

**SOCIEDAD ARGENTINA DE BOTÁNICA**

Comisión Directiva

- Presidente:* Ing. Agr. Roberto D. Tortosa  
*Vicepresidente:* Dr. Elías R. De la Sota  
*Secretaria:* Dra. Nora Maidana  
*Tesorero:* Lic. Gustavo Delucchi  
*Protesorera:* Ing. Agr. Ana María Faggi  
*Secretaria de actas:* Ing. Agr. Adriana Bartoli  
*Vocales Titulares:* Dra. Angélica Arambarri, Lic. Leonor Cusato, Ing. Agr. María del Carmen Menéndez Sevillano, Dra. Anna Peretti, Dra. Silvia Sala, Dra. Estrella Urtubey.  
*Vocales Suplentes:* Lic. Sandra Aliscioni, Ing. Agr. Sara Alonso, Dr. Carlos Naranjo, Dra. Nuncia Tur.  
*Revisores de Cuentas:* Ing. Agr. Ana D'Ambrogio, Ing. Agr. Ana María Miente Alzogaray.

SOCIEDAD ARGENTINA DE BOTÁNICA  
Facultad de Agronomía de la Universidad de Buenos Aires  
Cátedra de Botánica Agrícola  
Av. San Martín 4453 - 1417 Buenos Aires, Argentina.  
Tel. 4524-8069/8096  
E mail: [tortosa@ifeva.edu.ar](mailto:tortosa@ifeva.edu.ar)

DISEÑO DE PORTADA: Marco Pabón Saffores

*Para Sergio con el  
finesse objeto de siempre*

**INTRODUCCIÓN A LA TEORÍA Y  
PRÁCTICA DE LA  
BIOGEOGRAFÍA HISTÓRICA**

*por*  
Jorge V. Crisci, Liliana Katinas y Paula Posadas

Museo de La Plata

**SOCIEDAD ARGENTINA DE BOTÁNICA**

Buenos Aires - 2000

# PRIMERA EDICIÓN

Abril de 2000

Sergio Rojo

“Nosotros (la indivisa divinidad que opera en nosotros) hemos soñado el mundo. Lo hemos soñado resistente, misterioso, visible, ubicuo en el espacio y firme en el tiempo; pero hemos consentido en su arquitectura tenues y eternos intersticios de sinrazón para saber que es falso”

*Jorge Luis Borges  
Avatares de la tortuga*

Queda hecho el depósito que marca la ley 11.723.  
Reservados todos los derechos. Prohibida la reproducción o uso tanto en español como en cualquier otro idioma, en todo o en parte, por ningún medio mecánico o electrónico, para uso público o privado, sin la previa autorización por escrito del autor y la editorial.  
Copyright (c) 2000 – ISBN 987-97012-4-0

Impreso en la Argentina – Printed in Argentine



SOCIEDAD ARGENTINA DE BOTÁNICA

# ÍNDICE

<b>PREFACIO</b>	I
<b>I- LA BIOGEOGRAFÍA HISTÓRICA: DEFINICIÓN, CONCEPTOS Y CIRCUNSTANCIAS</b>	1
DEFINICIÓN Y CONCEPTOS	2
EL PERÍODO	3
FUERZAS EXTERNAS	4
FUERZAS INTERNAS	5
<b>II- ANÁLISIS ESPACIAL</b>	7
DISTRIBUCIÓN EN EL ESPACIO	8
PROCESOS EN EL ESPACIO-TIEMPO	8
RETRODICCIÓN	11
<b>III- TAXONOMÍA DE LOS MÉTODOS</b>	13
PERSPECTIVAS	13
<b>IV- ÁREAS DE DISTRIBUCIÓN Y ÁREAS DE ENDEMISMO</b>	19
ÁREAS DE DISTRIBUCIÓN	19
ÁREAS DE ENDEMISMO	21
DEFINICIÓN	23
DELIMITACIÓN	24
ÁREAS DE ENDEMISMO: ¿GRANDES O PEQUEÑAS?	27
<b>V- CENTRO DE ORIGEN Y DISPERSIÓN</b>	28
CONCEPTO DE CENTRO DE ORIGEN	29
LA DISPERSIÓN DE LOS MAMÍFEROS EN AMÉRICA DEL SUR	31
<b>VI- BIOGEOGRAFÍA FILOGENÉTICA</b>	34
REGLAS BÁSICAS	34
LOS CARÁBIDOS DE AUSTRALASIA	36
<b>VII- ÁREAS ANCESTRALES</b>	38
OPTIMIZACIÓN DE CAMIN & SOKAL	38
OPTIMIZACIÓN DE FITCH	41
OPTIMIZACIÓN DE FITCH CON PESADO	43
ÁREAS ANCESTRALES DE <i>MOSCHARIA</i> Y <i>POLYACHYRUS</i> (ASTERACEAE)	45
<b>VIII- PANBIOGEOGRAFÍA</b>	48
ANÁLISIS DE TRAZOS	49
COMPATIBILIDAD DE TRAZOS	54
PANBIOGEOGRAFÍA DE LA SUBREGIÓN ANDINA	55

<b>IX-</b>	<b>BIOGEOGRAFÍA CLADÍSTICA</b>	59	<b>XV-</b>	<b>EL FUTURO: UN MARCO CONCEPTUAL</b>	132
	ANÁLISIS DE LOS COMPONENTES	63		<b>EPÍLOGO</b>	135
	SIMPLICIDAD CUANTITATIVA	65		<b>AGRADECIMIENTOS</b>	136
	ENUNCIADOS DE TRES ÁREAS	65		<b>APÉNDICE 1</b>	
	SUBÁRBOLES SIN PARALOGÍA	68		FILOGENIA	137
	MÉTODO INTEGRADO	71		<b>APÉNDICE 2</b>	
	COMPARACIÓN ENTRE LOS MÉTODOS	72		PROGRAMAS DE COMPUTACIÓN EN	
	BIOGEOGRAFÍA CLADÍSTICA DEL SUR DE			BIOGEOGRAFÍA HISTÓRICA	143
	AMÉRICA DEL SUR	73		<b>GLOSARIO</b>	150
<b>X-</b>	<b>ANÁLISIS DE SIMPLICIDAD DE ENDEMISMOS</b>	76		<b>BIBLIOGRAFÍA</b>	157
	PAE BASADO EN LOCALIDADES	77			
	PAE BASADO EN ÁREAS DE ENDEMISMO	78			
	PAE BASADO EN CUADRÍCULAS	80			
	PAE EN LA SUBREGIÓN ANDINA	82			
	PAE EN CHILE CENTRAL	87			
<b>XI-</b>	<b>MÉTODOS BASADOS EN EVENTOS</b>	91			
	ÁRBOLES RECONCILIADOS O				
	MÁXIMA COESPECIACIÓN (MC)	93			
	MATRIZ BIDIMENSIONAL DE COSTOS COEVOLUTIVOS	99			
	ANÁLISIS DE DISPERSIÓN-VICARIANCIA (DIVA)	102			
	JUNGLES	105			
	MÉTODO COMBINADO	106			
	EL PROBLEMA DE LA METRICIDAD	106			
	MÉTODO COMBINADO EN LA PROVINCIA				
	SUBANTÁRTICA	107			
<b>XII-</b>	<b>FILOGEOGRAFÍA</b>	111			
	HIPÓTESIS FILOGEOGRÁFICAS	114			
	FILOGEOGRAFÍA DE LAS TORTUGAS EN EL				
	SUDESTE DE LOS ESTADOS UNIDOS DE AMÉRICA	115			
<b>XIII-</b>	<b>BIOGEOGRAFÍA EXPERIMENTAL</b>	118			
	UN MODELO BIOGEOGRÁFICO	119			
<b>XIV-</b>	<b>BIOGEOGRAFÍA, BIODIVERSIDAD Y</b>				
	<b>CONSERVACIÓN</b>	122			
	BIOGEOGRAFÍA Y CONSERVACIÓN	123			
	MÉTODOS DE LA BIOGEOGRAFÍA HISTÓRICA				
	APLICADOS A LA CONSERVACIÓN	125			
	NODOS PANBIOGEOGRÁFICOS EN LA				
	SUBREGIÓN ANDINA	126			
	PAE EN TIERRA DEL FUEGO	127			

## PREFACIO

En un ensayo titulado “The Voice of Poetry in the conversation of Mankind”, Michael Oakeshott (1959) desarrolla la noción del conocimiento como una construcción social, que es una propiedad de la comunidad y que es el resultado de nuestra habilidad para participar de una inagotable conversación. Según Oakeshott, como seres humanos civilizados somos herederos, no de una investigación acerca de nosotros mismos o del mundo, ni de una acumulación de información, sino de una conversación que comenzó en los albores de la humanidad y que se hizo más compleja con el correr de los siglos. Es una conversación que tiene lugar en público y dentro de nosotros mismos.

Desde este punto de vista, la educación, propiamente dicha, es una iniciación en la habilidad para participar de esta conversación, en la cual aprendemos a reconocer las voces, a distinguir los momentos para expresarnos, y en la que adquirimos los hábitos intelectuales y morales apropiados para conversar. Y es esta conversación la que, al final, da sentido y carácter a cada actividad y expresión humana.

Para Oakeshott, cada voz es el reflejo de una actividad humana que comenzó sin una idea previa de su destino, pero que en el curso de su desarrollo adquirió por sí misma un carácter específico y una forma propia de expresarse y dentro de cada expresión la modulación es discernible.

Entre las voces de la biología, recientemente, la biogeografía histórica ha adquirido o ha comenzado a adquirir una auténtica voz y un lenguaje propio.

La propuesta para este libro es considerar la voz de la biogeografía histórica, sus diferentes tonos de expresión, su manera de hablar, su modulación y su forma de pensamiento, y proponemos, además, escucharla en el relato de historias de América del Sur.

Escuchar la voz de la biogeografía histórica en un país de América del Sur y con ejemplos empíricos de este subcontinente, es un retorno al nacimiento de la teoría evolutiva ya que el mismo

Darwin, en 1859, en el primer párrafo de su libro “El origen de las especies” señaló:

*Viajaba yo a bordo del buque de guerra inglés Beagle, en mi carácter de naturalista, cuando me llamaron mucho la atención ciertos hechos que observé en la distribución de los seres orgánicos que habitan la América del Sur, y en las relaciones geológicas de los actuales habitantes del continente con los antiguos. Estos hechos, como se verá en los últimos capítulos de este volumen, parecen arrojar alguna luz sobre el origen de las especies...*

Hoy como en los tiempos de Darwin la distribución de los seres vivos es una fuente inagotable de luz sobre la historia de la vida sobre la tierra. Por otra parte, el estudio de la historia de esas distribuciones –la biogeografía histórica– atraviesa una extraordinaria revolución que incluye sus fundamentos, sus conceptos básicos, sus métodos y sus relaciones con otras disciplinas de la biología comparada. Por todo ello nos ha parecido justificada la publicación de una introducción a la teoría y práctica de la biogeografía histórica.

Este libro explica e ilustra los fundamentos de la biogeografía histórica y sus métodos, de manera que puedan ser comprendidos y practicados por estudiantes e investigadores. Para lograr estos objetivos discutiremos la distinción entre la biogeografía histórica y la biogeografía ecológica, las definiciones, los conceptos básicos de la biogeografía histórica y las fuerzas que dan forma al estado actual de la disciplina (capítulo I), aplicaremos la moderna disciplina del análisis espacial a la biogeografía histórica (capítulo II), estableceremos una taxonomía de los enfoques actualmente utilizados (capítulo III), discutiremos los conceptos de áreas de distribución y áreas de endemismo (capítulo IV), describiremos los distintos enfoques e ilustraremos a la mayoría de ellos con aplicaciones empíricas (capítulos V-XIII), estableceremos la relación entre biogeografía, biodiversidad y conservación (capítulo XIV) para finalmente echar una mirada al futuro de la biogeografía histórica (capítulo XV). Un epílogo, un apéndice sobre filogenia, un apéndice

sobre programas de computación para biogeografía histórica, un glosario y una amplia y actualizada bibliografía completan esta obra.

Es verosímil que nuestra presentación contenga observaciones que hayan sido enunciadas alguna vez, incluso es posible muchas veces. La discusión de su novedad nos interesa menos que la de su posible verdad.

Este libro está dirigido en principio a los biólogos y a los estudiantes de biología. Pero entre sus posibles lectores se ha considerado a investigadores de otros campos, como la geología o la geografía, ya que la asombrosa complejidad de la biogeografía se toca con muchas disciplinas ajenas a la biología.



## CAPÍTULO I

### LA BIOGEOGRAFÍA HISTÓRICA: DEFINICIÓN, CONCEPTOS Y CIRCUNSTANCIAS

La asombrosa y fascinante diversidad de criaturas que pueblan el universo de los seres vivos, sugiere con su esplendor, fecundidad y exuberancia, la existencia de una variedad infinita de formas singulares, sin un orden aparente. No obstante, una mirada más detenida nos permite descubrir que los seres vivos llevan su historia escrita en sí mismos. La mariposa, la orquídea, la fuchsia, se mueven en el tiempo seguidas por su sombra. Ningún ser camina por la tierra sin imprimir en ella y en sí mismo la huella de su paso. Y es al escuchar las historias que los fenómenos singulares de la diversidad biológica nos relatan, que descubrimos una trama que conecta a todas las sombras. Es tarea de la biología comparada el estudio de la diversidad biológica y el planteamiento de hipótesis respecto a esa trama u orden aparente.

Todo programa de investigación productivo se caracteriza por un tema central o metáfora que provee el basamento donde echan raíces las teorías (Haraway, 1976). Estas metáforas cumplen una función explicativa y actúan como puente entre lo abstracto y el mundo real (Hesse, 1966). En la última década una metáfora creada por el botánico italiano León Croizat (1964), ha sido el tema unificador de la biología comparada y es aquella que visualiza la diversidad biológica como un hecho histórico que transcurre en tres dimensiones: forma, espacio y tiempo.

De esta manera, la diversidad biológica es comprendida como el resultado de la historia de la vida sobre la tierra, expresada en los cambios de la forma a través del espacio y el tiempo. Vale aclarar que el término *forma* se refiere no sólo a los atributos morfológicos sino a todos los tipos de caracteres (incluso los moleculares) que presentan los seres vivos.

La sistemática es la disciplina de la biología comparada que pone su énfasis en la forma, la paleontología y la embriología en el

tiempo y, finalmente, la biogeografía es aquella que lo hace en el espacio.

### Definición y conceptos

La biogeografía puede ser simple de definir – el estudio de las distribuciones geográficas de los seres vivos – pero esa aparente simplicidad oculta una gran complejidad. La biogeografía trasciende las disciplinas clásicas e incluye a temáticas como la geología, la geografía y la biología. No sorprende, por lo tanto, que la biogeografía signifique cosas diferentes para diferentes investigadores.

Por conveniencia, los biogeógrafos han reconocido dos tradiciones dentro de la investigación biogeográfica: la biogeografía ecológica y la biogeografía histórica.

El botánico suizo Agustín P. de Candolle (1820) fue el primero en distinguir estas dos tradiciones. De acuerdo con Candolle, las explicaciones para la biogeografía ecológica dependen de causas físicas que se hallan actuando en el tiempo presente, en tanto que las explicaciones para la biogeografía histórica dependen de causas que existían en el pasado.

Así, la biogeografía ecológica (Cox & Moore, 1993) se ocupa de cómo los procesos ecológicos, que suceden en escalas cortas de tiempo, actúan sobre los patrones de distribución de los seres vivos; mientras que la biogeografía histórica se ocupa de cómo aquellos procesos (e.g., evolutivos, tectónicos, etc.), que suceden en una gran escala de tiempo, a través de millones de años, afectan a dichos patrones. Algunos autores colocan entre lo ecológico y lo histórico el estudio de los efectos biogeográficos de las glaciaciones pleistocénicas (Myers & Giller, 1988).

Teorías, hipótesis y modelos han sido propuestos dentro de cada una de estas dos tradiciones, pero lamentablemente con poca interacción entre ellas. Esta falta de comunicación refleja el predominio en el pasado de métodos biogeográficos narrativos más que analíticos. Los métodos narrativos permiten a los autores que los aplican basar sus conclusiones en creencias más que en rigurosas inferencias. Cuando se aplican métodos analíticos en biogeografía, se

descubre que los patrones de distribución geográfica de los organismos no son el efecto de un solo tipo de causa ya sea ésta ecológica o histórica. La división actual entre biogeografía ecológica e histórica es coyuntural y es muy posible que en el futuro puedan ser reunidas en un mismo programa de investigación. La presentación que en este libro hacemos de la biogeografía histórica esperamos sirva para dar un paso adelante en dirección de esa muy necesitada síntesis.

### El período

Siempre resulta útil el discernir las circunstancias de nuestro tiempo y, mediante el conocimiento de sus requerimientos, ajustar nuestra posición en ellas. Miremos a nuestro alrededor por un momento, en la perpleja escena donde nos hallamos. Quizá en una inspección más profunda, algo de esta perplejidad desaparecerá, algunos de sus caracteres más distintivos y sus tendencias más profundas se nos revelarán más claramente; con lo cual nuestras relaciones con el presente y nuestros objetivos también se harán más claros.

Si se nos pidiera caracterizar el presente de la biogeografía histórica con una sola frase, la que probablemente mejor lo representaría es el primer párrafo de "Historia de dos ciudades" de Charles Dickens (1859):

*Era el mejor de los tiempos, era el peor de los tiempos, era la edad de la sabiduría, era la edad de la locura, era la época de la credulidad, era la época de la incredulidad, era la estación de la Luz, era la estación de la Oscuridad, era la primavera de la esperanza, era el invierno de la desesperanza, teníamos todo por delante, no teníamos nada por delante, todos íbamos directo al Cielo, todos íbamos directo al otro lado – en suma, el período era tan parecido al presente período, que algunas de sus autoridades más ruidosas insistieron en recibirlo, para bien o para mal, en el grado superlativo de su sola comparación.*

Sin duda resultará provechoso tratar de identificar las fuerzas externas e internas que están moldeando este presente de la biogeografía histórica.

### Fuerzas externas

Tres fuerzas externas a la biogeografía histórica influyen sobre el presente de esta disciplina: la tectónica de placas como el paradigma dominante en las geociencias, la cladística como el lenguaje básico de la biología comparada y la percepción que los biólogos tienen de la biogeografía.

*La tectónica de placas como el paradigma dominante en las geociencias:* La estabilidad geográfica fue la gran premisa durante la mayor parte del siglo XX. Fue una premisa heredada del siglo anterior y de las actividades de los primeros biogeógrafos (Nelson & Platnick, 1984). Alfred Wegener en 1915 fue el primero en proponer la idea del movimiento de los continentes. Dado que el mecanismo específico propuesto por Wegener para explicar dicho movimiento no era viable, su teoría cayó en descrédito para la gran mayoría de geólogos y biólogos de la época. A comienzos de la década de 1960, apareció nueva evidencia sobre un mecanismo capaz de explicar la deriva de las masas continentales y la evolución de la corteza terrestre, generando un modelo científico a partir del cual surgió la tectónica de placas, una teoría hoy muy difundida en las geociencias (Condie, 1997).

Las consecuencias biogeográficas del movimiento de los continentes son enormes. La disposición de las tierras continentales y de las islas y la apertura y cierre de las plataformas marinas y oceánicas iniciadas por estos movimientos han afectado profundamente la distribución y la historia de los organismos. Por ello, estas ideas provenientes de la geología han tenido una fuerte influencia en la biogeografía, que se refleja en la frase del botánico italiano León Croizat (1964): *la Tierra y la vida evolucionan juntas*.

*La cladística como el lenguaje básico de la biología comparada:* Los cladogramas que resultan de la aplicación del cladismo (Nelson & Platnick, 1981; Goloboff, 1998; Schuh, 2000) se han transformado en un lenguaje poderoso para comunicar un sistema de relaciones a otros biólogos (Morrone *et al.*, 1992; Crisci, 1992, 1998a; Crisci & Katinas, 1997; Katinas & Crisci, 1999). Biológica e históricamente las relaciones filogenéticas entre los taxones y su distribución geográfica se hallan íntimamente ligadas. Los nodos de un cladograma son potencialmente informativos sobre la historia de la distribución de los organismos y sobre las relaciones entre las áreas geográficas que ellos ocupan (Crisci, 1998b). Por esta razón, el cladismo y su extraordinario desarrollo en los últimos 30 años están jugando un papel crucial en la situación actual de la biogeografía histórica. Por otro lado, el uso creciente de métodos cladísticos cuantitativos y de hipótesis contrastables estadísticamente obliga a los biogeógrafos a una formulación más precisa de sus métodos (ver apéndice 1).

*La percepción que los biólogos tienen de la biogeografía:* La biogeografía (como un todo, no sólo la biogeografía histórica) es percibida por la mayoría de los biólogos como una rara disciplina. Su extraordinaria complejidad y su diversidad de enfoques hacen de la biogeografía una suerte de efecto secundario no deseado de la biología.

Tal como lo expresó Nelson (1978), en general no hay institutos de biogeografía; no hay departamentos de biogeografía. No hay biogeógrafos profesionales – no hay profesores, ni curadores de biogeografía. Pareciera tener pocas tradiciones. Pareciera tener pocos voceros con autoridad.

### Fuerzas internas

Internamente, las fuerzas que están moldeando el presente de la biogeografía histórica son: la proliferación de enfoques (Crisci & Morrone, 1992a) que compiten entre sí (*e.g.*, ecología vs. historia; panbiogeografía vs. biogeografía cladística; métodos que se basan en

procesos vs. métodos que se basan en patrones); y el recurrir a la filosofía y debatir sobre los fundamentos (e.g., las concepciones del espacio: espacio absoluto vs. espacio relativo).

Una revolución en ciencia se puede reconocer cuando viejos términos adquieren nuevos significados, y por un incremento en el uso de la filosofía por parte de sus practicantes (Heisenberg, 1958). La biogeografía histórica está claramente en el medio de una revolución y esto es evidente en el hecho que de las 30 técnicas que se usan actualmente en biogeografía histórica, 23 (el 76%) se han propuesto en los últimos 12 años. Además, sólo durante el transcurso de 1999, se han publicado dos excelentes libros sobre enfoques que compiten entre sí: *Panbiogeography* (Craw et al., 1999) y *Cladistic Biogeography* (Humphries & Parenti, 1999). Esta revolución es el reflejo de una disciplina activa y saludable, pero por sobre todo, es el presagio de grandes cambios como puede predecirse de la siguiente frase de Kuhn (1970) cuando describe el nacimiento de un nuevo paradigma científico:

*La proliferación de enfoques que compiten entre sí, la voluntad de intentarlo todo, la expresión del descontento, el recurrir a la filosofía y el debatir sobre los fundamentos, todos estos son síntomas de una transición desde una investigación normal hacia una investigación extraordinaria.*



## CAPÍTULO II

### ANÁLISIS ESPACIAL

El análisis espacial es el estudio de fenómenos que se manifiestan en el espacio. Trata de modelos formales de organización espacial y asume un conocimiento de las distribuciones en el espacio y de los procesos en el espacio-tiempo (Gatrell, 1983). El análisis espacial incluye el estudio de tres temas interrelacionados:

- Distribución en el espacio.
- Procesos en el espacio-tiempo.
- Predicciones y retrodicciones.

Por distribución en el espacio se entiende el patrón de localización de los objetos en estudio. El estudio de los procesos en el espacio-tiempo se refiere a cómo las distribuciones de los objetos en el espacio se modifican por el movimiento o por la interacción espacial. Las predicciones y retrodicciones en el espacio buscan predecir futuras distribuciones (predicciones) y establecer, sobre la base de la evidencia actual, cómo fueron las distribuciones en el pasado (retroediciones). Las predicciones y retroediciones se pueden hacer con o sin un conocimiento detallado de los procesos en el espacio-tiempo. Así, por ejemplo, en la biogeografía histórica podemos observar que numerosas técnicas utilizan los patrones actuales de distribución para inferir las distribuciones pasadas, sin considerar en el análisis los procesos que actúan como supuestos de la metodología.

Estos tres temas pueden aplicarse a la biogeografía histórica: la distribución espacial es la distribución de los organismos en el espacio geográfico, los procesos en el espacio-tiempo son los eventos que pueden modificar la distribución de los organismos en el espacio geográfico y la retrodicción (la predicción no se utiliza en biogeografía histórica) es la posibilidad de determinar los eventos biogeográficos del pasado de acuerdo con las observaciones realizadas en el presente. Estos tres temas se discutirán muy brevemente.

### Distribución en el espacio

Nadie puede negar el valor que tiene para la biogeografía la distribución de los organismos en el espacio, pero desafortunadamente, la mayoría de los libros sobre biogeografía enfatizan el concepto de ecosistema en lugar del concepto de espacio. Recientemente, ha habido un intento (Craw *et al.*, 1999) para reintroducir y reenfatar la importancia de la dimensión geográfica para nuestra comprensión de los patrones y procesos evolutivos. Este intento, sobre la base de un enfoque denominado panbiogeografía, tiene dos puntos importantes para la biogeografía: 1) obliga a concentrarse en el papel de la localidad y del lugar en la historia de la vida, y 2) considera que una comprensión de la localidad es una condición fundamental para cualquier análisis adecuado de la biogeografía histórica. En resumen, el enfoque panbiogeográfico reafirma la importancia de la distribución en el espacio para cualquier intento de comprensión de la historia de la vida sobre la Tierra.

### Procesos en el espacio-tiempo

Los biogeógrafos han identificado tres procesos diferentes en el espacio-tiempo que pueden modificar la distribución espacial de los organismos:

- Extinciones.
- Dispersiones.
- Vicariancia.

La extinción – la muerte de todos los individuos de una población local, de una especie o de un taxón de rango mayor – ha sido aceptada por los biogeógrafos sin ninguna controversia. Este no es el caso de los otros dos procesos, dispersión y vicariancia, que han sido considerados por mucho tiempo como dos explicaciones que compiten entre sí al analizar la distribución geográfica de los organismos. Esta competencia aparece con claridad meridiana cada vez que un biogeógrafo trata de explicar una distribución disyunta,

como por ejemplo la que muestran las especies del género *Nothofagus* (familia Nothofagaceae). Así surgen dos explicaciones excluyentes, o su ancestro común estaba originalmente en una de las áreas y luego se dispersó hacia las otras áreas, donde los descendientes sobreviven hoy, o su ancestro estaba originalmente ampliamente distribuido en áreas mayores las cuales se fragmentaron, y sus descendientes sobreviven hoy en esas áreas fragmentadas. Estas explicaciones históricas se denominan dispersión y vicariancia, respectivamente (Nelson & Platnick, 1984).

En las explicaciones a través de la dispersión, el rango de la población ancestral estaba limitado por una barrera, la cual fue atravesada por algunos de sus miembros. Si ellos colonizan la nueva área y permanecen aislados de la población original, se diferenciarán eventualmente en un nuevo taxón. En la dispersión la barrera es más antigua que la disyunción. En las explicaciones a través de la vicariancia, la población ancestral se dividió en dos subpoblaciones por el desarrollo de barreras que sus miembros no pueden atravesar. En la vicariancia, la aparición de la barrera causa la disyunción, de modo que la barrera no puede ser más antigua que la disyunción (Fig. II-1).

Por siglos la dispersión fue la explicación dominante para la distribución de los organismos, sobre la base de una estricta adherencia al concepto geológico de la estabilidad de los continentes. Un zoólogo, René Jeannel (1942) y dos botánicos, Stanley Cain (1944) y Léon Croizat (1958) estuvieron entre los primeros científicos en poner en tela de juicio la explicación dispersalista como el único proceso en la biogeografía y en promover la vicariancia como un proceso fundamental. Actualmente, ambos fenómenos se consideran igualmente importantes y probables de suceder.

La vicariancia puede subdividirse, a su vez, en tres tipos de eventos:

1. Eventos de vicariancia seguidos de especiación (este proceso produce especies hermanas en áreas hermanas).

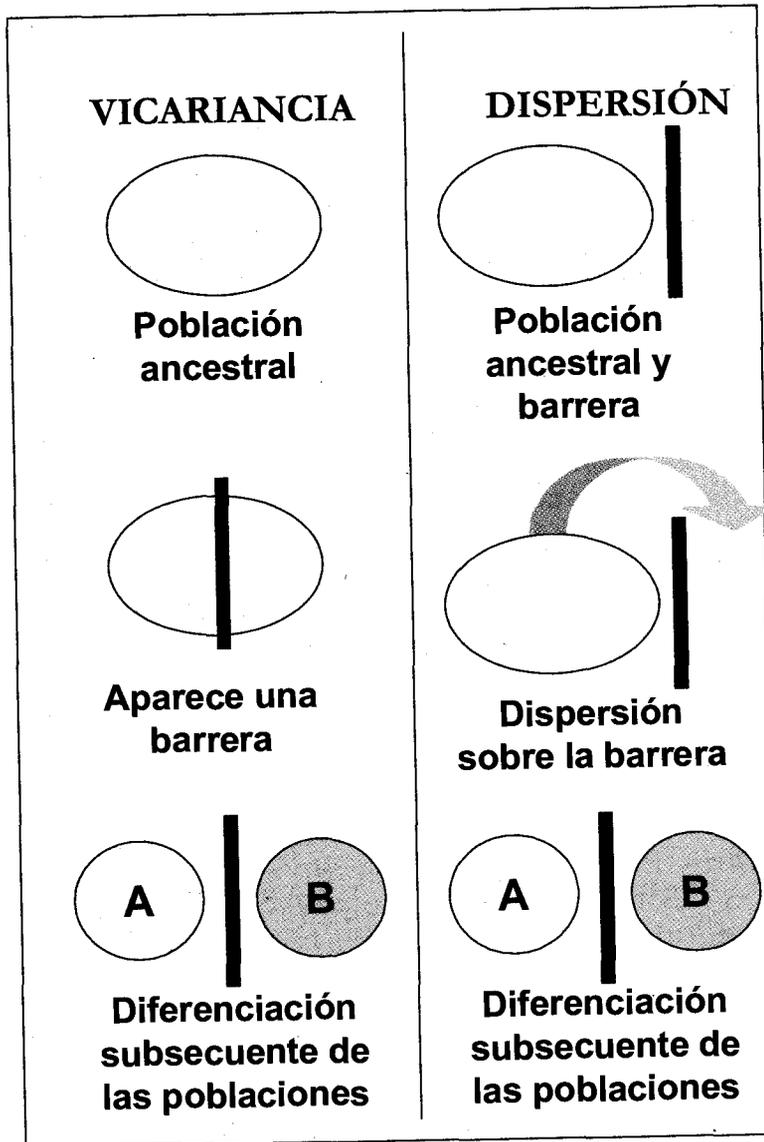


Fig. II-1. Explicaciones históricas, vicariancia y dispersión, de la distribución disyunta de dos taxones.

- Eventos de vicariancia seguidos de especiación, pero que se producen *a posteriori* de un evento previo de especiación que fue independiente de la vicariancia del área (este proceso lleva a la paralogía geográfica también denominada linajes múltiples, simpatria o redundancia; Fig. II-2).
- Eventos de vicariancia sin especiación (este proceso produce una especie ampliamente distribuida).

Recientemente, Ronquist (1997a) ha sugerido la necesidad de separar la dispersión en dos tipos de eventos. De acuerdo con este autor, la dispersión en respuesta a la desaparición de una barrera previa de dispersión (dispersión predecible) debería ser separada de la colonización al azar de áreas disyuntas donde la barrera es atravesada activamente (dispersión al azar).

### Retrodicción

La reconstrucción en la biogeografía histórica de los eventos biogeográficos del pasado puede hacerse desde tres perspectivas diferentes que se relacionan a tres objetivos diferentes:

- La reconstrucción de la historia de la distribución de grupos individuales (biogeografía del taxón).
- La reconstrucción de la historia de las áreas de endemismo (búsqueda de relaciones entre las áreas, o biogeografía del área).
- La reconstrucción de la historia de la distribución de las biotas (búsqueda de la homología espacial).

Lamentablemente estos objetivos diferentes son a menudo confundidos en los tratamientos de la biogeografía histórica. Por ello no es raro encontrar un intento de reconstruir la historia biogeográfica de un taxón enmascarado como la reconstrucción de la historia de las áreas de endemismo. En el capítulo III intentaremos, entre otros objetivos, clarificar esta situación en los distintos enfoques propuestos.

**PARALOGÍA GEOGRÁFICA**

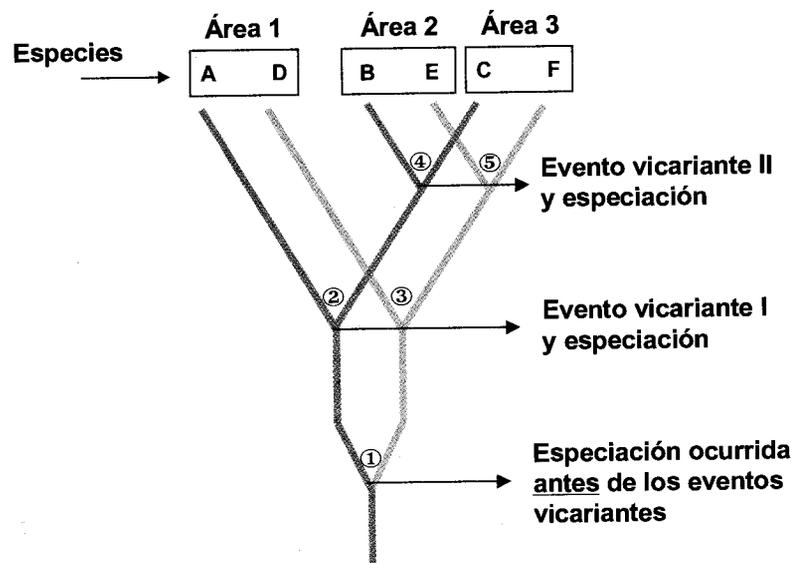
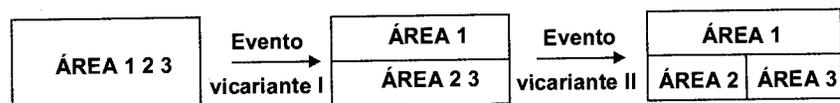


Fig. II-2. Paralogía geográfica como resultado de un evento de especiación (①) independiente de la vicariancia del área. Dos eventos de especiación subsecuente (②, ③) están relacionados con el evento vicariante I y dos eventos de especiación subsecuente (④, ⑤) están relacionados con el evento vicariante II. Especies A, B, C, D, E, F. Áreas 1, 2, 3.

**CAPÍTULO III**

**TAXONOMÍA DE LOS MÉTODOS**

La proliferación de metodologías que compiten entre sí en la biogeografía histórica ha generado un gran número de enfoques en este tema. Esta diversidad es difícil de presentar sin una taxonomía de estos métodos. La taxonomía de los métodos que se presenta aquí, como todas las taxonomías, es discutible pero se utiliza como un modo de organizar el estado de confusión existente en la disciplina.

Existen al menos nueve enfoques básicos de biogeografía histórica (Tabla III-1):

- Centro de origen y dispersión, originado en las ideas de Darwin & Wallace.
- Biogeografía filogenética, de Hennig & Brundin.
- Áreas ancestrales, de Bremer.
- Panbiogeografía, de Croizat.
- Biogeografía cladística, de Donn Rosen, Nelson & Platnick.
- Análisis de simplicidad de endemismos, de Brian Rosen.
- Métodos basados en eventos, de Ronquist.
- Filogeografía, de Avise.
- Biogeografía experimental, de Haydon, Radtkey & Pianka.

**Perspectivas**

La extraordinaria complejidad del tema se puede ilustrar por la diversidad de técnicas propuestas bajo estos nueve enfoques. La Tabla III-2 muestra 30 técnicas, 12 de las cuales pertenecen a la biogeografía cladística.

Estos nueve enfoques se pueden describir desde muchas perspectivas. En la Tabla III-1 se resumen seis de esas perspectivas, que se explican aquí brevemente.

*Procesos:* Los tres enfoques que asumen sólo dispersión son centro de origen y dispersión, biogeografía filogenética y áreas ancestrales. Panbiogeografía, biogeografía cladística, métodos basados en eventos, filogeografía y biogeografía experimental asumen

Tabla III-1. Principales características de los nueve enfoques de la biogeografía histórica. N/A= no aplicable.

ENFOQUES	PROCESOS			HISTORIA		FILOGENIA	MODELO EXPLÍCITO	RANGO		SIMILITUD DE BIOTAS
	Dispersión	Dispersión y vicariancia	Extinción	Área	Taxón			Biotas	Bajo nivel de especie	
Centro de origen y dispersión	X		X		X					X
Biogeografía filogenética	X		X		X	X				X
Áreas ancestrales	X		X		X	X		X		X
Panbiogeografía		X	X				X	X		X
Biogeografía cladística		X	X	X	X	X				X
Análisis de simplicidad de endemismos	N/A	N/A	N/A	X						X X
Métodos basados en eventos		X	X		X	X	X			X
Filogeografía		X	X	X	X	X		X		X
Biogeografía experimental		X	X	X		X	X	X		X

dispersión y vicariancia. Todos los enfoques asumen la posibilidad de extinción, con la excepción del análisis de simplicidad de endemismos que no hace supuestos sobre procesos.

*Tipo de historia que intentan reconstruir estos enfoques:* La panbiogeografía intenta reconstruir la historia de las biotas. Cuatro enfoques trabajan principalmente en la historia de la distribución de grupos individuales; estos son: centro de origen y dispersión, biogeografía filogenética, áreas ancestrales y métodos basados en eventos. Dos trabajan en la historia de las áreas: análisis de simplicidad de endemismos y biogeografía experimental. Dos trabajan en la historia de grupos individuales y de las áreas: biogeografía cladística y filogeografía.

*Relación de estos enfoques con la filogenia:* Los seis enfoques que usan cladogramas como una herramienta básica para su metodología son: biogeografía filogenética, áreas ancestrales, biogeografía cladística, métodos basados en eventos, filogeografía y biogeografía experimental.

*Uso de modelos biogeográficos explícitos:* Los dos enfoques que tienen un modelo explícito de valores de costo y beneficio para los eventos biogeográficos son los métodos basados en eventos y la biogeografía experimental. Uno de ellos, la biogeografía experimental, es un método de simulación por computadora.

*Nivel o rango taxonómico de aplicación:* La filogeografía se aplica sólo bajo el nivel de especie. Cinco enfoques se aplican principalmente al nivel de especie o por encima del nivel de especie: centro de origen y dispersión, biogeografía filogenética, biogeografía cladística, métodos basados en eventos y análisis de simplicidad de endemismos. Los otros tres, panbiogeografía, áreas ancestrales y biogeografía experimental, se aplican a cualquier nivel.

*Uso de similitudes entre biotas:* El análisis de simplicidad de endemismos en sus tres modalidades (basado en localidades, en áreas

Tabla III-2. Los nueve enfoques de la biogeografía histórica con sus correspondientes técnicas y con los autores originales de las mismas. La técnica de árboles reconciliados puede incluirse también en la biogeografía cladística. Las técnicas de áreas ancestrales con optimización de Fitch con y sin pesado y WISARD pueden ser consideradas también como métodos basados en eventos.

TÉCNICAS	AUTOR(ES)
CENTRO DE ORIGEN Y DISPERSIÓN	Matthew, 1915
BIOGEOGRAFÍA FILOGENÉTICA	Brundin, 1966
ÁREAS ANCESTRALES	
* Optimización de Camin & Sokal	Bremer, 1992
* Optimización de Fitch	Ronquist, 1994
* Optimización de Fitch con pesado	Hausdorf, 1998
PANBIOGEOGRAFÍA	
* Análisis de trazos	Croizat, 1958
* Compatibilidad de trazos	Craw, 1988a
* Matrices de conectividad y de incidencia	Page, 1987
BIOGEOGRAFÍA CLADÍSTICA	
* Cladogramas de áreas reducidos	D. Rosen, 1978
* Mapa de especies ancestrales	Wiley, 1980
* Biogeografía filogenética cuantitativa	Mickevich, 1981

* Análisis de los componentes	Nelson & Platnick, 1981
* Simplicidad cuantitativa de Brooks	Wiley, 1987
* Compatibilidad de los componentes	Zandee & Ross, 1987
* Cuantificación del análisis de los componentes	Humphries et al., 1988
* Enunciados de tres áreas	Nelson & Ladiges, 1991a
* WISARD	Enghoff, 1996
* Subárboles sin paralogía	Nelson & Ladiges, 1996
* Método integrado	Morrone & Crisci, 1995
* Eventos de vicariancia	Hovenkamp, 1997

#### ANÁLISIS DE SIMPLICIDAD DE ENDEMISMOS

* Basado en localidades	B. Rosen, 1988
* Basado en áreas de endemismo	Craw, 1988a
* Basado en cuadrículas	Morrone, 1994a

#### MÉTODOS BASADOS EN EVENTOS

* Árboles reconciliados	Page, 1994a, b
* Matriz bidimensional de costos coevolutivos	Ronquist & Nylin, 1990
* Análisis de dispersión-vicariancia	Ronquist, 1997b
* Jungles	Charleston, 1998
* Método combinado	Posadas & Morrone, en prensa

FILOGEOGRAFÍA	Awise et al., 1987
---------------	--------------------

BIOGEOGRAFÍA EXPERIMENTAL	Haydon, Radtkey & Pianka, 1994
---------------------------	--------------------------------

de endemismo o en cuadrículas) clasifica unidades geográficas por sus taxones compartidos, analizados de acuerdo a la solución más simple (principio de simplicidad o *parsimony*). La ocurrencia de un taxón en una localidad, en un área o en una cuadrícula puede ser

interpretada como un carácter. La presencia de taxones compartidos es tratada como equivalente a las sinapomorfías en un análisis cladístico.

Como ya se mencionó, toda taxonomía es discutible. Así por ejemplo, el método de los árboles reconciliados, que aquí se presenta dentro de los métodos basados en eventos, ha sido muchas veces considerado como un método de la biogeografía cladística. Otras técnicas cuya ubicación podría considerarse dudosa son dos de los métodos de áreas ancestrales que aplican la optimización de Fitch sola o con peso. Estos dos métodos podrían incluirse en el grupo de los basados en eventos, ya que la aplicación de estas optimizaciones se hace bajo la hipótesis de un modelo de funcionamiento de la naturaleza; lo mismo podría decirse de la técnica WISARD de la biogeografía cladística.



## CAPÍTULO IV

### ÁREAS DE DISTRIBUCIÓN Y ÁREAS DE ENDEMISMO

La fase inicial de los estudios biogeográficos consiste en el análisis de las áreas de distribución geográfica de los taxones. Algunas de las preguntas que comúnmente se plantean los biogeógrafos con relación a las áreas son: ¿Por qué algunos taxones tienen una amplia distribución, mientras que otros tienen una distribución más restringida (taxones endémicos)? ¿Cómo pueden explicarse las distribuciones disyuntas, en las que los miembros de un mismo taxón habitan localidades muy distantes entre sí sin que exista una continuidad geográfica entre ellas? ¿Por qué un taxón es más rico en especies en algunas regiones respecto a otras? ¿Por qué la biota de una región es más diversa que la biota de otras regiones?

Para responder a la mayoría de estas preguntas es necesario delimitar las áreas de estudio, y para ello deben primero diferenciarse dos conceptos distintos: áreas de distribución y áreas de endemismo. Esta diferenciación es importante puesto que algunos métodos biogeográficos usan las áreas de distribución (*e.g.*, algunas variantes del PAE), otros necesitan de la delimitación de áreas de endemismo (*e.g.*, biogeografía cladística), y otros no siempre requieren de la delimitación de áreas (*e.g.*, panbiogeografía).

