

INTRODUCCIÓN A LA BIOGEOGRAFÍA EN LATINOAMÉRICA: TEORÍAS, CONCEPTOS, MÉTODOS Y APLICACIONES

Editores:

Jorge Llorente Bousquets
Juan J. Morrone



UN M
POSGRADO

INTRODUCCIÓN A LA BIOGEOGRAFÍA EN LATINOAMÉRICA:

TEORÍAS, CONCEPTOS, MÉTODOS Y APLICACIONES

Editores:

Jorge Llorente Bousquets

Juan J. Morrone

Facultad de Ciencias, UNAM

México, D.F., 2001



UNAM
POSGRADO

*Diseño de portada e interiores: Adrián D. Fortino O.
Formación: Juan J. Morrone*

*Primera edición, 2001
Las Prensas de Ciencias, Facultad de Ciencias, UNAM*

**INTRODUCCIÓN A LA BIOGEOGRAFÍA EN LATINOAMÉRICA:
TEORÍAS, CONCEPTOS, MÉTODOS Y APLICACIONES**

*Editores:
Jorge Llorente Bousquets
Juan J. Morrone
ISBN-968-36-9463-2*

*Impreso y hecho en México.
Queda prohibida la reproducción parcial o total de esta obra
por cualesquiera medios, sin el permiso escrito de los titulares de los derechos.*

*A la memoria de Léon Croizat,
precursor de la biogeografía en Latinoamérica,
por atreverse a mirar más allá de su espacio y tiempo.*

PREFACIO

¿Acaso el mundo natural no exhibe numerosos ejemplos de regularidad y simplicidad...? Tan profundamente arraigada está nuestra tendencia a contemplar el orden como una marca de una mente ordenante, que reaccionamos instintivamente con admiración cada vez que percibimos regularidad en el mundo natural... Pero ¿de dónde podemos haber obtenido este orden?... ¿Había visto alguna vez dos cosas que fuesen absolutamente semejantes...? Debemos haber visto o experimentado la igualdad matemática antes que nuestra alma entrase en nuestro cuerpo, y es esta memoria la que nos facilita el patrón según el cual juzgamos si las cosas de este mundo son más o menos semejantes... Buscar lo ordenado es probar agrupaciones alternativas..., nuestro sentido del orden nos sirve para descubrir y ordenar las regularidades predominantes en nuestro entorno...

E. H. Gombrich, 2000, El sentido del orden.

¿Cómo ir más allá del discurso que predica la necesidad de tratar paralelamente el tiempo y el espacio...? ¿Cómo separar el enunciado gratuito de un tiempo unido al espacio, mediante la relativización de uno y de otro? ¿Cómo traducir en categorías analíticas esa mezcla, que hace que el espacio sea también el tiempo y viceversa?... tiempo, espacio y mundo son realidades históricas, que deben ser mutuamente convertibles, si nuestra preocupación epistemológica es totalizadora.

Milton Santos, 2000, La naturaleza del espacio.

Los estudios en biodiversidad han tomado importancia y fuerza en los últimos cinco lustros, desde que se acuñó el neologismo a partir del término diversidad biológica y que con tanto éxito difundió el naturalista Edward O. Wilson. Se ha dedicado mucha atención al estudio espacial o geográfico de los organismos, sus partes, asociados y las floras y faunas, todos ellos constituyentes de la biodiversidad. El estudio de la distribución de los seres vivos y sus cambios a través del tiempo y a distintas escalas ha promovido la creación y el desarrollo de teorías, conceptos, métodos y aplicaciones en biogeografía, particularmente en Latinoamérica.

La distribución de entidades ecológicas o taxonómicas en el espacio geográfico es fundamental, porque en ella se sintetizan las más variadas expresiones evolutivas, ya sean vistas en linajes de genes, poblaciones, especies, grupos naturales supraespecíficos, e incluso biotas cuyos elementos han pasado por las mismas vicisitudes históricas. En los arreglos o patrones bióticos podemos reconocer el efecto de las más variadas fuerzas actuales o históricas que han influido en los seres vivos y los han moldeado.

La erosión de la biota es una preocupación mundial y en términos prácticos la elección de qué conservar se está haciendo por circunscripciones del espacio geográfico, donde se considera que bajo la interacción de los elementos bióticos *in situ* se garantiza su permanencia. Así, una de las ciencias torales para tomar decisiones al respecto es la que estudia los patrones de distribución de la fauna y la flora, la biogeografía.

Entonces, biodiversidad, bioconservación y biogeografía constituyen una tríada íntimamente

unida, cuya relevancia impregna los intereses académicos o culturales y sociales en distintas dimensiones éticas, económicas y políticas. En esta tríada, la búsqueda, reconocimiento, análisis y comparación de patrones biogeográficos es uno de los aspectos nucleares, por ello la trascendencia del estudio de la biogeografía en nuestra época.

La investigación de las causas de los diferentes patrones de distribución geográfica es un tema que no se halla exento de controversias, ya que la diversidad de explicaciones se debe a la gran cantidad de disciplinas que han tratado de señalar causas de la distribución de las especies, taxones superiores y biotas. Sin embargo, algunos autores creen que esta imprecisión se debería, en buena parte, a que la biogeografía es una ciencia de síntesis, que llena un nicho que hace frontera con diferentes disciplinas, como la sistemática, la ecología, la paleontología y la geología.

Los patrones biogeográficos se manifiestan en varias formas. Se pueden observar diferencias en la riqueza de especies entre un lugar y otro. La adaptación de los organismos al ambiente también muestra patrones geográficos, por lo que se han reconocido razas geográficas y se han propuesto reglas ecogeográficas que predicen variaciones en el tamaño del cuerpo y apéndices, y en patrones de coloración entre individuos de diferentes poblaciones de la misma especie, de acuerdo con la variación del clima. Las especies, géneros y familias no tienen una distribución aleatoria, ya que en su mayoría están confinados en un arreglo determinado a una área particular. El área de distribución de una especie puede caracterizarse según su forma, ubicación geográfica, continuidad,

tendencias de deformación y el reconocimiento de sus barreras distribucionales. Más aún, si comparamos las distribuciones de varias especies o taxones superiores, es posible que encontremos coincidencias distribucionales, en el tamaño y la forma de las distribuciones y en sus disyunciones o discontinuidades, que en ciertos casos han sido interpretadas como indicadoras de homologías geográficas. Finalmente, es posible determinar relaciones genealógicas entre áreas de endemismo, que indican la secuencia histórica de su fragmentación. No obstante, aún falta una síntesis, ya que por lo general cada patrón es analizado independientemente, con una metodología diferente, aunque esto bien podría explicarse por la gran variedad de preguntas que nos hacemos respecto a la distribución de las más diversas entidades bióticas.

Esta obra pretende proveer una introducción a la biogeografía, a través de diversas contribuciones relacionadas con teorías biogeográficas, conceptos clave para la disciplina, métodos modernos y aplicaciones a estudios de caso. Nuestra pretensión es que en su conjunto, los distintos capítulos permitan captar la diversidad de enfoques y problemáticas involucradas en el amplio campo de la biogeografía. La mayor parte de los autores de los capítulos son latinoamericanos, lo que refleja el interés que tiene la biogeografía en esta parte del mundo. Además de la impresionante riqueza cultural que existe en Latinoamérica, se registra una enorme riqueza natural, pues es la región geográfica con mayor número de especies de los más variados taxones. Su conservación a través de un uso sustentable será primordial para las poblaciones humanas de esta área.

Con este primer volumen iniciamos una muestra de lo que pretendemos al futuro: promover discusiones y síntesis en teoría biogeográfica y sus aplicaciones, integrar en una obra los diferentes enfoques y corrientes, ejemplificarlos, y establecer sus orígenes, líneas de desarrollo conceptual e historia.

El público al que va dirigida la obra es muy variado, a pesar de que muchos artículos están redactados con el lenguaje técnico correspondiente, pero sin duda lo común del público será su interés en conocer algo de las fronteras académicas en el estudio de la biogeografía, que estudiantes, conservacionistas, académicos de distintas especialidades y tomadores de decisiones cultivados requieren tener a mano.

La temática de este volumen comienza con un tratamiento introductorio de la historia del pensamiento biogeográfico, y una síntesis de la

tectónica de América Central y del Sur desde el jurásico. Un resumen de los métodos areográficos, el estudio del endemismo para la regionalización biogeográfica y un esquema de la biogeografía cuantitativa, continúan la obra. La biogeografía ecológica está representada por dos capítulos, uno sobre un enfoque reciente, denominado macroecología, y otro con una visión panorámica de la teoría del equilibrio insular, además de un estudio híbrido de ecología y cladística para verificar hipótesis biogeográficas. Las teorías de refugios pleistocénicos, la biogeografía de las islas Galápagos, la panbiogeografía, la génesis de la teoría de Wegener, la biogeografía cladística con métodos aplicados y el análisis de simplicidad de endemismos también tienen cabida en el presente tomo, en el que contribuyen 43 autores, varios de ellos con reconocimiento mundial como creadores de teorías, métodos y conceptos.

Agradecemos a Alfredo Bosi, director del Instituto de Estudios Avanzados de la Universidad de São Paulo, por darnos su autorización para traducir los artículos de P. E. Vanzolini y J. Haffer, aquí reproducidos. Reconocemos el apoyo económico brindado por la Dirección General de Estudios de Posgrado de la Universidad Nacional Autónoma de México (UNAM), a través de su directora Rosaura Ruiz Gutiérrez; de la Facultad de Ciencias de la UNAM, a través de su director Fernando Magaña; del Instituto de Ecología de la UNAM y su director Héctor Arita; de la Universidad Autónoma del Estado de Hidalgo, por conducto de su rector Juan Manuel Camacho Bertrán y de Oscar Flores, director del Centro de Investigaciones Biológicas; del Ecosur, a través de Carmen Pozo, Benjamín Morales, Mario González y Sofía Carballo, todos ellos directivos de esa institución; y de la Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad (Conabio). También querríamos expresar un agradecimiento especial a Adrián Fortino, por su asesoramiento en el diseño gráfico de los interiores y por el diseño de la portada. Jorge Llorente agradece al Instituto de Ciencias Naturales, Santafé de Bogotá (Colombia), por el apoyo en su estancia académica durante el año 2000.

Jorge Llorente Bousquets y Juan J. Morrone

AUTORES

- Aguilar, Claudia
Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad (Conabio) • Av. Liga Periférico-Insurgentes Sur 4903 • Parques del Pedregal, Tlalpan • 14010 México D.F. • México
- Aguilar-Aguilar, Rogelio
Departamento de Zoología, Instituto de Biología, UNAM • Apdo. postal 70-153 • 04510 México D.F. • México
- Alcántara Ayala, Othón
Herbario, Departamento de Biología Evolutiva, Facultad de Ciencias, UNAM • Apdo. Postal 70-399 • 04510 México D.F. • México
- Almeida Leñero, Lucía
Laboratorio de Biogeografía, Departamento de Ecología y Recursos, Facultad de Ciencias, UNAM • 04510 México D.F. • México
- Amorim, Dalton de Souza
Departamento de Biología, FFCLRP, Universidad de São Paulo • Av. Bandeirantes 3900 • 14.040.901 Ribeirão Preto SP • Brasil
- Arita, Héctor T.
Instituto de Ecología, UNAM • Apdo. postal 70-275 • 04510 México, D.F. • México
- Bueno Hernández, Alfredo
Facultad de Estudios Superiores Zaragoza, UNAM • Av. Guelatao 66 • Col. Ejército de Oriente • 09230 México D. F. • México
- Contreras Medina, Raúl
Herbario, Departamento de Biología Evolutiva, Facultad de Ciencias, UNAM • Apdo. Postal 70-399 • 04510 México D.F. • México
- Crother, Brian
Department of Biological Sciences, SLU 10736, Southeastern Louisiana University • Hammond, LA 70402 • E.U.A.
- Eliosa León, Héctor
Escuela de Biología, Benemérita Universidad Autónoma de Puebla, Edificio 76, Ciudad Universitaria • 72570 Puebla • México
- Escalante, Tania
Museo de Zoología "Alfonso L. Herrera", Departamento de Biología Evolutiva, Facultad de Ciencias, UNAM • Apdo. Postal 70-399 • 04510 México D.F. • México
- Espinosa, David
Herbario, Facultad de Estudios Superiores Zaragoza, UNAM • Av. Guelatao 66 • 09230 México D.F. • México
- Flores, Gustavo E.
Instituto Argentino de Investigaciones de las Zonas Áridas (IADIZA), CRICYT • C.C.507 • 5500 Mendoza • Argentina
Flores Villela, Oscar
Museo de Zoología "Alfonso L. Herrera", Departamento de Biología Evolutiva, Facultad de Ciencias, UNAM • Apdo. Postal 70-399 • 4510 México D.F. • México
Centro de Investigaciones Biológicas, Universidad Autónoma del Estado de Hidalgo • Carretera Pachuca-Tulancingo s/n • Pachuca • 42184, Hidalgo • México
- Franco Roselli, Pilar †
Instituto de Ciencias Naturales, Facultad de Ciencias, Universidad Nacional de Colombia • Apdo. 7495 • Santafé de Bogotá • Colombia
- Goyenechea, Irene
Centro de Investigaciones Biológicas, Universidad Autónoma del Estado de Hidalgo • Carretera Pachuca-Tulancingo s/n • Pachuca • 42184, Hidalgo • México
- Grehan, John
Department of Entomology, The Pennsylvania State University, 501 Ag. Sciences and Industries Building • University Park, PA 16802-3508 • E.U.A.
- Haffer, Jürgen
Section of Biology and Phylogeny of Tropical Birds, A. Koenig Zoological Research Institute and Zoological Museum • Adenauer-Allee 150 • D-53113 Bonn • Alemania
- Hooghiemstra, Henry
Hugo de Vries Laboratory, Department of Palynology and Paleo/Actuo-ecology, Netherlands Center for Geocological Research, ICG, University of Amsterdam • Kruislaan 318 • 1098 SM Amsterdam • Holanda
- Kohlmann, Bert
E.A.R.T.H. • Apdo. 4442-1000 • San José • Costa Rica
- Lanteri, Analía A.
Departamento Científico Entomología, Museo de La Plata • Paseo del Bosque • 1900 La Plata • Argentina

Llorente Bousquets, Jorge
 Museo de Zoología "Alfonso L. Herrera",
 Departamento de Biología Evolutiva, Facultad de
 Ciencias, UNAM • 04510 México D.F. • México • Correo
 electrónico: jlb@hp.fciencias.unam.mx

López Ramos, Eduardo
 INGEOMINAS • Diagonal 53 nro. 34 • 53, Bogotá •
 Colombia

Luna Vega, Isolda
 Herbario, Departamento de Biología Evolutiva,
 Facultad de Ciencias, UNAM • 04510 México D.F. •
 México

Meave, Jorge
 Laboratorio de Ecología, Departamento de Ecología
 y Recursos, Facultad de Ciencias, UNAM • 04510
 México D.F. • México
 Monjeau, J. Adrián
 Universidad Nacional de Mar del Plata • 7600 Mar
 del Plata • Argentina

Morrone, Juan J.
 Museo de Zoología "Alfonso L. Herrera",
 Departamento de Biología Evolutiva, Facultad de
 Ciencias, UNAM • 04510 México D.F. • México • Correo
 electrónico: jjm@hp.fciencias.unam.mx

Murguía, Miguel
 Asociación de Biólogos Amigos de la Computación,
 A.C. (ABACo, A.C.) • Av. San Jerónimo 507 • Col. San
 Jerónimo Lidice • 10200 México D.F. • México.

Papavero, Nelson
 Rua Clodomiro Amazonas 1120/71 • 04537 São
 Paulo, S. P. • Brasil

Pérez Malvárez, Carlos
 Museo de Zoología, Facultad de Estudios Superiores
 Zaragoza, UNAM • Av. Guelatao 66 • 09230 México
 D.F. • México

Posadas, Paula
 Departamento de Biogeografía Histórica, Museo
 Paleontológico "Egidio Feruglio" • Fontana 140 •
 9100 Trelew • Argentina

Pozo, Carmen
 Ecosur-Unidad Chetumal • Apdo. postal 424 •
 Carretera Chetumal- Bacalar km 2 • Zona Industrial
 Nro. 2 • 77049 Chetumal, Quintana Roo • México

Rangel Churio, J. Orlando
 Instituto de Ciencias Naturales, Facultad de Ciencias,
 Universidad Nacional de Colombia • Apdo. 7495 •
 Santafé de Bogotá • Colombia

Rapoport, Eduardo H.
 Universidad Nacional del Comahue • 8400 Bariloche
 • Argentina

Rodríguez, Pilar
 Instituto de Ecología, UNAM • Apdo. postal 70-275 •
 04510 México, D.F. • México

Roig Juñent, Sergio
 Instituto Argentino de Investigaciones de las Zonas
 Áridas (IADIZA), CRICYT • C.C.507 • 5500 Mendoza
 • Argentina

Rojas, Fidencio
 Asociación de Biólogos Amigos de la Computación,
 A.C. (ABACo, A.C.) • Av. San Jerónimo 507 • Col. San
 Jerónimo Lidice • 10200 México D.F. • México

Ruggiero, Adriana
 Laboratorio Ecotono, Departamento de Ecología,
 Centro Regional Universitario Bariloche, Universidad
 Nacional del Comahue • Quintral 1250 • 8400
 Bariloche • Argentina

Ruiz Gutiérrez, Rosaura
 Laboratorio de Evolución e Historia de la Biología,
 Departamento de Biología Evolutiva, Facultad de
 Ciencias, UNAM • 04510 México D.F. •
 México

Van der Hammen, Thomas
 Tropenbos-Colombia • Apdo. aéreo 036062 • Santafé
 de Bogotá • Colombia

Vanzolini, Paulo E.
 Museu de Zoologia, Universidade de São Paulo •
 Brasil
 Vizcaíno Cook, Mónica
 Laboratorio de Biogeografía, Departamento de
 Ecología y Recursos, Facultad de Ciencias, UNAM •
 04510 México D.F. • México

Warren, Brian
 Department of Biological Sciences, SLU 10736,
 Southeastern Louisiana University • Hammond, LA
 70402 • E.U.A.

CONTENIDO

| | |
|--|-----|
| SÍNTESIS HISTÓRICA DE LA BIOGEOGRAFÍA..... | 1 |
| J. Llorente, N. Papaverio y A. Bueno. | |
| EVOLUCIÓN TECTÓNICA DE AMÉRICA CENTRAL, DEL SUR Y EL CARIBE, DESDE EL JURÁSICO HASTA EL RECIENTE..... | 15 |
| E. López Ramos. | |
| AREOGRAFÍA..... | 23 |
| E. H. Rapoport y J. A. Monjeau. | |
| ENDEMISMO, ÁREA DE ENDEMISMO Y REGIONALIZACIÓN BIOGEOGRÁFICA..... | 31 |
| D. Espinosa, C. Aguilar y T. Escalante. | |
| BIOGEOGRAFÍA CUANTITATIVA..... | 39 |
| M. Murguía y F. Rojas. | |
| ELEMENTOS PARA UNA BIOGEOGRAFÍA DE LOS AMBIENTES DE ALTA MONTAÑA DE AMÉRICA LATINA, CON ESPECIAL REFERENCIA AL NORTE DE LOS ANDES..... | 49 |
| J. O. Rangel. | |
| ECOLOGÍA GEOGRÁFICA Y MACROECOLOGÍA..... | 63 |
| H. Arita y P. Rodríguez. | |
| INTERACCIONES ENTRE LA BIOGEOGRAFÍA ECOLÓGICA Y LA MACROECOLOGÍA: APORTES PARA COMPRENDER LOS PATRONES ESPACIALES EN LA DIVERSIDAD BIOLÓGICA..... | 81 |
| A. Ruggiero. | |
| LA TEORÍA DEL EQUILIBRIO INSULAR EN BIOGEOGRAFÍA Y BIOCONSERVACIÓN..... | 95 |
| C. Pozo y J. Llorente. | |
| UN MÉTODO ECOLÓGICO-CLADÍSTICO PARA VERIFICAR HIPÓTESIS BIOGEOGRÁFICAS..... | 107 |
| B. Kohlman. | |
| PALEOCLIMAS Y ESPECIACIÓN EN ANIMALES EN AMÉRICA DEL SUR TROPICAL..... | 111 |
| P. E. Vanzolini. | |
| CICLOS DE TIEMPO E INDICADORES DE TIEMPOS EN LA HISTORIA DE LA AMAZONIA..... | 119 |
| J. Haffer. | |
| DESARROLLO DEL BOSQUE HÚMEDO NEOTROPICAL EN EL NEÓGENO Y EN EL CUATERNARIO: LA HIPÓTESIS DE LOS REFUGIOS..... | 129 |
| H. Hooghiemstra y T. van der Hammen. | |
| EL POTENCIAL DE BOSQUES RIBEREÑOS EN SABANAS TROPICALES COMO MICRORREFUGIOS ECOLÓGICOS PARA PLANTAS DE SELVAS HÚMEDAS DURANTE PERIODOS ÁRIDOS DEL PLEISTOCENO..... | 137 |
| J. Meave. | |
| BIOGEOGRAFÍA DE LAS ISLAS GALÁPAGOS: PRINC.APORTES DE LOS ESTUDIOS FILOGENÉTICOS..... | 141 |
| A. A. Lanteri. | |
| ISLAS GALÁPAGOS: BIOGEOGRAFÍA, TECTÓNICA Y EVOLUCIÓN EN UN ARCHIPIÉLAGO OCEÁNICO..... | 153 |
| J. Grehan. | |

| | |
|--|-----|
| HACIA LA GÉNESIS DE LA TEORÍA DE LA DERIVA CONTINENTAL..... | 161 |
| C. Pérez y R. Ruiz. | |
| LA TEORÍA DE WEGENER ACERCA DEL DESPLAZAMIENTO HORIZONTAL DE LOS CONTINENTES..... | 171 |
| L. Almeida, C. Pérez y M. Vizcaíno. | |
| PANBIOGEOGRAFÍA Y LA BIOGEOGRAFÍA DE LA VIDA | 181 |
| J. Grehan. | |
| UNA VISIÓN PANBIOGEOGRÁFICA PRELIMINAR DE MÉXICO..... | 197 |
| R. Contreras-Medina y H. Eliosa. | |
| LA DISTRIBUCIÓN DE LOS MAMÍFEROS MARINOS EN MÉXICO: UN ENFOQUE PANBIOGEOGRÁFICO..... | 213 |
| R. Aguilar-Aguilar y R. Contreras-Medina | |
| ESTUDIOS PANBIOGEOGRÁFICOS EN COLOMBIA..... | 221 |
| P. Franco. | |
| INTRODUCCIÓN A LOS FUNDAMENTOS Y MÉTODOS DE LA BIOGEOGRAFÍA CLADÍSTICA..... | 225 |
| I. Goyenechea, O. Flores y J. J. Morrone. | |
| MÉTODOS EN BIOGEOGRAFÍA CLADÍSTICA: EL EJEMPLO DEL CARIBE..... | 233 |
| B. R. Warren y B. I. Crother. | |
| DOS AMAZONIAS..... | 245 |
| D. de S. Amorim. | |
| HISTORIA BIOGEOGRÁFICA DE LAS ÁREAS ÁRIDAS DE AMÉRICA DEL SUR AUSTRAL..... | 257 |
| S. Roig-Juñent y G. E. Flores. | |
| BIOGEOGRAFÍA CLADÍSTICA DE LA SUBREGIÓN SUBANTÁRTICA: UN ANÁLISIS BASADO EN TAXONES DE LA FAMILIA CURCULIONIDAE (INSECTA: COLEOPTERA) | 267 |
| P. Posadas y J. J. Morrone. | |
| ANÁLISIS DE SIMPLICIDAD DE ENDEMISMOS (PAE) PARA ESTABLECER UN MODELO DE VICARIANZA PRELIMINAR DEL BOSQUE MESÓFILO DE MONTAÑA MEXICANO..... | 273 |
| I. Luna y O. Alcántara. | |

SÍNTESIS HISTÓRICA DE LA BIOGEOGRAFÍA

Jorge Llorente Bousquets, Nelson Papavero y Alfredo Bueno Hernández

Sigue ahora el lugar, que, como dijimos hace poco, se constituye en las definiciones de las cosas que pueden ser definidas. El lugar, ciertamente, no es otra cosa que el ámbito en el cual se recluye una determinada cosa dentro de límites fijos. Conjuntamente con él —a saber el lugar— es comprendido siempre y enteramente el tiempo, ya que no es posible entender el lugar de una vez separado del tiempo, tanto como tampoco puede ser definido el tiempo sin implicar a la vez el lugar. Hay que situarlos, en efecto sobre aquellas cosas que existen simultáneamente y siempre, de una manera inseparable. Y sin ellos ninguna esencia de las que reciben el ser por la generación, podría en modo existir o ser conocida.

Peryphiseion- De divisione naturae (862-866), Juan de Escoto.

Las ideas y concepciones más antiguas sobre la distribución de la biota, el hombre, las plantas y los animales en la Tierra, se encuentran en diferentes mitos y leyendas de varias de las religiones más antiguas. Las del mundo judeo-cristiano están compendiadas en la *Torá* y en el *Libro del Génesis*; ahí puede encontrarse la idea primordial de que a partir de un lugar de la Tierra, por dispersión, los seres vivos cubrieron la superficie habitable. Tres veces reconocemos este concepto en el *Génesis*: 1. El mito del Edén al concluir la Creación, cuando al final de la primera semana Dios había colocado a todos en ese paraíso terrestre, 2. El mito del Diluvio Universal, donde se indica que a partir del Monte Ararat, los animales salvados en el Arca de Noé volvieron a poblar la superficie del planeta, y 3. El mito de Babel, a partir del cual se diversificaron razas y lenguas con base en una sola población (Papavero *et al.*, 1997, 2001).

La concepción del centro de origen de la biota y de los procesos dispersorios que ocurrieron para alcanzar la distribución actual, predominó casi dos milenios, hasta el surgimiento de la ciencia institucionalizada, entre los siglos XVII y XVIII. Sin embargo, durante este largo periodo, legos y estudiosos, religiosos y profanos, cuestionaron esa concepción, al reconocer diversas dificultades que se derivaban de considerar la concepción biogeográfica bíblica respecto a varios hechos y suposiciones.

Uno de los límites era el tiempo, pues los escasos 4,000 años que se pensaba tenía el mundo no bastaban para imaginar cómo a partir del Ararat se repoblaría la faz de la Tierra. Aun considerando más tiempo, no se vislumbraba el mecanismo para alcanzar islas distantes por numerosos animales y plantas sin medios para dispersarse. Las barreras se imponían a la libre dispersión (Hutchins, 1952). San Agustín propuso intervenciones divinas para salvar el concepto bíblico en su obra *La Ciudad de Dios*, además de postular al hombre como agente dispersor.

Dado que la *Biblia* misma era el canon para las explicaciones sobre los fenómenos de la naturaleza, no se entendía cómo era posible que hubiera otras tierras pobladas por seres distintos que no se mencionaban en las Sagradas Escrituras. Así, el descubrimiento de nuevos continentes con sus elementos autóctonos obligó a repensar la biogeografía de corte bíblico. La Tierra no estaba poblada homogéneamente, como pudiera pensarse a partir del *Génesis*, y las hipótesis agustinianas generaban escepticismo.

George (1969) compiló cartografía del siglo XVI que refleja diversas expresiones culturales, incluidos plantas y animales particulares de algunas regiones del globo terrestre. En otros Atlas puede advertirse el hallazgo de Vilma George (Portinaro y Knirsch, 1987; Nebenzahl, 1990; Goss, 1990).

Los primeros cronistas, soldados y religiosos que llegaron a las Indias Occidentales, tales como Hernández de Oviedo, d'Anghiera,

Sahagún, Francisco Hernández y muchos otros más, consignaron en sus escritos descripciones sobre la biota allende el Atlántico, muy distinta a la del mundo conocido. Con el tiempo, a partir de la biota brasileña y australiana, surgieron más preguntas, las cuales indujeron a su vez nuevas respuestas. Se postularon puentes intercontinentales, como la mítica Atlántida, situados tanto en el sur (Martínez, 1606) o vía el estrecho de Anián por el norte de América. Al final del siglo XVI, D'Acosta (1590) distinguió tres hipótesis (en Papavero *et al.*, 2001): (i) Que los indios vinieron a América por voluntad propia, navegando desde el Viejo Mundo. Esta hipótesis la desechó, pues ellos no poseían la aguja para navegar y no conocían el imán; se extendió sobre estos tópicos en los capítulos 17 y 18 del Libro I de su obra, probando que los antiguos no conocían el imán y que todos sus viajes eran cortos, por cabotaje y guiados solamente por las estrellas; (ii) que los indios fueron arrojados a las Indias por tormentas, contra su voluntad. D'Acosta examinó varios casos contados en los mitos de las tribus americanas y en la literatura de la Antigüedad, llegando a la conclusión de que "no faltan indicios de que se haya navegado la mar del Sur antes que viniesen españoles por ella. Así que podríamos pensar que se comenzó a habitar el Nuevo Orbe de hombres, a quienes la contrariedad del tiempo y la fuerza de Nortes echó allá" (Lib. I, cap. 19); (iii) A pesar de esa posibilidad, "ofrécese aquí una dificultad que me da mucho en que entender y es que ya que demos que hayan venido hombres por mar a tierras tan remotas, y que de ellos se han multiplicado las naciones que vemos, pero de bestias y alimañas que cría el Nuevo Orbe, muchas y grandes, no sé cómo nos demos maña a embarcallas y llevallas por mar a las Indias".

El jesuita D'Acosta consideró una conexión al continente americano por alguna parte al Viejo Mundo y rechazó la Atlántida como puente intercontinental. También inauguró el postulado que Buffon desarrolló un siglo y medio más tarde, esto es, reconoció el endemismo de las especies ligadas a América, como formas claramente distintas a las del mundo previamente conocido. Arguyó cambios accidentales con consecuencias en cambios de los animales del Viejo Mundo, hipótesis en apariencia transformista que Sir Walter Raleigh también propuso de manera independiente, como Papavero *et al.* (2000) citaron: "... el descubrimiento de una multitud cada vez mayor de seres vivos, que nada tenían en común con la fauna y la flora conocidas, volvía apremiante la necesidad de nuevas interpretaciones destinadas a alejar indiscretas conjeturas acerca de una pluralidad de la creación, como fueron dudas heréticas sobre la cronología bíblica y la precisión de determinados pasajes del libro sagrado.

Precisamente otro jesuita, Athanasius Kircher (1602-1680), ilustró vastamente, en 1675, las ideas bíblicas, pero se inspiró en D'Acosta (1590) y Raleigh (1614), entre otros, además de que sus figuras fueron

copiadas en gran parte de autores renacentistas (Papavero *et al.*, 1997, 2000), para su obra *Arca Noë*, v. gr. Aldrovandi (1599-1603), Jonstonus (1657) y Marcgrave (1648).

De Linneo a Buffon

En un ensayo célebre, Linneo (1744) publicó la primera gran teoría biogeográfica de los tiempos modernos, a partir de un discurso que ofreció en Upsala: “Discurso sobre el aumento de la Tierra habitable”. El naturalista sueco consideró tres conjuntos de datos (Papavero *et al.*, 1997): (1) la distribución altitudinal de las plantas de Ararat con la correspondiente distribución latitudinal que estudió Tournefort, (2) la interdependencia de los seres vivos y de éstos con el ambiente, según la Física-Teología de aquel entonces, y (3) el aparente aumento de las costas de Suecia, causado por el descenso del nivel del mar.

Linneo aceptaba que Dios había creado sólo una pareja o un único individuo hermafrodita de cada especie, siguiendo el razonamiento lineal de Mathew Hale, quien en su libro *The primitive origin of mankind*, publicado en 1677, argumentó que si la humanidad crece generación tras generación, basta con invertir el proceso y concluir que la primera generación inició con una sola pareja humana. Al llegar a este punto hay que recurrir a una razón de orden superior, es decir, a una creación divina. El mismo razonamiento valía para las especies animales, de modo que la conclusión era clara: el mundo se había repoblado a partir de las parejas salvadas por Noé.

En el opúsculo *Oratio de telluris habitabilis incremento*, que apareció en 1744, Linneo propuso: En las primeras edades del mundo, los continentes permanecían sumergidos bajo el mar, con la excepción de una sola isla en medio de este inmenso océano. Allí, todos los animales vivían con holgura y todas las plantas vivían abundantemente. (En Nelson y Platnick, 1981).

En su *Systema Naturae* (1735), Linneo lo aceptaba y en su *De telluris habitabilis incremento* (1744) lo expresaba así, de acuerdo con Papavero *et al.* (1997): ... si el primer hombre fue colocado en el Edén, y si ese hombre dio nombre a *todos los animales*, también dio nombre a *todos los insectos*, y todos los insectos debían, así como el resto de los animales, estar en el jardín del Edén. Como “todo vegetal nutre su propio insecto, y la mayor parte de los insectos se nutre solamente de ciertos vegetales”, todas las plantas también deberían haber sido colocadas por Dios en el Edén, para que los insectos pudiesen alimentarse. Linnaeus concluyó de todo esto que el Creador colocó todas las especies vivas al inicio, en un solo lugar de la Tierra —el Paraíso Terrestre o Edén— que posteriormente funcionaría como el centro de origen y dispersión de las biotas.

Continuando con su razonamiento, Linneo consideró el punto siguiente: si cada especie está, como se admite por la Física-Teología, tan maravillosamente adaptada a su lugar, si las interrelaciones entre las especies son tan equilibradas y constantes, ese maravilloso ecosistema no podría haber sido destruido por un Diluvio —“es creíble”, dijo Linneo, “que el creador, al momento de la Creación, habiendo llenado toda la Tierra de animales, ¿hubiera permitido que todos esos seres fuesen destruidos, luego después, en el Diluvio, conservándose en el Arca una sola pareja de cada especie?”. Era una violencia contra la misma obra de Dios. Linneo fusionó, de manera bastante elegante, los episodios del Paraíso Terrestre y del Diluvio Universal en uno solo del modo siguiente. Si como Hjärne, Celsius y el mismo Linneo creían, el mar estaba bajando de nivel gradualmente, era lícito pensar que al inicio hubiese ocupado el máximo espacio en la Tierra. Según Linneo, el mar debía cubrir al inicio de los tiempos toda la Tierra, dejando solamente una isla, con una alta montaña emergida, situada en el Ecuador. Esa isla era el Paraíso Terrestre, o Edén, donde Dios creara todas las especies vivas mientras el mar universal cubría todo el resto de la faz de la Tierra (y Linnaeus salvaba así parte del mito del Diluvio ...).

Inspirado ahora por los hallazgos de Tournefort en el Ararat, Linneo estableció que la montaña que había en el Edén era bastante alta, y

coronada por nieves eternas; en esa montaña había, como en el Ararat, una zonación climática altitudinal. Entonces, en cada zona climática Dios creó un ecosistema, totalmente funcional desde su origen, con todas las interrelaciones establecidas y criaturas adaptadas al clima. Dios, en su infinita sabiduría, respetaba las preferencias ecológicas de las especies. A partir del Edén, a medida que el mar universal se fue retirando, los vegetales se dispersaron, ocupando nuevas áreas dejadas por el agua. Cada cual se instalaba donde las condiciones ambientales le eran propicias, recomponiendo así de manera continua el ecosistema. En su discurso, Linneo ilustró abundantemente cómo los vegetales se pueden dispersar por sí mismos sus requerimientos, tanto a través de sus propios medios como a través de agentes externos, tales como el viento, la lluvia, los ríos, el mar, etc. Mostró que la producción de semillas es muy grande y que, aunque una cierta cantidad se pierde en el proceso de diseminación, aún queda una cantidad más que suficiente para, dadas las condiciones ambientales favorables, establecer la especie en otra área.

Así, a partir de un único centro de origen y dispersión, los vegetales pasaron a ocupar toda la faz de la Tierra, y continuarían ocupándola hasta que el mar desapareciese enteramente. Es claro que, según esa hipótesis linneana, áreas distintas de la Tierra, con la misma ecología, deberían poseer exactamente la misma flora.

El problema de ese esquema linneano es que no tomaba en consideración a los animales. Linneo se preocupó tanto en demostrar que las plantas podían ser dispersadas por varios medios, que se olvidó de probar su hipótesis utilizando a los animales. Los insectos y las aves, por ejemplo, se podían dispersar volando —llegarían a otras áreas fácilmente, escogerían un lugar con clima adecuado, y así sucesivamente. Pero ¿en el caso del oso polar? ¿Cómo haría para descender a la montaña del Edén, si estaba adaptado al hielo de la cumbre? ¿Cómo podría descender hasta la falda de la montaña y atravesar los desiertos calientes de la planicie abandonada por el mar? Y ¿cómo se dispersarían los animales de ríos y lagos? ¿Cómo podrían peces y moluscos, por ejemplo, llegar a otras áreas? Si todos los seres vivos dependen tan estrechamente unos de otros, ¿cómo defendían Linnaeus y los físico-teólogos la forma en que el ecosistema se podía recomponer en otras áreas, saliendo del centro de origen y dispersión del Edén? Linneo simplemente no trató el problema de la dispersión de los animales, ignorando su propio consejo al fin del discurso: *¡Estudiad, estudiad con gran cuidado!*

En cierto sentido, el modelo de Linneo representa una versión actualizada del mito del Génesis. Ya para el siglo XVIII, el número conocido de especies hacía inoperante un arca, aun de las dimensiones más colosales que pudieran imaginarse, capaz de albergarlas a todas. Además, esta versión linneana del paraíso, concordaba muy bien con la creencia tan difundida en ese entonces entre los filósofos naturales, de que la Tierra había estado cubierta por un océano primigenio. La idea de una Tierra cubierta por agua no aparece solo en el *Génesis*. Se halla también implícita en Aristóteles, quien aunque nunca elaboró un esquema específico sobre la distribución de tierras y mares, promovió la conocida teoría de los cuatro elementos. De ahí deriva el modelo del mundo de esferas concéntricas, con la esfera terrestre en el centro, rodeada sucesivamente por las esferas de los elementos más ligeros. Una irregularidad evidente de este modelo es que, en sentido estricto, no debería existir tierra emergida para ser habitada, pues las esferas serían concéntricas. Sin embargo, este escollo fue salvado con un argumento frecuentemente empleado por los escolásticos: la intervención directa de la Providencia Divina, que desplazaba la esfera terrestre del centro, y permitía así que hubiera tierra emergida (Randles, 1990). Puede verse en estas ideas un antecedente directo de la isla-montaña de Linneo.

Con la obra de Buffon, *Histoire Naturelle*, de una extensión extraordinaria, se inicia la biogeografía histórica propiamente. En los tomos IV, IX y XIV se discuten varios aspectos del origen de las faunas en el Continente Americano, la degeneración de los animales y la que más tarde Humboldt denominó ‘Ley de Buffon’, entre otros tópicos de interés biogeográfico.

Al referirse a los mamíferos del Viejo Mundo y compararlos con América destacó que cada área poseía sus propios animales, aun cuando tuvieran ecología semejante, refutando así la teoría de Linnaeus.

Reconocida esa regla por Humboldt, él mismo comparó las plantas de África y América y la comprobó. Al igual hicieron Latreille y Cuvier con insectos y reptiles, demostrando que en áreas geográficamente distintas y distantes, los animales son diferentes entre sí, aunque imperen las mismas condiciones ecológicas.

Para explicar la disimilitud, Buffon se apropió de la hipótesis de D'Acosta: Los mamíferos se originaron en Europa y, por un puente contiguo entre el Viejo y el Nuevo Mundo, pasaron a América. Al pasar al Nuevo Continente, los animales y las plantas degeneraban, según Buffon, quien hizo comparaciones para probar la inferioridad de los seres americanos (Gerbi, 1992) a causa de la mala calidad y peores condiciones de la tierra, cielo, calor, humedad y otros factores. Incluso llegó a invocar, sin denominarla, a la selección natural: las especies menos perfectas, más delicadas, las más pesadas, las menos activas, las menos armadas,... ya desaparecerán o desaparecieron.

Humboldt, Bonpland y los De Candolle

La contribución del barón de Humboldt (1805) y Aimé Bonpland radica en la cuantificación de factores que se distribuyen altitudinalmente. Su ejemplo más conocido es en el Chimborazo (Ecuador) de la región Andina, en correlación con las distribuciones altitudinales de las formaciones vegetales y ciertos taxones dominantes en la vegetación. Para estos autores la *geografía botánica* era la que asignaba a cada tribu sus límites y su clima. Así, establecieron una "ley de la distribución de las formas", la cual indica la proporción o porcentaje de especies registradas de una familia dada de plantas para una latitud determinada, que corresponde a un clima típico.

Augustin P. De Candolle (1820) dio un gran avance a la biogeografía respecto a sus predecesores. En el diccionario de ciencias naturales publicó un artículo corto pero muy sustancioso (*Geografía Botánica*), mismo que también apareció en forma de opúsculo (*Ensayo Elemental de Geografía Botánica*). Augustin atribuyó a Linnaeus el haber distinguido la procedencia de las plantas (patria) —donde las plantas crecen o habitan (habitaciones) —, aspecto diferente de la naturaleza particular de aquellas localidades en las cuales acostumbran desarrollarse (estaciones). Así, clasificó a la geografía botánica en: (1) la influencia que los elementos externos ejercen sobre los vegetales y las modificaciones que resultan para cada especie, de la necesidad que ellas tienen de cada substancia, o de los medios a través de los cuales pueden escapar a su acción; (2) las consecuencias que resultan de estos datos generales para el estudio de las estaciones; y (3) el examen de las habitaciones de las plantas y las consecuencias que de ello resultan en relación al conjunto de la ciencia. Insistió en que el término 'estación' se refiere esencialmente al clima, al terreno de un lugar dado, mientras que el de 'habitación' está más relacionado con las circunstancias geográficas y geológicas, destacando que la confusión de estas dos clases de ideas era una de las causas que más habían atrasado esta ciencia y le habían impedido adquirir exactitud.

Darwin citó un pasaje del trabajo de De Candolle (1820) que es muy conocido: Todas las plantas de una región, todas aquellas de un lugar dado, están en un estado de guerra unas relativamente con las otras. Todas están dotadas de medios de reproducción y de nutrición más o menos eficaces. Las primeras que se establecen al azar en una determinada localidad tienden, por la misma razón de que ocupan espacio, a excluir a las otras especies, las mayores desterrando a las menores, las más vivaces sustituyendo a aquellas de duración más corta, las más fecundas posesionándose del espacio que podrían ocupar aquellas que se multiplican más difícilmente. En esta lucha perpetua, ocurren dos fenómenos principales. I. Ciertas plantas, por su organización, necesitan de ciertas condiciones de existencia: una no puede vivir donde no encuentra una cierta cantidad de agua salada; otra, donde no tiene,

en tal época del año, una cantidad tal de agua o tal cantidad de luz solar, etc. Resulta de esa necesidad para ciertas circunstancias que ciertas plantas no se pueden desarrollar en ciertas localidades: primera causa de la distribución de los vegetales. 2. Las condiciones de existencia de cada especie no están rigurosamente fijas, pero admiten una cierta latitud entre los extremos. Para cada especie se podría determinar el punto que mejor conviene a su naturaleza, relativamente a la dosis de calor, de luz, de humedad, etc. que ella debe recibir para estar en el mayor grado de prosperidad posible. Una vez determinado este punto, no se tarda en reconocer que cada especie se puede apartar más o menos dentro de ciertos límites. Cuando la planta se aproxima a esos límites, queda más frágil, y no puede vivir sino en un número limitado de localidades y tampoco, por el mismo motivo, puede radicarse en lugares distantes ni ser cultivada fácilmente... (pp. 384-385 del *Origen de las Especies*).

Con base en estos factores, al igual que Humboldt, propuso una clasificación 'sociológica' de las plantas al reconocer las formaciones vegetales.

