

UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO

INSTITUTO DE BIOLOGÍA

Directora
Tila María Pérez Ortiz

Secretario Académico
Fernando A. Cervantes Reza

Secretaria Técnica
Magda Carvajal Moreno

La correspondencia referente a la adquisición
de esta publicación debe dirigirse a la
Secretaría Técnica del Instituto de Biología, UNAM.
Correo electrónico: sectec@ibiologia.unam.mx

Los manuscritos que se sometan para publicación deben dirigirse a la
Secretaría Académica del Instituto de Biología, UNAM.
Apartado Postal 70-233, 04510 México, D. F. México.

CUADERNOS DEL INSTITUTO DE BIOLOGÍA 37

HOMOLOGÍA BIOGEOGRÁFICA
Las coordenadas espaciales de la vida

INTRODUCCIÓN

La biogeografía es la disciplina que estudia la distribución de los seres vivos en espacio y tiempo (Vargas, 1992a; Espinosa Organista y Llorente Bousquets, 1993; Morrone *et al.*, 1996; Espinosa Organista *et al.*, 2002). El botánico italo-americano Léon Croizat (1964) propuso que espacio, tiempo y forma son las tres dimensiones inseparables de la diversidad biológica (Fig. 1), siendo la biogeografía la disciplina que pone un énfasis mayor en el espacio y el tiempo. Además de reconocer los patrones de distribución de animales, plantas y otros organismos, la biogeografía propone hipótesis acerca de los procesos que causaron dichos patrones, e identifica regiones, provincias y otras unidades biogeográficas menores, para proporcionar un sistema de regionalización biótica del planeta (Reynoso, 1994; Zunino y Zullini, 1995). Asimismo, con base en estos patrones de distribución, cuantifica y predice las consecuencias de cambios planetarios globales (Peterson *et al.*, 2002; Navarro *et al.*, 2003), así como selecciona áreas para la conservación, uno de los tópicos más importantes de las últimas décadas (Morrone y Espinosa Organista, 1998).

Para Nelson (1985), la biogeografía es una disciplina extraña, pues pese a la existencia de libros, simposios y cursos sobre la misma, raramente hay "biogeógrafos". En cierto sentido, esto se debería a que la biogeografía ocupa un área intermedia entre la geografía, la geología y la biología, siendo practicada por sistemáticos, ecólogos, paleontólogos y geógrafos, entre otros. Quizás es por ello que resulta tan heterogénea en sus principios y métodos, careciendo de la unidad conceptual que poseen otras disciplinas.

¿Dónde ubicamos a la biogeografía en el contexto de la biología? Mayr (1961, 1982) distinguió dos grandes campos dentro de la biología:

1. Biología funcional: Abarca las disciplinas que cuestionan el "cómo", al estudiar las causas "próximas" que gobiernan las respuestas de los seres vivos y de sus partes al ambiente, como la ecología, la biología celular, la fisiología, la morfología funcional y la bioquímica.
2. Biología evolutiva: Abarca las disciplinas que cuestionan el "por qué", al estudiar las causas "finales" que gobiernan los cambios en los programas genéticos de los seres vivos a través del tiempo, como la biogeografía, la sistemática, la genética y la paleontología.

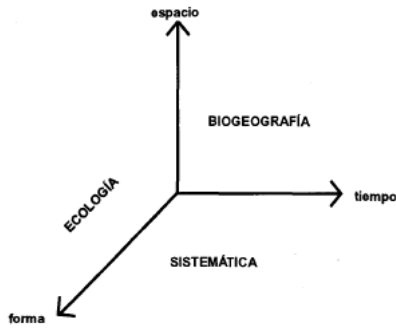


Fig. 1. Dimensiones de la diversidad biológica, con tres disciplinas dispuestas de acuerdo con la importancia de las mismas.

Nelson y Platnick (1981) consideraron que esta clasificación dejaba fuera un área importante, la biología estructural descriptiva, y propusieron una clasificación alternativa:

1. **Biología general:** Relacionada con la uniformidad de la vida. Comprende las disciplinas que trabajan usualmente con una especie concreta, la cual es utilizada para descubrir propiedades que luego pueden generalizarse al resto de los seres vivos, como la genética, la citología, la ecología de poblaciones y la fisiología.