#### Áreas de distribución

El área de distribución, o llamada por algunos autores simplemente área, es la región total dentro de la cual se distribuye o se presenta una unidad taxonómica cualquiera (Cain, 1944).

El área de distribución de un taxón está relacionada a diversos factores como el clima (esencialmente temperatura y humedad), las características del hábitat, la competencia intra- e interespecífica, etc.

La descripción del área de distribución de una especie es su transcripción sobre un mapa. Esta operación se efectúa a partir de una nube de puntos la cual, en términos puramente descriptivos, constituye una representación suficiente de la distribución geográfica

de una especie. Posteriormente, la delimitación del área puede realizarse simplemente encerrando los puntos que representan dichas localidades mediante una línea (Morrone *et al.*, 1994). Existen también métodos alternativos, más precisos, como por ejemplo los cartográficos y los areográficos (Zunino & Zullini, 1995). Un método cartográfico consiste básicamente en emplear cuadrículas (Rapoport, 1975) sobre un mapa y rellenar aquellas cuadrículas donde se encuentran las localidades de una especie (Morrone *et al.*, 1996). Entre los métodos areográficos, el de la propincuidad media (Rapoport, 1975) consiste en conectar los puntos vecinos de distribución marcados en un mapa mediante arcos; luego se debe establecer la media de la distancia entre las localidades (la media de los arcos) y después con un compás realizar circunferencias alrededor de cada punto cuyo radio debe ser igual a la media obtenida. Ello conduce a formar colonias de máxima propincuidad las que deberán conectarse con las colonias más cercanas. Al final debe quedar dibujado un árbol llamado de máxima propincuidad, es decir un árbol con todos los nodos conectados pero sin circuitos.

Generalmente, los métodos para delimitar las áreas de distribución son simplificaciones de la distribución de los organismos en la naturaleza, y que usualmente no representan el área real de distribución de los mismos. Ello se debe a que muchas veces la materia prima para reconstruir un área de distribución proviene de la literatura (*e.g.*, revisiones, monografías), especímenes de museos e inventarios biológicos. Al traducir estos datos a un mapa de distribución éste contendrá un área - modelo (Udvardy, 1969) que necesariamente implicará una simplificación de la realidad. Esta simplificación se debe a varios factores, por ejemplo en la mayoría de los casos las representaciones son bidimensionales, o las localidades en la que se basan las distribuciones representan sólo un muestreo del rango de distribución de un taxón. Los mapas de distribución pueden presentarse simplemente como puntos que representan las localidades donde el taxón ha sido encontrado, pero cuando se requiere comparar la distribución de dos o más taxones este tipo de representación se hace dificultosa. En estos casos es necesario delimitar un área que incluya a todos los puntos que representan esta distribución.

## Áreas de endemismo

La mayoría de los estudios biogeográficos históricos utilizan como unidad de análisis al área de endemismo, un concepto distinto del área de distribución ya que implica la superposición en las distribuciones de dos o más taxones.

Agustín P. de Candolle (1838) introdujo el concepto de área de endemismo cuando en su libro acerca de la distribución de las Asteraceae escribió: "Estas regiones no fueron establecidas *a priori*; sólo he reconocido como tales a aquellas áreas que están definidas naturalmente y en las cuales he notado varias especies endémicas".

La delimitación de áreas de endemismo es uno de los pasos fundamentales y uno de los más problemáticos en un análisis biogeográfico histórico. Axelius (1991) advirtió que las áreas a utilizar en un análisis biogeográfico cladístico deben ser áreas de endemismo, y que si este requisito no se cumple los resultados de este análisis podrían carecer de sentido. Esta apreciación de Axelius es extensible a la mayoría de las técnicas biogeográficas históricas, sean estas cladísticas o no. Esto se debe a que muchas de ellas requieren de la utilización de áreas claramente delimitadas, si bien generalmente no ha habido una formalización en el sentido de que estas áreas deban ser áreas de endemismo.

Aunque las áreas de endemismo constituyen la unidad operacional de la mayoría de las metodologías aplicadas en biogeografía histórica, existen algunos autores como Hovenkamp (1997) que sostienen que las áreas de endemismo no deberían ser consideradas como un tema central de la biogeografía histórica y cuestionan su existencia en la naturaleza. Este autor expresa que la mayoría de las metodologías biogeográficas presuponen la existencia de las áreas de endemismo, pero que no existe una teoría biogeográfica general que prediga su existencia. Hovenkamp (1997) especificó que su técnica, a la que denominó eventos de vicariancia, no requiere del uso de áreas al puntualizar: "La historia de la Tierra no se resuelve en términos de áreas, si no en términos de eventos de vicariancia". Sin embargo, la importancia de tales áreas ha sido destacada por diversos autores atribuyéndoles un papel central en el campo de la biogeografía.

Nelson & Platnick (1981) postulan que las preguntas fundamentales de la biogeografía histórica involucran a las áreas de endemismo y las relaciones existentes entre ellas, y Henderson (1991) considera que los datos biogeográficos sólo son informativos en la medida en que las áreas escogidas como unidades de estudio sean delimitadas de forma precisa y rigurosa.

Otras técnicas que no requieren de áreas de endemismo como unidades de estudio corresponden a dos modalidades del análisis de simplicidad de endemismos (PAE). La primera es la técnica de Rosen (1988) o PAE basado en localidades, desarrollada para su aplicación en paleontología. La segunda, fue desarrollada por Morrone (1994a) y se presenta en este libro bajo el nombre de PAE basado en cuadrículas; en este caso las unidades de estudio no son las áreas de endemismo ya que la finalidad del mismo es su delimitación (ver Delimitación). Existe una tercera variante del PAE presentada por Craw (1988a) que sí utiliza como unidades de estudio a las áreas de endemismo o PAE basado en áreas de endemismo. De hecho, Cracraft (1991) destaca que este último método difiere del de Rosen en algunos aspectos, y uno de ellos es que esta técnica se basa en áreas de endemismo predefinidas a diferencia de la de Rosen que utiliza localidades puntuales. Según Cracraft, esto es lo que permite al PAE basado en áreas de endemismo asumir algún grado de no aleatoriedad biogeográfica e histórica en los datos, basándose en distribuciones empíricas originales. En esta frase Cracraft pone de manifiesto que él considera que las áreas de endemismo existen en la naturaleza más allá del concepto que se aplique para reconocerlas.

La panbiogeografía no siempre hace uso de las áreas de endemismo, pero uno de sus conceptos principales – el trazo generalizado – presenta coincidencias notables con el concepto de área de endemismo, ya que un trazo generalizado resulta de la superposición de trazos individuales de varios taxones, en tanto que un área de endemismo resulta de la superposición de la distribución de dos o más taxones. Además, trabajos empíricos aplicando las técnicas panbiogeográficas de compatibilidad de trazos y de análisis de trazos se han desarrollado utilizando áreas de endemismo (un ejemplo se presenta en el capítulo VIII).

Las restantes técnicas biogeográficas históricas requieren en un momento u otro de las áreas, y aunque no mencionen explícitamente el concepto de área de endemismo, éste está subyacente en todas ellas. Sin embargo, aún es un tema de controversia tanto la definición como la delimitación de estas áreas. A pesar de la importancia de este concepto, es escaso su tratamiento crítico en la literatura y en la mayoría de los textos sobre biogeografía no se aportan definiciones operativas sobre él (Henderson, 1991).

### Definición

El cambio de los enfoques de la biogeografía ocurrido a lo largo del siglo XX, desde una perspectiva puramente descriptiva hacia un enfoque analítico y el consecuente desarrollo de metodologías de análisis en las últimas décadas, hizo necesaria una mayor precisión con respecto a las unidades de estudio. Sin embargo, no se ha llegado todavía a un consenso acerca de cómo puede ser definida un área de endemismo. Es interesante destacar que existe una discusión análoga y con muchos puntos en común en el campo de la sistemática biológica, donde por siglos se ha tratado de definir el concepto de especie y de delimitar en la práctica las unidades taxonómicas de estudio (Crisci, 1981).

Algunas de las definiciones propuestas para el concepto de áreas de endemismo son:

1. Nelson & Platnick (1981): Áreas relativamente pequeñas, que presentan un número significativo de especies que no están presentes en ninguna otra área.
2. Nelson & Platnick (1981): Un área de endemismo está representada por las distribuciones más o menos coincidentes de taxones que no aparecen en otras áreas.
3. Platnick (1991): Un área de endemismo puede ser definida por los límites de distribución más o menos congruentes de dos o más especies. Obviamente en este contexto congruentes no implica una superposición exacta de dichos límites a todas las posibles escalas de representación cartográfica, sino más bien una relativa simpatria al nivel de resolución de análisis deseado.

4. Harold & Mooi (1994): Región geográfica que comprende la distribución de dos o más taxones monofiléticos que exhiben congruencia filogenética y de distribución y la presencia de sus respectivos allegados en otras zonas así definidas.
5. Morrone (1994a): Área de congruencia distribucional no aleatoria entre diferentes taxa.
6. Humphries & Parenti (1999): Un área reconocida por las distribuciones concordantes de dos o más organismos.

La definición de Harold & Mooi hace hincapié en la historia filogenética de los taxones cuyos patrones de distribución muestran congruencia. Estos autores enfatizan el componente histórico en el origen de las áreas de endemismo, dejando de lado el componente ecológico (Posadas & Miranda-Esquivel, 1999). Sin embargo, el origen de todo patrón biogeográfico no es nunca completamente histórico ni completamente ecológico, sino más bien el resultado de una combinación de ambos tipos de procesos (Morrone & Crisci, 1995).

### Delimitación

Como se mencionó anteriormente, otro tema controvertido y central respecto a las áreas de endemismo es su delimitación. Existen diversos criterios a este respecto (Roig-Juñent, 1999): superposición de áreas de distribución (Müller, 1973), cuadrículación de áreas analizada por métodos de simplicidad (Morrone, 1994a) o por métodos fenéticos (Artigas, 1975), unidades biogeográficas y superposición de taxones endémicos, y superposición parcial o áreas agrupadas (Harold & Mooi, 1994).

A modo de ejemplo se presentarán brevemente algunos de estos métodos:

*Superposición de áreas de distribución* (Müller, 1973): Este método requiere de la congruencia en las áreas de distribución de varios taxones cuya validez taxonómica no esté en duda. Además las áreas de distribución de cada taxón deben ser menores que el área en estudio y sus límites deben estar claramente definidos. El método consiste en superponer las áreas de distribución de los taxones y

establecer el o las áreas de solapamiento, las que constituyen las áreas de endemismo.

*Cuadrículación de áreas analizada por métodos de simplicidad*: Morrone (1994a) propuso utilizar el análisis de simplicidad de endemismos o PAE basado en cuadrículas para identificar áreas de endemismo (ver capítulo X). La propuesta de Morrone (1994a) consiste en dividir la región a ser analizada en cuadrículas, y a partir de ellas y de la información distribucional de los taxones se construye una matriz de cuadrículas por taxones. En esta matriz las cuadrículas representan las unidades de estudio y la presencia (codificada como 1) o la ausencia (codificada como 0) de los taxones representan los caracteres. A través de la aplicación del algoritmo de Wagner (Kluge & Farris, 1969) se obtiene a partir de la matriz un cladograma, donde aquellos grupos de cuadrículas que están reunidos por la presencia de dos o más taxones son considerados como áreas de endemismo. Finalmente las distribuciones de los taxones que están sustentando cada área de endemismo se vuelcan en el mapa para delinear con mayor precisión sus límites. Existen métodos similares donde el análisis de las cuadrículas se lleva a cabo a través de la aplicación de algoritmos de similitud (*e.g.*, análisis de agrupamiento).

*Unidades biogeográficas y superposición de taxones endémicos*: Un método que se utiliza comúnmente en los estudios de biogeografía histórica es el uso de unidades biogeográficas tales como regiones, provincias, distritos, etc. delimitadas por criterios climáticos, geológicos y bióticos (*e.g.*, las unidades de Cabrera & Willink, 1973), las que se sustentan además con la mayor cantidad posible de taxones endémicos que habitan esa unidad biogeográfica. Es preferible que esos taxones pertenezcan a diversos grupos taxonómicos, es decir a distintas familias de plantas, animales, hongos, etc. Así, las unidades biogeográficas que contienen taxones endémicos se consideran áreas de endemismo.

La problemática que existe para la delimitación de las áreas de endemismo es similar a las dificultades, ya mencionadas, para delimitar las áreas de distribución. Es importante destacar que las áreas de distribución de los organismos constituyen hipótesis de trabajo. Y será sobre estas hipótesis que se delimitará el área de endemismo que será utilizada como unidad de estudio.

De acuerdo con Roig-Juñent (com. pers.), cualquiera que sea la metodología utilizada para definir las áreas de endemismo, debe tenerse en cuenta que las áreas de distribución de los seres vivos se basan en localidades de colección. Estas observaciones están representadas por puntos en un mapa, pero este tipo de representación dificulta el análisis de las distribuciones de distintos taxones en conjunto, por lo que es necesario delinear sus límites (*e.g.*, último paso en el método de Morrone), lo cual introduce un alto riesgo de subjetividad (*e.g.*, distorsiones de escala, sesgo en los muestreos, datos escasos para determinados taxones, etc.). Crisp *et al.* (1995) consideran, por otra parte, que en general los distintos tipos de delimitaciones de áreas de endemismo son controversiales. Así, la delimitación de áreas con un concepto minimalista, como las áreas pequeñas de Nelson & Platnick (1981), en un estudio que incluya un número elevado de taxones lleva a definir áreas que incluyen pocos o directamente ningún taxón endémico. En biogeografía cladística (ver capítulo IX) la ausencia de taxones en un área (concepto denominado área ausente) causa ambigüedades en el análisis. En el otro extremo, está la definición de Harold & Mooi (1994) que definen áreas tan amplias que no existe superposición de las distribuciones. Con ello evitan otro de los problemas de la biogeografía cladística que son los taxones ampliamente distribuidos, pero este modelo no es aplicable en determinados casos. Un ejemplo sería el caso de Australia, donde las superposiciones parciales de un alto número de taxones reduciría el área total de estudio (Australia) a una única unidad. Finalmente, Crisp *et al.* (1995) destacan que el método de Morrone (1994a) es objetivo y permite cierta superposición de las distribuciones, pero es discutible si el modelo jerárquico del PAE es apropiado para delimitar áreas.

### Áreas de endemismo: ¿Grandes o pequeñas?

Otra cuestión que se debate con relación a las áreas de endemismo es su tamaño. Platnick (1991) plantea esta discusión al expresar: "Grandes partes de la superficie de la Tierra pueden ser [en los estudios biogeográficos] tratadas como áreas (Australia, Nueva Zelanda, sur de América del Sur, etc.), tal tratamiento supone que estas regiones, definidas más geográfica que biológicamente, representan agrupaciones de áreas de endemismo, un supuesto que es probablemente falso en la mayoría de los casos". Sin embargo, tales áreas pueden constituir verdaderamente áreas de endemismo a una escala de estudio determinada, dentro de las cuales podrían reconocerse áreas de endemismo menores. La utilización de grandes áreas de endemismo permite estudiar, por ejemplo, las relaciones de las biotas de distintos continentes, mientras que áreas de endemismo menores permiten el estudio de relaciones de las biotas dentro de un mismo continente.

Esta jerarquización de las áreas de endemismo podría correlacionarse con las jerarquías taxonómicas; así, un área de endemismo definida por la distribución de dos o más especies, podría estar contenida en un área mayor definida por la distribución coincidente de dos o más géneros o familias.

Como se ha demostrado a lo largo de este capítulo el tema de las áreas de endemismo es controvertido y está sujeto a discusiones desde las perspectivas más diversas, al mismo tiempo que representa un tema relevante de la biogeografía histórica. Es de esperar que en el futuro estas mismas discusiones arrojen luz definitivamente sobre este concepto, que representa lo que podría considerarse la unidad natural de los estudios biogeográficos históricos.



## CAPÍTULO V

## CENTRO DE ORIGEN Y DISPERSIÓN

El Paraíso terrenal estaba ubicado en una isla tropical, única superficie que emergía en la inmensidad del mar primigenio. Todos los seres vivos se encontraban en esta isla: los animales y las plantas que requerían un clima frío habitaban en la cumbre de una elevada montaña, y los que necesitaban climas más cálidos lo hacían en el llano. Cuando más tarde emergieron las restantes tierras, los animales y las plantas migraron hacia ellas y ocuparon las áreas donde se encuentran hasta el día de hoy. Esta hipótesis, planteada por el naturalista sueco Linneo en la segunda mitad del siglo XVIII, intentaba explicar las causas de la distribución geográfica de los organismos que habitaban la Tierra. Sobre la base del relato bíblico del Jardín del Edén, Linneo propuso que las especies se originaban a través de un acto de creación en un área pequeña, y luego se dispersaban a otras áreas para colonizarlas. Desde los tiempos de Linneo ambos conceptos, centros de origen y dispersión, prevalecieron en la biogeografía histórica. Darwin (1859) y Wallace (1876, 1892) consideraban que las especies se originaban en un centro de origen, a partir del cual algunos individuos luego se dispersaban por azar, y posteriormente evolucionaban a través de la selección natural. Los argumentos de Darwin y Wallace sobre la dispersión fueron un cambio muy grande respecto a la visión estática que se tenía hasta ese momento de la biogeografía. Cabe destacar que las ideas de Darwin fueron rebatidas por los extensionistas representados por Charles Lyell, Edward Forbes y Joseph Dalton Hookes, entre otros. Los extensionistas compartían con Darwin la visión dinámica de las dispersiones pero rebatían el mecanismo de la misma. Ellos argumentaban que la dispersión a larga distancia a través de barreras amplias y persistentes era un proceso muy poco probable para explicar la dinámica de las distribuciones y los fenómenos relacionados con ella (e.g., especies cosmopolitas y distribuciones disyuntas). En cambio, sostenían que las especies se habían distribuido a través de grandes puentes y continentes antiguos ahora sumergidos. Las ideas extensionistas tuvieron una gran influencia en la biogeografía de las últimas décadas del siglo XIX,

pero hacia fines de ese siglo esta doctrina fue abandonada por la mayoría de los geólogos y biogeógrafos (Brown & Lomolino, 1998). La tradición de Darwin-Wallace ha continuado hasta el siglo XX y entre sus exponentes más prominentes figuran Matthew (1915), Mayr (1946), Darlington (1957, 1965), Simpson (1965) y Raven & Axelrod (1974).

Este enfoque se basa en cinco principios básicos (Wiley, 1981):

1. Los taxones de rango superior surgen en los centros de origen, donde luego ocurre la especiación.
2. El centro de origen de un taxón debe ser estimado por criterios específicos.
3. La distribución de los fósiles es esencial, ya que los fósiles más antiguos están probablemente localizados cerca del centro de origen.
4. Las nuevas especies evolucionan y se dispersan, desplazando a las especies más primitivas hacia las áreas periféricas, fuera del centro de origen, donde se hallarán las especies más apomórficas (derivadas).
5. Los organismos se dispersan tanto como se lo permitan sus habilidades y las condiciones del medio.

#### Concepto de centro de origen

Se han propuesto numerosos criterios para establecer el centro de origen de un taxón (Cain, 1944). Algunos de estos criterios, que se aplicaban pocas décadas atrás, hoy parecen carecer de sentido. A continuación describiremos los más utilizados tal como lo hacen o como lo hacían sus sostenedores.

1. *Localidad de máxima diferenciación de un tipo*: El centro de origen se halla donde actualmente se encuentra la mayor diversidad de ese taxón.

2. *Localización de la dominancia o mayor abundancia de individuos*: El centro de origen se halla donde actualmente se encuentra la mayor cantidad de individuos del taxón.
3. *Localización de formas sintéticas o estrechamente emparentadas*: El centro de origen se halla donde actualmente se encuentran las formas más primitivas.
4. *Localización de los individuos con mayor tamaño*: El centro de origen se halla donde actualmente se encuentran los individuos de mayor tamaño.
5. *Aumento en el número de genes dominantes hacia el centro de origen*: El centro de origen se halla donde actualmente se encuentran los individuos con la mayoría de genes dominantes.
6. *Dirección indicada por las rutas migratorias anuales de las aves*: El centro de origen de una especie vegetal se halla analizando la ruta migratoria del ave que disemina dicha especie.

Cain (1944) evaluó los criterios para determinar los centros de origen, y concluyó que ninguno de los criterios es confiable independientemente y que algunos de ellos son incluso contradictorios, *e.g.*, la localización de las formas más primitivas *vs.* la localización de las formas más avanzadas. Las explicaciones dispersalistas residen en bases narrativas, y constituyen hipótesis irrefutables que no proveen una teoría general que explique los patrones de distribución. Los panbiogeógrafos y biogeógrafos cladistas consideran que el enfoque del centro de origen y dispersión es una disciplina *ad hoc* que requiere de causas externas para explicar los patrones analizados (Croizat *et al.*, 1974; Platnick & Nelson, 1978; Humphries & Parenti, 1986; Grehan, 1988a). De acuerdo con Nelson (1978) el hecho de concentrarse en dispersiones improbables para explicar la distribución de los organismos resulta en la "ciencia de lo raro, lo misterioso y lo milagroso". Además, la aceptación de la dispersión como factor principal de la distribución geográfica crea un problema metodológico: si cada disyunción se explica en términos de dispersión, los patrones biogeográficos que resultan de la vicariancia nunca serán descubiertos. Craw & Weston (1984) aplicaron la

metodología de los programas científicos de investigación desarrollados por Lakatos (1970) para discutir los enfoques biogeográficos, y concluyeron que la biogeografía dispersalista no es un programa científico en el sentido de dicho filósofo.

En el último siglo se encuentran numerosas aplicaciones de este enfoque, algunas de ellas poco rigurosas debido a que el centro de origen se establecía a través de un criterio cuando menos dudoso, y se aplicaban ideas dogmáticas acerca de la dispersión. Sin embargo existen por lo menos cuatro razones que justifican la presentación de este enfoque:

1. La inferencia del centro de origen usando algunos de los criterios ya citados fue común en la biogeografía histórica hasta principios de la década de 1980, y todavía se practica de manera implícita.
2. Los escenarios basados en los conceptos de centro de origen y dirección de dispersión han sido muy utilizados en el pasado para justificar el éxito de líneas evolutivas y el patrón de distribución de la diversidad en el mundo.
3. Conociendo estos conceptos, se puede apreciar con más claridad la evolución de las ideas en biogeografía.
4. Existen trabajos fundamentados con evidencia paleontológica y geológica que apoyan este enfoque para explicar las distribuciones de determinados grupos de seres vivos.

#### **Ejemplo: La dispersión de los mamíferos en América del Sur** (Simpson, 1964)

Una forma de ilustrar el enfoque del centro de origen y dispersión, tal como se expresara en la década de 1960 cuando este método era el paradigma dominante en la biogeografía histórica, es mediante las ideas del reconocido paleontólogo George G. Simpson (1964) respecto al intercambio de mamíferos entre América del Norte y América del Sur durante el Cenozoico. De acuerdo con Simpson, la propagación de los animales de una región a otra constituye el fenómeno más importante de la biogeografía histórica.

Este fenómeno determina cambios faunísticos más radicales que los producidos por otras causas. Así, las barreras geográficas, al impedir la libertad de los movimientos de las faunas, y las rutas de migración o de expansión al promoverlos, resultan los factores geográficos fundamentales de la historia de las faunas.

Durante el Terciario, en Eurasia, América del Norte y América del Sur las faunas de mamíferos eran ricas, completas y bien equilibradas. Pero las áreas cuyos ambientes estaban saturados por grupos de mamíferos nativos sufrieron de vez en cuando la invasión de nuevos grupos irruptores. Cuando se producían invasiones de magnitud sobrevenía una considerable superposición de los nichos ecológicos. El ambiente entonces se tornaba sobresaturado y debía precipitarse en algún momento, es decir que los grupos entraban en competencia y alguno de ellos, tarde o temprano, llegaba a extinguirse.

Un importante episodio de sobresaturación faunística con un reequilibrio ulterior se produjo a raíz del gran intercambio de mamíferos entre América del Norte y América del Sur durante el Plioceno superior y el Pleistoceno. De acuerdo con Simpson, las faunas de América del Norte y América del Sur demuestran claramente la existencia de un puente entre esos dos continentes en el Plioceno, representado por el Istmo de Panamá. La tabla V-1 refleja el gran aumento en la diversidad que se produjo en el momento culminante del intercambio y cómo se restableció luego un nuevo equilibrio. Este proceso fue acompañado por un notable cambio en la composición faunística, especialmente en la fauna sudamericana.

Muchos postulados del trabajo original de Simpson, como la extinción por competencia de los mamíferos sudamericanos o la idea de que "todas las particularidades biogeográficas de la historia conocida de los mamíferos son explicadas de mejor manera por la teoría que postula que los continentes han tenido la identidad y la posición que guardan en la actualidad", han sido refutados posteriormente. Sin embargo, existen numerosas evidencias que apoyan la idea del origen norteamericano de muchas formas de mamíferos sudamericanos actuales (e.g., *Felis*, *Tapirus*, *Tayassu*) y de la dispersión de estas formas ancestrales desde el hemisferio norte a

través del Istmo de Panamá durante el Plioceno, así como recíprocamente numerosas formas sudamericanas siguieron el camino inverso (e.g., *Didelphis*, *Dasyopus*, *Eremotherium*), dispersándose hacia América del Norte en lo que se ha denominado el *Gran Intercambio Biótico Americano*. Entre estas evidencias puede mencionarse el hecho de que en los momentos previos al intercambio no existen restos fósiles de los antecesores de los grupos inmigrantes en el continente al cual se dispersaron; por ejemplo, no hay edentados anteriores al Plioceno en América del Norte y no existen registros de félidos previos a esta época en América del Sur (Stheli & Webb, 1985; Marshall & Cifelli, 1990; Pascual *et al.*, 1996). Además existe evidencia geofísica que avala la aparición de un puente entre ambos continentes durante el Plioceno coincidiendo con el momento del intercambio (Marshall & Sempere, 1993).

Tabla V-1. Hipótesis dispersalista según Simpson (1964) que explica la cantidad y origen de las familias de mamíferos terrestres de América del Norte y de América del Sur en distintas épocas, y modificación de la similitud entre ambas faunas en términos de familias.

	AMÉRICA DEL SUR			AMÉRICA DEL NORTE		
	Total	Autóctonas	Provenientes de A. del norte	Total	Autóctonas de Holártica	Provenientes de A. del Sur
Reciente	30	16	14	23	20	3
Pleistoceno	36	23	13	34	26	8
Plioceno medio	25	24	1	27	26	1
Mioceno medio	23	23	0	27	27	0

## CAPÍTULO VI

## BIOGEOGRAFÍA FILOGENÉTICA

La biogeografía filogenética (Hennig, 1950, 1966; Brundin, 1966, 1981) fue el primer enfoque de la biogeografía histórica que utilizó cladogramas de un grupo dado de organismos como la base para inferir su historia biogeográfica. Fue definida como el estudio de la historia de grupos monofiléticos en tiempo y espacio. Hennig (1966) postuló que existe una relación estrecha entre las especies y el espacio que ocupa cada una de ellas. Además, según este autor, los patrones de dispersión son únicos para cada grupo y cada grupo tiene una historia independiente.

Los primeros en aplicar las ideas de Hennig a grupos taxonómicos reales fueron Brundin (1966, 1972, 1981) y Ross (1974).

## Reglas básicas

La biogeografía filogenética aplica dos reglas básicas:

1. *Regla de la progresión*: Los miembros primitivos de un taxón se hallan más cercanos a su centro de origen respecto a los más apomórficos, los cuales se hallan en la periferia. Hennig (1966) consideraba que la especiación era alopátrica, incluyendo elementos periféricos aislados, y causalmente conectada a la dispersión. Dentro de un rango continuo de diferentes especies pertenecientes a un grupo monofilético, la serie de transformación de los caracteres va paralela a su progresión en el espacio tal que los miembros más jóvenes estarían en la periferia geográfica del grupo. La regla de la progresión se basa en un modelo alopátrico de especiación de aislamiento periférico, de modo que no puede aplicarse cuando se considera algún otro tipo de especiación, dado que es rechazada *a priori*.
2. *Regla de la desviación*: En todo evento de especiación se produce una separación desigual de la población original, donde la espe-

cie que se origina cerca del margen es apomórfica con relación a su especie hermana que es más plesiomórfica. Es decir que en cada evento de especiación, la especie hija periférica tiene más novedades evolutivas, mientras que la otra permanece más parecida a su ancestro.

La metodología de la biogeografía filogenética puede resumirse como sigue:

1. Obtención del cladograma del grupo en estudio.
2. Proyección del cladograma sobre el mapa de las áreas que habita el grupo en estudio.
3. Individualización del centro de origen del grupo, mediante la aplicación de las reglas de la progresión y de la desviación, y determinación de la dirección de dispersión.
4. Sobre esa base, formulación de una hipótesis sobre la historia biogeográfica del grupo.
5. Confrontación de esa hipótesis con la geología del área.

A pesar de que la biogeografía filogenética y la dispersalista pueden unirse en un mismo enfoque, puesto que ambas enfatizan los centros de origen y la dispersión, algunos autores (Wiley, 1981; Humphries & Parenti, 1986) consideran a la biogeografía filogenética como un avance respecto al dispersalismo por el uso explícito de hipótesis cladísticas en lugar de enumeraciones descriptivas y escenarios. La biogeografía filogenética trajo mayor rigor metodológico a la biogeografía histórica pues superpone las áreas a la filogenia de un grupo, e infiere el menor número posible de dispersiones para cada grupo. A pesar de ello, la mayor crítica a este método es que se basa en los supuestos *ad hoc* de que los grupos tienen un centro de origen y de que las especies migran desde estos centros de origen hacia otras áreas. Además, la interpretación de los cladogramas o árboles filogenéticos en forma individual, es decir como historias individuales, puede llevar a ciertas dificultades conceptuales. Una de ellas es que si existen muchos grupos taxonómicos no relacionados entre sí que repiten un patrón de distribución, por ejemplo entre continentes como América del Sur y

Australia y Nueva Zelanda, es improbable que haya habido muchos eventos de dispersión en los que cada grupo separadamente se dispersó de un continente al otro. La conclusión más simple y lógica sería que alguna vez los continentes estaban en contacto y que el patrón actual de distribución de los grupos se debe a la separación de una biota que alguna vez fue continua (Forey *et al.*, 1992).

Es interesante destacar que la biogeografía filogenética tiene en parte su continuación en uno de los enfoques modernos como el de las áreas ancestrales (ver capítulo VII). La idea de que el centro de origen se halla localizado en las ramas más primitivas del cladograma, claramente uno de los postulados básicos de la biogeografía filogenética, está retomado por el enfoque de las áreas ancestrales y utilizado junto con otros criterios para determinar áreas ancestrales (lo que no es otra cosa que el concepto de centro de origen bajo otro nombre).

**Ejemplo: Los carábidos de Australasia (Brundin, 1972)**

Algunos autores como Darlington (1970) en sus estudios de carábidos (Insecta: Coleoptera) de Nueva Guinea, postularon que cierto número de ellos se dispersó (hacia uno u otro lado) entre Asia y Australia. Brundin realizó un análisis teórico de esta idea sobre la base de la biogeografía filogenética. En el mapa de Australasia de la figura VI-1a cada punto marca la distribución geográfica de una especie endémica hipotética de carábido. Las especies son miembros de un grupo monofilético A + B + C + D + E. De acuerdo con este enfoque, esta distribución es el resultado de eventos sucesivos de dispersión desde el sudeste de Asia vía Indonesia y Nueva Guinea hacia Australia. Consecuentemente el diagrama filogenético para este grupo es el que muestra la figura VI-1b en concordancia con el supuesto evento de dispersión. De esta manera, el grupo australiano E constituye el grupo más apomórfico porque es periférico y es miembro del grupo hermano más joven D + E en la secuencia jerárquica de grupos sucesivamente subordinados. Los nodos a, b, c, d, e, indican una secuencia de edad decreciente y de apomorfía en incremento.

De acuerdo con Brundin, este ejemplo puede considerarse como una expresión del paralelismo siempre existente entre las progresiones morfológica y corológica. La dispersión, vista en una perspectiva temporal, es un proceso múltiple que incluye la progresión en el espacio, el cambio evolutivo y la especiación. Esto a su vez es una consecuencia de que la especiación por clivaje de una especie basal es un producto del tiempo, la progresión en el espacio, y el aislamiento de las poblaciones periféricas.

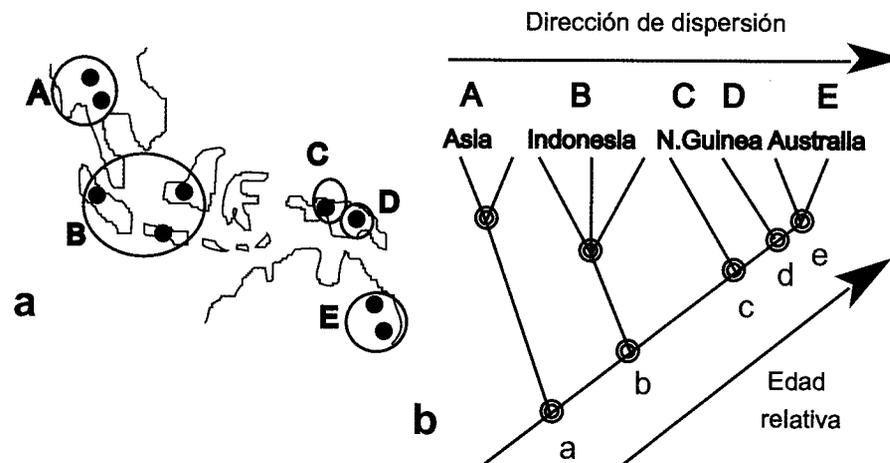


Fig. VI-1. Biogeografía filogenética. a, Mapa de Australasia con la distribución de las especies hipotéticas A, B, C, D y E; b, relaciones filogenéticas de las especies A-E, se observa la dispersión paso a paso desde el sudeste de Asia vía Indonesia y Nueva Guinea hacia Australia (modificado de Brundin, 1972).

CAPÍTULO VII

ÁREAS ANCESTRALES

Bremer (1992, 1995) formalizó un método para establecer la probabilidad relativa de que determinadas áreas sean parte del área ancestral de un taxón a partir de la topología de su cladograma de áreas. Bremer consideró que la búsqueda de las áreas ancestrales de un grupo determinado de organismos es una parte válida del estudio de la historia natural de ese grupo, y que lo que resulta cuestionable en realidad es el modo de búsqueda del centro de origen de los enfoques previos y no la búsqueda en sí.

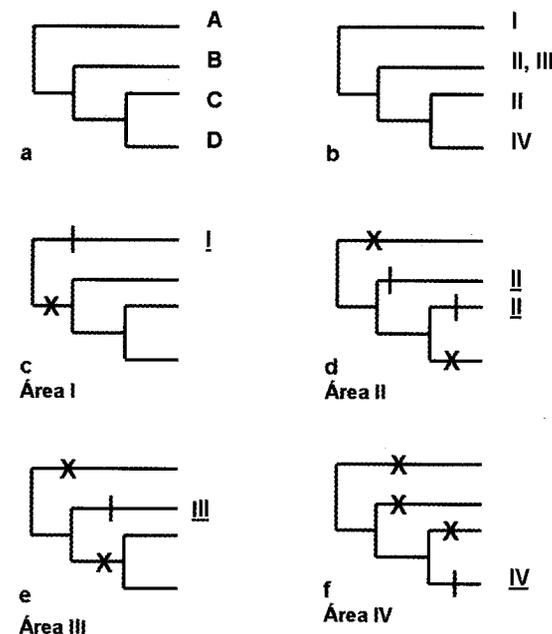
Este método sostiene dos postulados:

1. Las áreas que son topológicamente más plesiomórficas en un cladograma (presentes en las ramas más profundas) de un grupo particular de taxones, tienen la mayor probabilidad de ser parte del área ancestral de ese grupo respecto a aquellas áreas que son posicionalmente más apomórficas.
2. Las áreas representadas en numerosas ramas del cladograma tienen mayor probabilidad de ser parte del área ancestral respecto a aquellas representadas en pocas ramas.

Estos dos postulados tienen su base en dos de los criterios aplicados en el método de centros de origen y dispersión (ver capítulo V). Así, el primero de ellos se fundamenta en el criterio *localización de formas sintéticas o estrechamente emparentadas*, en tanto el segundo lo hace en el criterio *localidad de máxima diferenciación de un tipo*.

Optimización de Camin & Sokal

El primer paso para aplicar el método de áreas ancestrales con la optimización de Camin & Sokal (Bremer, 1992) consiste en elegir un cladograma o un árbol de consenso del grupo en estudio, obtenido



ÁREAS	G	L	G/L	AA
I	1	1	1	1
II	2	2	1	1
III	1	2	0,5	0,5
IV	1	3	0,33	0,33

Fig. VII-1. Aplicación del método de áreas ancestrales con optimización de Camin & Sokal. a, Cladograma de las especies A-D; b, cladograma de las áreas I-IV; c-f, ganancias (barras) y pérdidas (cruces) mediante el algoritmo de Camin & Sokal para las cuatro áreas: c, I; d, II; e, III; f, IV. g, Estimación del área ancestral para las especies A-D. G= número de ganancias necesarias con el algoritmo de Camin & Sokal; L= número de pérdidas necesarias con el algoritmo de Camin & Sokal; G/L= cociente de ganancias sobre pérdidas; AA= cociente G/L estandarizado a un máximo valor de 1 al dividir por el mayor valor obtenido de G/L (modificado de Bremer, 1992).

mediante las técnicas usuales de cladismo (Fig. VII-1a). Luego se determina la distribución de los taxones en las áreas que se usarán en el análisis (Fig. VII-1b). Cada área se considera un carácter binario con dos estados, presente o ausente. Este método usa el algoritmo de Camin & Sokal, que prohíbe las reversiones, para cuantificar dos parámetros:

1. La profundidad a la que cada área aparece en el cladograma (distancia respecto de los nodos basales).
2. El número de veces que aparece cada área en el cladograma.

Se parte primero del supuesto que el área ancestral sea idéntica al área actual de distribución de los taxones. En este modelo de todas pérdidas / ninguna ganancia, el estado ancestral para cada área individual se considera una presencia (= 1) con el supuesto de que todas las transformaciones deben ser  $1 \rightarrow 0$ . Todas las áreas ausentes se consideran como pérdidas en el cladograma (indicadas con cruces) (Figs. VII-1c-f). Luego se considera la opción alternativa de que el área ancestral se halla vacía y ninguna de las áreas individuales es parte del área ancestral. En este modelo no hay pérdidas y todas las presencias de área son el resultado de ganancias. Se especifica el estado ancestral como ausencia (= 0) con el supuesto de que todas las transformaciones deben ser  $0 \rightarrow 1$ ; las ganancias se indican con barras (Figs. VII-1c-f).

Por último, el número de ganancias (G) y de pérdidas (L) obtenidas para cada área individual se colocan en una tabla (Fig. VII-1g). El cociente G/L puede ser usado para comparar la probabilidad relativa de que las áreas individuales fueran parte del área ancestral. Un valor alto de G/L para un área determinada indica una alta probabilidad de que ésta haya sido parte del área ancestral. Estandarizando los cocientes G/L a un valor máximo de 1, los valores son comparados más fácilmente. Los cocientes estandarizados (AA) se calculan dividiendo cada valor G/L obtenido por el cociente G/L más alto de la tabla. De acuerdo con la tabla mostrada, las áreas I y II (ambas con valores G/L = 1) tienen la mayor probabilidad de

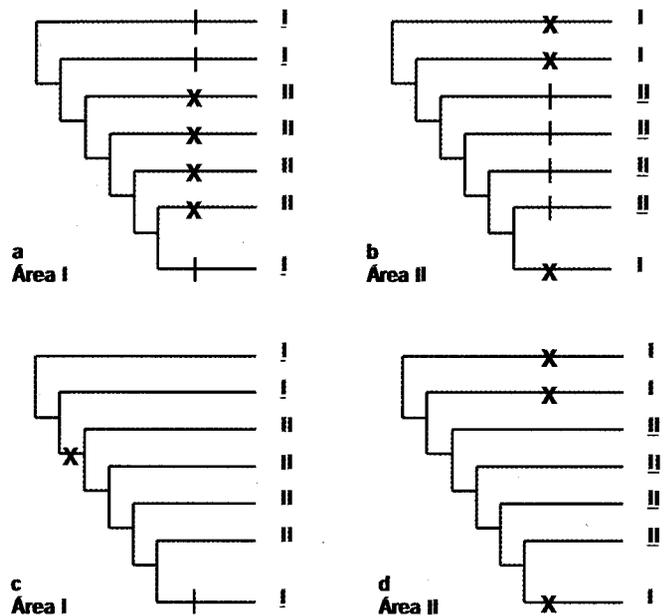
haber sido parte del área ancestral para el ejemplo hipotético de los taxones A-D.

Los cocientes permiten una comparación entre las pérdidas y las ganancias. Inicialmente, se asume que las pérdidas y las ganancias son igualmente posibles. Luego, si existen más pérdidas que ganancias para un área individual determinada, la interpretación de todas pérdidas / ninguna ganancia para esta área es rechazada y por lo tanto excluida del área ancestral. Pero si hay más ganancias que pérdidas para un área dada, el supuesto de todas ganancias / ninguna pérdida para esta área es rechazado, y se asume que el área es parte del área ancestral.

### Optimización de Fitch

El método que utiliza la optimización de Fitch o método de simplicidad reversible fue propuesto por Ronquist (1994, 1995) esencialmente como una crítica al método de Bremer (1992). De acuerdo con Ronquist, el método de Bremer adolece de falencias importantes tales como:

1. El uso del algoritmo de irreversibilidad de Camin & Sokal en lugar de un algoritmo que acepte la reversibilidad (por ejemplo, algoritmo de Wagner o de Fitch).
2. El uso del algoritmo de Camin & Sokal produce a su vez resultados significativos sólo si el proceso en sí mismo es irreversible, es decir que asume que la dispersión siempre ocurre a partir del área ancestral hacia otras áreas.
3. No considera los polimorfismos; es decir que cuando algunas de las especies recientes se distribuyen en más de un área, se debería considerar la posibilidad de que el ancestro también ocupó más de un área.
4. No tiene en cuenta los caracteres multiestado; es decir que cuando las distribuciones recientes comprenden áreas de endemismo mutuamente excluyentes (comparables a caracteres morfológicos multiestado sin polimorfismos), las áreas ancestrales deben reconstruirse usando la optimización de Fitch para estados desordenados. Si la



ÁREAS	Método de Bremer				Método de Ronquist	
	G	L	G/L	AA	S	RP
I	3	4	0,75	0,56	2	1
II	4	3	1,33	1	3	0,67

posición geográfica de las áreas sugiere una secuencia particular de dispersión, los estados de las áreas deben ser ordenados en esa secuencia.

La diferencia entre las metodologías de Bremer y Ronquist puede apreciarse en el siguiente ejemplo, donde ambos resultados indican diferentes áreas ancestrales para un mismo cladograma. Aplicando el método de Bremer (Fig. VII-2a-b) en el cladograma de áreas del taxón, la probabilidad relativa de que el área II sea parte del área ancestral (AA= 1; Fig. VII-2e) es mucho mayor a la del área I (AA= 0,56). Sin embargo, aplicando el método de simplicidad reversible de Ronquist (Fig. VII-2c-d) el área I resulta el área ancestral más probable porque requiere sólo dos pasos (S) en lugar de los tres que requiere el área II. Para obtener una medida de la probabilidad relativa (RP) de que las áreas I ó II sean parte del área ancestral, se invierten los valores S y se multiplican por el mínimo valor S obtenido. Por ejemplo, para I sería  $1/2 \times 2 = 1$  y para II  $1/3 \times 2 = 0,67$  (Fig. VII-2e).