De Candolle puntualizó que todos, o casi todos los vegetales, por sí solos, tienden a ocupar un espacio determinado sobre la Tierra y destacó que la determinación de las leyes por las que opera esa circunscripción vegetal constituye el estudio de las habitaciones. Luego admitió que hay barreras naturales que impiden que la diseminación de una especie se extienda por toda la Tierra, a la vez que reconoció varios factores o medios de transporte que facilitan la dispersión, ya sea por el agua (hidrocoria), por la atmósfera (anemocoria), por medio de algunos animales (zoocoria) y por causa del mismo hombre (antropocoria).

Con base en el estudio de la distribución de las plantas, De Candolle admitió la 'Ley de Buffon', al indicar que: Los primeros viajeros siempre creían reencontrar en los países distantes las plantas de su patria y se complacían en darles los mismos nombres. Pero cuando las muestras eran llevadas hacia Europa, la ilusión se disipaba para la mayoría; cuando el examen de las muestras secas dejaba dudas aún, el cultivo de ellas en los jardines contribuía a eliminar las dudas, y hoy en día queda (salvo las plantas transportadas por la influencia del hombre) una cantidad muy pequeña de especies fanerógamas comunes a distintos continentes (p. 403).

Más adelante definió las *regiones botánicas*, de las cuales reconoció 20 en todo el globo terrestre. Posteriormente, él mismo y su hijo Alphonse, en varios trabajos incrementaron el número de regiones al agregar algunas islas y archipiélagos con sus formas endémicas características y singulares. Las regiones botánicas las definió como: ...espacios cualesquiera que, exceptuadas las especies introducidas, ofrecen un cierto número de especies que les son particulares y que se podrían llamar verdaderamente *aborígenes*. Las plantas de una región allí se distribuyen, según su naturaleza, en las localidades que les conviene y tienden, con mayor o menor energía, a sobrepasar sus límites y diseminarse en todo el mundo; pero ellas son impedidas en la mayoría por mares o por desiertos, o por cambios de temperatura, o sólo porque encuentran espacios ya ocupados por las plantas de otra región. Por lo tanto hay regiones perfectamente circunscritas y determinadas; hay otras que sólo se pueden apreciar por un cierto conjunto o una cierta masa de vegetales comunes.

Análogamente a lo que pasaba con la taxonomía, en que ciertas especies se caracterizaban por poseer uno o más caracteres 'esenciales' y otras solo por un arreglo único de caracteres, ninguno de ellos esencial, tal como Linneo descubriera los grupos políticos (*nomina legitima*: cf. Papavero y Abe, 1992), así las 'regiones botánicas' podían reconocerse 'esencialmente', por la posesión de una o más especies aborígenes o 'legítimamente', por contener un conjunto único de especies, ninguna de las cuales es 'aborígenes'. Tal parece ser el sentido de la última afirmación de De Candolle en la cita previa.

De Candolle introdujo otros conceptos y términos como el de endemismo y grupos esporádicos y los ilustró profusamente; su clasificación regional tiene un propósito heurístico, ya que permite diferenciar especies de dos regiones distintas. Los botánicos saben que en general las plantas de esas veinte regiones son diferentes unas de las otras,

de suerte que, cuando se halla en los escritos de los viajeros plantas de una de esas regiones que se dice fueron halladas en otra, se debe, antes de admitir esa proposición, estudiar las muestras provenientes de las dos regiones con particular cuidado en todo. Tan solo si se considera esta división del globo como una precaución contra la sinonimia y para la determinación de las especies, ella sería ya de alguna utilidad; pero sirve sobre todo para poder expresar, de una forma un poco más general, a una inmensa cantidad de datos relativos a las patrias de las plantas... Entre los fenómenos generales que presenta la habitación de las plantas hay una que me parece aún más inexplicable que todos los otros: es que existen ciertos géneros, ciertas familias, en las que todas las especies crecen en una sólo región (llamémosles, por analogía con el lenguaje médico, géneros endémicos) y otros cuyas especies están distribuidas en el mundo entero (llamémosles, por motivo análogo, géneros esporádicos) [p. 412 del *Dictionnaire*].

Al dimensionar temporalmente el estudio de las habitaciones, De Candolle proyectó la biogeografía histórica, aún sin tener una teoría de la evolución elaborada, al afirmar que: ... las estaciones únicamente se deben a las causas físicas que actúan ahora y que las habitaciones muy bien pueden haber sido determinadas en parte por causas geológicas que no existen más hoy en día ... A través de esa hipótesis, fácilmente se concebiría por qué ciertas plantas nunca se encuentran salvajes en lugares donde se dan perfectamente cuando se transportan hacia allí. Pero esta teoría participa, es preciso confesar, de la incerteza de todas las ideas relativas al antiguo estado de nuestro globo y al origen primitivo de los seres organizados. Así De Candolle promovió la idea que había varias áreas de creación.

Lyell: Entre Cuvier, Darwin y Wallace

Buffon, en sus *Épocas de la Naturaleza*, obra con la cual coronó su inmensa historia natural, dividió en etapas o épocas el desenvolvimiento de la Tierra, esto es, formuló el esbozo de un patrón organizado temporalmente en los distintos periodos de desarrollo bajo el que transcurrió el proceso de formación terrestre con su biota.

Cuvier, al admitir la fijeza de las especies y a la vez reconocer grandes procesos de extinción, propuso la teoría de grandes revoluciones del globo terrestre con creaciones sucesivas; las creaciones eran discontinuas y separadas por grandes cataclismos o catástrofes, la última de las cuales, afirmaba, podría atribuirse al Diluvio Universal. Puede apreciarse cuán difícil fue para la biología desprenderse de la influencia bíblica, lo cual ocurrió mucho antes para el caso de la física. Cuvier estableció un programa de investigación que fue seguido por varios naturalistas, quienes, con base en el estudio de otros grupos de seres vivos, elaboraron un reconocimiento detallado de las creaciones sucesivas de acuerdo con la evidencia estudiada. Por ejemplo Brongniart, al adoptar la aritmética botánica de Humboldt, estableció relaciones numéricas de plantas para cada periodo de creación; así también reconoció que en cada creación los seres eran más 'perfectos'. Con el tiempo el número de creaciones fue creciendo, y de las cuatro que había propuesto Cuvier, D'Orbigny concluía que eran 27, luego de estudiar moluscos.

Con el estudio de los fósiles y su distribución sobre la faz de la Tierra, surgió una controversia, pues mientras algunos defendían la inexistencia de provincias biogeográficas en las creaciones pasadas, otros hallaban que Dios siempre creaba las especies pasadas en las mismas regiones biogeográficas actualmente existentes; un tercer grupo pensaba que las regiones biogeográficas fueron creadas y repartidas gradualmente, de época en época. La versión geográfica de la zoología se debe a Zimmermann (1777). Al criticar la hipótesis linneana, señaló como más aceptable que Dios hubiese creado a cada animal en el área en la que vivía actualmente, a partir de muchos individuos y con todas las especies en perfecto equilibrio. La creación múltiple y simultánea de las biotas, cada cual en su debido lugar, era mucho más parsimoniosa como teoría y establecía la 'armonía de la naturaleza' desde los inicios.

Después de De Candolle, los zoólogos postularon regiones o centros de creación para los animales. Surgieron así los sistemas de clasificación de Schmarida (1853), Dana (1853) y Sclater (1858), entre los más importantes.

El gran sintetizador de la biogeografía, entre principios y mediados del siglo XIX, fue Charles Lyell. Este autor, en sus *Principios de Geología*, recapituló sobre los hallazgos y propuestas de Humboldt y De Candolle, aunque con su doctrina uniformitarista en la geología se dirigió a un programa dispersionista de la biogeografía.

Hacia mediados del siglo XIX, el modelo linneano de la isla-montaña resultaba claramente inconsistente con la investigación biogeográfica. Lyell lo refutó aduciendo como razones: (1) que nunca había existido un océano universal, según se desprendía de que en los estratos más antiguos conocidos había restos de plantas terrestres, y (2) que desde la primera aparición de una porción de tierra firme, habían ocurrido muchas sustituciones completas de plantas y animales. Mientras que la concepción común en tiempos de Linneo era la fijeza de las especies, ya para la época de Lyell el estudio del registro fósil había revelado claramente el fenómeno de la extinción.

El uniformitarismo sostiene que, dado que los procesos que han operado sobre la Tierra en el pasado son inobservables, solo a partir de sus efectos se puede reconstruir la historia del planeta. La única forma de llegar a comprender los procesos que ocurrieron en el pasado es comparando sus resultados con las características del paisaje terrestre que resultan de procesos que podemos observar actualmente. Una premisa básica del uniformitarismo es suponer que todos y cada uno de los sucesos ocurridos en el pasado se explican completamente por las mismas causas que vemos operar en el presente. Ello implica: (1) que no existieron causas en el pasado que hayan dejado de operar en la actualidad; (2) que no se espera que en el futuro empiecen a operar causas nuevas e inéditas; (3) que la intensidad con que han actuado las causas ha sido siempre la misma, nunca ha aumentado ni disminuido; y (4) que el mundo ha existido por un tiempo mucho más dilatado que el que estimaban las cronologías elaboradas con base en los relatos bíblicos. Sin embargo, el uniformitarismo tiene diferentes significados que conviene distinguir. Según Rudwick (1972), el uniformitarismo de Lyell puede entenderse en cuatro sentidos: (1) *Uniformidad de leyes*: dado que las leyes de la naturaleza son constantes, es válido hacer inferencias inductivas hacia un pasado que es inobservable; (2) *Uniformidad de procesos*: los fenómenos del pasado pueden explicarse por los procesos que vemos actuar en el presente. Este supuesto es el que se conoce como actualismo; (3) *Gradualismo*: el ritmo de cambio es lento, constante y gradual. Los grandes cambios se explican por acumulación de cambios pequeños. Los cambios abruptos producidos por erupciones, inundaciones o terremotos, son excepcionales y su efecto es siempre local; su frecuencia no ha variado y además nunca ha habido cataclismos que afecten toda la Tierra; (4) *Uniformidad de estado o antiprogresionismo*: los cambios que ocurren en la Tierra no llevan ninguna dirección pre-determinada. El cambio es permanente pero no implica ninguna progresión. Este principio también se aplica al mundo orgánico.

Lyell, a pesar de elogiar a De Candolle, con sus principios uniformitaristas estableció un programa dispersionista que heredaría Darwin, y debe destacarse un razonamiento empleado por Lyell, que después fue argumentado reiteradamente por los biogeógrafos dispersionistas, incluyendo a Simpson en la década de los 50 en el siglo XX: un caso particular de dispersión parece un suceso fortuito, ocasional e improbable; sin embargo, cuando se considera un lapso de tiempo suficientemente extenso, la dispersión se convierte en un suceso prácticamente seguro. Lyell concebía la Tierra con un pasado inmenso.

En el capítulo V del volumen II de los *Principles of Geology*, Lyell inició su discusión sobre la distribución geográfica de los seres organizados. De inicio planteó una pregunta: ¿cuáles son las leyes que regulan la distribución geográfica de las especies? Solo conociéndola podrá contestarse un punto que considera esencial en el estudio de la naturaleza: si las especies son permanentes o bien tienen una existencia temporalmente limitada.

La discusión que elaboró sobre la distribución orgánica parte de reconer un hecho empírico al que consideró crucial, y cuyo descubrimiento atribuyó al naturalista francés Buffon: That different regions of the globe are inhabited by entirely distinct animals and plants (Vol. II: 66).

No obstante su uniformitarismo, Lyell, siguió a ambos, a Buffon y a De Candolle, pues sólo consideró a la dispersión para explicar los casos relativamente raros de especies cosmopolitas, que son la excepción a la Ley de Buffon. Lo que admira a Lyell no es tanto la gran capacidad de dispersión de los organismos, sino que a pesar de ellas, permanezca como patrón general la división de la Tierra en regiones con especies aborígenes, en vez de una mezcla homogénea de especies. La regla general de la distribución orgánica es la existencia de áreas con identidad biótica propia, con algunos casos excepcionales debidos a la dispersión. La función de la difusión y la migración de los organismos no es la de expandir su área de distribución ni producir mezclas entre habitantes de diferentes regiones, sino más bien reestablecer a las poblaciones que se han extinguido como causa de los cambios perennes que ocurren en la superficie terrestre.

Lyell intentó extender sus principios gradualista y antiprogresionista al mundo orgánico. Las especies surgían y se extinguían de modo paulatino a lo largo del tiempo. Por lo tanto, afirmaba, no había periodos masivos de generación ni de extinción, refutando así a Lamarck y a Cuvier. Tampoco aceptaba que la generación de especies siguiera una progresión, como una tendencia hacia una mayor perfección (Papavero *et al.*, 2000).

Lyell se interesó en el estudio de la distribución orgánica como un medio que podría dar luz acerca de las leyes que gobiernan la dinámica del mundo orgánico, principalmente la adaptación y la extinción de las especies. El estudio de cómo se reparten espacialmente los seres animados le pareció importante en tanto que podía ayudar a resolver las preguntas que para él eran las fundamentales: ¿las especies son entidades de duración ilimitada o están sujetas a la extinción?, ¿se originan de manera simultánea o sucesiva? El interés por resolver esas preguntas deriva de su tesis fundamental, según la cual existe un ciclo perpetuo producido por cambios graduales e incesantes, tanto en el mundo físico como en el mundo orgánico. Sin embargo, las respuestas no las obtiene de la indagación biogeográfica. Su modelo sobre el reino animado está ya preconcebido como una extensión de su sistema uniformitarista del mundo físico. Así como los continentes se levantan y desgastan hasta desaparecer en ciclos sin fin, las especies se crean para terminar extinguiéndose. Es la adaptación de los organismos a sus estaciones lo que determina tanto su origen como su extinción. Así, la biogeografía de Lyell no es sino una base donde supone que puede apoyar su sistema general.

Sin embargo, hay una contradicción que Lyell no resuelve en su explicación biogeográfica: por un lado acepta como descubrimiento de la mayor importancia el reconocimiento de regiones de endemismo, y sin embargo, la causa de ese patrón, que no se explica por mera adecuación entre organismos y ambiente, ya no se indaga después. Su atención se dirige más bien a exponer la influencia de las condiciones inorgánicas y orgánicas sobre las estaciones de las especies. La explicación de las habitaciones queda reducida a dos ideas: (1) la suposición de que las especies se crean originalmente a partir de una sola pareja (un solo individuo bisexual o también en el caso de las que se reproducen asexualmente), y (2) que su mantenimiento se debe a la constante dispersión de los organismos, proceso que contrarrestado por la extinción, cuya causa se debe a los incesantes cambios en las condiciones de existencia. Esto no deja de ser sorprendente, pues resulta que la causa que tiende a romper el patrón termina siendo la causa de su mantenimiento.

El rumbo que plantea Lyell para la investigación biogeográfica es explicar los casos excepcionales y aislados de dispersión, mientras que no dice nada sobre investigar lo que él mismo reconoce como el principal hecho empírico de la distribución orgánica, es decir, la existencia de áreas de endemismo. Tal investigación tuvo que esperar más de dos décadas para ser planteada por otro naturalista inglés, Philip Lutley Sclater (1858), quien se preguntó por la relación que guardaban entre sí las diferentes regiones biogeográficas.

Valga decir como comentario final que no es precisamente la originalidad lo que resalta en las ideas biogeográficas de Lyell. Es claro que los principios y conceptos principales los retoma de autores anteriores, principalmente de Augustin De Candolle. Ello no sorprende si se considera que su interés principal es desarrollar una explicación uniformitarista del mundo, incluido su componente orgánico. Lo que sí aporta es una exhaustiva recopilación de los medios y mecanismos de dispersión, tema que Darwin expondría después de manera notoriamente similar en *El Origen de las Especies*.

Predarwinianos notables

El geólogo Leopold von Buch estableció claramente la importancia del aislamiento geográfico en la formación de las especies, en un libro que publicó sobre la fauna y la flora de las islas Canarias (1825): Los individuos de un género avanzan sobre los continentes, se dislocan a lugares muy distantes, forman variedades (según las diferencias de las localidades en alimento y suelo) que, debido a su segregación (aislamiento geográfico) no pueden cruzarse con otras variedades y de este modo retornar al tipo principal original. Finalmente, esas variedades se vuelven constantes y se transforman en especies distintas. Posteriormente, pueden volver a alcanzar el margen de otras variedades que se hayan transformado de modo análogo y las dos no se cruzarán y se comportarán como 'dos especies verdaderas diferentes'.

La traducción francesa de tal libro fue leída por Darwin y en ella se expresaba claramente el papel del aislamiento geográfico en la especiación: Si un lugar se encuentra aislado por obstáculos naturales, por cadenas de montañas que establecen una separación más eficaz que extensiones de mar interpuestas, se deben esperar ahí especies de plantas enteramente nuevas y que no crecen en las otras partes de la isla. *Un azar favorable tal vez haya transportado, por un encadenamiento particular de circunstancias, semillas por encima de las montañas. Abandonada a sí misma, la variedad que resulta de las nuevas condiciones a las que está sujeta, allí formará, en el transcurrir del tiempo, una especie distinta, que se aparta tanto más de su forma primitiva cuanto más tiempo queda en esa región aislada, libre de otras influencias* [itálicas nuestras].

Papavero *et al.* (2000) distinguieron que von Buch estableció nítidamente cuatro puntos fundamentales, a saber:

1. Una especie ancestral debe pasar por expansión, ocupando el máximo posible de una cierta área geográfica, hasta quedar totalmente aislada, por todos lados, por barreras físicas; hoy llamaríamos a este estado de máxima expansión como 'cosmopolitismo primitivo'.

2. Una especie en 'cosmopolitismo primitivo' accidentalmente cruza una barrera física preexistente ("un azar favorable tal vez haya transportado, por un encadenamiento particular de circunstancias, semillas por encima de las montañas").

3. La población que resulta del otro lado de la barrera por accidente transpuesta se desarrolla de manera independiente de la población materna y (muy probablemente por herencia de los caracteres adquiridos por influencia del medio ambiente) se transforma de modo gradual ("abandonada a sí misma, la variedad que resulta de las nuevas condiciones a las que está sujeta, allí formará, en el transcurrir del tiempo, una especie distinta").

4. Eventualmente se forma una barrera genética ('intrínseca') entre las dos poblaciones, que resulta entonces en la aparición de dos 'gene biológicos' distintos —dos conjuntos de organismos aislados sexualmente por algún mecanismo intrínseco— ("posteriormente pueden volver a alcanzar el margen de otras variedades que se hayan transformado de modo análogo y las dos no se cruzarán y se comportarán como dos especies verdaderas diferentes").

Se puede pensar, con gran probabilidad que, según Buch, la especie ancestral continúa, ya que ocupa un lugar al cual estaba adaptada desde hacía mucho tiempo.

Wollaston (1856), con menos claridad y éxito, también formuló ideas sobre especiación en las Islas Canarias, al estudiar los coleópteros.

El naturalista inglés Williams Swainson (1835), en un tratado sobre la geografía y la clasificación de los animales, reconoció el hecho que las diferentes partes del mundo estaban habitadas por distintas razas humanas así como por diferentes tipos de animales, y refutaba que ese patrón se debiera a la influencia de las condiciones externas. Aduca como prueba que ni los españoles que habían colonizado América, ni los holandeses que habitaban desde hacía tiempo Sudáfrica, habían cambiado su tipo racial blanco, a pesar de estar sometidos a temperaturas, dietas y costumbres distintas a las de sus países de origen. Razonó que a pesar de que había animales con gran capacidad de dispersión, que excedía con mucho a la humana, no se habían expandido a todas aquellas partes de la Tierra en donde existían condiciones y alimentos adecuados para su existencia, lo cual demostraba que los límites de distribución de cada tipo animal habían sido fijados por Dios Omnipotente: «Hither shalt thou come, but no further». También refutó la tesis lineana de la dispersión, pues no había forma de explicar cómo pudieron salvar desiertos y otras barreras los distintos tipos de animales hasta alcanzar su distribución actual, además de que no había evidencia alguna, como lo había señalado Prichard, de que todas las tribus de animales terrestres hubieran estado congregadas alguna vez en un solo punto.

Así, la dispersión y las circunstancias eran solo causas secundarias de la distribución animal. Las distintas naciones de animales habían sido creadas en las áreas que habitaban actualmente.

Contemporáneamente, hacia 1834, Joseph D. Hooker, botánico y explorador inglés, reconoció que las floras de las áreas circumpolares, disyuntas entre sí, compartían gran cantidad de familias y géneros, muchos más que si se comparaban con las de los continentes del norte. Hooker, además, aunque primero planteó que esa estrecha relación entre las floras australes se debía a las capacidades de dispersión de las plantas, cambió de opinión después de realizar algunos experimentos al respecto, y concluyó que la dispersión no era un factor importante para explicar la estrecha relación entre las floras de la Patagonia, la Antártida, Australia y Nueva Zelanda. Propuso entonces que todas las floras australes podían haber estado una vez conectadas o relacionadas todavía más, formando una flora única y continua, que posteriormente se fragmentó, proposición que ya no sostuvo más luego de la publicación de *The origin of species* (1859), debido a la influencia tanto de Darwin como de Lyell, quien siempre ejerció gran influencia sobre ambos.

Ya que Wallace fue influido por la clasificación de Sclater (1858), es necesario hacer más comentarios respecto a este último autor. Philip Lutley Sclater (1829-1896) fue uno de los más ilustres ornitólogos de Inglaterra. Llegó a describir 1,067 especies nuevas de aves (245 en colaboración con Osbert Salvin, en la *Biología Central Americana*), 135 nuevos géneros y dos familias nuevas para América. Al estudiar la distribución de las aves del mundo resolvió establecer los 'centros de creación' o las 'divisiones ontológicas primarias de la superficie del globo', que publicó en 1858. De ese trabajo resultó la división de los continentes terrestres en seis grandes regiones biogeográficas (Paleártica, Neártica, Neotropical, Etiópica, Oriental y Australiana), que se utilizan hasta hoy. Por ser un trabajo clásico se traduce íntegro en Papavero *et al.* (2001). El sistema de Sclater constituye el antecedente del sistema de Wallace; su título es *Sobre la distribución geográfica general de la clase aves*.

En su trabajo, Sclater reconoció los mismos hechos que De Candolle y Hooker, y sugirió que un análisis de la distribución geográfica no podía detenerse simplemente en la clasificación y reconocimiento de regiones; había que ir más allá. Se puede reconocer, proponía Sclater, que cuando comparamos a las áreas por los taxones que comparten, siempre hay dos de ellas que se relacionan más entre sí que con cualquier otra. Lo que Sclater propuso era ni más ni menos que el método comparativo en la biogeografía, que se consolidaría cien años después, a partir del trabajo de Willi Hennig *Elementos para una Sistemática Filogenética*.

Para la historia de la biogeografía es importante distinguir a Alfred Russel Wallace antes de la publicación de *El Origen de las Especies* de Darwin y después de 1859. Bates ya refería su testimonio, en 1863, de que tanto él como Wallace estaban dedicados a la resolución del pro-

blema del origen de las especies: En otoño de 1847 el señor A. R. Wallace, que posteriormente alcanzó gran fama en relación con la teoría darwinista de la Selección Natural, me propuso una expedición conjunta al río Amazonas con el propósito de estudiar la historia natural de sus márgenes; el plan consistía en hacernos por nuestra cuenta de una colección de objetos, deshacernos de los duplicados en Londres para subvenir a los gastos y reunir hechos, como lo expresaba el señor Wallace en una de sus cartas, 'a fin de resolver el problema del Origen de las Especies', un tema sobre el que habíamos sostenido amplias conversaciones por carta y de viva voz. Los viajes de Wallace a la Amazonia duraron de 1848 a 1852; en esa región, Wallace observó que varios ríos constituyen fronteras para varios grupos de animales. Los concibió como barreras insuperables a la dispersión de las especies, aunque no como una barrera que hubiese dividido una población o biota ancestral en dos descendientes, los cuales con el tiempo se habrían convertido en especies distintas.

A su regreso a Londres, después de una larga enfermedad y haber perdido sus materiales al incendiarse el navío donde viajaba, leyó en 1853 ante la Sociedad Entomológica de esa ciudad: "...hay razones para pensar que las riberas del bajo Amazonas estén entre las partes de Sudamérica formadas más recientemente, por lo que hoy podemos considerar a estos insectos, los cuales son peculiares en ese distrito, entre las especies más jóvenes, las últimas en una larga serie de modificaciones que han sufrido las formas de vida animales". Tres trabajos de Wallace sobre el Amazonas y tres más durante su estancia en el Archipiélago Malayo ponen a este autor como uno de los precursores de la vicarianza.

En el Archipiélago Malayo, después de 45 días de viaje, permaneció ocho años desde principios de 1854. Cambió de residencia más de 80 veces y recolectó más de 125,000 especímenes durante ese lapso. Allí escribió varios de sus artículos o ensayos más sobresalientes, en particular los relacionados con la teoría de la evolución. Sin perder tiempo, Wallace publicó entre abril de 1854 y enero de 1855 tres trabajos que fueron antecedentes y expresaban sus observaciones que después concretaría en el artículo sobre la ley que regula la introducción de nuevas especies (febrero 1855). Wallace no podía dejar de comparar los trópicos del Nuevo Mundo con el Archipiélago Malayo. La observación de varios grupos de animales y su distribución geográfica lo condujo a utilizar la biogeografía como una parte importante de su teoría. La observación de la existencia de especies en áreas geográficas localizadas fue una guía que confirmó su hipótesis y la de Bates, de que la 'secuencia natural de las especies también es geográfica'.

Wallace con elegancia y perfección lógica expresaba sus ideas antes de que lo hiciera Darwin en *El Origen de las Especies* de Darwin: Si se adoptan las variedades geográficas permanentes, se tiene una desventaja, la de responder a la pregunta ¿Qué es una especie?, que aún más queda sin respuesta; pues si caracteres permanentes no constituyen una respuesta cuando estos caracteres son diminutos, entonces una especie difiere de una variedad apenas en grado, no en su naturaleza, y nunca dos personas se pondrán de acuerdo en cuanto a la cantidad de diferencias necesarias para que se constituya una de ellas, ni en cuanto a la cantidad de similitudes que debe existir para constituir la otra. La línea que las separa se hace entonces tan tenue que es imposible afirmar su existencia. Sin embargo, si las dos cosas son de naturaleza esencialmente distinta, debemos buscar una caracterización cualitativa, y no cuantitativa, para definir las. Eso puede hacerse considerándose la permanencia, y no la cantidad, de las variaciones en relación con sus formas más próximas, lo que constituye la caracterización específica; de la misma manera, es la inestabilidad —y no la menor cantidad— de las variaciones, lo que determina la variedad. De esta manera se pueden definir las dos cosas por una diferencia en su naturaleza; de la otra manera sólo puede decirse que ellas son exactamente de la misma naturaleza, difiriendo apenas en grado. La opinión que en general se adopta en la actualidad es que las especies son creaciones absolutamente independientes, que durante toda su existencia nunca varían de un lado para otro, mientras que las variedades no son creaciones independien-

tes, sino que fueron producidas por reproducción común, a partir de una especie antecesora. Existe, pues (si esta definición es verdadera), una diferencia absoluta y esencial en la naturaleza de estas dos cosas que nos obliga a buscar alguna otra caracterización para distinguirlas que no sea el mero grado de diferencia, que es necesariamente indefinible. Si no hay otra caracterización, este hecho constituye el argumento más fuerte contra la creación independiente de las especies, pues ¿por qué se necesita invocar un acto especial de creación para generar un organismo que difiere apenas en grado respecto a otro que ha sido producido por las leyes existentes? Si una cantidad de diferencias permanentes, representada por cualquier número hasta 10, puede ser producida por el curso ordinario de la naturaleza, seguramente es más ilógico suponer, y más difícil de creer, que una cantidad de diferencias representadas por 11 ha exigido un acto especial de creación para que exista.

Sean A y B dos especies que presentan el menor grado posible de diferencias que pueda tener una especie. Éstas serán consideradas ciertamente distintas; si existe un grado menor de diferencias serán llamadas variedades. Después, se descubre un grupo de individuos C, que difiere menos de A de lo que difiere de B, pero en una dirección opuesta; la cantidad de diferencias entre A y C es de apenas la mitad de la que hay entre A y B; se dirá entonces que C es una variedad de A. Pero se descubre aún otro grupo D, exactamente intermedio entre A y B. Si se adhiere a la regla, se es forzado ahora a hacer de B una variedad, o, si se está seguro de que B es una especie, entonces C y D también deben ser especies, así como todas las otras variedades permanentes que difieren tanto como éstas; y se dice, sin embargo, que algunos de estos grupos son creaciones especiales y otros no. Es extraño que orígenes tan diferentes hayan producido resultados idénticos. Para escapar de esta dificultad hay solamente una salida: considerar que todo grupo de individuos que presente caracteres permanentes, por menores que sean éstos, constituye una especie; mientras que sólo aquellos que presenten una variación tal, que nos hace creer que descendieron de una especie parental, o que sabemos que han descendido, serán clasificados como variedades. Las dos doctrinas, la de las 'variedades permanentes' y la de las 'especies invariantes especialmente creadas' son inconsistentes entre sí (Wallace, 1858)

Tal vez la obra biogeográfica más significativa de Wallace, antes de *El Origen...*, sea el de las Islas Aru, en 1857, pues en ella no sólo presagia la vicarianza sino que la usa para explicar especies afines así como faunas parecidas: Examinemos si las teorías de los naturalistas modernos explican el fenómeno de la fauna de las Aru y de Nueva Guinea. Sabemos que —con un grado de conocimiento que se aproxima a la certeza— en un periodo geológico relativamente reciente, no existía una sola especie del mundo orgánico actual; que todos los Vertebrata existentes ahora tuvieron su origen aún más recientemente. ¿Cómo podemos explicar los lugares donde existieron? ¿Por qué las mismas especies no se hallan en los mismos climas en todo el mundo? La explicación general que se da es que las especies antiguas se extinguieron, y que especies nuevas fueron creadas en cada distrito o región, adaptadas a las condiciones físicas del distrito. Sir C. Lyell escribió más ampliamente sobre este asunto, y con mucha habilidad señaló que la mayoría de los naturalistas adopta esta idea. Él la ilustra especulando sobre los cambios físicos que podrían ocurrir en el Norte de África por el levantamiento de una cadena de montañas en el Sahara. 'Entonces', dice, 'los animales y plantas de África septentrional desaparecerían, y la región gradualmente se volvería apta para recibir una población de especies *perfectamente disímiles en sus formas, hábitos y organización*'. Ahora, esta teoría implica que encontraremos una semejanza general en las producciones de regiones que se asemejan unas a otras en clima y aspecto general, mientras que habrá una disimilitud completa entre aquellas que son totalmente opuestas en estos aspectos. Y si ésta fue la ley general que determinó la distribución del mundo orgánico existente, no debe haber excepciones, ninguna contradicción notable. Ya hemos visto cuan totalmente difieren las producciones de Nueva Guinea de aquellas de las Islas Occidentales del Archipiélago, tal como Borneo, que es el tipo del

resto de la islas, y casi igual en superficie a Nueva Guinea. Estas diferencias, debemos hacer notar, no son de especies, sino de géneros, familias u órdenes enteros. Sería difícil señalar dos regiones que se asemejen más exactamente una a la otra, en clima y características físicas. En ninguna de ellas existe una marcada estación seca, la lluvia cae más o menos durante todo el año; ambas están próximas al ecuador y sujetas a los monzones de este y oeste, pero totalmente cubiertas de selvas altas; ambas tienen una gran extensión de costa plana y pantanosa con un interior montañoso; ambas son ricas en palmeras y Pandanaceae. Si, por otro lado, comparamos Australia con Nueva Guinea, no encontraremos ningún contraste más fuerte que en sus condiciones físicas: una queda cerca del ecuador, la otra próxima y más allá de los trópicos; una goza de humedad perpetua, la otra de alternancias de sequía excesiva; una tiene una vasta selva perenne, la otra bosques abiertos y secos, depresiones, o desiertos. Pero las faunas de las dos, aun cuando son muy distintas en especies, son impresionantemente similares en carácter. Toda familia de aves (excepto Menuridae) hallada en Australia también habita Nueva Guinea, y, cuando este país sea mejor conocido, se supone que el número aumentará. Lo mismo con los Mammalia. Los Marsupiales son casi exclusivamente los únicos cuadrúpedos en una y otra área. Si los canguros están adaptados especialmente a las planicies secas y bosques abiertos de Australia, debe haber alguna otra razón para su introducción en las selvas densas y húmedas de Nueva Guinea; casi no podemos imaginar que la gran variedad de monos, de ardillas, de Insectivora y de Felidae fueron creados en Borneo porque la región estaba adaptada a ellos, y que ni una sola especie se introdujo en la otra región que es exactamente semejante, aun cuando la distancia no es muy grande. Si hay una explicación en la dureza de las maderas y en la escasez de insectos minadores con la ausencia de pájaros carpinteros en Australia, no hay ninguna para el hecho de que no pululen en las selvas de Nueva Guinea, así como ocurre en Borneo y Malaca. Por lo tanto, solo podemos concluir que alguna otra ley ha regulado la distribución de los espacios existentes, la cual no es la ley de las condiciones físicas de las regiones en que se encuentran, de otro modo no veríamos regiones de carácter tan opuesto con producciones tan semejantes, mientras otras casi exactamente semejantes respecto al clima y al aspecto general, sin embargo, difieren totalmente en sus formas de vida orgánica. En un número anterior de esta revista intentamos demostrar que la simple ley de que cada nueva creación está íntimamente relacionada con alguna especie ya existente en la misma región explicaría todas estas anomalías, si es tomada conjuntamente con los cambios de la superficie y la extinción gradual así como la introducción de especies, que son hechos demostrados por la geología. En el periodo en que Nueva Guinea y el norte de Australia se unían, es probable que sus características físicas y clima fuesen más similares, y que una considerable proporción de las especies que habitaban cada porción de la región se hallase en toda el área. Después de que ocurrió la separación, fácilmente podemos entender cómo se modificó notablemente el clima en ambas, y esto tal vez pudo llevar a la extinción de ciertas especies. Desde entonces, durante el periodo que transcurrió, nuevas especies han sido introducidas gradualmente en cada una de ellas, pero cada una estrechamente próxima a la especie preexistente, muchas de las cuales inicialmente fueron comunes a ambas regiones. Este proceso evidentemente produciría la condición actual de las dos faunas, en las cuales hay muchas especies relacionadas, —y pocas idénticas. La ausencia bien marcada de los grandes grupos en una, también lo sería, necesariamente en la otra, pues, por más que estuviesen *adaptados* a la región, la ley de las afinidades íntimas no permitiría su surgimiento, excepto a través de una larga sucesión de pasos que ocupan un intervalo geológico inmenso. Las especies que, en el tiempo de la separación, se hallasen sólo en una región darían origen, a través de la introducción gradual de especies a ellas relacionadas, a grupos particulares a esa región. Esta separación de Nueva Guinea de Australia sin duda tuvo lugar mientras Aru aún era parte de la primera isla. Su separación debió haber ocurrido en un periodo muy reciente, el número de especies comunes a las

dos muestra que poquísimas extinciones han ocurrido desde entonces, y probablemente también pocas introducciones de nuevas especies. Si ahora suponemos que las islas Aru quedaron sin perturbar durante un periodo equivalente a una división de la época Terciaria de los geólogos, tenemos razón para creer que el cambio de especies de Vertebrata sería completo, y que una raza enteramente nueva fue introducida de modo gradual, pero toda ella más o menos íntimamente relacionada a las que ahora existen. Durante el mismo periodo algunas pocas faunas también deben haber surgido en Nueva Guinea y entonces las dos presentarían las mismas características comparativas que tienen ahora el Norte de Australia y Nueva Guinea. Que se admita así el proceso de cambio gradual por otro periodo, regulado por las mismas leyes. Algunas especies se habrán extinto en una región, siendo reemplazadas, mientras que en la otra una serie numerosa de especies modificadas pudo haber sido introducida. Entonces las faunas diferirán no sólo en especies, sino en grupos genéricos. Habría entonces una semejanza, entre ellas, como lo hay entre las islas de las Indias Occidentales y México. Durante otro periodo geológico, supongamos que Aru se elevó, y que se volvió una región montañosa, extendida por llanuras aluviales, mientras que Nueva Guinea se deprimió, reduciendo su área, y así muchas de sus especies probablemente se extinguieron. Entonces nuevas especies serían más rápidamente introducidas en la región modificada y aumentada; algunos grupos, que se habían extinto tempranamente en una, podrían tornarse así muy ricos en especies, y por esto tendríamos una contraparte exacta de lo que vemos ahora en Madagascar, donde las familias y algunos de los géneros son africanos, pero hay grupos de especies muy extensos que forman géneros particulares, o también familias, aunque mantienen una semejanza general con las formas africanas. De esta manera, se cree, podemos explicar los hechos de la actual distribución de los animales, sin suponer cambios, a no ser los que sabemos que existen constantemente. Es innecesario suponer que nunca hayan sido creadas nuevas especies 'perfectamente disímiles en formas, hábitos y organización', en relación con las que las precedieron; tampoco los 'centros de creación', abogados por algunos, parecen ser necesarios o conformes a los hechos, a menos que supongamos un 'centro' en cada isla y en cualquier distrito que posea una especie particular. Es evidente que para la elucidación completa del actual estado de la fauna de cada isla y de cada región, necesitamos un conocimiento de su historia geológica, sus elevaciones y hundimientos, y de todos los cambios que sufrieron desde que se alzaron sobre el océano. Esto raramente se tiene, pero un conocimiento de la fauna y de sus relaciones con las de regiones vecinas frecuentemente lanzará una gran luz sobre la geología, y nos permitirá establecer con aceptable certeza su historia pretérita (Wallace, 1857: 478-483).

Wallace atribuyó los cambios en la disposición relativa de tierras y mares a movimientos verticales, sin hacer referencia a movimientos horizontales de las masas terrestres. Diferentes porciones de tierra podrían aproximarse entre sí por causa de levantamientos del piso oceánico y por la depositación de material en los bordes continentales, producido por la actividad volcánica.

En su obra *Archipiélago Malayo* (1890), reconstruye la historia de la región a partir de la evidencia faunística. La presencia de especies asiáticas en las islas grandes del archipiélago le hace suponer que anteriormente estas islas indomalayas formaron parte del continente. Las rupturas y hundimientos entre islas y continente provocaron unas veces la extinción de especies, aunque otras hubo tiempo suficiente para que se modificaran. Luego de analizar la distribución de diferentes taxones en el archipiélago, concluye: Parece que estos hechos afirman con absoluta certeza que en algún periodo anterior ha habido una conexión entre todas estas islas y el continente y el hecho de que la mayoría de estos animales comunes a dos o más de las islas muestre poca variación o ninguna, sino que con frecuencia son absolutamente idénticos, indica que la separación debió ser reciente en términos geológicos, es decir, no anterior al nuevo Plioceno, cuando los animales terrestres comenzaron a asimilarse a los que existen en la actualidad (pp. 174-175).

A mediados del siglo pasado, el apelar a extensiones continentales prehistóricas como explicación de casos de distribución disyunta, fue un recurso común entre los naturalistas ingleses. Esta posición, conocida como *extensionismo* (Fichman, 1977) fue adoptada incluso por Wallace en sus primeros trabajos, aunque después se convirtió en el principal defensor de la doctrina opuesta, el *permanentismo*, cuya premisa básica era que la distribución actual de tierras y mares es esencialmente la misma que ha existido en el pasado, salvo algunas modificaciones menores. Darwin apoyaba la hipótesis permanentista, y explicaba las distribuciones disyuntas mediante transporte accidental vía corrientes marítimas, de viento e incluso por masas de hielo a la deriva. En una carta que envió a Wallace, Darwin manifestaba: I can see that you are inclined to go much further than I am in regard to the former connection of oceanic islands with continents (en Fichman, 1977).

El que Wallace hubiera resumido tan admirablemente y de manera independiente en un breve artículo las ideas darwinianas sobre el cambio orgánico por un lado, mientras que por otro mostrara una clara tendencia extensionista, provocó la molestia de Darwin, quien consideraba francamente catastrofistas las hipótesis que postulaban el hundimiento de grandes extensiones continentales.

Lamentablemente, el cambio de giro que sufrió Wallace al adoptar el paradigma darwiniano en biogeografía, sólo lo llevó a una biogeografía estadística y al estudio de islas oceánicas. La biogeografía de Darwin y Wallace (post-*Origen*) predominaría por casi un siglo, anquilosando en la dispersión a esta ciencia y circunscribiéndola básicamente a aspectos ecológicos. El arraigo de concepciones bíblicas en la biogeografía trascendería el siglo XIX y llegaría hasta el siglo XX. La teoría del relicto monoboreal y la idea de faunas dominantes que se dispersaban sobre una geografía estable (o teorías holarticistas), fueron dos conceptos que estancaron a la biogeografía histórica.

Lorente (1990) indicó también que Ho y Saunders, en su libro *Más allá del Neodarwinismo*, permitieron a Jerry Webster afirmar: ... la teoría darwiniana de la evolución explica la similitud entre organismos en términos de descendencia a partir de un ancestro común y su diferencia en términos de selección natural o por adaptación. Este autor ha señalado también que, con el espejismo de la genealogía —que todo parece explicar— se vinieron abajo las posibilidades de generar una teoría morfológica y descubrir leyes de la forma por los biólogos anatomistas del siglo XIX. La influencia que tuvo la teoría de Darwin colocó en un segundo plano los importantísimos logros de Cuvier y Saint Hilaire en teoría morfológica.

La distribución orgánica y el origen de las especies

La biogeografía fue fundamental para la teoría de Darwin. Mientras que otros naturalistas buscaban en la paleontología y morfología el apoyo para la tesis transmutacionista, Darwin, al igual que lo había hecho Lyell, buscó apoyar su investigación sobre el origen de las especies con el estudio de la distribución orgánica. Uno de los temas prioritarios en los estudios que llevó a cabo de 1837 a 1844 fue precisamente el de la variación y distribución de diferentes grupos a escala amplia. Hay evidencia histórica de que desde el inicio de sus estudios transmutacionistas, Darwin pensaba que los hechos acumulados en la geografía botánica y zoológica podían explicarse mediante un modelo que incluía los conceptos de la descendencia con modificación y centros únicos de origen con subsecuentes migraciones y colonizaciones de los individuos (Richardson, 1981). Ya conocía también, a través de los trabajos de Buch y de Donn, la hipótesis de que las especies surgían a partir de variedades permanentes. Uno de los debates en ese entonces era si las especies habían sido creadas en los lugares donde se encontraban actualmente o bien si habían emigrado desde otras áreas. El admitir que la biota de las regiones biogeográficas era autóctona, se asociaba comúnmente con las doctrinas de la fijeza de las especies, las creaciones especiales y el diseño divino. Louis Agassiz es un ejemplo de estas difundidas

creencias: ...there is only one way to account for the distribution of animals as we find them, namely, to suppose that they are *autochthonoi*, that is to say, that they originated like plants, on the soil where they are found. In order to explain the particular distribution of many animals, we are even lead to admit that they must have been created at several points of the same zone, as we must infer from the distribution of aquatic animals, specially that of fishes (en Richardson, 1981).

Darwin rechazaba rotundamente esas creencias comunes. En la última edición de *El Origen...*, publicada en 1872, aparecen dos capítulos dedicados al análisis de la distribución geográfica de los organismos. La tesis principal que se sostiene es que la distribución orgánica resulta congruente con la teoría de la descendencia con modificación, mientras que se vuelve totalmente caprichosa si se acepta la explicación creacionista. Como se comentó anteriormente, Wallace también vio en la investigación biogeográfica la posibilidad de descifrar el problema del origen de las especies, según le hizo saber a Bates cuando lo invitó a la expedición del río Amazonas. De esta manera, entre los naturalistas ingleses de mediados del siglo XIX, el interés por estudiar la variación y la distribución geográfica de plantas y animales residía en el estrecho vínculo que tenía con un tema entonces crucial: el origen de las especies.

