a	35	$\sigma$	»
Zus a	18	$\tau$	»
» c	6	$\tau$	»
» d	2	$\tau$	»
Aus a	10	$\beta$	»
Lus b	25	$\tau$	»
Tus a	5	$\pi$	»
Kus b	62	$\sigma$	»
» d	18	$\sigma$	»
» e	6	$\sigma$	»
» f	2	$\sigma$	»
Vus a	12	$\pi$	»
Bus a	2	$\delta$	»

TABLA VII. Estructura de la muestra F (ver tab. I y figs. 1, 3). Número de individuos por patrón:  $\alpha$ : 15;  $\mu$ : 91;  $\beta$ : 7;  $\tau$ : 10;  $\sigma$ : 48;  $\pi$ : 20. PAN: 12; PAW: 97; PAS: 79; PAA: 3.

Structure of sample D (see tab. I and fig. 1, 3). Number of individuals by pattern:...

<i>Especie</i>	<i>Número individuos</i>	<i>Patrón ecoetológico</i>	<i>Patrón biogeográfico</i>
Xus c	12	$\alpha$	PAN
Wus a	28	$\mu$	PAW
Qus a	63	$\mu$	»
Rus a	3	$\alpha$	»
Yus c	7	$\beta$	PAS
Zus a	7	$\tau$	»
» c	3	$\tau$	»
Kus b	33	$\sigma$	»
» d	12	$\sigma$	»
Vus a	17	$\pi$	»
Hus a	3	$\sigma$	PAA
Dus a	3	$\pi$	PAW