### Optimización de Fitch con pesado

Hausdorf (1998) propuso otro método para la estimación de áreas ancestrales. En este caso, sobre la base de una combinación del método de simplicidad reversible de Ronquist con un esquema que le otorga mayor peso a los pasos que se encuentran en aquellas ramas más plesiomórficas del cladograma, retomando el criterio del método de centros de origen y dispersión de *localización de formas sintéticas o estrechamente emparentadas*. Este método desarrolla un nuevo algoritmo con el fin de evitar las falencias del método de Bremer (1992) ya mencionadas y las que atribuye al método de Ronquist (1994), por ejemplo que el número de pasos (S) depende del tamaño del cladograma. Este método propone una técnica de simplicidad que permite el cambio reversible entre los estados (*i.e.*, las áreas) tal como lo recomienda Ronquist. Pero, a diferencia del método de Ronquist, la reconstrucción más probable para el área ancestral no siempre implica el estado que requiere el número mínimo de pasos. Los pasos de pérdidas y de ganancias tienen influencias opuestas en

Fig. VII-2. Áreas ancestrales: comparación del método de Bremer (con optimización de Camin & Sokal) y el método de Ronquist (con optimización de Fitch). a-b, Optimización de las áreas I y II, respectivamente, mediante el algoritmo de Camin & Sokal; c-d, optimización de las áreas I y II, respectivamente, mediante el algoritmo de Fitch. Para cada caso el área correspondiente está subrayada. e, Tabla comparativa de los resultados de ambos métodos. G= número de ganancias; L= número de pérdidas; G/L= cociente de ganancias sobre pérdidas; AA= cociente G/L estandarizado a un máximo valor de 1 dividiendo por el mayor valor de G/L; S= número de pasos necesarios si el área fuera parte del área ancestral; RP= valor S estandarizado a un máximo valor de 1, invirtiendo el valor S y multiplicando por el menor valor de S (modificado de Ronquist, 1994).

el cálculo de la probabilidad de que un área fuera parte del área ancestral. Un paso en el cual el área X es reemplazada por otra área diferente, disminuye la probabilidad de que el área X fuera parte del área ancestral. Por otro lado, si el área X es recolonizada por un subgrupo de esa rama, este paso incrementa la probabilidad de que esta área fuera parte del área ancestral. Por lo tanto, los pasos de pérdidas y los pasos de ganancias se cuentan separadamente, en forma similar al método de Bremer. Es necesaria una modificación adicional para considerar el supuesto de que las áreas posicionalmente más plesiomórficas del cladograma tienen mayor probabilidad de ser parte del área ancestral. Para ello, el método incluye un procedimiento que otorga mayor peso a los pasos en las ramas más plesiomórficas respecto a las más apomórficas. Se utiliza una función cóncava de pesado simple de  $1/x$ , en la cual  $x$  es el número de internodos a partir del ancestro común.

En resumen, los pasos para calcular el área ancestral de acuerdo con esta metodología son los siguientes:

1. Se optimiza el área X en el árbol, bajo el supuesto de que el área X no fue parte del área ancestral.
2. Se pesan los pasos en las ramas por encima del inter-nodo  $x$  con  $1/x$ , y se cuenta el número de pasos pesados de ganancias (GSW).
3. Se optimiza el área X en el árbol, bajo el supuesto de que el área X fue parte del área ancestral.
4. Se pesan los pasos en las ramas por encima del inter-nodo  $x$  con  $1/x$ , y se cuenta el número de pasos pesados de pérdidas (LSW).
5. Se repiten los pasos 1-4 para cada área.
6. Se calcula el índice de probabilidad  $PI = GSW/LSW$  para cada área.

Según Hausdorf, este método también es apropiado para solucionar el problema de las distribuciones redundantes en los cladogramas de áreas. Bajo el supuesto de especiación alopátrica, las distribuciones redundantes (*i.e.*, la simpatría de grupos hermanos) muestran que hubo dispersión. De esta manera, el área ancestral de al

menos un grupo hermano sería más pequeña que la distribución combinada de sus descendientes. Con el método de pesos de áreas ancestrales, el área ancestral puede confinarse y al menos algunos eventos de dispersión pueden distinguirse de los posibles eventos de vicariancia. Uno de los problemas consiste en que el PI es infinito para todas las áreas de las ramas terminales. Ello resultaría en una sobreestimación del área ancestral de los taxones terminales ampliamente distribuidos, y en una subestimación del área ancestral de sus grupos hermanos.

#### **Ejemplo: Áreas ancestrales de *Moscharia* y *Polyachyrus* (Asteraceae) (Katinas & Crisci, 2000)**

Los géneros hermanos *Moscharia* (2 especies) y *Polyachyrus* (7 especies) pertenecen a la tribu Mutisieae, que ocupa una posición basal entre las asteráceas desde un punto de vista filogenético. Ambos géneros poseen una distribución restringida a las regiones costeras, áridas y andinas de Chile y Perú, entre los 8° y los 35° S. Se han postulado diversas hipótesis sobre la historia geológica y biótica de esta región, inusualmente rica en taxones endémicos. Es por ello que resulta interesante postular una probable área ancestral usando el método de Bremer (1992) dentro de esta región para los géneros *Moscharia* y *Polyachyrus*.

1. *Delimitación del área:* Las áreas de endemismo fueron delimitadas de acuerdo a los estudios de Cabrera & Willink (1973) y Morrone *et al.* (1997) y a la presencia de taxones endémicos. Las áreas son: Desierto Costero, Cardonal, norte de Chile Central y sur de Chile Central.
2. *Obtención del cladograma del taxón en estudio:* A partir de los caracteres morfológicos de las dos especies de *Moscharia* y las siete especies de *Polyachyrus* se obtuvo un único cladograma.
3. *Obtención del cladograma de áreas:* En el cladograma

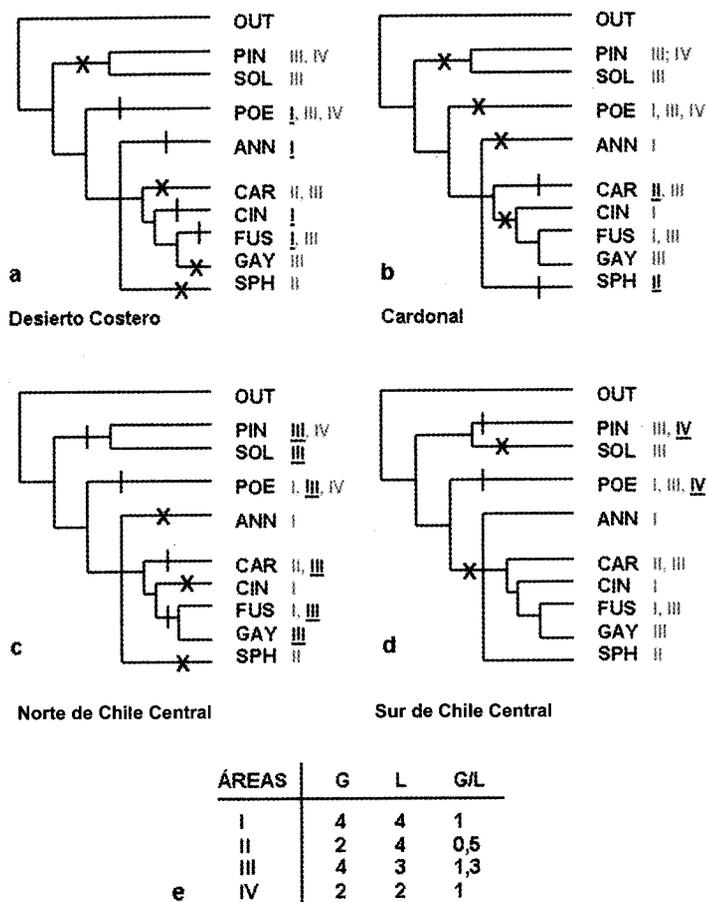


Fig. VII-3. Áreas ancestrales. a-d, Cladogramas de áreas de *Moscharia* y *Polyachyrus* spp. Se indican las ganancias (barras) y las pérdidas (cruces) mediante el algoritmo de Camin & Sokal para las cuatro áreas: a, Desierto Costero; b, Cardonal; c, norte de Chile Central; d, sur de Chile Central. Para cada caso el área correspondiente está señalada en negro y subrayada. e, Tabla indicando las ganancias (G), las pérdidas (L) y el cociente G/L para cada área. OUT= grupo externo; PIN= *Moscharia pinnatifida*; SOL= *M. solbrigii*; POE= *Polyachyrus poeppigii*; ANN= *P. annus*; CAR= *P. carduoides*; CIN= *P. cinereus*; FUS= *P. fuscus*; GAY= *P. gayi*; SPH= *P. sphaerocephalus*. I= Desierto Costero; II= Cardonal; III= norte de Chile Central; IV= sur de Chile Central (modificado de Katinas & Crisci, 2000).

obtenido se reemplazaron los taxones por las áreas que éstos ocupan, y se aplicó para cada área el algoritmo de Camin & Sokal (Figs. VII-3a-d).

4. *Determinación del área ancestral*: Se determinaron los valores G, L, G/L y AA para las cuatro áreas (Fig. VII-3e). Los cocientes G/L obtenidos fueron: Desierto Costero= 1, Cardonal= 0,5, norte de Chile Central= 1,3 y sur de Chile Central= 1. De acuerdo con estos resultados el área norte de Chile Central, con el cociente G/L más elevado, tiene la mayor probabilidad de formar parte del área ancestral de *Moscharia* y *Polyachyrus*.

5. *Discusión*: Los principales eventos geológicos y climáticos que han tenido un papel importante en la evolución de estas áreas en América del Sur y sus biotas son el levantamiento andino a partir del Oligoceno, y las glaciaciones del Pleistoceno con sus correspondientes ciclos de humedad y sequía. Es probable que el ancestro de *Moscharia* y *Polyachyrus* habitara parte del área norte de Chile Central (G/L= 1,3) y en los períodos pleistocénicos favorables, aumentara su rango de distribución hacia el norte (Desierto Costero, G/L= 1) y hacia el sur (sur de Chile Central, G/L= 1). Las zonas andinas más elevadas (Cardonal, G/L= 0,5) fueron probablemente las últimas en ser habitadas.

*Trabajos empíricos aplicando áreas ancestrales*

Otros trabajos realizados empleando la metodología de áreas ancestrales son Ezcurra *et al.* (1997); Repetur *et al.* (1997); Swenson & Bremer (1998).



## CAPÍTULO VIII

## PANBIOGEOGRAFÍA

La panbiogeografía, originalmente propuesta por el botánico italiano León Croizat (1952, 1958, 1964, 1981) es un enfoque de la biogeografía histórica que enfatiza el papel de la localidad y del lugar en la historia de la vida y como eje fundamental de la biogeografía. Por otro lado, la panbiogeografía reafirma la importancia del contexto geográfico para poder comprender la evolución biológica. Como lo expresaran algunos panbiogeógrafos (Craw *et al.*, 1999), la panbiogeografía es como el negocio inmobiliario: Lo más importante es la ubicación.

Croizat (1964) postuló en sus frases “tierra y vida evolucionan juntas” y “la vida es la última capa geológica”, que las barreras geográficas evolucionan junto con las biotas. A partir de esta metáfora se originó el concepto de panbiogeografía. El método de Croizat, esencialmente gráfico, consiste en representar las distribuciones de diferentes taxones en un mapa, en el que se marcan las áreas en donde dichos taxones han sido coleccionados a través de puntos, los que se conectan entre sí por medio de una línea, tal que la suma de los segmentos que los conectan tenga una distancia mínima, al conjunto de puntos y líneas se lo denomina trazo individual. Si los trazos individuales de distintos taxones se superponen constituyen un trazo generalizado, que indica la existencia de una biota ancestral, fragmentada en el pasado por eventos tectónicos y/o geológicos. Cuando dos o más trazos generalizados convergen en un área determinada conforman un nodo, el que muestra que fragmentos bióticos y/o geológicos de origen distinto se interrelacionan en espacio-tiempo para dar un área compuesta.

Además del método original, denominado análisis de trazos, se han propuesto otras dos técnicas que intentan formalizar la panbiogeografía: la compatibilidad de trazos y las matrices de conectividad y de incidencia.

## Análisis de trazos

Los tres conceptos básicos en panbiogeografía son trazo individual, trazo generalizado y nodo (Craw, 1979, 1983, 1985, 1988a, b; Page, 1987; Craw & Page, 1988; Crisci & Morrone, 1992b; Morrone & Crisci, 1995).

1- *Trazo individual (individual track)*: Representa las coordenadas del taxón en el espacio, es decir el sector del espacio en el cual evoluciona un taxón. Operativamente, el trazo individual consiste en una línea que conecta en un mapa las localidades o áreas de distribución de un taxón o grupo de taxones relacionados, de acuerdo a su proximidad geográfica. En la teoría de grafos (Wilson, 1983), un trazo es equivalente a un árbol valuado mínimo (*minimal spanning tree*), el cual conecta todas las localidades para obtener la línea de unión más corta posible (Fig. VIII-1). Después de construido el trazo individual, éste se puede orientar utilizando uno o más de los siguientes criterios:

a- *Línea de base (baseline)*: Representa los rasgos geográficos o geológicos que atraviesa el trazo individual, como por ejemplo una plataforma marina u oceánica, u otro rasgo tectónico mayor, que es interpretado como un carácter diagnóstico (*i.e.*, homología espacial). La línea de base es la correlación espacial entre un trazo individual y un rasgo distintivo del paisaje atravesado por ese trazo (Fig. VIII-2). El trazo se orienta a partir de la línea de base.

b- *Centro de masa (main massing)*: Este es otro concepto utilizado en ocasiones para orientar un trazo individual y se define como la localidad o área de distribución que posee la mayor concentración de diversidad dentro del rango geográfico de un taxón. Desde allí el trazo se

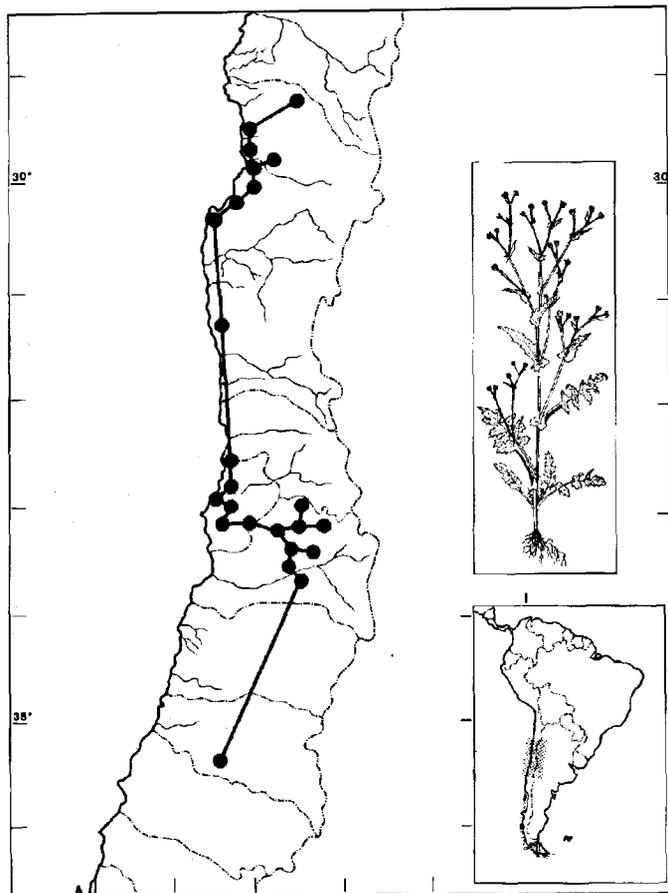


Fig. VIII-1. Trazo individual, hábito y distribución de *Moschardia pinnatifida* (Asteraceae). Las localidades de *M. pinnatifida*, distribuida en la zona de Chile Central, están conectadas de acuerdo a su proximidad geográfica logrando un trazo individual equivalente a un árbol valuado mínimo.

orienta hacia las zonas de menor concentración de diversidad.

c- *Filogenia*: Si existe él o los cladogramas, puede usarse la información cladística del taxón para orientar el trazo, que va desde el taxón más primitivo en el cladograma hacia el más derivado.

Los criterios b y c vuelven a retomar, como en el caso de la técnica de áreas ancestrales, conceptos provenientes de centros de origen y dispersión (ver capítulo V).

2- *Trazo generalizado (generalized track)*: La superposición de varios trazos individuales de taxones o grupos de taxones constituye un trazo generalizado. Éste, delimitado por lo que Grehan (1988b) califica como homología geográfica, representa una biota ancestral fragmentada por eventos físicos o geológicos. El trazo generalizado es un conjunto de dos o más trazos individuales que son compatibles o congruentes de acuerdo con un criterio específico, como por ejemplo líneas de base compartidas o trazos geométricos compartidos.

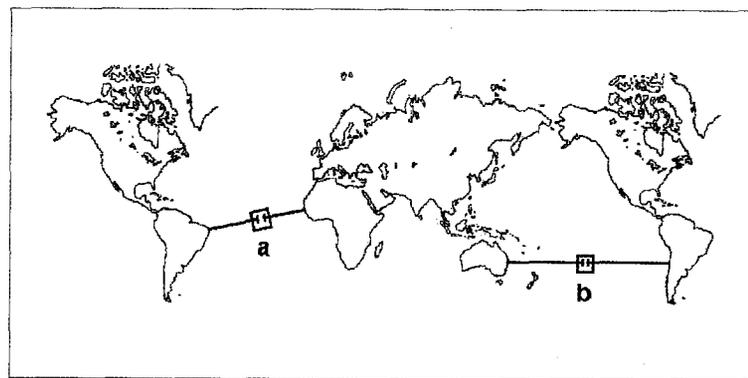


Fig. VIII-2. Línea de base. Planisferio mostrando una línea de base Atlántica (a) y una Pacífica (b).

3- *Nodo (node)*: Es el área donde se superponen dos o más trazos generalizados. Los nodos representan áreas complejas donde diferentes mundos bióticos y geológicos ancestrales se relacionan en el espacio-tiempo, como respuesta a algún cambio tectónico (por ejemplo, la colisión de masas continentales). Los nodos son límites biogeográficos dinámicos donde los fragmentos remanentes de diferentes biotas ancestrales estuvieron en contacto.

El enfoque panbiogeográfico puede ejemplificarse mediante el análisis de la distribución de tres taxones australes: Ratites (Aves), *Nothofagus* (Nothofagaceae) y *Leiopelma* (Amphibia) (Fig. VIII-3). Sus trazos individuales muestran que estos taxones no comparten la homología espacial. Sólo las Ratites son claramente gondwánicas, con su distribución orientada por las plataformas de los océanos Atlántico e Índico. A pesar de la simpatria parcial de los tres taxones en Australia y el sur de América del Sur, sólo *Leiopelma* y *Nothofagus* son geográficamente homólogos, pertenecientes a la misma biota ancestral, la cual es totalmente distinta a la de las Ratites. Estos resultados contrastan grandemente con previos estudios biogeográficos en los cuales se consideraba que las Ratites y *Nothofagus* formaban parte de la misma biota ancestral.

El enfoque panbiogeográfico ha sido sometido a varias críticas (Mayden, 1991). Entre ellas podemos mencionar la de Patterson (1981) y Seberg (1986) que aluden que en muchos casos los panbiogeógrafos utilizan los tratamientos sistemáticos de manera poco crítica. Una segunda crítica afirma que el centro de masa es un concepto muy similar al centro de origen y por lo tanto sometido a las mismas críticas que se hacen a este último concepto (Platnick & Nelson, 1988; Humphries & Seberg, 1989). En tanto una tercera crítica (Platnick & Nelson, 1988) rechaza el uso de la proximidad geográfica para delinear los trazos, dado que se considera que la información cladística es un prerequisite para cualquier análisis de biogeografía histórica y en este método este hecho no es tenido en cuenta.

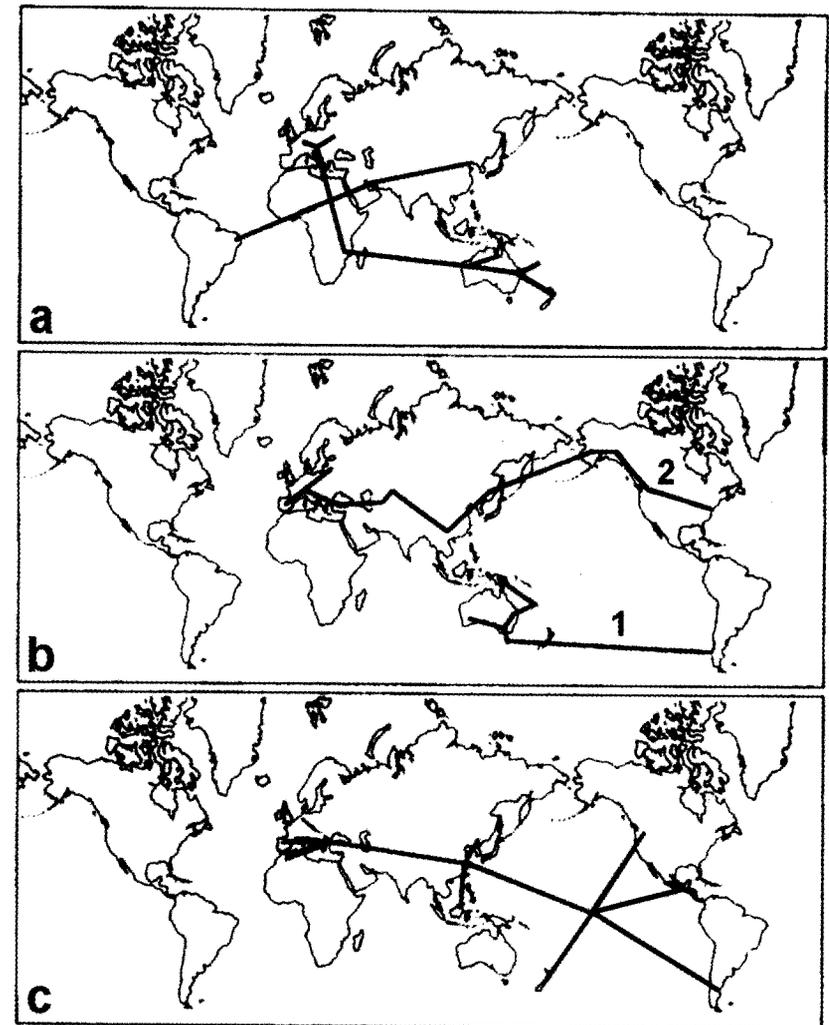


Fig. VIII-3. Trazos individuales. a, Ratites (Aves); b 1 *Nothofagus* (Nothofagaceae; hemisferio sur) y b 2 *Fagus* (Fagaceae; hemisferio norte); c, *Leiopelma* (Amphibia) v taxones relacionados (modificado de Morrone & Crisci, 1995).

### Compatibilidad de trazos

Craw (1988a, 1989) desarrolló un método panbiogeográfico cuantitativo que trata los trazos como caracteres de las áreas analizadas. Los trazos individuales son codificados y volcados en una matriz de áreas por trazos, que se analiza en busca de compatibilidad entre trazos de una manera análoga al método de compatibilidad de caracteres de la sistemática (Meacham, 1984). Dos o más

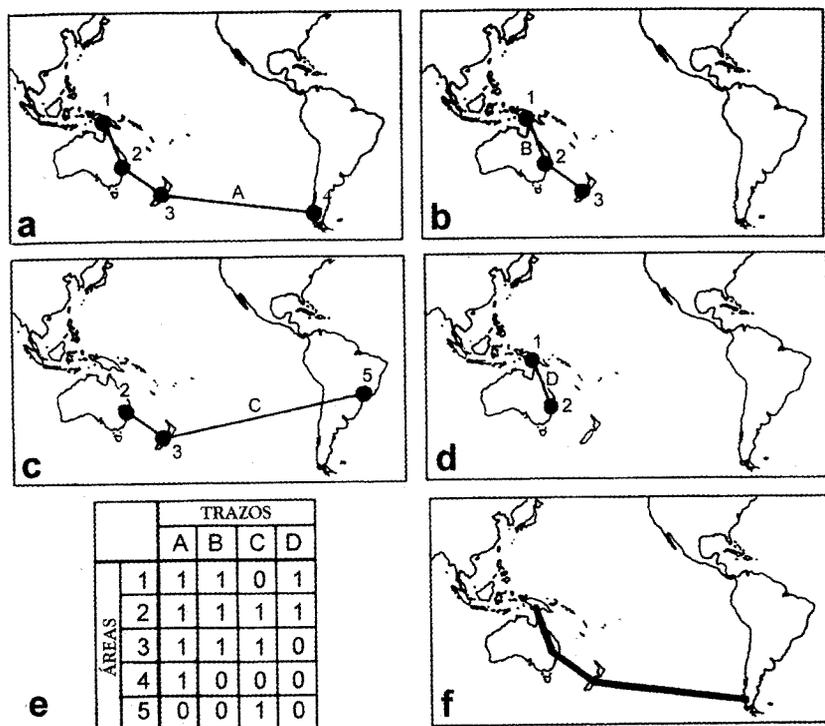


Fig. VIII-4. Compatibilidad de trazos. a-d, Trazos individuales; e, matriz de áreas por trazos; f, trazo generalizado. Los trazos individuales están representados con las letras A, B, C y D y las áreas con los números 1, 2, 3, 4, y 5 (modificado de Morrone & Crisci, 1995).

trazos individuales son considerados compatibles si son idénticos o si están incluidos uno en el otro. La panbiogeografía usa el concepto de compatibilidad de una manera restringida porque, bajo el concepto original, a los trazos que no se superponen los considera incompatibles a pesar de que deberían ser considerados compatibles. En el ejemplo de la figura VIII-4 se observan cuatro trazos individuales (A, B, C y D). La matriz de áreas por trazos, analizada con un algoritmo de compatibilidad, produce un trazo generalizado sobre la base de los trazos A, B, y D, con el trazo C incompatible con ellos. Para el análisis de compatibilidad de trazos se puede usar la opción CLIQUE del programa PHYLIP (Felsenstein, 1993).

Un método cuantitativo panbiogeográfico basado en teoría de grafos denominado matrices de conectividad y de incidencia fue propuesto por Page (1987) pero hasta el momento no ha sido aplicado a datos reales.

#### Ejemplo: Panbiogeografía de la subregión andina (Katinas *et al.*, 1999)

Con el fin de poner a prueba la hipótesis acerca del origen híbrido o mixto de la biota del sur de América del Sur (Crisci *et al.*, 1991a), se llevó a cabo un estudio panbiogeográfico de la subregión Andina. Los pasos del análisis fueron:

1. *Delimitación del área:* La subregión Andina (Fig. VIII-5a) (Morrone, 1994b, 1996a) corresponde al sudoeste de América del Sur por debajo de los 30° S y extendiéndose además hacia el norte por las zonas altas de los Andes hasta Venezuela. Comprende cinco provincias: Subantártica, Chilena Central, Patagónica, Puneña y del Páramo. La delimitación de la subregión Andina y de sus provincias se justifica por la presencia de taxones endémicos. Se consideraron además las regiones biogeográficas del mundo: Holártica (subregiones Paleártica y Neártica), Holarotropical (subregiones Neotropical, Afrotropical, Oriental y Australiana Tropical) y la región Austral (subregiones Andina, Capense, Australasia y Antártica).

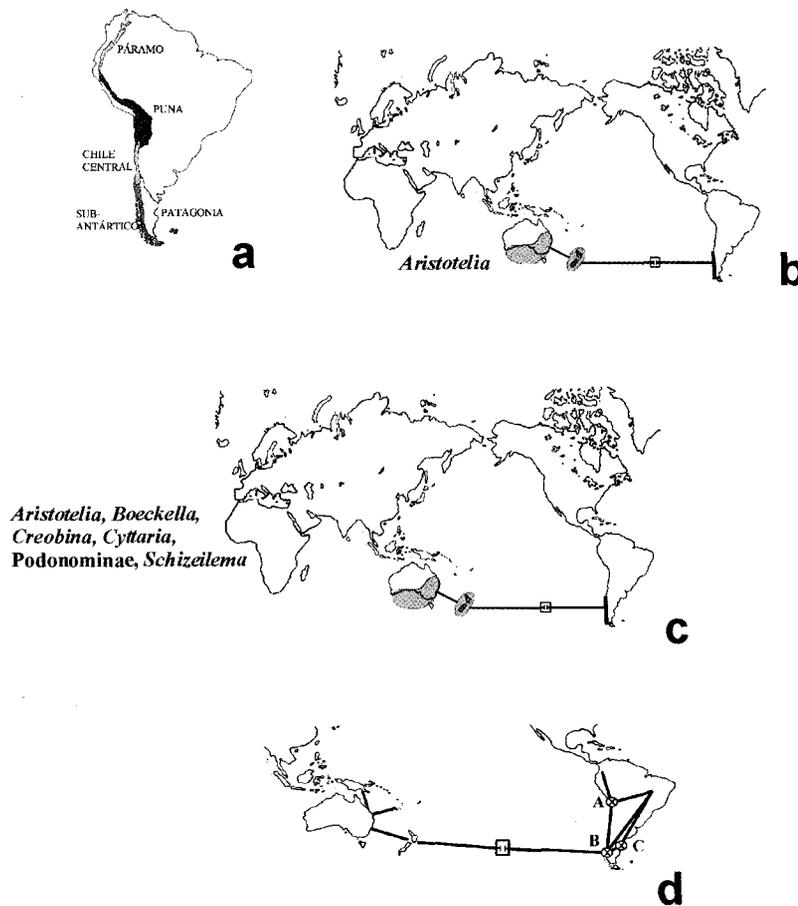


Fig. VIII-5. Panbiogeografía de la subregión Andina. a, Provincias de la subregión; b, trazo individual del género *Aristotelia*; c, trazo generalizado representado por *Aristotelia*, *Boeckella*, *Creobina*, *Cyttaria*, *Podonominae* y *Schizeilema*; d, total de trazos generalizados y los tres nodos hallados: A, B y C (modificado de Katinas *et al.*, 1999).

*Selección de taxones:* Se analizó la distribución geográfica de 154 taxones del rango de subfamilia a género que habitaran la subregión Andina. Se incluyeron hongos (1), animales (53) y plantas vasculares (100).

2. *Delineado de los trazos individuales:* Para cada una de las distribuciones de los 154 taxones se construyó el correspondiente trazo individual. Para ello, se unieron por la línea de menor distancia las subregiones o provincias que habita cada taxón (Fig. VIII-5b).

3. *Delineado de los trazos generalizados:* La superposición de los trazos individuales dio como resultado el delineado de trazos generalizados. Se tomaron en cuenta aquellos trazos generalizados donde coincidieran al menos cinco trazos individuales. Se obtuvieron los siguientes trazos generalizados: a) Puna, Chile Central, Subantártico, Patagonia; b) Chile Central, Patagonia, Subantártico; c) Subantártico, Patagonia; d) Subantártico, Australia, Nueva Zelanda; e) Subantártico, Nueva Zelanda; f) subregión Andina, subregión Neotropical; g) Páramo, Puna, subregión Neotropical; h) Patagonia, subregión Neotropical. (Fig. VIII-5c).

4. *Delimitación de los nodos:* La intersección de los trazos generalizados dio como resultado tres nodos panbiogeográficos: uno en la provincia Subantártica, otro en la provincia Puneña y otro en la provincia Patagónica. (Fig. VIII-5d).

5. *Discusión:* Los trazos generalizados representan tres patrones básicos (Fig. VIII-5d): 1) un patrón andino endémico, representado por los trazos generalizados a-c; 2) un patrón austral, representado por los trazos d-e; y 3) un patrón neotropical, representado por los trazos f-h. La existencia de un patrón austral y un patrón tropical reflejaría el origen mixto o compuesto de la biota de la subregión Andina. Los tres nodos representan áreas bióticas complejas. El patrón austral estaría relacionado principalmente con eventos gondwánicos, mientras que el

patrón neotropical se hallaría ligado a procesos más recientes como el levantamiento andino, la conexión con América del Norte y las glaciaciones cuaternarias.

*Trabajos empíricos aplicando métodos panbiogeográficos*

Otros trabajos empíricos de panbiogeografía son: Craw (1985; 1988a); Heads (1986); Grehan (1988b); Climo (1989); Lovis (1989); Morrone (1992; 1993a, 1996b); Weston & Crisp (1996); Posadas *et al.* (1997).



CAPÍTULO IX

**BIOGEOGRAFÍA CLADÍSTICA**

La biogeografía cladística fue originalmente desarrollada por Donn Rosen, Gareth Nelson y Norman Platnick (Nelson, 1973, 1974; Rosen, 1976; Nelson & Platnick, 1981). Este enfoque asume que la correspondencia entre las relaciones taxonómicas y las relaciones entre las áreas es biogeográficamente informativa. La biogeografía cladística básicamente se hace las siguientes preguntas:

1. ¿Cuáles son las áreas del mundo que hospedan taxones endémicos- cómo reconocemos esas áreas, cuántas hay, dónde se encuentran?
2. Dado un número de áreas de endemismo, los taxones que habitan esas áreas ¿están relacionados filogenéticamente, por algún patrón identificable, con los taxones que habitan otras áreas?
3. Si existe un patrón o más de un patrón de relaciones entre áreas ¿esos patrones muestran alguna correlación con eventos identificables de la historia de la tierra?

La biogeografía cladística esencialmente se fundamenta en la búsqueda de un patrón en las relaciones entre las áreas de endemismo, que surja en forma repetida en la filogenia de taxones diversos y que pueda relacionarse con eventos de la historia de la Tierra.

Es indudable que la biogeografía cladística está inspirada en dos fuentes, la sistemática filogenética de Hennig (1950) y la panbiogeografía de Croizat (1958). Incluso se ha llegado a afirmar (Craw, 1988a) que el concepto de trazo está relacionado con el concepto de cladograma de áreas. Merece destacarse que Croizat (1982) rechazó con vehemencia cualquier relación conceptual entre la panbiogeografía y la biogeografía cladística.

La aplicación de la biogeografía cladística supone la previa determinación de áreas de endemismo (ver capítulo IV), luego deben llevarse a cabo los siguientes pasos (Crisci & Morrone, 1990, 1992b; Morrone & Crisci, 1995):

1. La construcción de cladogramas de áreas a partir de diferentes cladogramas de taxones.
2. La construcción de uno o más cladogramas generales de áreas (Fig. IX-1).

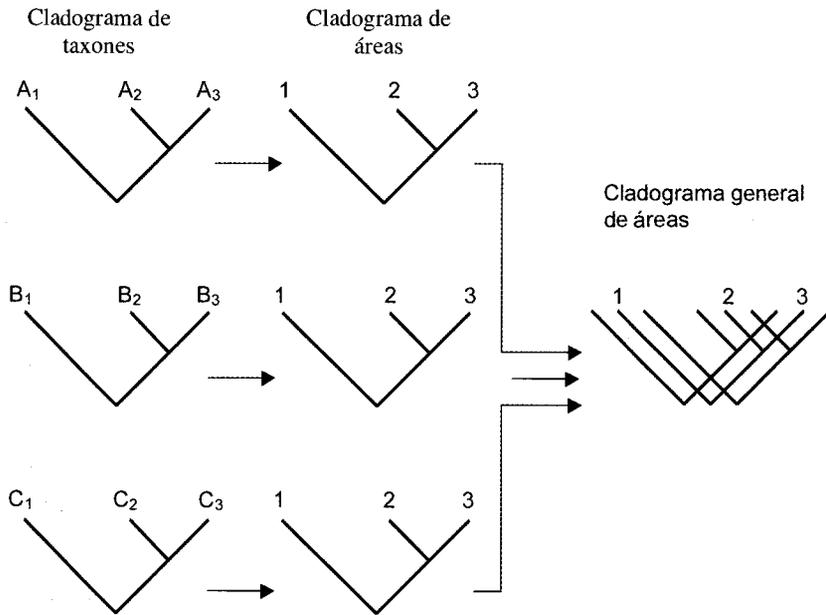


Fig. IX-1. Etapas del análisis en biogeografía cladística: construcción de los cladogramas de áreas a partir de los cladogramas de taxones y obtención del cladograma general de áreas (modificado de Morrone & Crisci, 1995).

1. *Construcción de los cladogramas de áreas:* Los cladogramas de áreas se construyen reemplazando los nombres de los taxones terminales en los cladogramas de taxones por las áreas de endemismo que éstos ocupan. La obtención de los cladogramas de áreas es simple cuando cada taxón es endémico de un área y cada área está habitada por un único taxón. Sin embargo, este proceso se complica cuando hallamos áreas ausentes, distribuciones redundantes

y taxones ampliamente distribuidos. Se habla de *áreas ausentes* o faltantes cuando una de las áreas no está habitada por ninguno de los taxones de alguno de los cladogramas, de modo que en el cladograma de áreas de ese taxón ella faltará. Las *distribuciones redundantes* corresponden al caso en que al menos una de las áreas está habitada por más de un taxón, de modo que en el cladograma de áreas de ese taxón alguna de éstas aparecerá repetida. El caso de los *taxones ampliamente distribuidos* se presenta cuando al menos un taxón se distribuye en más de un área, de modo que estas áreas aparecerán juntas en el cladograma de áreas correspondiente.

En estos casos los cladogramas de áreas deben ser transformados en cladogramas de áreas resueltos y para ello se han propuesto procedimientos denominados *supuestos 1 y 2* (Nelson & Platnick, 1981; Humphries & Parenti, 1986; Page, 1988, 1990; Nelson & Ladiges, 1991b) y *supuesto 0* (Wiley 1987, 1988; Zandee & Roos, 1987).

En la figura IX-2 se observa cómo cada supuesto resuelve un cladograma de tres taxones en el caso de taxones ampliamente distribuidos. El supuesto 0 trata las dos áreas habitadas por el mismo taxón como un grupo monofilético; el supuesto 1 las trata como un grupo monofilético o parafilético; y el supuesto 2 permite todas las ubicaciones de las dos áreas posibles, de modo que las relaciones entre las áreas pueden ser mono-, para- o polifiléticas. En la figura se ve como entre los cladogramas obtenidos bajo el supuesto 1 se incluye el cladograma obtenido bajo el supuesto 0, y que los cladogramas obtenidos bajo el supuesto 2 incluyen a todos los cladogramas obtenidos bajo los supuestos 0 y 1. En el caso de las áreas ausentes, éstas son tratadas por los supuestos 1 y 2 como no informativas y bajo el supuesto 0 como primitivamente ausentes. En lo que concierne a las distribuciones redundantes, los supuestos 0 y 1 consideran que si dos taxones están presentes en la misma área, sus ocurrencias son igualmente válidas; mientras que bajo el supuesto 2 cada ocurrencia de una distribución redundante es considerada separadamente (*i.e.*, en diferentes cladogramas de áreas resueltos). Los supuestos 0, 1 y 2 no son mutuamente excluyentes, de modo que puede combinarse el tratamiento de cada caso en particular bajo un

supuesto diferente (e.g., taxones ampliamente distribuidos bajo supuesto 2 y las distribuciones redundantes y las áreas ausentes bajo el supuesto 0).

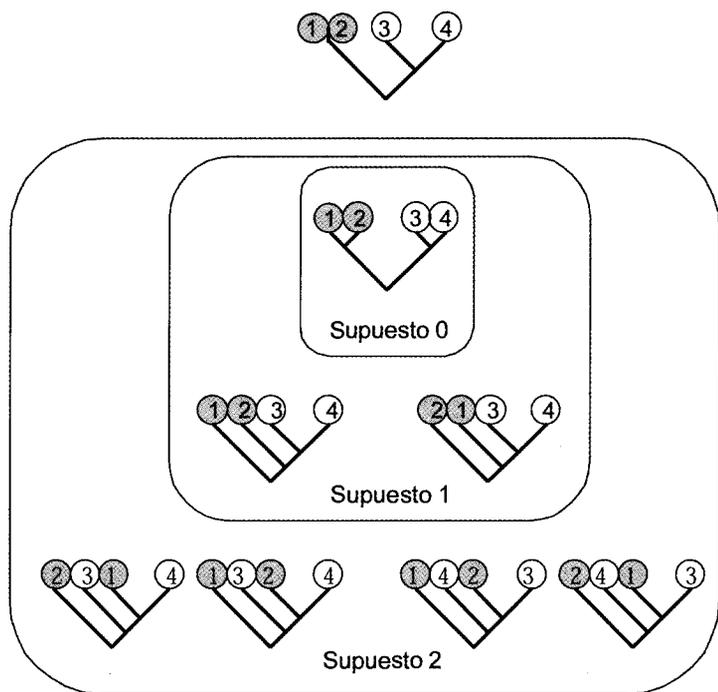


Fig. IX-2. Cladograma de áreas con un taxón ampliamente distribuido en las áreas 1 y 2, y obtención de los cladogramas de áreas resueltos según los supuestos 0, 1 y 2 (modificado de Morrone & Crisci, 1995).

Los autores generalmente prefieren utilizar el supuesto 2. Su implementación, sin embargo, puede producir muchos cladogramas de áreas resueltos cuando los conjuntos de datos son complejos. Nelson & Ladiges (1992) consideran que la mayoría de las implementaciones actuales del supuesto 2 son deficientes porque pueden oscurecer la complejidad real. Estos autores sugieren que el conjunto de cladogramas obtenidos bajo el supuesto 2 podría ser luego resuelto si se evalúan los nodos en términos del análisis de enunciados de tres áreas, reduciendo los taxones ampliamente distribuidos a favor de los endémicos. Una forma posible de reducir

el impacto de las áreas redundantes y de los taxones ampliamente distribuidos sería removerlos antes del análisis.

Page (1994a) ha criticado la aplicación de los supuestos 1, 2 y 0 por ser meras soluciones algorítmicas sin un criterio de optimización.

2. *Obtención del/los cladograma/s general/es de áreas:* Sobre la base de la información de los cladogramas de áreas o la de los cladogramas de áreas resueltos se obtiene el o los cladogramas generales de áreas. Se han propuesto numerosos métodos para realizar este procedimiento (ver capítulo III), pero aquí presentaremos sólo cinco de ellos:

1. Análisis de los componentes.
2. Simplicidad cuantitativa.
3. Enunciados de tres áreas.
4. Subárboles sin paralogía.
5. Método integrado.