Darwin y Wallace: Estancamiento de un siglo en biogeografía

Nelson y Platnick (1981) efectuaron numerosos comentarios sobre la historia de la biogeografía, a la que consideraron como la historia del desarrollo de la ley de Buffon. En consecuencia, reconocen dos elementos en el estudio de esa historia: (a) el desarrollo de la ley, y (b) el desarrollo de las explicaciones causales de la ley. En este contexto, el cosmopolitismo (distribución de una especie en la mayoría de los continentes) caracterizaba las excepciones a la ley y se podía recurrir a la dispersión como el factor causal; sin embargo, las concepciones evolutivas y biogeográficas de Darwin y Wallace los llevaron a plantear que las dispersiones generaban áreas de endemismo; en palabras de Darwin (1859): ...los grandes hechos de la distribución geográfica se explican por la teoría de la migración (generalmente de las formas dominantes de vida) junto con modificación subsecuente y la multiplicación de nuevas formas. El concepto central de la concepción darwiniana en biogeografía fue el de la dispersión sobre una geografía estable en sus principales rasgos; la idea predominante era la dispersión 'improbable' sobre una barrera preexistente, con el subsecuente aislamiento y la posterior diferenciación.

De esta manera, la existencia de las áreas de endemismo fue explicada por la dispersión improbable como el factor causal. Según Darwin, las áreas de endemismo están constituidas por diversos elementos con distintas historias de dispersión, es decir, por especies provenientes de lugares y tiempos diferentes. Este fue el mismo esquema biogeográfico adoptado por autores tales como Darlington en 1957, Reig en 1962 y Halffter en 1976, entre otros, quienes se refirieron a ese patrón con los términos de horofauna, cenocrón y patrón de dispersión, respectivamente. Sin embargo, este esquema y estos términos resultan adecuados para referirse a áreas biótica y geológicamente complejas, esto es, áreas que son producto de numerosas vicisitudes históricas y que son consideradas como nodos o áreas de convergencia tectónica en el sentido de Croizat (*Space, Time, Form*, 1964); ejemplo de ellas son el área Indoaustraliana y la Zona de Transición Mexicana con las Antillas y El Caribe.

En 1876, Wallace retomó el sistema de seis regiones de Sclater. Darwin pensaba que el desarrollo de un sistema general de la zoogeografía ilustraría la gran utilidad de la teoría evolutiva como guía para la investigación científica, aunque se disculpó por no poder llevar a cabo tan ingente trabajo. Por ello, cuando Wallace ya había cambiado a una posición permanentista, lo invitó a que realizara la empresa. *The Geographical Distribution of Animals* (Wallace, 1876) obtuvo el apoyo irrestricto de Darwin, a pesar de las diferencias que mantenía con Wallace respecto a otros puntos, ya que la reconoció como una obra no solo

estratégica, sino además brillante, que reforzaba sólidamente la teoría de la evolución. Existe una controversia sobre esta obra clásica de la biología, que refleja tensiones que tenía el mismo Wallace en sus concepciones biogeográficas. Para Fichman (1977), al adoptar el sistema de regiones de Sclater, Wallace se vio forzado a rechazar su temprana concepción extensionista en la explicación de los casos de distribuciones disyuntas, ya que al sostener que había seis divisiones fundamentales de la tierra emergida, cada una con producciones naturales propias, ya no podía seguir aceptando grandes extensiones terrestres prehistóricas, puesto que ello implicaba que las regiones actuales eran meras configuraciones mudables y pasajeras. Podía aceptar pequeñas conexiones entre islas y continentes, separados por mares someros y distancias cortas, que sólo requerían fluctuaciones ligeras en el nivel del mar, pero ya no podía aceptar hipotéticas conexiones de gran extensión, pues desdibujarían las conspicuas regiones de Sclater, que tanto ponderaba Wallace como regiones naturales. De este modo, *The Geographical Distribution of Animals* sería esencialmente una amplia argumentación a favor de la realidad de las divisiones primarias de la superficie terrestre, distinguibles por sus producciones características, que eran el producto de una historia particular.

Otros, en cambio, han criticado el poco énfasis que hizo Wallace sobre los elementos endémicos de las regiones, como el mismo Sclater (1858) Hooker (1844-60) y Pritchard (en Nelson, 1978) habían sugerido. A Wallace le importó más circunscribir y caracterizar a las regiones sin ir más allá y sin analizar sus interrelaciones; las consideró como áreas generales que servían para resaltar anomalías distribucionales. Con ello, las anomalías se convertían en meros artificios metodológicos para buscar naturalidad de las áreas. Sclater en cambio, señaló que la similitud biótica entre regiones —basada en la comparación de presencia y ausencia, tal y como hizo Wallace— solo debía ser una guía y que el problema debía tratarse en términos de mayor relación o afinidad natural, aunque no llegó a aclarar el significado de esto (Llorente y Espinosa, 1991). En los últimos tiempos se han hecho muchas críticas de importancia biológica y metodológica (estadística) a los índices binarios y coeficientes de similitud (véase por ejemplo Sánchez y López, 1988). La similitud no expresa automáticamente una interpretación de las relaciones bióticas, pues no se trata de inventar aparentes soluciones estadísticas a los problemas de relaciones históricas investigados por la biología comparada.

Al comienzo de la segunda mitad de este siglo se retomó la discusión acerca de la forma de realizar clasificaciones biogeográficas. El mismo dilema de la sistemática biológica se trasladó a la biogeografía: para reconocer y relacionar áreas ¿qué vale más, el parecido o el parentesco? El problema, desde luego, no era nuevo. Sclater, en 1858, como ya referimos, consideró que el problema de encontrar las divisiones primarias de la Tierra no debía hacerse con base en el parecido de sus faunas (proximidad fenética), sino con el parentesco (afinidad histórica o genealógica), que en términos evolutivos del área es la historia geográfica de las regiones. Sin embargo, la idea de que las regiones eran reales e interrelacionables históricamente, sucumbió ante la idea darwinista de que la dispersión sigue cursos azarosos a través de una geografía estable. El retraso de un siglo en el análisis del problema de Sclater se ha calificado como una lamentable desventura en el desarrollo de la biogeografía. Las ideas de Darwin y Wallace condujeron a un siglo de predominio de los conceptos dispersionistas en la biogeografía; no obstante, estos conceptos deben verse como respuestas necesarias a las ideas de los creacionistas contemporáneos de Darwin y Wallace, quienes postularon fantásticos puentes terrestres intercontinentales como explicaciones de primer orden en la biogeografía.

Al principio de sus investigaciones, entre 1853 y 1860, Hooker coincidió de modo indirecto con las ideas de Sclater, pero pronto las abandonó y siguió a Wallace y a Darwin, quienes enfatizaron un origen norteño de las 'formas dominantes de vida', lo cual estaba a tono con el espíritu colonialista de la época, expresado biogeográficamente en la hipótesis del relicto monoboreal y por la concepción holartística de la época victoriana, a las que Nelson y Platnick (1984) denominaron como

'efecto Sherwin-Williams', aludiendo al conocido logotipo de esa marca de pintura, Hooker fue uno de los primeros en sugerir la intervención de cambios tectónicos para explicar los patrones de distribución biótica antárticos; su propuesta original de pensar en movimientos continentales para explicar la similitud entre las biotas endémicas de la Patagonia, Australia y Nueva Zelanda la abandonó finalmente, proponiendo después explicaciones de dispersión a grandes distancias de la flora y fauna de dichas áreas. Lyell tuvo gran poder de convencimiento sobre Hooker.

En ausencia de teorías geofísicas que explicaran la deriva continental, la teoría wegeneriana tuvo impacto casi nulo en la geología y en la biología de la primera mitad del siglo XX. Entonces, las concepciones de una Tierra estable en sus rasgos continentales y oceánicos, aunadas a dispersiones a través de grandes barreras, continuaron sosteniendo las ideas biogeográficas victorianas, enraizadas —de acuerdo con Bueno y Llorente (1991)— en las concepciones bíblicas, o aún más en concepciones culturales antiguas (Papavero *et al.*, 1997, 2001) que están compendiadas en el *Génesis*.

La biogeografía dispersionista de Darwin y Wallace, continuada por Matthew (1915), Darlington (1957) y Simpson (1965), entre sus exponentes principales, funcionó como un paradigma en concordancia con la teoría de la selección natural, fuera en su expresión darwinista o neodarwinista; en su momento 'superó' a las explicaciones que sostenían los constructores de fantásticos puentes terrestres y a las de los creacionistas múltiples que consideraban que una especie o taxón podía originarse varias veces en lugares distintos y disyuntos (politopismo). Las críticas a la biogeografía darwiniana y el desarrollo de nuevas ideas teóricas en la biología comparada condujeron a nuevos programas de investigación en la biogeografía histórica contemporánea (Nelson y Platnick, 1981; Humphries y Parenti, 1986; Llorente y Espinosa, 1991).

Periodo contemporáneo

...en situaciones en las que una teoría es mejor que otra desde el punto de vista de la economía intelectual, del rigor, de la inteligibilidad y de la eficacia práctica, no cabe duda de que esta teoría acabará preponderando... sólo los conceptos que se pueden geometrizarse y llevar al espacio-tiempo son susceptibles de universalización y, por lo tanto, de cientificidad. Se podría proceder de una manera, por así decirlo, inferencial: se comprueba la cientificidad de un concepto a, que puede describirse mediante una determinada forma geométrica en un espacio substrato...

R. Thom. 1993. *Parábolas y Catástrofes*.

A partir de la década de los cincuenta y los setentas, el método panbiogeográfico y la escuela de la biogeografía de la vicarianza, enfoques mantenidos respectivamente por Croizat y Rosen-Nelson-Platnick, retomaron la idea de encontrar el patrón de interrelación de las áreas de endémicos. Mientras que estos nuevos enfoques se iban consolidando al desarrollar sus propios fundamentos y posibilidades explicativas novedosas, la biogeografía darwinista se fue debilitando. En este cambio influyeron la aceptación de la tectónica global, el desarrollo de metodologías de análisis filogenético y el rechazo a las concepciones de centro de origen darwinista y de mecanismos de dispersión aleatorios y, en suma, a las concepciones fenéticas y azarosas que pretendían explicar el patrón de interrelación de las áreas de endémicos por medios meramente estadísticos.

Los procesos y los patrones de evolución de los taxones y las biotas del mundo son de interés fundamental en la biogeografía histórica; el estudio de las interrelaciones filogenéticas entre especies y grupos monofiléticos con cierto grado de endemismo es básico para el entendimiento de patrones en biogeografía histórica. De modo esquemático, los taxones son endémicos a sus áreas por dos razones: 1. sus antecesores originalmente ocurrieron ahí y no ha habido modificación o expansión de la distribución, por lo que sus descendientes sobreviven ahí hasta la actualidad, excepto cuando una barrera se genera y fracciona la

población ancestral (vicarianza); y 2. sus antecesores se originaron en otro lugar y después sus descendientes migraron hacia las áreas que actualmente ocupan (dispersión). En el primer caso, la población ancestral se divide en subpoblaciones cuando aparece una barrera que la aísla y provoca su separación; esto supone cambios tectónicos, climáticos y extinciones que fragmentan y aíslan geográficamente a las comunidades originales, con la subsecuente diferenciación de sus especies; en el segundo caso, son los medios de dispersión los que permiten superar las barreras ya existentes, esto es, hay un origen (un área) a partir de la cual se dispersan las poblaciones, especies y taxones. Ambos esquemas se han usado para responder, en forma complementaria, a una pregunta central de la biogeografía contemporánea: si hay un patrón de interrelación entre las áreas de endemismo o regiones naturales, ¿cuáles fueron los procesos que generaron ese patrón?

Hay cuando menos tres escuelas alternativas que surgieron en las últimas décadas: la biogeografía filogenética hennigiana, la biogeografía de la vicarianza cladística y la panbiogeografía. Estas escuelas tienen distintos enfoques, conceptos, métodos y técnicas para estudiar la interrelación de áreas endémicas y la jerarquía de taxones vicariantes que ocurren en las áreas de endemismo. Las tres expresan las relaciones entre las áreas mediante líneas que se dibujan en mapas. Otra coincidencia importante es que ninguna de estas escuelas toman a los modelos e hipótesis geológicos como pruebas irrefutables que definen las relaciones de las biotas, sino más bien buscan congruencia entre ambas proposiciones de relación entre las áreas: hipótesis biogeográficas e hipótesis geológicas. Aunque algunos pensaron en el principio metodológico de la iluminación recíproca entre geología y biogeografía histórica, otros —principalmente los panbiogeógrafos y vicariancistas— han postulado la posibilidad de predecir acontecimientos y patrones geológicos a partir de hipótesis de relación biológica, partiendo del principio de que la Tierra y la biota han evolucionado juntas. Esta última sentencia se debe a Croizat (1964).

Los conceptos biogeográficos subordinados a la geología como ciencia rectora en la historia natural, fue parte de la herencia que dejó la historia previa de la biogeografía de Darwin-Wallace, aunque algunos autores más cercanos al campo de la geología (como Donnelly y Michaux), consideran que el papel de la geología en las controversias biogeográficas es desarrollar y comparar modelos de historia geológica, que permiten evaluar hipótesis biológicas de acuerdo con limitantes de tiempo y espacio geológico.

Las tres escuelas citadas han sido confundidas por varios autores, pues en un principio hubo intentos de fusión teórica y conceptual que no prosperaron y más bien produjeron separaciones tajantes (Croizat *et al.*, 1974; Croizat, 1982). En la actualidad, cada escuela sigue principios, conceptos y métodos distintos, que se abordarán más adelante. No obstante, puede considerarse que las escuelas vicariancista y de la panbiogeografía (neozelandesa) no son excluyentes sino complementarias.

Enfoques actuales de la biogeografía histórica

Toda ciencia es, antes que nada, el estudio de una fenomenología. Es decir: los fenómenos que son objeto de una determinada disciplina científica aparecen como accidentes de formas definidas de un espacio dado, al que podremos llamar el espacio substrato de la morfología que se estudia... En los casos más generales (física, biología) el espacio substrato es simplemente el habitual espacio-tiempo. Pero en ocasiones es necesario considerar como substrato un 'espacio' algo diferente, que se deduce, por así decirlo, del espacio macroscópico habitual.... o construyendo un 'espacio'...

R. Thom. 1993. *Parábolas y Catástrofes*.

Llorente y Espinosa (1991) y Espinosa y Llorente (1993) hicieron una caracterización sucinta de las escuelas contemporáneas de la biogeografía histórica. De acuerdo con su interpretación, hubo tres acontecimientos que abonaron el terreno para el surgimiento de la biogeografía

vicariancista. El primero fue el método cladista desarrollado por Willi Hennig; el segundo, el desarrollo de la teoría tectónica de placas y la deriva continental; el tercero, el trabajo de Léon Croizat y su crítica implacable contra el modelo de dispersión.

A mediados de este siglo, apareció una obra central para la biología comparada: *Elementos de una sistemática filogenética*, del dipterólogo alemán Willi Hennig. Aunque sus ideas principales las publicó poco antes de 1950 (Papavero y Llorente, 1996), su difusión se dio hasta la década de los sesentas, cuando en 1966 salió una traducción al inglés (también existe una versión al español de 1968). Uno de los planteamientos centrales de Hennig fue buscar la propiedad del mundo vivo que pudiera ser representada jerárquicamente. Concluyó que lo único que se puede conocer es el patrón de ramificación que ha producido la evolución; lo que da cohesión a los organismos, tanto actuales como extintos, son las relaciones genealógicas. Otras relaciones, como las genéticas y fenotípicas, pueden supeditarse en última instancia a las relaciones genealógicas, por lo que pueden entenderse mejor en términos del proceso de descendencia con modificación. De ello resulta que la mejor clasificación es aquella que refleje con fidelidad las relaciones genealógicas, pues es la única que puede producir una jerarquía no ambigua. No es ambigua, ya que para un conjunto dado de taxones solo hay dos posibles formas de agruparlos por genealogía: o comparten un ancestro común inmediato o no lo comparten. De esta forma, el criterio teórico de la sistemática filogenética, mejor conocida como cladismo, es claro y explícito. En cambio, el número de clasificaciones posibles basadas en mera similitud, es decir, las clasificaciones fenéticas, es indeterminado.

Hennig se percató de que los únicos atributos que permiten descubrir la jerarquía de ramificaciones son los caracteres homólogos derivados que se comparten entre taxones, es decir, las sinapomorfias. Las sinapomorfias son un tipo especial de caracteres homólogos. Las homología ancestral compartidas (simplesiomorfias), no son suficientes para agrupar de manera no ambigua a los taxones, ya que pueden seguir modificándose en algunos grupos durante el curso de la evolución.

A partir del trabajo de Hennig surgió una corriente conocida como biogeografía filogenética; sus principales seguidores han sido Brundin (1966 y 1972) y Ball (1976). El sustento teórico de esta escuela es el de los principios y métodos para la reconstrucción de grupos monofiléticos elaborados por el propio Hennig. El procedimiento que utiliza puede reducirse al siguiente esquema: (1) reconocimiento de taxones monofiléticos mediante el empleo del método cladista y reconocimiento de su ubicación temporal; (2) se grafican las áreas de distribución; (3) interconexión de las áreas con base en la información del cladograma. De esta manera, se busca representar la secuencia de episodios paleogeográficos que separaron las áreas de endemismo de los taxones que se analizan, o bien se pueden distinguir tanto procesos de dispersión gradual como expansiones y contracciones de las áreas. Lo que está implícito en este esquema es la concordancia entre historia geológica y genealógica, y a partir del análisis filogenético se pueden predecir episodios geológicos.

Una de las pretensiones de la biogeografía filogenética ha sido desarrollar una teoría evolutiva más allá del neodarwinismo, que integre el proceso de la evolución en el tiempo y el espacio. Admite una serie jerárquica de procesos como causa de los patrones biogeográficos: (1) el desarrollo de barreras causa vicarianza, produciendo especiación alopatrida; (2) la desaparición de barreras permite la expansión del área de distribución; y (3) la dispersión por saltos es un proceso de importancia menor que también produce especiación alopatrida, aunque no se espera que forme patrones de distribución comunes entre taxones diferentes.

El método desarrollado por la biogeografía filogenética consiste en:

1. Determinación de grupos monofiléticos. Ello se hace aplicando la regla del grupo externo, según la cual el estado de carácter presente en grupos más o menos relacionados con los taxones bajo análisis, presenta la condición ancestral. Ello permite establecer por contraste los estados derivados compartidos, es decir, las sinapomorfias.

2. Los grupos hermanos de distinta jerarquía implican distintos niveles de relación entre las áreas de endemismo.

3. Empleo de las reglas de la desviación y de la progresión. La primera supone que siempre que ocurre la partición de un linaje, una de las ramas sufre mayor diferenciación, mientras que la otra se mantiene más semejante al ancestro. La regla de la progresión sostiene que existe un paralelismo entre progresión morfológica y progresión corológica. Ello significa que, dado que la formación de especies va siempre seguida de una progresión espacial, bajo ciertas condiciones se puede determinar la dirección de series de transformación en los caracteres. La forma en que la progresión en el espacio (corológica) se relaciona con la progresión de caracteres es particularmente nítida en ciertos casos de *Rassenkreisen* (anillos de razas), en los que la sucesión de formas vicariantes está ordenada de forma aproximadamente lineal. En tales casos se ve que la remodelación de caracteres ocurre en una sola dirección, formando un patrón escalonado de relaciones filogenéticas, en el que se van desprendiendo formas con caracteres cada vez más apomórficos (derivados). Si ocurre una serie de transformación de caracteres del tipo $a_1, a_2, a_3, a_4, \dots$, en el que el estado de carácter a_1 es el más plesiomórfico (ancestral), estos diferentes estados de carácter pueden superponerse a un patrón geográfico lineal, de modo que puede suponerse que el desarrollo de caracteres ha ocurrido en función de la expansión geográfica del grupo. De acuerdo con esta regla de la progresión, las especies que poseen los caracteres más primitivos se encuentran en el área ocupada más tempranamente, la cual se toma como el centro de origen del grupo.

4. Se define el patrón de episodios alternativos de vicarianza-expansión, suponiendo especiación por peripatría y no por dispersión a saltos.

5. Se analiza la congruencia entre el patrón de evolución morfológico-espacial con los distintos modelos geológicos.

6. Se determinan las edades mínimas con base en fósiles, las edades máximas con base en la determinación de la edad de la barrera más antigua y las edades relativas de acuerdo con la secuencia jerárquica del cladograma.

7. Se admite la dispersión a saltos como explicación cuando no se encuentra congruencia entre modelos geológicos e hipótesis cladísticas.

A partir de los años setentas, surgió el enfoque conocido como biogeografía de la vicarianza, que también utilizó el método cladista para encontrar patrones generales de relaciones genealógicas y biogeográficas. Dado que las nuevas especies surgen por escisiones sucesivas de especies ancestrales, el proceso evolutivo ha resultado en una enorme jerarquía de grupos anidados, donde cada grupo incluye una especie ancestral. La biogeografía de la vicarianza parte de dos principios: (1) la congruencia observada entre los patrones filogenéticos y biogeográficos de los miembros de dos o más grupos monofiléticos es una evidencia para hipotetizar que comparten una historia común; y (2) la congruencia entre patrones filogenéticos y biogeográficos de taxones distintos implica como causa más probable una historia común (Wiley, 1988).

Las hipótesis biogeográficas sobre relaciones de áreas se expresan mediante cladogramas. En el método de la biogeografía de la vicarianza, los taxones terminales de los cladogramas taxonómicos se sustituyen por las áreas en las que ocurren. La transformación de cladogramas de taxones en cladogramas de áreas sería un asunto trivial si a cada área correspondiera un taxón endémico único. En este caso ideal, todo el procedimiento se reduciría simplemente a sustituir a los taxones de un cladograma por las áreas que habitan. Sin embargo, en la práctica se presentan varias causas de incongruencia entre ambos tipos de cladogramas. Gran parte del esfuerzo de la escuela vicariancista se ha dedicado a tratar de resolver esos fenómenos que pueden confundir la estimación de las relaciones entre áreas, que son: (1) los taxones de amplia distribución, (2) los taxones faltantes en áreas, y (3) las distribuciones redundantes (una revisión detallada de cómo se resuelven metodológicamente estos problemas se encuentra en Espinosa y Llorente, 1993).

Los adherentes del enfoque vicariancista (v. gr. Nelson y Platnick, 1981) sostienen que el 'ruido' biogeográfico por estos casos problemá-

ticos es relativamente menor y no es suficiente para enmascarar las relaciones cladísticas entre áreas de endemismo. De esta manera, a pesar de los problemas potenciales de los datos (conocimiento inadecuado de las relaciones sistemáticas de los grupos analizados, ambigüedades en el conocimiento sobre su distribución y en la delimitación de las áreas de endemismo, así como en la asignación de los diferentes taxones a las áreas), se puede esperar encontrar un patrón jerárquico de amplia congruencia entre los diferentes taxones, por lo que su distribución no es azarosa. Ello requiere una explicación general, que es la historia vicariante que comparten en común.

El procedimiento que utiliza la biogeografía de la vicarianza consiste en: (1) Determinación de grupos hermanos. Ello es posible luego del análisis cladístico; (2) Uso del principio de parsimonia. Este principio, también llamado de simplicidad, indica que entre diferentes hipótesis genealógicas, representadas por cladogramas, se elige a la que implique el menor número de orígenes múltiples de los caracteres. Se han desarrollado varias técnicas para poner en práctica el principio de la parsimonia. Entre los algoritmos de parsimonia que se han desarrollado pueden mencionarse el de Farris, el de Hendy y el de Penny, contenidos en paquetes de cómputo como el Hennig86, el PAUP y otros (Espinosa y Llorente, 1993); (3) Sustitución de los grupos terminales de los cladogramas taxonómicos por las áreas que ocupan, formando así cladogramas de áreas; y (4) Llevar a cabo los pasos anteriores con diferentes grupos monofiléticos con distribución más o menos similar.

Debido a la complejidad del proceso evolutivo, en donde unos grupos evolucionan relativamente rápido mientras otros permanecen estables, y donde ocurren procesos como cladogénesis, extinción y dispersión, la obtención de un cladograma general de consenso no es un asunto sencillo. De ahí que se hayan desarrollado procedimientos para salvar el escollo, los cuales buscan encontrar el cladograma de áreas de máximo consenso. Estos procedimientos pueden dividirse en dos tipos: el análisis de componentes y el análisis de parsimonia (Wiley, 1988).

Como se mencionó anteriormente, un acontecimiento que influyó en el desarrollo de la biogeografía vicariancista fue la aceptación de la teoría sobre tectónica de placas global como paradigma de la geología contemporánea. Mientras que el modelo dispersionista tiene como premisa central una geografía estable, la biogeografía de la vicarianza acepta la deriva de los continentes. En 1915, Alfred Wegener se apoyó en evidencia paleontológica para proponer la deriva continental. Su teoría fue rechazada por la mayoría de los geólogos de ese entonces. A menudo se recurría a extensos puentes continentales para explicar los casos de distribuciones disyuntas, bajo una concepción inmovilista de la superficie terrestre. Wegener lanzó el desafío a los geólogos puente-continentalistas a que presentaran evidencia geológica de su teoría. Durante la Segunda Guerra Mundial se obtuvieron datos mineralógicos y geomagnéticos que apoyaban la teoría de la deriva continental. Sin embargo, no terminaba de aceptarse, debido principalmente a que no había un modelo sobre el mecanismo que hacía posible la deriva. Fue hasta fines de la década de los sesentas cuando se aceptó un mecanismo general que explicaba los principales rasgos tectónicos, como los cambios de posición de los continentes y la formación de océanos. Lo que se debate actualmente en la geología histórica son diferentes modelos y secuencias específicas de eventos.

Con la aceptación de la teoría sobre tectónica de placas, dejó de ser una desmesura imaginar grandes masas terrestres transportando biotas enteras por millares de kilómetros a lo largo de eras y periodos geológicos. La vicarianza afirma que las razas y especies surgen como resultado de episodios de vicariación, es decir, de la subdivisión de poblaciones originalmente continuas por causa del surgimiento de una barrera, y no como resultado de episodios aislados de dispersión (Croizat *et al.*, 1974; Nelson y Rosen, 1981). Dicho de otra forma, la vicarianza sostiene que la causa de la especiación alopátrida son fundamentalmente los cambios geológicos, más que la migración.

El otro suceso que influyó sobre el desarrollo de la biogeografía vicariancista fue el trabajo que realizó Léon Croizat (1894-1982). Croizat

se convirtió en el crítico más severo del enfoque dispersionista, si bien fue ignorado sistemáticamente por los líderes del neodarwinismo, como Simpson y Mayr. Croizat recibió su formación dentro del círculo de biólogos teóricos iniciado por Daniele Rosa, un especialista en anélidos del Museo de Turín. Fue discípulo de un alumno de Rosa aficionado a la herpetología, el conde Mario G. Peracca. La obra de Croizat puede considerarse como el reinicio de la discusión en la biogeografía histórica contemporánea (Chiba, 1987). Su enfoque heterodoxo influyó profundamente sobre la conceptualización actual de la biogeografía (Brundin, 1988). La panbiogeografía de Croizat comparte con la biogeografía de la vicarianza el principio de que la biota muestra áreas de distribución recurrentes, no explicables por dispersión aleatoria. Sin embargo, una diferencia fundamental entre estos dos enfoques es que el método panbiogeográfico no exige como requisito previo el análisis cladista de los taxones. Adiciones a la biogeografía de Croizat y aspectos sintéticos de la panbiogeografía pueden encontrarse en los trabajos de Crow *et al.* (1999) y Morrone (2000).

Croizat concibió a los patrones de distribución biótica como el resultado de la interacción entre dos procesos: el inmovilismo (vicarianza) y el movilismo (la dispersión). De estos dos, al primero lo considera de mucha mayor relevancia. Las barreras provocan vicarianza, que a su vez conduce a la especiación alopátrida. La desaparición de barreras permite la expansión de las áreas de distribución. Un tercer proceso, de menor importancia, son las dispersiones a gran distancia a través de barreras preexistentes, que también pueden conducir a especiación alopátrida.

Influido por las ideas originales de su coterráneo, el escultor turinés Medardo Rosso, Croizat rechazó el concepto de espacio absoluto. Para él, igual que para el escultor futurista, el espacio ya no se concibe más como la envoltura estática y pasiva de los objetos, sino que éstos confunden sus límites con el espacio que les rodea, formando objetos y espacios una unidad indisoluble. La disgregación de espacios y objetos resulta para Croizat una mera costumbre fuertemente arraigada en la cultura occidental. Por el contrario, el concepto de espacio relativo desvanece la dicotomía tajante entre ambiente y organismos. El espacio, el tiempo y la forma, son concebidos por Croizat ya no como categorías absolutas, sino en relación recíproca. Organismos y ambiente ya no son más entidades absolutas y divorciadas, sino un complejo de relaciones biogeográficas y ecológicas (Crow y Heads, 1988).

Si bien la panbiogeografía ha sido incluida dentro del enfoque cladista y vicariancista (v. gr. Nelson y Platnick, 1981; Briggs, 1991), los panbiogeógrafos neozelandeses actuales se han preocupado de deslindarla como un enfoque autónomo. Crow *et al.* (1999) reivindican a la panbiogeografía como un intento de reintroducir y dar énfasis a la dimensión geográfica o espacial dentro de la diversidad orgánica, para entender los procesos y patrones evolutivos. Bajo esta premisa, su meta es recuperar la importancia de los lugares y las localidades como sujetos directos de análisis de la indagación biogeográfica. Así, la panbiogeografía sostiene que el análisis espacial de las localidades resulta central para entender los procesos y patrones del cambio orgánico, pues no existe ningún proceso evolutivo que no se relacione de forma esencial con el lugar y tiempo particular en que ocurre.

Croizat desarrolló un método gráfico para representar los patrones de distribución. Con base en la revisión de una enorme cantidad de literatura que contenía datos sobre la ocurrencia de diversos tipos de organismos, construyó mapas de distribución sobre los que se marcaban líneas que conectaban las áreas de distribución de los subgrupos vicarios de un taxón particular. Tales líneas se conocen como 'tracks' o trazos individuales. La superposición de trazos individuales de distintos grupos forma trazos generales o estándar, que representan biotas ancestrales antes de haberse separado por cambios físicos o geológicos. Estas biotas compartirían historias comunes, tanto en tiempo como en espacio. El punto crucial es que Croizat encontró que había un número limitado de trazos generales, lo que significa que la distribución de los organismos no es al azar, sino de acuerdo con un patrón definido. Una vez delineados los trazos, es necesario orientarlos, es decir, determinar su dirección. Para ello, se pro-

pone para cada trazo una línea basal, dependiendo del océano particular, la base oceánica o el principal rasgo tectónico que cruce o circunscriba el trazo (para una revisión detallada, ver Craw, 1989; Llorente y Espinosa, 1991; Espinosa y Llorente, 1993; Craw *et al.*, 1999).

Ante el debate dispersionista-vicariancista, la panbiogeografía, en su versión actual, propone una serie de premisas propias, que distinguen a este enfoque tanto del dispersionismo como de la biogeografía vicariancista:

1. Los patrones de distribución constituyen la base empírica para el análisis biogeográfico.

2. Los patrones de distribución proporcionan la información para conocer dónde, cuándo y cómo evolucionaron los organismos.

3. Los componentes espaciales y temporales de los patrones de distribución pueden ser representados gráficamente.

4. Se pueden proponer hipótesis contrastables sobre las relaciones históricas entre la evolución de la distribución y la historia de la Tierra a partir de la correlación geográfica entre grafos de distribución y rasgos geológicos/geomórfológicos.

El método de la panbiogeografía implica cuatro conceptos centrales. El *trazo* es una línea dibujada sobre un mapa que conecta a las diferentes localidades o áreas de distribución de un taxón particular o de un grupo de taxones. La forma gráfica más sencilla de representar los trazos es mediante un árbol de tendido mínimo (*minimal spanning tree*), construido de tal forma que la suma de las longitudes que conectan todas las localidades sea la menor posible. Un *nodo* es un punto de intersección entre dos o más trazos y se interpretan como la representación gráfica de áreas compuestas, en donde se juntan diferentes historias geográficas y ecológicas (Craw *et al.*, 1999). Los *centros de masa* son áreas donde se presenta la máxima diversidad. En el enfoque dispersionista, las áreas de diversidad máxima fueron interpretadas como centros de origen. La panbiogeografía no los interpreta de la misma manera, sino que los usa para orientar o dar polaridad a los trazos. La polaridad de los trazos se orienta desde las localidades más próximas al centro de masa hacia las más distantes. Las *líneas de base* señalan la correlación espacial entre un trazo y algún rasgo geográfico o del paisaje, es decir, geológico o geomórfico, y permiten hacer correlaciones entre patrones distribucionales y patrones geológico/tectónicos, que a su vez sirven para elaborar hipótesis sobre relaciones históricas. Los trazos que comparten la misma línea de base se consideran como homologías biogeográficas, que al igual que las sinapomorfías del cladismo, indican una historia común. Las líneas de base representan el centro de origen espacio-temporal de un track, lo cual establece una diferencia importante con el enfoque de la biogeografía vicariancista, que niega cualquier concepto de centro de origen.

Consideraciones finales

...la obsolescencia es un destino que hay que desear fervientemente, no sea que la ciencia se estanque y fenezca...lo que es confortablemente familiar se convierte en una prisión del pensamiento.

S. J. Gould, 1999. *La vida maravillosa*.

A partir de que se estableció un esquema global de la distribución de las formas orgánicas sobre la superficie terrestre, emergió un patrón que ha atraído persistentemente la atención de los estudiosos de la geografía de la vida: las grandes disunciones de grupos relacionados. Los hiatos enormes que separan formas claramente vinculadas han canalizado el esfuerzo de generaciones enteras de biogeógrafos en busca de su explicación, desde Buffon, De Candolle, Sclater, Darwin, Wallace y Hooker, hasta Darlington, Simpson, Hennig, Croizat, Nelson y Platnick, entre otros.

El interés por el estudio de la distribución orgánica no empieza a partir de Darwin y Wallace como una consecuencia secundaria del surgimiento de la teoría de la descendencia con modificación, según una idea común propalada por los hagiógrafos darwinistas. El análisis histórico revela que la biogeografía empieza a conformarse siglos atrás, antes

de haber surgido siquiera una concepción transformista del mundo vivo, y que su campo de conocimiento se ha ido constituyendo a partir de una compleja mezcla de conjeturas y especulaciones, de hipótesis y abstracciones, así como de puntos de vista particulares influidos por observaciones cuidadosas y también por los prejuicios de clase. El interés por la distribución de la biota hunde sus raíces en la historia de las ideas, en el origen de los mitos.

Desde el siglo pasado surgieron dos tradiciones rivales en la biogeografía histórica: la vicariancista y la dispersionista. Si bien en el siglo pasado era más razonable pensar en grandes migraciones que en una fuerza capaz de mover continentes, de la cual no se tenía evidencia, o en grandes extensiones terrestres prehistóricas, ya en este siglo la aceptación de la teoría sobre tectónica de placas vino a cambiar radicalmente la perspectiva, aun cuando se continúe con ideas de un espacio absoluto.

Frente a la concepción dispersionista, que dominó alrededor de un siglo la investigación biogeográfica, y cuyo protocolo era investigar el centro de origen y la ruta de dispersión de grupos particulares, surgieron enfoques diferentes. La panbiogeografía y la biogeografía de la vicarianza se interesan más bien por descubrir y explicar patrones generales de distribución, más que historias particulares. Tal vez la profundización sobre las implicaciones de una concepción de un espacio relativo y el examen axiomático de sus consecuencias podrá hacer avanzar las fronteras y perspectivas de una nueva biogeografía.

Agradecimientos

Agradecemos la ayuda en la tipografía que nos brindaron Isabel Vargas y Jimena Castro. Las críticas y observaciones de Fabio González y Paulina Muñoz ayudaron a mejorar el borrador original. Los proyectos de DGAPA-UNAM IN-211397 y CONACYT 32002 fueron de apoyo para la elaboración de este trabajo. El Instituto de Ciencias Naturales de la Universidad Nacional de Colombia ayudó para la conclusión de la presente contribución, así como DGAPA, UNAM, por el apoyo para estar en Río de Janeiro donde se inició el presente trabajo, que originalmente fue publicado en la *Revista de la Academia Colombiana de Ciencias*.

Referencias

- Aldrovandi, U.** 1599-1603. *Ornithologiae hoc est de Avibus historia librixii*. Bolonia.
- Ball, I. R.** 1976. Nature and formulation of biogeographical hypotheses. *Syst. Zool.*, 24: 407-430.
- Briggs, J. C.** 1991. Historical biogeography: The pedagogical problem. *J. Biogeogr.*, 18: 3-6.
- Brundin, L. Z. K.** 1966. Transantarctic relationships and their significance, as evidenced by chironomid midges. *Kungl. Svensk. Vetenskap. Handl.*, 4(11): 1-472.
- Brundin, L. Z. K.** 1972. Phylogenetics and biogeography. *Syst. Zool.*, 21: 69-79.
- Brundin, L. Z. K.** 1988. Phylogenetic biogeography. En: A. A. Myers y P. S. Giller (eds.). *Analytical Biogeography*, p. 343-369. Chapman and Hall, Londres.
- Buch, L. von.** 1825. *Physikalische Beschreibung des Canarischen Inseln*. Berlín.
- Bueno, A. y J. Llorente.** 1991. El centro de origen en la biogeografía: Historia de un concepto: 1-33. En J. Llorente (ed.), *Historia de la biogeografía: centros de origen y vicarianza*. Servicios Editoriales. Fac. Ciencias, UNAM. México.
- Buffon, G. L.** 1749-1778. *Histoire naturelle*. París: Imprimerie Royale.
- Candolle, A.-P. de.** 1820. *Geographie botanique*. En: *Dictionnaire des Sciences Naturelles*, Vol. 18: 359-422.
- Chiba, H.** 1987. Systematics and panbiogeography. *Riv. Biol.- Biol. Forum*, 80(2): 230-234.

- Craw, R. C.** 1989. Quantitative panbiogeography: Introduction to methods. *New Zealand J. Zool.*, 16: 485-494.
- Craw, R. C., J. R. Grehan y M. J. Heads.** 1999. *Panbiogeography, tracking the history of life*. Oxford University Press. New York.
- Craw, R. C. y M. Heads.** 1988. Reading Croizat. *Riv. Biol.-Biol. Forum*, 81(4): 499-532.
- Craw, R. C. y P. Weston.** 1984. Panbiogeography: A progressive research program? *Syst. Zool.*, 40: 152-171.
- Croizat, L.** 1964. *Space, time, form: The biological synthesis*. Publicado por el autor. Caracas, Venezuela.
- Croizat, L.** 1982. Vicariance/Micariism, Panbiogeography, "Vicariance Biogeography", etc.: a clarification. *Syst. Zool.*, 31: 291-304.
- Croizat, L., G. Nelson y D. E. Rosen.** 1974. Centers of origin and related concepts. *Syst. Zool.*, 23: 265-287.
- Dana, J. D.** 1853. On the isothermal oceanic chart, illustrating the geographical distribution of marine animals. *Am. J. Sci. Arts*, (2) 16 (47): 153-167, 314-327.
- Darlington, P. J. Jr.** 1957. *Zoogeography: The geographical distribution of animals*. John Wiley & Sons, New York.
- Darwin, C.** 1859. *El origen de las especies* (versión en español de Ed. Porrúa, México, 1989).
- D'Acosta, J.** 1590. *Historia natural y moral de las Indias, en que se tratan de cosas notables del cielo, y elementos, metales, plantas y animales dellas y los ritos, y ceremonias, leyes y gobiernos, y guerras de los indios*. Juan de León, Sevilla.
- De Candolle, A. P.** 1820. *Geographie botanique*, p. 359-436 en: Levrault, F. C. (ed.). *Dictionnaire des Sciences Naturelles* 19. Levrault, París.
- Escoto, J.** 1996. *División de la naturaleza (Periphyseon)*. Obras Maestras del Milenio. Planeta De-Agostini.
- Espinosa, D. N. y J. Llorente.** 1993. *Fundamentos de Biogeografías Filogenéticas*. UNAM-CONABIO, México.
- Fichman, M.** 1977. Wallace: Zoogeography and the problem of land bridges. *J. Hist. Biol.*, 10 (1): 45-63.
- George, W.** 1969. *Animals and maps*. Londres.
- Gerbi, A.** 1992. *La naturaleza de las Indias Nuevas. De Cristóbal Colón a González Fernández de Oviedo*. Fondo de Cultura Económica. México.
- Goss, J.** 1990. *The Mapping of North America: Three centuries of map-making 1500-1860*. The Wellfleet Press, New Jersey.
- Gould, S. J.** 1999. *La vida maravillosa*. Ed. Crítica. Barcelona.
- Halffter, G.** 1976. Distribución de los insectos en la zona de transición mexicana. Relaciones con la entomofauna de Norteamérica. *Folia Entomol. Mex.*, 35: 1-64.
- Hooker, J. D.** 1844-60. *The botany of the Antarctic Voyage of H. M. Discovery Ships Erebus and Terror in the years 1839-1843. I. Flora Antarctica* (1844-47), Londres.
- Humboldt, A. von.** 1805. *Essai sur la géographie des plantes; accompagné d'un tableau physique des régions équinoxiales*. París.
- Humphries, C. y L. Parenti.** 1986. *Cladistic biogeography*. Clarendon Press. Oxford
- Hutchins, R. M. (ed.)**. 1952. Augustine, p. x + 698. En: *Great Books of the Western World*, vol. 18. Chicago, Londres, Toronto y Ginebra, Encyclopaedia Britannica Inc.
- Jonstonus, J.** 1657. *Historia Naturalis*. Francofurti ad Moenum.
- Kircher, A.** 1657. *Arca Noë in tres libros digesta*. Amsterdam.
- Linnaeus, C.** 1735. *Systema Naturae, sive Regna tria Naturae systematice proposita per classes, Ordines, Genera & Species*. Lugduni Batavorum (Leiden).
- Linnaeus, C.** 1744. *Oratio de telluris habitabilis incremento*. Lugduni Batavorum (Leiden).
- Llorente, J.** 1990. *La búsqueda del método natural*. Col. La Ciencia desde México 95. (SEP-CONACYT-UNAM). Fondo de Cultura Económica.
- Llorente, J. y D. Espinosa.** 1991. Una síntesis de las controversias en la biogeografía histórica contemporánea. *Ciencias*, 42(3): 295-312.
- Lyell, C.** 1833. *Principles of Geology*. Vol. II. Londres.
- Marcgrave, J.** 1648. *Historiae rerum naturalium Brasiliae... In Piso, G. Historia naturalis Brasiliae...*. Amstelodami: Francisco Hackium, Leiden: Elzevirium.
- Martínez, H.** 1606. *Repertorio de los tiempos e Historia Natural de Nueva España*.
- Matthew, W.** 1915. Climate and evolution. *Ann. New York Acad. Sci.*, 24: 171-318.
- Morrone, J. J.** 2000. Entre el escamio y el encomio: León Croizat y la panbiogeografía. *Interciencia*, 25(1): 41-47.
- Nebenzahl, K.** 1990. *Atlas of Columbus and the Great Discoveries*. Rand McNally, Chicago.
- Nelson, G.** 1978. From Candolle to Croizat: Comments on the history of biogeography. *J. Hist. Biol.*, 11: 293-329.
- Nelson, G. y N. Platnick.** 1981. *Systematics and Biogeography: Cladistics and Vicariance*. Columbia University Press, New York.
- Nelson, G. y N. Platnick.** 1984. *Biogeography*. Oxford/Carolina Biology Readers Series (J. J. Head, ed.). Carolina Biological Supply Co. Burlington, North Carolina. 16 p.
- Nelson, G. y D. E. Rosen (eds.)**. 1981. *Vicariance biogeography: a critique*. Columbia University Press, New York.
- Papavero, N. y J. M. Abe.** 1992. Funciones que preservan orden y categorías lineales. *Publ. Espec. Mus. Zool.*, Coordinación de Servicios Editoriales, Fac. Ciencias, UNAM, 5: 39-74.
- Papavero, N., D. M. Teixeira y J. Llorente-Bousquets.** 1997. *História da Biogeografia no Período Pré-Évolutivo*. Ed. Pléiade, FAPESP, São Paulo, Brazil. 258 p.
- Papavero, N., D. M. Teixeira, J. Llorente-Bousquets y A. Bueno.** 2000. *Historia de la Biogeografía. Volumen I: el Período Preevolutivo*. Fondo de Cultura Económica (Remitido)
- Portinaro, P y F. Knirsch.** 1987. *The Cartography of North America 1500-1800*. Crescent Books, New York.
- Raleigh, W.** 1614. *History of the world*. Londres.
- Randles, W. G. L.** 1990. *De la tierra plana al globo terrestre*. Fondo de Cultura Económica, México.
- Reig, O. A.** 1962. Las integraciones cenogénicas en el desarrollo de la fauna de vertebrados tetrápodos de América del Sur. *Ameghiniana*, 8: 131-140.
- Richardson, L. A.** 1981. Biogeography and the genesis of Darwin's ideas on transmutation. *J. Hist. Biol.*, 14(1): 1-41.
- Rudwick, M. J. S.** 1972. *The meaning of fossils*. Macdonald, Londres.
- Sánchez, H., O. y G. López.** 1988. A theoretical analysis of some indices of similarity as applied to biogeography. *Folia Ent. Mex.*, 75: 119-145.
- Sclater, P. L.** 1858. On general geographical distribution of the members of class Aves. *J. Linn. Soc. Zool.*, 2: 130-145.
- Schmarda, L. K.** 1853. *Die geographische Verbreitung der Thiere*. 3 Vols. Wien: Carl Gerold & Sohn.
- Simpson, G. G.** 1965. *The geography of evolution*. Chilton, Philadelphia.
- Swainson, W.** 1835. *A treatise on the geography and classification of animals*. Longman, Orme, Green & Longman. Paternoster Row and Taylor, Upper Tower, Londres.
- Thom, R.** 1995. *Parábolas y Catástrofes: entrevista sobre matemática, ciencia y filosofía*. Metatemas 11. Tusquets Editores. Barcelona.
- Wallace, A. R.** 1857. On the natural history of the Aru Islands. *Ann. Mag. nat. Hist.* (2)20 (Suppl.): 473-485.
- Wallace, A. R.** 1858. Note on the theory of permanent and geographical varieties. *Zoologist*, 1858: 5887-5888.
- Wallace, A. R.** 1876. *The geographical distribution of animals*. MacMillan and Co., Londres.
- Wallace, A. R.** 1997 (1890). *Archipiélago Malayo*. Colección Cien. Consejo Nacional para la Cultura y las Artes. México.
- Wegener, A.** 1915. *Die Entstehung der Kontinente und Ozeane*. Vieweg, Braunschweig.
- Wiley, E. O.** 1988. Parsimony analysis and vicariance biogeography. *Syst. Zool.*, 4: 665-679.
- Wollaston, T. V.** 1856. *On the variation of species*. John Van Voorst, Londres.
- Zimmermann, E.** 1777. *Specimen Zoologiae geographicae Quadrupedum domicilia et migrationes sistens*. Lugduni Batavorum, Leiden.

corteza suprayacentes, hasta formar un conducto por el cual el magma se pone en contacto con la superficie y se inicia un proceso continuo de producción de nueva corteza. Este proceso permite la formación de estructuras regionales, que actúan como límites de los fragmentos de litosfera (placas) y que se diferencian por la dinámica que cada una presenta. A continuación se detallan los límites entre placas.