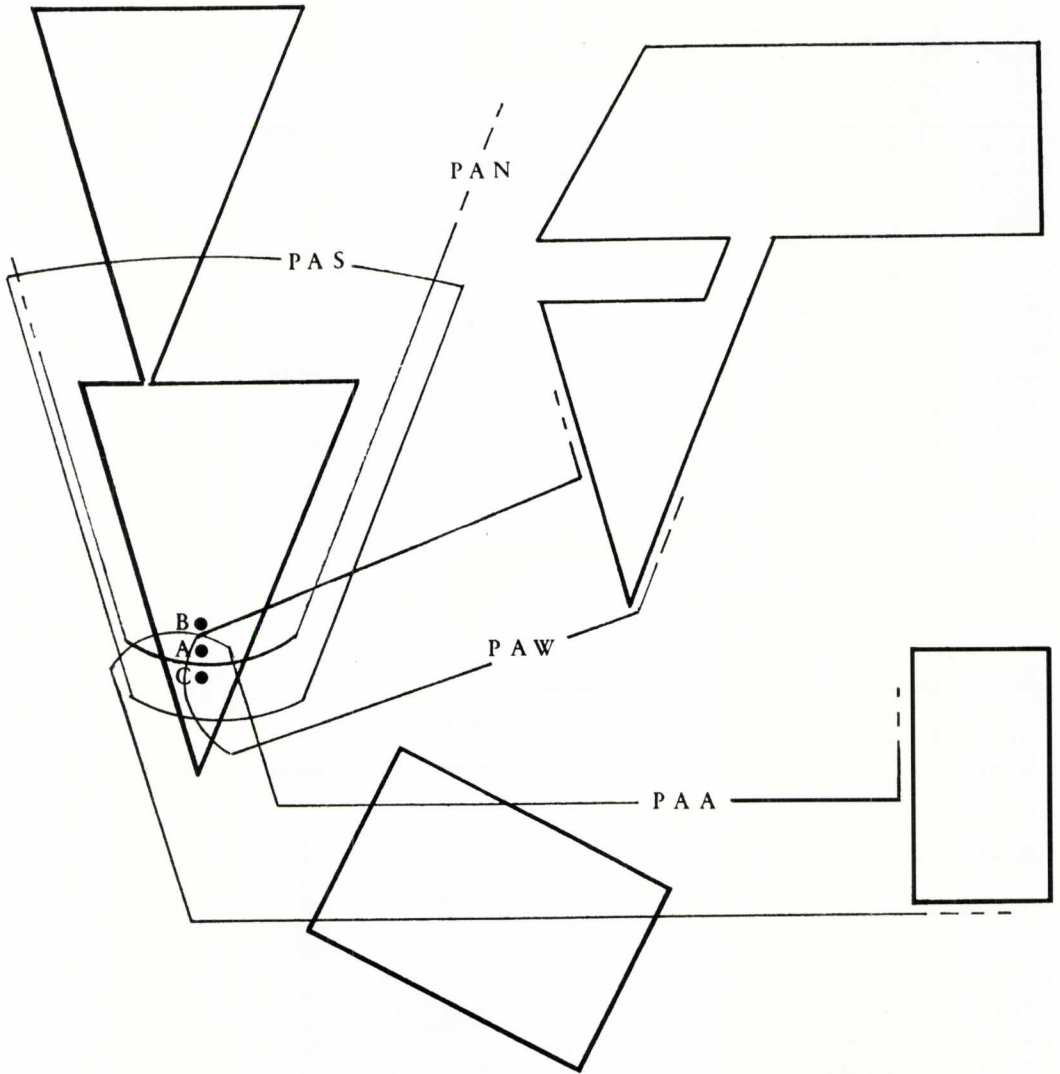


FIG. 3. Ubicación geográfica de la primera serie de muestras consideradas (A, B, C) y patrones biogeográficos involucrados (PAN, PAS, PAW, PAA).

Geographical location of firstly considered sample series (A, B, C), and geographical patterns involved (PAN, PAS, PAW, PAA).



TABLA VIII. Índices de Shannon-Wiener relativos a la segunda serie de muestras considerada (ver tabs. V, VI, VII). H = índice clásico; eH = índice ecoetológico; bH = índice biogeográfico.

Shannon-Wiener index relating to second samples series (see tab. V, VI, VII). H = classic index; eH = eco-ethological index; bH = bio-geographical index.