#### Análisis de los componentes (*component analysis*)

Mediante este análisis se obtiene el o los cladogramas generales de áreas a partir de la intersección de los distintos conjuntos de cladogramas derivados de la aplicación de los supuestos 0, 1 y/o 2. Si la intersección de los conjuntos de cladogramas resueltos obtenidos resulta en un conjunto vacío, es decir, que no existe un cladograma de áreas resuelto común a todos los taxones utilizados, se construye un árbol de consenso entre todos los cladogramas resueltos obtenidos. En el caso de que la intersección contenga múltiples cladogramas, se considera que todos ellos son igualmente válidos, ya que la historia de las relaciones entre las áreas no es necesariamente única como sucede en el caso de la historia de un taxón. En la figura IX-3 la aplicación del supuesto 2 produce 11 cladogramas de áreas para un cladograma de taxones con un taxón ampliamente distribuido, dos cladogramas de áreas para un cladograma de taxones con una distribución redundante, y siete cladogramas de áreas para

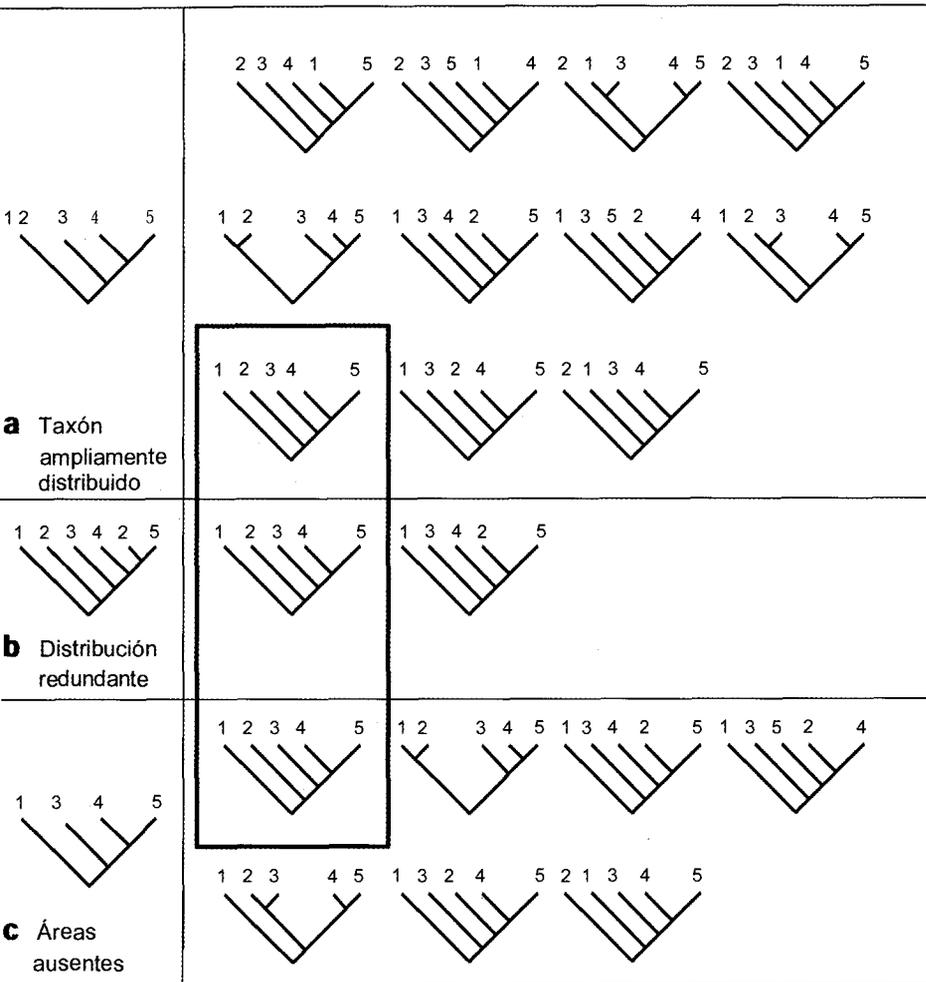


Fig. IX-3. Aplicación del método análisis de los componentes aplicando el supuesto 2. a, Cladograma de áreas con un taxón ampliamente distribuido; b, cladograma de áreas con una distribución redundante; c, cladograma de áreas con un área ausente. La intersección de los tres conjuntos de cladogramas de áreas resueltos (indicados con un recuadro) corresponde al cladograma general de áreas (modificado de Morrone & Crisci, 1995).

un cladograma de taxones con un área ausente. La intersección produce un único cladograma general de áreas (indicado con un recuadro). Este método se puede realizar con la aplicación del programa COMPONENT 1.5 (Page, 1989).

**Simplicidad cuantitativa (*Brooks parsimony analysis* o *BPA*)**

Este método propuesto por Wiley (1987) se basa en las ideas que desarrolló Brooks (1985, 1990) para estudios de ecología histórica. Parte del supuesto 0 (diferenciándose solamente en que trata las áreas ausentes como no informativas en lugar de primitivamente ausentes), y construye una matriz de áreas por componentes de los cladogramas (*i.e.*, taxones y grupos monofiléticos, es decir las ramas terminales del cladograma y cada uno de sus nodos) a la cual aplica el algoritmo de Wagner (Kluge & Farris, 1969). En la figura IX-4a-d se muestran cuatro cladogramas de áreas de distintos taxones con su respectiva codificación: a) cladograma de un taxón con los datos completos y sin ambigüedad; b) en este cladograma hay un área ausente, es decir, no habitada por ningún taxón del grupo, que en esta técnica es considerada como no informativa y por lo tanto se codifica en la matriz de datos como ?; c) este cladograma presenta un taxón ampliamente distribuido (presente en las áreas 1 y 2); y d) el cladograma posee una distribución redundante (dos taxones en el área 2). Para cada caso se presenta la matriz de datos. Toda la información se combina en una única matriz (Fig. IX-4e) la cual, luego de aplicar el algoritmo de Wagner, resulta en uno o varios cladogramas generales de áreas. La aplicación del algoritmo de simplicidad de Wagner se puede realizar con los programas Hennig86 (Farris, 1988), PAUP (Swofford, 1999), PHYLIP (Felsenstein, 1993), o NONA (Goloboff, 1996).

**Enunciados de tres áreas (*Three-area statements* o *TAS*)**

El método de los enunciados de tres áreas (Nelson & Ladiges, 1991a, b) tiene su origen en el análisis de los enunciados de tres ítems (Nelson & Platnick, 1991) que intenta resolver las relaciones

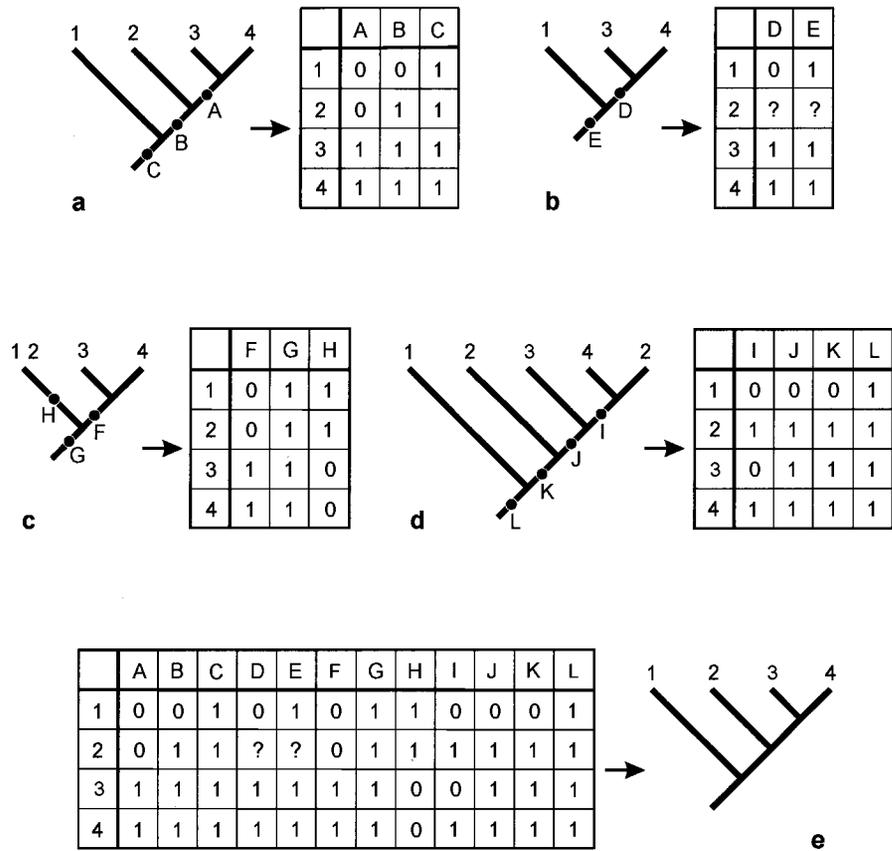


Fig. IX-4. Simplicidad cuantitativa. a, Cladograma de áreas con los datos completos y sin ambigüedad; b, cladograma de áreas con un área ausente; c, cladograma de áreas con un taxón ampliamente distribuido; d, cladograma de áreas con una distribución redundante; e, matriz de datos (áreas por componentes) y cladograma general de áreas resultante obtenido al aplicar un algoritmo de simplicidad. 1-4 áreas; A-L componentes (modificado de Morrone & Crisci, 1995).

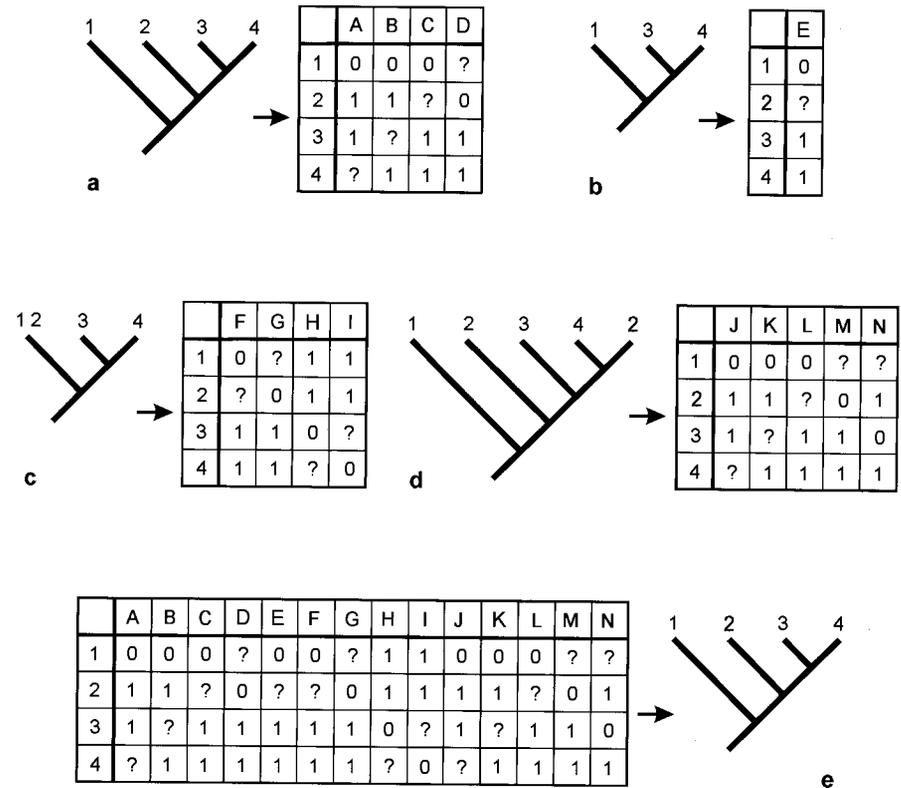


Fig. IX-5. Enunciados de tres áreas. Aplicado sobre el mismo ejemplo de la figura IX-4. a, Cladograma de áreas con los datos completos y sin ambigüedad; b, cladograma de áreas con un área ausente; c, cladograma de áreas con un taxón ampliamente distribuido; d, cladograma de áreas con una distribución redundante; e, matriz de datos (áreas por enunciados de tres áreas) y cladograma general de áreas resultante obtenido al aplicar un algoritmo de simplicidad. 1-4 áreas; A-N enunciados de tres áreas (modificado de Morrone & Crisci, 1995).

entre tres taxones: Dados tres taxones, dos de ellos estarían más relacionados entre sí que con el tercero. Este análisis convierte la distribución de los caracteres en todos los enunciados posibles de tres-taxones como una expresión de las relaciones entre esos tres taxones. Cualquier conjunto de datos sistemáticos para más de tres taxones (4, 5,  $n$ ) se puede transformar en otro conjunto de datos o enunciados de tres taxones, los que al analizarse pueden producir una mayor resolución respecto a los resultados producidos por los datos originales.

En el método de los enunciados de tres áreas se codifican los datos de distribución de cada cladograma de áreas como conjuntos de enunciados de tres áreas, y el resultado es una matriz de datos de áreas por enunciados de tres áreas. Esta matriz de datos se puede obtener con el programa TAS (Nelson & Ladiges, 1992) implementado para los supuestos 0 y 1. Puede aplicarse el supuesto 2 por manipulación posterior de los datos o con el programa TASS (Nelson & Ladiges, 1995). La matriz producida con TAS se analiza con el algoritmo de simplicidad de Wagner. La figura IX-5a-e muestra la aplicación del TAS al mismo ejemplo usado para BPA, con las matrices correspondientes a los enunciados de tres áreas y el cladograma general de áreas resultante.

El método de enunciados de tres ítems ha sido criticado principalmente por sus aplicaciones en taxonomía (e.g., Kluge, 1993).

### Subárboles sin paralogía (*Paralogy free subtrees*)

La paralogía geográfica se evidencia por la repetición de áreas geográficas en un cladograma de áreas que presenta por lo tanto distribuciones redundantes. Dentro de estos cladogramas aparecen entonces los denominados nodos redundantes o parálogos, es decir aquellos que contienen al menos dos descendientes cuyas áreas se superponen (Page, 1988). Estos nodos resultan entonces ambiguos cuando se trata de entender las relaciones entre las áreas. Por ejemplo, si un cladograma de tres taxones (A (B,C)) cuyo cladograma de áreas podría expresarse como (1 3 (3, 1 2 3)), donde

1, 2 y 3 son las áreas habitadas por los taxones A, B y C, se analiza con el supuesto 2, resulta en un único enunciado informativo de relaciones entre las áreas: (1 (2, 3)) como se muestra en la figura IX-6. Nelson & Ladiges (1996) proponen una solución metodológica para resolver el problema de la paralogía a la que denominan subárboles sin paralogía. Este método se aplica mediante el algoritmo TASS que extrae de los árboles toda la información que no es ambigua, es decir que identifica los subárboles libres de paralogía de los cladogramas de áreas, y codifica los nodos informativos como caracteres en una matriz.

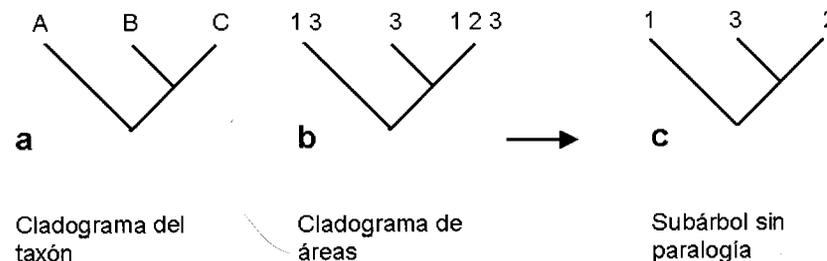


Fig. IX-6. Subárboles sin paralogía. a, Cladograma del taxón formado por las especies A, B y C; b, conversión en cladograma de áreas, 1, 2 y 3 representan las áreas donde están distribuidos los taxones A, B y C, se observa paralogía ya que el área 3 está habitada por los tres taxones y el área 1 está habitada por los taxones A y C; c, subárbol sin paralogía.

En la figura IX-7a-b se muestran dos cladogramas de áreas que exhiben paralogía y los correspondientes subárboles sin paralogía y las matrices de áreas por componentes resultantes, obtenidas a partir del programa TASS. Ambas matrices se combinan en una sola que se analiza con un algoritmo de simplicidad para obtener el cladograma general de áreas (Fig. IX-7c). La codificación de los subárboles sin paralogía puede hacerse de dos maneras. La primera de ellas, consiste en expresar la matriz como áreas por componentes de los subárboles libres de paralogía, esta matriz es construida directamente

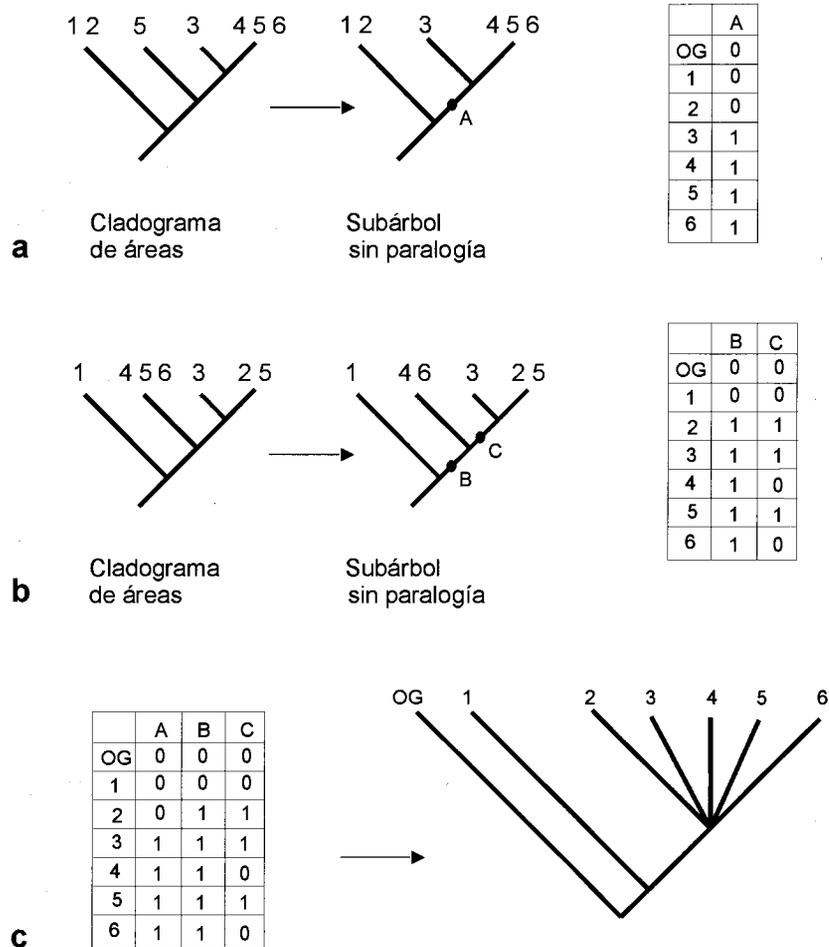


Fig. IX-7. Subárboles sin paralogía. a y b, Dos cladogramas de áreas correspondientes a dos taxones distintos mostrando sus respectivos subárboles sin paralogía y las matrices de áreas por componentes correspondientes a cada uno de ellos, a partir de la aplicación del programa TASS; c, matriz de áreas por componentes resultante de la unión de las matrices de a y b y cladograma general de áreas obtenido aplicando un algoritmo de simplicidad. 1-6= áreas; A-C= componentes; OG= área externa hipotética.

por el programa TASS (ver Fig. IX-7a-c). La segunda de ellas consiste en expresar la matriz como áreas por enunciados de tres áreas que surgieron de los subárboles libres de paralogía; para construir esta matriz es necesario tomar la matriz de áreas por componentes obtenida de TASS e ingresarla al programa TAS que realiza la conversión. En ambos casos las matrices contienen un área externa hipotética codificada 0 para todos los componentes y son analizadas con el algoritmo de simplicidad de Wagner para obtener uno o más cladogramas generales de áreas.

### Método integrado

El método integrado (Morrone & Crisci, 1995) consiste en utilizar distintas técnicas de la biogeografía histórica en diferentes pasos de un análisis, restringiendo la aplicación de determinadas técnicas a problemas específicos. Para este método un análisis de biogeografía histórica debe incluir al menos tres pasos:

1. Reconocimiento de la homología espacial.
2. Identificación de áreas de endemismo.
3. Formulación de hipótesis acerca de las relaciones entre las áreas.

El primer paso consiste en determinar si los taxones analizados pertenecen a la misma biota. Un procedimiento panbiogeográfico podría ser empleado para encontrar trazos generalizados, los cuales representan biotas ancestrales y homología espacial (ver capítulo VIII). Entonces cada trazo generalizado puede ser analizado separadamente lo que permite evitar los patrones extremadamente incongruentes que resultarían de mezclar biotas con distintas historias en un mismo análisis.

Una vez que las homologías biogeográficas han sido reconocidas se procede con el segundo paso, identificación de áreas de endemismo (ver capítulo IV). Para ello se puede aplicar la metodología de análisis de simplicidad de endemismos basada en cuadrículas (ver capítulo X).

Cuando las áreas de endemismo han sido identificadas y utilizadas para convertir los cladogramas de taxones en cladogramas de áreas se procede a la formulación de hipótesis sobre las relaciones entre las áreas. Page & Lydeard (1994) han sugerido tres criterios para elegir los taxones para este paso: maximizar la endemidad, hacer un muestreo exhaustivo dentro de cada clado e incluir tantas áreas relevantes como sea posible. Una vez obtenidos los cladogramas de áreas de los taxones seleccionados se aplica cualquiera de los métodos biogeográficos cladísticos que permita la obtención de cladogramas generales de área.

### Comparación entre los métodos

Morrone & Carpenter (1994) compararon la aplicación de distintos métodos de la biogeografía cladística (*i.e.*, análisis de los componentes, simplicidad cuantitativa, enunciados de tres áreas) y reconciliaron los árboles de los diferentes conjuntos de datos superponiendo los cladogramas de áreas sobre el cladograma general de áreas obtenido (a partir de cada uno de los tres métodos) y calculando los ítems de error (*i.e.*, número de nodos que se deben agregar al cladograma general de áreas para poder explicar todos los cladogramas de áreas originales).

Aplicaron además dos criterios adicionales: el número de cladogramas generales de áreas obtenidos por cada método y su grado de resolución (optimizando el menor número de cladogramas generales de áreas y la mayor resolución de ellos). El resultado de este procedimiento fue que ninguno de los métodos demostró ser consistentemente mejor que los otros. Esto se debería a la influencia de las distintas fuentes de ambigüedad sobre cada método, que parecen afectar diferencialmente a cada uno de ellos. Las principales fuentes de ambigüedad para Morrone & Carpenter (1994) son las dispersiones y los eventos de especiación independientes de la separación de las áreas, que se combinan con la extinción y los errores de muestreo en las distribuciones de los taxones. Así por ejemplo, el método de simplicidad cuantitativa (BPA) es más afectado por la dispersión que el análisis de los componentes,

mientras este último se ve más afectado por las distribuciones redundantes que resultan de la especiación simpátrica.

Craw (1982, 1983) y Polhemus (1996) han criticado la aplicación de la biogeografía cladística sobre la base del excesivo peso que en sus métodos tiene (según estos autores) los postulados de fragmentación de biotas en detrimento de la *hibridación* de áreas (áreas compuestas). Platnick & Nelson (1984) han rechazado estas críticas sosteniendo que la biogeografía cladística no asume fragmentación de biotas sino que la investiga.

### Ejemplo: Biogeografía cladística del sur de América del Sur

(Crisci *et al.*, 1991a)

Por más de un siglo los biólogos han propuesto numerosas hipótesis para explicar el origen de la biota del sur de América del Sur y sus relaciones con biotas de otras áreas templadas como Australia, Nueva Zelandia y Sudáfrica. Algunos autores han postulado que América del Sur es un continente híbrido y que debería ser dividido biogeográficamente en dos áreas, una templada meridional y una tropical septentrional (Humphries, 1981; Patterson, 1981). Con el fin de postular una hipótesis sobre las relaciones entre el sur de América del Sur y otras áreas, se llevó a cabo un análisis de biogeografía cladística.

1. *Obtención de cladogramas de taxones*: Se usaron 17 cladogramas de taxones, incluyendo hongos (*Cyttaria*), vegetales (*Crinodendron-Dubouzetia-Peripentadenia*, *Embothriinae*, *Nothofagus-Fagus*, *Negria-Drepanthus*, *Oreomyrrhis*, *Drapetes*, *Drimys*, *Aristotelia*), y animales (*Oxelytrum-Ptomaphila*, *Diamesinae*, *Podonominae*, *Pseudopsinae*, *Metallicina*, *Siphonuridae*, *Eriococcus-Madarococcus*, *Nannochoristinae*).
2. *Obtención de cladogramas de áreas*: En los citados cladogramas, se reemplazaron los taxones por las áreas de

endemismo que estos ocupan y se obtuvieron los cladogramas de áreas correspondientes.

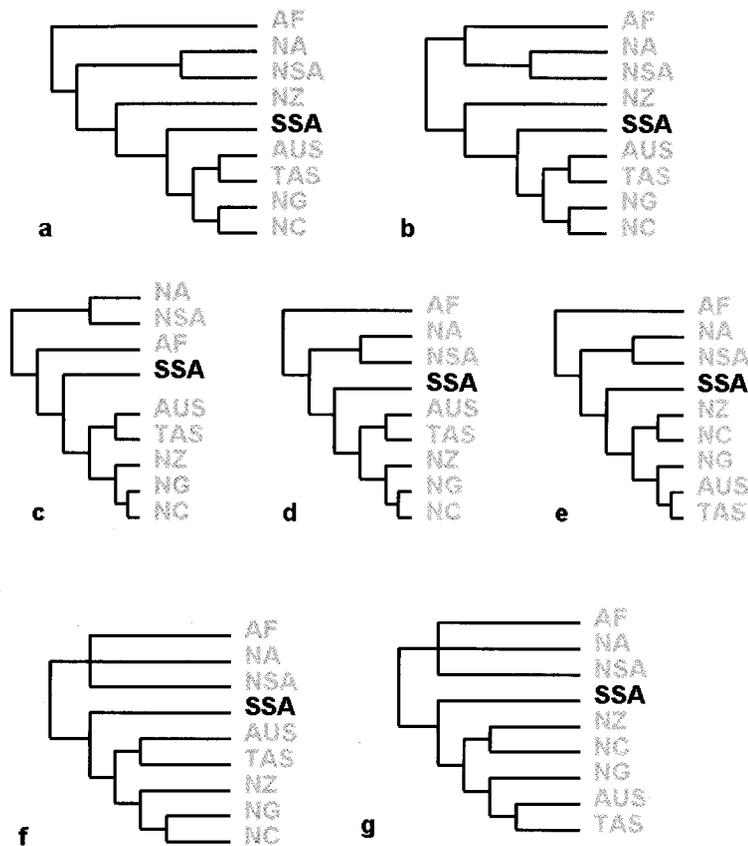


Fig. IX-8. Cladogramas generales de áreas obtenidos, aplicando simplicidad cuantitativa y análisis de los componentes, en el trabajo de Crisci *et al.* (1991a) que muestran las distintas relaciones entre el sur de América del Sur (en negro) y otras áreas (en gris). a-b, Cladogramas obtenidos por simplicidad cuantitativa; c-g, cladogramas obtenidos por análisis de los componentes; c, aplicando el supuesto 1; d, aplicando los supuestos 1 y 2; e-g, aplicando el supuesto 2. SSA= sur de América del Sur; NSA= norte de América del Sur; AUS= Australia; NG= Nueva Guinea; NC= Nueva Caledonia; TAS= Tasmania; NZ= Nueva Zelandia; AF= Africa; NA= América del Norte.

3. *Obtención del cladograma general de áreas*: Se aplicaron dos técnicas diferentes, simplicidad cuantitativa aplicando el supuesto 0 y análisis de los componentes aplicando los supuestos 1 y 2. La aplicación de estas metodologías resultó en la obtención de siete cladogramas generales de áreas, dos con simplicidad cuantitativa (Fig. IX-8a-b) y cinco con análisis de los componentes (dos con el supuesto 1 y cuatro con el supuesto 2, uno de los cuales - Fig. IX-8d- era coincidente con uno de los obtenidos aplicando el supuesto 1; Figs. IX-8c-g).
4. *Discusión*: Aunque no se obtuvo una única hipótesis de las relaciones entre las áreas a partir de los cladogramas generales de áreas resultantes, en todos ellos se puede observar un patrón repetido. De acuerdo con ese patrón, el sur y el norte de América del Sur nunca constituyen un grupo monofilético. El sur de América del Sur se relaciona con las otras áreas australes (excepto Sudáfrica), mientras que el norte de América del Sur es el área hermana de América del Norte o ambas forman una tricotomía con Sudáfrica. Estos resultados apoyan la hipótesis de un origen híbrido de la biota sudamericana. Asimismo, algunos de los cladogramas generales de áreas muestran distintas relaciones entre el sur de América del Sur con otras áreas australes lo que sugeriría que esta área constituye en sí misma un área híbrida o compuesta.

*Trabajos empíricos aplicando métodos de biogeografía cladística*

Son numerosos los trabajos empíricos en los que se ha aplicado biogeografía cladística, *e.g.*, Crisci *et al.* (1991b); Ladiges *et al.* (1992); Morrone (1993b); Linder & Crisp (1995); De Meyer (1996); Morrone *et al.* (1997); Morrone & Urtubey (1997).



## CAPÍTULO X

## ANÁLISIS DE SIMPLICIDAD DE ENDEMISMOS

El análisis de simplicidad de endemismos o PAE (*Parsimony Analysis of Endemicity*) es una herramienta de la biogeografía histórica que permite descubrir los patrones naturales de distribución de los organismos (Rosen, 1988; Rosen & Smith, 1988). El PAE clasifica localidades, cuadrículas o áreas (análogas a taxones, si se lo compara con los análisis de la sistemática filogenética) de acuerdo a sus taxones compartidos (análogos a caracteres) mediante la solución más simple (criterio de simplicidad o *parsimony*). Esta metodología fue propuesta originalmente por Brian Rosen (1988) con el propósito de estudiar cómo los fósiles pueden proveer información espacial en una escala geográfica. Este autor utiliza como unidades de estudio las localidades, y por ello su método será denominado aquí *análisis de simplicidad de endemismos basado en localidades* para diferenciarlo de otras variantes de PAE. Posteriormente, otros dos autores tomaron la idea de Rosen de analizar datos distribucionales a través de la aplicación de algoritmos de simplicidad. El primero de ellos fue Crow (1988a) cuyo objetivo fue investigar en qué grado las distribuciones geográficas de los seres vivos contienen información jerárquica acerca de las relaciones de las áreas en que habitan. Este autor utilizó como unidades de estudio áreas de endemismo definidas previamente sobre la base de datos empíricos por lo que su método será llamado aquí *análisis de simplicidad de endemismos basado en áreas de endemismo*. Finalmente, Morrone (1994a) propone la aplicación de un algoritmo de simplicidad para delimitar áreas de endemismo, para ello utiliza como unidades de análisis cuadrículas que serán reunidas por las presencias compartidas de taxones. Su método será presentado en este libro como *análisis de simplicidad de endemismos basado en cuadrículas*. El uso de esta última variante del PAE ya ha sido mencionado en el capítulo IV.

## PAE basado en localidades

Rosen (1988) plantea que los límites de las regiones bióticas o áreas de endemismo son difíciles de establecer, ya que generalmente existen taxones que transponen los límites definidos. Así, propone trabajar con localidades puntuales que representan un muestreo de la distribución de cada taxón. Cabe destacar que la endemidad respecto de una localidad es relativa, es decir que un taxón que está presente en dos localidades y en ninguna otra es endémico a ambas; pero, al mismo tiempo, no es endémico de ninguna ellas en particular cuando estas son consideradas individualmente. Rosen (1988) postula una analogía con la sistemática filogenética a partir de la cual se interpreta a las localidades como taxones. Este autor especifica que en realidad cada localidad debe ser considerada como si fuera un espécimen que representa un taxón, ya que de este modo se evitan supuestos previos en cuanto a la extensión de las áreas. Según Rosen (1988) el PAE basado en localidades permite obtener cladogramas de áreas de las localidades, en las cuales éstas se encuentran agrupadas por la presencia de sinapomorfías geográficas (taxones compartidos entre más de una localidad) directamente a partir de las distribuciones geográficas de los organismos. El método consiste en la construcción de matrices de localidades por taxones, en las que las localidades representan las unidades de estudio. Para construir dicha matriz la presencia de un taxón en una localidad es codificada como 1 y su ausencia como 0. Los datos son analizados a través de un algoritmo de simplicidad (e.g., con los programas PAUP o Hennig86). Para maximizar la resolución biogeográfica Rosen propone modificar la matriz de datos original teniendo en cuenta los siguientes puntos:

1. Cualquier taxón común a todas las localidades o presente sólo en una de ellas debe ser eliminado del análisis ya que resulta no informativo (*i.e.*, no permite establecer agrupaciones entre las localidades sobre la base de presencias compartidas).
2. Aquellas localidades que presenten escasas presencias en relación con las otras localidades analizadas deben ser eliminadas ya que la baja diversidad es interpretada en el análisis como primitiva.

3. Aquellas localidades que presenten exactamente los mismos taxones deben ser consideradas como una unidad de análisis única.

Usualmente, se agrega a la matriz una localidad hipotética con todos los taxones ausentes para enraizar el árbol. Rosen & Smith (1988) sugieren analizar los datos sin utilizar esta localidad hipotética y producir un árbol sin raíz, es decir sin dirección de cambio. Una vez construido el árbol se lo conecta con esta localidad hipotética a través de la localidad real que exhiba más ausencias. En la sistemática filogenética a esta técnica de enraizar el cladograma se la denomina *Lundberg rooting* (Lundberg, 1972).

En este método, originalmente propuesto en paleontología, los datos para un determinado análisis deben proceder de un mismo horizonte geológico (equivalencia temporal). Los cladogramas obtenidos a partir de distintos grupos de datos colectados en sucesivos estratos u horizontes geológicos permiten establecer si un evento antiguo de intercambio en un horizonte se corrobora por eventos más recientes en el horizonte próximo.

### PAE basado en áreas de endemismo

Craw (1988a) presenta una variación del método de Rosen (1988), al utilizar áreas que él define de alto y bajo endemismo como unidades de estudio, en lugar de localidades puntuales usadas en el método original. Además, Craw propone modificar el método original agregando información de clados monofiléticos. Así, construye matrices de datos de áreas de endemismo por taxones. Para introducir la información de los clados monofiléticos codifica de la siguiente forma:

1. Las ausencias son siempre consideradas como 0.
2. La presencia de un taxón monofilético (e.g., una especie dentro de un género con varias especies, o un par de especies hermanas que representan por sí solas a un género) se codifica como 1.
3. La presencia de un grupo hermano de cualquiera de los taxones cuya presencia se codificó como 1, se codifica como 2; y así sucesivamente.

El análisis de los datos se lleva a cabo aplicando un algoritmo de simplicidad y considerando a los caracteres multiestados (i.e., aquellos que poseen más de dos estados, es decir que se presentan en las formas 0, 1, 2... en la matriz) como no ordenados (i.e., cualquier cambio de un estado a otro tiene un costo de un paso).

Para Craw (1988a) las reversiones de caracteres en el árbol son interpretadas biogeográficamente como extinciones, mientras que los paralelismos son interpretados como dispersiones.

Cracraft (1991) propone un método similar al de Craw (1988a). En este método se construye una matriz de datos de áreas de endemismo por taxones, la presencia de un taxón en un área es codificada como 1 y su ausencia como 0. Para agregar la información relativa a categorías taxonómicas mayores agrega una nueva columna a la matriz de datos. Por ejemplo, para codificar un género, agrega una nueva columna de taxón a la matriz y en ella adjudica 1 a cada área que es habitada al menos por una especie del género. La diferencia entre la codificación de taxones de rango superior (e.g., taxones monofiléticos) aplicada por Craw y la aplicada por Cracraft es sólo aparente ya que si los caracteres multiestado de Craw son desdoblados para codificarlos como binarios (i.e., sólo estados 0 y 1) las matrices resultarían coincidentes.

Cracraft destaca que su método se diferencia del de Rosen (1988) en los siguientes aspectos:

1. Su estudio utiliza como unidades áreas de endemismo predefinidas, en tanto que Rosen utiliza localidades puntuales. Cracraft postula que de este modo se asume un cierto grado de no aleatoriedad histórica y biogeográfica en los datos que están basados en distribuciones empíricas originales.
2. En tanto que Rosen codifica un solo nivel taxonómico, Cracraft impone una cierta estructura jerárquica a los datos al codificar distribuciones de las subespecies, especies y géneros.

Cracraft propone que la mejor forma de crear una raíz para el árbol es agregar un área externa hipotética en la cual todos los taxones están ausentes, pero no sugiere la utilización de *Lundberg rooting*. Los datos son analizados utilizando programas de computa-

ción convencionales de análisis cladístico que utilizan algoritmos de simplicidad. La finalidad de este método es obtener un cladograma de áreas que muestre las relaciones entre las áreas de endemismo utilizadas como unidades.

**PAE basado en cuadrículas**

Morrone (1994a) propone utilizar el análisis de distribuciones aplicando un algoritmo de simplicidad en un sentido distinto, el objetivo en este caso es delimitar áreas de endemismo.

El PAE basado en cuadrículas comprende los siguientes pasos (Posadas & Miranda-Esquivel, 1999):

1. *Construcción de una grilla:* Se divide el área en estudio en cuadrículas. Las cuadrículas no son necesariamente iguales en forma y tamaño, de modo que la grilla puede adecuarse al grado de resolución esperado en una subárea en particular (Fig. X-1a).
2. *Obtención de los datos de distribución:* Se analiza la distribución geográfica de taxones que habiten el área en estudio. Los taxones pueden ser de cualquier jerarquía taxonómica y deben constituir grupos naturales, es decir ser monofiléticos. Pero no es necesario que los taxones se relacionen entre sí filogenética- o ecológicamente.
3. *Construcción de una matriz de cuadrículas por taxones:* La matriz se construye colocando un 1 si el taxón está presente en la cuadrícula, o un 0 si está ausente. Para enraizar el cladograma a construir, se agrega una cuadrícula hipotética donde se considera que se hallan ausentes todos los taxones (es decir con ceros para todas las cuadrículas) (Fig. X-1b).
4. *Análisis de la matriz utilizando un algoritmo de simplicidad:* La matriz se analiza con cualquier programa utilizado para un análisis cladístico, e.g., PAUP, Hennig86, NONA. Si se obtiene más de un árbol igualmente simple, se realiza un consenso estricto, es decir aquel que muestre los grupos que se hallan presentes en todos los árboles resultantes (Fig. X-1c).
5. *Selección de áreas de endemismo:* Para ello se tomarán en cuenta sólo aquellos grupos de cuadrículas que formen un clado, y se analizará si la unión entre ellas está sustentada por la presencia de

más de un taxón. Las cuadrículas seleccionadas se dibujan en un mapa, delineando los límites en función de las distribuciones reales de los taxones que sustentan cada clado (Fig. X-1d).

Los patrones de áreas inclusivas o anidadas obtenidos mediante PAE basado en cuadrículas son útiles desde el punto de vista de la conservación (ver capítulo XIV), ya que las unidades menores obtenidas incluyen a las especies con más amplia distribución y también a aquellas de distribución restringida (Posadas & Miranda-Esquivel, 1999).

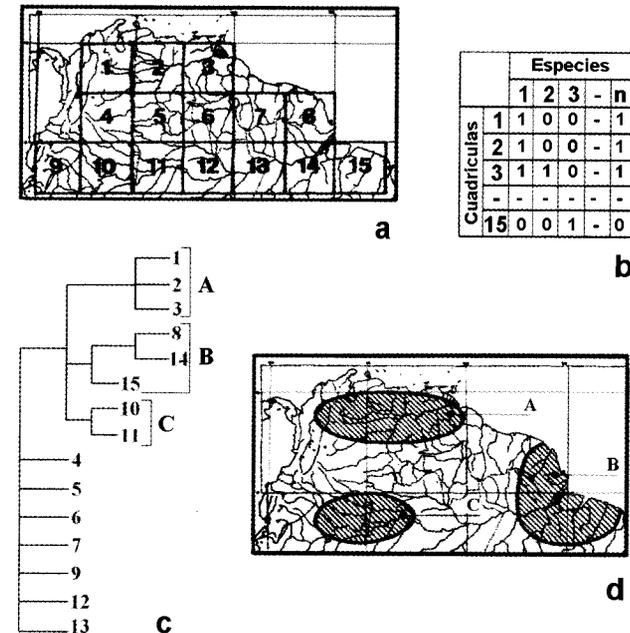


Fig. X-1. PAE basado en cuadrículas. a, Mapa del norte de América del Sur que muestra 15 cuadrículas; b, matriz de cuadrículas por especies; c, cladograma obtenido aplicando un algoritmo de simplicidad; d, áreas de endemismo (A, B y C) delimitadas sobre la base de los grupos del cladograma (modificado de Morrone & Crisci, 1995).

La principal crítica al PAE es que ignora las relaciones cladísticas entre los taxones y considera solamente sus distribuciones (Humphries, 1989). Algunos autores (e.g., Craw, 1988a; Cracraft, 1991; Myers, 1991; Morrone, 1994b) incorporan al PAE información cladística o taxonómica agregando a la matriz grupos supraespecíficos naturales (con dos o más especies). Sin embargo, en el PAE basado en áreas de endemismo el agregado de la información cladística de los taxones de rango supraespecífico hace que se incluya la información correspondiente a los diferentes componentes de los cladogramas haciendo que el análisis corresponda en realidad a la aplicación del método de simplicidad cuantitativa (ver capítulo IX).

Para los panbiogeógrafos (e.g., Craw *et al.*, 1999) el PAE basado en localidades y el basado en áreas de endemismo están conceptualmente relacionados con la panbiogeografía. Incluso, Smith (1992) ha llegado a expresar que el PAE es un método que expresa trazos panbiogeográficos en un esquema jerárquico.

### **Ejemplo 1: PAE en la subregión Andina** (Posadas *et al.*, 1997)

La subregión Andina comprende las alturas de los Andes desde Ecuador y Venezuela, extendiéndose por la cordillera hasta el sur de Chile a lo largo de la costa del Pacífico e incluyendo la estepa patagónica del sur de Argentina hasta la costa atlántica. Esta subregión presenta una biota que muestra complejas relaciones con la de otras áreas templadas de América del Sur, Australia, Nueva Zelanda y otras islas menores del hemisferio austral. Con el fin de delimitar áreas de endemismo dentro de esta subregión se aplicó al análisis de simplicidad de endemismos (PAE) basado en cuadrículas (Morrone, 1994a).

1. *Delimitación del área:* Se consideró la subregión Andina en su totalidad.
2. *Selección de taxones:* Se analizó la distribución de 160 especies de plantas vasculares de la subregión. Los datos de distribución se tomaron a partir de revisiones y monografías.