Dorsales oceánicas. Las dorsales oceánicas son cordilleras submarinas grandes, formadas a partir del enfriamiento de roca fundida al ponerse en contacto directo con las aguas del océano. El magma enfriado en estas zonas ha tenido un proceso de diferenciación leve, permitiendo la abundancia de minerales ricos en elementos ferromagnesianos, por lo que la densidad de las rocas formadas en estas regiones es superior a la de las rocas formadas por procesos de sedimentación o intrusión en zonas continentales. La sucesiva intrusión y enfriamiento de estas rocas permite formar el zócalo marino, que se ha denominado corteza oceánica. La continua generación de corteza oceánica en las dorsales ha permitido separar de manera continua bloques continentales cuya densidad promedio es menor a la de la corteza oceánica (Fig. 2).

Zonas de subducción. Debido a la expansión de los fondos marinos, en la corteza terrestre se han formado zonas en las cuales las rocas de la corteza oceánica convergen con otras placas de corteza

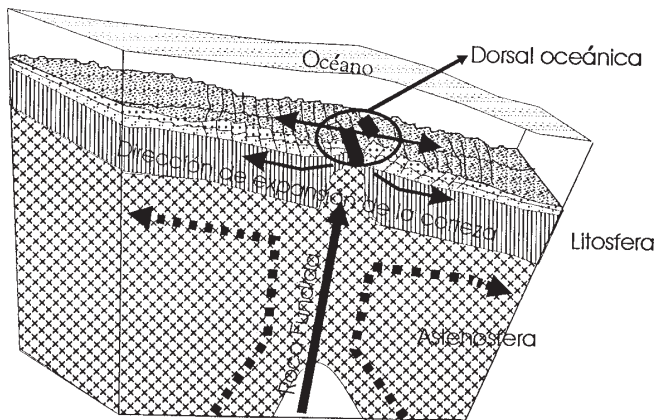


Fig. 2. Proceso de generación de nueva corteza oceánica en una dorsal.

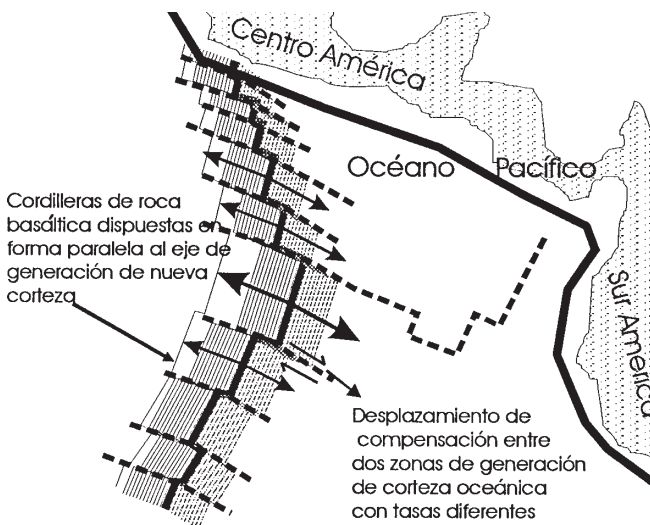


Fig. 4. Ejemplo de desplazamiento por fallas transformantes.

oceánica o continental. Esta colisión provoca la inmersión bajo la placa de menor densidad de la placa de mayor densidad, fenómeno que se ha denominado subducción (Fig. 3). Durante el proceso de subducción, grandes cantidades de sedimentos depositados en fondos marinos son atrapados con importantes volúmenes de agua y llevados al manto a presiones y temperaturas altas. El aumento de presión y temperatura causan la fusión parcial de corteza oceánica y total de los sedimentos, causa de la formación de sendos arcos volcánicos en la placa subducida.

Fallas transformantes. Dado que las tasas de expansión de los fondos oceánicos en las dorsales no son iguales a lo largo de las mismas, se desarrollan grandes fracturas perpendiculares a ellas, que compensan la diferencia de desplazamientos entre bloques de corteza oceánica, mediante desplazamientos laterales. Estas fallas disgregan su desplazamiento en sistemas de fallas menores, evitando que el desplazamiento se transmita por toda la esfera terrestre (Fig. 4).

Zonas de colisión. En el proceso de convergencia de placas, las densidades de dos de ellas pueden ser similares, causando grandes cinturones de fallamiento y plegamiento, lo cual genera el levantamiento de importantes cordilleras. Estas zonas de colisión evolucionan a cinturones de deformación intensa que se han denominado orógenos, los cuales son registros históricos de colisiones ocurridas en diferentes periodos del tiempo geológico (Fig. 5).

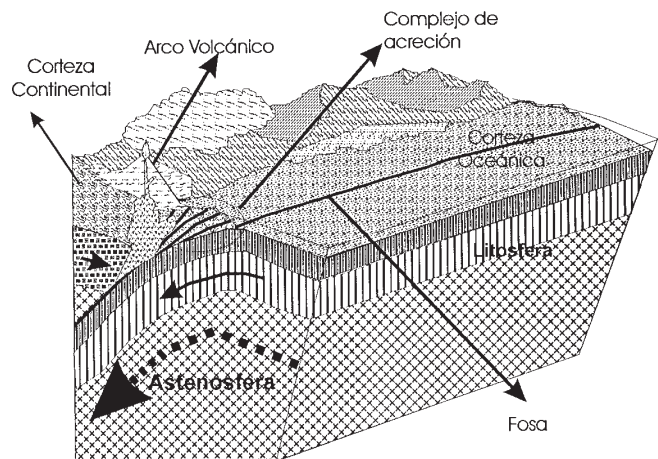


Fig. 3. Proceso de subducción debido a convergencia de placas oceánicas y continentales.

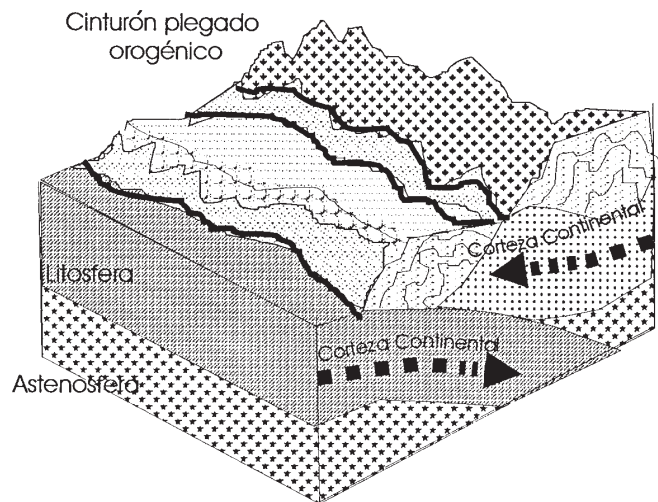


Fig. 5. Zona de colisión entre dos placas continentales.

Estos grandes límites de placas en su interacción continua forman estructuras menores, tales como fallas y pliegues. La disposición y arreglo de estas estructuras configuran estilos estructurales dependiendo de la dirección en que los esfuerzos producidos por los movimientos relativos de las placas se contraoponga. Algunos de los procesos de deformación en la corteza asociados a la interacción de placas se describen enseguida.

Compresión. Ocurre cuando una placa se desplaza en sentido convergente a la otra, formando una cupla de esfuerzos convergente. Las estructuras características de este ambiente tectónico son fallas inversas y plegamientos (Fig. 6).

Extensión. Ocurre cuando una placa se desplaza en sentido divergente con respecto a la otra. Este movimiento relativo de placas permite una cupla de esfuerzos opuesta entre sí, desarrollando estructuras limitadas por fallas normales en bloques levantados ('hors') y hundidos ('graben'), en arreglos que regionalmente se han denominado 'rift' (Fig. 7).

Transtensión. Este estilo estructural presenta la interacción de dos placas que divergen entre sí con una componente de rumbo, por lo que la cupla de esfuerzos desarrollada deforma a la corteza en arreglos de cuencas de rift a manera de 'echelón', producto de la transferencia de desplazamiento entre los bloques involucrados. Las fallas normales que limitan cuencas sedimentarias son características (Fig. 8).

Transpresión: En un proceso opuesto al de la transtensión, la cupla de esfuerzos producida ocasiona arreglos de fallas inversas y pliegues en 'echelón' (Fig. 9).

No solo los elementos tectónicos han modelado la corteza terrestre. El mar ha tenido gran trascendencia dados sus cíclicas variaciones eustáticas, variaciones que han permitido la inundación o exposición de sendas zonas continentales. Los principales fenómenos asociados con las variaciones en el nivel del mar son transgresión y regresión.

Transgresión. Fenómeno en el cual los ambientes de deposición marinos progresan sobre el continente (Fig. 10).

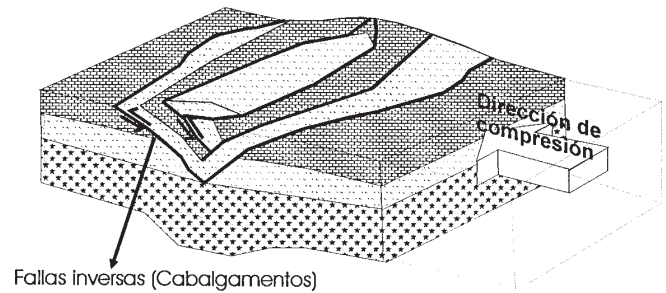
Regresión. Fenómeno en el cual los ambientes continentales progresan sobre zonas previamente cubiertas por el mar (Fig. 10).

Definición de unidades geotectónicas

Utilizaremos el término unidad geotectónica en el sentido de entidades geológicas con características litológicas, estructurales y evolutivas diferentes. Así, podemos considerar que la región comprendida por América Central, del Sur y el Caribe está constituida por cuatro unidades geotectónicas mayores (Fig. 11).

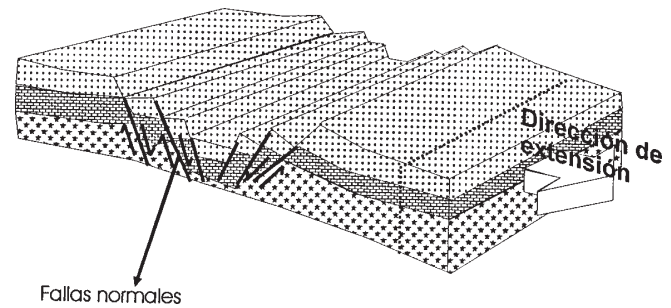
Cratones. La palabra cratón proviene del griego 'kratos', que significa sólido. Esta unidad se compone de rocas formadas durante el Arqueano y Proterozoico (de 4,000 a 540 millones de años). El modelo geotectónico para esta región evidencia procesos de subducción de placas litosféricas oceánicas, con la formación de arcos magmáticos sucesivos, y la posterior acreción a masas continentales adyacentes, como las ocurridas durante las orogénias Orinoquense y Caririana, producto del acercamiento entre América del Norte y Sudáfrica (Ingeominas, 1988).

Dado que los procesos de acumulación, intrusión, acreción, metamorfismo y ruptura ocurrieron en periodos en los cuales las condiciones exógenas no eran como las actuales, se dieron fenómenos de acumulación extensa de minerales como oro, hierro, tierras raras, etc. Durante el fanerozoico, los bordes de los cratones fueron cubiertos por sedimentos plegados, fracturados y acrecionados por otras placas.



Fallas inversas (Cabalgamientos)

Fig. 6. Estilos de deformación compresionales.



Fallas normales

Fig. 7. Estilos de deformación extensionales.

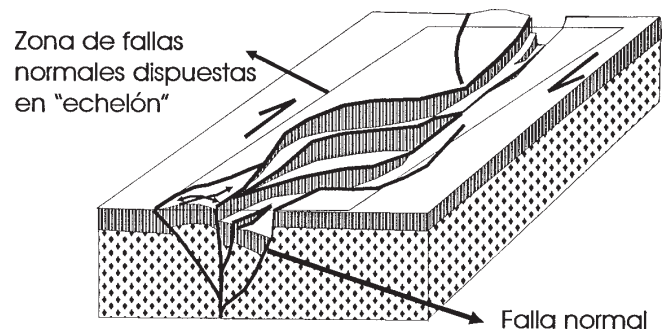


Fig. 8. Estilos estructural de transtensión.



Fig. 9. Estilo estructural de transpresión.

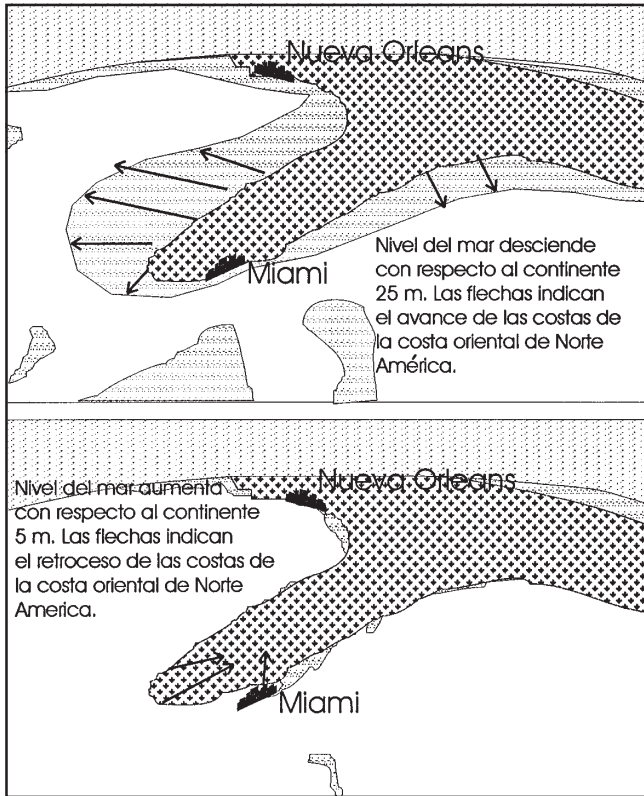


Fig. 10. Ejemplo de transgresión marina.

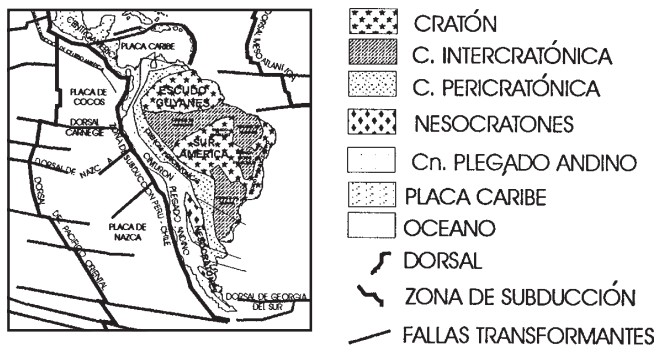


Fig. 11. Grandes unidades geotectónicas de América Central, del Sur y el Caribe.

A finales del precámbrico, faunas de trilobites se establecen en los márgenes de los cratones, lo que explica la afinidad paleontológica entre el escudo Amazónico, Laurentia oriental y Báltica-Acado, faunas que comienzan su diferenciación en el ordovícico. Como regiones cratónicas podemos considerar: (a) escudo Guyanés, (b) escudo Brasileño, y (c) escudo Brasileño Costero u Oriental.

Cuencas intercratónicas. Son regiones desarrolladas gracias a la separación de los cratones entre sí por acción de fuerzas endógenas, tales como la acumulación de calor en el manto, que permiten la ruptura de la corteza continental y la separación de grandes bloques, permitiendo la formación de grandes valles controlados por fallas normales y desarrollando estructuras denominadas 'graben' y 'hors'. Un sistema completo de 'graben' y 'hors' desarrollan estructuras regionales denominadas 'rift'. Las cuencas intracratónicas son regiones relativamente estables, con relieves que tienden a ser negativos o de muy baja pendiente y unidades geológicamente poco deformadas. El inicio de estas estructuras basado en el registro estratigráfico de las unidades encontradas en estas cuencas, da cuenta de su desarrollo desde el cámbrico, siendo aún activa su

presencia. Las principales cuencas intracratónicas son: (a) Amazonia, (b) Paranaíba, (c) San Francisco y (d) Paraná.

Cuencas pericratónicas, nesocratones y cinturón plegado andino. Se han agrupado estos grandes elementos dado el comportamiento similar que guardaron entre sí durante el periodo comprendido entre el jurásico y el reciente, pese a tener procesos de formación diferentes. A continuación se resumen los procesos que originaron estas subunidades.

Cuencas pericratónicas. Son cuencas adyacentes a los grandes cratones, en las cuales se desarrolló una importante fase de sedimentación desde el precámbrico hasta el reciente, con sucesivas fases de erosión y depositación. Son el resultado de importantes avances marinos sobre el borde occidental de los cratones. Durante el paleozoico inferior, en la cuenca pericratónica se desarrollaron ambientes marinos de plataforma dominada por mareas, hasta el periodo silúrico, en el cual se registra una colisión entre América del Sur y del Norte, que origina la formación de importantes complejos polimetamórficos en América del Sur (Ingeominas, 1988). Durante el paleozoico superior, la cuenca pericratónica registró niveles del mar bajos hasta principios del jurásico, niveles probablemente debidos a cambios eustáticos globales (megaciclo de Absaroca) (Haq *et al.*, 1987).

Nesocratones. Durante el paleozoico y mesozoico, procesos de fracturamiento de los cratones formaron macizos grandes, de origen similar pero desplazados por efectos tectónicos regionales ocurridos durante el mesozoico.

Cinturón plegado andino. Los bordes occidental y norte de los cratones han pasado por procesos de acreción y deformación gracias a las colisiones con otros cratones y fragmentos de corteza oceánica, que se han adosado en diferentes periodos de tiempo. Estos procesos han generado el actual cinturón plegado andino desde el cámbrico hasta el reciente, gracias a los procesos de subducción regional. En el paleozoico inferior, el actual cinturón plegado andino fue una zona dominada por ambientes de depositación de plataforma con influencia de mareas, condiciones que se mantuvieron estables hasta el periodo silúrico, en el cual por efectos del acercamiento de América del Norte a América del Sur, se produce una importante orogenia con el desarrollo de un fuerte metamorfismo regional, la formación de un arco de islas al occidente (América del Norte) y un arco plutónico en la zona pericratónica (Ingeominas, 1988).

Durante el paleozoico superior se registran ambientes de depósito continentales, con una progresiva influencia marina cada vez menos somera. Estas condiciones permitieron que abundantes faunas de crinoideos y trilobites tuvieran su hogar en las cuencas pericratónicas, encontrándose una importante afinidad entre las faunas presentes en América del Sur y del Norte.

Producto del desarrollo de la subducción al occidente del cratón y cuencas pericratónicas, las rocas sedimentarias y restos de cortezas continentales acrecionadas hasta el silúrico, son intruidas por cuerpos que permitieron vulcanismos andesíticos y riolíticos de norte a sur del margen occidental de América del Sur y del Norte durante el triásico y jurásico, y rocas con metamorfismo de alta y baja presión, y alta y baja temperatura adyacentes entre sí (cinturones pareados) (Ingeominas, 1988). Mientras tanto, importantes procesos de sedimentación clástica y química se dan lugar en Perú, Ecuador, Chile y Argentina, con abundantes contenidos de materia orgánica que servirán como generadoras de hidrocarburos en sedimentos siliciclásticos durante el cretácico y el paleógeno (Garmezy *et al.*, 1997).

Placa Caribe. Esta unidad geotectónica inicia su desarrollo en el cretácico superior, como producto del avance de la corteza oceánica hacia el noreste y este, deformando durante el paleógeno y neógeno el

noroeste de América del Sur, desarrollando sendos arcos volcánicos de islas al occidente de Pangea, producto de la subducción de la placa de Farallones bajo América del Sur. Una fractura de la placa de Farallones permite formar las placas de Nazca, Cocos y Caribe. El avance de la placa Caribe hacia el oriente origina la formación de un arco volcánico al oriente como producto del proceso de subducción y fusión parcial, que sufre bajo ella la corteza oceánica formada en la mesodorsal atlántica durante el jurásico.

Evolución tectónica de América Central, del Sur y el Caribe

A continuación se explicarán en orden cronológico los principales eventos geológicos ocurridos desde el jurásico hasta el reciente en la conformación de América Central, del Sur y el Caribe.

Jurásico. El periodo jurásico muestra el inicio en la evolución de la corteza terrestre que nos permite tener la actual configuración de los continentes, pues es durante esta época que el gran continente de Pangea inicia su proceso de separación continental (Figs. 12 y 13).

Los actuales continentes de América y África se encontraban formando el supercontinente de Pangea, el cual comienza su separación con América del Norte de América del Sur y África. Ésta estuvo acompañada de fallas transformantes con importantes zonas de deformación como la zona de fractura de Romanche (Golonka *et al.*, 1998). Aportes grandes de material erodado de los cratones suramericano y africano fueron transportados por ríos hacia el norte, en condiciones de gran aridez, que permitieron la acumulación de importantes secuencias de sedimentos rojos y evaporitas, en cuencas limitadas por fallas normales de 'borde de rift'. A mediados del jurásico se registra el inicio de la separación de África y América del Sur, formando la depresión Afrobrasileña (Figueiredo *et al.*, 1994).

Al occidente de Pangea se desarrolla una importante plataforma interna compuesta de carbonatos y brechas volcánicas, cubiertos por sedimentos marinos producto de transgresiones de occidente a oriente. Gracias a la separación de América del Norte y posteriormente de América del Sur con respecto a África, tiene lugar un proceso de subducción al occidente de América del Sur y del Norte, produciendo un proceso de vulcanismo importante que formó arcos magmáticos grandes y sedimentación continental hasta transicional marina con influencia volcánica (Ingeominas, 1988).

Adyacente al margen occidental de América del Sur tiene lugar una importante sedimentación de plataforma pasiva, con espesores grandes de evaporitas (ambientes de sabka), producto de la formación de grandes sistemas de 'rift' asociados a subsidencia termal (Chuchla *et al.*, 1997) y la extrusión de cuerpos basálticos hasta andesíticos. Asociada a la separación de América del Norte y del Sur está la rotación y desplazamiento del bloque Yucatán, permitiendo la configuración de una cuenca de 'rift' limitadas al occidente por el golfo de México y Yucatán y al oriente por el norte de América del Sur, estructura que en el cretácico superior dará origen a la placa del Protocaribe.

A finales del jurásico, se presenta un cese de la actividad del arco magmático acompañado por la extensión de la cuenca de 'back arc'. Se considera probable una migración del arco hacia el occidente, permitiendo la acreción de una porción al occidente del bloque autóctono (Villamil y Pindell, 1998). En las cuencas pericratónicas tiene lugar la formación de calizas a la base y actividad volcánica submarina, en secuencias de sedimentación continuas en Chile y la Argentina e interrumpida parcialmente en el norte de América del Sur, registrando transgresiones en Chile y la Patagonia. En estos ambientes se establecieron faunas de cefalópodos del género *Arielites* al norte de América del Sur y dinosaurios al sur. Globalmente se evidencia una máxima inundación dentro de un megaciclo denominado Zuni durante el kimeridgiano, ciclo que termina en el aptiano con un descenso relativo del nivel del mar (Haq *et al.*, 1987).

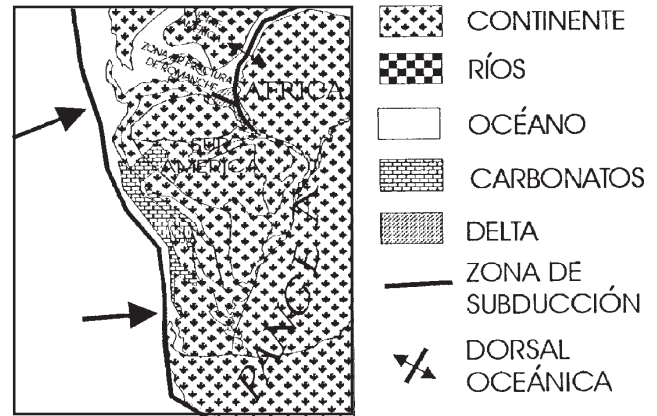


Fig. 12. Reconstrucción paleogeográfica para principios del jurásico (hace 180 m. a.).

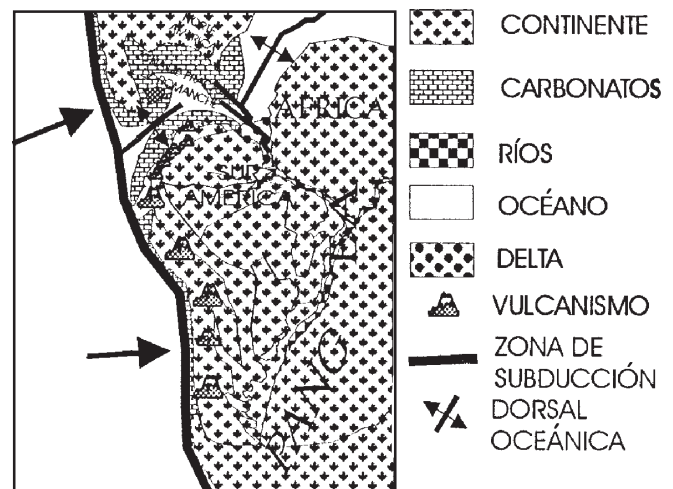


Fig. 13. Reconstrucción paleogeográfica para fines del jurásico (hace 150 m. a.).

Cretácico. Durante el periodo cretácico, la secuencia de eventos tectónicos globales iniciados desde el jurásico tiene su máxima expresión, incidiendo en la distribución y variación de los animales de la época, formación de grandes mares interiores y acumulación de rocas de importancia por su generación posterior de hidrocarburos. Durante el cretácico la separación de los grandes cratones de América del Sur y África continúa, siendo importante la actividad tectónica en el occidente de el cratón Guyanés. El periodo cretácico se divide en dos épocas principales, que describiremos a continuación.

Durante el cretácico inferior hay importantes acumulaciones de sedimentos evaporíticos y calcáreos con fenómenos de dolomitización ocurren en Perú y el norte de Chile, probablemente asociados a importantes procesos de intrusión que aumentaron los gradientes geotérmicos y aumentaron los gradientes de precipitación de las aguas marinas. En la Patagonia se desarrollan importantes faunas de saurios.

Las condiciones de aparente inactividad en el margen continental occidental del cratón Sudamericano se ven interrumpidos por movimientos tectónicos que desplazan todo el sistema de cratón y cuencas pericratónicas hacia el occidente, permitiendo la deformación de la parte occidental del cinturón continental, iniciándose el levantamiento de la cordillera principal argentina, cordillera Central de Colombia y Real de Ecuador (Fig. 14). Producto de este proceso, se forman gran cantidad de cuencas Internas al oriente de las protocordilleras. Niveles regionales de ceniza volcánica depositada en fondos marinos evidencian una importante actividad volcánica (Harrington, 1962).

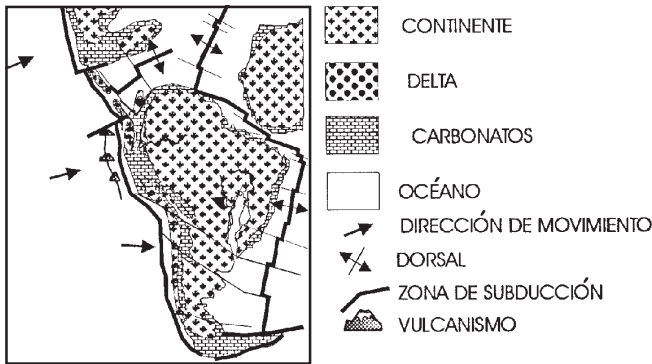


Fig. 14. Reconstrucción paleogeográfica para fines del cretácico superior (hace 100 m.a.).

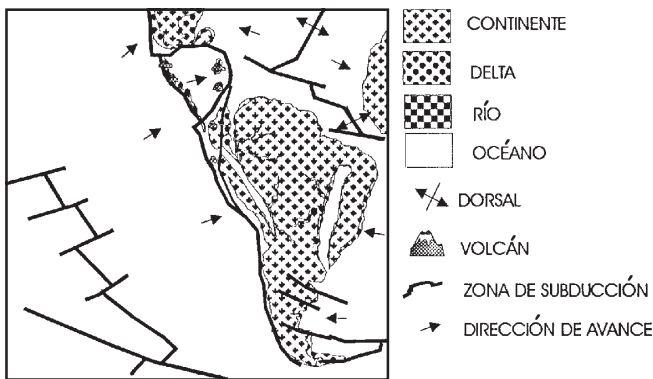


Fig. 15. Reconstrucción paleogeográfica para fines del cretácico superior (hace 69 m.a.).

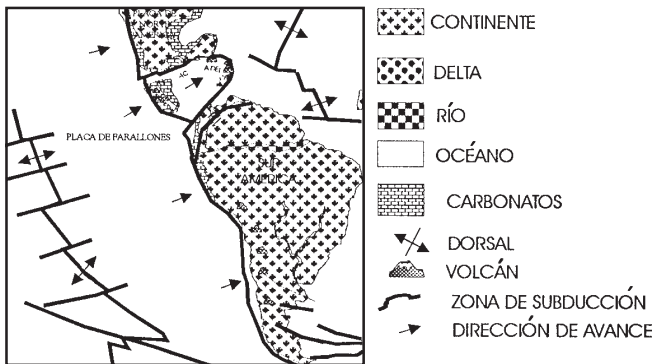


Fig. 16. Reconstrucción paleogeográfica para el paleógeno (hace 50 m.a.).

El norte de América del Sur (Venezuela) se comporta como un margen pasivo mientras la placa Caribe y el occidente colombiano colisionan en dirección oeste a este (Villamil y Pindell, 1998). Las cuencas intercratónicas en América del Sur son rellenadas con sedimentos depositados en ambientes continentales, ambientes en los cuales proliferaron faunas de dinosaurios en Uruguay y el sur de Brasil (Harrington, 1962).

Como respuesta a la expansión mesoocéanica del Atlántico, un importante proceso de subducción se genera al occidente de América del Sur y del Norte, separa definitivamente África y América del Sur de América del Norte, y desplaza a América del Norte hacia el occidente, producto de fallas transformantes. Al occidente de América del Sur se produce un importante arco de islas de origen volcánico. La continua subducción y el acercamiento de grandes mesetas submarinas de basaltos y arcos de islas de occidente a oriente contra la placa Sudamericana, causan una migración de la zona de subducción hacia el occidente, permitiendo así la acreción de algunos terrenos rocosos de composición

ofiolítica; el emplazamiento de extensos cuerpos de esquistos azules. Una importante sedimentación marina transicional con desarrollo de carbonatos ocurre al oriente de este arco de islas, como producto de la progresiva inundación marina desde el norte hacia el sur bordeando el cratón Guyanés.

Durante el cretácico superior, el cinturón plegado andino y la placa de Farallones inician un proceso de colisión que se traduce en el inicio de la deformación preandina. La placa Caribe inicia su delimitación de las placas de América del Norte y del Sur. En este proceso de delimitación entre la placa Caribe y cese de la fase sin 'rift' del margen occidental de la placa Sudamericana, se forman extensas plataformas con bajos aportes de sedimentos siliciclásticos y elevada productividad de materia orgánica. Un proceso de estratificación de la columna de agua dio condiciones de baja circulación oceánica causando eventos regionales de extinción de faunas marinas como producto de escasos contenidos de oxígeno (Villamil y Pindell, 1998). Producto de la extrema densidad de las masas de agua superiores con respecto a las aguas profundas, sendos procesos de surgencia oceánica permitieron la acumulación de grandes yacimientos de fosforitas. Se suman a estos eventos, el progresivo avance del mar sobre las regiones pericratónicas, como producto de un evento de máxima inundación marina (megació de Zuni, cenomaniaco-turoniano), formando importantes rocas generadoras de hidrocarburos (Chuchla *et al.*, 1997) (Fig. 15).

La continua expansión del fondo oceánico en la mesodorsal del Atlántico ocasiona una fuerte convergencia entre la placa Caribe y el cinturón plegado andino, desarrollando el emplazamiento de napas en el límite norte del cratón Guyanés, y como producto de la subducción, la extensión del arco magmático hacia el norte, generando el arco magmático de Jamaica, Cuba, La Española, Puerto Rico y occidente de Colombia (Villamil y Pindell, 1998).

Paleógeno. El inicio de este periodo está asociado con un gran evento mundial, como es la extinción de las faunas de saurios y cefalópodos de finales del cretácico. Se han elaborado hipótesis diferentes para explicar la extinción de animales tan fantásticos, desde impactos de grandes meteoritos hasta eventos de vulcanismo regionales, fenómenos que cambiaron las condiciones climáticas del mundo mesozoico y aseguraron la existencia y predominio de los mamíferos sobre los reptiles. Desde el punto de vista tectónico, durante este periodo se muestran relaciones complejas entre las diferentes placas, que inician la fase de deformación preandina y la placa Caribe se configura para su desarrollo final en el neógeno. En el cinturón plegado andino se desarrollan cuencas de antepaís sobreimpuestas a las secuencias desarrolladas durante el cretácico en márgenes pasivos del norte de América del Sur y el inicio de fallas de rumbo ('strike slip'), gracias a la compresión/transpresión que se lleva a cabo al occidente de Venezuela y norte de Colombia, y que continua hasta la actualidad probablemente como resultado del desplazamiento relativo de la placa Caribe con respecto a América del Sur (Erlich y Barret, 1992) (Fig. 16).

En este periodo, en el cinturón plegado andino predomina la depositación clástica de grano fino, que gradualmente pasa a grano muy grueso en el inicio del paleógeno, producto del desarrollo de extensos sistemas deltaicos en el norte de América del Sur, que resultó de la erosión de sedimentos expuestos de la plataforma cretácea, variando hacia finales del paleógeno a ambientes de ríos desde anastomosados hasta trenzados. Gracias a la intensa interacción entre las placas de farallones y América del Sur, y la disminución en la separación entre América del Norte y del Sur (Chuchla *et al.*, 1997), el cinturón plegado andino inicia una fase de deformación leve, permitiendo el levantamiento de la cordillera central de Colombia y la Cordillera de la Costa al sur (Argentina). La máxima inundación global ocurrida durante el cretácico se ve perturbada por una regresión forzada y un importante descenso relativo del nivel del mar, desarrollando gran discordancia regional en el eoceno.

En el cratón Guyanés se desarrollan depósitos de areniscas de grano grueso, intercalados con calcarenitas y calciruditas depositados en am-

bientes de abanicos de delta. Hacia el norte se encuentran secuencias progradacionales de ambientes de talud continental, fallas de crecimiento y formación de anticlinales asociados a fallas normales (Zalan *et al.*, 1985). En las cuencas pericratónicas se observa la transición de sedimentos marinos someros a continentales. Los márgenes norte y sur de América del Sur y bordes de cuencas intercratónicas presentan sedimentos marinos, como producto de avances marinos y deformaciones asociadas a la respuesta del cratón ante el empuje de las placas Caribe y Farallones, causando la emersión inicial de cordilleras y su erosión (Harrington, 1962). Restos de mamíferos de esta edad se encuentran al oriente del Brasil. Una importante actividad volcánica se presenta entre Chile y la Argentina.

Al oriente de la placa Caribe ocurre una importante acumulación de sedimentos marinos a transicionales, cuya proveniencia es del noroccidente del cratón Guayanés. La colisión oblicua de terrenos alóctonos del Caribe e importantes movimientos de separación entre las placas de América del Sur, África Europa y el Caribe permite formar una inmensa napa, aportando materiales detríticos en la cuenca adyacente. La colisión provoca el levantamiento de la Cordillera Occidental Colombiana y el inicio del levantamiento de los Andes de Mérida (Pindell *et al.*, 1998). Este evento marca el inicio de la orogénia andina, acrecentándose la actividad volcánica.

Paleógeno-neógeno. El límite de estos dos periodos presenta importantes eventos en la evolución estructural de América Central, del Sur y el Caribe. El cinturón plegado andino sufre el inicio de la orogénia andina de forma diacrónica de occidente a oriente, causada por la colisión oblicua entre las placas Sudamericana y Caribe, que produce una tectónica transpresional con estructuras que involucran el basamento ígneo metamórfico y deforman la cobertura sedimentaria, con inversión en el movimiento relativo de fallas que actuaron con componente normal durante el triásico, jurásico y cretácico, a inversa en este periodo. Estas condiciones tectónicas marcan la finalización de la sedimentación en una plataforma pasiva y el inicio del desarrollo de ambientes transicionales a continentales (Chuchla *et al.*, 1997), con eventos de inundación globales que cubrieron las cuencas pericratónicas (Haq *et al.*, 1987) (Fig. 17).

La placa Caribe continúa su desplazamiento al norte del cratón Guayanés, desarrollando complejos prismas acrecentivos al oriente de la placa Caribe y napas en su límite sur con el cratón, iniciándose el levantamiento de los Andes de Mérida en Venezuela (Pindell *et al.*, 1998). El límite norte de la placa del Caribe se define con la formación del 'Caiman trough' al sur de Cuba, separando la plataforma de las Bahamas de las Antillas Mayores y Menores.

Neógeno. Durante el periodo neógeno, el cinturón plegado andino sufre su máxima deformación, ya que los sedimentos que colmataron las cuencas formadas durante el paleógeno, sufren procesos de plegamiento

y fallamiento, con direcciones de acortamiento oeste-este, permitiendo estructuras cuyos ejes se encuentran orientados en su mayoría norte-sur. Este fenómeno fue constante desde Trinidad hasta Tierra del Fuego, causado primordialmente por la subducción de la corteza oceánica del pacífico en el margen occidental de América del Sur con movimientos relativos de 10 cm/año (Garmez y *et al.*, 1997) (Fig. 18).

En la actualidad, la corteza oceánica que subduce a América del Sur presenta ángulos variables, siendo de bajo ángulo a medida que nos desplazamos hacia el sur de América del Sur. Esta variación se ha evidenciado al observar la distribución y profundidad de los sismos ocurridos históricamente, observándose sismos cada vez más profundos en la parte norte de América del Sur y más someros hacia el sur. El estudio de distribución y profundidad de los sismos ha revelado también que el mayor espesor de la corteza continental bajo los Andes se encuentra en el Perú, además de tener volcanes compuestos por materiales que indican un proceso de diferenciación magmática mayor que en el resto de América del Sur, Central y el Caribe. La variación en el ángulo de subducción está directamente relacionada con el contenido de minerales ricos en hierro que componen la corteza oceánica, contenido que depende de la edad en la que se generó la misma, ya que se ha podido establecer que cortezas oceánicas antiguas (más de 80 millones de años de formadas) presentan mayores contenidos de minerales ricos en hierro que cortezas oceánicas más recientes, permitiendo en estas últimas mejores condiciones de flotación y por ende ángulos de subducción más suaves.

El tener un proceso de subducción de ángulo alto al norte de América del Sur ha permitido una mayor deformación en la cobertera sedimentaria, mayor actividad volcánica y el desarrollo de extrusiones basálticas en cuencas de antepaís adyacentes. A medida que los procesos de subducción se han acentuado durante el neógeno, fragmentos de dorsales oceánicas han sido involucrados bajo los Andes, con lo cual el basamento conformado por rocas ígneas y metamórficas se ha visto afectado por la deformación, en la periferia del cratón. En los límites norte y sur de América del Sur se han desarrollado estructuras asociadas a grandes fallas de rumbo (dextrales y sinistralmente respectivamente), como consecuencia del avance de América del Sur hacia el occidente, debido a la continua expansión del fondo oceánico en la dorsal mesoatlántica. Además, la placa Caribe se ha emplazado en un movimiento continuo opuesto al de la placa Sudamericana, generando sistemas de fallamiento y plegamiento complejos, dando origen a los Andes de Mérida y Cordillera Oriental de Colombia.

La sedimentación ocurrida durante el periodo neógeno en América Central, del Sur y el Caribe está directamente relacionada con la deformación a que están siendo sometidas las diferentes placas. En el cinturón plegado andino ocurre una deposición cíclica clástica de granulometrías finas y gruesas, predominando para finales del neógeno facies conglomeráticas (Villamil *et al.*, 1997). A medida que la deformación de las rocas sedimentarias se daba lugar, los mares internos desarrollados du-

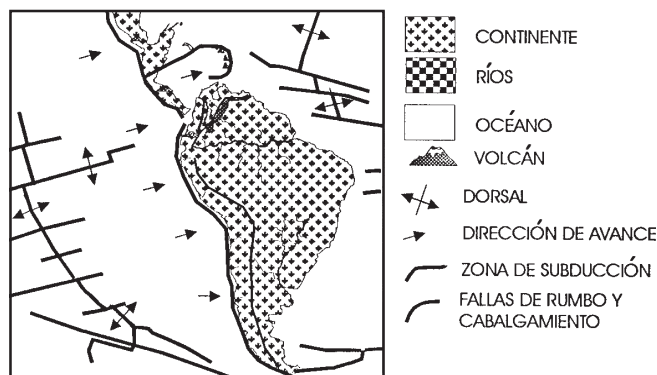


Fig. 17. Reconstrucción paleogeográfica para el paleógeno superior y neógeno (hace 36 m.a.).