2. **Biología comparada:** Relacionada con la diversidad de la vida. Comprende las disciplinas que trabajan comparando especies diferentes, para intentar comprender los datos acumulados por la biología general, como la sistemática, la biogeografía, la embriología comparada y la paleontología.

Si bien la tendencia más reciente es a tratar a la biogeografía como parte de la biología comparada, personalmente prefiero su inclusión dentro de la biogeografía evolutiva, ya que ello enfatiza la necesidad de desarrollar una conexión más coherente entre esta disciplina y la teoría evolutiva. (Por otra parte, no veo demasiado conflicto entre los términos "biología evolutiva" y "biología comparada", pues como ha afirmado Mayr [1982: 70]: "en biología evolutiva, casi todos los fenómenos son explicados a través de inferencias basadas en estudios comparativos".)

En la actualidad, la biogeografía atraviesa por un periodo extraordinario de renovación teórica y metodológica (Morrone y Crisci, 1995; Andersson, 1996; Vuilleumier, 1999). Crisci (2001) ha señalado la existencia de fuerzas externas e internas que caracterizan esta "revolución". Entre las fuerzas externas se encuentran al paradigma de la tectónica de placas en las ciencias de la Tierra, la cladística como el lenguaje básico de la biología comparada y la percepción que tienen los biólogos de la biogeografía. Entre las fuerzas internas están la proliferación de métodos y el debate filosófico.

Historia/ ecología

Durante la historia de la biogeografía se han desarrollado varios enfoques diferentes, como la biogeografía regional (De Candolle, 1820; Sclater, 1858), la biogeografía de los centros de origen o dispersalismo (Darwin, 1859; Wallace, 1876; Matthew, 1915; Mayr, 1946; Axelrod, 1963; Simpson, 1965), la biogeografía filogenética (Hennig, 1950; Brundin, 1966), la paleobiogeografía (Simpson, 1953), la panbiogeografía (Croizat, 1958, 1964; Craw *et al.*, 1999), la cenogénesis (Reig, 1962), la biogeografía del equilibrio insular (MacArthur y Wilson, 1967; Carlquist, 1974), la biogeografía de los refugios cuaternarios (Haffer, 1969), la biogeografía dinámica (Údvardy, 1969; Hengeveld, 1990), la ecología geográfica (MacArthur, 1972), la areografía (Rapoport, 1975), la biogeografía cladística o de la vicarianza (Platnick y Nelson, 1978; Nelson y Platnick, 1981; Humphries y Parenti, 1999), la biogeografía cuantitativa (Crovello, 1981), la biogeografía evolutiva (Blondel, 1986), el análisis de parsimonia de endemismos (Rosen, 1988), la biogeografía balanceada (Haydon *et al.*, 1994), la macroecología (Brown, 1995), la biogeografía aplicada (Spellerberg y Sawyer, 1999) y la filogeografía (Avice, 2000).

Estos enfoques pueden clasificarse en dos grandes campos: la biogeografía ecológica y la biogeografía histórica. La biogeografía ecológica generalmente analiza patrones de distribución individual o poblacional, a escalas espaciales y temporales pequeñas. La biogeografía histórica básicamente analiza patrones de distribución de especies y taxones supraespecíficos, a escalas espaciales y temporales mayores (Morrone *et al.*, 1996; Espinosa Organista *et al.*, 2002; Vargas, 2002). Myers y Giller (1988) han juzgado que esta distinción es artificial, pues implica "dividir" un continuo, donde los extremos son fácilmente identificables como "ecológico" o "histórico", pero en la parte media resulta difícil justificar tal distinción, como ocurre con la biogeografía de los refugios cuaternarios o la filogeografía. Otros (Morrone y Crisci, 1995; Crisci, 2001; Vargas, 2002) aceptan la división como meramente convencional. Rousseau (1992) toma un enfoque diferente, al considerar una división principal entre

biogeografía descriptiva y biogeografía causal, y subordinar la biogeografía ecológica e histórica a esta última.