3. *Elaboración de la grilla:* El mapa de la subregión Andina se dividió en 30 cuadrículas, el tamaño de cada una de ellas dependió del nivel de resolución esperado para cada área, así las cuadrículas ubicadas al sur de los 34° S fueron más pequeñas ya que esta área presenta una gran complejidad biogeográfica (Fig. X-2).
4. *Elaboración de la matriz:* Se construyó una matriz de 30 cuadrículas por 160 especies. La presencia de una especie en una cuadrícula se codificó con 1 y la ausencia con 0. Se incluyó en la matriz una cuadrícula hipotética codificada con ceros con el fin de enraizar el cladograma.
5. *Obtención de los cladogramas:* La matriz se analizó con los programa Hennig86, opciones mh\*, bb\*, y NONA aplicando las opciones mult\*25 y max\*. Ambos análisis produjeron el mismo cladograma único (longitud= 366; CI= 0,41; RI= 0,61) (Figs. X-3 y X-4).
6. *Delimitación de áreas de endemismo:* El cladograma mostró dos áreas principales (A y B), dentro de la primera aparecen dos áreas menores (A<sub>1</sub> y A<sub>2</sub>), mientras que en la segunda se resuelven tres áreas menores (B<sub>1</sub>, B<sub>2</sub> y B<sub>3</sub>) (Fig. X-4).
7. *Discusión:* Las dos áreas mayores de endemismo, A y B, representan respectivamente al conjunto de las provincias biogeográficas del Páramo y la Puna (A) y al conjunto de las provincias biogeográficas Chilena Central, Subantártica y Estepa Patagónica (B). Las áreas menores en A coinciden con el Páramo (A<sub>1</sub>) y la Puna (A<sub>2</sub>) como fueron definidos por Cabrera & Willink (1973) y Morrone (1994b) corroborando que estas unidades constituyen áreas naturales desde un punto de vista biogeográfico histórico. Las áreas menores comprendidas en B corresponden a Chile Central *sensu stricto* (B<sub>1</sub>), ya que el rango de esta área queda reducida respecto a la descripción original de Cabrera y Willink (1973), el norte del área correspondiente a Chile Central en el sentido de Cabrera y Willink (1973) queda relacionada con la zona de la Puna

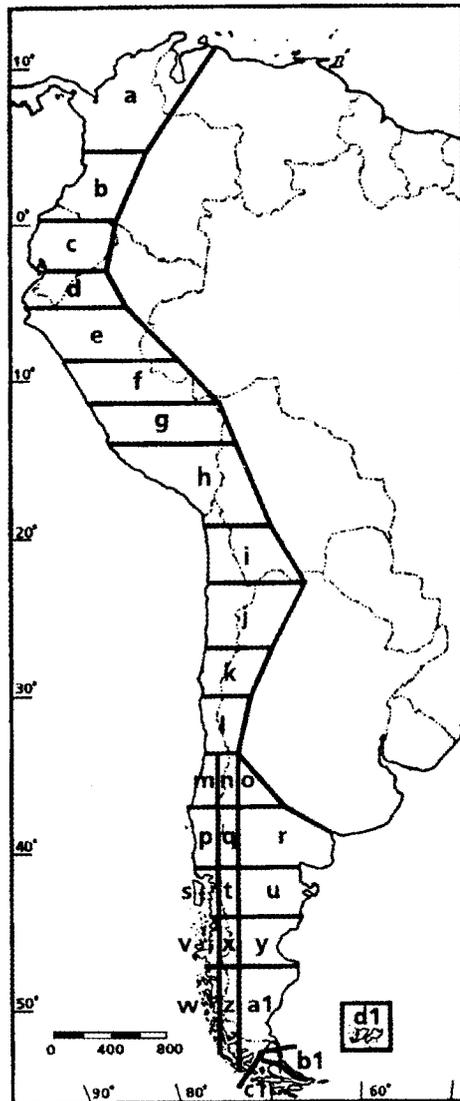


Fig. X-2. Mapa parcial de América del Sur mostrando la grilla que divide a la subregión Andina en 30 cuadrículas. Cada cuadrícula es identificada con una letra (modificado de Posadas *et al.*, 1997).

(cuadrículas *i* y *j*) mientras que el resto se encuentra relacionado con la provincia Subantártica representada por B<sub>2</sub>, esta complejidad reflejada en las relaciones de la zona de Chile Central con la Puna en su sector norte y con el Subantártico en su porción más austral, coincide con la hipótesis de Morrone *et al.* (1997). Las áreas B<sub>2</sub> y B<sub>3</sub> representan respectivamente a las provincias Subantártica y de la Estepa Patagónica (Fig. X-4).

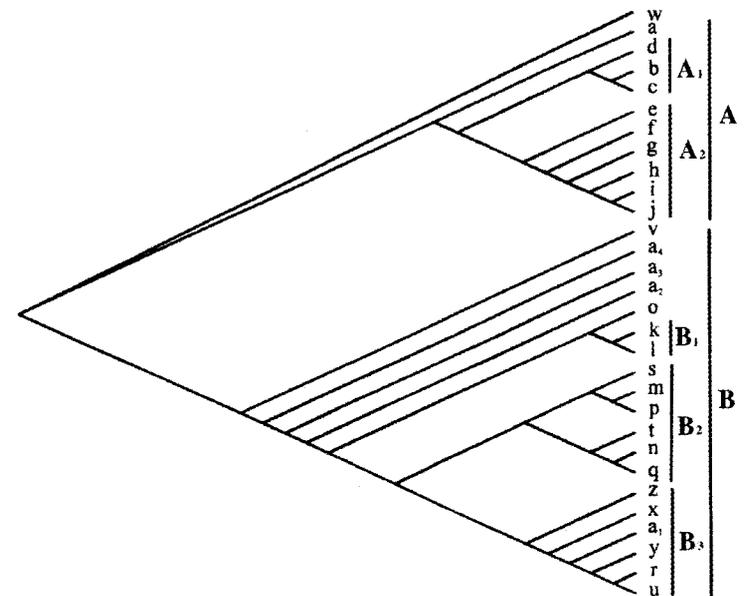


Fig. X-3. Cladograma obtenido a partir de la matriz de cuadrículas por especies; cada terminal representa una cuadrícula. A y B representan respectivamente las áreas de endemismo mayores y A<sub>1</sub>, A<sub>2</sub>, B<sub>1</sub>, B<sub>2</sub> y B<sub>3</sub> las áreas de endemismo menores incluidas dentro de A y B (modificado de Posadas *et al.*, 1997).

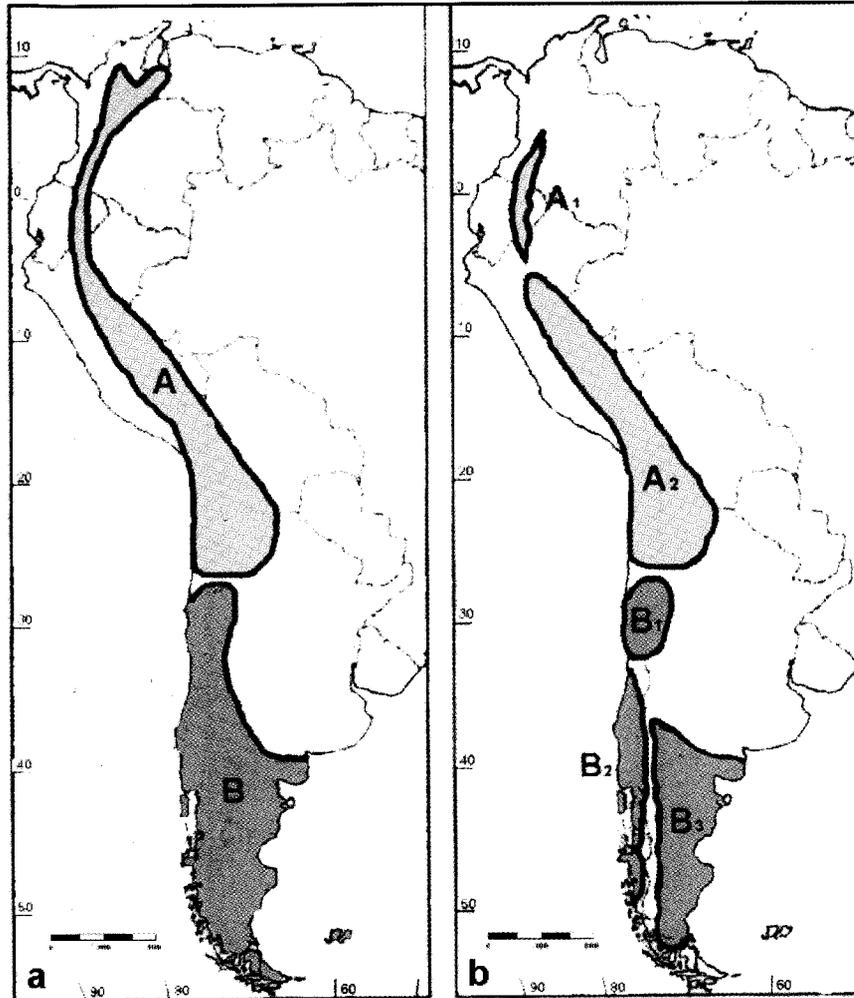


Fig. X-4. Áreas de endemismo en la subregión Andina obtenidas a través del PAE basado en cuadrículas. a, Áreas A y B (señaladas en el cladograma de la figura X-3); b, áreas A<sub>1</sub>, A<sub>2</sub>, B<sub>1</sub>, B<sub>2</sub> y B<sub>3</sub> (señaladas en el cladograma de la figura X-3). A<sub>1</sub> corresponde a la provincia del Páramo; A<sub>2</sub> corresponde a la provincia de la Puna; B<sub>1</sub> corresponde a la provincia de Chile Central *sensu stricto*; B<sub>2</sub> corresponde a la provincia Subantártica y B<sub>3</sub> corresponde a la provincia de la Estepa Patagónica (modificado de Posadas *et al.*, 1997).

### Ejemplo 2: PAE en Chile Central (Morrone *et al.*, 1997)

Chile Central ha sido considerada tradicionalmente como el área de Chile situada entre los 30°-37° S. El análisis de la distribución de diversos taxones animales y vegetales señala un alto porcentaje de taxones endémicos y una estrecha relación de su parte austral con la provincia Subantártica. Con el fin de llegar a una recircunscripción de la provincia Chilena Central, se llevó a cabo un análisis de biogeografía cladística combinado con PAE basado en cuadrículas.

1. *Delimitación del área:* El área conocida como Chile Central (30°-37° S; Cabrera & Willink, 1973) se dividió en áreas menores sobre la base de patrones repetidos de distribución de las especies de siete géneros de Asteraceae (132 especies), un género de Buprestidae (Coleoptera, 1 especie), tres géneros de Curculionidae (Coleoptera, 53 especies) y dos géneros de Gnaphosidae (Araneae, 13 especies). Se reconocieron cuatro áreas de endemismos en Chile Central: Coquimbo (Co), Santiago (Sa), Curicó (Cu) y Ñuble (Ñu). La provincia Subantártica (SUB) se usó para enraizar los árboles (Fig. X-5).
2. *Obtención de cladogramas de taxones:* Se obtuvieron los cladogramas de *Triptilon* (Asteraceae, siete especies), *Calopappus-Nassauvia* sect. *Panargyrum* (Asteraceae, seis especies), grupo de especies *Leucheria amoena* (Asteraceae, ocho especies), grupo de especies *Leucheria cerberoana* (Asteraceae, 12 especies), *Mendizabalia* (Buprestidae, dos especies, una con dos subespecies), grupo de especies *Listroderes nodifer* (Curculionidae, cinco especies), grupo de especies *Listroderes curvipes* (Curculionidae, tres especies), *Puranius* (Curculionidae, 12 especies), *Apodrassodes* (Gnaphosidae, tres especies) y grupo de especies *Echemoides chilensis* (Gnaphosidae, cinco especies).
3. *Obtención de cladogramas de áreas:* En los cladogramas citados se reemplazaron los taxones por las áreas que

estos ocupan y se obtuvieron los cladogramas de áreas correspondientes.

4. *Obtención de los cladogramas generales de áreas:* Se usaron cuatro metodologías diferentes, a) análisis de los componentes, supuestos 0, 1 y 2; b) simplicidad cuantitativa, programa Hennig86, opción ie\*; c) enunciados de tres áreas, programas TAS y Hennig86; d) subárboles sin paralogía, supuesto 2, programas TASS y Hennig86. La aplicación de estas metodologías resultó en la obtención de cinco cladogramas generales de áreas. De ellos se seleccionó, mediante la opción FIT del programa Component 1.5, el más simple (Fig. X-5), es decir el que implica el menor número de extinciones y dispersiones.
5. *PAE basado en cuadrículas:* El área de Chile Central (30°-37° S) se dividió en 13 unidades (A-M), cada una de un grado de latitud (Fig. X-5). Se construyó una matriz de 13 cuadrículas por 67 taxones. La presencia de una especie en una cuadrícula se codificó con 1 y la ausencia con 0. Se incluyó en la matriz una cuadrícula hipotética codificada con ceros con el fin de enraizar el árbol. La aplicación del programa Hennig86, opción ie\* y pesos sucesivos a la matriz, resultó en un único cladograma.
6. *Discusión:* El cladograma general de áreas (Fig. X-5) muestra que un primer evento vicariante separó las áreas septentrionales (Co-Sa) de la meridionales (Cu-Ñu-SUB); un segundo evento separó Co de Sa; en tanto que dentro de las áreas meridionales Cu se separó primero y el último evento separó Ñu de SUB. De acuerdo con esta hipótesis, las cuatro áreas de Chile Central no constituyen un grupo natural o monofilético, pues Cu y Ñu se hallan cladísticamente más relacionadas con SUB que con las áreas hermanas Co-Sa. El cladograma obtenido con PAE basado en cuadrículas (Fig. X-5) coincide completamente con el cladograma general de áreas, dado que muestra las mismas relaciones entre grupos de unidades geográficas: un grupo norte (A-F), un grupo intermedio (G-J) y un

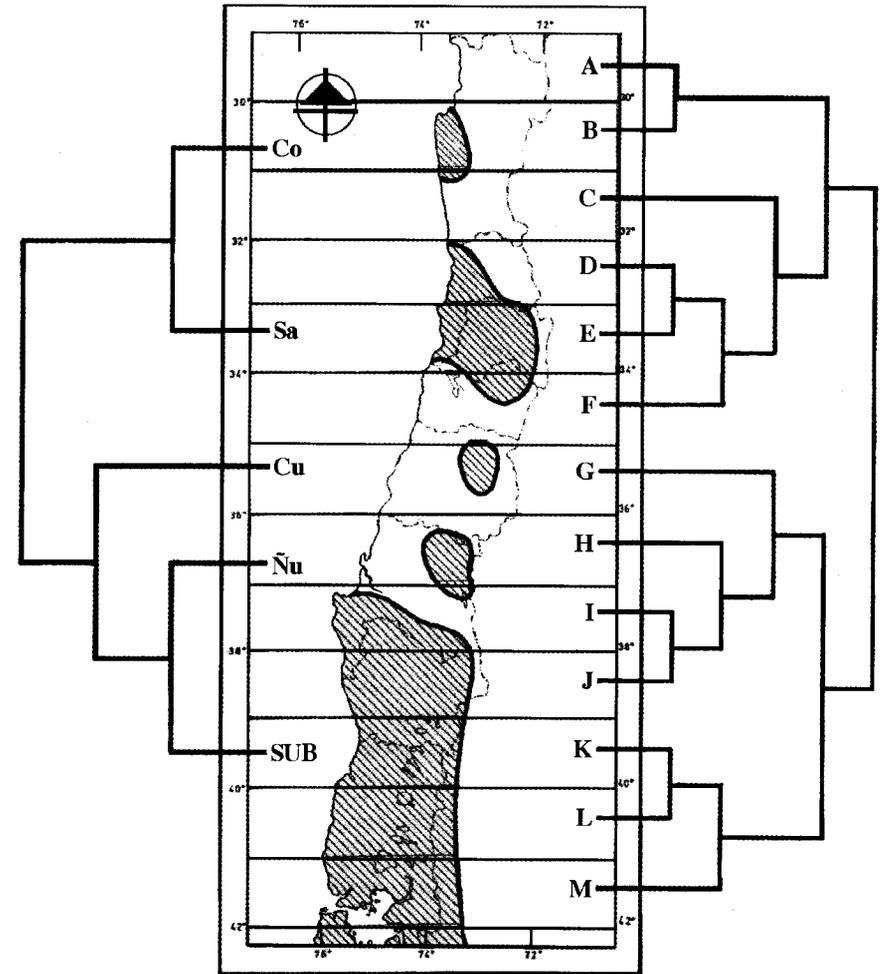


Fig. X-5. Mapa de Chile Central mostrando las cuadrículas usadas para la aplicación del PAE (señaladas con las letras A a M), en rayado se observan las áreas de endemismo obtenidas. A la izquierda se muestra el cladograma general de áreas obtenido aplicando técnicas de biogeografía cladística y a la derecha el cladograma resultante del PAE (modificado de Morrone *et al.*, 1997).

grupo sur (K-M). Los resultados sugieren que el área tradicionalmente conocida como Chile Central (30°-37° S) se compone de dos sectores: un sector septentrional (Co-Sa, 30°-34° S, A-F) con un alto número de taxones endémicos, y un sector meridional (Cu-Ñu, al sur de los 34° S, G-J) con un gran número de elementos subantárticos. El sector meridional se halla mucho más relacionado con la provincia Subantártica que con el sector norte de Chile Central, este resultado concuerda con el del ejemplo anterior.

#### *Trabajos empíricos aplicando PAE*

Entre los trabajos empíricos que aplican PAE pueden mencionarse: Posadas (1996); Morrone & Coscarón (1996); Morrone & Lopretto (1996); Morrone (1998).



## CAPÍTULO XI

### MÉTODOS BASADOS EN EVENTOS

Los llamados métodos basados en eventos han ganado reconocimiento en la biogeografía histórica en los últimos años. A diferencia de la mayoría de los otros métodos biogeográficos históricos, los métodos basados en eventos postulan modelos explícitos de los procesos que afectan la distribución geográfica de los seres vivos. Los diferentes tipos de procesos (dispersión, extinción, paralogía geográfica o duplicación y vicariancia) son identificados y se les asignan valores de costo-beneficio bajo un modelo explícito de funcionamiento de la naturaleza. En consecuencia, la historia de la distribución de un taxón es inferida sobre la base de la información filogenética y aplicando el criterio de máximo beneficio y mínimo costo con respecto a todos o sólo a algunos de estos procesos. Para quienes proponen estos métodos (*e.g.*, Page, 1994a) postular un modelo de funcionamiento permite tener criterios de optimización (*i.e.*, mínimo costo) lo que, según ellos, representa una ventaja sobre los métodos que aplican algoritmos sin definir los criterios de optimización.

Estos métodos se aplican también en estudios coevolutivos de la sistemática molecular (organismo-gen) y de la parasitología (hospedador-parásito). Esto es posible puesto que existen similitudes básicas entre los distintos procesos que se dan en estas dos asociaciones y en la relación área-taxón de la biogeografía histórica. Page & Charleston (1998) postulan que en estos tres tipos de asociaciones una entidad -que denominan el *asociado*- sigue los eventos que suceden en la otra -que denominan *hospedador*. La tabla XI-1 muestra las equivalencias entre los asociados y sus hospedadores y los diferentes eventos de los tres tipos de asociaciones mencionadas. Si bien los eventos de estas asociaciones no son homólogos, resultan en patrones cladísticos similares. Así por ejemplo, el fenómeno de duplicación de un gen dentro de un organismo genera un patrón similar a la especiación de un parásito en un hospedador sin que haya especiación de este último, o el mismo patrón que la especiación

Tabla XI-1. Equivalencias entre los procesos de distintas asociaciones históricas, incluyendo las diferentes terminologías usadas por los autores.

ASOCIACIÓN		PROCESOS			
Hospedador	Asociado	Codivergencia	Duplicación	Transferencia horizontal	Pérdida
Sistemática molecular	Gen	Especiación y duplicación génica simultáneas= coalescencia interespecífica= genes ortólogos	Paralogía= duplicación de genes sin especiación= coalescencia profunda= genes parálogos	Transferencia génica	Pérdida de genes
Parasitología	Parásito	Coespeciación = especialización sucesiva = continuidad con el hospedador	Especiación del parásito sin especiación del hospedador	Cambio de hospedador= colonización	Extinción del parásito= exclusión
Biogeografía histórica	taxón	Vicariancia	Especiación del taxón sin vicariancia del área= Paralogía geográfica= simpatria= redundancia= linajes múltiples	Dispersión	Extinción

simpátrica de un taxón en un área determinada (Page & Charleston, 1998) (Fig. XI-1). Por lo tanto, los sistemáticos moleculares, los parasitólogos y los biogeógrafos enfrentan un problema común: reconstruir la historia de una asociación entre un asociado (gen, parásito o taxón) y su hospedador (organismo, hospedador o área) (Page, 1994a). Las tres disciplinas utilizan la información contenida en los cladogramas tanto de los hospedadores como de los asociados para reconstruir dichas asociaciones y los desarrollos metodológicos de una disciplina han sido posteriormente adoptados por las otras.

Hasta la fecha se han propuesto no menos de cinco métodos basados en eventos:

1. Árboles reconciliados (máxima coespeciación).
2. Matriz bidimensional de costos evolutivos.
3. Análisis de dispersión - vicariancia (DIVA).
4. Jungles.
5. Método combinado.

En este punto tal vez merecería señalarse que recientemente se han propuesto pruebas estadísticas basadas en la máxima verosimilitud (*maximum likelihood*, ver apéndice 1) y métodos bayesianos de reconstrucción filogenética para la coespeciación hospedador-parásito (Huelsenbeck *et al.*, 1997).

### Árboles reconciliados o Máxima coespeciación (MC)

El concepto de árboles reconciliados surgió independientemente en la sistemática molecular, la parasitología y la biogeografía. Page (1994a) propuso un método basado en este concepto para reconstruir la historia de la asociación hospedador-asociado en biogeografía. En la explicación de este método se utilizará, por lo tanto, la nomenclatura correspondiente a esta disciplina.

Este autor reconoce cuatro tipos de eventos: paralogía geográfica (hay especiación simpátrica; es decir, el asociado -taxón- sufre especiación sin que medie ningún cambio en el hospedador -área-) (Fig. XI-1); dispersión (el taxón coloniza una nueva área) (Fig. XI-2); extinción (el taxón desaparece de un área, esto puede deberse

**DUPLICACIÓN O PARALOGÍA**

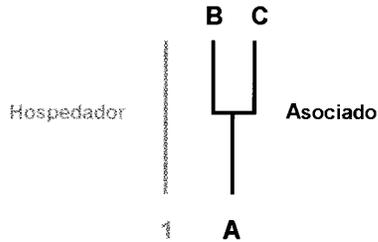


Fig. XI-1. Patrón cladístico generado por un evento de duplicación. En biogeografía la duplicación corresponde a un evento de especiación simpátrica. El hospedador corresponde al área (1, representada en gris) y el asociado es un organismo (A, en negro) que ha sufrido especiación (B y C, en negro) sin que cambie la distribución original.

**TRANSFERENCIA HORIZONTAL**

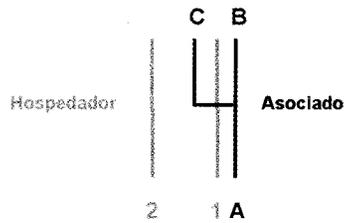


Fig. XI-2. Patrón cladístico generado por un evento de transferencia horizontal. En biogeografía la transferencia horizontal corresponde a un evento de dispersión. Los hospedadores (1 y 2, en gris) representan dos áreas no relacionadas entre ellas, los asociados (organismos, A-C en negro) han sufrido un evento de dispersión, así el taxón C que representa el grupo hermano del taxón B se dispersa al área 2 que no está relacionada con el área ancestral del taxón.

**PÉRDIDA**

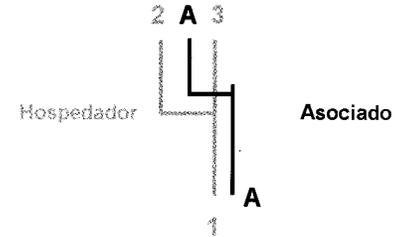


Fig. XI-3. Patrón cladístico generado por un evento de pérdida. En biogeografía la pérdida corresponde a un evento de extinción. El grupo hermano del taxón A (asociado, en negro) se ha extinguido y, por lo tanto, está ausente del área 3 (hospedador, en gris) correspondiente.

**CODIVERGENCIA**

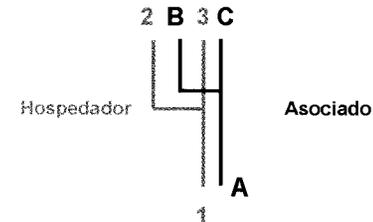


Fig. XI-4. Patrón cladístico generado por un evento de codivergencia. En biogeografía la codivergencia corresponde al evento de vicariancia. Los organismos B y C (asociados, en negro) han sufrido especiación alopátrica respondiendo a un proceso de separación del área 1 que genera la aparición de una barrera, originando las áreas 2 y 3 (hospedador, en gris).

a dos razones: extinción o falta de muestreo) (Fig. XI-3); y vicariancia (hay especiación alopátrica; es decir, el taxón sufre especiación conjunta con una divergencia de las áreas) (Fig. XI-4).

La MC maximiza el número de eventos de vicariancia (codivergencia), minimiza la duplicación y la extinción y prohíbe la dispersión. Posteriormente, Page (1994b) propuso un procedimiento para incorporar la dispersión. Según este método, para identificar los taxones que se han dispersado, debe borrarse cada taxón por turno y generar un árbol reconciliado para los restantes taxones. Aquellos taxones cuya anulación incrementa en gran medida la congruencia entre los cladogramas de áreas y los cladogramas de taxones tienen una gran probabilidad de haber experimentado dispersión.

Los pasos a seguir para aplicar esta técnica son:

1. Seleccionar los cladogramas del hospedador y del asociado.
2. Superponer cada nodo del cladograma del asociado sobre el cladograma del hospedador.
3. Asumir que la coespeciación es máxima y no considerar la dispersión.
4. Atribuir las diferencias entre ambos cladogramas a los eventos de extinción o de duplicación o a ambos simultáneamente.
5. Elegir la reconstrucción que implique un menor costo (*i.e.*, que contenga la máxima coespeciación y minimice el resto de los eventos).

Los algoritmos para obtener árboles reconciliados están implementados en el programa COMPONENT versión 2.0 (Page, 1993).

En biogeografía usualmente no se conoce de antemano el cladograma general de áreas (cladograma del hospedador). El modo de proceder en este caso es reconciliar él o los árboles de los asociados (cladogramas de área) con cada cladograma general de área posible; si el número de áreas analizado es bajo se enumeran todos los cladogramas generales de áreas posibles, si este número es alto se realiza una búsqueda heurística (Page, 1994a). Así, la filogenia del hospedador que muestra máxima vicariancia con

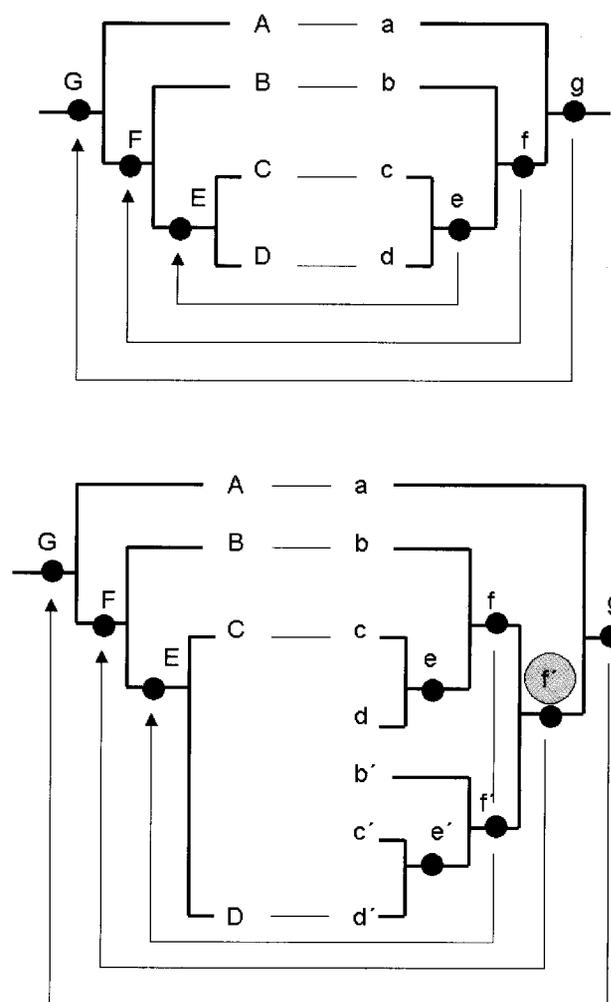


Fig. XI-5. Método de árboles reconciliados o máxima coespeciación. a, Un ejemplo sencillo donde la coespeciación entre los árboles del hospedador y del asociado ha sido completa; b, en el segundo caso se necesita postular una duplicación, representada por el nodo f', para reconciliar los árboles del hospedador y su asociado (modificado de Morrone & Crisci, 1995).

respecto a las de los asociados se considera como cladograma general de áreas.

La figura XI-5a muestra un ejemplo de un árbol reconciliado entre un cladograma de áreas y su cladograma general de áreas, que representa la situación más simple posible en la que la codivergencia entre ambos asociados es máxima. La figura XI-5b muestra un ejemplo más complejo de una situación similar, donde se necesita una duplicación (nodo f' en el cladograma reconciliado) para reconciliar ambos árboles.

Este método aplica el supuesto de un-hospedador-por-parásito que en biogeografía se corresponde al supuesto un-área-por-especie. Ello significa que las especies ancestrales pueden existir en un área o en múltiples áreas de las cuales se haya postulado que formaron una región contigua en el pasado de acuerdo al cladograma general de áreas.

MC es un método útil para analizar si en una asociación existe mayor vicariancia de la que existiría por azar. Se consigna el número de eventos de vicariancia obtenidos con los datos originales y luego las asociaciones de los taxones con las áreas son permutadas al azar, o los cladogramas de áreas y los cladogramas generales de áreas se permutan al azar. Se calcula el número máximo de eventos vicariantes para los datos cambiados al azar, y el procedimiento se repite varias veces. Si el valor observado para los datos reales es más alto que el valor calculado para las permutaciones al azar en un 95 % de las replicaciones, se puede rechazar la hipótesis de una asociación al azar entre las filogenias de los taxones y de las áreas (Ronquist, 1998).

El algoritmo de optimización de MC trabaja con seguimientos de eventos alternativos de los nodos del hospedador sobre los nodos del asociado, tratando de hallar el mejor ajuste o concordancia entre los árboles.

Ronquist (1998) presenta una formalización de este método desde una perspectiva de matrices tridimensionales de beneficios. En esta formalización a cada evento de vicariancia se le asigna un valor de 1 (valor de beneficio); las duplicaciones y extinciones no tienen costo ni beneficio (valor 0); en tanto que el modelo no permite las

dispersiones por lo que se les asigna un valor de  $\infty$  (valor de prohibición). En síntesis, el modelo maximiza los eventos de coespeciación (vicariancia), minimiza las duplicaciones y extinciones y no considera las dispersiones.

### Matriz bidimensional de costos coevolutivos

Ronquist & Nylin (1990) propusieron un enfoque de análisis de las asociaciones hospedador-asociado en términos de una matriz de asociación (Fig. XI-6). Del mismo modo que las especies cambian

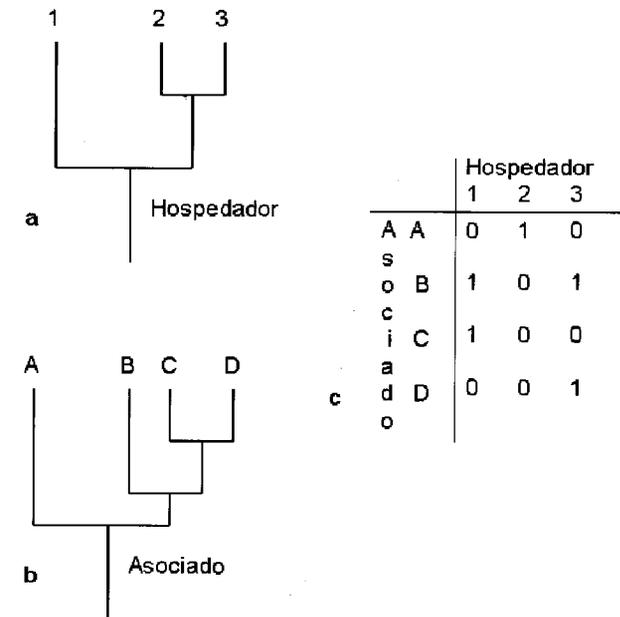


Fig. XI-6. Método de matriz bidimensional de costos coevolutivos. a, Filogenia del hospedador; b, filogenia del asociado; c, matriz de asociación que describe las relaciones en el tiempo presente para reconstruir la historia de dicha asociación. 0= no existe asociación en el tiempo presente; 1= existe asociación en el tiempo presente (modificado de Ronquist, 1996).

en el tiempo, también las asociaciones lo hacen, generando un patrón con dos componentes: la filogenia del asociado y la del hospedador y los cambios en las cualidades de la asociación. Estas inferencias coevolutivas, que fueron desarrolladas por estos autores para interpretar las asociaciones coevolutivas planta-insecto (que equivalen a las asociaciones hospedador-parásito en parasitología), pueden ser traducidas como se mencionó anteriormente a la biogeografía histórica, sustituyendo al hospedador por el área, al asociado por el taxón y donde la filogenia del hospedador corresponde a un cladograma general de áreas. La nomenclatura utilizada en la descripción del método corresponderá con la de la parasitología.

El objetivo de los autores es generar escenarios coevolutivos (hipótesis que describen los cambios en las asociaciones a lo largo del tiempo) de una asociación a partir de las filogenias de los hospedadores y los asociados y de una matriz de asociación entre los participantes. Los autores postulan un modelo nulo, en el que no ocurren cambios en la cualidad que define la asociación hospedador-parásito y al que se le asigna un costo de cero. Este modelo nulo responde al evento de duplicación; así, si existe una especiación del parásito independiente del hospedador, se mantiene el modelo nulo que predice una ampliación de la asociación en la que el hospedador incluirá a ambas especies descendientes del parásito ancestral. La idea del método es especificar costos relativos para cada evento de coevolución, que una vez determinados permiten construir una matriz de costos para reconstruir la historia de la asociación hospedador-parásito. A partir de ella, se puede hallar la reconstrucción que indique el costo mínimo, es decir la explicación más simple (principio de simplicidad o *parsimony*) para el origen del patrón que se está analizando, aplicando un algoritmo de simplicidad.

Los eventos que, según este método, pueden afectar el patrón esperado a partir del modelo nulo (duplicación) son tres:

1. Colonización: Este tipo de evento crea una nueva asociación.
2. Exclusión: Lleva a la desaparición de asociaciones ancestrales.

3. Especialización sucesiva: A través de la cual las asociaciones ancestrales se dividen en dos o más nuevas asociaciones. Este tipo de evento es usualmente denominado como coespeciación (ver tabla XI-1).

Según los autores las desviaciones del modelo nulo pueden ser explicadas invocando dos explicaciones mutuamente excluyentes: especialización sucesiva o una combinación de colonización más exclusión que denominan cambio de hospedador (*host switching*).

El término *especie ancestral* se refiere a los nodos internos de las ramas del cladograma. El método opera bajo el supuesto de que la especie ancestral se extingue cuando se produce una especiación. Este supuesto impide considerar que una especie descendiente sea idéntica a su ancestro (Ronquist & Nylin, 1990).

En el ejemplo de la figura XI-7 se ilustra la construcción de la matriz del hospedador. Existen sólo dos especies hospedadoras, 1 y 2, y su ancestro 3. Pasar de 1 ó 2 a 3 es imposible (costo infinito), porque 3 es la especie ancestral de 1 y 2 y dejó de existir cuando ellas se originaron. Pasar de 1 a 2 o viceversa, cuesta un evento de cambio de hospedador (costo *s*). Pasar de 3 a 2, o de 3 a 1 implica un evento de especialización sucesiva (costo *t*). Finalmente, la permanencia en el mismo hospedador después de una especiación representa el modelo nulo, una duplicación, y no cuesta nada (la línea diagonal de ceros).

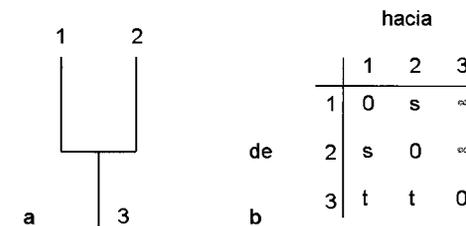


Fig. XI-7. Método de matriz bidimensional de costos coevolutivos. a, Filogenia del hospedador donde 3 es el ancestro de 1 y 2; b, matriz de costos que resulta de la filogenia del hospedador. El costo de algunas transiciones es infinito (e.g., de 1 a 3). s= costo de un evento de cambio de hospedador; t= costo de especialización sucesiva (modificado de Ronquist, 1996).

Distintos métodos que utilizan matrices de costos son conocidos actualmente como métodos generalizados de simplicidad (*parsimony*), *e.g.*, Farris, 1988; Swofford & Olsen, 1990; Maddison & Maddison, 1992; Goloboff, 1996; Swofford, 1999. De la misma manera que MC, este método aplica el supuesto un-hospedador-por-parásito, que implica la simplificación de que en cada punto del tiempo, cada parásito está restringido a un único hospedador. Este supuesto permite el uso de métodos de optimización estándar para las matrices de costo, utilizando un algoritmo exacto accesible en programas de computación como el MacClade (Maddison & Maddison, 1992) o PAUP (Swofford, 1999) para hallar la reconstrucción que implique el costo mínimo de la historia de la asociación hospedador-parásito.

Los algoritmos de optimización de la matriz de costos consideran un triplete de nodos por vez. Al calcular el costo de un estado ancestral particular, las longitudes de las ramas descendientes a la derecha y a la izquierda del nodo se evalúan en forma independiente y luego se suman. Así, es suficiente si la matriz de costos contiene todas las combinaciones posibles de un estado ancestral con un estado descendiente (una matriz bidimensional). A diferencia de lo que sucede con estos métodos, en MC y DIVA, las coespeciaciones (*e.g.*, los eventos de vicariancia) son de especial importancia, y estos eventos no pueden reconocerse a menos que ambos descendientes sean considerados simultáneamente. Por ello ambos métodos requieren de matrices tridimensionales.

### **Análisis de dispersión-vicariancia (DIVA)**

Este método fue propuesto por Ronquist (1997b) a partir de las ideas desarrolladas originalmente por Ronquist & Nylin (1990) para estudiar asociaciones entre organismos (*e.g.*, hospedador-parásito).

El DIVA reconstruye la distribución ancestral de los taxones sobre la base de un modelo biogeográfico simple. Este método posibilita aplicar el método al estudio de la biogeografía de un taxón aún cuando no exista un cladograma general de áreas. Además,

permite reconstruir escenarios biogeográficos, que incluyen la posibilidad de la existencia de relaciones reticuladas entre las áreas y no únicamente de relaciones de tipo jerárquico, como sucede en todos los métodos de biogeografía cladística. El método opera bajo el supuesto de que las distribuciones de las especies extintas y de sus ancestros pueden describirse en términos de un conjunto de unidades de áreas.

La reconstrucción de las áreas ancestrales de un taxón se realiza sobre la base de su cladograma de áreas y de dos reglas de optimización y una matriz de costos asignados a los distintos tipos de eventos. Las reglas de optimización son:

1. El nodo ancestral no puede contener un área que no este ocupada por alguno de los descendientes.
2. El nodo ancestral debe contener al menos un área de la distribución de cada uno de sus dos nodos descendientes.

La matriz de costos es tridimensional y se construye a partir de los datos de distribución y filogenéticos. Las premisas para la construcción de estas matrices son las siguientes:

1. Los eventos de vicariancia tienen un costo nulo (= 0). Esto implica que se asume que la especiación se da por vicariancia, donde hay separación de una distribución amplia en dos conjuntos de áreas mutuamente excluyentes.
2. Los eventos de duplicación reciben un costo de 0.
3. Los eventos de dispersión reciben un costo de 1 por cada unidad de área que se agrega a la distribución.
4. Los eventos de extinción reciben un costo de 1 por cada unidad de área que desaparece de la distribución.

Así, aplicando estas premisas se explican las distribuciones sobre el cladograma de áreas asignando los costos mencionados para cada evento, de modo que dichas explicaciones impliquen el menor costo posible.

Los algoritmos utilizados son similares a los usados para las matrices bidimensionales.

Ronquist (1996) desarrolló el programa de computación DIVA versión 1.1 para la aplicación de este método. Como resultado de la aplicación de este programa sobre datos empíricos se generan la

o las reconstrucciones posibles de las distribuciones ancestrales para cada nodo. Además puede obtenerse una serie de estadísticas que indican las frecuencias de eventos posibles entre dos o más áreas, discriminando dispersión y vicariancia.

En un trabajo posterior, Ronquist (1997a) propuso una modificación de su método que él denominó DIVA restringido (*constrained DIVA*). En este nuevo enfoque distingue entre las dispersiones al azar (aquellas que implican que los taxones atraviesan una barrera) y las dispersiones predecibles (cuando el evento de dispersión se da por la desaparición de una barrera). La matriz de costos en este caso se construye de acuerdo a las siguientes reglas:

1. Los eventos de vicariancia reciben un valor de beneficio, costo igual a -1.
2. Los eventos de duplicación reciben un costo de 0.
3. Los eventos de extinción reciben un costo de 1.
4. Los eventos de dispersión al azar reciben un costo de 1.
5. Los eventos de dispersión predecible reciben un valor de beneficio, costo igual a -1.

Tabla XI-2. Valores de costos asignados a los distintos tipos de eventos en los métodos que utilizan matrices tridimensionales de costo - beneficio. Los valores asignados a MC corresponden a la formalización del método por Ronquist (1998).

EVENTO	VALORES ASIGNADOS POR CADA MÉTODO		
	MC	DIVA	DIVA RESTRINGIDO
Vicariancia	1	0	-1
Duplicación	0	0	0
Extinción	0	1	1
Dispersión al azar	∞	1	1
Dispersión predecible	No aplicable	No aplicable	-1

Ronquist (1998) destaca que los modelos que han sido propuestos hasta el momento implican grandes simplificaciones; sin embargo, predice que las matrices tridimensionales de costo son herramientas tan poderosas que permitirán en el futuro desarrollar optimizaciones de cualquier modelo evolutivo o biogeográfico más allá de su complejidad. Por ejemplo, podrán incluirse en los modelos biogeográficos costos de dispersión relativos a la distancia entre las áreas implicadas, así como también incorporar restricciones temporales a determinados eventos que ocurren en el espacio.

La tabla XI-2 muestra una comparación de los valores que se asignan a los distintos eventos en aquellos métodos que utilizan matrices tridimensionales (MC, DIVA y DIVA restringido).

### Jungles

Como vimos anteriormente, el método de árboles reconciliados (MC), posee algunas limitaciones. Por ejemplo, no tienen en cuenta la transferencia horizontal (Page & Charleston, 1998). La transferencia horizontal es la transferencia de un linaje asociado desde un hospedador-fuente hacia otro hospedador-destino que no es el descendiente inmediato del hospedador-fuente. Son ejemplos la transferencia horizontal de genes, el cambio de hospedador y la dispersión biogeográfica. Dado que para postular una transferencia horizontal se necesita que los hospedadores fuente y destino sean contemporáneos, se deben considerar las edades relativas de diferentes linajes de hospedadores. El hecho de no tener en cuenta esta limitación temporal resulta en el postulado de transferencias que son mutuamente incompatibles. Charleston (1998) desarrolló una solución a este problema que emplea una estructura matemática llamada *jungles* que contiene todas las formas posibles en la cual el árbol del asociado puede seguirse en el árbol del hospedador dados los procesos de codivergencia, duplicación, pérdida y transferencia horizontal y todas las asociaciones conocidas existentes. Una vez calculados los costos para cada uno de estos procesos, es posible hallar el o los subgrafos que corresponden a la reconstrucción o reconstrucciones menos costosas, es decir más simples (principio de

simplicidad o *parsimony*) de la historia de la asociación. No existen, hasta el momento, aplicaciones en biogeografía de este método.