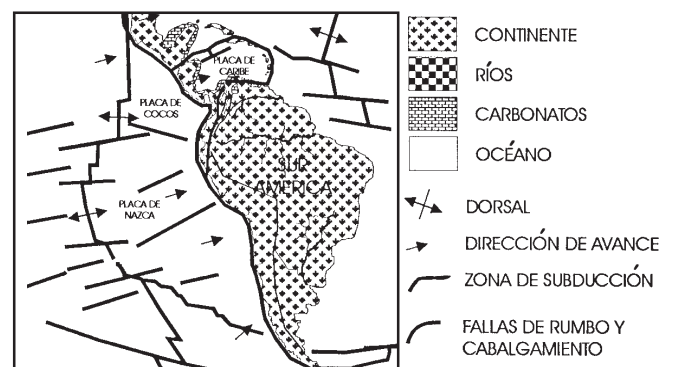


Fig. 18. Reconstrucción paleogeográfica para el neógeno (hace 10 m.a.).

rante el paleógeno fueron cediendo lugar a nuevas cadenas montañosas que emergían (Cordillera Occidental y Oriental de Colombia, Andes del Mérida y Andes sudamericanos). Como registro de estos mares internos, quedaron restos de ballenas y tiburones en perfecto estado de conservación en Perú, junto con abundantes restos de mamíferos.

A medida que el plegamiento y fallamiento ocurrían en el cinturón plegado andino, las cuencas pericratónicas recibían importantes aportes de sedimentos producto de la erosión en las recién emergidas cordilleras al occidente, sedimentos que se acumularon en ambientes continentales que gradaron hacia el oriente a ambientes con influencia marina restringida. Estos ambientes gradualmente pasaron a tener mayor influencia continental debido a la paulatina colmatación de las cuencas e importantes levantamientos en las cordilleras que aportaron grandes cantidades de sedimentos de granulometrías cada vez más gruesas (molasa) (Harrington, 1962).

Dado el continuo avance de la placa Sudamericana hacia el occidente y la migración de la placa Caribe hacia el oriente, se inicia un proceso de acreción, en el cual el borde oriental de la placa Caribe es subducida por la placa del Atlántico, condiciones que permiten la formación de grandes abanicos de turbiditas al occidente de las Antillas Menores y un importante arco de islas volcánico al occidente de la zona de subducción generada.

Referencias

- Chuchla, R. J., C. A. Dengo y otros.** 1997. Tectonic and stratigraphic control of hydrocarbon systems of Subandean fold thrust belt and associated basins of South America. *Mem. VI Simp. Bolív. Explor. Petrol. Cuenc. Suband., Tomo II, ACGGP, Cartagena*, pp. 115-17.
- Erlich, R. N. y S. F. Barret.** 1992. Petroleum geology of the eastern Venezuela foreland basin, foreland basins and fold belts. *Memoria 55, AAPG, Tulsa*, pp. 341-362.
- Figueiredo, A. M. F. y otros.** 1994. Recôncavo basin, Brasil: A prolific intracontinental rift basin, interior rift basins. *Memoria 59, AAPG, Tulsa*, pp. 157-204.
- Garmezzy, L., H. Mohler, J. Keith y J. Doust.** 1997. The Subandean foothills basin, a regional study. *Mem. VI Simp. Bolív. Explor. Petrol. Cuenc. Suband., Tomo II, ACGGP, Cartagena*, pp. 121-149.
- Golonka, J., M. I. Ross y C. R. Scotese.** 1998. Phanerozoic paleogeographic and paleoclimatic modeling maps, Pangea: Global environments and resources. *Mem. Can. Soc. Petrol. Geol.*, 17: 1-47.
- Harrington, H. J.** 1962. Paleogeographic development of South America. *AAPG Bulletin*, Vol. 46, no. No. 10, AAPG, Tulsa, pp. 1773-1814.
- Ingeominas.** 1988. *Mapa geológico de Colombia, memoria explicativa*. INGEOMINAS, Bogotá, 71 p.
- Pindell, J., R. Higgs y J. Dewey.** 1998. Cenozoic palinspastic reconstruction, paleogeographic evolution and hydrocarbon setting of northern margin of South America. *Special Publication 58, SEPM, Tulsa*, 233 p.
- Villamil, T. y J. Pindell.** 1998. Mesozoic paleogeographic evolution of northern South America: Foundations for sequence stratigraphic studies in passive margin estrata deposited during non-glacial times. *SEPM, Special Publication No 58, SEPM, Tulsa*, pp. 45-85.
- Villamil, T., P. Restrepo y K. Svela.** 1997. Paleocene-Miocene paleogeographic evolution of Colombia. *Mem. VI Simp. Bolív. Explor. Petrol. Cuenc. Suband., Tomo I, ACGGP, Cartagena*, pp. 275-287.
- Zalan, P. V.** 1985. The Piauí basin: Rifting and wrenching in a Equatorial Atlantic transform basin, Strike-slip deformation, basin formation and sedimentation. *Special Publication No. 37, SEPM, Tulsa*, pp. 177-192.

AREOGRAFÍA

Eduardo H. Rapoport y J. Adrián Monjeau

Areografía es el estudio de la forma, tamaño y distribución espacial de las áreas donde habitan las especies y otros taxones de jerarquía menor (subespecies) o mayor (géneros, familias y otros grupos supraespecíficos). Algunos autores han usado el término corología (del griego *chóros*: lugar, región) como sinónimo de areografía, este último acuñado por Cain (1944).

El trazado del área de distribución de una especie a escala macrogeográfica es relativamente simple, pero pueden cometerse errores serios si no se logra dibujar con detalle los bordes de su área. A medida que se estudia la distribución de la especie con mayor cuidado, es común comprobar que las poblaciones no se distribuyen continuamente sino que se presentan en manchones. Se trata de verdaderas 'islas', separadas por amplias zonas vacías o semivacías. Hay lugares donde los individuos varían en su densidad, desde muy abundantes hasta muy raros, lo que dificulta cualquier intento de delimitar su área con precisión. En varios sentidos, las áreas de distribución se muestran como fractales: a microescala se repiten algunos rasgos observables a macroescala.

Cómo delimitar un área

En el proceso de delimitar el área de distribución nos encontramos con varios tipos de incertidumbre:

(1) A escala macrogeográfica, la disposición espacial de los individuos no puede mapearse con detalle.

(2) El área de las especies cambia constantemente (Robbins y Van Velzen, 1986).

(3) La clasificación taxonómica se modifica frecuentemente.

(4) Pueden usarse diferentes criterios para delimitar el área geográfica, con lo que cada autor puede generar diferentes mapas basados en los mismos datos.

El punto (1) es un problema de escala y no tiene una solución práctica porque el borde del área de una especie, en cuyo interior suponemos habitan los individuos, es una abstracción cartográfica y no una entidad real.

El punto (2) puede ser entendido como una instantánea fotográfica de un proceso dinámico. Al depender de la velocidad del proceso de cambio en un área geográfica, ésta tiene distinta vida útil o lapso de validez, pudiendo variar, por ejemplo, entre un año (para el caso de algunas especies de áfidos) y un siglo (para el caso de árboles) (Rapoport, 1982).

El punto (3) es una inevitable fuente de 'ruido', razón principal para considerar al área geográfica como una hipótesis distribucional, susceptible de ser contrastada y modificada a medida que avanza nuestro conocimiento (Monjeau, 1989). Para que el ejercicio de contrastación sea posible, la metodología de diseño del área geográfica tiene que ser repetible, y eso nos lleva al problema planteado en (4). Dado que buena parte de las hipótesis biogeográficas basan su consistencia en el área geográfica de las especies, el requisito de contrastabilidad es importante. Por ello, en este capítulo nos extendemos en analizar distintos métodos de delimitación y compactación del área geográfica.

Para establecer el área geográfica de una especie, el biogeógrafo normalmente acumula un número dado de puntos sobre un mapa y traza a ojo sus límites. Cada punto corresponde a un registro o localidad donde él u otros autores han constatado la presencia de esa especie. El

problema está en que dependerá del criterio del biogeógrafo para decidir si el dibujo final será el de un área compacta (continua) o fragmentada. Con base en la misma información, no habrá dos biogeógrafos que coincidan en sus figuras (Fig. 1). Tampoco le sirven al biogeógrafo los métodos usados por los ecólogos para determinar el 'home range' (ámbito hogareño o espacio vital) de animales. Tanto el círculo mínimo como el polígono convexo mínimo (Fig. 2) no admiten la existencia de 'penínsulas' y 'bahías'. Su rigidez aleja de la realidad lo que heurísticamente se entiende que debe ser la irregularidad del área geográfica de una especie.

Desde hace ya varias décadas, autores británicos han venido usando un método más coherente y práctico: la grilla. Se trata de un reticulado cuadrangular, primeramente usado para algunos condados, *v. gr.* Bowen (1968) para Berkshire, grilla de 5 x 5 km; luego fue aumentada a 10 x 10 km para todas las Islas Británicas e Irlanda por Perring y Walters (1976). El Atlas de la Flora Europea lo llevó a 50 x 50 km (Jalas y Suominen, 1972). Otro criterio fue utilizado por Hnatiuk *et al.* (1982) al estudiar la distribución de acacias en Australia. Su grilla fue de 1° de latitud por 1.5° de longitud. Pero para trabajos de detalle, como puede ser el estudio de la distribución espacial de árboles o hierbas, se han usado grillas de 1 x 1 km, de 50 x 50 m y hasta de 5 x 5 m (Rapoport, 1975, 1993).

El método de la grilla es objetivo y sencillo, pero tiene sus problemas. Primeramente, el tamaño del retículo es arbitrario y, por tanto, la forma que tendrá el área geográfica a delimitar variará de acuerdo con

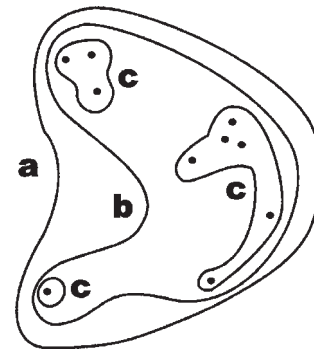


Fig. 1. Tres criterios de compactación 'a ojo'. (a) Desde muy laxo hasta (c) muy estricto.

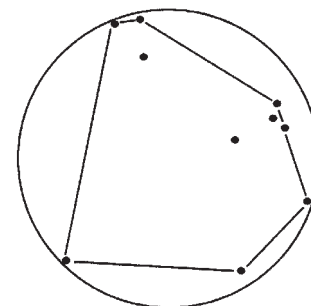


Fig. 2. Compactación mediante el círculo mínimo y el polígono convexo mínimo.

las dimensiones elegidas (Fig. 3). Si la grilla es muy gruesa, es probable que toda o la mayor parte del área aparezca como ocupada por la especie elegida. Si la grilla es muy fina, lo único que se logrará será remplazar los puntos o marcas de las localidades correspondientes a los hallazgos por pequeños cuadrados. Y el problema de la compactación permanecerá no resuelto.

Otro problema del grillo es el de las localidades o hallazgos sobre uno de los bordes de la cuadrícula o sobre una esquina. Esto obliga a considerar dos o cuatro cuadros, respectivamente, como ocupados por la especie. De todos modos, aun cuando no exista un criterio definido respecto del tamaño elegido para la grilla, el método ha probado su utilidad en la elaboración de censos geográficos.

El método de la propinquidad media (MPM)

'Propincuo' significa cercano o próximo, y el método está basado en el concepto de distancia con el vecino más cercano y en la teoría de grafos. El primer paso es el trazado de un árbol de distancias mínimas entre las localidades o nodos donde se ha verificado la existencia de la especie. Una vez medidas las distancias, se halla la media aritmética (\bar{x}) y, mediante un compás, se recorre todo el trazado del árbol, a ambos lados, marcando sus bordes. Los nodos, o subconjuntos de nodos, distanciados a más de 2 medias ($2\bar{x}$) quedan automáticamente segregados y constituyen áreas aisladas o disyuntas (Fig. 4). El método de la propinquidad media (MPM) puede completarse agregándole una medida de dispersión, como la varianza (s^2), desviación estándar (s) o error estándar (ES). Vale decir, suponiendo una distribución aleatoria, normal, de los sitios de registro, del tipo propuesto por Whittaker (1967) (Fig. 4c), es de prever que el dibujo de un área compactada por s delimitaría la región donde es previsible se presenten el 68.3% de los hallazgos futuros. Teóricamente, el área abarcada por $3s$ tendría que incluir el 99.7% de los casos. Sin embargo, la fuente de datos depende de la distribución del esfuerzo muestral y ya que la distribución espacial de los sitios de captura, avistaje o recolección de las especies no necesariamente es gaussiana, en los paisajes reales los valores arriba mencionados son solo aproximativos.

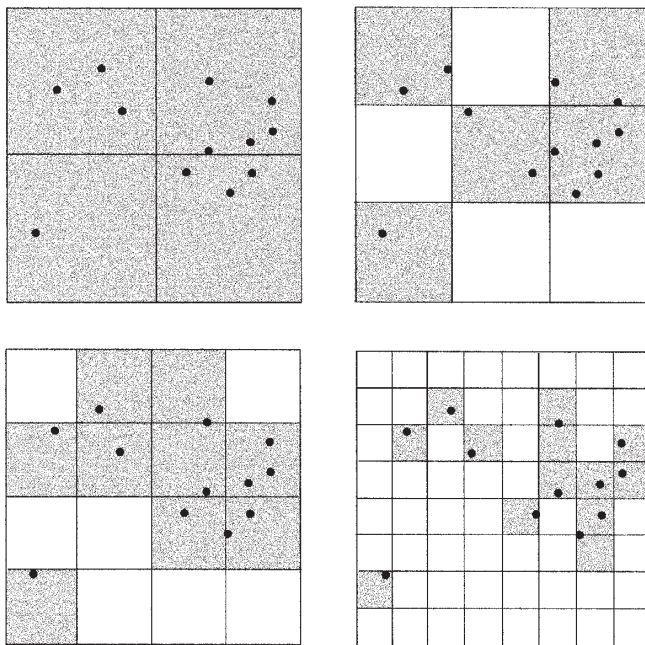


Fig. 3. Los mismos 12 puntos pueden dar origen a diversas formas de un área, según el tamaño de la grilla usada. Si se reduce aún más la grilla, solo se consigue remplazar los círculos por cuadrados pequeños.

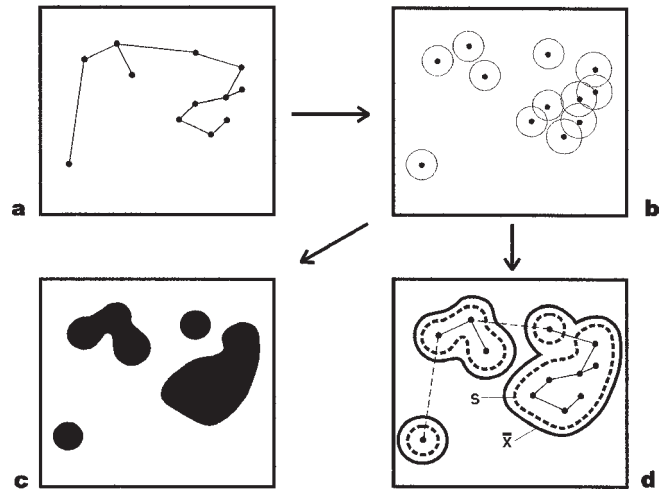


Fig. 4. Compactación mediante el método de los círculos de distancias medias (a, b y c) y de la propinquidad media (a, d). La línea externa marca la media aritmética de las distancias entre localidades (\bar{x}). La línea de rayas marca una desviación estándar (s).

Ajustando un poco más el MPM

Así como existen datos de presencia de una especie en un sitio dado, también existen datos de ausencia, aunque el valor de los datos de ausencia puede esconder problemas de muestreo. Hay especies que solo aparecen estacionalmente, de manera ocasional o en micrositos ocultos y difíciles de localizar; en otras palabras, el hecho de consignar la captura de una especie es, generalmente, de mayor valor que consignar su ausencia. Sin embargo, no es raro que el biólogo constatare la existencia de áreas donde a la especie en cuestión le sea físicamente imposible habitar. En especies riparias, por ejemplo, la existencia de un área cubierta por dunas; para especies terrícolas la existencia de un lago; en cuanto a especies que viven en valles la presencia de una montaña, y varios casos más. Se trata, entonces, de áreas a borrar del mapa de distribución que se busca delimitar. Similarmente, con base en censos intensivos a veces es posible determinar casos de fuerte asociación o disociación entre una especie (vegetal o animal) con cierto tipo de vegetación, clima o paisaje (Monjeau *et al.*, 1998). Si se cuenta con buena información de base, es razonable ajustar mejor la delimitación MPM del área geográfica de una especie, borrando zonas no exploradas donde su presencia es altamente improbable y, viceversa, al incorporar zonas con alta probabilidad de presencia.

Monjeau (1989) mapeó las áreas más probables para 12 especies de pequeños mamíferos en el oeste de Patagonia, con base en un análisis de correspondencias entre datos presencia-ausencia de cada especie y tipos de hábitat (Fig. 5). Establecida la correspondencia, obtuvo niveles predictivos para suponer la presencia o ausencia de una especie dada en lugares no muestreados con la ayuda de un sistema de información geográfica (GIS). El MPM puede ser útil para delimitar la amplitud geográfica de nuestro poder predictivo ya que, obviamente, se debilita a medida que nos alejamos de la nube de puntos original. También es útil en casos de especies que no demuestran una asociación clara con elementos del paisaje, como es el caso de algunos mamíferos carnívoros. En la figura 6 se da el ejemplo más simple: con base en cinco datos de presencia de una especie, se trazó en primer lugar el área correspondiente al MPM; luego, con base en otras cinco localidades con datos de ausencia, se trazó un nuevo árbol de distancias mínimas y se llegó a un 'acuerdo': las áreas de superposición entre los datos de presencia (círculos negros) y ausencia (círculos blancos), fueron seccionadas por segmentos de recta que repartieron equitativamente las áreas positivas y negativas.

Un programa para realizar cálculos sobre superposición de áreas, su compactación y delimitación para casos complejos donde se manejan numerosos datos, fue desarrollado por Guasp *et al.* (1996) en el Laboratorio Ecotono de la Universidad del Comahue.

El tamaño de las áreas de las especies

El intervalo de variación del tamaño del área de una especie es sumamente amplio; puede ir desde menos de una hectárea, como el caso de la ranita del Chall Huaco (*Atelognathus nitoi*), que vive en una pequeña laguna de montaña cerca de Bariloche, Argentina, hasta la mayor parte del planeta, como el caso del hombre (*Homo sapiens*) o el de algunas bacterias ampliamente distribuidas.

En un primer intento de cuantificar los tamaños de las áreas ocupadas por especies (Rapoport, 1975, 1982) se verificó que los distintos órdenes de mamíferos de Centro y Norteamérica se arreglaban de la siguiente manera: carnívoros > artiodáctilos > lagomorfos > quirópteros, etc. En promedio, los depredadores (carnívoros) y los grandes herbívoros (artiodáctilos) figuraban entre los de áreas más extensas. Al analizar con mayor detalle las familias, el fenómeno se volvió a repetir: úrsidos > cánidos > cérvidos > mustélidos > félicos > bóvidos > prociónidos, etc. Dentro de los quirópteros, los murciélagos depredadores tenían áreas más amplias que los frugívoros y nectarívoros. En África se constataba igual tendencia entre los mamíferos, lo mismo que en aves eurasiáticas. En otras palabras, el hecho conocido de que, a nivel de individuos, los depredadores muestran 'home ranges' más amplios que los no depredadores, se repetiría a nivel macrogeográfico. Parece que mientras los herbívoros estarían limitados por la distribución geográfica de las plantas que aprovechan, los depredadores tienen menor especificidad alimentaria y, por lo tanto, menores restricciones para ampliar su distribución geográfica a través de distintos ecosistemas y biomas.

En promedio, para América Central y del Norte, los mamíferos muestran tener 157.2 MM², los escarabajos bombarderos (Carabidae) 159.5 MM² y una pequeña muestra de plantas con flor 149.5 MM², valores muy parecidos que sugerirían tendencia de ocupación similares de distintos taxones, en un mismo continente. Sin embargo, en algunos grupos taxonómicos, los valores de ocupación medios pueden variar ampliamente. No obstante, el área media de las especies varía con el

tamaño del continente o isla: a mayor área continental, mayor es el promedio de las áreas de las especies y, aproximadamente, tienden a ocupar una cuarta parte de su superficie (Rapoport, 1982: 166) o aun menos (Ruggiero, 1993).

Distribución de los tamaños

De un total de 697 especies de mamíferos de América del Norte, desde Panamá hasta Canadá, se obtuvo un valor de 157.2 ± 321.8 MM². La cifra de la derecha indica la desviación estándar, lo que da una idea de la enorme variabilidad de los tamaños de las áreas. Al ordenarse los tamaños por sus frecuencias, se advierte que se trata de una distribución acentuadamente inequitativa (Fig. 7): gran número de especies con áreas pequeñas y un cada vez más reducido número de especies con áreas extensas. Muchos 'pobres' y pocos 'ricos', algo semejante a lo que ocurre en poblaciones humanas, no solo en la distribución de las áreas de los terratenientes o granjas sino, también, en los ingresos *per capita*, consumo eléctrico u otros. Ese fenómeno se repite en otros grupos taxonómicos y la curva es descrita por la función de distribución log-normal. La diferencia entre las especies naturales y las poblaciones humanas reside en que la curva de las primeras tiene una fuerte inflexión hacia su izquierda, arrancando desde el origen de las coordenadas. Vale decir, no existen especies con área cero.

Endemismo, pandemismo y cosmopolitismo

Una especie endémica es aquella circunscrita a un solo lugar, no importa si es reducido o amplio. Su antónimo es pandémica, la especie que vive en todos o casi todos los lugares o ambientes. Una especie puede ser endémica de una isla o una montaña, pero también puede ser endémica de todo un continente. El puma (*Felis concolor*), por ejemplo, es endémico del Nuevo Mundo, pero tiende a ser pandémico ya que prácticamente se encuentra desde Canadá hasta Tierra del Fuego. El madi (*Madia sativa*), una compuesta (Asteraceae) que vive en la Patagonia Andina y en el oeste de América del Norte, también es endémica del Nuevo Mundo, pero no es pandémica. Así, podemos concluir que el total de las especies de la Tierra son endémicas de este planeta; son términos relativos.



Fig. 5. Hipótesis distribucional de *Abrothrix longipilis*, roedor del noroeste patagónico, sector argentino. El mapa incluye las áreas cubiertas por vegetación de base donde la especie fue capturada mediante muestreos de varios autores, y excluye altas montañas, lagos, ríos y vegetación donde se obtuvieron relevamientos negativos (Monjeau, 1988). Desde el borde izquierdo, límite político con Chile, hasta el extremo oriental, la figura abarca unos 130 km.

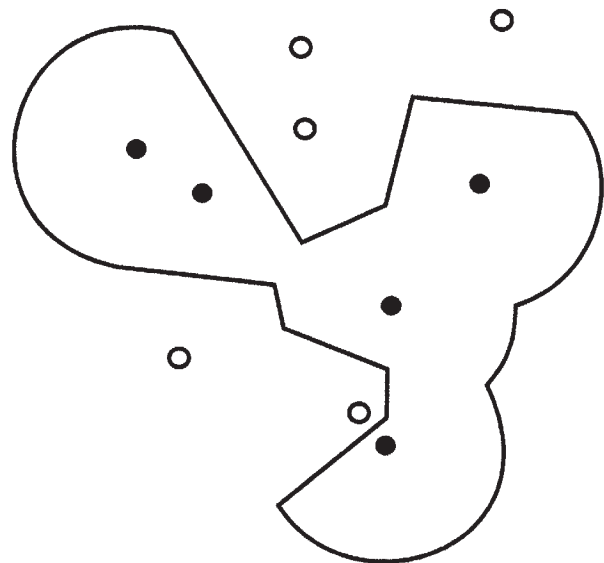


Fig. 6. Acuerdo entre el método de la propinquidad media (MPM) basado en cinco localidades con registros positivos de presencia de especies (círculos negros) y la mitad de las distancias más cortas a los registros negativos o de ausencias (círculos blancos).

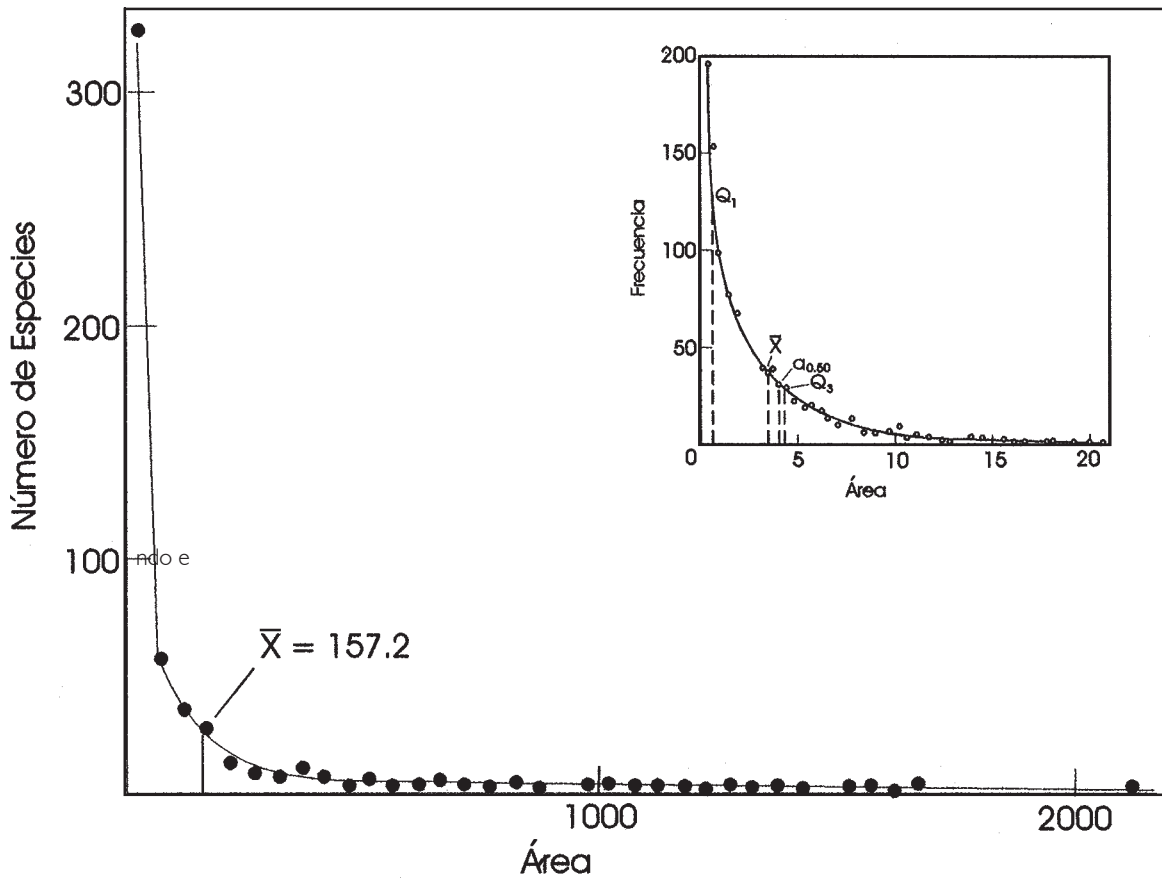


Fig. 7. Frecuencias de tamaños de áreas de especies de mamíferos en América Central y del Norte. En abscisas, valores en MM^2 ($n = 556$ especies). Arriba, a la derecha, igual representación para las aves Passeriformes de África, en $\text{MM}^2 \times 100$. \bar{x} = media aritmética, Q_1 = primer cuartil, Q_3 = tercer cuartil, $a_{0.50}$ = área media cubierta por la curva equiprobabilística del 50% ($n = 979$ especies).

Una especie cosmopolita (del griego *cosmos*: universo, y *politos*: ciudadano) es aquella que habita el mundo entero. Pero su área geográfica no necesariamente tiene que ser muy extensa. Es concebible que viva en todos los continentes o regiones biogeográficas, pero con poblaciones reducidas o en pequeños manchones aislados. Sus áreas, sumadas, podrían ser menores que las de una especie endémica. En otras palabras, endemismo y 'microarealidad' no son sinónimos.

Si la distribución de los tamaños de las áreas fuera de tipo gaussiano, sería fácil decidir cuáles especies son microareales y cuáles macroareales al seccionar la curva a 1, 2 ó 3 desviaciones estándar a la izquierda o derecha de la media aritmética. Aunque en una curva asimétrica de frecuencias, como el caso de la figura 6, los valores de las desviaciones estándar pueden caer a la izquierda del origen de las coordenadas, esto es, pueden adquirir valores negativos y perder significado: no existen áreas negativas. Por el contrario, medidas como los cuantiles y deciles pueden ser útiles para fijar hitos y decidir qué se entiende por especies microareales y especies macroareales. En el caso de los mamíferos norteamericanos, el primer cuartil (Q_1), o sea la primera cuarta parte de las especies consideradas, comprende las que tienen menos de 25.000 km^2 (2.5 MM^2), o sea las microareales. Si queremos ser más estrictos aún, podemos usar el criterio del primer decil (D_1), las 'nanoareales', que abarca las de menos de 1000 km^2 . En el extremo derecho de la curva de frecuencias (Fig. 7), las macroareales, iguales o mayores del tercer cuartil (Q_3) pasarían los 1,340,000 km^2 , y las 'megareales' ($> D_9$) serían a partir de los 4,440,000 km^2 . Por supuesto, esto será válido para los mamíferos de América Central y del Norte. Otros taxones podrían tener valores de referencia distintos, y cada continente e isla también los suyos propios, en función de su estadística.

Medida del cosmopolitismo

Existe la vieja convención de denominar endémicas o peculiares a las especies que solo viven en una unidad biogeográfica, fisiográfica, continente o isla. Para los casos de especies compartidas entre dos regiones biogeográficas clásicas (Neártica, Paleártica, Neotropical, Etiópica, Indomalaya y Australiana) se usa el término de características. Especies compartidas por tres o cuatro regiones son semicosmopolitas y aquellas que habitan en cinco o más son las cosmopolitas. Anderson (1984) destacó una relación interesante, al hallar que la proporción de especies endémicas en islas aumenta con el tamaño del área y la distancia de un continente o el tiempo de aislamiento. Si se requiere comparar el grado de cosmopolitismo de taxones superiores al de especies (géneros, familias, etc.) existe un índice (C) expresado como:

$$C = \frac{\sum_{r=1}^{r_{\max}} r Y_r / n - 1}{r_{\max} - 1}$$

donde r es el número de regiones que ocupa cada especie, Y_r es el número de casos (frecuencias) de especies que ocupan 1, 2, 3... 6 regiones, r_{\max} el número de regiones consideradas y n el número total de especies computadas. Obviamente, el índice de cosmopolitismo variará según el número de regiones en que se divida el mundo y, también, influirá la

forma que adopten dichas regiones. Aquí nos hemos basado en la división biogeográfica clásica de Wallace (1976). El índice de cosmopolitismo (Rapoport *et al.*, 1976) varía entre 0 (cuando la totalidad de las especies están restringidas a una región) y 1 (cuando la totalidad de las especies ocupan las seis regiones). Su utilidad reside en que, usando la misma división biogeográfica, es posible comparar el grado de cosmopolitismo de distintos taxones. Consideraremos 491 especies de plantas europeas mapeadas por Meusel *et al.* (1965), de las cuales 462 están restringidas a la región Paleártica, 15 comparten Europa con alguna otra región, seis ocupan Europa más dos regiones, y así sucesivamente hasta cinco regiones.

| No. de regiones (r) | Frecuencias (Y _r) | (rY _r) |
|------------------------|----------------------------------|--------------------|
| 1 | 462 | 462 |
| 2 | 15 | 30 |
| 3 | 6 | 18 |
| 4 | 5 | 20 |
| 5 | 3 | 15 |
| 6 | 0 | 0 |
| n | 491 | 545 |

$$\text{por lo tanto, } C = \frac{(545 / 491) - 1}{6 - 1} = 0.022$$

De una muestra de 230 malezas mundiales tomadas al azar, resulta interesante que el índice de cosmopolitismo aumentó a $C = 0.153$. En otros taxones varió de la siguiente forma:

| | |
|----------------------------------|-------|
| Aves tinámidas | 0.000 |
| Redúvidos emesinos | 0.006 |
| Quirópteros (mundiales) | 0.026 |
| Carnívoros fisípedos (mundiales) | 0.037 |
| Colémbolos europeos | 0.046 |
| Aves europeas | 0.111 |
| Insectos plaga (mundiales) | 0.344 |
| Fitopatógenos (mundiales) | 0.449 |

Desde las aves tinámidas, que son endémicas de la región Neotropical, hasta los virus, bacterias y hongos fitopatógenos, ampliamente distribuidos en el mundo, hay un intervalo de variación que permite hacer comparaciones. Las malezas, por ejemplo, fueron siete veces ($0.153/0.022$) más cosmopolitas que las plantas europeas. Nótese que de la muestra de plantas europeas analizada anteriormente, sólo tres son cosmopolitas verdaderas (eucosmopolitas), vale decir, naturalmente dispersas, sea por el viento, agua, o a través de diseminadores como las aves y otros animales. Por el contrario, entre las malezas predominan las neocosmopolitas, llevadas por medio del comercio y otras actividades humanas (Rapoport y Marino, 1998).

Con base en una división de los océanos en seis regiones biogeográficas, es posible hacer comparaciones entre taxones marinos y continentales. Los océanos ocupan el 71% de la superficie del planeta y sus divisiones biogeográficas son distintas y menos marcadas que las continentales; entre otras causas, por la falta de barreras bien definidas. Los grupos marinos mostraron índices como se citan a continuación:

| | |
|-----------------------------------|-------|
| Crustáceos (Euphausiacea) | 0.100 |
| Crustáceos planctónicos (general) | 0.112 |
| Cefalópodos | 0.121 |
| Peces | 0.142 |
| Pinnípedos | 0.146 |
| Poliquetos arenícolas | 0.200 |
| Algas marinas | 0.233 |
| Foraminíferos | 0.525 |
| Ballenas | 0.725 |

Al comparar los carnívoros terrestres mundiales (fisípedos), es interesante que el valor total para 234 especies pertenecientes a siete familias dio $C = 0.037$. Los carnívoros pinnípedos (33 especies marinas) mostraron $C = 0.146$ o sea cuatro veces más cosmopolitas que los primeros. Una tabla de contingencia de 3×2 informa que las diferencias son significativas para $p < 0.001$. En términos generales, los grupos marinos muestran tener áreas geográficas más extensas y mayor cosmopolitismo que los grupos terrestres (Rapoport, 1983). Por otro lado, Jackson (1971) registró que las especies eurítopas de bivalvos marinos tienen áreas geográficas mayores que las estenótopas, hecho también comprobado por Van Valen (1965) para algunas especies continentales. Aparentemente, sin embargo, el factor más decisivo que marca la amplitud geográfica, según Udvardy (1969), es la capacidad de dispersión o 'vagilidad'. Un claro ejemplo del juego de estas variables lo tenemos en el caso del roedor saxícola *Phyllotis xanthopygus*, especie estenótopa pero de gran capacidad dispersiva (Kim *et al.*, 1998) que habita afloramientos rocosos aislados desde Perú hasta Magallanes (Kramer *et al.*, 1999).

La forma de las áreas de las especies

En principio, si la superficie terrestre fuera uniforme, isótropa, cabría pensar que la forma de las áreas tendría que ser circular; esto raramente ocurre. La anisotropía del medio y la competencia entre especies conducen a que las formas de las áreas sean altamente irregulares. Una manera sencilla de medir esa irregularidad es verificando la relación que existe entre el perímetro (p) y el área (a) de su figura o mapa de distribución. Independientemente de su tamaño, la figura que minimiza esa relación es el círculo ya que $p/\sqrt{a} = 3.54$. El cuadrado muestra un valor constante de $p/\sqrt{a} = 4$, y los mamíferos norteamericanos (áreas dibujadas por Hall y Kelson 1959, a nivel macrogeográfico) aumentan la razón a 10.34, en promedio. La figura que ilustraría esa deformación sería la de un rectángulo unas 25 veces más largo que ancho. El rectángulo es una idealización de la realidad. Las áreas de las especies serían algo parecido a ese rectángulo, pero arrugado.

En general, las áreas de las especies muestran deformaciones que obedecen a factores ambientales. Se alargan siguiendo los hábitats preferenciales y se detienen frente a barreras climáticas, topográficas, edáficas y, raramente, biológicas (Monjeau *et al.*, 1998). Las costas marinas y las montañas son los factores principales de la deformación de las áreas pero, en menor medida, también han probado serlo las isotermas de invierno, los ríos, las isotermas de verano y las isoyetas.

Por depender del método usado para dibujar las áreas, éstas pueden ser compactas (continuas) o disyuntas. Si se consideran las razas geográficas (subespecies) de una misma especie, en el 91% de los casos se presentan contiguas y en el 9% disyuntas, en el caso de los mamíferos norteamericanos mapeados por Hall y Kelson (1959). La tendencia preponderante es que la porción más extensa se encuentra al norte y la más pequeña al sur, en el 76% de los casos. Cuando la mayor parte de la flora y fauna de América del Norte fue diezmada y empujada hacia el sur por los glaciares del Pleistoceno, la recolonización se verificó principalmente de sur a norte. Las poblaciones 'satélite', aisladas al sur del área principal contienen, probablemente, remanentes de lo que debió ser el frente de avance. En un estudio filogeográfico de un roedor saxícola de la Patagonia, en Argentina, Kim *et al.* (1998) mostraron un caso similar de recolonización postglacial, en este caso, de norte a sur. A partir de un simple mapa distribucional no podría asegurarse cuáles formas son las primitivas y cuáles las derivadas. Para ello se requieren estudios filogenéticos adecuados. Al presente, el cuerpo principal del área de una especie desperdigada seguramente es por donde las condiciones del medio son las óptimas y, como lo supone Whittaker (1969), es donde la densidad es máxima.

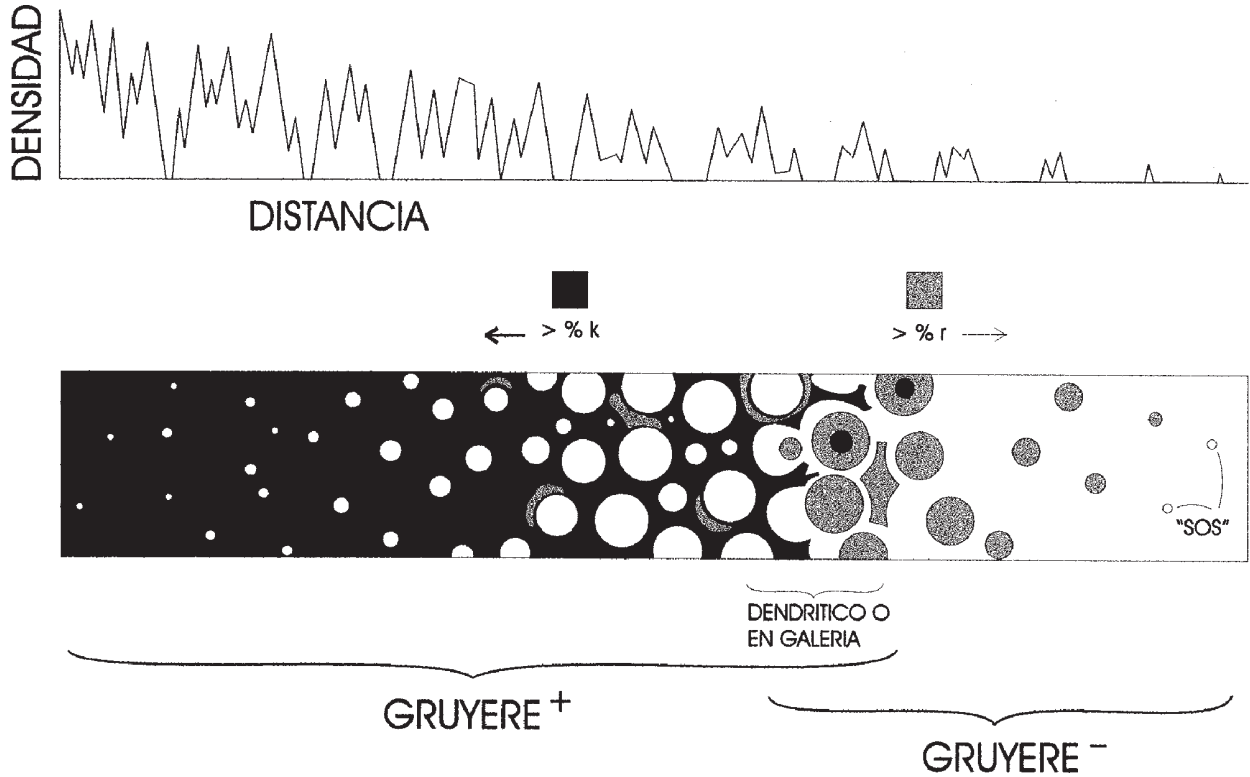


Fig. 8. Modelo ideal de la variación de la densidad en una especie 'estabilizada'. Transecto desde el centro del área (izquierda) hacia la periferia (derecha). Arriba: perfil de las densidades. Abajo: vista 'aérea'. En las áreas negras predominan las especies climáticas (K). En las áreas grises predominan las especies colonizadoras con alto poder reproductivo y buena capacidad de dispersión (r).

Área y densidad poblacional

Desde hace muchos años se ha acumulado evidencia de que las máximas densidades de las especies tienden a presentarse en el centro de su área de distribución. Robbins y Van Velzen (1969) lo constataron en pájaros (*Spiza americana*). Maurer (1994) dedicó mayor atención a esa característica, al analizar otros casos e interpretar el fenómeno. Idealmente, considerando el área de una especie como vista en una fotografía aérea, una amplia zona central se presenta en forma compacta y, a medida que nos alejamos del centro, van apareciendo claros o 'agujeros', cada vez mayores. En el propio borde de distribución se hace muy irregular, en forma dendrítica o 'en galería', con muchas interdigitaciones e islas o manchones. Se pasa, entonces, a un área donde se presentan islas cada vez más pequeñas, las más alejadas. El área central de la especie tiene algo de semejante a un queso *gruyère*, y el área periférica a su fotografía negativa (Fig. 8). En lugar de un queso con agujeros serían islas de queso en un 'mar' donde la especie está ausente. La parte compacta del área constituye un G^+ (*gruyère* positivo) y la parte periférica un G^- (*gruyère* negativo). Al efectuar un transecto desde el centro del área hacia la periferia, la densidad media de las poblaciones puede adoptar cualquiera de los modelos ilustrados en la figura 9, según se trate de una especie 'estabilizada' o de una invasora, en proceso de expansión.

Ocasionalmente, el modelo puede terminar configurando una variante anular (Fig. 9D). Se trata del caso de especies plaga de alta agresividad que producen explosiones demográficas efímeras que, en poco tiempo, desaparecen. En muchos sentidos se parecen a lo que sería una onda o anillo en expansión que termina con una extinción total, como el caso de la maleza exótica *Dianthus deltoides* ('clavelina') en el noroeste patagónico. En otra variante, como la margarita *Leucanthemum vulgare*, la invasión termina dejando pequeñas poblaciones aisladas en una área extensa.