	D	E	F
H	3,59	3,76	2,89
eH	1,88	1,94	2,03
bH	0,76	0,83	1,33

## Bibliografía

- AA.VV. 1977. In *Convergent evolution in Chile and California. Mediterranean Ecosystems* (H.A. Mooney Ed.). Dowden, Hutchinson & Ross, Stroudsburg, Penn.
- AA.VV. 1993. Symbiosphere: ecological complexity for promoting biodiversity. In *Symbiosphere: Ecological Complexity for Promoting Biodiversity* (H. Kawanabe, T. Ohgushi, M. Higashi Eds.): 5-18. Biol. Internat., Spec. Iss., 29.
- BARBAULT, R., COLWELL, R.K., DIAS, B., HAWKSWORTH, D.L., HUSTON, M., LASERRE, P., STONE, D. & YOUNES, T. 1991. Conceptual framework and research issues for species diversity at the community level. In *From genes to ecosystems: a research agenda for biodiversity*. (O.T. Solbrig Ed.): 37-71. I.U.B.S. París.
- BORNEMISSZA, G.F. 1969. A new type of brood care observed in the dung beetle *Oniticellus cinctus* (Scarabaeidae). *Pedobiologia*, 223-225.9.
- CAMBEFORT, Y. 1991. Biogeography and Evolution. In *Dung Beetle Ecology*. (I. Hanski & Y. Cambefort Eds.): 51-67. Princeton Univ. Press, Princeton.
- CHALMERS, N. 1992. The role of scientific collections in the study and conservation of biodiversity. In *México ante los retos de la biodiversidad*. (J. Sarukhán & R. Dirzo eds.): 121-124. C.N.C.U.B., México.
- DI CASTRI, F. 1991. Ecosystem evolution and global change. In *Perspectives on biological complexity*. (O.T. Solbrig & G. Nicolis Eds.): 189-217. I.U.B.S. Monograph series, 6.
- DI CASTRI, F. & YOUNES, T. 1990. Ecosystem function of biological diversity. *Biol. Internat.*, Spec. Iss., 22, I.U.B.S., París.
- GRASSLE, J.F., LASERRE, P., MCINTYRE, A.D. & RAY, G.C. 1991. Marine Biodiversity and ecosystem function. *Biol. Internat.*, Spec. Iss., 23. I.U.B.S., París.
- HALFFTER, G. 1976. Distribución de los insectos en la Zona de Transición Mexicana. Relaciones con la entomofauna de Norteamérica. *Folia Entomol. Mex.*, 35: 1-64.
- HALFFTER, G. 1978. Un nuevo patrón de dispersión en la Zona de Transición Mexicana: el Mesoamericano de Montaña. *Folia Entomol. Mex.*, 39: 219-222.
- HALFFTER, G. 1992. Historical and ecological factors determining the geographical distribution of beetles (Coleoptera: Scarabaeidae: Scarabaeinae). *Biogeographia*, N.S., 15: 11-40.
- HALFFTER, G. & EDMONDS, W.D. 1982. The nesting behavior of Dung Beetles (Scarabaeini). An Ecological and evolutive approach. Inst. Ecología, México.
- HALFFTER, G. & EZCURRA, E. 1992. ¿Qué es la biodiversidad? In *La diversidad biológica de Iberoamérica*. (G. Halffter, Ed.): 3-24. *Acta Zool. Mex.*, Vol. esp., 1992.
- HALFFTER, G. & MATTHEWS, E.G. 1966. The natural history of Dung Beetles of the subfamily Scarabaeinae. *Folia ent. mex.*, 12-14: 1-312.
- MARGALEF, R. 1974. Ecología. Omega, Barcelona.
- MARGALEF, R. 1980. La Biosfera, entre la termodinámica y el juego. Omega, Barcelona.
- MAY, R.M. 1978. The evolution of ecological systems. *Scientific Am.*, 1978, Sept. Iss.: 118-133.
- PALESTRINI, C. & ZUNINO, M. 1988. L'Analisi delle Zone di Transizione: prospettive e problemi. *Biogeographia*, 12: 11-25.
- RABINOWITZ, D., CAIRNS, S., & DILLON, T. 1986. Seven kinds of rarity. In *Conservation biology*. (M.E. Soulé, Ed.): 182-204. Sinauer, Sunderland, Mass.
- SOLBRIG, O.T. 1991a. Biodiversity. Scientific issues and collaborative research proposals. *MAB Digest*, 8.
- SOLBRIG, O.T. 1991b. Ecosystem Complexity in Time and Space. In *Perspectives on Biological Complexity*. (O.T. Solbrig Ed.): 163-187. I.U.B.S. Monograph series, 6. I.B.U.S., París.
- ZUNINO, M. 1990. Antillean Scarabaeidae (Coleoptera): some problems of phylogenetic and geographic affinities. *Biogeographical aspects of insularity*. (Atti Convegni Lincei, 85): 715-727.
- ZUNINO, M. 1991. Food relocation Behaviour: a multivalent strategy of Coleoptera. In *Advances in Coleopterology*. (M. Zunino, X. Bellés & M. Blas, Eds.): 297-314. A.E.C., Barcelona.
- ZUNINO, M., BARBERO, E., PALESTRINI, C. & LUZZATTO, M. 1992. La taxocenosi a Scarabeidi coprofagi di un ambiente xerico: materiali per un'analisi biogeografica storico-causale. *Biogeographia*, 15: 41-47.
- ZUNINO, M. & PALESTRINI, C. 1986. El comportamiento telfágico de *Trypocopris pyrenaicus* (Charp.) adulto (Coleoptera Scarabaeoidea: Geotrupidae). *Graellsia*, 42: 205-216.