### Método combinado

En trabajos empíricos recientes (Miranda-Esquivel, 1999; Posadas & Morrone, en prensa) se ha propuesto una utilización de enfoques combinados. Esta síntesis consiste en evaluar cladogramas generales de áreas, obtenidos a través de técnicas cladísticas (*e.g.*, BPA) o basadas en eventos (*e.g.*, árboles reconciliados), a la luz de las estadísticas aportadas por el DIVA. La utilidad de combinar estos enfoques resulta del hecho que las técnicas de construcción de cladogramas generales de áreas tienden a optimizar sólo los eventos debidos a vicariancia, ya que estos resultan en patrones jerárquicos que pueden ser representados mediante cladogramas. Así, los efectos de la dispersión que generan un patrón de relaciones reticuladas, no expresables en diagramas de árboles, quedan enmascarados. Además, los eventos de dispersión pueden traducirse en patrones de distribución de los taxones que generen ruido biogeográfico en los cladogramas generando relaciones entre las áreas que no se deben a una historia común. Esto implica que en aquellos métodos que resultan sólo en relaciones jerárquicas entre las áreas pueden aparecer grupos de áreas cuyas relaciones se deban en realidad a dispersión y no a una historia común entre ellas.

Al analizar las frecuencias de reconstrucciones para escenarios biogeográficos obtenidas a partir de DIVA es posible evaluar si las relaciones que manifiestan los cladogramas generales de áreas están bajo la influencia de la dispersión o responden realmente a efectos de vicariancia.

### El problema de la metricidad

Una importante cuestión concerniente a las matrices tridimensionales de costo (*e.g.*, DIVA) y al método de árboles reconciliados es la violación de la metricidad. Una función numérica

$d(x, y)$  de pares de puntos de un conjunto  $E$ , se dice que es métrica si satisface las siguientes condiciones:

1.  $d(x, y) = d(y, x) \geq 0$  (simetría).
2.  $d(x, z) \leq d(x, y) + d(y, z)$  (desigualdad triangular).
3. Si  $d(x, y) = 0$  entonces  $x = y$  (distinguibilidad de elementos no idénticos).
4.  $d(x, x) = 0$  (indistinguibilidad de elementos idénticos).

Esto significa que la metricidad es violada si a las duplicaciones no se les asigna un costo 0, o si algunos de los eventos tienen valores de beneficio (menores que 0) en lugar de valores de costo. Por lo tanto, las matrices tridimensionales de costo, requeridas por DIVA y árboles reconciliados (en la versión formalizada por Ronquist, 1998), son no-métricas. La violación de la metricidad es una consecuencia inevitable toda vez que la vicariancia sea considerada como un evento más probable de suceder que las duplicaciones. Las duplicaciones implican una especiación independiente del parásito en coevolución y una especiación simpátrica en biogeografía histórica, lo que aparentemente las hace menos probables que la vicariancia, por lo que la metricidad impone limitaciones que muchos biólogos no están dispuestos a aceptar en las inferencias coevolutivas o biogeográficas (Ronquist, 1998). Sin embargo, los matemáticos consideran que la violación de la metricidad, asume en los cálculos la existencia de un espacio abstracto no-métrico, cuyas propiedades geométricas son muy difíciles de explorar y que por lo tanto es aconsejable evitar (Williams & Dale, 1965).

### Ejemplo: Método combinado en la provincia Subantártica (Posadas & Morrone, en prensa)

Se realizó un análisis biogeográfico para establecer las relaciones entre los distintos distritos que conforman la provincia Subantártica y establecer sus relaciones con la Provincia Chilena Central, sobre la base de los patrones de distribución y la información filogenética correspondiente a varios grupos de artrópodos del área. El análisis de los datos se realizó según el

método combinado. Para ello, se aplicaron en primer término los métodos de simplicidad cuantitativa (BPA) y árboles reconciliados (MC) con el fin de obtener cladogramas generales de áreas, los cuales fueron evaluados en segundo término en función de los resultados aportados por DIVA.

1. *Delimitación de áreas*: Las áreas consideradas en el análisis fueron la provincia Chilena Central y los distritos de la provincia Subantártica: Maule, Valdivia, Bosque Magallánico, Páramo Magallánico, Islas Malvinas (Cabrera & Willink, 1973; Morrone, 1994b, 1996; Morrone *et al.*, 1997).
2. *Obtención del/los cladograma/s taxonómico/s*: Se tomaron los cladogramas, obtenidos mediante las técnicas usuales de cladismo, de los siguientes géneros: *Echemoides* (Araneae: Gnaphosidae) y *Aegorhinus*, *Puranius*, *Germainiellus*, *Antarctobius*, grupo genérico *Falklandius* y *Ryephenes* (Coleoptera: Curculionidae).
3. *Resolución de las politomías y obtención de los cladogramas de áreas*: Dado que los programas Component 2.0 (Page, 1993) y DIVA 1.1 (Ronquist, 1996) sólo trabajan con árboles totalmente dicotómicos, se consideraron en el análisis todas las posibilidades de resolución para cada politomía. Luego, en cada cladograma los taxones fueron reemplazados por las áreas en que habitan.
4. *Obtención de los cladogramas generales de áreas*: Los datos fueron analizados utilizando independientemente las técnicas BPA y MC. Para aplicar BPA (ver capítulo IX) se construyó una matriz de áreas por componentes a partir de todos los cladogramas mencionados, la matriz resultó de 6 áreas por 100 componentes y fue analizada aplicando un algoritmo de simplicidad a través del programa Hennig86. Para aplicar MC, se construyó la matriz de datos correspondiente a los cladogramas de áreas de todos los taxones mencionados. Los datos fueron analizados en el programa Component 2.0 aplicando una estrategia heurística. Se realizaron tres búsquedas, en la primera se minimizaron sólo las pérdidas, en la segunda el criterio a minimizar fueron las duplicaciones y en la tercera se minimizaron ambos criterios conjuntamente;

durante todas las búsquedas el criterio a maximizar fue la codivergencia. Ambos análisis (BPA, MC) resultaron en un mismo cladograma de áreas (Fig. XI-8) que muestra a Chile Central como grupo hermano del par formado por los distritos septentrionales de la provincia Subantártica (Maule y Valdivia) mientras que todo este conjunto resulta el grupo hermano de los tres distritos subantárticos meridionales (Islas Malvinas, Bosque y Páramo Magallánicos).

5. *Aplicación de DIVA*: Se ingresó al programa DIVA 1.1 la matriz de datos conteniendo la información filogenética y distribucional de todos los taxones mencionados. Se utilizó la opción de evaluación de eventos ambiguos (es decir que en caso de haber más de una reconstrucción posible para cada nodo se consideraron todas ellas) y todos los cladogramas fueron analizados en conjunto.
6. *Discusión*: El cladograma general de áreas obtenido por BPA y MC muestra una estrecha relación de las biotas de los distritos septentrionales de la provincia Subantártica y Chile Central. Sin embargo, a la luz de los resultados del DIVA se hace evidente que esta relación no responde a eventos de vicariancia (historia común) sino a eventos de dispersión, ya que el 61% del total de eventos de dispersión implica a estas tres áreas. Aún más, los eventos de dispersión más frecuentes implican siempre al distrito del Maule, ya sea con respecto a Chile Central o a Valdivia, de aquí que la aparente complejidad de su biota pudiese ser adjudicada a la capacidad de ésta de colonizar nuevas áreas. En cambio, las relaciones exhibidas por los distritos meridionales subantárticos sí responderían a eventos de vicariancia ya que las frecuencias de dispersión que implican a estas áreas son bajas, al mismo tiempo que el evento de vicariancia más frecuente según DIVA refleja la separación, expresada en el cladograma general de áreas, de las Islas Malvinas del par Bosque Magallánico-Páramo Magallánico.

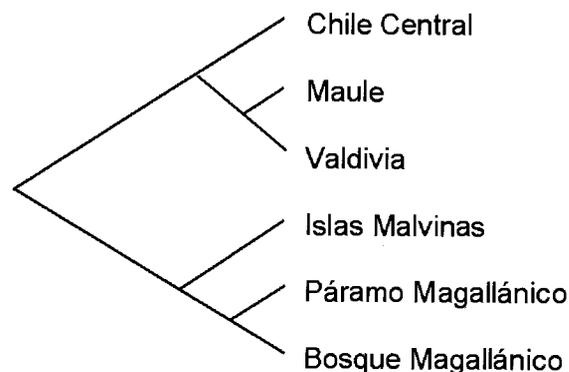


Fig. XI-8. Cladograma general de áreas obtenido aplicando las técnicas de simplicidad cuantitativa y árboles reconciliados. Según los resultados de DIVA la estrecha relación observada entre Chile Central y las provincias subantárticas septentrionales (Maule y Valdivia) se debería en realidad a dispersión y no a eventos de vicariancia.

#### *Trabajos empíricos aplicando métodos basados en eventos*

Existen algunos trabajos empíricos que usan estas técnicas en el campo de la biogeografía histórica, entre ellos pueden mencionarse Nordlander *et al.* (1996); Beyra & Lavin (1999); Fritsch (1999); Miranda-Esquivel (1999).



## CAPÍTULO XII

### FILOGEOGRAFÍA

Uno de los avances más notables en la genética de poblaciones fue, hacia fines de la década de 1970, el uso de los datos del ADN mitocondrial (mtADN) tales como enzimas de restricción y secuencia de nucleótidos para el estudio de la estructura intraespecífica de las poblaciones (Avice, 1994). Dadas las características especiales de esta molécula (de herencia materna, modo no recombinante de transmisión asexual y rápida evolución en su secuencia), el mtADN es una fuente de alelos múltiples o haplotipos que se pueden ordenar filogenéticamente dentro de una especie. Además, los caracteres moleculares utilizados en el estudio de la filogenia de las poblaciones tienen una gran ventaja sobre los caracteres morfológicos pues evidencian la variación intraespecífica (*e.g.*, cambios en la secuencia de nucleótidos de los individuos). La mayoría de los caracteres morfológicos al nivel poblacional, en cambio, son el resultado de la plasticidad fenotípica y son de tipo cuantitativo y continuo (*e.g.*, grado de pubescencia, variación en longitud, altura, etc.). Dado que el mtADN se transmite por vía materna (al menos durante la mayor parte del tiempo en la mayoría de las especies) y que no se recombina, todas las partes de la molécula comparten el mismo patrón histórico de descendencia común. Los clones y clados sobre la base de mtADN han demostrado estar geográficamente localizados. Estas observaciones llevaron a introducir el término *filogeografía* para referirse al estudio de los principios y procesos que gobiernan la distribución geográfica de los linajes genealógicos de nivel intraespecífico (Avice, 1987) sobre la base de datos moleculares. El uso de estas filogenias o genealogías de genes de mtADN junto con la información geográfica de las poblaciones muestreadas, proveen un medio para evaluar la estructura genética de las poblaciones (Hillis *et al.*, 1996). La cantidad y distribución de variación dentro y entre las poblaciones depende del tamaño de las poblaciones y de la tasa de flujo génico entre ellas. El patrón más comúnmente encontrado (al menos en

vertebrados terrestres y plantas superiores) es que existe menor variación dentro de una población geográfica que entre las distintas poblaciones, esto es indicativo de una estructura geográfica.

Una vez analizada la estructura genética de las poblaciones es posible indagar la influencia de los procesos históricos sobre dicha estructura. La alta tendencia a la variación entre las poblaciones respecto a la variación dentro de las poblaciones permite usar el mtDNA para estimar filogenias de poblaciones, y de esa forma investigar patrones de biogeografía histórica, esencialmente procesos de dispersión tales como migraciones, colonizaciones, aislamiento en refugios, etc. Para Ronquist (1997a) la filogeografía es un acercamiento de la biogeografía histórica a una escala ecológica de tiempo.

Otro aspecto interesante de la filogeografía es que permite la comparación entre especies que están actualmente codistribuidas (simpátricas) pero que no presentan patrones congruentes. La ventaja de la filogeografía comparativa es que a partir de datos sobre los niveles de variación genética y flujo génico, estructura poblacional, y distancia evolutiva del ancestro más cercano, se pueden indagar las razones de esas incongruencias. Así se evidencian los papeles relativos de los diferentes factores que causan la variación geográfica. Además, la comparación de distintas filogeografías puede dar una idea sobre la historia reciente de las comunidades. Es decir que si la composición de la comunidad no ha sido lo suficientemente estable para permitir la evolución de patrones filogeográficos congruentes, tampoco ha sido lo suficientemente estable para permitir la coevolución entre las especies que actualmente son simpátricas (Zink, 1996).

Una de las primeras aplicaciones de los datos del mtADN fue en un roedor del sudeste de los Estados Unidos de América, *Geomys pinetis*, y sirve como ejemplo para mostrar los diversos tipos de estructura de las poblaciones. El análisis de seis enzimas de restricción de 87 individuos a través de su rango de distribución, reveló 23 tipos diferentes de genotipos de mtADN cuyas relaciones filogenéticas mostraban que la mayoría de los haplotipos de mtADN en estos roedores se hallaban bien localizados geográficamente. Los

clones genéticamente relacionados tendían a ser geográficamente contiguos o superpuestos, en tanto que la existencia de una gran diferencia de la filogenia materna mostraba una fuerte orientación geográfica que distinguía las poblaciones del este con las del oeste.

Se han reportado subdivisiones de las poblaciones por estructuras genealógicas localizadas y/o significantes diferencias en la filogenia de su mtADN en una amplia variedad de animales (e.g. mamíferos desde roedores a ballenas, aves, reptiles, anfibios, peces marinos y de agua dulce, insectos, caracoles, cangrejos). Aparentemente, al menos en los animales, las diferencias en la movilidad de los organismos y en la fragmentación del ambiente ejercen una gran influencia en los patrones filogeográficos de estructura del mtADN.

La estructura complicada del mtADN en las plantas y las dificultades técnicas de laboratorio para trabajar con esta molécula hacen que sea difícil su uso en los estudios filogeográficos en vegetales. Es por ello que en plantas se ha generalizado el uso del ADN cloroplástico (cpADN). Esta molécula también es de transmisión materna pero, a diferencia del mtADN posee una lenta evolución evidenciada en su secuencia de nucleótidos. Los niveles altos de variación intraespecífica, la vagilidad restringida de las semillas y la escasa dispersión polínica hacen de muchas especies vegetales un modelo ideal para los estudios filogeográficos. Por ejemplo, algunos análisis filogeográficos realizados en varias especies herbáceas del sudeste de los Estados Unidos han servido como ejemplo de eventos de fragmentación biótica en el pasado, expansión de la distribución, dispersión a larga distancia y colonización (Cruzan, 1999). En el Congreso Internacional de Botánica, en Saint Louis (USA) en 1999 se hizo especial hincapié en este enfoque y se presentaron numerosos trabajos sobre filogeografía, evidenciados en su libro de resúmenes, e incluso hubo un simposio dedicado a ella. Los trabajos aplicaban el método en familias tales como Asteraceae, Crassulaceae, Gentianaceae, Fabaceae, Plantaginaceae, Poaceae, Polemoniaceae, Salicaceae y Zygophyllaceae.

### Hipótesis filogeográficas

La filogeografía se puede expresar a través de tres hipótesis filogeográficas y algunos corolarios de concordancia genealógica de la hipótesis 3 (Walker & Avise, 1998):

1. La mayoría de las especies se componen de poblaciones geográficas, estas poblaciones ocupan distintas ramas de un árbol filogenético intraespecífico.
2. Las especies que no exhiben una estructura genealógica que evidencie su distribución geográfica han ocupado hábitats libres de barreras al flujo génico y han sufrido dispersión entre sus poblaciones.
3. Los grupos monofiléticos intraespecíficos que se distinguen por grandes separaciones filogenéticas, se originan debido a la presencia de barreras extrínsecas (biogeográficas) de largo plazo al flujo génico.

Estos autores proponen tres corolarios de concordancia que se desprenden de la hipótesis 3:

- A. Si un mismo gen se analiza desde dos perspectivas distintas (e.g., sitios de restricción y secuenciación) debe existir concordancia entre las genealogías intraespecíficas obtenidas.
- B. Si se analizan distintos genes de una misma especie independientemente, se debe hallar concordancia entre las genealogías intraespecíficas obtenidas a partir de cada uno de ellos.
- C. Debe existir concordancia en cuanto a las relaciones entre las áreas y entre las filogenias intraespecíficas de distintas especies que exhiben el mismo rango de distribución geográfica.
- D. Debe existir concordancia entre las distribuciones geográficas de los linajes de las filogenias intraespecíficas y las provincias biogeográficas tradicionalmente reconocidas y que se han definido en función de información independiente.

### Ejemplo: Filogeografía de las tortugas en el sudeste de los Estados Unidos de América (Walker & Avise, 1998)

La realización de estudios moleculares (mtADN) de distintos taxones que habitan el sudeste de los Estados Unidos, tales como peces de agua dulce y vertebrados terrestres revelaron patrones filogeográficos repetidos. Por ello se realizó un estudio filogeográfico de tortugas terrestres y de agua dulce que habitan esta misma área con el fin de interpretar si existe una concordancia filogeográfica que pueda generalizarse a otros grupos taxonómicos y a otras biotas regionales.

Asimismo, se analizó la sistemática intraespecífica de los taxones en estudio, la historia geológica del área y la información zoogeográfica no molecular.

1. *Selección de taxones*: De las 35 especies de Testudines nativas del SE de Estados Unidos, se analizaron 22 para las cuales se disponía de análisis moleculares de sitios de restricción de mtADN. Las especies acuáticas son: *Chelydra serpentina*, *Deirochelys reticularia*, *Graptemys*, *Kinosternon subrubrum*, *K. baurii*, *Macrochelys temminckii*, *Sternotherus depressus*, *S. minor*, *S. odoratus* y *Trachemys scripta*. La especie terrestre es *Gopherus polyphemus*.
2. *Selección del área*: Sudeste de los Estados Unidos de América donde se distribuyen los taxones en estudio. Cubre los estados de Alabama, Florida, Georgia, Louisiana, Mississippi, Missouri, South Carolina y Virginia.
3. *Análisis moleculares*: Se tomaron los datos de los trabajos originales realizados para los taxones en estudio. Las metodologías usadas por los diferentes autores fueron: (a) simplicidad (*parsimony*) y/o máxima verosimilitud (*maximum likelihood*) aplicados a secuencia de ADN o matrices de presencia-ausencia de sitios de restricción (ver apéndice 1); y (b) *neighbor-joining* y/o análisis de agrupamiento aplicados a matrices de distancia genética. En ningún caso los distintos

métodos produjeron inconsistencias o conflictos respecto a los filogrupos de mtDNA intraespecíficos en estudio. Para consultar las distintas técnicas del análisis de datos moleculares ver Avise, 1994; Hillis *et al.*, 1996.

4. *Resultados y discusión:* Como resultado de la comparación molecular se halló un grado considerable de concordancia filogeográfica respecto a: (1) la configuración de subdivisiones de mtDNA intraespecífico en las especies de tortugas. Cada separación profunda en el árbol génico intraespecífico de una especie de tortuga es apoyada por múltiples sitios de restricción o secuencia de caracteres en su mtDNA; (2) las principales particiones moleculares y los límites taxonómicos tradicionales sobre la base de la morfología. Existe una concordancia entre la filogeografía de mtDNA y la definición taxonómica para la mayoría de las tortugas en estudio; (3) los patrones genéticos de las tortugas *vs.* aquellos descritos previamente para peces de agua dulce y vertebrados terrestres de la región. En siete de las especies se reconocieron separaciones en el árbol de mtDNA que distingue las poblaciones que habitan al este (península de la Florida y costa del océano Atlántico) de las poblaciones del oeste (zona de la costa del Golfo). Estos resultados muestran una gran similitud con los estudios llevados a cabo en peces; y (d) las subdivisiones moleculares intraespecíficas *vs.* los límites entre las grandes provincias zoogeográficas. Las dos regiones, del este y del oeste, delimitadas por los taxones muestran una concordancia general con las áreas delimitadas por otros taxones y con las ecorregiones o unidades ecológicas acuáticas postuladas por otros autores. Asimismo, el estudio corrobora las tres hipótesis de la filogeografía. Las poblaciones de la mayoría de las especies muestran una estructura filogeográfica significativa con una fuerte estructura poblacional matrilineal en varias escalas espaciales. Dada la movilidad limitada de los individuos en la mayoría de las especies de tortugas, esta estructura local era esperada y se considera que es la respuesta a barreras biogeográficas de largo plazo (hipótesis 1). Las especies de gran dispersión tienen una estructura filogeográfica limitada, con una

estructura matrilineal superficial. Probablemente la inusual tolerancia al frío y la gran capacidad de dispersión de algunas especies como *Chelydra serpentina*, indicarían que estas no estuvieron confinadas en áreas aisladas de aguas cálidas, como otras especies, durante el Terciario y Cuaternario y por ende estuvieron menos sujetas a la subdivisión poblacional por eventos climáticos y/o cambios en las cuencas fluviales (hipótesis 2). Las unidades filogeográficas mayores dentro de una especie reflejan barreras históricas de largo plazo al flujo génico (hipótesis 3), es decir que la mayoría de las especies de tortugas ampliamente distribuidas muestran una profunda separación matrilineal en una escala geográfica regional.

#### *Trabajos empíricos aplicando filogeografía*

Son numerosos los trabajos realizados que aplican la filogeografía a la biogeografía histórica, *e.g.*, Avise (1992); Hayes & Harrison (1992); Ellsworth *et al.* (1994).



CAPÍTULO XIII

**BIOGEOGRAFÍA EXPERIMENTAL**

Los intentos de presentar a la ecología y a la historia como escalas separadas de la evolución (e.g., Brooks, 1988) son necesariamente incompletos, pues ecología e historia juegan papeles complementarios en la generación de los patrones biogeográficos (Morrone, 1993c). En reconocimiento de esta complementariedad, la ecología evolutiva teórica actual intenta expandir las escalas espaciales y temporales de la ecología (e.g., Cadle & Greene, 1994). Por otra parte, Riddle & Honeycutt (1990) sugieren que las hipótesis biogeográficas históricas explícita y rigurosamente formuladas tienen un importante papel que cumplir en la biología evolutiva, especialmente en la conexión entre los fenómenos macro- y microevolutivos.

La unión de la ecología y la historia requiere de nuevos modelos biogeográficos que contemplen la relación de esta disciplina con otras ciencias. Entre estos intentos podemos señalar el de Haydon, Crother & Pianka (1994) que sugieren que la biogeografía de los diferentes taxones y regiones pueden conceptualizarse como una estructura triangular (Fig. XIII-1) que incluye relaciones complementarias entre la biología (los autores se refieren aquí a la ecología), la historia y el azar. En otras palabras, visualizan la biogeografía como una interacción entre procesos ecológicos, históricos y estocásticos. Dos de los tres ángulos del triángulo se caracterizan por los distintos enfoques de la biogeografía: ecológica (a la que los autores llaman *clásica*) e histórica (a la que los autores llaman erróneamente *de la vicariancia*). El ángulo restante está caracterizado por lo que los autores denominan biogeografía estocástica. El interior del triángulo contiene, entre signos de interrogación, lo que ellos denominan biogeografía balanceada, y que debería ser la síntesis de la ecología, la historia y la probabilidad.



Fig. XIII-1. Biogeografía experimental. La base del triángulo es el eje donde la historia se hace más importante de izquierda a derecha. En el lado izquierdo del triángulo la biología se hace más importante hacia abajo. El lado derecho representa el eje donde el rol del azar se hace más importante hacia el vértice (modificado de Haydon *et al.*, 1994a).

**Un modelo biogeográfico**

Haydon, Radtkey & Pianka (1994) se basaron en el triángulo conceptual para crear un modelo biogeográfico teórico que explica la biogeografía de un archipiélago hipotético. Estos autores denominaron a este enfoque *biogeografía experimental* (que se corresponde con la biogeografía balanceada del triángulo conceptual).

La biogeografía experimental utiliza un programa de computadora (escrito en Pascal para Sun 4) para crear un modelo de la reconstrucción histórica de la fauna de un archipiélago, contra un modelo fijo de vicariancia, en una escala de tiempo ecológica y

evolutiva. Con un modelo hipotético pueden explorarse las interacciones entre los procesos ecológicos e históricos y determinar su influencia en la biodiversidad local y regional.

La historia física hipotética de distintas regiones biogeográficas se programa en una computadora y se les permite a los taxones errar o vagar en este sustrato evolutivo, sometidos a ciertos procesos estocásticos definidos como dispersión, especiación y extinción. Los taxones introducidos poseen distintos atributos de vagilidad, tendencia de extinción, así como otros atributos ecológicos tales como la habilidad competitiva. Se pueden luego sobre el modelo formular preguntas generales, por ejemplo si se puede comparar la radiación de los taxones de distinta vagilidad con la filogenia de los taxones que poseen distintas tasas de extinción. O contestar ciertos interrogantes respecto a los supuestos sobre las distribuciones iniciales de ciertos taxones, la importancia de la variación direccional en la dispersión como resultado de una corriente o de un viento prevaleciente, o las consecuencias del aumento de un evento de vicariancia. Mediante el uso de estos experimentos por computadora, se puede examinar la sensibilidad de un patrón biogeográfico a los supuestos o hipótesis sobre los procesos que lo generan.

Una forma sencilla de aplicación de este modelo simula la fragmentación de una gran isla de área  $A_S$  con un número arbitrario de unidades de tiempo 'vicariante'  $V_T$ . La probabilidad de que la isla se divida en una unidad de tiempo vicariante es una función decreciente,  $V(a_i)$ , del área  $a_i$  de la isla. Luego de la división a las dos nuevas islas se le designan velocidades seleccionadas al azar y direcciones, las que se mantienen hasta que ocurra la siguiente división. De esta manera es posible desarrollar el modelo de un archipiélago con una historia geológica completamente conocida. Luego se simula una radiación en un taxón de orden intermedio. La isla original es sembrada con una especie representativa del taxón que se modela. Las propiedades de los taxones que se consideran constantes en una radiación son la vagilidad, la propensión a la competencia interespecífica y la tendencia a la extinción. La vagilidad, por ejemplo, se modela usando la función  $D(d_{ij})$ , que da la

probabilidad de dispersión entre las islas  $i$  y  $j$ , separadas por la distancia  $d_{ij}$ . Cada unidad de tiempo vicariante se subdivide en un número arbitrario de unidades de tiempo 'ecológico' ( $E_T$ ) en el cual cada población de especie existente en cada isla tiene la probabilidad de: (1) dispersarse desde la isla en la que se encuentra hacia las otras islas; (2) extinguirse; y (3) evolucionar modificando la posición del nicho. Cuando la población de una especie particular se aísla lo suficiente, se considera que esa población sufrió especiación. El modelo incluye otras variables que aumentan su complejidad.

Es importante mencionar que hasta el momento no se han realizado estimaciones con valores provenientes de datos empíricos, ya que el modelo fue desarrollado completamente de manera abstracta.



## CAPÍTULO XIV

**BIOGEOGRAFÍA, BIODIVERSIDAD Y CONSERVACIÓN**

Conscientes de los problemas ambientales, muchas personas se preocupan por la contaminación, el efecto invernadero o el agujero de ozono, pero no advierten el empobrecimiento de la biodiversidad (variedad y variabilidad de los seres vivos y de los sistemas ecológicos que ellos integran), un fenómeno cuyo vertiginoso avance está creando una verdadera crisis planetaria (Crisci *et al.*, 1996). Se ha calculado que al menos la mitad de las especies que habitan el planeta desaparecerá durante los próximos 50 años. Esta crisis de extinciones es comparable por su magnitud a las extinciones en masa del pasado geológico, la última de las cuales ocurrió hace 65 millones de años en el límite Cretácico-Terciario.

Esta situación actual presenta causas diversas y complejas, básicamente relacionadas con la actividad humana. La destrucción y fragmentación de ambientes naturales, la expansión de tierras destinadas a las actividades agropecuarias, la inadecuada explotación de recursos, la introducción de especies exóticas y la contaminación son algunas de estas causas.

La crisis de extinciones nos enfrenta con la necesidad de desarrollar estrategias tendientes a la conservación. Estas estrategias requieren de la evaluación de la biodiversidad desde la mayor cantidad de perspectivas posibles. Una de estas perspectivas debe enfocarse con relación a la dimensión espacial y es aquí donde la biogeografía está involucrada con la conservación, ya que es ésta la disciplina orientada a comprender e interpretar los patrones espaciales de la biodiversidad.

La biodiversidad se ha originado como producto del proceso evolutivo que comenzó junto con la vida misma hace aproximadamente 4.000 millones de años. Este proceso evolutivo ha sido profundamente influenciado por la historia geológica de nuestro planeta. Sin embargo, en muchos casos la biodiversidad ha sido interpretada sólo en términos de números de especies u otros taxones, desechando los factores históricos y geográficos, aunque es evidente

que las distintas regiones del planeta poseen distintas representaciones bióticas tanto al nivel de especies como al nivel de taxones superiores. Esta variación geográfica de la biodiversidad está indisolublemente ligada a la historia. Tiempo y espacio son dos factores que no pueden dejarse de lado al momento de evaluar la biodiversidad (Brown & Lomolino, 1998).

**Biogeografía y conservación**

Platnick (1992) afirma que una de las preguntas básicas relativas a la conservación de la biodiversidad es de hecho una pregunta biogeográfica: cómo determinar dónde deben invertirse los escasos recursos económicos y humanos para minimizar el empobrecimiento biótico.

El desarrollo de herramientas metodológicas que permitan la conservación de la biodiversidad, requiere de un programa de investigación que incluya la dimensión espacial, permitiendo interpretar cómo y por qué la biodiversidad varía en espacio y tiempo (Ulfstrand, 1992). Tal tipo de programa está íntimamente ligado a la biogeografía. Los métodos biogeográficos aplicados a la conservación de la biodiversidad son herramientas ideales para planificar el diseño de áreas naturales protegidas debido a que enfatizan la dimensión espacial de la diversidad y contienen su información geográfica (Craw *et al.*, 1999).

El papel de la biogeografía en la conservación está dirigido fundamentalmente a dos cuestiones. Una de ellas es de naturaleza descriptiva, como por ejemplo los patrones de distribución de las especies, la identificación de áreas de distribución de las especies, la identificación de áreas de endemismo y la comparación de biotas correspondientes a distintas áreas. La segunda involucra a la biogeografía analítica y, dentro de este campo, la biogeografía histórica aporta no sólo información necesaria para la conservación (*e.g.*, reconocimiento de homologías espaciales, determinación de relaciones entre las distintas áreas) sino que algunos de sus desarrollos metodológicos pueden ser directamente aplicados a la

determinación de áreas prioritarias para conservación (*i.e.*, panbiogeografía, PAE basado en cuadrículas, filogeografía).

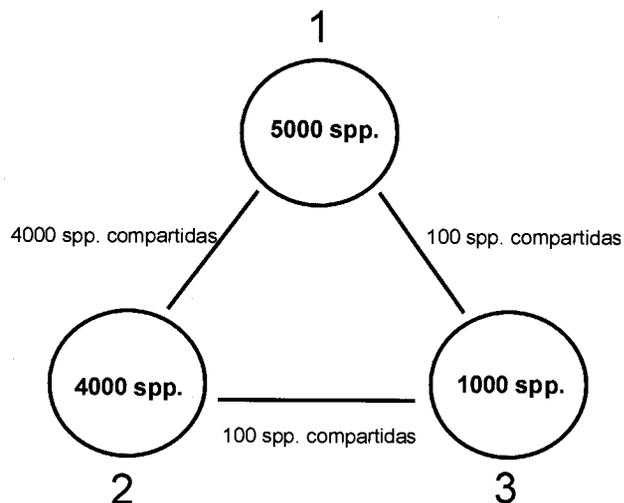


Fig. XIV-1. Ejemplo presentado por Platnick (1992). Si se seleccionaran para su conservación las áreas 1 y 2 (por su mayor riqueza) se estarían conservando 5000 especies, ya que las 4000 especies presentes en 2 también están presentes en 1. Si la decisión tiene en cuenta la comparación de la biota, la elección adecuada sería conservar las áreas 1 y 3, protegiendo un total de 5900 especies.

El conocimiento biogeográfico, al incluir la ubicación de los componentes de la biodiversidad, es absolutamente crítico para determinar las áreas de conservación *in situ* (Humphries *et al.*, 1995). La limitación de recursos para la conservación obliga a seleccionar áreas prioritarias para tal fin. Un criterio muy utilizado para la selección de áreas de conservación es el de la riqueza de especies, pero este criterio por sí solo no es suficiente ya que se requiere de la comparación entre las biotas para aplicar el criterio de complementariedad. La biogeografía aporta información útil para la aplicación de ambos criterios, permitiendo identificar áreas únicas en

cuanto a su composición biótica. Un ejemplo claro a este respecto fue presentado por Platnick (1992). Supongamos que existen tres áreas para conservar, y que cada una alberga 5000, 4000 y 1000 especies respectivamente (Fig. XIV-1), los recursos financieros disponibles limitan la posibilidad a la conservación de sólo dos de ellas. *A priori* parecería que la solución más adecuada sería elegir las áreas 1 y 2; sin embargo, podría ser que las 4000 especies presentes en 2 estuviesen también representadas en 1, en tanto que de las 1000 especies presentes en 3 sólo 100 estuviesen representadas en 1 y 2. Así la selección de 1+2 permitiría la conservación de 5000 especies en dos áreas, mientras que la selección de 1+3 permitiría la conservación de 5900 especies en la misma cantidad de áreas. De este modo la comparación entre las biotas permite maximizar la cantidad de especies protegidas minimizando el número de áreas a conservar (principio de complementariedad).

### Métodos de la biogeografía histórica aplicados a la conservación

Los conceptos y métodos de la panbiogeografía (ver capítulo VIII) son aplicables a problemas de biodiversidad tanto locales como globales, ya que proveen criterios útiles para la documentación, mapeo y reconocimiento de las características espaciales naturales de la biodiversidad (Craw *et al.*, 1999).

Miller (1994) identifica los trazos y nodos como una aproximación para cartografiar la diversidad de la naturaleza que promueve la interpretación de la infraestructura evolutiva de la biósfera y la identificación de *hot spots* (centros de diversidad biótica). La importancia de la perspectiva biogeográfica histórica es que no aísla a los componentes de la biodiversidad de su escenario espacio-temporal. El concepto de homología biogeográfica sostenido por los panbiogeógrafos introduce una nueva perspectiva a los estudios de biodiversidad donde el contexto espacio-temporal está representado en los trazos, nodos y líneas de base que identifican diferentes centros y sectores biogeográficos (Craw *et al.*, 1999). El concepto de nodo biogeográfico es de especial importancia, pues los nodos representan áreas donde los seres vivos exhiben una presencia local (*e.g.*,

endemismos), una ausencia local (e.g., ausencia de grupos ampliamente distribuidos en otras áreas), y diversas relaciones filogenéticas o geográficas con otras áreas (Hedges, 1990) ya que el nodo representa el punto de encuentro de dos o más biotas ancestrales ampliamente separadas en el pasado. Grehan (1993) resalta que los nodos constituyen *hot spots* de biodiversidad en un contexto histórico y por lo tanto deben ser considerados como áreas prioritarias para la conservación.

El análisis de simplicidad de endemismos (PAE) basado en cuadrículas (Morrone, 1994a) (ver capítulo X) arroja como resultado un patrón de áreas anidadas (agrupadas en forma jerárquica) (Morrone & Crisci, 1995) que puede ser utilizado como un indicador de áreas prioritarias para conservación. En este tipo de patrones las áreas menores quedan incluidas dentro de áreas progresivamente mayores, de este modo las áreas más pequeñas contienen no sólo las especies únicas para las cuadrículas que las representan, sino también las que están presentes en las áreas mayores que las contienen (Posadas, 1996).

La filogeografía y sus métodos (ver capítulo XII) según Walker & Avise (1998) son relevantes para la conservación de la biodiversidad al nivel genético ya que el conocimiento de las estructuras geográfica y filogenética de las poblaciones resultan fundamentales para la conservación y el manejo de especies en peligro.

La conservación de la biodiversidad constituye uno de los máximos desafíos a encarar durante las próximas décadas. Por ello la evaluación de la diversidad biológica debe tener en cuenta la mayor cantidad posible de factores, el método panbiogeográfico, el PAE basado en cuadrículas y la filogeografía generan respuestas de alto valor que reflejan la historia de los taxones y de las áreas que ellos habitan (Crisci *et al.*, 1999).

### **Ejemplo 1: Nodos panbiogeográficos en la subregión Andina** (Katinas *et al.*, 1999)

Se realizó un análisis panbiogeográfico de la subregión Andina para poner a prueba la hipótesis del origen híbrido del sur de

América del Sur (Crisci *et al.*, 1991a). Los detalles de este ejemplo fueron presentados en el capítulo VIII, aquí se hará hincapié en las perspectivas desde el punto de vista de la conservación.

1. *Construcción de trazos individuales*: Se construyeron trazos individuales para 154 taxones incluyendo hongos, plantas y animales.
2. *Trazos generalizados*: La superposición de los trazos individuales dio como resultado trazos generalizados que respondieron a tres patrones básicos que fueron denominados andino, austral y tropical.
3. *Nodos panbiogeográficos y selección de áreas para conservación*: La intersección de todos los trazos generalizados dio como resultado tres nodos: Puna, Patagonia y Subantártico. Estos nodos representan áreas bióticas complejas que deberían analizarse más detalladamente (e.g., estudios panbiogeográficos limitados a estas provincias biogeográficas) con el fin de definir áreas prioritarias desde el punto de vista de la conservación.

### **Ejemplo 2: PAE en Tierra del Fuego (Posadas, 1996)**

El archipiélago de Tierra del Fuego es muy interesante no sólo por su biota, sino también por las complejas relaciones de esta biota con la de otras áreas templadas de América del Sur, Australia, Nueva Zelandia y otras islas menores del hemisferio austral. Con el fin de delimitar áreas de endemismo en la región de Tierra del Fuego se aplicó al análisis de simplicidad de endemismos (PAE) basado en cuadrículas.

1. *Delimitación del área*: Se consideró la región chilena y argentina del archipiélago de Tierra del Fuego, incluyendo islas mayores (Isla Grande) e islas menores (e.g., Isla de los Estados, Darwin, Navarino, Clarence, Desolación, Santa Inés, Hoste).
2. *Selección de taxones*: Se analizó la distribución de 377 especies de plantas vasculares de la región de Tierra del

Fuego. Los datos de distribución se tomaron de la “Flora of Tierra del Fuego” (Moore, 1983).

3. *Elaboración de la grilla:* El mapa del archipiélago de Tierra del Fuego se dividió en 52 cuadrículas, cada una de las cuales mide medio grado de longitud por medio grado de latitud (Fig. XIV-2).

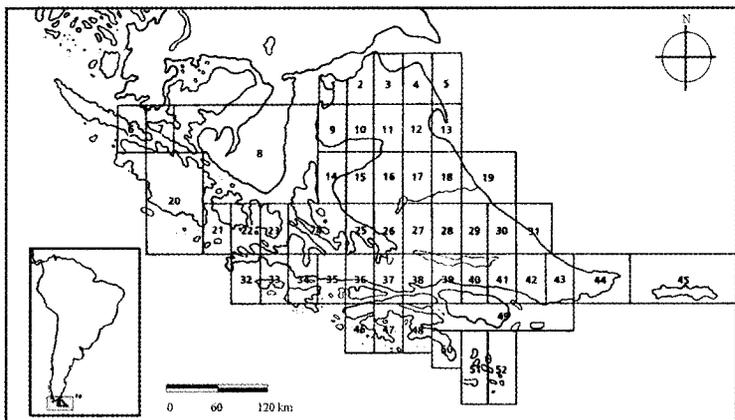


Fig. XIV-2. Grilla del archipiélago de Tierra del Fuego con 52 cuadrículas para aplicar el PAE basado en cuadrículas (modificado de Posadas, 1996).

4. *Elaboración de la matriz:* Se construyó una matriz de 52 cuadrículas por 377 especies. La presencia de una especie en una cuadrícula se codificó con 1 y la ausencia con 0. Se incluyó en la matriz una cuadrícula hipotética codificada con ceros con el fin de enraizar el cladograma.
5. *Obtención de los cladogramas:* La matriz se analizó con el programa Hennig86, opciones mh\*, bb\*, y se aplicó la

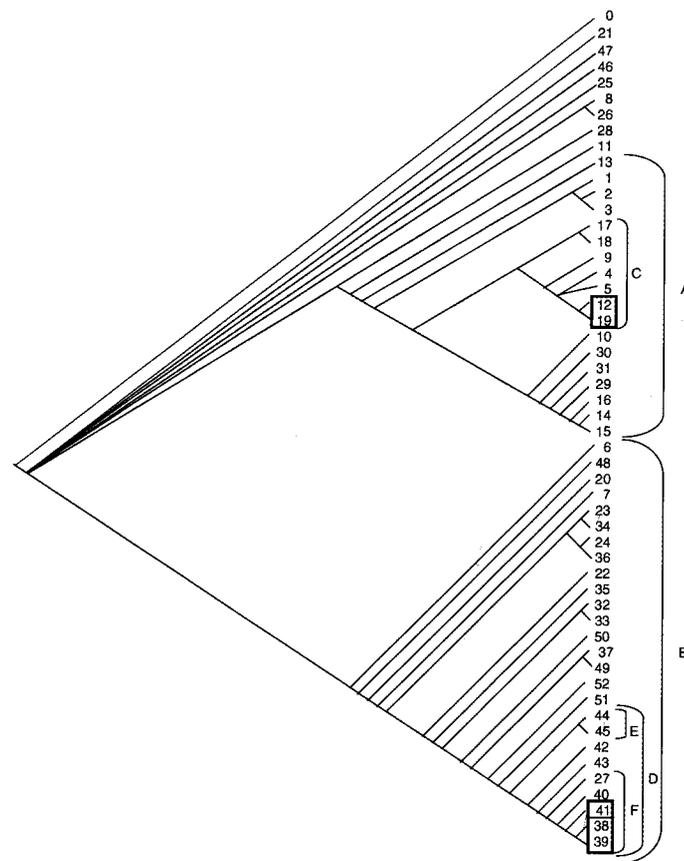


Fig. XIV-3. Cladograma de consenso estricto obtenido a partir del PAE; cada terminal representa una cuadrícula. A, Estepa; B, Bosque Magallánico + Páramo Magallánico; C, subárea incluida en la Estepa; D, bosque caducifolio + extremo sudeste de Isla Grande + Isla de los Estados; E, extremo sudeste de Isla Grande + Isla de los Estados; F, bosque caducifolio de Isla Grande. Las áreas prioritarias para conservación se hallan recuadradas (modificado de Posadas, 1996).