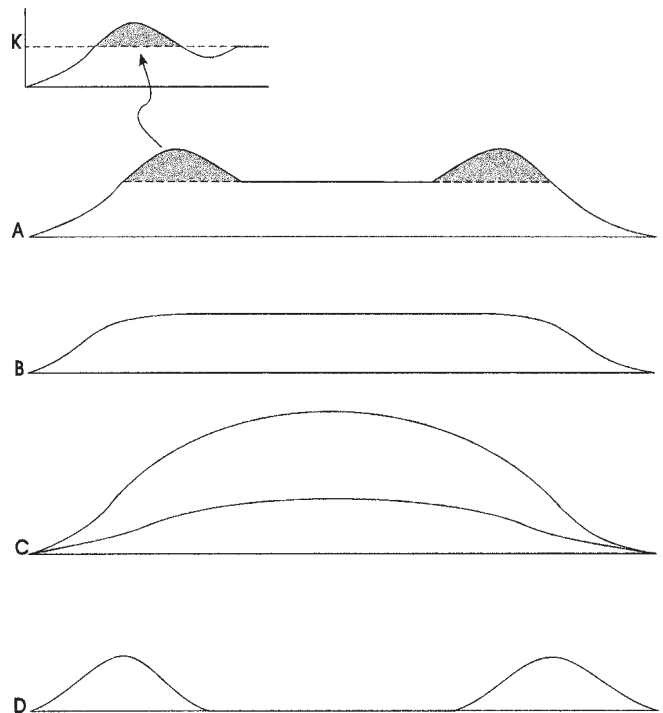


Fig. 9. Modelos de la variación media en un transecto del área. A, En una especie en expansión; B, en una especie 'estabilizada' o climática. El área abultada (rayada) en (A) es equivalente a sobreponer la capacidad de mantenimiento (K) en un crecimiento logístico. C, Modelo gaussiano de Whittaker (1967); D, onda expansiva seguida de extinción interior.



Fig. 10. ¿Último desiderátum? Compactación MPM a nivel de individuos. Los puntos corresponden a palmas *Copernicia alba*, con base en una foto aérea de Formosa, Argentina.

De todos modos, aun en el área G^+ las especies no ocupan la totalidad del espacio. A medida que se observa con mayor detalle, siempre aparecen huecos que permiten prosperar a otras especies. En el caso de la palma *Copernicia alba*, en el norte argentino, el espacio ocupado por las mismas (proyección de las sombras de sus copas sobre el suelo) no pasa del 15%. Si restamos las áreas no visitadas ('tierra de nadie') entre los 'home ranges' de *Passerherbulus henslowii* (Henslow's Sparrow) en Michigan, la ocupación solo llega al 42% (Robins, 1971). En otras palabras, dependerá de la escala o del tamaño de la grilla que se use, con el fin de delimitar el área geográfica de una especie, para decidir si la misma es compacta o no. Un mapa compacto con celdillas de decenas o centenas de kilómetros cuadrados (gran escala) aparecerá totalmente disgregado a nivel de hectáreas o metros cuadrados. El MPM antes mencionado puede ser de utilidad para sortear esa dificultad. En la figura 10 se aplicó a nivel microgeográfico con buenos resultados, utilizando individuos en lugar de localidades.

Otra correspondencia que ha sido estudiada es la correlación positiva entre densidad poblacional y el área de distribución. Brown (1984) halló que las especies más abundantes de aves pertenecientes a un mismo gremio ('guild'), tienden a ocupar áreas más extensas que las especies menos abundantes. Ese mismo patrón ha sido evidenciado por Rapoport *et al.* (1986) en especies de plantas británicas. Las más abundantes en el condado de Berkshire figuran también entre las más abundantes y mejor dispersas en el Reino Unido, y estas últimas asimismo, lo son en el continente europeo. Las especies de moluscos intermareales tienen densidades y distribuciones geográficas más amplias que las que viven a profundidades mayores (Jackson, 1974). Dado que las densidades poblacionales de los animales terrestres tienden a ser mayores (y menos variables) en el centro de su área de distribución, durante tiempos de crisis y retracción del área se ha supuesto que el colapso se haría desde la periferia hacia el centro. Sin embargo, Lomolino y Channell (1995) en-

contraron que 23 de 31 especies de mamíferos amenazados de extinción sobrevivieron en la periferia y no en el centro de su distribución histórica.

En síntesis, las complejas relaciones entre los individuos de una especie y el paisaje en el que habitan pueden sintetizarse considerando el área de distribución como una superficie de respuesta óptima a los retos ambientales.

Referencias

- Anderson, S.** 1994. Area and endemism. *Quart. Rev. Biol.*, 69: 451-471.
- Bowen, H. J. M.** 1968. *The flora of Berkshire*. Oxford, Helywell Press.
- Brown, J. H.** 1984. On the relationship between abundance and distribution of species. *Amer. Natur.*, 124: 255-279.
- Cain, S. A.** 1944. *Foundations of plant geography*. Harper & Brothers, New York y Londres.
- Guasp, A. C., M. I. de Torres Curth y D. E. González.** 1996. Areography 2.0. A program to delimit distributional areas of species. *Environ. Software*, 11: 271-275.
- Hall, E. R. y K. K. Kelson.** 1959. *The mammals of North America. Vols. I y II*. The Ronald Press Co., New York.
- Hnatiuk, R.J., B. R. Maslin y M. D'Antuono.** 1982. The distribution of *Acacia* (Leguminosae-Mimosoideae) in Western Australia. *West. Australia Herb. Res. Notes*, 8: 1-55.
- Jackson, J. B. C.** 1974. Biogeographic consequences of eurytopy and stenotopy among marine bivalves and their evolutionary significance. *Amer. Natur.*, 108: 541-560.
- Jalas, J. y J. Suominen.** 1972. *Atlas Florae Europaeae*. Committee for Mapping the Flora of Europe y Society of Biology Fennica, Vanamo, Helsinki.
- Kim, I., C. J. Phillips, J. A. Monjeau, E. C. Birney, K. Noack, D. E. Pumo, R. S. Sikes y J. A. Dole.** 1998. Habitat islands, genetic diversity, and gene flow in a Patagonian rodent. *Mol. Ecol.*, 7: 667-678.

- Kramer, K., J. A. Monjeau, E. C. Birney y R. S. Sikes.** 1999. *Phyllotis xanthopygus*. *Mammal. Sp.*, 617: 1-7.
- Lomolino, M. V. y R. Channell.** 1995. Splendid isolation: Patterns of geographic range collapse in endangered mammals. *J. Mammal.*, 76: 335-347.
- Maurer, B. A.** 1994. *Geographical Population Analysis: Tools for the Analysis of Biodiversity*. Blackwell Scientific Publications, Oxford.
- Meusel, H, E. Jager y E. Weinert.** 1965. *Vergleichende Chorologie der zentraleuropäischen Flora*. VEB G. Fisher Verlag, Jena, Verbr. Karten.
- Monjeau, J. A.** 1989. Ecología y distribución geográfica de los pequeños mamíferos del Parque Nacional Nahuel Huapi y áreas adyacentes. Tesis Doctoral, Univ. Nac. de La Plata, 253 p.
- Monjeau, J. A., E. C. Birney, L. Ghermandi, R. S. Sikes, L. Margutti y C. J. Phillips.** 1998. Plants, small mammals, and the hierarchical landscape of Patagonia. *Landscape Ecol.*, 13: 285-306.
- Perring, F. H. y S. M. Walters.** 1976. *Atlas of the British Flora*. Botanical Society of the British Isles, Londres.
- Rapoport, E. H.** 1975. *Areografía. Estrategias geográficas de las especies*. Fondo de Cultura Económica, México D.F., 214 p. Versión inglesa, aumentada: *Areography. Geographical Strategies of Species*. Pergamon Press, Oxford y New York, 1982.
- Rapoport, E. H.** 1993. The process of plant colonization in small settlements and large cities, pp. 190-207 in: McDonnell, M. J. y S. T. A. Pickett (eds.), *Humans as components of ecosystems*, Springer-Verlag, New York.
- Rapoport, E. H.** 1994. Remarks on marine and continental biogeography: an areographical viewpoint. *Phil. Trans. R. Soc. London*, B 343: 71-78.
- Rapoport, E. H., G. Borioli, J. A. Monjeau, J. E. Puntieri y R. D. Oviedo.** 1986. The design of nature reserves: A simulation trial for assessing specific conservation value. *Biol. Conserv.*, 37: 269-290.
- Rapoport, E. H., E. Escurra y B. S. Drausal.** 1976. The distribution of plant diseases: A look into the biogeography of the future. *J. Biogeogr.*, 3: 365-372.
- Rapoport, E. H. y C. R. Marino.** 1998. Patterns of commerce and the dispersal of weeds, pp. 163-176 in: Gopal, P., P. S. Pathak y K. G. Saxena (eds.), *Ecology today: An anthology of contemporary ecological research*, Internatl. Scientific Publications, Nueva Delhi.
- Robbins, C. S. y W. T. Van Velzen.** 1969. *Breeding bird survey, 1967 and 1968*. Bureau of Sport, Fisheries, and Wildlife, Special Scient. Rep. 124, Washington D.C.
- Robins, J. D.** 1971. A study of Henslow's sparrow in Michigan. *Wilson Bull.*, 83: 39-48.
- Ruggiero, A.** 1993. Areografía de América del Sur. Un análisis basado en el estudio de los mamíferos. Tesis Dr. Cienc. Nat., Universidad Nacional de La Plata.
- Udvardy, M. D. F.** 1969. *Dynamic zoogeography*. Van Nostrand-Reinhold, New York.
- Van Valen, L.** 1965. Morphological variation and width of the ecological niche. *Amer. Natur.*, 94: 377-390.
- Wallace, A. R.** 1876. *The geographic distribution of animals*. Macmillan,

ENDEMISMO, ÁREAS DE ENDEMISMO Y REGIONALIZACIÓN BIOGEOGRÁFICA

David Espinosa Organista, Claudia Aguilar Zúñiga y Tania Escalante Espinosa

La biogeografía estudia los patrones de distribución de los seres vivos, actuales y extintos, sobre la superficie terrestre. El descubrimiento de estos patrones y la investigación de las causas o los procesos que los han producido, adquirieron una relevancia especial durante el siglo XIX, con las ideas de Agustín Pyramus De Candolle, quien hizo contribuciones importantes a la biogeografía en su *Geographie Botanique*. Los conceptos modernos de endemismo y región son atribuidos a él. De Candolle reconoció que la distribución de las especies no es azarosa, pues muchas de ellas tienen la misma distribución, conformando *regiones botánicas*. De Candolle llamó *especies aborígenes* o *endémicas* a aquellas que le dan identidad a las regiones. Así, una *región biogeográfica* está definida por la superposición de dos o más especies y es totalmente equivalente con la definición moderna de área de endemismo (Platnick, 1991). Basado en esta concepción, De Candolle reconoció 20 regiones botánicas para el mundo. Sin embargo, el sistema de clasificación biogeográfica más usado es el de Sclater (1858), quien dividió al mundo en seis regiones, con base en la distribución de aves. Ese sistema sería reinterpretado y popularizado por Wallace (1876), en *The geographical distribution of animals*. Después de Darwin (1859), y con base en la teoría de la evolución de las especies, las regiones biogeográficas fueron interpretadas como *áreas* o *centros de origen* de grupos de plantas y animales, o bien como *áreas receptoras* de especies. En ese sentido, una clasificación jerárquica tiene como objetivo mostrar un arreglo lógico que refleje patrones de similitud faunística o florística, como resultado de eventos de dispersión desde diversos centros de origen en diferentes tiempos.

Al igual que la biogeografía del siglo XIX, los enfoques modernos de la biogeografía histórica parten de la observación de los dos patrones básicos de la distribución de las especies sobre la Tierra: el endemismo y la disyunción. La superposición o congruencia, tanto entre las áreas de distribución como entre los patrones de distribución disyunta, conduce a un tipo especial de homología, la 'homología geográfica' u 'homología espacial' (Grehan, 1988; Nelson, 1989).

Localidades y áreas de distribución

La *distribución geográfica* de una especie es el conjunto de localidades donde ésta ha sido registrada, ya sea mediante la recolecta de especímenes o la observación. Un *área de distribución geográfica*, en cambio, resulta de la inferencia acerca de cuál es el área con mayor probabilidad de que una determinada especie esté presente. El área de distribución de una especie se construye a partir de las localidades donde se ha registrado, entendiendo por localidad de recolecta o registro, tanto su descripción de localización y coordenadas geográficas, como sus atributos de hábitat. Operativamente, se la reconoce en el mapa como la superficie que encierra el conjunto de las localidades donde la especie ha sido recolectada (Cabrera y Willink, 1973). Hoy en día existen varios modelos para predecir el área de distribución de una especie.

El área de distribución de una especie o taxón individual puede caracterizarse en términos de su tamaño, ubicación geográfica y continuidad (Espinosa y Llorente, 1993). La continuidad o discontinuidad de un área de distribución es, en general, un efecto de la escala de estudio. Así, al hacer un acercamiento en la escala de trabajo, el área de distribución de una especie consistirá de un conjunto de parches debidos a la heterogeneidad del ambiente. Una disyunción real requiere del reconocimiento

de una barrera real a la dispersión de los individuos pertenecientes a poblaciones separadas por dicha barrera. Los conceptos de barrera y disyunción están asociados más bien con la capacidad de un organismo o conjunto de individuos de una especie para salvar dicha barrera. Esto es, si existe una discontinuidad del área, pero ésta no implica la interrupción del intercambio genético, entonces deducimos que la distribución es discontinua, pero no disyunta.

Relaciones de distribución entre dos o más taxones

Al comparar las áreas de distribución de dos especies, éstas pueden guardar entre sí cuatro tipos básicos de relación (Papavero *et al.* 1996; Fig. 1): (1) *homopatría* (Fig. 1a), que consiste en la superposición total de las áreas de distribución; (2) *endopatría* (Fig. 1b), cuando una área de distribución queda anidada en una de mayor tamaño; (3) *aleopatría* (Fig. 1c), si las dos áreas tienen solapamiento sólo parcial; y (4) *alopatría* (Fig. 1d), cuando ambas áreas son completamente excluyentes. La homopatría corresponde a lo que Platnick (1991) se refirió como simpatría estricta. El problema consiste en encontrar métodos convertidos en algoritmos y coeficientes que nos ayuden a discriminar entre los cuatro posibles patrones de distribución de dos o más especies. La homopatría, endopatría y aleopatría implican tres condiciones distintas de superposición y cualquier método que se proponga debe ser capaz de distinguir eficientemente estos patrones.

Existen diferentes casos de superposición: la superposición proyeccional sobre un plano horizontal, superposición sinécritica, superposición física transitoria, superposición trófica, superposición física permanente o semipermanente y, finalmente, la superposición cartográfica de las áreas geográficas de dispersión dibujadas en un mapa. Aquí los

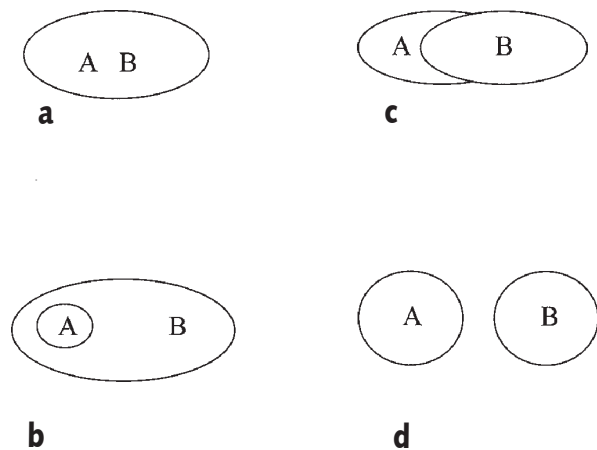


Fig. 1. Cuatro posibles relaciones espaciales entre dos áreas (A y B): (a) homopatría: superposición total de un área de distribución con otra; (b) endopatría: cuando un área de distribución queda anidada en otra de mayor tamaño; (c) aleopatría: se refiere a la superposición marginal de dos áreas de distribución; (d) alopatría: como se entiende normalmente se presenta cuando dos áreas de distribución son completamente excluyentes (Papavero *et al.*, 1996).

individuos pueden llegar a estar alejados hasta unos kilómetros entre sí. El criterio para decir si dos especies superponen sus distribuciones o no, dependerá de la escala del mapa que se use (Rapoport, 1975).

En sistemática, cuando se comparan dos estructuras de organismos diferentes resultan ser homólogas si guardan la misma posición en relación con el todo del que forman parte (*homología topológica*). Bajo la idea de la evolución, dos estructuras son homólogas porque son resultado de una serie de transformación evolutiva, es decir, de herencia con modificación. Esto implica que ambas comparten una historia común (*homología evolutiva*). De forma análoga, varias especies suelen mostrar una correspondencia en sus distribuciones, lo cual implica que haya *homología biogeográfica* desde un punto de vista puramente topológico. Dos o más especies de distribución continua, que muestran una gran coincidencia en su ubicación, tamaño y forma, son homopátridas y se denominan endémicas, porque configuran una área de endemismo. De acuerdo con la idea de la evolución en espacio, tiempo y forma, varias especies con distintas capacidades dispersoras que conforman una área de endemismo comparten una historia común. El reconocimiento de tales áreas y el análisis de las causas que han generado el endemismo es el objeto de estudio de la biogeografía histórica.

En el análisis del origen de las áreas de endemismo se han formulado diferentes preguntas y problemas, que van desde la más elemental, acerca de si las áreas de endemismo existen en la realidad, hasta la discusión de cuáles factores tienen mayor o menor peso para conformar dichas áreas. Aun cuando la discusión se ha llevado a cabo en diferentes niveles de análisis, dos son las hipótesis principales que se han propuesto: la dispersalista y la vicariancista.

En términos muy generales la hipótesis dispersalista supone que cada especie tiene una historia particular de dispersión, a través de una geografía estable. Cuando algunos miembros de una especie logran salvar una barrera, es posible que lleguen a prosperar como una población independiente, que con el paso del tiempo podrá divergir hasta convertirse en una especie diferente. Bajo la idea del dispersalismo la conformación de las regiones, si es que existen, se debe a que las barreras operan de igual forma para la mayoría de los grupos, confinándolos a la misma área. Sin embargo, bajo otros enfoques, el concepto de barrera es relativo según sea el taxón, su edad, el tiempo requerido para cruzarla y la edad de las barreras, entre otros aspectos.

La hipótesis de la vicarianza supone que las áreas de endemismo se forman a partir de áreas de distribución ancestral, que al aparecer una barrera intermedia separa subpoblaciones de una biota, cuyos constituyentes tienen distintas capacidades dispersoras y colonizadoras. Cada subpoblación, posteriormente diverge durante el aislamiento —alopatría— a través del tiempo, hasta formar especies nuevas. Por lo tanto, las historias de distribución de muchas especies deben ser congruentes y, aún más, debe existir una correlación estrecha entre la historia de la Tierra y la historia de la biota. Si esta visión teórica es correcta, una predicción que se deriva inmediatamente de ella es que las relaciones genealógicas que se puedan establecer entre las especies deben revelar también relaciones genealógicas entre las áreas y viceversa. La tarea de este enfoque de la biogeografía histórica se encauzará hacia la reconstrucción de la historia de los eventos de vicarianza que dieron lugar a la configuración de las áreas de endemismo. Para los enfoques genealógicos, la correspondencia de las distribuciones —el endemismo— implica homología en dos sentidos: topológico y evolutivo. Es decir que dos especies de una misma área de endemismo guardan la misma posición con respecto al todo y por ello son topológicamente homólogas. Pero también son homólogos evolutivos en tanto que esa correspondencia en sus distribuciones implica una sola historia de formación. Dentro de este enfoque se ubican la biogeografía de la vicarianza o cladística y la panbiogeografía. La diferencia de estas dos corrientes tiene su origen en sus distintas concepciones del espacio como componente inseparable de la especie y el taxón. Esto necesariamente tiene repercusiones en el método, lo cual implica el uso de patrones distintos, de técnicas de inferencia diferentes y tipos de resultados también diferentes, aunque compatibles.

La biogeografía cladística parte del reconocimiento de las áreas de endemismo como patrón de estudio. La panbiogeografía parte de la construcción de trazos individuales. En otras palabras, la biogeografía cladística busca la correspondencia en las distribuciones, a partir del solapamiento de las localidades donde se han registrado a las especies, mientras que la panbiogeografía lo hace buscando el solapamiento de sus disyunciones.

Para la biogeografía cladística, el elemento de juicio central para el establecimiento de las relaciones entre las áreas de endemismo es la genealogía de las especies. En orden metodológico, es necesario primero hacer sistemática y después biogeografía. Para la panbiogeografía esta secuencia no es estricta, si bien parte del reconocimiento de que la mayoría de las especies están contenidas en un género en virtud de su origen común; supone además que con los resultados de un análisis panbiogeográfico es posible redefinir y precisar algunas relaciones de parentesco entre las especies. Esto es, tanto la sistemática puede ser evidencia para la biogeografía, como la biogeografía puede ser fuente de evidencia para la sistemática (Page, 1987; Craw, 1988).

Endemismo y región

Región biogeográfica y especie o grupo endémico son conceptos inseparables y se entienden simplemente como patrones reconocibles entre el universo de especies animales y plantas que cubren la Tierra. Si acaso, De Candolle (1820) insinuó que el estudio de los patrones de endemismo debería ser estudiado como producto de eventos geohistóricos. Más tarde, con Engler (1914), comenzaron las interpretaciones del endemismo en términos de procesos, al proponer la dicotomía entre endemismos nuevos y antiguos (Kruckenberg y Ravinowits, 1985). Luego, Cain (1944) estableció tres postulados acerca del endemismo en plantas: (1) existen dos tipos de taxones endémicos, los jóvenes, cuya permanencia en una área se debe a su corta edad de origen y los relictuales o epibióticos, cuya distribución restringida a un área se explica por la extinción local ocurrida en la mayor parte de su área ancestral más antigua; (2) los endémicos jóvenes pueden o no haberse originado en el área que ocupan, mientras que los endémicos relictuales pueden contener o no la riqueza de biotipos que permitirán, o han permitido, la expansión de su área en un futuro; y (3) una alta proporción del endemismo está correlacionado con la edad de aislamiento del área y con la diversificación de los hábitats.

Rapoport (1975) advirtió sobre la confusión conceptual que se da comúnmente cuando se asocia el concepto de endemismo con área de distribución pequeña. Sin embargo, aún hay autores preocupados por encontrar el tamaño crítico o umbral del área de distribución de una especie para diagnosticarla como endémica (ver Anderson, 1994).

Platnick (1991) insistió en el concepto de región, *sensu* De Candolle (1820), basado en la superposición de las distribuciones de dos o más especies como premisa básica para la justificación de tales regiones o, en términos generales, *áreas de endemismo*. Así, siguiendo a De Candolle (1820) y Platnick (1991), una especie puede considerarse endémica sólo si existe otra especie con la misma distribución. Platnick (1991) señaló que una fuente de error de los análisis biogeográficos históricos (cladísticos en particular) es la falta de consideración sobre el reconocimiento previo de las áreas de endemismo. Él sugirió que la búsqueda de patrones de simpatria estricta (homopatría, *sensu* Papaveri *et al.*, 1996) era el recurso adecuado para diagnosticar áreas de endemismo.

Evaluación de patrones de solapamiento

Rapoport (1975) señaló que un índice de solapamiento o de homogeneidad faunística debe ser suficientemente sensible para distinguir entre diferentes grados de superposición (Fig. 2) y para mostrar el efecto de las diferencias de tamaño entre las dos faunas o floras a comparar.

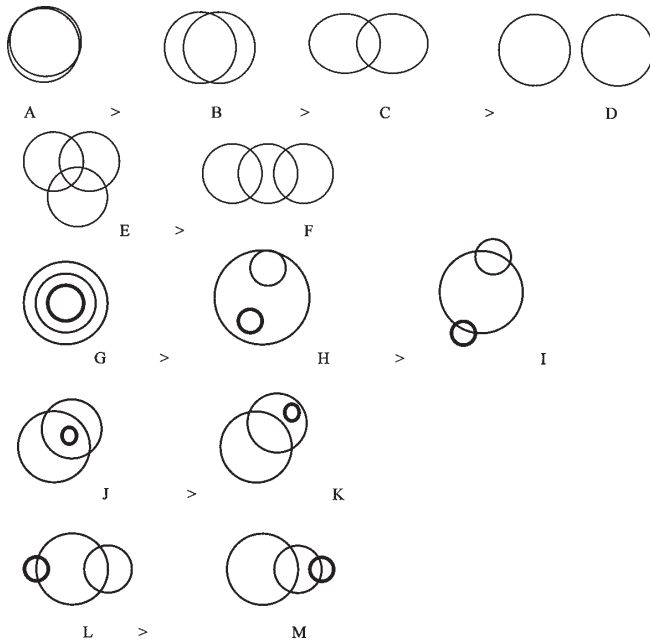


Fig. 2. Exigencias mínimas para un índice de superposición coherente, en donde Rapoport (1975) nos muestra que un índice coherente al menos debe distinguir las distintas medidas de superposición que aquí se esquematizan. En el caso A hay una medida de superposición mayor que en B y a su vez en B existe una mayor superposición que en C.

El recurso del endemismo para la regionalización biogeográfica fue abandonado hacia el final del siglo XIX y el reconocimiento de provincias biogeográficas se basó entonces en la comparación cuantitativa de listas taxonómicas desde las cuales se estimaba el grado de semejanza como un porcentaje de especies compartidas. Pero, cuando el número de taxones conocidos aumentó y las distribuciones geográficas de otros fueron también mejor conocidas, autores como Jaccard (1902) y Handlirsch (1913) propusieron índices de similitud biótica. Más tarde, en los siguientes setenta años, surgieron nuevos índices que incluso consideraban los diferentes tamaños de los taxones. Así, Sánchez y López (1988) sometieron a prueba nueve índices de similitud: Jaccard, Kulczynski, Braun-Blanquet, Savage, Simpson, Peters, Sorensen, Long y Rzedowski, con base en la comparación de dos sistemas faunísticos hipotéticos, con diferentes proporciones y números de taxones y concluyeron que el índice de Simpson es el más informativo acerca del tipo de relación geográfica entre dos biotas. La inconsistencia de los otros índices se explica como producto de las estructuras de cada fórmula. Además, ellos discutieron acerca del nivel crítico de similitud para separar floras o faunas y concluyeron que, sólo para el índice de Simpson, hay un nivel crítico de similitud de 66.66%, por arriba del cual dos censos pueden considerarse como pertenecientes a la misma flora o fauna. Esto es una herramienta útil para reconocer distritos, provincias y regiones dependiendo del nivel taxonómico estudiado, ya sean subespecies, especies, géneros o familias. Sin embargo, el índice de Simpson, al igual que los demás, se basa en la evaluación de provincias por similitud total y no considera la filogenia ni la historia geográfica de los taxones como argumentos para explicar la similitud entre ellos. El análisis del origen geográfico de los taxones así como su filogenia competen básicamente a la biogeografía histórica. Como en cualquier fenograma, en los grupos de localidades agrupadas en una misma provincia no es posible observar qué especies justifican tal agrupamiento.

Los índices anteriores se desarrollaron para resolver problemas de semejanzas faunísticas. Para Rapoport (1975) estos índices resultan muy laboriosos en casos de numerosas superposiciones, por lo que propone un índice, en donde se puede obtener mediante ecuaciones sencillas: la

superposición media, superposición porcentual “intrínseca”, superposición porcentual relativa y el índice de segregación. El índice de superposición, según Rapoport, debe ser coherente por lo menos con las exigencias que aparecen en la figura 2, esto es que debe ser capaz de distinguir los diferentes niveles de superposición que pueden existir entre uno o más grupos taxonómicos. Estos índices serían útiles para calcular ya sea (1) qué tanto se parece un par de listas faunísticas o (2) qué tanto dos o más especies coinciden en los mismos sitios o áreas. Esta última podría ser una alternativa para reconocer especies endémicas.

Áreas de endemismo

Un área de endemismo puede diagnosticarse mediante la evaluación de la superposición de las áreas de distribución de dos o más especies diferentes (Müller, 1973; Platnick, 1991; Morrone, 1994). Dicha superposición nunca es total, por lo que la identificación de las áreas de endemismo es de algún modo un proceso subjetivo. Para Axelius (1994), un área de endemismo debe trazarse a partir del área de superposición de dos o más áreas de distribución de un taxón, para lo cual es necesario obtener cladogramas de áreas a partir de cladogramas de taxones (Fig. 3). Harold y Moi (1994) señalaron que las áreas de endemismo son hipótesis que deben ser sometidas a prueba e inclusive pueden ser modificadas a la luz de nuevos datos (Fig. 4). Ellos definen dos fases para el conocimiento de áreas de endemismo. La primera identifica y propone cladogramas de áreas de ocurrencia o distribución, las cuales son comprobadas en una segunda fase.

La diagnosis de una área de endemismo se basa en el reconocimiento de patrones de homopatría-alopatría que se observan en la distribución de especies, lo que Brown y Lomolino (1998) distinguen como provincialismo y que es el primer patrón de homología biogeográfica. Este patrón incluye tres rasgos: (1) especies cercanamente emparentadas con distribución alopatrida, (2) especies sin relación genealógica —e incluso con capacidades de dispersión muy distintas— que muestran distribución homopátrida, y (3) la coincidencia estructural entre las relaciones genealógicas que se observan en diferentes grupos que ocupan las mismas áreas.

El endemismo es sensible a los cambios de escala y a la selección de taxones. Es frecuente observar que haya dos o más áreas de endemismo contenidas en una de mayor tamaño, a lo que llamaremos *endemismo sucesivamente anidado*. Es predecible suponer también que para un taxón monofilético, las áreas de distribución de sus especies sean más pequeñas que las de los géneros y las áreas de éstos, a su vez, más pequeñas que las de las familias. Sin embargo, no siempre existe una correspondencia entre las áreas de distribución de taxones del mismo rango que pertenezcan a distintos linajes. Por ejemplo, la distribución de una especie de planta puede corresponder con la de una subespecie de mariposa.

El endemismo anidado nos permite proponer sistemas de clasificación geográfica jerárquicos. En el siglo XIX se hicieron las primeras propuestas para clasificar la biota terrestre en sistemas jerárquicos en los que se dividía la Tierra en reinos, regiones, dominios, provincias y, más recientemente, distritos (Cabrera y Willink, 1973; Brown y Lomolino, 1998). Este sistema pretende establecer una jerarquía análoga a la que

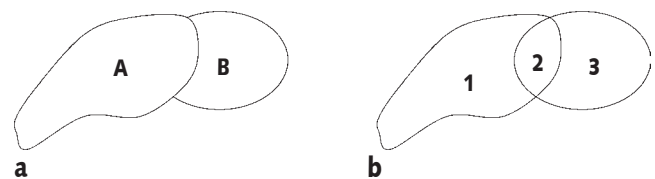


Fig. 3. El área de endemismo para dos especies A y B se obtiene a partir de las áreas de distribución alelopátridas (Axelius, 1994). En este ejemplo las áreas de distribución de dos especies A y B dan como resultado un área de endemismo (2).

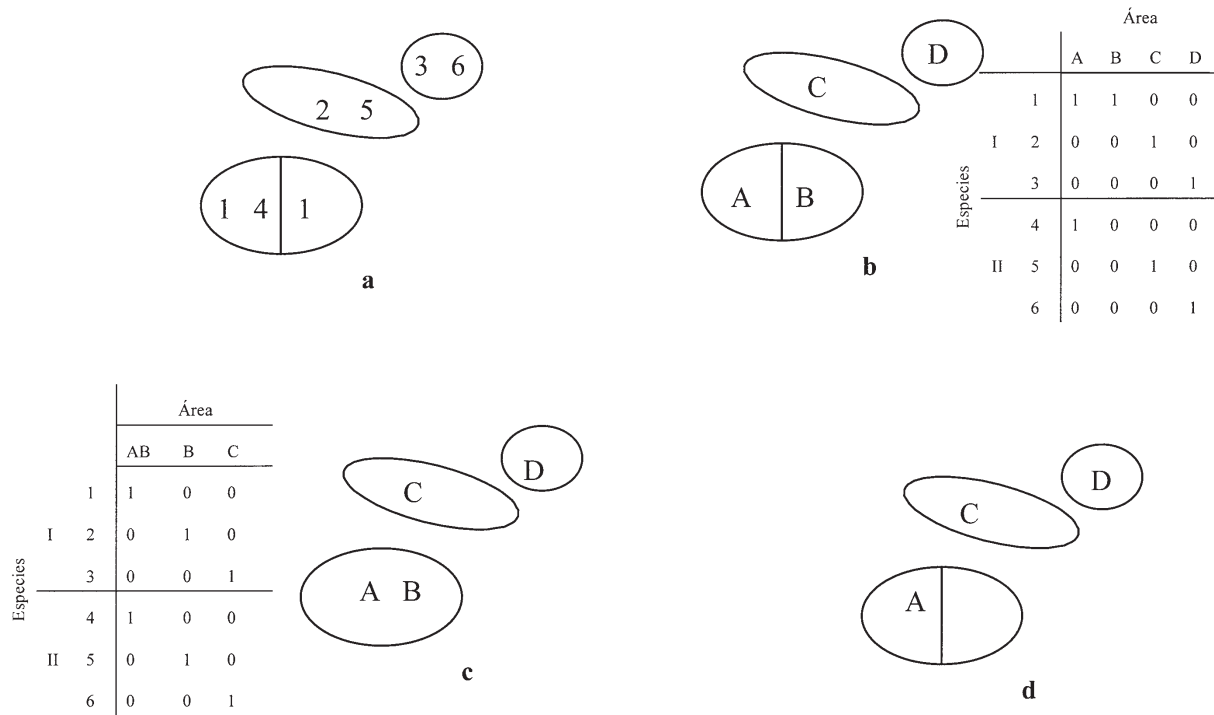


Fig. 4. Delimitación de áreas para un análisis biogeográfico a partir de patrones de distribución. En este ejemplo se utilizan cuatro áreas hipotéticas (A-D) para seis especies también hipotéticas, en dos cladogramas: clado I con las especies 1 a 3 y el clado II con las especies 4 a 6. En (a) se muestran los patrones de distribución de seis especies hipotéticas en dos cladogramas. (b) Se reconocen cuatro áreas con una especie cada una. (c) Se reconocen tres áreas, las especies 1 y 4 aparecen como endémicas. (d) Se reconocen tres áreas, la especie 4 es endémica en el área A y la especie 1 es de distribución amplia. (Tomado de Harold y Moi, 1994).

se aplica en taxonomía biológica, donde la unidad básica a clasificar es la especie. De forma análoga a la sistemática, en la clasificación biogeográfica, la unidad básica de clasificación es la provincia y el distrito viene a ser una variante geográfica de la provincia (equivalente a una subespecie). La necesidad de categorizar el paisaje natural con criterios biogeográficos tuvo sus productos más notables en el siglo pasado, y está inspirado en la terminología militar del Imperio Romano (Grehan, 1989). Así, 'región' (del Latín *regere*) era un área de comando, 'provincia' (del Latín *vincere*) es un territorio conquistado, y 'distrito' (del Latín medieval *districtus*) es un territorio de jurisdicción. Teniendo en cuenta que las regiones biogeográficas comprenden áreas muy extensas dentro de las cuales se encuentran muy variados hábitats, algunos autores han dividido estas regiones en unidades más reducidas, siguiendo diversos criterios. Así, el endemismo anidado es un recurso para el reconocimiento de *provincias bióticas*, que se agrupan en dominios, que a su vez se agrupan en regiones y éstas en reinos (Fig. 5), los que, además de diagnosticarse por la concentración de endemismos, se definen como áreas con una relativa homogeneidad de condiciones ecológicas. La *provincia biótica* es definida por Álvarez y Lachica (1974) como un área considerable y continua, caracterizada por la presencia de una o más asociaciones ecológicas importantes que difieren, cuando menos, en una superficie proporcionalmente cubierta de las asociaciones que se encuentran en las provincias adyacentes. Así, las provincias son áreas que están caracterizadas por un conjunto particular de especies, además de una fisiografía, clima, suelo y fisonomía de la vegetación muy similares.

Métodos y criterios para diagnosticar un área de endemismo

La definición de áreas de endemismo es uno de los mayores problemas metodológicos en la biogeografía histórica. La metodología de la biogeografía de la vicarianza ha sido moldeada por la idea de que existe

un patrón general de relaciones entre áreas (cladograma de áreas fundamental), que puede inferirse con la ayuda de la sistemática filogenética. Se han descrito, entre otros, tres métodos para encontrar cladogramas de áreas: análisis de componentes, análisis de parsimonia de Brooks y análisis de enunciados de tres áreas (Andersson, 1996).

Para poder utilizar los métodos anteriores se requiere suponer que los cladogramas de los taxones de los que se dispone son representaciones correctas de la verdadera filogenia, que las áreas de distribución están correctamente estimados, que toda la especiación ocurre por alopatría y no ocurre extinción o dispersión. Así, el cladograma de áreas derivado de esas filogenias representará las relaciones entre áreas (Andersson, 1996). Cuando no se cuenta con los árboles de los grupos monofiléticos que pueden verter información sobre las áreas de endemismo, se puede recurrir a otro tipo de métodos.

Müller (1973) sugirió un protocolo para identificar áreas de endemismo sobre mapas, de acuerdo con el cual: (1) las distribuciones de las especies deben ser relativamente menores en comparación con el área en estudio, (2) sus límites distribucionales deben ser apropiadamente conocidos, y (3) la validez de las especies no debe estar en disputa.

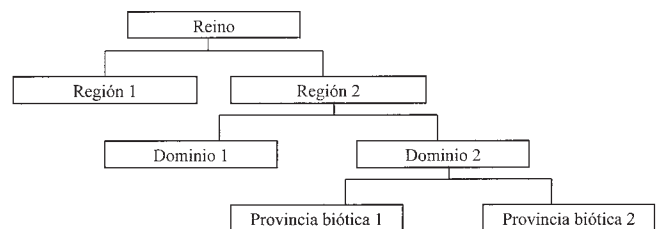


Fig. 5. Las provincias bióticas, que se reconocen por endemismos anidados, se agrupan de manera jerárquica en dominios, regiones y finalmente reinos.

Luego de cumplidas estas condiciones, las áreas de endemismo simplemente se hallan superponiendo las áreas de distribución analizadas y determinando su congruencia. Las áreas de endemismo de especies y taxones superiores no solo constituyen las unidades básicas de los estudios biogeográficos históricos, sino que a la vez conducen a la regionalización a distintas escalas, al distinguir regiones, dominios, provincias y distritos (ver, por ejemplo, Cabrera y Willink, 1973).

Dado que la identificación de las áreas de endemismos puede variar de acuerdo con criterios subjetivos, sería deseable aplicar algún método cuantitativo para identificarlas de manera objetiva. Un enfoque posible consiste en emplear técnicas de análisis de grupos (Crisci y López, 1983) de especies que ocupan diferentes celdas en el mapa. Este procedimiento consiste en:

(1) Construir una matriz de datos de especies (renglones) por localidades, celdas o cuadrantes (columnas) y obtener una matriz de asociación entre columnas (técnica *r*), empleando coeficientes que no consideren la relación basada en ausencias compartidas, por ejemplo, los coeficientes de Dice o Jaccard.

(2) Aplicar el procedimiento de ligamiento promedio, no ponderado (UPGMA), con el fin de obtener un fenograma que agrupe las especies, de acuerdo con su co-ocurrencia en los distintos sitios de recolecta.

(3) Definir las áreas de endemismo, de acuerdo con las celdas donde se hallen distribuidas las especies de cada grupo.

Morrone (1994) propuso un método para identificar áreas de endemismo, basado en el análisis de simplicidad de endemismos (PAE) (Rosen, 1988). Este método emplea conjuntos de celdas para elegir las especies que van a ser superpuestas al determinar áreas de endemismo. El mismo comprende los siguientes pasos:

(1) Dibujar una cuadrícula en el mapa de la región a analizar.

(2) Construir una matriz de datos $r \times c$, donde *r* (renglones) representen las celdas, que contengan al menos una localidad de una especie y *c* (columnas) las especies. La entrada es 1 si la especie está presente y 0 si está ausente. Un área hipotética codificada con ceros se emplea para determinar la raíz del cladograma.

(3) Aplicar a la matriz de datos un programa de simplicidad.

(4) Delimitar los grupos de celdas definidos por al menos dos especies cada uno.

(5) Superponer las distribuciones de las especies asignadas a cada grupo en el cladograma sobre el mapa, con el fin de delinear los límites de cada área de endemismos.

El método del PAE permite obtener un agrupamiento jerárquico de cuadrantes, que eventualmente pueden ser interpretados como regiones, dominios, provincias o distritos biogeográficos. Aquí presentamos un par de casos de estudio aplicados a la biota de México y áreas adyacentes. El primero es un ejercicio para diagnosticar áreas de endemismo con base en la distribución de las especies del género *Bursera* (Espinosa, en prep.). El segundo análisis trata de la construcción de un sistema de provincias mastofaunísticas (Escalante *et al.*, en prep.).

Caso de estudio 1: áreas de endemismo del trópico mexicano

El género *Bursera* (Burseraceae) está constituido por árboles que se distribuyen preferentemente en bosques tropicales y secundariamente en matorrales xerófilos de América Neotropical, esto es, desde el suroeste de los E.U.A. hasta Perú, y en los archipiélagos de las Antillas, Galápagos y Revillagigedo. Su mayor concentración de endemismos se localiza sobre la vertiente del Pacífico, especialmente de la cuenca del Río Balsas, donde se han registrado 47 de las cerca de 80 especies del género presentes en México.

A partir de los datos de distribución de las especies registradas por Kohlmann y Sánchez-Colón (1984), se construyó una matriz de presencias y ausencias de 63 especies (columnas) en 87 cuadrantes (renglones) y se aplicó el método de simplicidad de endemismos

siguiendo el protocolo de Morrone (1994). Se aplicó a la matriz los comandos *mh** y *bb** obteniéndose 720 cladogramas más parsimoniosos con una longitud de 205 pasos (índice de consistencia = 30 e índice de retención = 66). Luego se obtuvo un cladograma de consenso donde se observan siete áreas de endemismo que se ilustran en la figura 6. Después, los cladogramas de áreas se construyen al reemplazar en las ramas terminales de cada cladograma de especies a éstas por las áreas de endemismo reconocidas donde se encuentren distribuidas.

Caso de estudio 2: provincias mastofaunísticas de México

Escalante *et al.* (en prep.) superpusieron en el territorio mexicano una cuadrícula de un grado de latitud por un grado de longitud. Se integraron dos bases de datos (proyectos A003 y P130 financiados por Conabio) de mamíferos terrestres y a partir de ella se construyó una matriz básica de datos de 711 taxones en las columnas (156 géneros, 438 especies y 117 subespecies) presentes o ausentes en 187 cuadrantes. Se analizaron los datos con el programa NONA de Goloboff (1993), donde se obtuvo un árbol de longitud de 9,488 pasos. Con base en él se obtuvieron ocho provincias preliminares (Fig. 7).

Sistemas de provincias bióticas y conservación

Cualquier enfoque de clasificación biogeográfica persigue concluir en sistemas cartográficos de áreas "naturales". En este caso, la naturalidad de un área está determinada por sus atributos bióticos a escala local. Los enfoques ecológicos comúnmente se basan en métodos estadísticos como curvas de especies vs área, o bien ponderando cualidades de las especies, en términos de rareza y endemidad, entre otros. Sin embargo, la aplicación de estos métodos depende de la comparación de áreas con identidad tanto ecológica como histórica. Abbott (1983) encontró que los mejores ajustes de los modelos de regresión especies vs área se obtenían si se comparaban islas del mismo archipiélago. Esto significa, islas que comparten una historia común. Así, una clasificación de provincias bióticas, bajo un criterio histórico, nos proporciona el marco de referencia para hacer evaluaciones de prioridades de conservación a escala local. Muchas veces los programas de conservación se enfocan en proteger "las especies características que dan identidad a cierto país" (Peterson *et al.* 1993). Sin embargo, es posible encontrar biotas relacionadas con áreas conservadas por su alto endemismo en lugares alejados, más allá de los límites políticos. Sin embargo, los argumentos 'políticos' son los que fundamentan los programas de conservación y los que lamentablemente se imponen.

Un problema de la conservación es elegir entre un conjunto de áreas cuál o cuáles de ellas son prioritarias para tal fin. La utilización de métodos históricos en la elección y clasificación de áreas a conservar es científicamente reconocida ya que se obtienen resultados contemplando un área geográfica mayor como un todo, requiere de pocos datos para reconocer lugares primarios de importancia y presenta resultados falsables a más corto plazo y con una menor inversión (Reynoso, 1994). En general, la asignación de estrategias de conservación debe basarse en la escala y objetivo del producto final (Peterson, *et al.* 1993). Actualmente estas prioridades de conservación se basan tanto en la cantidad de especies que puede contener cada una de las áreas como en las cualidades de dichas especies. La cualidad genérica por excelencia es la rareza, la cual tiene tres expresiones diferentes: rareza demográfica, rareza geográfica y rareza de hábitat (Kruckeberg y Rabinowitz, 1985). Algunos autores (*v. gr.*, Grehan, 1989; Morrone y Crisci, 1992) sugieren que la panbiogeografía puede promover una visión novedosa sobre el problema de la determinación de las áreas a conservar, pues la aplicación de este método permite expresar en forma simultánea la riqueza relativa de especies y de "orígenes" históricos (Morrone *et al.*, 1996).