La dicotomía historia/ecología es semejante a otras dicotomías que oponen factores internos y externos, planteadas en la historia de la biología e incluso fuera del ámbito biológico (Cuadro 1). De acuerdo con Oyama (2000), a pesar de que a menudo se critica el mantenimiento de estas dicotomías, la inercia intelectual y la sociología de la vida académica ayudan a perpetuarlas. En el caso de la biogeografía, varios autores han criticado la falta de integración entre la biogeografía histórica y la ecológica, llegando incluso a sostener que sería deseable integrarlas en un programa de investigación unificado (Gray, 1989; Smith, 1989; Henderson, 1991; Vargas, 1992a; Morrone, 1993a; Zunino y Zullini, 1995; Holloway, 2003).

Cuadro 1. Dicotomías en las cuales se oponen factores internos y externos (modificado de Oyama, 2000).

Disciplinas	Factores internos	Factores externos
epistemología	conocimiento innato	conocimiento adquirido
historia	internalismo	externalismo
antropología	biología	cultura
psicología	herencia	ambiente
evolución	constreñimientos filogenéticos	selección natural
biogeografía	historia	ecología

Pero, ¿cómo podríamos comenzar a construir un programa de investigación biogeográfica único? Una posibilidad sería limitar los ámbitos a partir de las escalas: las explicaciones ecológicas se emplearían a escalas espaciotemporales pequeñas, mientras que las históricas se emplearían a escalas espacio-temporales mayores. Gray (1989), sin embargo, observó que algunos factores "ecológicos" podrían tener efectos geográficos amplios, mientras que algunos factores "históricos" podrían ser responsables de patrones de distribución locales. Además, la ecología y la historia no constituyen categorías independientes: los cambios históricos están mediados ecológicamente y los cambios ecológicos son contingentes históricamente. Por ello, Gray (1989) sugirió que debería surgir una nueva visión, en que los distintos factores ecológicos e históricos se integren en una red de procesos que interactúan entre sí.

Recientemente, Haydon *et al.* (1994) conceptualizaron a la biogeografía a partir de una estructura triangular, donde existen relaciones complementarias entre la ecología, la historia y el azar (Fig. 2). De acuerdo con estos autores, los patrones biogeográficos resultan de la interacción entre procesos ecológicos,

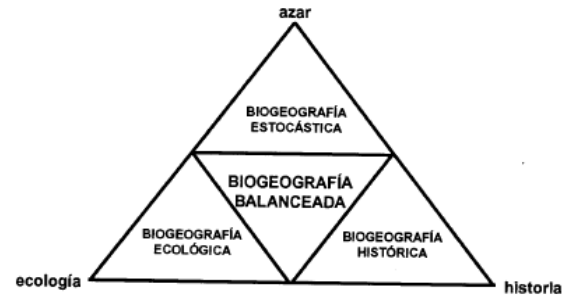


Fig. 2. Conceptualización de la biogeografía balanceada, a partir de las relaciones complementarias entre ecología, historia y azar.

históricos y estocásticos. La biogeografía balanceada de Haydon *et al.* (1994) se situaría, entonces, en el interior de este triángulo. Esta perspectiva parece un buen punto de partida para una futura síntesis.

Análisis espacial

El análisis espacial es el estudio general de los fenómenos que se manifiestan en el espacio. Incluye tres aspectos que son inherentes a la biogeografía: patrones, procesos y predicción-retrodicción (Crisci, 2001).

Los patrones biogeográficos se refieren al arreglo o distribución de los taxones en el espacio geográfico. El estudio de ciertos patrones específicos usualmente constituye el ámbito de un enfoque biogeográfico particular, como los patrones de riqueza de especies (ecología geográfica y biogeografía de islas), los patrones de distribución de formas de vida (biogeografía ecológica), los patrones corológicos (areografía) y los patrones de homología biogeográfica (biogeografía histórica), entre otros (Espinosa *et al.*, 2002).

Los procesos biogeográficos son aquellos que modifican la distribución geográfica de los seres vivos. Desde una perspectiva histórica, los procesos fundamentales son la dispersión, la vicarianza y la extinción (Nelson y Platnick, 1981; Pielou, 1992). La dispersión es la expansión del área de distribución de un taxón a partir de su centro de origen, atravesando barreras y llegando a