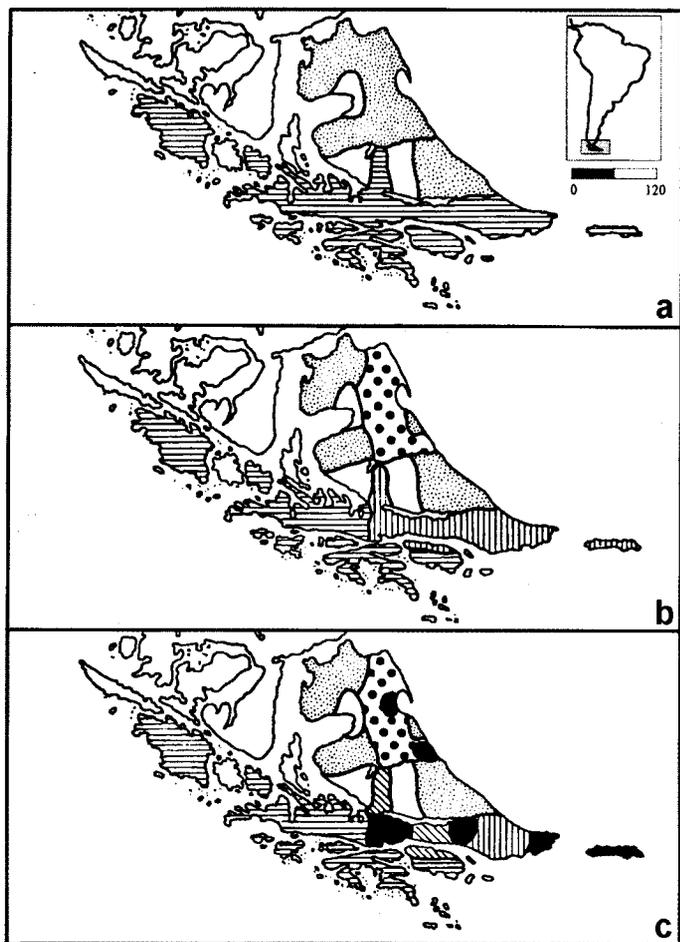


Fig. XIV-4. Mapas de Tierra del Fuego indicando las áreas y subáreas obtenidas con PAE. Punteado fino= Estepa; líneas horizontales= Bosque Magallánico + Páramo Magallánico; punteado grueso= subárea dentro de la Estepa; líneas verticales= bosque caducifolio + extremo sudeste de Isla Grande + Isla de los Estados; líneas oblicuas= cuadrículas 27, 38, 39, 40 y 41; negro= áreas prioritarias para conservación (modificado de Posadas, 1996).

- opción nelsen para obtener un cladograma de consenso estricto. Se obtuvieron 20 árboles (longitud= 2302; CI= 0,16; RI= 0,56) y un árbol de consenso estricto (Fig. XIV-3).
6. *Delimitación de áreas de endemismo*: El cladograma de consenso estricto muestra dos áreas mayores de endemismo del archipiélago (A y B), mientras que existen áreas menores (C, D, E, y F) incluidas o anidadas dentro de las dos primeras (Fig. XIV-3).
  7. *Determinación de áreas de conservación*: Se determinan cinco áreas prioritarias para la conservación que corresponden a las cuadrículas 12, 19, 44+45, 41 y 38+39, que aparecen marcadas en negro en la figura XIV-4.
  8. *Discusión*: Desde el punto de vista de la conservación, el patrón obtenido de áreas anidadas podría ser utilizado para una selección rápida y precisa de áreas prioritarias a conservar, pues las áreas menores, incluidas en los patrones de áreas anidadas que muestra el cladograma, contienen todas las especies que les son propias además de aquellas presentes en las áreas mayores en las incluyen.



## CAPÍTULO XV

## EL FUTURO: UN MARCO CONCEPTUAL

En los capítulos precedentes hemos presentado una descripción del estado actual de la biogeografía histórica tan detallada como puede serlo en la extensión de este libro. Si esta descripción ha sido capaz de capturar la esencia de la revolución que se está dando en esta disciplina, al mismo tiempo tiene que haber sido capaz de plantear implícitamente el siguiente problema: si una revolución científica es un signo de transición hacia un nuevo paradigma (Kuhn, 1970): ¿Qué se necesita hacer para generar el nuevo fundamento de la biogeografía histórica? Fundamento que definirá los problemas y métodos para las siguientes generaciones de biogeógrafos.

Está absolutamente claro que *la práctica de la biogeografía necesita indispensablemente del desarrollo de un marco conceptual coherente y comprensivo que explique las distribuciones geográficas de los organismos y los eventos en el espacio-tiempo que las modifican.*

Es imposible presentar aquí una lista exhaustiva de los temas críticos que necesitan ser encarados para producir este marco conceptual, pero una breve discusión de algunos de ellos servirá para ilustrar la tarea a realizar.

Es ciertamente necesaria una solución para el problema de la oposición ecología-historia. Ecología e historia han jugado papeles conjuntos a lo largo del tiempo, dado que ambas están indisolublemente ligadas. Por lo tanto, la largamente establecida división entre ecología e historia es un obstáculo para el progreso de la biogeografía (Morrone, 1993c).

Un área importante del necesario marco conceptual es el tema de los métodos, incluyendo la pregunta: ¿Cuál es el mejor método? Actualmente, la respuesta a esta pregunta no es clara. De hecho, más allá de las deficiencias que puedan presentar, cada método contribuye a responder distintos tipos de preguntas (e.g., historia de las áreas, historia de las distribuciones de los taxones o historia de las biotas). De acuerdo con Morrone & Crisci (1995) las futuras

metodologías biogeográficas probablemente utilizarán un enfoque integrado que aprovechará las ventajas de cada método.

Otros temas críticos de los métodos son:

1. Técnicas jerárquicas vs. técnicas no jerárquicas (Ronquist, 1997a, b).
2. Criterios de optimización (Page, 1994a; Ronquist 1997a).
3. Pruebas para determinar la confiabilidad de las hipótesis biogeográficas (Morrone & Crisci, 1995).
4. Interacción entre estudios moleculares y biogeográficos (e.g., contrastación de los tiempos de los eventos biogeográficos utilizando divergencia molecular sobre la base de relojes moleculares; Caccone *et al.*, 1994).
5. Interacción entre paleontología y biogeografía (e.g., fósiles como relojes e indicadores paleoecológicos en biogeografía; Pascual & Ortiz Jaureguizar, 1990).
6. El desarrollo de un método único que abarque las asociaciones históricas en sistemática molecular (organismos-genes), parasitología (hospedadores- parásitos) y biogeografía (áreas -taxones) (Page, 1994a).

Las controversias son comunes en la biogeografía histórica de nuestros días, y debe enfrentárselas con el objetivo de encontrar una solución. Una de estas controversias es el supuesto de que aquellos organismos que son menos capaces de modificar sus distribuciones geográficas son mejores para estudios de biogeografía histórica que aquellos que poseen mayor poder de dispersión, lo que les permite modificar su distribución más rápidamente (Haydon, Crother & Pianka, 1994). Otra controversia que aún no se ha resuelto es la cuestión de la existencia o no de las áreas de endemismo (Hovenkamp, 1997) y en caso de que existan, cómo reconocerlas (Morrone, 1994a) (ver capítulo IV).

Otro punto crítico es la escasez de datos de alta calidad que promuevan el desarrollo de la biogeografía histórica (Morrone & Crisci, 1995). Los datos de alta calidad sobre la biogeografía histórica del Caribe aportados por Donn Rosen en la década de 1970

se han hecho legendarios porque casi todos aquellos que proponen una nueva técnica aún los utilizan.

Finalmente, un punto crítico importante (ver capítulo XIV) es la utilización de la información biogeográfica en las decisiones políticas concernientes a la conservación. El tema de la biodiversidad es en sí un tema biogeográfico, puesto que se refiere adónde se aplicarán los limitados recursos financieros y humanos. Sin embargo, hasta el presente, los análisis biogeográficos históricos no han jugado el papel importante que deberían con relación a la conservación de la biodiversidad.



## EPÍLOGO

La conclusión final será sencilla. Los progresos alcanzados en los últimos años son enormes, pues hemos comenzado a balbucear el lenguaje con el que las huellas del pasado nos relatan sus historias. La trama que conecta todas las sombras parecería que comienza a delinearse. Y es en este preciso instante, cuando descubrimos la provisionalidad de nuestro conocimiento, pues el misterio de la historia de la vida sobre la tierra es de una extraordinaria complejidad y tal vez nunca se nos revele totalmente.

Cabría entonces preguntarse: las dudas y perplejidades que todavía nos acosan ¿hacen que sea vano el intento de descifrar la distribución geográfica de los organismos?

Dos voces coincidentes nos responden esa pregunta. La primera es la científica, concreta y racional, que pertenece a Karl Popper (1959) cuando dice:

*La ciencia nunca persigue la ilusoria meta de que sus respuestas sean definitivas, ni siquiera probables; antes bien, su avance se encamina hacia una finalidad infinita – y sin embargo, alcanzable –: la de descubrir incesantemente problemas nuevos, más profundos y más generales, y de sujetar nuestras respuestas (siempre provisionales) a contrastaciones constantemente renovadas y cada vez más rigurosas.*

La segunda, la del arte, simbólica en cierto modo ritual, pertenece al artista suizo Paul Klee y se expresa a través de una de sus obras - "Sinbad el marino"- donde muestra un bote en medio de la noche que navega en una zona de luz; la franja luminosa es estrecha, pero suficiente para que el remero siga adelante aunque las sombras no se disipen jamás. Así es toda empresa del conocimiento, incluyendo la biogeografía. Un viaje así, sugiere una actitud de modestia, pero no de sumisión; es también, y a no dudar, una aventura fascinante. Y en la persistencia sin fin estriba la gloria del remero.

## AGRADECIMIENTOS

Agradecemos la lectura crítica del manuscrito a Mariano Donato y Sergio Roig-Juñent y reconocemos las sugerencias y valiosos aportes realizados por P. Berry, M. Bonifacino, C. Cingolani, H. Enghoff, P. Hoch, K. Hulbert, P. Ladiges, R. Miranda-Esquivel, J. J. Morrone, G. Nelson, F. Ocampo, E. Ortiz Jaureguizar, J. Price, F. Ronquist y M. Wetter. Pablo Goloboff aportó útiles comentarios sobre el apéndice de programas de computación. Hugo Calvetti, Piero Marchionni y Marco Pabón Saffores produjeron las ilustraciones y nos asistieron técnicamente en temas de computación. Queremos destacar que la colaboración de Piero Marchionni en todos los aspectos de este proyecto ha sido invaluable, por lo que le estamos profundamente agradecidos.

Nuestras investigaciones fueron generosamente apoyadas por la National Geographic Society (Grants # 3966-88, 4662-91 y 5776-96) y por el Consejo Nacional de Investigaciones Científicas y Técnicas (CONICET) de Argentina.

Tenemos una deuda de agradecimiento con R. Tortosa y A. Bartoli quienes nos alentaron permanentemente a realizar esta obra. Agradecemos además a la Sociedad Argentina de Botánica sin cuyo apoyo la publicación de este trabajo no hubiese sido posible.

Queremos destacar además el excelente trabajo editorial realizado por A. Bartoli.

Todos estos agradecimientos no implican responsabilidad alguna para las personas o instituciones mencionadas por aquellos errores u omisiones en los que pudiéramos haber incurrido.

## APÉNDICE 1

### FILOGENIA

En el siglo XIX Lamarck, Cuvier y Darwin descubrieron que la vida tiene una historia, pero fue Darwin (1859) el primero en sugerir la imagen del árbol genealógico para representarla. El primero de estos árboles con sentido evolutivo fue publicado en 1864 por Müller. Poco después, Haeckel creó en 1866 el concepto de *filogenia* para definir esa historia. A partir de Haeckel y por casi un siglo hubo numerosos intentos, fallidos o incompletos, para formular un método de reconstrucción de la filogenia y su representación gráfica como un árbol genealógico. Recién en 1950 el entomólogo alemán Willi Hennig presentó las bases de un método al que denominó *sistemática filogenética* o *cladismo*, que se ha convertido actualmente en el enfoque más aceptado para reconstruir la historia de la vida. La palabra cladismo, del griego *klados* (rama), continuó reflejando la idea del árbol genealógico de Haeckel.

El cladismo busca reconstruir las genealogías de los organismos y elaborar clasificaciones que las reflejen (Crisci & Katinas, 1997; Katinas & Crisci, 1999). El axioma fundamental del cladismo es que, como producto de la evolución, la naturaleza posee un orden jerárquico que puede ser descubierto y representado mediante un diagrama jerárquico ramificado, llamado árbol o cladograma. Ese diagrama se construye sobre la base de conjuntos replicados de novedades evolutivas compartidas (sinapomorfías) expresadas de la manera más económica posible (principio de simplicidad o *parsimony*) (Crisci, 1982). Los organismos pueden parecerse por compartir caracteres que se hallaban en un ancestro lejano o por caracteres presentes en la especie que dio origen al grupo del que forman parte. Por ejemplo, las angiospermas se asemejan entre sí porque poseen tejido de conducción, un carácter que ya estaba presente en el ancestro que dio origen a todas las plantas vasculares o traqueofitas, pero también se asemejan por la presencia de carpelos que forman el ovario floral, un carácter que sólo aparece en su ancestro común más reciente. En este caso, se

considera que para las angiospermas el tejido de conducción es un carácter primitivo y la presencia de un ovario es un carácter evolucionado (Fig. 1). Así, las similitudes entre los organismos se ordenan jerárquicamente debido a que algunos caracteres aparecen antes que otros en el tiempo. Los caracteres primitivos se denominan caracteres *plesiomorfos*, y los evolucionados *apomorfos*. Cuando estos caracteres son compartidos por varios organismos, se denominan *simplesiomorfias* y *sinapomorfias*, respectivamente. Solamente las sinapomorfias indican relaciones de parentesco entre los organismos, y todos los organismos que comparten una sinapomorfía forman un grupo *monofilético*. Un grupo monofilético incluye al ancestro común y a todas las especies derivadas de él. Por ejemplo, la clorofila de las plantas y las glándulas mamarias de los mamíferos son algunas de las sinapomorfias que hacen que tanto las plantas como los mamíferos sean grupos monofiléticos. Los resultados del análisis cladístico se resumen en un diagrama ramificado o cladograma, en cuyos puntos de ramificación (nodos) se indica el orden en el que aparecen los distintos caracteres apomorfos (Goloboff, 1998; Kitching *et al.*, 1998).

Se pueden aplicar varios criterios para saber cuándo un carácter es apomorfo o evolucionado (Crisci & Stuessy, 1980). El criterio más utilizado para determinar los caracteres apomorfos es la comparación del grupo en estudio con el grupo externo o grupo hermano, es decir, el más afín al grupo estudiado. Si el carácter que se observa aparece en el grupo en estudio y en su grupo hermano, se lo considera plesiomorfo, pues se infiere que se hallaba presente en el ancestro común a ambos grupos. Si el carácter examinado solamente aparece en el grupo en estudio, se lo considera apomorfo, pues se infiere que es una novedad evolutiva. Una vez halladas las sinapomorfias, es posible construir sobre esa base, numerosos cladogramas (hipótesis) que reflejen las relaciones genealógicas entre los organismos estudiados. De estos cladogramas, se elige aquel o aquellos que impliquen la menor cantidad de cambios, es decir, el árbol o los árboles más cortos en número de pasos (principio de simplicidad).

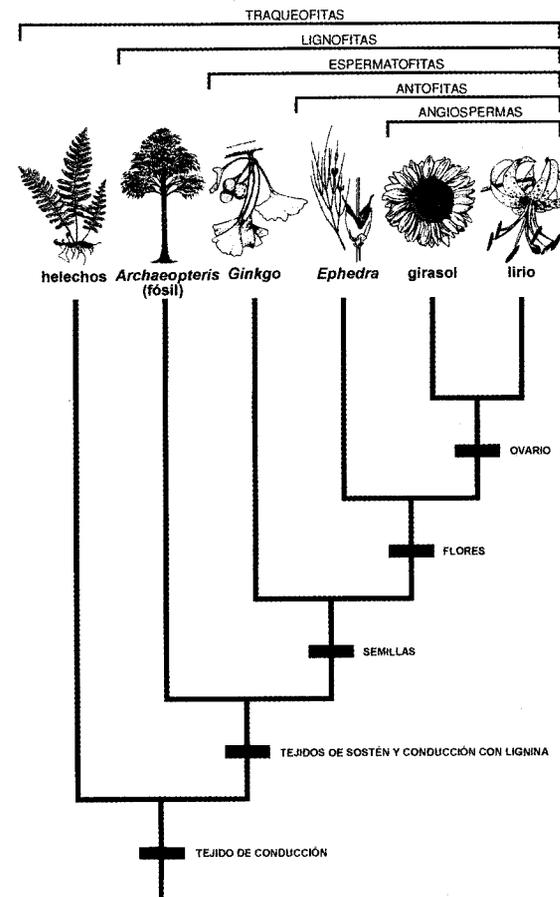


Fig. 1. Cladograma simplificado de las plantas vasculares. Todas ellas comparten un carácter apomorfo (tejido de conducción). En los puntos de ramificación se indican caracteres apomorfos que definen a cada grupo monofilético del cladograma.

Existen dos grandes tipos de caracteres para realizar los análisis filogenéticos: morfológicos y moleculares. Los caracteres morfológicos incluyen caracteres de la morfología externa, morfología interna o anatomía, embriología, palinología, etc. Por otra parte, los caracteres o marcadores moleculares más utilizados son:

1. Secuencia de ADN.
2. Electroforesis de enzimas.
3. Ensayos inmunológicos.
4. Hibridación ADN/ADN.
5. Polimorfismo en sitios de restricción (RFLP).
6. Polimorfismo en ADN amplificado con *primers* al azar (RAPD) y otros métodos similares basados en PCR (*polymerase chain reaction*).
7. Secuencia de aminoácidos en proteínas.

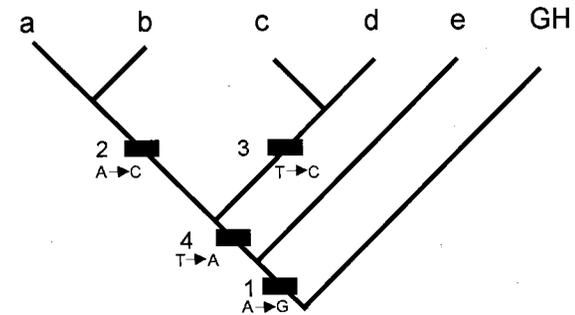
La utilidad de cada uno de estos tipos de marcadores moleculares depende del tipo de pregunta evolutiva que el sistemático intente contestar (Avice, 1994). En este momento el marcador molecular más difundido es el dato de secuencia del ADN. Este tipo de dato tiene la ventaja sobre otros marcadores moleculares que la comparación de genes homólogos de diferentes taxones puede ser establecida directamente por el método de alineamiento múltiple de secuencias (Crisci, 1998c). Mediante este método es factible conocer en qué orden (secuencia) están alineados los cuatro nucleótidos constituyentes del ácido nucleico de una porción determinada de la molécula de este ácido. Con la información de las secuencias de nucleótidos de varios taxones es posible construir un cladograma aplicando el principio de simplicidad, del mismo modo que a partir de datos morfológicos.

Cualquiera sea el tipo de caracteres utilizados los pasos para la construcción del cladograma son los siguientes:

1. Se construye una matriz de datos de taxones por caracteres, en la que se expresan los caracteres (morfológicos y/o moleculares) para cada taxón considerado en el análisis.

Sitios	Nucleótidos			
	1	2	3	4
GH	A	A	T	T
Taxón a	G	C	T	A
Taxón b	G	C	T	A
Taxón c	G	A	C	A
Taxón d	G	A	C	A
Taxón e	G	A	T	T

a



b

Fig. 2. Aplicación del análisis cladístico a datos moleculares. a, Matriz de datos donde se comparan las secuencias de nucleótidos de una región del ADN (compuesta por cuatro sitios: 1, 2, 3 y 4) de cinco taxones (a, b, c, d, e) y de un taxón que actúa como grupo hermano para enraizar el cladograma. A= adenina, C= citosina, G= guanina, T= timina, GH= grupo hermano; b, cladograma obtenido a partir de la matriz de datos donde se expresa la relación entre los taxones a, b, c, d y e. De acuerdo con el cladograma los taxones a y b forman un grupo estrechamente relacionado y los taxones c y d forman otro grupo, las flechas representan los cambios de los nucleótidos de estado primitivo a estado evolucionado y están colocadas en la ramificación del cladograma (nodo) donde se produce el cambio.

2. Se incluye un grupo externo para establecer la polaridad de los caracteres, es decir para determinar qué estados de un carácter son primitivos.
3. Se aplica a la matriz un algoritmo de simplicidad para obtener el o los cladogramas más cortos. La figura 2 muestra un ejemplo de aplicación del método a datos moleculares.

Para algunos investigadores, bajo ciertas condiciones el análisis filogenético de secuencias moleculares aplicando el principio de simplicidad produce resultados ambiguos. En esas circunstancias especiales proponen el uso de modelos de cambio evolutivo basados en el cálculo de probabilidades (que no necesariamente implican la economía de hipótesis para el origen de las novedades evolutivas). Entre estas variantes del análisis filogenético se halla el método denominado de máxima verosimilitud o *maximum likelihood* (Hillis *et al.*, 1996). Para aplicar el enfoque de *maximum likelihood* se debe especificar un modelo concreto del proceso evolutivo que tenga en cuenta la conversión de una secuencia en otra. Este enfoque evalúa la probabilidad de que el modelo evolutivo seleccionado generará las secuencias observadas (la probabilidad de los datos bajo el modelo). La filogenia es inferida luego hallando aquellos árboles que arrojen la verosimilitud más alta.



## APÉNDICE 2

PROGRAMAS DE COMPUTACIÓN EN  
BIOGEOGRAFÍA HISTÓRICA

Casi desde el mismo momento de su aparición las computadoras fueron utilizadas en las ciencias naturales con resultados exitosos. Actualmente se emplean en una amplia gama de actividades, tales como cálculo, enseñanza, base de datos, edición de textos, simulación de procesos naturales y control de experimentos. La biogeografía histórica no ha estado al margen del fenómeno producido por la computación; por el contrario, el uso de computadoras obró como un verdadero catalizador en la transformación teórica y práctica de esta disciplina (Crisci *et al.*, 1994). Las dos últimas décadas del siglo XX fueron prolíficas en la elaboración de programas de computación que permiten reconstruir la historia de diferentes áreas del planeta a partir de los datos de la distribución de los taxones que las habitan y sus relaciones genealógicas, así como también inferir las áreas ancestrales de distribución de un taxón en particular, o aún generar modelos hipotéticos que permitan emular la influencia de distintos procesos históricos y/ o ecológicos.

Este apéndice tiene como objetivo describir los principales programas de computación aplicables en el campo de la biogeografía histórica. Para cada programa se brindarán los siguientes datos: nombre, autor, dirección del autor, costo, disponibilidad, requerimientos de *hardware*, aplicación en biogeografía histórica y el sitio de internet dedicado al programa. Los programas se ordenarán siguiendo la taxonomía de los métodos presentada en el capítulo III, excepto para los programas que aplican algoritmos de simplicidad que se presentarán al final en forma independiente de los enfoques que los utilizan. Estos programas que presentan algoritmos de simplicidad son aplicables a varios de los enfoques, además de poseer una enorme utilidad en la sistemática filogenética, donde constituyen una herramienta para la elaboración de cladogramas de taxones, materia prima de la mayoría de los métodos biogeográficos.

En la biogeografía histórica la elección del método condiciona (en la mayoría de los casos) el programa a utilizar, pues cada programa ha sido desarrollado para un determinado enfoque y cada enfoque posee en general un único programa disponible.

La extraordinaria cantidad y velocidad de cambio tanto en las computadoras como en los programas, condena a este apéndice y a cualquier otro intento similar a una suerte de anacronismo inevitable y a la imposibilidad de ser exhaustivo. Sin embargo, nos ha parecido justificado hacer una presentación ilustrativa para que el lector encuentre en ella las herramientas básicas de computación para encarar hoy día un estudio de biogeografía histórica y al mismo tiempo visualice la influencia de la computación sobre la disciplina.

Un sitio de internet creado por Joe F. Felsenstein con abundante información sobre programas relacionados con la filogenia (e indirectamente con la biogeografía histórica) es el siguiente <http://evolution.genetics.washington.edu>

### Panbiogeografía

#### PHYLIP

*Autor:* Joe F. Felsenstein  
*Dirección:* Department of Genetics, University of Washington, Seattle, Washington 98195, USA  
*Costo:* Gratuito  
*Disponibilidad:* A través de internet en la página <http://evolution.genetics.washington.edu>  
*Requerimientos de hardware:* El programa puede ser utilizado en Macintosh, PowerMac, IBM PC o compatibles desde 386 en adelante que operen bajo DOS o Windows 3.1 en adelante  
*Aplicación:* Se utiliza la rutina CLIQUE para el análisis de compatibilidad de trazos  
*Sitio en internet:* <http://evolution.genetics.washington.edu>

#### CLINCH2

*Autor:* Benjamin Salisbury  
*Dirección:* Department of Biology, University of Michigan, Ann Arbor, Michigan 48109, USA  
*Costo:* Gratuito  
*Disponibilidad:* A través de internet en la página <http://www-personal-umich.edu/~gfred>

*Requerimientos de hardware:* El programa puede ser utilizado en IBM PC o compatibles que operen bajo Windows 3.1 en adelante

*Aplicación:* Se utiliza para el análisis de compatibilidad de trazos

*Sitio en internet:* <http://www-personal-umich.edu>

### Biogeografía cladística

#### COMPONENT 1.5

*Autor:* Roderic D. M. Page  
*Dirección:* Division of Environmental and Evolutionary Biology, Institute of Biomedical and Life Sciences, University of Glasgow, Glasgow, UK G12 8QQ  
*Costo:* El programa está fuera de circulación  
*Disponibilidad:* No está disponible  
*Requerimientos de hardware:* IBM PC o compatible que opere bajo MSDOS 3.3 o posteriores  
*Aplicación:* Análisis de los componentes

#### TAS

*Autores:* Gareth Nelson & Pauline Ladiges  
*Dirección:* School of Botany, The University of Melbourne, Victoria 3052, Australia  
*Costo:* Gratuito  
*Disponibilidad:* A través de los autores  
*Requerimientos de hardware:* IBM PC o compatible, el programa opera bajo DOS  
*Aplicación:* Enunciados de tres áreas, obtención de las matrices de áreas por enunciados de tres áreas

#### TASS

*Autores:* Gareth Nelson & Pauline Ladiges  
*Dirección:* School of Botany, The University of Melbourne, Victoria 3052, Australia  
*Costo:* Gratuito  
*Disponibilidad:* A través de los autores  
*Requerimientos de hardware:* IBM PC o compatible, el programa opera bajo DOS  
*Aplicación:* Subárboles sin paralogía, obtención de los subárboles sin paralogía y de las matrices de áreas por componentes resultantes

#### CAFCA

*Autor:* Rino Zandee

*Dirección:* Institute of Evolutionary and Ecological Science, Van deer Klaauw Laboratory, Leiden University, Holanda

*Costo:* Gratuito

*Disponibilidad:* A través de internet en la página <http://www.bio.leidenuniv.nl/~zandee/cafca.html>

*Requerimientos de hardware:* Las versiones recientes han sido desarrolladas para Macintosh y PowerMac. Existen versiones anteriores para IBM PC o compatibles que operan bajo DOS

*Aplicación:* Compatibilidad de los componentes

*Sitio en internet:* <http://www.bio.leidenuniv.nl/~zandee>

### Métodos basados en eventos

#### COMPONENT 2.0

*Autor:* Roderic D. M. Page

*Dirección:* Division of Environmental and Evolutionary Biology, Institute of Biomedical and Life Sciences, University of Glasgow, Glasgow, UK G12 8QQ

*Costo:* Aproximadamente 60 US\$

*Disponibilidad:* Se obtiene en la siguiente dirección: Department of Botany, The Natural History Museum, Cromwell Road, London SW7 5BD, UK

*Requerimientos de hardware:* IBM PC o compatible que corra Windows 3.0 o posteriores. Requiere al menos 2 MB de memoria RAM

*Aplicación:* Árboles reconciliados

*Sitio en internet:* <http://taxonomy.glasgow.ac.uk>

#### TREE MAP

*Autor:* Roderic D. M. Page

*Dirección:* Division of Environmental and Evolutionary Biology, Institute of Biomedical and Life Sciences, University of Glasgow, Glasgow, UK G12 8QQ

*Costo:* Gratuito (versión experimental)

*Disponibilidad:* A través de internet en la página <http://taxonomy.glasgow.ac.uk/rod/treemap.html>

*Requerimientos de hardware:* Macintosh y PowerMac, IBM PC o compatibles que operen bajo Windows

*Aplicación:* Árboles reconciliados

*Sitio en internet:* <http://taxonomy.glasgow.ac.uk>

#### DIVA 1.1

*Autor:* Fredrik Ronquist

*Dirección:* Dep. Zoology, Uppsala University, Villavägen 9, SE- 752 36, Uppsala, Sweden.

*Costo:* Gratuito

*Disponibilidad:* Programa y manual disponibles en Uppsala University ([ftp.uu.se](ftp://uu.se) o [ftp.systbot.uu.se](ftp://systbot.uu.se))

*Requerimientos de hardware:* Existen versiones para Macintosh y PC DIVA.exe es la versión para PC y corre en sistemas Windows 32 bits, incluyendo Windows 3.x con Win32S instalado, Windows 95, Windows 98 y Windows NT. Requiere al menos 1 MB de memoria RAM para correr exitosamente. DIVAppc es la versión para Power Macs y DIVA68K corre en Macintosh con sistema 7.0 ó posterior

*Aplicación:* Análisis de dispersión y vicariancia

*Sitios en internet:* [ftp.uu.se](ftp://uu.se) ó [ftp.systbot.uu.se](ftp://systbot.uu.se)

### Programas que aplican algoritmos de simplicidad

#### HENNIG86

*Autor:* James. S. Farris

*Dirección:* Department of Botany, Swedish Museum of Natural History, P.O. BOX 50007, 5-104 05 Stockholm, Sweden

*Costo:* 55 US\$

*Disponibilidad:* Contactando a Arnold Kluge o Diane Lipscomb a las direcciones: Museum of Zoology, University of Michigan, Ann Arbor, Michigan 48109, USA o Department of Biological Sciences, George Washington University, Washington D.C. 20052, USA, respectivamente, o a Pablo Goloboff, INSUE, Miguel Lillo 205, 4000, San Miguel de Tucumán, Tucumán, Argentina

*Requerimientos de hardware:* IBM PC o compatible, corre sobre cualquier versión de DOS.

*Aplicación:* Es aplicable a todos aquellos métodos que requieran la construcción de cladogramas de áreas sobre la base de algoritmos de simplicidad (e.g., BPA, PAE, TAS, TASS)

*Sitio en internet:* [www.cladistics.org](http://www.cladistics.org)

#### NONA 2.0

*Autor:* Pablo Goloboff

*Dirección:* INSUE, Fundación e Instituto Miguel Lillo, Miguel Lillo 205, 4000, San Miguel de Tucumán, Tucumán, Argentina

*Costo:* 40 US\$

*Disponibilidad:* El programa está disponible a través del autor; una versión demo está disponible en el servidor de la Universidad de Tucumán <ftp://unt.edu.ar/pub/parsimony>. Para adquirirlo debe enviarse un cheque con el pago a nombre del autor

*Requerimientos de hardware:* IBM PC o compatible con Windows 95/98/NT

*Aplicación:* Es aplicable a todos aquellos métodos que requieran la construcción de cladogramas de áreas sobre la base de algoritmos de simplicidad (e.g., BPA, PAE, TAS, TASS)

*Sitio en internet:* [www.cladistics.org](http://www.cladistics.org)

#### **PAUP**

*Autor:* David L. Swofford

*Dirección:* Laboratory of Molecular Systematics, Smithsonian Institution, MRC-534, 4210 Silver Hill road, Suidlan, MD 20746, USA

*Costo:* 125 US\$, incluyendo gastos de envío

*Disponibilidad:* El programa está disponible a través de Sinauer Associates Inc. <http://www.webcom.com/~sinauer>

*Requerimientos de hardware:* Existen versiones para Macintosh y Power Mac y para IBM PC (Windows/DOS)

*Aplicación:* Es aplicable a todos aquellos métodos que requieran la construcción de cladogramas de áreas sobre la base de algoritmos de simplicidad (e.g., BPA, PAE, TAS, TASS)

*Sitio en internet:* <http://lms.si.edu/PAUP>

**PHYLIP:** Ver en programas para panbiogeografía

*Aplicación:* Las rutinas PENNY y MIX, son aplicables a aquellos métodos que requieran la construcción de cladogramas de áreas sobre la base de algoritmos de simplicidad (e.g., BPA, PAE, TAS, TASS)

#### **TNT**

*Autores:* Pablo Goloboff, James Farris y Kevin Nixon

*Dirección:* INSUE, Fundación e Instituto Miguel Lillo, Miguel Lillo 205, 4000, San Miguel de Tucumán, Argentina (Pablo Goloboff)

*Costo:* Aún no establecido

*Disponibilidad:* El programa todavía no está completamente terminado. Las versiones preliminares pueden obtenerse a través de internet en la página de Kevin Nixon: <http://www.cladistics.com>

*Requerimientos de hardware:* IBM PC o compatible con Windows 95/98/NT

*Aplicación:* Es aplicable a todos aquellos métodos que requieran la construcción de cladogramas de áreas sobre la base de algoritmos de simplicidad (e.g., BPA, PAE, TAS, TASS); es aplicable a conjuntos de datos de gran tamaño.

*Sitio en internet:* [www.cladistics.org](http://www.cladistics.org) (sitio de la Willi Hennig Society)

### **Programas auxiliares para manejo de cladogramas**

#### **WINCLADA**

*Autor:* Kevin Nixon

*Dirección:* L. H. Bailey Hortorium, Cornell University, Ithaca, New York 14853, USA

*Costo:* 50 US\$

*Disponibilidad:* El programa está disponible a través de la página de la Willi Hennig Society: <http://www.cladistics.org>. Para adquirirlo debe enviarse un cheque con el pago a nombre del autor

*Requerimientos de hardware:* IBM PC o compatible que opere bajo Windows 95 o posteriores

*Aplicación:* Edición de cladogramas y matrices de datos, graficación de las optimizaciones de los caracteres (áreas en biogeografía) sobre los cladogramas. Provee una interfase de menús llamando como subprocesos a Hennig86, NONA y Pee-Wee

*Sitio en internet:* [www.cladistics.org](http://www.cladistics.org)

#### **MacClade**

*Autores:* Wayne Maddison y David Maddison

*Dirección:* University of Arizona, USA

*Costo:* 100 US\$

*Disponibilidad:* el programa está disponible a través de Sinauer Associates Inc. <http://www.webcom.com/~sinauer>

*Requerimientos de hardware:* Macintosh y PowerMac

*Aplicación:* Edición de cladogramas y matrices de datos, graficación de las optimizaciones de los caracteres (áreas en biogeografía) sobre los cladogramas

*Sitio en internet:* <http://phylogeny.arizona.edu/macclade/macclade.html>

#### **TreeView**

*Autor:* Roderic D. M. Page

*Dirección:* Division of Environmental and Evolutionary Biology, Institute of Biomedical and Life Sciences, University of Glasgow, Glasgow, UK G12 8QQ

*Costo:* Gratuito (versión experimental)

*Disponibilidad:* A través de internet en la página <http://taxonomy.glasgow.ac.uk/rod/treeview.html>

*Requerimientos de hardware:* Macintosh y PowerMac, IBM PC o compatibles que operen bajo Windows

*Aplicación:* Edición de cladogramas

*Sitio en internet:* <http://taxonomy.glasgow.ac.uk>

## GLOSARIO

- algoritmo:** secuencia de reglas que permite obtener un resultado específico a partir de un conjunto de datos específicos. Cada paso debe ser definido con precisión de manera que pueda ser traducido a lenguaje de computadora.
- algoritmo de Camin & Sokal:** es un algoritmo de simplicidad en el cual se imponen fuertes restricciones a los cambios de estado de caracteres. Asume que la evolución de los caracteres es irreversible y no se permiten las reversiones a una condición plesiomórfica.
- algoritmo de Fitch:** es un algoritmo de simplicidad que no impone ninguna restricción a los cambios de estado de carácter. El algoritmo de Fitch es una generalización del algoritmo de Wagner para permitir caracteres multiestado desordenados; es decir, permite a cualquier estado transformarse directamente en otro estado. Asume que el cambio de los estados de caracteres en cualquier dirección es igualmente probable.
- algoritmo de Wagner:** es un algoritmo de simplicidad que impone mínimas restricciones a los cambios de estado de carácter. Asume que los caracteres se miden en una escala de intervalos, y que cualquier transformación de un estado a otro implica una transformación a través de los estados intermedios. Es apropiado para caracteres, binarios, ordenados, multiestado y continuos. Asume que el cambio de los estados de caracteres en cualquier dirección es igualmente probable.
- alopatría:** dos o más taxones que ocupan lugares geográficamente diferentes, es decir rangos de distribución mutuamente excluyentes.
- anagénesis:** proceso evolutivo que produce nuevos niveles de organización estructural (grados); es la acumulación gradual de cambio genético en el tiempo evolutivo.
- análisis de agrupamientos (*cluster analysis*):** técnicas de análisis multivariado que siguiendo reglas más o menos arbitrarias forma grupos jerárquicos que se asocian por su grado de similitud.

- ancestro:** individuo o población que da origen a subsecuentes individuos o poblaciones con diferentes caracteres.
- apomorfía:** derivado de (y diferente de) una condición generalizada; se utiliza para los caracteres, e.g., caracteres apomórficos.
- área de endemismo:** un área reconocida por las distribuciones concordantes de dos ó más organismos.
- barrera:** cualquier estructura biótica o abiótica que restringe total o parcialmente el movimiento (flujo) de genes o individuos desde una población o localidad hacia otra.
- biogeografía:** estudio de la distribución geográfica presente y pasada de los organismos.
- biogeografía de la vicariancia:** estudio de patrones repetidos de distribución en muchos miembros de una biota, que pueden explicarse por eventos de vicariancia (o separación).
- biogeografía dispersalista:** método que explica la distribución actual sobre el supuesto de que es el resultado de las diferentes habilidades de dispersión de los linajes individuales.
- biogeografía ecológica:** patrones espaciales de los organismos considerados en términos de sus interacciones con otros organismos y con el medio.
- biogeografía histórica:** el estudio de la historia de la distribución de la vida sobre la Tierra.
- biota:** todas las plantas, hongos, animales, microorganismos, etc. que ocupan una localidad determinada.
- centro de masa:** en panbiogeografía, localidad o área de distribución que posee la mayor concentración de diversidad de un taxón dentro de un rango geográfico.
- centro de origen:** en el dispersalismo, es el área en la cual se supone que evolucionó un taxón y a partir de la cual se dispersó.
- cladismo:** (= *sistemática filogenética*) es un método de reconstrucción de la filogenia concerniente a patrones de ramificación. Se hacen hipótesis sobre las relaciones de grupos hermanos sobre la base de caracteres derivados compartidos o sinapomorfías y aplicando el criterio de simplicidad.
- clado:** grupo o linaje monofilético.

**cladogénesis:** proceso evolutivo que produce una serie de eventos ramificados.

**cladograma:** (= árbol), diagrama ramificado que especifica las relaciones jerárquicas entre los taxones; los nodos están definidos por caracteres apomórficos (derivados).

**cladograma de consenso:** diagrama ramificado que muestra la concordancia general entre los componentes de dos o más cladogramas de los mismos taxones o áreas.

**clique:** en sistemática, el conjunto de caracteres perfectamente congruentes entre sí que forman un cladograma utilizando el método de compatibilidad de caracteres.

**coevolución:** evolución interdependiente, simultánea, de dos especies no relacionadas que tienen una gran interacción ecológica, como una flor y su agente polinizador, un predador y su presa, un hospedador y su parásito, etc.

**congruencia:** concordancia entre datos o grupos de datos.

**criterio de simplicidad:** (= *parsimony*) criterio lógico para obtener el cladograma mejor sustentado por un número dado de caracteres. Es un principio metodológico en el que los datos observados deben ser explicados de la manera más simple posible (conocido también como "la navaja de Ockham"). Ver máxima simplicidad.

**dispersión:** el movimiento de un organismo desde un área hacia otra, independientemente de otros organismos y de la historia de la Tierra, el cual cambia la distribución natural del organismo.

**disyunción:** (= distribución disyunta) rango discontinuo de un taxón monofilético en el cual al menos dos poblaciones estrechamente relacionadas están separadas por una gran distancia geográfica.

**endémico:** taxón que está restringido a un área dada y no se encuentra en ninguna otra parte del mundo.

**especiación:** proceso en el que dos o más especies contemporáneas entre sí evolucionan a partir de una única población ancestral.

**especiación alopátrica:** formación de nuevas especies cuando las poblaciones están geográficamente separadas.

**especiación simpátrica:** diferenciación dentro de la misma área local de dos especies aisladas reproductivamente a partir de una población inicial.

**estocástico:** azaroso, esperado (estadísticamente) sólo por el azar.

**evento vicariante:** división de un taxón o biota en dos o más subdivisiones geográficas por la formación de barreras naturales, tales como la formación de una montaña, glaciaciones, etc.

**filogenia:** historia evolutiva de un taxón.

**flujo génico:** movimiento de los alelos dentro de una población o entre poblaciones.

**Gondwana:** uno de los dos supercontinentes formado por la ruptura de la Pangea; comprende parte la India, Africa, Antártida, Australia, Nueva Zelandia y América del Sur.

**hipótesis nula:** hipótesis estadística que establece qué debería esperarse solamente por el azar. Debe ser puesta a prueba para determinar si una observación es el resultado del azar o de alguna fuerza directriz.

**homología:** dos o más estados de caracteres que se originaron a partir de un mismo estado de carácter en el ancestro común.

**homoplasia:** conjunto de fenómenos (convergencias, paralelismos y reversiones) que conduce a la similitud entre estados de caracteres por otras razones que no son la herencia de un ancestro común.

**índice de consistencia (CI):** medida del ajuste de los caracteres a un cladograma en particular, es la proporción entre el número mínimo posible de cambios de los caracteres ( $m$ ) y el número observado de cambios ( $s$ ). Se puede calcular tanto para un carácter en particular como para todos los caracteres en conjunto.

**índice de retención (RI):** medida del ajuste de los caracteres a un cladograma en particular, que tiene en cuenta el máximo de homoplasia que un carácter puede alcanzar ( $g$ ) y se calcula de la siguiente forma: el número máximo número posible de cambios de los caracteres en un árbol completamente sin resolver (sin tener en cuenta la polaridad de los caracteres) ( $g$ ) menos el número observado de cambios sobre el cladograma en particular ( $s$ ), y todo esto dividido por ( $g$ ) menos el número mínimo posible de

cambios de los caracteres (m). Se puede calcular tanto para un carácter en particular como para todos los caracteres en conjunto.

**línea de base:** rasgo geográfico o geológico de un trazo individual, como el cruce de una plataforma marina u oceánica, o una gran estructura tectónica (e.g., zona de falla), que se interpreta como un carácter diagnóstico (i.e., homología espacial) unificando trazos individuales que de otra forma tendrían muy poco en común (e.g., ausencia de congruencia distribucional).

**máxima simplicidad (*maximum parsimony*):** criterio para estimar un parámetro de un dato observado sobre la base del principio de minimizar el número de eventos que se requieren para explicar los datos. En un análisis filogenético, el árbol óptimo de acuerdo con este criterio es aquel que requiere el número mínimo de cambios de estado de caracteres. Denominado también criterio de simplicidad o *parsimony*.

**máxima verosimilitud (*maximum likelihood*):** criterio para estimar un parámetro de un dato observado bajo un modelo explícito. En un análisis filogenético, el árbol óptimo de acuerdo con este criterio es aquel que tiene la mayor probabilidad de obtenerse de acuerdo con los datos observados y el modelo de evolución asumido.

**método heurístico:** todo procedimiento de análisis que no garantiza hallar la solución óptima a un problema.

**monofilia (grupo monofilético):** se dice de aquellos grupos que incluyen a todos los taxones que descienden de un ancestro común; un grupo monofilético se diagnostica por la presencia de caracteres derivados comunes a todos sus miembros.