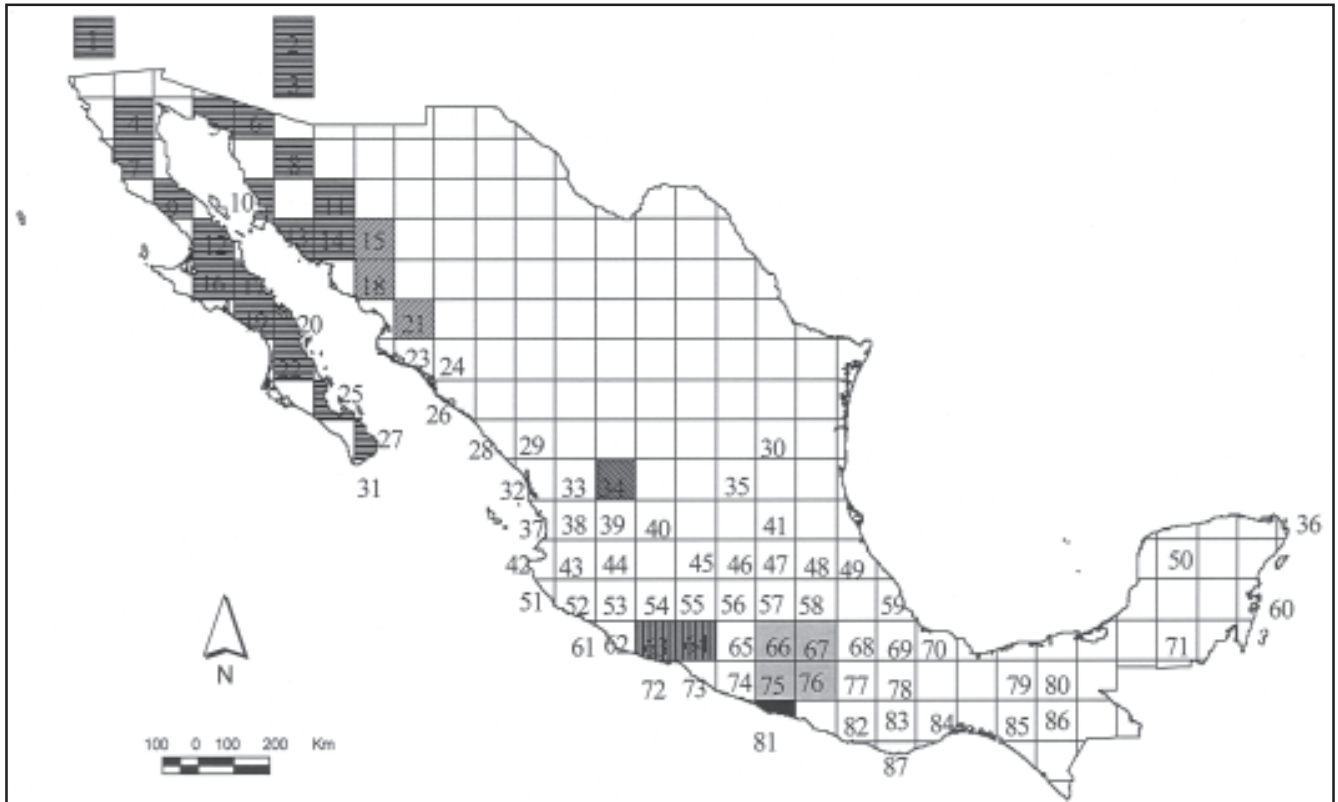


Fig. 6. Espinosa (en prep.). Cuadrícula de un grado de latitud por uno de longitud. Los cuadrantes numerados son aquellos donde se presentan registros de especies del género *Bursera* Jacq. ex L. Los cuadrantes agrupados por dos o más especies están marcados por tramas de líneas.

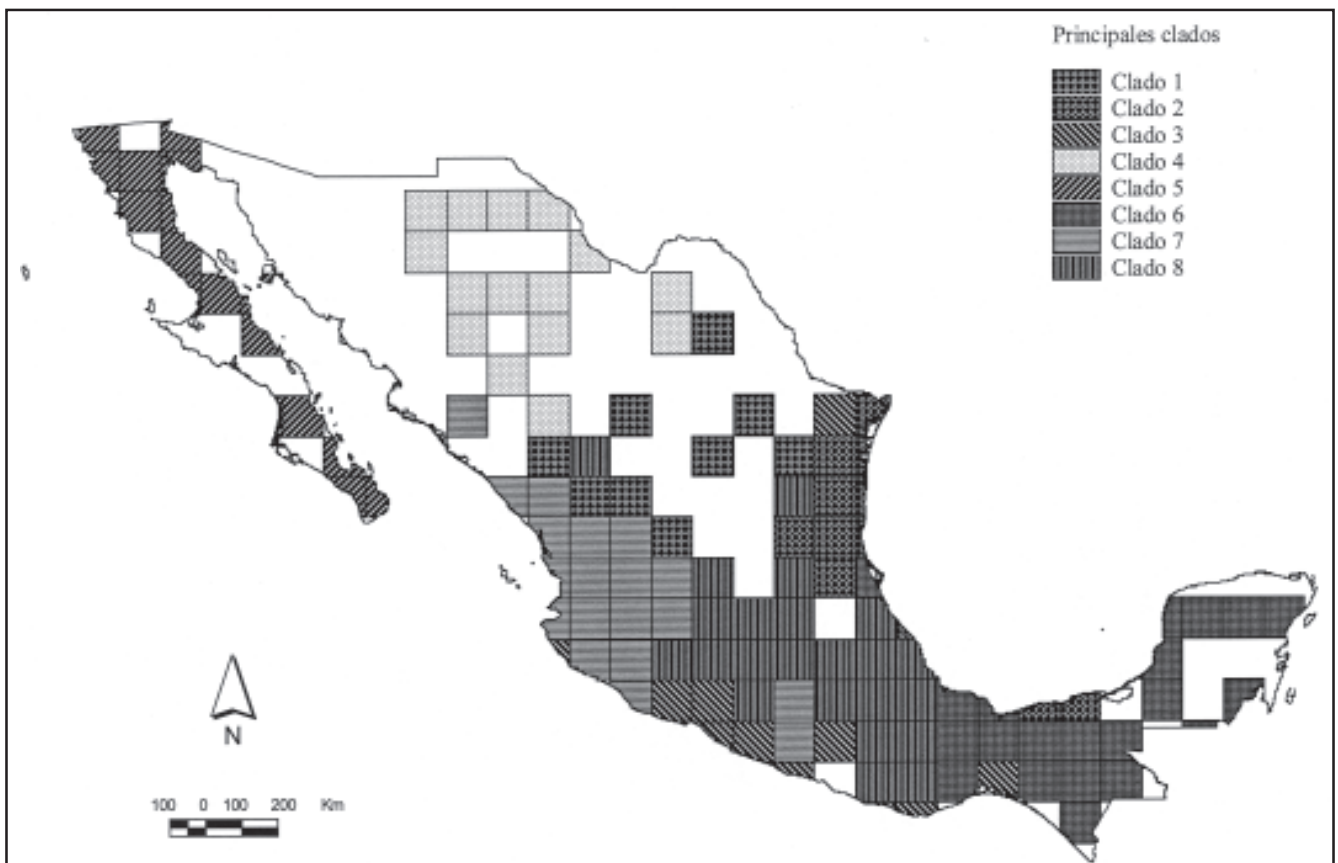


Fig. 7. Escalante (en prep.). Mapa de cuadrantes agrupados por la presencia de dos o más especies de mamíferos terrestres, según el árbol de consenso para la matriz de 241 áreas (de $1^\circ \times 1^\circ$) por 711 taxones (géneros y especies de mamíferos terrestres).

Referencias

- Abbott, I.** 1983. The meaning of z in species-area regressions and study of species turnover in island biogeography. *OIKOS*, 41: 385-390.
- Álvarez, T. y F. de Lachica.** 1974. Zoogeografía de los vertebrados de México, pp. 219-257. En: Flores, A., L. González, T. Álvarez y F. Lachica (eds.), *El escenario geográfico. Volumen II. Recursos Naturales*, SEP-INAH, México.
- Anderson, S.** 1994. Area and endemism. *Quart. Rev. Biol.*, 69 (4): 451-471.
- Andersson, L.** 1996. An ontological dilemma: Epistemology and methodology of historical biogeography. *J. Biogeogr.*, 23: 269-277.
- Axelius, B.** 1994. Areas of distribution and areas of endemism. *Cladistics*, 7: 197-199.
- Brown, J. H. & M. V. Lomolino.** 1998. *Biogeography*. Second Edition, Sinauer Associates, Inc. Publ., Sunderland.
- Cabrera, A. L. & A. Willink.** 1973. *Biogeografía de América Latina*. Monografía de la OEA, Serie Biología, núm. 13, Washington, D. C.
- Cain, A. J.** 1944. *Fundamentos de Fitogeografía*. ACME, Buenos Aires.
- Candolle, A. de.** 1820. *Geographie Botanique*, pp. 359-422.. En: *Dictionnaire des Sciences Naturelles* Vol. 18.
- Cracraft, J.** 1991. Patterns of diversification within continental biotas: Hierarchical congruence among the areas of endemism of Australian vertebrates. *Austr. Syst. Bot.*, 4: 211-227.
- Craw, R.** 1988. Panbiogeography: Method and synthesis in biogeography, pp. 405-435. En A. A. Myers & P.S. Giller (eds.), *Analytical biogeography. An integrated approach to the study of animal and plant distributions*, Chapman & Hall, Londres.
- Crisci, J. V. & M. F. López.** 1983. *Introducción a la teoría y práctica de la taxonomía numérica*. Monografía de la OEA, Serie Biología, núm. 26, Washington, D. C.
- Engler, P.** 1914. *Pflanzengeographie. Die Kultur der Gegenwart III*, vol. 4. Leipzig.
- Escalante, T., D. Espinosa y J. J. Morrone.** En prep. *Geographical patterns of Mexican terrestrial mammals*.
- Espinosa, D. & J. Llorente.** 1993. *Fundamentos de biogeografías filogenéticas*. Facultad de Ciencias, UNAM, México. 133 p.
- Goloboff, P. A.** 1993. PEE-WEE/NONA.
- Grehan, J.** 1989. Panbiogeography and conservation science in New Zealand. *New Zealand J. Zool.*, 16: 731-748.
- Harold, A. S. & R. D. Mooi.** 1994. Areas of endemism: Definitions and recognition criteria. *Syst. Biol.*, 43 (2): 261-266.
- Kruckenber, A. R. & D. Ravinowitz.** 1985. Biological aspects of endemism in higher plants. *Annu. Rev. Ecol. Syst.*, 16: 447-479.
- Morrone, J. J.** 1994. On the identification of areas of endemism. *Syst. Biol.*, 43: 438-441.
- Nelson, G.** 1989. Cladistics and evolutionary models. *Cladistics*, 5: 275-289.
- Page, R. D. M.** 1987. Graphs and generalized tracks: Quantifying Croizat's biogeography. *Syst. Zool.*, 36: 1-17.
- Papavero, N., J. Llorente & J. M. Abe.** 1996. Formal definitions of some new biological and geological terms for use in biogeography. *Biogeographica*, 70(4): 193-203.
- Peterson, A. T., O. A. Flores-Villela, L. S. León-Paniagua, J. E. Llorente-Bousquets, M. A. Luis-Martínez, a. G. Navarro-Sigüenza, M. G. Torres-Chávez e I. Vargas-Fernández.** 1993. Conservation priorities in México: Moving up in the world. *Biodiv. Lett.*, 1: 33-38.
- Platnick, N.** 1991. On the areas of endemism. *Austr. Syst. Bot.*, 4: xi-xii.
- Rapoport, E. H.** 1975. *Areografía: Estrategias geográficas de las especies*. Fondo de Cultura Económica, México. 214 p.
- Reynoso, V. H.** 1994. Principios y conceptos en los sistemas de clasificación biogeográfica de la Tierra, p.p. 537-566.. En: J. Llorente e I. Luna (eds.), *Taxonomía biológica*, Fondo de Cultura Económica, Ediciones Científicas Universitarias, México.
- Rosen, B. R.** 1988. Biogeographical patterns: A perceptual overview. En A. A. Myers & P.S. Giller (eds.), *Analytical biogeography: An integrated approach to the study of animal and plant distributions*. Chapman and Hall, Londres, pp. 23-55.
- Sánchez, O. & G. López.** 1988. A theoretical analysis of some indices of similarity applied to biogeography. *Folia Entomol. Mex.*, 75: 119-145.

BIOGEOGRAFÍA CUANTITATIVA

Miguel Murguía y Fidencio Rojas

La biogeografía es el estudio de la distribución de los organismos, la historia de cómo se forma un arreglo particular y el análisis de las posibles causas de ese arreglo (Simberloff, 1983). La biogeografía cuantitativa es un conjunto de técnicas de análisis que apoya a la biogeografía, por lo que la biogeografía cuantitativa constituye un método, no una ciencia en sí.

La biogeografía cuantitativa cada vez se apoya más en el uso de las computadoras. Así, mientras las computadoras aumentan su poder de procesamiento y el número de usuarios a través de interfaces agradables y ergonómicas, se estimula el uso y generación de técnicas que se incorporan a la biogeografía cuantitativa.

El análisis de datos biogeográficos sólo es un paso dentro de un estudio biogeográfico, pues antes de éste se deben tener claros los objetivos del estudio y se debe realizar una serie de decisiones en cuanto a la estructura de los datos a ser analizados (Crovello, 1981). La misma recopilación e integración de datos es un paso importante previo al análisis. Además, después del análisis, los resultados se deben interpretar de acuerdo con una escuela o enfoque particular de la biogeografía, como puede ser el histórico o el ecológico. Como uno de los últimos pasos, deben publicarse los resultados.

El número de técnicas y análisis cuantitativos que se utilizan en biogeografía aumenta día a día. En el Cuadro I se listan los análisis básicos de la biogeografía cuantitativa; aunque la lista no es exhaustiva, sí se considera básica o fundamental. Por lo general, las técnicas son operables mediante programas de computadora; con la finalidad de ilustrar de manera homogénea esa lista de técnicas, se ha diseñado una 'herramienta teórica' que instrumenta los análisis básicos de la biogeografía cuantitativa. La herramienta teórica es el resultado del diseño de un paquete de computadora para la biogeografía cuantitativa y las figuras que se presentan son parte de la interfaz de ese paquete de cómputo. Para explicar las técnicas de análisis de la biogeografía cuantitativa listadas en el Cuadro I, se utilizará un ejercicio sobre los pinos de Chihuahua registrados en el Herbario Nacional Forestal (INIF). Los registros considerados son un subconjunto de una base de datos pública (Gutiérrez, 1997). Aunque la base de datos de los pinos de Chihuahua no se considera completa, en el sentido que represente la distribución del género en el estado, es útil para la ejemplificación, independientemente de que pueda ser mejorada mediante la consulta de otros acervos y la consulta con especialistas en el género.

Métodos de la biogeografía cuantitativa

En esta sección se explican los principales procesos y análisis de la biogeografía cuantitativa presentados en el mismo orden que se listan en el Cuadro I.

Definición del área de estudio. En un estudio biogeográfico es importante definir el contexto, es decir, los objetivos, los grupos taxonómicos a incluir en el análisis, así como la propia dimensión geográfica. No es lo mismo realizar una comparación entre las biotas de dos localidades que hacer un análisis de la distribución de un taxón en un continente, cada estudio requerirá de métodos y herramientas de análisis diferentes.

En la figura 1 se muestra la definición del área de estudio para el ejemplo que se sigue a lo largo de este capítulo: un área rectangular

que abarca la mayor parte del territorio del estado de Chihuahua, dentro de la que se analizará la distribución de las especies de pinos.

Definición de OGU. Varias de las técnicas para realizar análisis biogeográficos se basan en una generalización geográfica de los registros de las recolectas de los organismos; donde se localiza un punto de un sitio de recolecta, se supone una distribución de los organismos ahí recolectados pero en niveles geográficos superiores. Por ejemplo, en un estudio biogeográfico se puede hacer la generalización de que en el municipio donde se encuentre la recolecta de un organismo se supone la distribución de ese organismo en todo ese municipio, es decir, se realiza una generalización a partir de puntos (localidades de recolecta) para conformar áreas.

En la biogeografía cuantitativa se analizan relaciones a partir de unidades geográficas, estas unidades son llamadas Unidades Geográficas Operativas, OGUs por sus iniciales en inglés (Crovello, 1981), de manera análoga a las unidades analizadas en la taxonomía numérica, que son llamadas Unidades Taxonómicas Operativas, OTUs por sus iniciales en inglés (Sneath y Sokal, 1973). Las unidades geográficas así definidas son las unidades mínimas de análisis, representan el nivel máximo de resolución en el análisis, pueden agregarse para conformar áreas de niveles superiores pero no desagregarse en unidades más pequeñas. Esa definición puede realizarse subdividiendo al área de estudio en las entidades políticas que contiene, por ejemplo los municipios, o bien en unidades de tamaño regulares, como cuadros de un grado de latitud por un grado de longitud.

En estudios biogeográficos es común la conformación de OGUs de cuadros de tamaño regular, ya que permiten obtener unidades con áreas de igual tamaño. Esto permite que su comparación en cuanto al número

Cuadro I. Lista de procesos y análisis básicos de la biogeografía cuantitativa.

1. Definición del área de estudio
2. Definición de las OGUs
3. Matriz de presencia/ ausencia
4. Índices de diversidad
 - 4.1. Diversidad Alfa
 - 4.2. Diversidad Alfa promedio
 - 4.3. Diversidad Beta
 - 4.4. Diversidad Gama
 - 4.5. Estimación de riqueza
5. Distribución geográfica de taxones
6. Listas de taxones de OGUs
7. Similitud biogeográfica
 - 7.1. Índices de similitud
 - 7.2. Matriz de similitud
8. Métodos de clasificación
 - 8.1. Análisis de agrupamientos
 - 8.2. Métodos divisivos
9. Métodos de ordenación
 - 9.1. Análisis de factores
10. Definición de áreas prioritarias para la conservación

de especies sea más válida que entre áreas de diferentes tamaños, pues en general, el número de especies aumenta con el tamaño del área.

Phips (1975) propuso un método para elegir el tamaño de las OGU en estudios biogeográficos. Sin embargo, cualquiera sea el tamaño de OGU que se elija, es importante indicar que dicho tamaño afecta a la varianza de los datos que se agregan (Wong, 1996), por lo que algunos parámetros biogeográficos, como por ejemplo la diversidad alfa promedio, no son comparables si se obtienen de diferentes tamaños de OGU.

En la figura 1 se muestra el área de estudio, con la subdivisión en cuadros de un grado de lado que conforman a las OGU.

Construcción de la matriz de presencia-ausencia. Uno de los primeros pasos para realizar un análisis biogeográfico cuantitativo es construir una matriz de presencia y ausencia de los taxones en cada una de las OGU o subregiones del área de estudio. La estructura de la matriz de presencia-ausencia para realizar análisis biogeográficos se compone de la lista de taxones (renglones) por la lista de OGU (columnas).

La matriz de presencia-ausencia muestra todas las combinaciones de taxones contra OGU. Cada entrada o celda de la matriz se llena con un '0' o un '1', indicando '0' que la especie está ausente en esa OGU y '1' que está presente.

En la construcción de la matriz de presencia-ausencia no se consideran datos de abundancia, y basta un registro del taxón dentro de la OGU para indicar presencia en la matriz. La matriz de presencia-ausencia es una alternativa al análisis de información cuando no se cuenta con datos de abundancia. Muchas de las herramientas de análisis biogeográfico, como los índices de diversidad, los índices de similitud o los estimadores de riqueza diferencian entre estos dos niveles de información: unas fórmulas están solo diseñadas para trabajar con datos de abundancia, mientras que otras solo requieren de datos de presencia-ausencia. A lo largo de este capítulo se presentan herramientas de análisis orientadas a aplicarse sobre datos de presencia-ausencia.

En el caso de los pinos de Chihuahua registrados en el Herbario Nacional Forestal (INIF) se cuenta con 16 especies, y el área de estudio se ha subdividido en 80 OGU de las cuales solo 28 contienen registros de pinos. Así, la matriz de presencia ausencia está compuesta de 16 renglones y 28 columnas.

Índices de diversidad. Existen varias propuestas para definir y cuantificar la diversidad (especies y grupos supraespecíficos). Con fines de esquematizar algunas de las propuestas de cuantificación de la diversidad se utiliza la siguiente clasificación:

a (diversidad alfa): número de taxones en una OGU.

b (diversidad beta): tasa de recambio de taxones entre las OGU.

g (diversidad gama): número de taxones en toda el área de estudio.

La cuantificación de la diversidad se utiliza para caracterizar a una región geográfica en términos de su biota, ya sea considerando uno o varios grupos taxonómicos; también es útil para poder establecer comparaciones, ya sea entre unidades geográficas, grupos taxonómicos o biotas. Pueden considerarse como algunos parámetros descriptivos con los que se pueden realizar análisis biogeográficos.

Diversidad alfa. La diversidad alfa se asocia con el número de especies (riqueza) en una comunidad, es decir, en un área biológicamente homogénea. De manera técnica, puede considerarse a la diversidad alfa como el número de especies en cada OGU, mientras que a la diversidad gama, como el número de especies en toda el área de estudio. En la figura 2 se muestra el mapa de la diversidad alfa, es decir, el número de especies de pinos en cada una de las OGU.

A partir de la diversidad alfa de cada OGU se puede calcular la 'diversidad alfa promedio': el promedio de las diversidades alfa, que puede expresarse mediante la siguiente igualdad:

$$\alpha_{\text{prom}} = (\sum_{i=1..n} a_i) / n$$

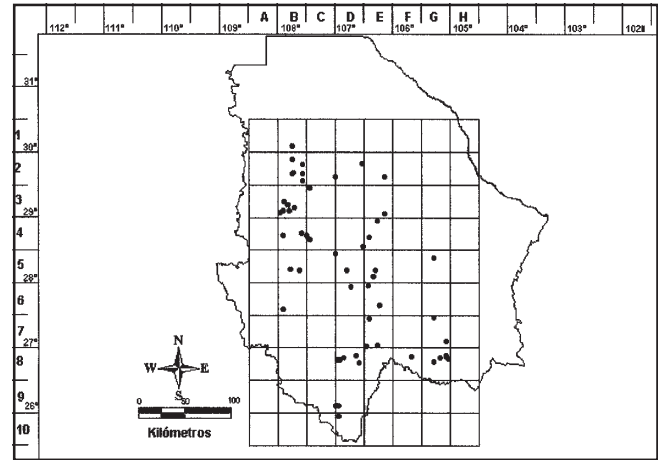


Fig. 1. Área de estudio (territorio del estado de Chihuahua) mostrando la subdivisión en cuadros de un grado por un grado y la ubicación de las localidades de recolección de pinos registrados en el herbario INIF.

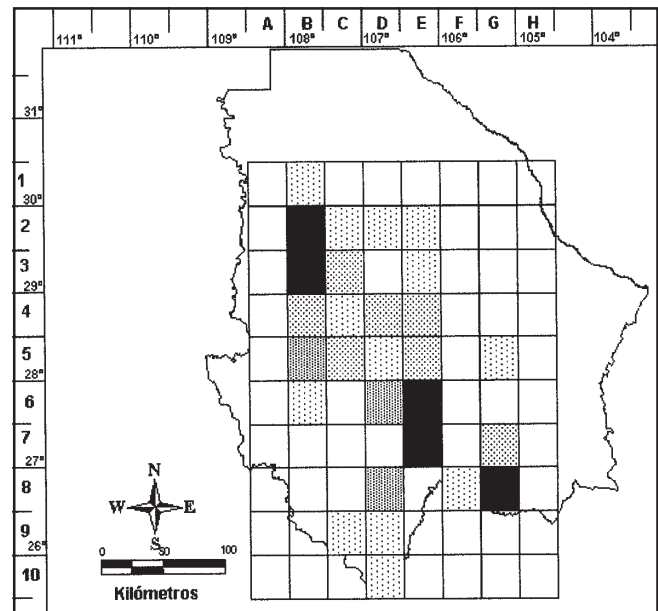


Fig. 2. Mapa temático de la diversidad alfa de cada cuadro de la figura 1.

donde α_{prom} es la diversidad alfa promedio, a_i es la diversidad alfa en la i -ésima OGU y n es el número de OGU en el área de estudio. Para el ejemplo de los pinos de Chihuahua:

$$\alpha_{\text{prom}} = 64/28 = 2.29$$

esto es, en promedio existen 2.29 especies de pinos en cada OGU del área de estudio.

Diversidad gama. La diversidad gama es el número de especies en una región geográfica amplia (Whittaker, 1972). Para efectos técnicos, se puede considerar que el número de taxones en el área de estudio es el número de columnas de la matriz de presencia-ausencia. La diversidad alfa de las OGU siempre es menor o igual a la diversidad gama. Para el ejemplo de los pinos de Chihuahua, la diversidad gama es de 15.

Diversidad beta. La diversidad beta es una medida de la diferencia entre áreas de estudio en términos de la variedad de especies

que contienen (Magurran, 1988). La diversidad beta junto con la diversidad alfa constituyen una buena medida del grado de heterogeneidad biológica en el área de estudio. Una manera de observar a la diversidad beta es como una medida del remplazo de especies o del cambio biótico a lo largo de un gradiente (Wilson y Smida, 1984). Intuitivamente es posible admitir que, si las OGU contienen las mismas especies, la diversidad beta será baja, mientras que si las OGU presentan entre sí diferentes especies, la diversidad beta será alta. Existen varias propuestas para cuantificar a la diversidad beta, a continuación se explican algunas de ellas.

Whittaker (1972), quien introdujo el concepto de diversidad beta, la define como el recambio de especies entre hábitats o localidades y propuso que la diversidad en un área amplia (gama) puede dividirse en dos componentes, en la diversidad alfa y beta, que puede expresarse mediante la siguiente igualdad:

$$= \beta_w \times \alpha_{prom}$$

donde β_w es la diversidad gama y α_{prom} es la diversidad alfa promedio, por lo que la diversidad beta puede expresarse como:

$$\beta_w = g / \alpha_{prom}$$

Para el ejemplo de los pinos de Chihuahua,

$$\begin{aligned} \alpha_{prom} &= 2.29 \text{ especies/cuadro} \\ &= 15 \text{ especies/ 28 cuadros} \\ \beta_w &= 15 / (2.29 \times 28) = 0.23 \end{aligned}$$

Otra propuesta para calcular la diversidad beta es la de Routledge:

$$\beta_r = \frac{g^2}{2r + g} - 1$$

donde r es el número de pares de especies con distribuciones superpuestas. Magurran (1988) propuso calcular r como el número de pares de especies cuya distribución coincide cuando menos en una OGU. Para el ejemplo,

$$\begin{aligned} r &= 57 \\ \beta_r &= 16^2 / (2 \times 57 + 16) - 1 = 0.97 \end{aligned}$$

Los valores de la diversidad beta calculados anteriormente son útiles cuando se comparan con otros análogamente calculados, por ejemplo para otro grupo taxonómico o para otra región geográfica.

Estimadores de riqueza. Como ya se comentó con anterioridad, la diversidad gama, técnicamente es el número de taxones en el área de estudio. En realidad, el cálculo que se basa en la definición anterior no obtiene la diversidad gama propiamente, sino que es una estimación, ya que la matriz de presencia-ausencia puede ser incompleta, es decir, pueden existir taxones en el área de estudio que no estén representados en los datos. Con la finalidad de obtener un valor de gama más aproximado al real, se han diseñado 'estimadores de riqueza', que son herramientas que permiten calcular un nuevo valor de gama a partir de los valores de las OGU.

Los estimadores de riqueza se pueden clasificar en dos grandes grupos: los paramétricos y los no paramétricos. La estrategia de cálculo de los primeros se basa en estimar tendencias, generalmente de tipo inductivo, mientras que la de los no paramétricos se basa en el establecimiento de relaciones y proporciones sin averiguar el siguiente valor posible en una serie ordenada.

Existe una amplia variedad de propuestas para estimar la riqueza. Colwell y Coddington (1994) presentaron un resumen de este tipo de técnicas. Por lo general, los estimadores presuponen que el número de especies observado es una subestimación, por lo que los resultados de

aplicar las fórmulas proporcionarán valores de gama estimados por arriba de los observados. A continuación se explican dos propuestas para estimar la riqueza, una mediante un método paramétrico y otra mediante uno no paramétrico.

Una estrategia para estimar la riqueza de una región mediante extrapolación es utilizando la ecuación de Michaelis-Menten:

$$S(n) = S_{max} \cdot n / (B + n)$$

donde S_{max} y B son constantes, n es el número de OGU y $S(n)$ es el número de especies en las n OGU. La constante S_{max} es el estimador de riqueza y para obtenerlo es necesario realizar un ajuste lineal usando una transformación de la ecuación sobre pares de datos (S, n), es decir, sobre una lista de número de especies observadas en n OGU, donde n varía desde 1 hasta el número de OGU del área de estudio.

El estimador no paramétrico de Chao (E_{ch}) se basa en el número de especies con distribución restringida dentro del área de estudio:

$$E_{ch} = S_{obs} + Q_1^2 / (2 Q_2)$$

donde S_{obs} es el número de especies observadas en el área de estudio, Q_1 es el número de especies que se encuentran en solo una OGU y Q_2 es el número de especies que se encuentran en dos OGU. Para el ejemplo de los pinos:

$$\begin{aligned} S_{obs} &= 15 \\ Q_1 &= 5 \\ Q_2 &= 2 \\ E_{ch} &= 15 + 5^2 / (2 \times 2) = 21.25 \end{aligned}$$

por lo que el estimador indica que la diversidad gama del área de estudio es de 21, es decir, se estima que faltan por recolectar seis especies de pinos en la región.

Distribución geográfica de taxones. Una vez definidas las OGU, para el biogeógrafo es interesante observar la distribución de los taxones en términos de OGU y no simplemente de recolectas, como se muestra en la figura 1. La distribución en términos de OGU es una generalización, y visualmente permite o facilita la generación de hipótesis o preguntas al investigador. Preguntas como ¿en qué OGU se distribuye un taxón?, y ¿en qué OGU coincide la distribución de dos taxones en particular? son interesantes. En la figura 3 se muestra la distribución de *Pinus chihuahuana* en términos de OGU.

Las respuestas a preguntas biogeográficas básicas, como las enunciadas anteriormente, brindan al investigador herramientas empíricas que permiten el análisis exploratorio de datos, es decir, aunque no contribuyen directamente a contestar la pregunta biogeográfica planteada en los objetivos de la investigación, si lo hacen indirectamente. El investigador 'juega' con los datos para familiarizarse con ellos y emitir juicios sobre los resultados de los análisis, así como para conocer los límites y alcances de la información recolectada y de los propios métodos cuantitativos de análisis.

Distribución potencial de especies. La distribución de una especie que se deduce a partir de un muestreo, como son los registros de recolectas, en general representa un subconjunto de la distribución real de la especie. Recientemente se han propuesto métodos para definir la distribución 'potencial' de las especies, a partir de los registros de recolecta y de las variables ambientales asociadas a dichos sitios.

Un ejemplo de método para estimar distribución potencial es el DOMAIN (Carpenter *et al.*, 1993), que se basa en definir los intervalos de varios parámetros (*v. gr.* altitud, temperaturas mínimas, precipitación u otros tópicos geográficos) y reunirlos para formar un intervalo en un espacio multidimensional; es una manera de interpolar, utilizando los valores máximos y mínimos de las variables ambientales de los sitios en que se registran recolectas de la especie.

El mapeo de distribuciones potenciales de especies es una herramienta útil para el biogeógrafo ya que permite 'llenar' los vacíos que dejan los registros de recolecta.

Listas de taxones de OGU. ¿Qué taxones hay en determinada OGU? Ésta es una pregunta que también brinda información valiosa al biogeógrafo. La lista de especies puede deducirse a partir de la matriz de presencia/ausencia, sin embargo, el formato de presentación es una cuestión que por sí misma ayuda al investigador en la lectura de la información.

Una lista de gran importancia es la lista de la especies de toda el área de estudio. También las listas de cualquier combinación de dos o más OGUs pueden tener significado valioso en el curso del análisis de la información por el investigador, por ejemplo, ¿qué especies hay en las OGUs B2 y B3? (Fig. 4).

Similitud biogeográfica. La similitud biogeográfica se mide a través de la semejanza entre los componentes bióticos. Mientras mayor porcentaje de especies en común contienen dos áreas, mayor es su similitud biogeográfica.

Los criterios para medir la similitud biogeográfica toman en cuenta la lista de taxones entre las regiones a comparar; así, se realizan comparaciones entre dos regiones o áreas, no entre tres ni entre cuatro o más. Pueden tomar en cuenta o no la abundancia de cada uno de los taxones; como se indicó previamente, este capítulo centra la explicación en técnicas basadas en datos de presencia-ausencia, por lo que no se revisan criterios de semejanza que tomen en cuenta datos de abundancia.

Índices de similitud. Existen varios criterios de similitud, expresados en los 'índices de similitud', que son una manera de medir la semejanza entre dos conjuntos de taxones, áreas o biotas. Los índices de similitud se expresan mediante fórmulas. Si se concibe a una región geográfica como el conjunto de taxones que habitan en ella, entonces un índice de similitud permite medir la semejanza entre dos regiones o áreas geográficas en términos de los taxones que contienen.

En general todos siguen el criterio de que entre mayor sea el número de taxones en común entre dos áreas geográficas, mayor es su similitud. En el Cuadro II se dan las fórmulas de algunos de los índices de similitud más comúnmente usados.

Para ejemplificar la aplicación de los índices de similitud se utilizará el índice de Jaccard; este índice se calcula mediante la siguiente fórmula:

$$|A \cap B| / |A \cup B|$$

A continuación se ejemplifica la aplicación de la fórmula utilizando a los cuadros B2 y B3. Si se observa la matriz de presencia-ausencia (Cuadro II) se puede deducir que:

|A ∩ B| : Número de especies presentes en B2 y en B3: 4
|A ∪ B| : Número de especies presentes en B2 o en B3: 11

Así, aplicando la fórmula del índice de Jaccard:

$$I_{\text{Jaccard}} = 4/11 = 0.36$$

esto es, entre el cuadro B2 y el B3 hay una similitud, según el índice de Jaccard, de 36%.

Existe controversia sobre cuál índice usar para determinado tipo de análisis. Hubálek (1982) realiza un análisis que considera a 43 índices de similitud, y concluyen que los índices de Jaccard, Sorensen-Dice, Kulczynski y Ochiai son los que muestran un comportamiento que se ajusta más a ciertas premisas que propone como criterio de bondad.

Otro estudio comparativo realizado por Sánchez y López (1988) concluye que el índice de Simpson es el que muestra el mejor comportamiento de entre nueve considerados en el análisis. Hayek (1993) también incluye una discusión interesante sobre índices de similitud.

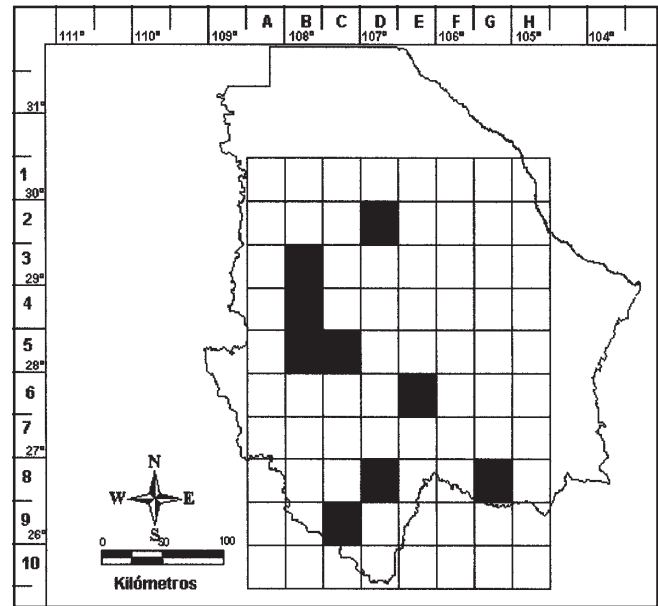


Fig. 3. Distribución de *Pinus chihuahuana* en las OGUs definidas según la figura 1.

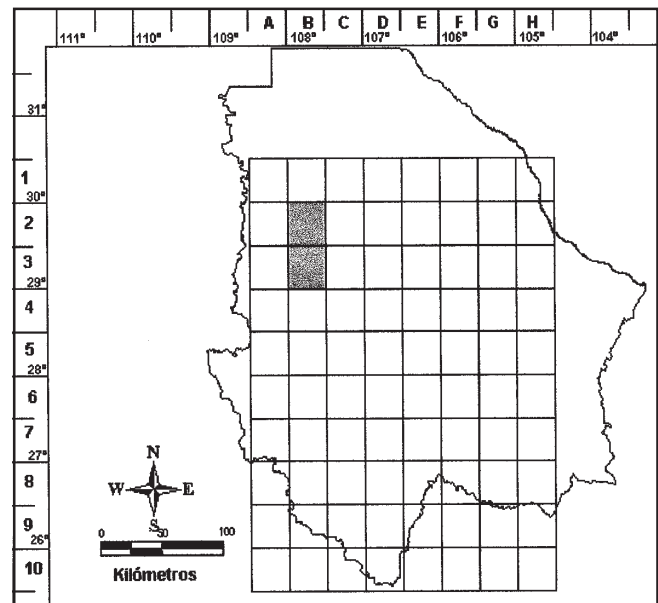


Fig. 4. Especies de las OGUs B2 y B3.

Matriz de similitud. Los índices de similitud sirven para establecer una medida de semejanza entre dos OGUs; la matriz de similitud contiene las comparaciones entre todos los pares posibles de OGUs. La matriz de similitud tiene como encabezados de las columnas, así como de los renglones, a cada una de las OGUs. Casi siempre, la diagonal de la matriz de similitud, que contiene la comparación entre sí de cada una de las OGUs, está conformada por números '1', ya que la mayoría de los índices de similitud proporcionan valores entre '0' y '1', representando '1' la máxima similitud.

La matriz de similitud es una técnica útil para medir la semejanza entre cada par de OGUs, sin embargo, también es un paso previo necesario para realizar otro tipo de análisis, como los análisis de agrupamiento.

Los análisis biogeográficos cuantitativos se pueden clasificar en dos tipos: los de 'modo Q' y los de 'modo R' (Simberloff y Connor, 1979, in Birks, 1987). Los análisis de modo Q exploran las relaciones entre OGUs a partir de los taxones que en ellos se distribuyen, mientras que los de

Cuadro II. Fórmulas de algunos índices de similitud.**Notación**

$A \cap B$: Intersección (elementos en común en A y B)

$A \cup B$: Unión (elementos que se encuentran en A o en B)

$|A|$: Cardinalidad (número de elementos en un conjunto)

A_c : Complemento (elementos del universo que no están en A)

$\max(A, B)$: Función: máximo de dos valores enteros

$\min(A, B)$: Función: mínimo de dos valores enteros

Fórmulas

Baroni-Urbani-Buser

$$\frac{\sqrt{|A \cap B| \times |(A \cup B)_c|}}{|A \cap B|}$$

$$\frac{\sqrt{|A \cap B| \times |(A \cup B)_c|}}{|A \cap B|}$$

Braun-Blanquet

$$\frac{|A \cap B|}{\max(|A|, |B|)}$$

$$\max(|A|, |B|)$$

Fager

$$\frac{|A \cap B|}{(|A| \times |B|)^{1/2} - 1/2 \max(|A|, |B|)}$$

Jaccard

$$\frac{|A \cap B|}{|A \cup B|}$$

$$|A \cup B|$$

Kulezynski

$$\frac{|A \cap B| \times |A \cup B|}{2 \times (|A| \times |B|)}$$

$$2 \times (|A| \times |B|)$$

Ochiai

$$\frac{|A \cap B|}{(|A| \times |B|)^{1/2}}$$

$$(|A| \times |B|)^{1/2}$$

Radio de correlación

$$\frac{|A \cap B|}{|A| \times |B|}$$

$$|A| \times |B|$$

Simpson

$$\frac{|A \cap B|}{\min(|A|, |B|)}$$

$$\min(|A|, |B|)$$

Sorensen-Dice

$$\frac{2 \times |A \cap B|}{|A| + |B|}$$

$$|A| + |B|$$

modo R exploran las relaciones entre taxones a partir de sus datos de distribución. También es útil la construcción de una matriz de similitud entre taxones (modo R), a partir de la misma matriz de presencia-ausencia, pues muestra las relaciones de las especies con base en su distribución, es decir, mientras más alto sea el valor del índice de similitud entre un par de taxones, más coinciden en su distribución geográfica.

Técnicas de clasificación. Los enfoques multivariados en biogeografía cuantitativa constituyen un conjunto de técnicas estadísticas para el análisis simultáneo de más de una variable independiente. Además de las técnicas de clasificación, también se incluyen dentro de los enfoques multivariados al análisis de varianza y covarianza, y a la regresión y correlación múltiples.

Una de las clasificaciones más comunes de los métodos de análisis aplicados en taxonomía numérica y biogeografía cuantitativa es aquella que los divide en 'técnicas de clasificación' y en 'técnicas de ordenación'. Ambos tipos se pueden aplicar a una matriz de datos de presencia-ausencia.

Las técnicas de clasificación generan grupos que incluyen a las unidades analizadas, mientras que las de ordenación no establecen una delimitación discreta de las clases. Una de las técnicas de clasificación más comúnmente utilizadas es el 'agrupamiento por pares mediante ligamiento promedio' o UPGMA ('unweighted pair-group method using arithmetic averages').

Las técnicas de ordenación consideran un espacio multidimensional donde cada uno de los ejes representa a un atributo que en conjunto caracterizan a las OGU; estas técnicas reducen ese espacio a otro de dos o tres dimensiones sin mucha pérdida de información (Kohlmann, 1994; Sneath, 1998). Uno de los métodos más comúnmente utilizados en biogeografía y sistemática es el 'análisis de componentes principales' (Zavala, 1986). También la regresión múltiple se considera dentro de este grupo de técnicas.

Actualmente existen muchas herramientas informáticas para la aplicación de enfoques multivariados; Palmer (1998) dio una lista de programas de cómputo para su aplicación en biología, y Campbell (1989) explicó la aplicación de los mismos mediante el paquete estadístico SPSS.

Análisis de agrupamiento. Las técnicas de agrupamiento se pueden clasificar en divisivas y aglomerativas. En ambos casos se requiere de la matriz de presencia-ausencia, pero en las aglomerativas además se opera sobre la matriz de similitud, en la que, como ya se indicó, se registran las similitudes entre cada par de OGU y se construye a partir de la matriz de presencia-ausencia.

Técnicas aglomerativas. Dentro de las técnicas aglomerativas, las más comúnmente usadas son las secuenciales-jerárquicas, dentro de las que se encuentra el ligamiento simple, el ligamiento completo y el UPGMA.

El algoritmo inicia eligiendo un par de OGU, aquel cuya similitud es la mayor de todos los posibles pares; la matriz de similitud es recalculada, al considerar ahora como una unidad al par de OGU elegidos; entonces, la matriz que resulta contiene un renglón y una columna menos y se ha formado parte del fenograma: dos hojas unidas a un determinado nivel de similitud. En cada paso, la matriz de similitud es recalculada y va reduciéndose en un renglón y una columna; el algoritmo termina cuando todas las OGU han sido ubicadas en el fenograma.