**metricidad:** una función numérica  $d(x, y)$  de pares de puntos de un conjunto  $E$ , se dice que es métrica para  $E$  si satisface las condiciones de: (a) simetría; (b) desigualdad triangular; (c) distinguibilidad de elementos no idénticos; (d) indistinguibilidad de elementos idénticos.

**Neighbor-joining:** método aglomerativo de reconstrucción filogenética cercano al principio de simplicidad que trabaja sobre una matriz de distancias pero cuyos resultados no necesariamente producen el árbol más corto posible.

**nodo panbiogeográfico:** un área o localidad donde se superponen dos o más trazos generalizados.

**parafilia (grupo parafilético):** grupo que se basa en la posesión común de caracteres plesiomórficos; es un grupo que no contiene a todos los descendientes de un ancestro común.

***parsimony*:** ver criterio de simplicidad.

**patrón:** conjunto de relaciones entre taxones o áreas, especificado por dos o más cladogramas; es una organización repetitiva, no azarosa.

**plesiomorfía:** estado primitivo o ancestral de un carácter.

**polifilia (grupo polifilético):** grupo que se basa en la posesión común de caracteres derivados independientemente (homoplásicos), pero superficialmente similares, convergentes; es un grupo que contiene taxones de distintos ancestros.

**secuenciación de ADN:** método de la sistemática molecular para determinar la secuencia u orden de los nucleótidos en una porción determinada de ADN. Una vez obtenidas las secuencias de distintos taxones se pueden alinear y comparar unas con otras para analizar las semejanzas o diferencias entre las mismas.

**simpatría:** dos o más taxones que ocupan el mismo rango de distribución o rangos de distribución superpuestos.

**sinapomorfía:** un carácter, o estado de carácter, derivado compartido por un grupo de organismos en el contexto de un grupo grande de organismos.

**sitios de restricción:** método de la sistemática molecular que utiliza enzimas de restricción (endonucleasas) que reconocen y cortan determinadas secuencias de ADN. En muchos organismos la distribución de sitios de restricción en el genoma donde una enzima determinada puede cortar es relativamente fija, mostrando variaciones entre los géneros o especies.

**taxón:** grupo de organismos considerado como unidad de cualquier rango en un sistema clasificatorio.

**taxones hermanos (áreas hermanas):** dos taxones (o áreas) que están más estrechamente relacionados entre sí que con un tercer taxón (o área).

**tectónica de placas:** concepto de geología en el que la corteza terrestre se compone de placas móviles mediante la acreción y subducción del suelo oceánico. Dado que los continentes se hallan sobre placas, la deriva continental es un resultado de estos movimientos.

**trazo generalizado:** en panbiogeografía, conjunto de dos o más trazos individuales que son compatibles o congruentes de acuerdo con un criterio específico (e.g., líneas de base compartidas, o trazos geométricos compatibles).

**trazo individual:** en panbiogeografía, una línea gráfica dibujada en un mapa que conecta las localidades o áreas de distribución de un taxón particular o de un grupo de taxones.

**vagilidad:** habilidad de un organismo para moverse activamente de un lugar a otro.

**vicariancia:** existencia de taxones estrechamente relacionados o de una biota en áreas disyuntas, que han sido separados por la formación de una barrera natural (evento vicariante).



## BIBLIOGRAFÍA

- ARTIGAS, J. N. 1975. Introducción al estudio por computación de las áreas zoogeográficas de Chile continental basado en la distribución de 903 especies de animales terrestres. *Gayana, Misc.* 4: 1-25.
- AVISE, J. C. 1987. Identification and interpretation of mitochondrial DNA stocks in marine species. En *Proc. Stock identification workshop*. H. Kumpf & E. L. Nakamura eds. Publication of The National Oceanographic and Atmospheric Administration, Panama City, FL. Pp. 105-136.
- AVISE, J. C. 1992. Molecular population structure and the biogeographic history of a regional fauna: a case history with lessons for conservation biology. *Oikos* 63: 62-76.
- AVISE, J. C. 1994. *Molecular markers, natural history and evolution*. Chapman & Hall, New York.
- AVISE, J. C., J. ARNOLD, R. M. BALL, E. BERMINGHAM, T. LAMB, J. E. NEIGEL, C. A. REEB & N. C. SAUNDERS. 1987. Intraspecific phylogeography: the mitochondrial DNA bridge between population genetics and systematics. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 18: 489-522.
- AXELIUS, B. 1991. Areas of distribution and areas of endemism. *Cladistics* 7: 191-199.
- BEYRA, M. A. & M. LAVIN. 1999. Monograph of *Pictetia* (Leguminosae-Papilionoideae) and review of the Aeschynomeneae. *Syst. Bot. Monographs* 56: 1-93.
- BREMER, K. 1992. Ancestral areas: a cladistic reinterpretation of the center of origin concept. *Syst. Biol.* 41: 436-445.
- BREMER, K. 1995. Ancestral areas: optimization and probability. *Syst. Biol.* 44: 255-259.
- BROOKS, D. R. 1985. Historical ecology: a new approach to studying the evolution of ecological associations. *Ann. Missouri Bot. Gard.* 72: 660-680.
- BROOKS, D. R. 1988. Scaling effects in historical biogeography: a new view of space, time, and form. *Syst. Zool.* 32: 237-244.
- BROOKS, D. R. 1990. Parsimony analysis in historical biogeography and coevolution: methodological and theoretical update. *Syst. Zool.* 39: 14-30.
- BROWN, J. H. & M. B. LOMOLINO. 1998. *Biogeography*. 2<sup>nd</sup> ed., Sinauer Associates Inc., Sunderland, Mass.
- BRUNDIN, L. 1966. Transantarctic relationships and their significance. *Kungl. Svens. Vetenskapakad. Handl.* 11: 1-472.
- BRUNDIN, L. 1972. Phylogenetics and biogeography. *Syst. Zool.* 21: 69-79.
- BRUNDIN, L. 1981. Croizat's panbiogeography versus phylogenetic biogeography. En *Vicariance biogeography: a critique*. G. Nelson & D. E. Rosen eds. Columbia University Press, New York. Pp. 94-158.

- CABRERA A. L. & A. WILLINK. 1973. *Biogeografía de América Latina*. O.E.A. Serie de Biología, Monografía 13. Washington, D. C.
- CACCONI, A., M. C. MILINKOVITCH, V. SBORDONI & J. R. POWELL. 1994. Molecular biogeography: using the Corcica-Sardinia microplate disjunction to calibrate mitochondrial rDNA evolutionary rates in mountain newts (*Euproctus*). *J. Evol. Biol.* 7: 227-245.
- CADLE, J. E. & H. W. GREENE. 1994. Phylogenetic patterns, biogeography, and the ecological structure of neotropical snake assemblages. En *Species diversity in ecological communities: historical and geographical perspectives*. R. E. Rickelfs & D. Schluter eds. The University of Chicago Press, Chicago. Pp. 281-293.
- CAIN, S. A. 1944. *Foundations of Plant Geography*. Harper & Brothers, New York.
- CANDOLLE, A. P. DE. 1820. Géographie botanique. *Dict. Sci. Nat.* 18: 359-422.
- CANDOLLE, A. P. DE. 1838. *Statistique de la famille des Composées*. Treutel & Würtz, Paris y Strasburgo.
- CHARLESTON, M. A. 1998. Jungles: a new solution to the host/parasite phylogeny reconciliation problem. *Math. Biosci.* 149: 191-223.
- CLIMO, F. M. 1989. The panbiogeography of New Zealand as illuminated by the genus *Fectola* Iredale, 1915 and subfamily Rotadiscinae Pilsbry, 1927 (Mollusca: Pulmonata: Punctoidea: Charopidae). *New Zealand J. Zool.* 16: 587-649.
- CONDIE, K. C. 1997. *Plate tectonics and crustal evolution*. 4<sup>th</sup> ed., Butterworth & Heinemann, Woburn.
- COX, C. B. & P. D. MOORE. 1993. *Biogeography: an ecological and evolutionary approach*. 5<sup>th</sup> ed., Blackwell, Oxford.
- CRACRAFT, J. 1991. Patterns of diversification within continental biotas: hierarchical congruence among the areas of endemism of Australian vertebrates. *Aust. Syst. Bot.* 4: 211-427.
- CRAW, R. C. 1979. Generalized tracks and dispersal in biogeography: a response to R. M. McDowall. *Syst. Zool.* 28: 99-107.
- CRAW, R. C. 1982. Phylogenetics, areas, geology, and the biogeography of Croizat: a radical view. *Syst. Zool.* 31: 304-316.
- CRAW, R. C. 1983. Panbiogeography and vicariance cladistics: are they truly different? *Syst. Zool.* 32: 431-438.
- CRAW, R. C. 1984a. Biogeography and biogeographic principles. *New Zealand Entomol.* 8: 49-52.
- CRAW, R. C. 1984b. Leon Croizat's biogeographic work: a personal appreciation. *Tuatara* 27: 8-13.
- CRAW, R. C. 1985. Classic problems of southern hemisphere biogeography re-examined: panbiogeographic analysis of the New Zealand frog *Leiopelma*, the ratite birds and *Nothofagus*. *Z. Zool. Syst. Evolutionsforsch.* 23: 1-10.
- CRAW, R. C. 1988a. Continuing the synthesis between panbiogeography, phylogenetic systematics and geology as illustrated by empirical studies on the biogeography of New Zealand and the Chatham Islands. *Syst. Zool.* 37: 291-310.

- CRAW, R. C. 1988b. Panbiogeography: method and synthesis in biogeography. En *Analytical biogeography- an integrated approach to the study of animal and plant distributions*. A. A. Myers & P. S. Giller eds. Chapman y Hall, Londres and New York. Pp. 405-435.
- CRAW, R. C. 1989. Quantitative panbiogeography: introduction to methods. *New Zealand J. Zool.* 16: 485-494.
- CRAW, R. C. & R. PAGE. 1988. Panbiogeography: method and metaphor in the new biogeography. En *Evolutionary processes and metaphors*. M. W. Ho & S. W. Fox eds. John Wiley and Sons. Pp. 163-189.
- CRAW, R. C. & P. WESTON. 1984. Panbiogeography: a progressive research program? *Syst. Zool.* 33: 1-33.
- CRAW, R. C., J. R. GREHAN & M. J. HEADS. 1999. *Panbiogeography: Tracking the history of life*. Oxford biogeography series n° 11, Oxford University Press, New York.
- CRISCI, J. V. 1981. La especie: realidad y conceptos. *Symposia, VI Jornadas Argentinas de Zoología*, La Plata, Pp. 21-32.
- CRISCI, J. V. 1982. Parsimony in evolutionary theory: law or methodological prescription? *J. Theor. Biol.* Special Issue on unsolved problems 97: 35-41.
- CRISCI, J. V. 1992. Reflexiones en torno a la Biología Comparada. *Anal. Acad. Nac. Cs. Ex. Fis. Nat.* 44: 159-164.
- CRISCI, J. V. 1998a. Forma, espacio, tiempo: Los métodos modernos de reconstrucción filogenética. *Monogr. Syst. Bot. Missouri Bot. Gard. Proceedings of the VI Congreso Latinoamericano de Botánica* 68: 443-444.
- CRISCI, J. V. 1998b. El cladismo y la biogeografía histórica. *Monogr. Syst. Bot. Missouri Bot. Gard. Proceedings of the VI Congreso Latinoamericano de Botánica* 68: 459-463.
- CRISCI, J. V. 1998c. La sistemática de nuestro tiempo: hechos, problemas y orientaciones. *Bol. Soc. Bot. México* 63: 21-32.
- CRISCI, J. V., M. M. CIGLIANO, J. J. MORRONE & S. ROIG-JUÑENT. 1991a. Historical biogeography of southern South America. *Syst. Zool.* 40: 152-171.
- CRISCI, J. V., M. M. CIGLIANO, J. J. MORRONE & S. ROIG-JUÑENT. 1991b. A comparative review of cladistic biogeography approaches to historical biogeography of southern South America. *Austr. Syst. Bot.* 4: 117-126.
- CRISCI, J. V. & L. KATINAS. 1997. La filogenia frente a la justicia. *Ciencia Hoy* 6: 34-40.
- CRISCI, J. V., A. A. LANTERI & E. ORTIZ JAUREGUIZAR. 1994. Programas de computación en sistemática y biogeografía histórica: revisión crítica y criterios para su selección. En *Taxonomía biológica*. J. Llorente Bousquet & I. Luna eds. UNAM, FCE, México. Pp. 207-225.
- CRISCI, J. V. & J. J. MORRONE. 1990. En busca del paraíso perdido: la biogeografía histórica. *Ciencia Hoy* 1: 26-34.

- CRISCI, J. V. & J. J. MORRONE. 1992a. A comparison of biogeographic models: a response to Bastow Wilson. *Glob. Ecol. Biodiv. Lett.* 2: 174-176.
- CRISCI, J. V. & J. J. MORRONE. 1992b. Panbiogeografía y biogeografía cladística: paradigmas actuales de la biogeografía histórica. *Ciencias* (México), nro. esp. 6: 87-97.
- CRISCI, J. V., P. POSADAS, L. KATINAS & D. R. MIRANDA-ESQUIVEL. 1999. Estrategias evolutivas para la conservación de la biodiversidad en América del Sur austral. En *Biodiversidad y uso de la tierra: Conceptos y ejemplos de Latinoamérica*. S. D. Matteucci, O. T. Solbrig, J. Morello & G. Halffter eds. EUDEBA-UNESCO, Buenos Aires. Pp. 175-198.
- CRISCI, J. V., P. POSADAS & J. J. MORRONE. 1996. La biodiversidad en los umbrales del siglo XXI. *Ciencia Hoy* 6: 34-40.
- CRISCI, J. V. & T. F. STUESSY. 1980. Determining primitive character states for phylogenetic reconstruction. *Syst. Bot.* 5: 112-135.
- CRISP, M. D., H. P. LINDER & P. H. WESTON. 1995. Cladistic biogeography of plants in Australia and New Guinea: congruent pattern reveals two endemic tropical tracks. *Syst. Biol.* 44: 457-473.
- CROIZAT, L. 1952. *Manual of Phytogeography*. Junk, The Hague.
- CROIZAT, L. 1958. *Panbiogeography*. Vols. I, IIa, y IIb. Publicados por el autor, Caracas.
- CROIZAT, L. 1964. *Space, time, form: the biological synthesis*. Publicado por el autor, Caracas.
- CROIZAT, L. 1981. Biogeography: past, present, and future. En *Vicariance Biogeography: a critique*. G. Nelson & D. E. Rosen eds. Columbia University Press, New York. Pp. 501-523.
- CROIZAT, L. 1982. Vicariance / vicariism, panbiogeography, "vicariance biogeography"; etc.: a clarification. *Syst. Zool.* 31: 291-304.
- CROIZAT, L., G. NELSON & D. E. ROSEN. 1974. Centers of origin and related concepts. *Syst. Zool.* 23: 265-287.
- CRUZAN, M. B. 1999. Intraspecific diversification: Plants as model systems for phylogeographic studies. *XVI International Botanical Congress, Abstracts*, p. 257. St. Louis, Missouri.
- DARLINGTON, P. J. Jr. 1957. *Zoogeography: the geographical distribution of animals*. Wiley, New York.
- DARLINGTON, P. J. Jr. 1965. *Biogeography of the Southern End of the World*. Harvard University Press, Cambridge, Mass.
- DARLINGTON, P. J. Jr. 1970. A practical criticism of Hennig- Brundin "Phylogenetic systematics" and Antarctic biogeography. *Syst. Zool.* 19: 1-18.
- DARWIN, C. 1859. *On the origin of species by means of natural selection or the preservation of favoured races on the struggle for life*. John Murray, London.
- DE MEYER, M. 1996. Cladistic and biogeographic analysis of Hawaiian Pipunculidae (Diptera) revisited. *Cladistics* 12: 291-303.
- DICKENS, C. 1859. *A tale of two cities*. London.
- ELLSWORTH, D. L., R. L. HONEYCUTT, N. J. SILVY, J. W. BICKHAM & J. W. KLIMSTRA. 1994. Historical biogeography and contemporary patterns of mitochondrial DNA variation in white-tailed deer from southeastern United States. *Evolution* 48: 122-136.
- ENGHOFF, H. 1996. Widespread taxa, sympatry, dispersal, and an algorithm for resolved area cladograms. *Cladistics* 12: 349-364.
- EZCURRA, C., A. RUGGIERO & J. V. CRISCI. 1997. Phylogeny of *Chuquiraga* sect. *Acanthophyllae* (Asteraceae-Barnadesioideae), and the evolution of its leaf morphology in relation to climate. *Syst. Bot.* 22: 151-163.
- FARRIS, J. S. 1988. *Hennig86 reference. Version 1.5*. Published by the author, Port Jefferson, New York.
- FELSENSTEIN, J. 1993. *PHYLIP. Phylogeny Inference Package. 3.5*. Univ. Wash. Seattle.
- FOREY, P. L., C. J. HUMPHRIES, I. J. KITCHING, R. W. SCOTLAND, D. J. SIEBERT & D. M. WILLIAMS. 1992. *Cladistics: a practical course in Systematics*. Systematics Association Publications n° 10, Clarendon Press, Oxford.
- FRITSCH, P. 1999. Phylogeny of *Styrax* based on morphological characters, with implications for biogeography and infrageneric classification. *Syst. Bot.* 24: 356-378.
- GATRELL, A. 1983. *Distance and space: a geographical perspective*. Clarendon Press, Oxford.
- GOLOBOFF, P. A. 1996. *NONA, versión 1.5.1*. Publicado por el autor. Tucumán, Argentina.
- GOLOBOFF, P. A. 1998. *Principios básicos de cladística*. Sociedad Argentina de Botánica, Buenos Aires, Argentina.
- GREHAN, J. R. 1988a. Panbiogeography: evolution in space and time. *Riv. Biol., Biol. Forum* 81: 469-498.
- GREHAN, J. R. 1988b. Biogeographic homology: ratites and the southern beeches. *Riv. Biol., Biol. Forum* 81: 577-587.
- GREHAN, J. R. 1993. Conservation biogeography and the biodiversity crisis: a global problem in space / time. *Biodiversity Lett.* 1: 134-140.
- HAECKEL, E. 1866. *Generelle Morphologie der Organismen: Allgemeine Grundzüge der organischen Formen-Wissenschaft, mechanisch begründet durch die von Charles Darwin reformirte Descendenz-Theorie*. 2 vols. Georg Reimer, Berlin.
- HARAWAY, D. J. 1976. *Crystal, fabrics, and fields: metaphors of organicism in twentieth- Century developmental biology*. Yale University Press, New Haven and London.
- HAROLD, A. S. & R. D. MOOI. 1994. Areas of endemism: definition and recognition criteria. *Syst. Biol.* 43: 261-266.

- HAUSDORF, B. 1998. Weighted ancestral area analysis and a solution of the redundant distribution problem. *Syst. Biol.* 47: 445-456.
- HAYDON, D. T., B. I. CROTHER & E. R. PIANKA. 1994. New directions in biogeography? *TREE* 10: 403-406.
- HAYDON, D. T., R. R. RADTKEY & E. R. PIANKA. 1994. Experimental biogeography: interactions between stochastic, and ecological processes in a model archipelago. En *Species diversity in ecological communities: historical and geographical perspectives*. R. E. Ricklefs & D. Schluter eds. University Chicago Press, Chicago. Pp. 117-130.
- HAYES, J. P. & R. G. HARRISON. 1992. Variation in mitochondrial DNA and the biogeographic history of woodrats (*Neotoma*) of the eastern United States. *Syst. Biol.* 41: 331-344.
- HEADS, M. J. 1986. A panbiogeographic analysis of Auckland islands archipelago. En *The Lepidoptera, bryophytes, and panbiogeography of Auckland islands*. R. D. Archibald ed. New Zealand Entomological Society, Dunedin. Pp. 30-44.
- HEADS, M. J. 1990. Integrated earth and life sciences in New Zealand natural history: the parallel arcs model. *New Zealand J. Zool.* 16: 549-585.
- HEISENBERG, W. 1958. *The physicist's conception of nature*. Harcourt Brace, New York. 192 pp.
- HENDERSON, I. M. 1991. Biogeography without areas? *Aust. Syst. Bot.* 4: 59-71.
- HENNIG, W. 1950. *Grundzüge Einer Theorie der Phylogenetischen Systematics*. University of Illinois Press, Urbana.
- HENNIG, W. 1966. *Phylogenetic Systematics*. University of Illinois Press, Urbana.
- HESSE, M. 1966. *Models and analogies in science*. University of Notre Dame Press, South Bend, Indiana.
- HILLIS, D. M., C. MORITZ, B. K. MABLE (eds.). 1996. *Molecular Systematics*. Sinauer Associates Inc., Sunderland, Mass.
- HOVENKAMP, P. 1997. Vicariance events, not areas, should be used in biogeographical analysis. *Cladistics* 13: 67-79.
- HUELSENBECK, J. P., B. RANNALA & Z. YANG. 1997. Statistical tests of host-parasite coespeciation. *Evolution* 51: 410-419.
- HUMPHRIES, C. J. 1981. Biogeographical methods and the southern beeches. En *Chance, change and challenge, 2. The evolving biosphere*. P. L. Forey ed. British Museum Natural History and Cambridge University Press, London. Pp. 283-297.
- HUMPHRIES, C. J. 1989. Any advance on assumption 2? *J. Biogeogr.* 16: 101-102.
- HUMPHRIES, C. J., P. Y. LADIGES, M. ROOS & M. ZANDEE. 1988. Cladistic biogeography. En *Analytical biogeography: an integrated approach to the study of animal and plant distributions*. A. A. Myers & P. S. Giller eds. Chapman and Hall, Londres y New York Pp. 371-404.
- HUMPHRIES, C. J. & L. R. PARENTI. 1986. *Cladistic biogeography*. Oxford University Press, Oxford.
- HUMPHRIES, C. J. & L. R. PARENTI. 1999. *Cladistic biogeography*. 2<sup>nd</sup> ed., Oxford biogeography series n° 12, Oxford University Press, New York.
- HUMPHRIES, C. J. & O. SEBERG. 1989. Graphs and generalized tracks: some comments on method. *Syst. Zool.* 38: 69-76.
- HUMPHRIES, C. J., P. H. WILLIAMS & R. I. VANE-WRIGHT. 1995. Measuring biodiversity value for conservation. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 26: 93-111.
- JEANNEL, R. 1942. *La Genérese des faunes terrestres*. Éléments de Biogéographie. Bibliothèque de l'Institut Maritime et Colonial. Preses Universitaires de France, Paris.
- KATINAS, L. & J. V. CRISCI. 1999. La filogenia frente a la justicia: ¿el fin del caso? *Ciencia Hoy* 9: 28-33.
- KATINAS, L. & J. V. CRISCI. 2000. Cladistic and biogeographic analyses of the genera *Moschardia* and *Polyachyrus* (Asteraceae, Mutisieae). *Syst. Bot.* 25: 33-46.
- KATINAS, L., J. J. MORRONE & J. V. CRISCI. 1999. Track analysis reveals the composite nature of the Andean biota. *Aust. J. Bot.* 47: 111-130.
- KITCHING, I. J., P. L. FOREY, C. J. HUMPHRIES & D. M. WILLIAMS. 1998. *Cladistics: the theory and practice of parsimony analysis*. 2<sup>nd</sup> ed., Oxford University Press, New York.
- KLUGE, A. G. 1993. Three -taxon transformartion in phylogenetic inference: ambiguity and distortion as regards explanatory power. *Cladistics* 9: 246-259.
- KLUGE, A. G. & J. S. FARRIS. 1969. Quantitative phyletics and the evolution of anurans. *Syst. Zool.* 18: 1-32.
- KUHN, T. S. 1970. *The structure of scientific revolutions*. 2<sup>nd</sup> ed. The University of Chicago Press, Chicago.
- LADIGES, P. Y., S. M. PROBER & G. NELSON. 1992. Cladistic and biogeographic analyses of the "blue ash" Eucalypts. *Cladistics* 8: 103-124.
- LAKATOS, I. 1970. Falsification and the methodology of scientific research programmes. En *Criticism and the growth of knowledge*. I. Lakatos & A. Musgrave eds. Cambridge University Press, Cambridge. Pp. 91-176.
- LINDER, P. M. & M. C. CRISP. 1995. *Nothofagus* and Pacific biogeography. *Cladistics* 11: 5-32.
- LOVIS, J. D. 1989. Timing, exotic terranes, angiosperm diversification, and panbiogeography. *New Zealand J. Zool.* 16: 713-729.
- LUNDBERG, J. G. 1972. Wagner networks and ancestors. *Syst. Zool.* 21: 398-413.
- MADDISON, W. P. & D. R. MADDISON. 1992. *MacClade, ver. 3. Analysis of phylogeny and character evolution*. Sinauer Associates Inc., Sunderland, Mass.
- MARSHALL, L. G. & R. L. CIFELLI. 1990. Analysis of changing diversity patterns in Cenozoic Land Mammal Age faunas, South America. *Palaeovertebrata* 19: 169-210.

- MARSHALL, L. G. & T. SEMPERE. 1993. Evolution of the Neotropical Cenozoic Land Mammal Fauna in its geochronologic, stratigraphic, and tectonic context. En *Biological relationships between Africa and South America*. Goldblatt, P. ed. Yale University Press, New Haven. Pp. 329-392.
- MATTHEW, W. D. 1915. Climate and evolution. *Ann. New York Acad. Sci.* 24: 171-318.
- MAYDEN, R. L. 1991. The wilderness of panbiogeography: a synthesis of space, time and form. *Syst. Zool.* 40: 503-519.
- MAYR, E. 1946. History of the North American bird fauna. *Wilson Bull.* 58: 3-41.
- MEACHAM, C. 1984. Evaluating characters by character compatibility analysis. En *Cladistics: perspectives on the reconstruction of evolutionary history*. T. Duncan & T. F. Stuessy eds. Columbia University Press, New York. Pp. 152-165.
- MIRANDA-ESQUIVEL, D. R. 1999. *Análisis filogenético de la tribu Simuliini (sensu Crosskey, 1987) para las regiones zoogeográficas Neotropical, Etiópica y Australiana*. Tesis Doctoral presentada en la Facultad de Ciencias Naturales y Museo, UNLP. La Plata, Argentina.
- MICKEVICH, M. F. 1981. Quantitative phylogenetic biogeography. En *Advances in cladistics: Proceedings of the First Meeting of the Willi Hennig Society*. V. A. Funk & D. R. Brooks eds. New York Bot. Gard., Bronx, New York. Pp. 202-222.
- MOORE, D. M. 1983. *Flora of Tierra del Fuego*. Anthony Nelson, England. Missouri Botanical Garden U.S.A.
- MORRONE, J. J. 1992. Revisión sistemática, análisis cladístico y biogeografía histórica de los géneros *Falklandius* Enderlein y *Lanteriella* gen. nov. (Coleoptera: Curculionidae). *Acta Ent. Chilena* 17: 157-174.
- MORRONE, J. J. 1993a. Revisión sistemática de un nuevo género de Rhytirrhini (Coleoptera: Curculionidae), con un análisis biogeográfico del dominio Subantártico. *Bol. Soc. Biol. Concepción* 64: 121-145.
- MORRONE, J. J. 1993b. Cladistic and biogeographic analyses of the weevil genus *Listroderes* Schoenherr (Coleoptera: Curculionidae). *Cladistics* 9: 397-411.
- MORRONE, J. J. 1993c. Beyond binary oppositions. *Cladistics* 9: 437-438.
- MORRONE, J. J. 1994a. On the identification of areas of endemism. *Syst. Biol.* 43: 438-441.
- MORRONE, J. J. 1994b. Distributional patterns of species of Rhytirrhini (Coleoptera: Curculionidae) and the historical relationships of the Andean provinces. *Global Ecol. Biogeogr. Lett.* 4: 188-194.
- MORRONE, J. J. 1996a. The biogeographical Andean subregion: a proposal exemplified by Arthropod taxa (Arachnida, Crustacea, and Hexapoda). *Neotropica* 42: 103-114.
- MORRONE, J.J. 1996b. Austral biogeography and relict weevil taxa (Coleoptera: Nemomychidae, Belidae, Brentidae, and Caridae). *J. Comp. Biol.* 1:123-128.
- MORRONE, J.J. 1998. On Udvardy's Insulantarctica province: a test from the weevils (Coleoptera: Curculionoidea). *Journal of Biogeography* 25:947-955

- MORRONE, J. J. & J. M. CARPENTER. 1994. In search of a method for cladistic biogeography: an empirical comparison of component analysis, Brooks parsimony analysis, and three-area statements. *Cladistics* 10: 99-153.
- MORRONE, J. J., M. M. CIGLIANO & J. V. CRISCI. 1992. Cladismo y diversidad biológica. *Ciencia Hoy* 4: 26-34.
- MORRONE, J.J. & M. del C. COSCARÓN. 1996. Distributional patterns of the American Peiratinae (Heteroptera Reduviidae). *Zool. Med. Leiden* 70: 1-15.
- MORRONE, J. J. & J. V. CRISCI. 1995. Historical biogeography: introduction to methods. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 26: 373-401.
- MORRONE, J. J., D. ESPINOSA-ORGANISTA & J. LLORENTE-BOUSQUETS. 1996. *Manual de biogeografía histórica*. 1ª ed., Universidad Nacional Autónoma de México, México.
- MORRONE, J. J., L. KATINAS & J. V. CRISCI. 1997. A cladistic biogeographic analysis of Central Chile. *J. Comp. Biol.* 2: 25-41.
- MORRONE, J. J. & E. C. LOPRETTO. 1995. Parsimony analysis of endemism of freshwater Decapoda (Crustacea: Malacostraca) from southern South America. *Neotropica* 41: 3-8.
- MORRONE, J. J., S. ROIG-JUÑENT & J. V. CRISCI. 1994. Cladistic biogeography of terrestrial Subantarctic beetles (Insecta: Coleoptera) from South America. *Ntl. Geog. Research and Exploration* 10: 104-115.
- MORRONE, J. J. & E. URTUBEY. 1997. Historical biogeography of the northern Andes: a cladistic analysis based on five genera of Rhytirrhini (Coleoptera: Curculionidae) and *Barnadesia* (Asteraceae). *Biogeographica* 73:115-121.
- MILLER, R. L. 1994. Setting the scene. En *Mapping the diversity of nature*. R. I. Miller ed. Chapman and Hall, London. Pp. 1-17.
- MÜLLER, F. 1864. Für Darwin. En *Fritz, Müller, Werke, Briefe, und Leben*. A. Moller ed. Gustav Fischer, Jena. Pp 202-263.
- MÜLLER, P. 1973. *The dispersal centres of terrestrial vertebrates in the Neotropical realm: a study in the evolution of the Neotropical biota and its native landscapes*. Junk, The Hague.
- MYERS, A. A. 1991. How did Hawaii accumulate its biota? A test from the Amphipoda. *Global Ecol. Biogeogr. Lett.* 1: 24-29.
- MYERS, A. A. & P. S. GILLER (eds). 1988. *Analytical biogeography: an integrated approach to the study of animal and plant distributions*. Chapman and Hall, London, New York.
- NELSON, G. 1973. Comments on Leon Croizat's biogeography. *Syst. Zool.* 22: 312-320.
- NELSON, G. 1974. Historical Biogeography: an alternative formalization. *Syst. Zool.* 23: 555-558.
- NELSON, G. 1978. From Candolle to Croizat: comments on the history of biogeography. *J. Hist. Biol.* 11: 269-305.
- NELSON, G. & P. Y. LADIGES. 1991a. Three-area statements: standard assumptions for biogeographic analysis. *Syst. Zool.* 40: 470-485.

- NELSON, G. & P. Y. LADIGES. 1991b. Standard assumptions for biogeographic analyses. *Aust. Syst. Bot.* 4: 41-58.
- NELSON, G. & P. Y. LADIGES. 1992. *TAS and TAX: MSdos computer programs for Cladistics*. Published by the authors, New York and Melbourne.
- NELSON, G. & P. Y. LADIGES. 1995. *TASS version 2.0. Three area subtrees*. Published by the authors, New York and Melbourne.
- NELSON, G. & P. Y. LADIGES. 1996. Paralogy in cladistic biogeography and analysis of paralogy-free subtrees. *American Museum Novitates* 3167: 1-58.
- NELSON, G. & N. I. PLATNICK. 1981. *Systematics and biogeography: cladistics and vicariance*. Columbia University Press, New York.
- NELSON, G. & N. I. PLATNICK. 1984. *Biogeography*. Carolina Biology Readers n° 119. Biological Supply Company, Burlington, North Carolina. 16 Pp.
- NELSON, G. & N. I. PLATNICK. 1991. Three-taxon statements: a more precise use of parsimony? *Cladistics* 7: 351-366.
- NORLANDER, G., L. ZHIWEI & F. RONQUIST. 1996. Phylogeny and historical biogeography of the cynipoid wasp family Ibalidae (Hymenoptera). *Syst. Entomol.* 21: 151-166.
- OAKESHOTT, M. J. 1959. *The voice of poetry in the conversation of mankind*. Bowes & Bowes, London.
- PAGE, R. D. M. 1987. Graphs and generalized tracks: quantifying Croizat's panbiogeography. *Syst. Zool.* 36: 1-17.
- PAGE, R. D. M. 1988. Quantitative cladistic biogeography: constructing and comparing area cladograms. *Syst. Zool.* 37: 254-270.
- PAGE, R. D. M. 1989. *COMPONENT user's manual. Release 1.5*. Published by the author, Auckland, New Zealand.
- PAGE, R. D. M. 1990. Component analysis: a valiant failure? *Cladistics* 6: 119-136.
- PAGE, R. D. M. 1993. *COMPONENT user's manual. Release 2.0*. Nat. Hist. Mus., London.
- PAGE, R. D. M. 1994a. Maps between trees and cladistic analysis of historical associations among genes, organisms, and areas. *Syst. Biol.* 43: 58-77.
- PAGE, R. D. M. 1994b. Parallel phylogenies: reconstructing the history of host-parasite assemblages. *Cladistics* 10: 155-173.
- PAGE, R. D. M. & M. A. CHARLESTON. 1998. Trees within trees: phylogeny and historical associations. *TREE* 13: 356-359.
- PAGE, R. D. M. & C. LYDEARD. 1994. Towards a cladistic biogeography of the Caribbean. *Cladistics* 10: 21-41.
- PASCUAL, R. & E. ORTIZ JAUREGUIZAR. 1990. Evolving climates and mammal faunas in South America. *J. Human Evol.* 19: 23-60.
- PASCUAL, R., E. ORTIZ JAUREGUIZAR & J. L. PRADO. 1996. Land mammals: paradigm of Cenozoic South American geobiotic evolution. *Münchener Geowiss. Abh. (A)* 30: 265-319.
- PATTERSON, C. 1981. Methods of paleobiogeography. En *Vicariance biogeography: a critique*. G. Nelson & D. E. Rosen eds. Columbia University Press, New York. Pp. 446-489.
- PLATNICK, N. I. 1991. On areas of endemism. *Aust. Syst. Bot.* 4: sin numeración.
- PLATNICK, N. I. 1992. Patterns of biodiversity. En *Systematics, ecology, and the biodiversity crisis*. N. Eldredge ed. Columbia University Press, New York. Pp. 15-25.
- PLATNICK, N. I. & G. NELSON. 1978. A method of analysis for historical biogeography. *Syst. Zool.* 27: 1-16.
- PLATNICK, N. I. & G. NELSON. 1984. Composite areas in vicariance biogeography. *Syst. Zool.* 33: 328-335.
- PLATNICK, N. I. & G. NELSON. 1988. Spanning tree biogeography: shortcut, detour or dead-end? *Syst. Zool.* 37: 410-419.
- POLHEMUS, D. A. 1996. Island arcs, and their influence on Indo-Pacific biogeography. En *The origin and evolution of Pacific island biotas, New Guinea to eastern Polynesia: patterns and processes*. A. Keast & S. E. Miller eds. SPB Academic Publishing, Amsterdam, Netherland.
- POPPER, K. R. 1959. *The logic of scientific discovery*. Hutchinson, London.
- POSADAS, P. 1996. Distributional patterns of vascular plants in Tierra del Fuego: a study applying parsimony analysis of endemism (PAE). *Biogeographica* 72: 161-177.
- POSADAS, P., J. M. ESTEVEZ & J. J. MORRONE. 1997. Distributional patterns and endemism areas of vascular plants in the Andean subregion. *Fontqueria* 48: 1-10.
- POSADAS, P. & D. R. MIRANDA-ESQUIVEL. 1999. El PAE (Parsimony Analysis of Endemism) como una herramienta en la evaluación de la biodiversidad. *Rev. Chilena Hist. Nat.* 72: 483-490.
- POSADAS, P. & J. J. MORRONE. En prensa. Biogeografía histórica de la subregión Subantártica. En *Biogeografía de América latina y el Caribe*. J. Llorente Bousquets & J. J. Morrone eds., México.
- RAPOPORT, E. H. 1975. *Areografía: estrategias geográficas de las especies*. Fondo de Cultura Económica, México.
- RAVEN, P. H. & D. I. AXELROD. 1974. Angiosperm biogeography and past continental movements. *Ann. Missouri Bot. Gard.* 61: 539-673.
- REPETUR, C. P., P. C. VAN WELZEN & E. F. DE VOGEL. 1977. Phylogeny and historical biogeography of the genus *Bromheadia* (Orchidaceae). *Syst. Bot.* 22: 465-477.
- RIDDLE, B. R. & R. L. HONEYCUTT. 1990. Historical biogeography in North American arid regions: an approach using mitochondrial-DNA phylogeny in grasshopper mice (genus *Onychomys*). *Evolution* 44: 1-15.
- ROIG-JUÑENT, S. 1999. Áreas de distribución y áreas de endemismo: definiciones y criterios para su reconocimiento. *II Reunión Argentina de Cladística y Biogeografía, Libro de resúmenes*, Pp. 29. Buenos Aires, Argentina.
- RONQUIST, F. 1994. Ancestral areas and parsimony. *Syst. Biol.* 43: 267-274.
- RONQUIST, F. 1995. Ancestral areas revisited. *Syst. Biol.* 44: 572-575.

- RONQUIST, F. 1996. *DIVA version 1.1*. Computer program and manual available by anonymous FTP from Uppsala University (<ftp.uu.se> or <ftp.systbot.uu.se>).
- RONQUIST, F. 1997a. Phylogenetic approaches in coevolution and biogeography. *Zoologica Scripta* 26: 313-322.
- RONQUIST, F. 1997b. Dispersal-vicariance analysis: a new approach to the quantification of historical biogeography. *Syst. Biol.* 46: 195-203.
- RONQUIST, F. 1998. Three-dimensional cost-matrix optimization and maximum cospeciation. *Cladistics* 14: 167-172.
- RONQUIST, F. & S. NYLIN. 1990. Process and pattern in the evolution of species association. *Syst. Zool.* 39: 323-344.
- ROSEN, B. R. 1988. From fossils to earth history: applied historical biogeography. En *Analytical Biogeography: an integrated approach to the study of animal and plant distributions*. A. A. Myers & P. S. Giller eds. Chapman & Hall, London & New York. Pp. 437-481.
- ROSEN, B. R. & A. B. SMITH. 1988. Tectonics from fossils? Analysis of reef-coral and sea-urchin distributions from Late Cretaceous to Recent, using a new method. En *Gondwana and Tethys*. M. G. Audley-Charles & A. Hallam eds. Geol. Soc. Special Publ. n° 37 Oxford University Press, Oxford. Pp. 275-306.
- ROSEN, D. E. 1976. A vicariance model of caribbean biogeography. *Syst. Zool.* 24: 431-464.
- ROSEN, D. E. 1978. Vicariant patterns and historical explanation in biogeography. *Syst. Zool.* 27: 159-188.
- SCHUH, R. T. 2000. *Biological systematics: principles and applications*. Cornell University Press, Ithaca.
- ROSS, H. H. 1974. *Biological systematics*. Addison-Wesley Reading, Mass.
- SEBERG, O. 1986. A critique of the theory and methods of panbiogeography. *Syst. Zool.* 35: 369-380.
- SIMPSON, G. G. 1964. *Evolución y geografía*. EUDEBA, Buenos Aires, Argentina.
- SIMPSON, G. G. 1965. *The geography of evolution*. Chilton, Philadelphia and New York.
- SMITH, A. B. 1992. Echinoid distribution in the Cenomanian: an analytical study in biogeography. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 92: 263-276.
- STHELI, F. G. & S. D. WEBB (eds.) 1985. *The Great American Biotic Interchange*. Plenum Press, New York, London.
- SWENSON, U. & K. BREMER. 1998. Pacific biogeography of the Asteraceae genus *Abrotanella* (Senecioneae, Blemnospermatinae). *Syst. Bot.* 22: 493-508.
- SWOFFORD, D. L. 1999. *PAUP\*: Phylogenetic analysis using parsimony. Version 4.0 beta 2*. Sinauer Associates Inc., Sunderland, Mass.
- SWOFFORD, D. L. & G. J. OLSEN. 1990. Phylogeny reconstruction. En *Molecular Systematics*. D. M. Hillis & C. Moritz eds. Sinauer Associates Inc., Sunderland, Mass. Pp. 411-501.
- TAKHTAJAN, D. H. 1986. *Floristic regions of the world*. University California Press, Berkeley.

- UDVARDY, M. D. F. 1969. *Dynamic zoogeography with special reference to land animals*. Van Nostrand Reinhold, New York.
- ULFSTRAND, S. 1992. Biodiversity – How to reduce its decline. *OIKOS* 63:3-5.
- WALKER, D. E. & J. C. AVISE. 1998. Principles of phylogeography as illustrated by freshwater and terrestrial turtles in the southeastern United States. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 29: 23-58.
- WALLACE, A. R. 1876. *The geographical distribution of animals*. Hafner, New York.
- WALLACE, A. R. 1892. *Island life*. Macmillan, London.
- WEGENER, A. 1915. *Die entstehung der kontinente und ozeane*. Vieweg & Sohn, Braunschweig.
- WESTON, P. H. & M. D. CRISP. 1996. Trans-Pacific biogeographic patterns in the Proteaceae. En *The origin and evolution of Pacific Islands biotas, New Guinea to Polinesia: patterns and processes*. A. Keast & S. E. Miller eds. Academic Publishing, Amsterdam. Pp. 215-232.
- WILEY, E. O. 1980. Phylogenetic systematics and vicariance biogeography. *Syst. Bot.* 5: 194-220.
- WILEY, E. O. 1981. *Phylogenetics: the theory and practice of phylogenetic systematics*. Wiley-Intersci, New York.
- WILEY, E. O. 1987. Methods in vicariance biogeography. En *Systematics and evolution: a matter of diversity*. P. Hovenkamp ed. Institute of Systematic Botany, Utrecht University, Utrecht. Pp. 283-306.
- WILEY, E. O. 1988. Vicariance biogeography. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 19: 513-542.
- WILLIAMS, W. T. & M. B. DALE. 1965. Fundamental problems in numerical taxonomy. *Adv. Bot. Res.* 2: 35-68.
- WILSON, R. J. 1983. *Introducción a la teoría de grafos*. Alianza Editorial, Madrid, España.
- ZANDEE, M. & M. C. ROOS. 1987. Component-compatibility in historical biogeography. *Cladistics* 3: 305-332.
- ZINK, R. M. 1996. Comparative phylogeography in North American birds. *Evolution* 50: 308-317.
- ZUNINO, M. & A. ZULLINI. 1995. *Biogeografía: la dimensione spaziale dell'evoluzione*. Casa Editrice Ambrosiana, Milano, Italia.