La manera en que es recalculada la matriz de similitud hace la diferencia entre los tipos de ligamientos: simple, completo o promedio (UPGMA). En la figura 5 se muestra un fenograma resultado de la aplicación del algoritmo UPGMA.

El fenograma puede 'partirse' verticalmente a un 'nivel crítico' determinado para conformar grupos de OGU con características homogéneas. Según Sánchez y López (1988), ese nivel crítico es de 66.66% si se usa el índice de Simpson; como el índice de Jaccard proporciona valores iguales o por debajo que Simpson, entonces el nivel crítico al usar Jaccard es menor. En la figura 6 se muestra el mapa de los grupos de OGU formados a partir de aplicar un nivel crítico de 20% al fenograma de la figura 5.

Ejemplos de la aplicación del UPGMA en taxonomía vegetal se encuentran en los trabajos de Eguarte (1995) y en los de Villaseñor y Strother (1989), ejemplos de aplicación en biogeografía ecológica en los de León y Romo (1993), Sánchez (1993) y Villareal *et al.* (1996).

Técnicas divisivas. La estrategia de estas técnicas es iniciar la formación de dos grupos a partir del conjunto total de datos; se repite esto para cada uno de los dos grupos y así sucesivamente hasta llegar a grupos unitarios (Hengeveld, 1990), es decir, hasta que solo contengan una OGU.

El criterio para dividir un grupo en dos, generalmente depende de una función de optimización. Así, se exploran varias combinaciones de los posibles dos grupos y se elige la que cumpla mejor con el criterio de optimización. El análisis de información (Sneath y Sokal, 1973) se puede utilizar para la formación de grupos ya sea divisivamente o mediante agrupamiento. La idea principal es cuantificar el cambio de 'contenido de información', I , al pasar de un grupo a otros dos, generados de una partición del primero, que puede expresarse mediante la siguiente igualdad:

$$\Delta I = I(AB) - I(A) - I(B)$$

donde I es una función que mide el contenido de información en una matriz básica de datos, $I(AB)$ es el contenido de información de la matriz, $I(A)$ el de la primera partición de la matriz e $I(B)$ el de la segunda.

Ezcurra *et al.* (1984) propusieron utilizar la siguiente función para medir el contenido de información:

$$I = 2sn \log n - n \sum_{i=1}^s \log [a_i^2 + (n-a_i)^2]$$

donde s es el número de atributos (especies), n es el número de unidades a clasificar (OGUs), y a_i es el número de unidades que tienen el atributo i . Cuando todas las especies se encuentran presentes o ausentes en todas las OGUs I vale cero, por lo que el método intenta buscar particiones de la matriz que contengan valores I bajos. La estrategia propuesta para partir la matriz en dos submatrices es fijar un atributo (especie) y con base en él agrupar en la primera submatriz aquellas OGUs que presenten al atributo y en la segunda a aquellas OGUs que no la presenten, la partición que se elige es aquella que minimice a ΔI .

En la figura 7 se muestra el resultado de aplicar el método divisivo propuesto por Ezcurra *et al.* (1984) a la matriz de presencia-ausencia de los pinos de Chihuahua.

Obsérvese que la raíz del árbol está etiquetada con 48.63, que es el valor de la función de contenido de información de toda la matriz de presencia-ausencia; el atributo que minimiza la suma de I es la primera especie; la submatriz definida por la presencia de la especie I tiene un valor $I=25.01$, y la segunda, definida por la ausencia de la misma especie I tiene un valor $I=13.01$. Así, el cambio de contenido de información ΔI es:

$$\Delta I = 48.63 - 25.01 - 13.01 = 10.61$$

Técnicas de ordenación. Éstas no trazan límites que definan grupos, esa tarea se deja al investigador al interpretar los resultados. Las relaciones entre las OGUs o taxones (según sea una análisis Q o R) están reflejadas por la posición en un espacio multidimensional, por ejemplo de caracteres; mientras más cercanas están, mayor relación tienen entre sí.

El análisis de componentes principales (PCA por sus iniciales en inglés) reduce la complejidad disminuyendo el número de dimensiones del espacio de las OGUs. El PCA efectúa una transformación de los ejes originales obteniendo otro conjunto de ejes: los componentes. El número de componentes es igual al número de ejes originales, pero solo algunos de ellos, los 'principales', capturan más información de los ejes originales. Esos componentes principales son útiles para representar el espacio multidimensional original (Gauch, 1981).

En el análisis se obtiene un 'eigenvalor' para cada componente. Los eigenvalores están relacionados con la varianza explicada por cada eje y

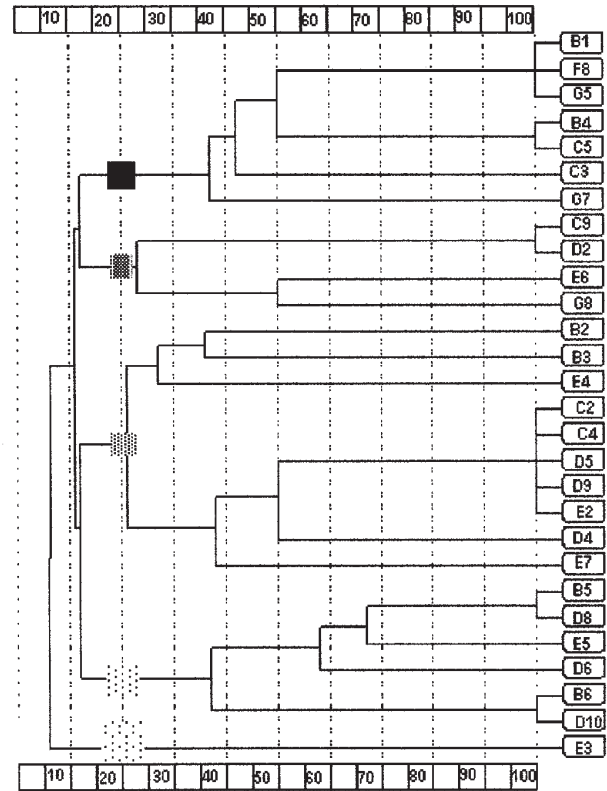


Fig. 5. Fenograma de similitud (UPGMA) de los pinos de Chihuahua.

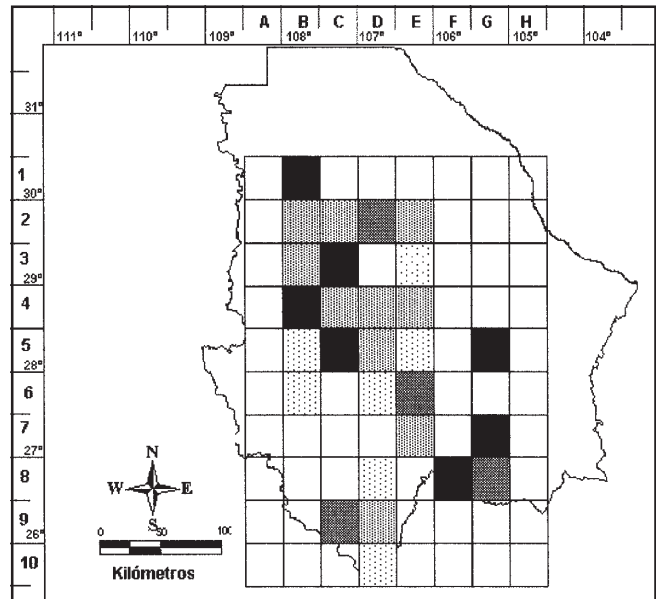


Fig. 6. Mapa mostrando los grupos de OGUs formados a partir de aplicar un nivel crítico de 20% al fenograma de la figura 5.

generalmente se expresan en porcentajes; se ordenan del mayor valor al menor y se obtienen sumas acumuladas, para observar, por ejemplo, cuántos componentes principales explican el 90% de la variación.

El análisis de factores es otra técnica de ordenación, muy parecida al PCA. Una de las principales diferencias es que el análisis de factores tiene la ventaja de permitir que los factores no sean ortogonales (Gauch, 1981; Sneath y Sokal, 1973).

Arita (1993) incluyó un análisis de factores en un estudio sobre los mamíferos de México, en el que encuentra que la riqueza aumenta con

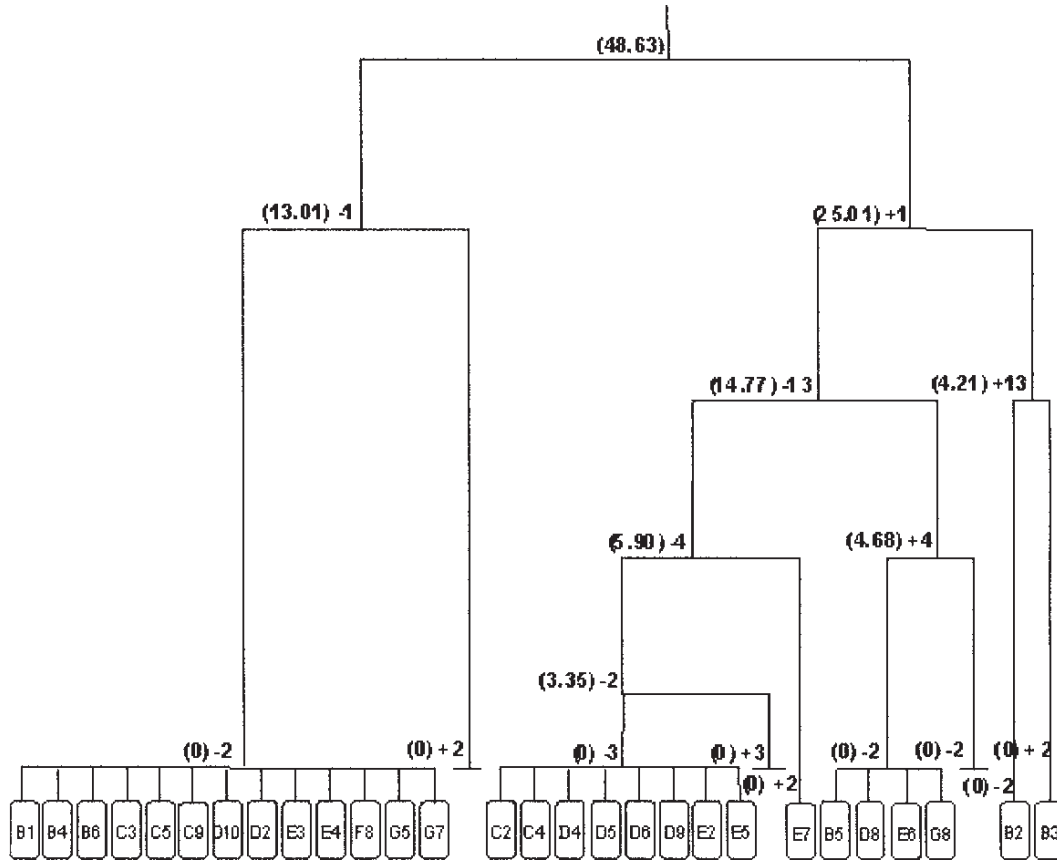


Fig. 7. Fenograma resultado de aplicar el método divisivo de Ezcurra *et al.* (1984) a la matriz de presencia-ausencia.

la altitud y la temperatura e inversamente con la latitud. Palmer (1998) proporcionó una lista de recursos relacionados con las técnicas de ordenación, que incluye ejemplos, programas de cómputo, listas de discusión y breves explicaciones. Crisci y López (1983) explican didácticamente varias técnicas de ordenación usadas en taxonomía numérica.

Definición de áreas prioritarias para la conservación.

La definición de áreas bióticas prioritarias para la conservación es un tema que actualmente ocupa a muchos investigadores. Se han propuesto numerosos procedimientos y consideraciones para su definición, entre los que se pueden distinguir dos grupos, los taxonómicos y los cladísticos. Los primeros contribuyen en definir las áreas a proteger con base en las listas florísticas o faunísticas, al reconocer el mayor número de especies o taxones y su endemismo. Los cladistas prestan atención especial a la filogenia de los organismos, con la finalidad de proteger la mayor heterogeneidad genética. A continuación se explican dos métodos basados en listas bióticas.

Vane-Wright *et al.* (1991) propusieron el siguiente método para definir la prioridad de las áreas a proteger:

1. Se selecciona la unidad (OGU) con mayor número de especies; las especies contenidas se eliminan del análisis.

2. El procedimiento se repite con las especies restantes (complemento) que no se han incluido en las unidades ya seleccionadas.

3. Cuando en alguna iteración más de una unidad tiene el mismo número de especies del complemento, se selecciona aquella con el mayor número de especies totales. Si aún así, más de una OGU cumple esa condición, se selecciona la primera, según un orden arbitrario.

4. El procedimiento termina cuando todas las especies estén incluidas en alguna OGU seleccionada (complemento igual a cero).

En la figura 8 se muestra el resultado de aplicar el procedimiento de Vane-Wright *et al.* (1991) a la matriz de presencia-ausencia de la figura 9, en la cual se aplica el método en cinco ciclos. En el ciclo uno se elige a la

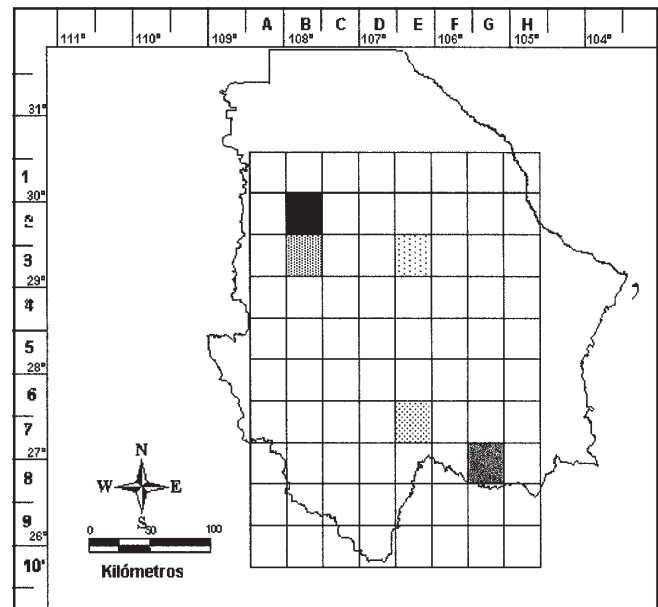


Fig. 8. Resultado del método de Vane-Wright *et al.* (1991) para la definición de áreas prioritarias para la conservación.

OGU B2 como la OGU con más alta prioridad para la conservación, ya que es la que contiene el mayor número de especies (ocho); en el ciclo dos se trabaja con un subconjunto de especies resultado de eliminar las especies que ya están representadas en la OGU B2. En el ciclo dos se recalcula el número de especies en cada OGU resultando la OGU G8 la que contiene mayor número de especies (cuatro). En los ciclos 3, 4 y 5

| Paso 1 | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | |
|--------------------|----|----|----|----|----|----|----|----|----|----|----|----|-----|----|----|----|----|----|----|----|----|----|----|----|----|----|----|----|----|
| ESPECIE | ID | B1 | B2 | B3 | B4 | B5 | B6 | C2 | C3 | C4 | C5 | C9 | D10 | D2 | D4 | D5 | D6 | D8 | D9 | E2 | E3 | E4 | E5 | E6 | E7 | F8 | G5 | G7 | G8 |
| Pinus arizonica | 1 | 0 | 1 | 1 | 0 | 1 | 0 | 1 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 0 | 0 | 1 | 1 | 1 | 0 | 0 | 0 | 1 |
| Pinus ayacahuite | 2 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 |
| Pinus cembroides | 3 | 1 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 1 | 1 | 1 |
| Pinus chihuahuana | 4 | 0 | 0 | 1 | 1 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 1 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 |
| Pinus cooperi | 5 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| Pinus douglasiana | 6 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| Pinus durangensis | 7 | 0 | 1 | 0 | 1 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 1 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| Pinus engelmanni | 8 | 0 | 1 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| Pinus herrerae | 9 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 |
| Pinus latifolia | 10 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| Pinus lumholtzii | 11 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 |
| Pinus pseudostrobu | 12 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| Pinus reflexa | 13 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| Pinus strobiformis | 14 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| Pinus teocote | 15 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 |
| | 1 | 8 | 7 | 2 | 3 | 1 | 1 | 2 | 1 | 2 | 1 | 1 | 1 | 1 | 2 | 1 | 3 | 3 | 1 | 1 | 1 | 2 | 2 | 4 | 4 | 1 | 1 | 2 | 5 |
| Paso 2 | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | |
| ESPECIE | ID | B1 | B2 | B3 | B4 | B5 | B6 | C2 | C3 | C4 | C5 | C9 | D10 | D2 | D4 | D5 | D6 | D8 | D9 | E2 | E3 | E4 | E5 | E6 | E7 | F8 | G5 | G7 | G8 |
| Pinus cembroides | 3 | 1 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 1 | 1 | 1 |
| Pinus chihuahuana | 4 | 0 | 0 | 1 | 1 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 1 | 0 | 1 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 |
| Pinus douglasiana | 6 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| Pinus herrerae | 9 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 1 |
| Pinus latifolia | 10 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| Pinus lumholtzii | 11 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 |
| Pinus teocote | 15 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 |
| | 1 | 0 | 3 | 2 | 1 | 0 | 0 | 1 | 0 | 2 | 1 | 0 | 1 | 0 | 0 | 1 | 1 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 2 | 1 | 1 | 1 | 1 | 2 | 4 |
| Paso 3 | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | |
| ESPECIE | ID | B1 | B2 | B3 | B4 | B5 | B6 | C2 | C3 | C4 | C5 | C9 | D10 | D2 | D4 | D5 | D6 | D8 | D9 | E2 | E3 | E4 | E5 | E6 | E7 | F8 | G5 | G7 | G8 |
| Pinus douglasiana | 6 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| Pinus latifolia | 10 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| Pinus teocote | 15 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 |
| | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| Paso 4 | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | |
| ESPECIE | ID | B1 | B2 | B3 | B4 | B5 | B6 | C2 | C3 | C4 | C5 | C9 | D10 | D2 | D4 | D5 | D6 | D8 | D9 | E2 | E3 | E4 | E5 | E6 | E7 | F8 | G5 | G7 | G8 |
| Pinus latifolia | 10 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| Pinus teocote | 15 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| Paso 5 | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | |
| ESPECIE | ID | B1 | B2 | B3 | B4 | B5 | B6 | C2 | C3 | C4 | C5 | C9 | D10 | D2 | D4 | D5 | D6 | D8 | D9 | E2 | E3 | E4 | E5 | E6 | E7 | F8 | G5 | G7 | G8 |
| Pinus latifolia | 10 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |

Fig. 9. Aplicación del método de Vane-Wright *et al.* (1993) para la definición de áreas prioritarias para la conservación (ver texto y figura 8).

las OGU's B3, E3 y E7 contienen igual número de especies (uno), entonces se eligen según el número de especies totales (paso 1).

Así, de acuerdo con el método de Vane-Wright *et al.* (1991), las OGU's que deberían ser elegidas como prioritarias para la conservación son B2, G8, B3, E7 y E3, en ese orden. Obsérvese que en este caso la totalidad de las especies quedan representadas en las cinco OGU's elegidas.

Otro procedimiento, que fue propuesto por Rebelo (1994), considera un índice de 'endemidad', el cual es la suma de los 'valores de rareza' de cada especie o taxón. Las unidades con mayor índice de endemidad se seleccionan primero; después se recalculan los índices de endemidad para las OGU's restantes considerando solo a los taxones que no han sido incluidos en alguna OGU seleccionada. El procedimiento termina cuando todos los taxones han quedado incluidos en alguna OGU seleccionada como prioritaria para la conservación.

Villaseñor *et al.* (1998) aplicaron el método de Rebelo a los géneros de compuestas de México, utilizando como OGU's a las entidades federativas del país, resultando los estados de Baja California Norte, Chiapas y Coahuila como las tres entidades prioritarias para su conservación.

Conclusiones

La biogeografía cuantitativa provee un conjunto de técnicas útiles en la descripción y análisis biogeográficos. Como en casi cualquier otra área del conocimiento, dentro de la biogeografía cuantitativa se tienen varios problemas por resolver, como por ejemplo, el establecimiento de criterios de comparabilidad entre técnicas del mismo tipo, *v. gr.* entre diferentes técnicas de agrupamiento, o incluso, entre diferentes índices de similitud.

Las computadoras desempeñan un papel importante, ya que proveen de programas que automatizan los métodos o parte de ellos. Los resultados de esas técnicas, que generalmente provienen de análisis numéricos, pueden ser de diversos tipos, ya que pueden expresarse, también de modo numérico o bien esquemáticamente, como los árboles que expresan relaciones de semejanza, o incluso mediante mapas, como se ejemplifica a lo largo de este capítulo.

Agradecimientos

Agradecemos a Marcela Gutiérrez por la revisión en el Herbario Nacional Forestal para verificar la información contenida en la Base de

Datos del herbario (Gutiérrez, 1997) y a los editores Jorge Llorente y Juan J. Morrone por la revisión del manuscrito.

Referencias

- Arita, H.** 1993. Riqueza de especies de la mastofauna de México, pp. in: Medellín, R. A. y Cevallos, G. (eds.), *Avances en el estudio de los mamíferos de México*, Asoc. Mex. de Mastozoología, México.
- Bricks, H. J. B.** 1987. Recent methodological development in descriptive biogeography. *Ann. Zool. Fennici*, 24: 165-178.
- Campbell, R. C.** 1989. *Statistics for biologists*. Cambridge University Press, Cambridge.
- Carpenter, G., A. N. Gillison y J. Winter.** 1993. DOMAIN: A flexible modeling procedure for mapping potential distributions of plants and animals. *Biodiv. Conserv.*, 2: 667-680.
- Colwell, R. K. y J. A. Coddington.** 1994. Estimating terrestrial biodiversity through extrapolation. *Phil. Trans. R. Soc. London*, B 345: 101-118.
- Crisci, J. V. y M. F. López.** 1983. *Introducción a la teoría y práctica de la taxonomía numérica*. OEA, Washington, D.C.
- Crovello, Th. J.** 1981. Quantitative biogeography: An overview. *Taxon*, 30(3):563-575.
- Eguiarte, L.** 1995. Hutchinson (Agavales) vs. Huber y Dahlgren (Asparagales): Análisis moleculares sobre la filogenia y evolución de la familia Agavaceae sensu Hutchinson dentro de las monocotiledóneas. *Bol. Soc. Bot. México*, 56: 45-56.
- Ezcurra, E., M. Equihua, B. Kohlmann y S. Sánchez-Colón.** 1984. Métodos cuantitativos en la biogeografía, Instituto de Ecología, A.C.
- Gauch, H. G.** 1981. *Multivariate analysis in community ecology*. Cambridge University Press, Cambridge.
- Gutiérrez, M.** 1997. *Catálogo Florístico de México del Herbario Nacional Forestal "Biol. Luciano Vela Gálvez" (INIF)*. Publicación especial No. 4. 40p. y disco de computadora.
- Hayek, L. A. C.** 1993. Analysis of amphibian biodiversity data, in: Heyer, W. R., M. A. Donnelly, R. W. McDiarmid, L. A. C. Hayek y M. S. Foster (eds.), *Measuring and monitoring biological diversity: Standard methods for amphibians*, Smithsonian Institution Press, Washington, D.C.
- Hengeveld, R.** 1990. *Dynamic biogeography*. Cambridge University Press, Cambridge.
- Hubálek, Z.** 1982. Coefficients of association and similarity, based on binary (presence-absence) data: an evaluation. *Biol. Rev.*, 57: 669-689.
- Kohlmann, B.** 1994. Algunos aspectos de la taxonomía numérica y sus usos en México, pp. in: Llorente, J. e I. Luna (eds.), *Taxonomía biológica*, UNAM-Fondo de Cultura Económica, México, D.F.
- León, L. y E. Romo.** 1993. Mastofauna de la sierra de Taxco, Guerrero, pp. in: Medellín, R.A. y Cevallos, G. (eds.), *Avances en el estudio de los mamíferos de México*, Asociación Mexicana de Mastozoología, México, D.F.
- Magurran, J.** 1988. *Ecological diversity and its measurement*. Princeton University Press, New Jersey.
- Palmer, M.** 1998. *Ordination methods for ecology*. Department of Botany, Oklahoma State Univ. <http://www.okstate.edu/artsci/botany/ordinate> (Junio/1998).
- Phips, J. B.** 1975. BestBlock: Optimizing grid size in biogeographic studies. *Can. J. Bot.*, 53: 1447-1452.
- Rebelo, A. G.** 1994. Iterative selection procedures: Centres of endemism and optimal placement of reserves. *Sterlizia*, 1: 231-257.
- Sánchez, O.** 1993. Tendencias ecogeográficas del género *Reithrodontomys* (Rodentia: Muridae) en México, pp. in: Medellín, R. A. y G. Cevallos (eds.), *Avances en el estudio de los mamíferos de México*, Asoc. Mex. de Mastozoología, México.
- Sánchez, O. y G. López.** 1988. A theoretical analysis of some indices of similarity as applied to biogeography. *Folia Ent. Mex.*, 75: 119-145.
- Simberloff, D.** 1983. Biogeography: The unification and maturation of a science, pp. 411-473 in: Brush, A. H. y G. H. Clark (eds.), *Perspectives in ornithology*, Cambridge University Press, Cambridge.
- Sneath, P. H.** 1998. Development of computer-based systems in systematics, in: Bridge, P., P. Jeffries, D.R. Morse y P.R. Scott (eds.), *Information technology, plant pathology and biodiversity*, CAB International, Londres.
- Sneath, P. H. A. y R. R. Sokal.** 1973. *Numerical taxonomy*. W.H. Freeman, San Francisco.
- Vane-Wright, R. I., C. J. Humphries y P. H. Williams.** 1991. What to protect? - Systematics and the agony of choice. *Biol. Conserv.*, 55: 235-254.
- Villarreal, J. A., J. Valdés y J. L. Villaseñor.** 1996. Corología de las asteráceas de Coahuila, México. *Acta Bot. Mex.*, 36: 29-42.
- Villaseñor, J. L., G. Ibarra y D. Ocaña.** 1998. Strategies for the conservation of Asteraceae in Mexico. *Cons. Biol.*, 12(5): 1066-1075.
- Villaseñor, J. L. y J. L. Strother.** 1989. *Tuxtla*, a new genus for *Zexmenia pittieri* (Compositae: Heliantheae). *Syst. Bot.*, 14(4): 529-540.
- Whittaker, R. H.** 1972. Evolution and measurement of species diversity. *Taxon*, 21: 213-251.
- Wilson, M. V. y A. Shmida.** 1984. Measuring beta diversity with presence-absence data. *J. Ecol.*, 72: 1055-1064.
- Wong, D.** 1996. Aggregation Effects in Geo-referenced Data, in: Arlinghaus, S. L. (ed.), *Practical handbook of spatial statistics*, CRC Press, Boca Ratón.
- Zavala, J. A.** 1986. *Introducción al enfoque multivariado en estudios de vegetación*. INIREB, Xalapa.

ELEMENTOS PARA UNA BIOGEOGRAFÍA DE LOS AMBIENTES DE ALTA MONTAÑA DE AMÉRICA LATINA, CON ESPECIAL REFERENCIA AL NORTE DE LOS ANDES

J. Orlando Rangel Churio

La sucesión de ambientes distintos en distancias relativamente cortas de un sistema montañoso en todos los ámbitos de la Tierra, es una característica que ha atraído la atención de naturalistas e investigadores que tratan de explicar las causas de la diversidad y riqueza biótica que encierra el sistema. Flenley (1979) comparó la gradación en los ambientes de montaña de África, Asia y América. Las convergencias fisionómicas y florísticas de los conjuntos comunitarios son muy notables y se hacen más evidentes en la parte de la alta montaña, donde el efecto combinado del sustrato, la historia geológica y los factores ambientales confieren peculiaridades a las comunidades y a los organismos que las constituyen. Independientemente de su elevación, un sistema montañoso encierra enorme significancia que reside en la calificación ecológica de las unidades bióticas que se establecen en sus diversos intervalos altitudinales, a saber: cinturón basimontano, no sujeto a la acción directa de la montaña; cinturón premontano, donde se dan influencias diferenciadoras según la vertiente o exposición y cinturón montano que comprende las franjas con mayor elevación (Mann, 1964). En Colombia, Caldas (1951, reimpresión), con su esquema de clasificación de un macizo montañoso en pisos térmicos y la asignación de límites en temperatura y en altitud, planteó una diferenciación preliminar de la vida a lo largo y ancho del sistema cordillerano.

Generalidades

Los trabajos de Cuatrecasas (1934), Pérez-P. y Van der Hammen (1983), Van der Hammen (1984c), Sturm y Rangel (1985) y Rangel (1991) en Colombia; de Monasterio (1980b), Vareschi (1953, 1956, 1992) y Berg (1998) en Venezuela; de Acosta-S. (1966) en Ecuador; de Weberbauer (1945) en el Perú; y de Almeida *et al.* (1994), Gómez-L. (1986), Kappelle (1996) e Islebe (1996) en México, Guatemala y Costa Rica, respectivamente, han facilitado relacionar la distribución de la vegetación y de la biota de los macizos montañosos con causas que se expresan en la actualidad y que igualmente lo hicieron durante el pasado. Entre las causas actuales figuran las variaciones en la precipitación, en la temperatura, los tipos de suelos en donde se establecen las comunidades, la acción de la fauna asociada y la acción antrópica.

Temperatura y precipitación. En el ámbito andino colombiano (Fig. 1), las temperaturas del suelo varían linealmente (en forma aproximada) en relación con la altitud, cuyos gradientes térmicos son más bajos hacia las vertientes externas del Pacífico y de la Cordillera Oriental; por lo general los valores de las temperaturas del aire en los valles interiores del Cauca y del Magdalena son mayores que los de las vertientes del Pacífico y de los Llanos (Florez, 1986). Según las cifras preliminares de Montealegre (1986), la precipitación varía en relación con la exposición, así: en la Cordillera Occidental, la vertiente oeste que da al Pacífico recibe entre 8,000 y 9,000 mm al año, mientras que la vertiente Oriental sólo recibe entre 2,000 y 3,000 mm. En la Cordillera Central el comportamiento se invierte, la vertiente oriental (da al Valle del Magdalena) es la más húmeda con cerca de 5,000 mm en promedio, mientras que la Occidental (Valle del Cauca) solo recibe 2,000 mm al año. En la cordillera Oriental, la vertiente interna (occidental) que mira al

valle del Magdalena con 2,000 mm al año, es menos húmeda que la vertiente Oriental, que da a las tierras extrandinas de la Orinoquia-Amazonia, con cerca de 5,000 mm al año.

Las variaciones de la temperatura y de la precipitación en un gradiente montañoso en América, Asia o África, además de la segregación ecológica, generan una disimetría en cuanto a los límites de las zonas o franjas de vegetación (Hedberg, 1951; Lauer, 1979; Cleef y Rangel, 1984; Rangel y Franco, 1985).

Entre las causas del pasado, que se relacionan con la distribución actual de la biota, figuran las glaciaciones y los efectos de los glaciares, el vulcanismo y los procesos morfogenéticos y de modelado del paisaje (Van der Hammen *et al.*, 1973, 1981), sin olvidar causas generales relacionadas con los procesos geológicos del globo y su historia natural (Raven y Axelrod, 1974).

Glaciares y cambio climático. Los movimientos de las lenguas glaciares tienen efectos mecánicos relacionados con el arrastre de material que produce el glaciar y con los procesos físicos relativos al rompimiento de las rocas por la acción de las bajas temperaturas y al proceso

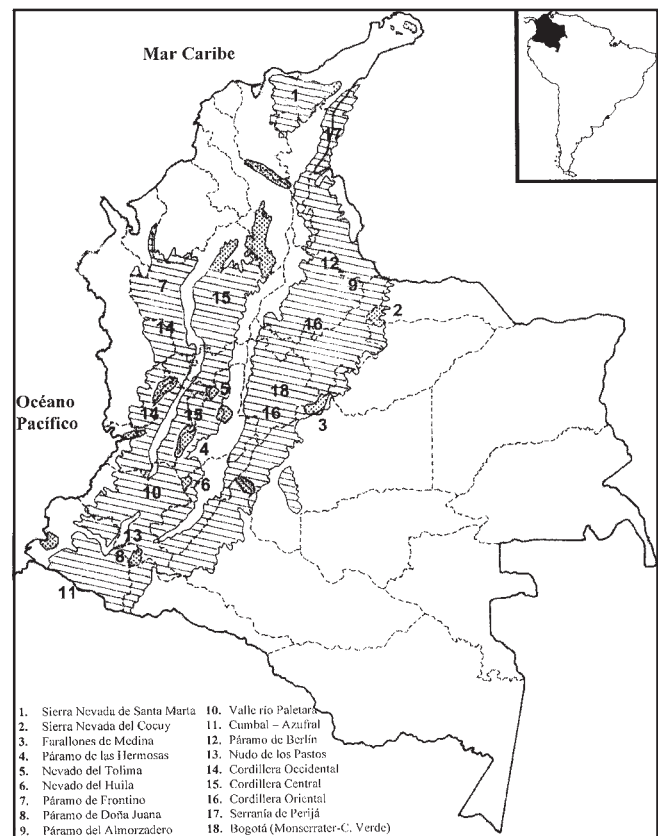


Fig. 1. Localidades paramunas importantes en Colombia.

de congelamiento-descongelamiento. Durante la última glaciación en la Sierra Nevada de Santa Marta (Colombia), la línea de equilibrio entre alimentación y ablación de los glaciares descendió entre 600 y 1,000 metros, la lengua glaciaria más larga avanzó entonces hasta 2,750 m y el límite de la geliflujación bajó hasta 2,200 m (Bartels, 1984). En la época de mayor extensión glaciaria en la zona del Parque los Nevados (C. Central, Colombia), se estima que el casquete glaciario cubrió 800 km² (Pérez-P. y Van der Hammen, 1983). Los cambios en la precipitación y en la temperatura en los periodos de avance o de retroceso glaciario, especialmente durante el pleistoceno, ocasionaron movimientos de las franjas o cinturones de vegetación regional y también local (Van der Hammen *et al.*, 1973; Van der Hammen y Cleef, 1986). En algunos casos se presentaba la sustitución de comunidades arborescentes con un dosel cerrado por vegetación herbácea de tipo abierto. En la alta montaña, estos cambios marcaban el límite para la distribución de la vegetación con porte arborescente. Durante el estadio Mamancanaca (21,000-14,000 años A. P.) en la Sierra Nevada de Santa Marta (Colombia), el límite superior del bosque pudo llegar a 2,100 m (Van der Hammen, 1984c); si se asocia este límite con el de la posición de las nieves perpetuas y la acción periglaciaria, se pueden predecir las condiciones del gradiente térmico que se presentaba. En el sistema montañoso de la Sierra Nevada de Santa Marta, durante el período 21,000-14,000 A. P., el gradiente térmico fue muy fuerte; en la parte baja quizás pudo ser de 1°C cada 100 m, lo cual a su vez implicaba una comprensión de las zonas de vegetación de las regiones tropical o ecuatorial, subandina y andina, que entonces ocupaban franjas más angostas (Van der Hammen, 1984c).

El último cambio fuerte que se presentó en nuestros ambientes de alta montaña fue el del tardiglacial entre 14,000 y 10,000 años antes del presente (Van der Hammen, 1974; Van der Hammen *et al.*, 1981; Salomons, 1986; Hooghiemstra y Ran, 1994). Los cambios climáticos en el holoceno son de amplitud menor, hay cambios en la precipitación efectiva y en la temperatura media anual, que tienen sus efectos especialmente sobre la vegetación azonal de charcas, turberas y lagunetas y por ende en la fauna asociada. La mayoría de los ambientes lacustres de la alta montaña andina se formaron en esta época y sus procesos de terrización o pérdida de espejo de agua están documentados, entre otros por Van der Hammen y González (1963); Hooghiemstra (1984); Melief (1985); Kuhry (1988), y por Espejo y Rangel (1988).

Además de estas influencias sobre los límites en la distribución de los cinturones de vegetación en el gradiente altitudinal, deben reseñarse dos condiciones muy importantes también ligadas a las glaciaciones:

1. La influencia sobre la diversidad florística debido a la formación de puentes o conexiones entre localidades geográficamente separadas. Se permitía así el intercambio genético y los taxones con mayores potencialidad evolutiva se favorecieron (Cuatrecasas, 1986). Estas situaciones y los efectos derivados, tuvieron un reflejo parecido en los territorios del norte de los Andes (Ecuador, Colombia y Perú) e inclusive Costa Rica. La mayor parte del territorio que hoy en día conocemos como páramo, estuvo cubierto con hielos o sufrió el impacto de las bajas temperaturas (Neil, 1999).

2. Las herencias glaciares y su efecto sobre la distribución de la vegetación en el páramo, especialmente las morrenas de la pequeña edad de hielo (aproximadamente 1,600-1,850 A. D) que se observan en la franja media del páramo. Sobre sus suelos inmaduros se establece vegetación que normalmente se encuentra en el superpáramo (Salamanca, 1991).

El vulcanismo. Fenómeno desencadenado por movimientos importantes en la corteza terrestre que en el norte de los Andes, culminaron con el levantamiento de las cordilleras a su nivel actual. En el mioceno, surgieron numerosos volcanes en la Cordillera Central de Colombia, que se manifestaron en depósitos de lava andesítica y en flujos de lava mixta, por lo general por encima de 2,200 m (Thouret y Faivre, 1989). En la parte media de la Cordillera Central, la erupción y sedimentación de cenizas, arenas y lapilli durante el pleistoceno y el holoceno, junto con los procesos pedogenéticos generaron capas gruesas de tephras y

de andosoles (Van der Hammen, com. pers.). Según Kronenberg y Diederix (1985), en el sur del Huila (Colombia), se encuentran depósitos de hasta 100 km³ de lavas espumosas provenientes de erupciones volcánicas que rellenaron los valles y las depresiones de un relieve antiguo. La deposición frecuentemente se presenta en zonas de pendientes suaves, alejadas considerablemente del centro de erupción y rellena la topografía circundante.

La mayor parte de estos depósitos en la zona del Parque Nacional Puracé (Macizo Colombiano), provienen de erupciones antiguas, pero también hay influencia del vulcanismo basáltico posterior con pequeños volcanes como Merenberg, El Morro y el Pensil (Kronenberg y Diederix, 1985). En el caso de Merenberg, por ejemplo, erupcionaron hace 50,000 años. Pennel (1938), Cuatrecasas (1978) y Fernández-A. (1993) se refirieron a la influencia del vulcanismo sobre la distribución actual de las especies de *Aragoa* (Scrophulariaceae) y de otros géneros de importancia fitogeográfica en el páramo de la Cordillera Central, cuyo empobrecimiento en especies se explica por las sucesivas simplificaciones de la vegetación debido a los diferentes periodos de actividad volcánica. El efecto directo del fenómeno sobre la vegetación fue tratado por Salamanca (1991).

En Costa Rica, la sucesión de cadenas montañosas de origen volcánico del terciario superior, se inicia con la cordillera de Guanacaste, se prolonga con la de Tilará y la Central y se conecta con la cordillera de Talamanca, el sistema orográfico más extenso y con mayores elevaciones (3,755 m, en el pico las Lagunas), en cuyos materiales formativos de origen marino, se depositaron rocas plutónicas y volcánicas del mioceno superior (Gómez-L., 1986). La intensa actividad volcánica en la zona montañosa de Ecuador, entre 25 y 2.5 millones A. P., produjo una cadena de volcanes desde Chiles en la frontera con Colombia, hasta el Chimborazo y el Sangay. Las repetidas erupciones dejaron depósitos de capas gruesas de cenizas, especialmente cuaternarias, a lo largo de las montañas (Neil, 1999).

En México, el volcán Popocatepetl, en el Eje Neovolcánico, se formó desde el mioceno y tuvo un desarrollo en el pleistoceno. La acción de las erupciones con deposición de las cenizas volcánicas llegó hasta 2,800-3,000 m en la zona con *Abies religiosa* (Almeida *et al.*, 1994).

Modelado y tipos de pedogénesis. En la alta montaña del norte de los Andes y en las zonas volcánicas de América Central y de México, se encuentran diques volcánicos, domos, escaleras cortas y altas producidas por el escalonamiento estructural de coladas de lavas, escarpes originados por erosión y ablación glaciaria, cubetas de excavación glaciaria, flujos de lava mixtos, valles glaciares y taludes de derrubios.

Los procesos geomorfológicos, el tipo de roca y el grado de meteorización junto con las variaciones climáticas y la vegetación que se establece en un momento dado, inciden en la formación de los suelos. La andolización (original de la media y alta montaña) es un carácter pedológico intrazonal relacionado con el material piroclástico y se desarrolla en un clima relativamente húmedo (Thouret, 1989).

Suelos. En la zona del páramo de la cordillera de Talamanca (Costa Rica) se encuentran histosoles, folists (tropofolists) y fibrists (tropofibrists). En México, en las vertientes del volcán Popocatepetl, predominan los andosoles. En la franja que comprende la parte inferior del zacatonal, predominan los suelos formados por cenizas volcánicas con menos del 1% de materia orgánica. Entre 3,000 y 3,900 m se encuentran litosoles y andosoles vítricos (Almeida *et al.*, 1994).

En los páramos del norte de los Andes es factible trazar una generalización que incluye las siguientes categorías, con su participación porcentual para la superficie de la región en consideración (Sturm, 1998): incepsosoles, suelos jóvenes, pobremente desarrollados 14%, incluyen plaquaquepts, cryumbrepts y cryaquepts; andosoles, suelos con cenizas volcánicas y un horizonte negro Ah, representan el 1%, e histosoles, los suelos de los pantanos con capa gruesa de humus que representan el 1%.

Malagón y Pulido (en prensa) reseñaron los principales tipos de suelos en los ambientes de alta montaña de Colombia, generalización

aplicable a la mayoría de los ambientes considerados en este trabajo. En la zona periglaciaria, en la franja alta del superpáramo, predominan los entisoles crícos en zonas con influencia o no de ceniza volcánica, que define el grupo cryorthents con los subgrupos líticos, vitrándicos o típicos. También se encuentran los andisoles incipientes con vidrio volcánico poco alterado, cuyo grupo predominante es vitricryands. En el páramo medio y alto sin efecto periglaciaria, predominan los entisoles (horizontes delgados), inceptisoles (horizontes espesos) y andisoles (con cenizas volcánicas), con los grupos cryaquepts, cryaquepts y cryands, respectivamente. También es factible encontrar en esta franja, en zonas húmedas, cubetas y terrazas a los histosoles, con grado variable de material orgánico (fibrists, saprists). En el páramo bajo hay mayor diversidad de suelos, los más representativos son los entisoles del tipo udorthents y endoaquepts y los inceptisoles del tipo endoaquepts. También se encuentran inceptisoles del tipo dystrodepts (ácidos y desaturados) con variantes según la meteorización de las cenizas volcánicas, el contenido de materia orgánica, el espesor de la roca o los procesos incipientes de podsolización.

En la Cordillera Central Colombiana, entre 2,500 y 3,300 m, los tipos de suelos más frecuentes son los tropaquepts con pH < 5 y los cryandepts, suelos poco evolucionados y predominio del proceso de vitrisolización (Thouret y Faivre, 1989). Entre 3,300 y 4,100 m, los suelos pertenecen a los tipos cryaquepts y plaquepts con pH > 5. Por encima de 4,100 m, en el superpáramo, son frecuentes los suelos estructurales; cryorthents en sitios desprovistos de vegetación y vitrandepts en lugares con vegetación.

Aunque hay una separación clara entre el componente vegetal (vegetación-flora) de México y América Central y el del norte de los Andes, que se expresa con espectros florísticos bien definidos, las historias geológicas y climáticas de estos ambientes de alta montaña, con procesos como vulcanismo, modelado glaciario, pedogénesis y sus influencias, se han manifestado en una serie de similitudes en los aspectos estructurales de la vegetación con fisionomías que se repiten, con características ecológicas parecidas y con semejanzas en cuanto a la expresión de la dominancia. La caracterización de estos ambientes con base en la consideración de grandes componentes, suelos, geomorfología, clima, organismos (vegetación y flora) y el establecimiento de las relaciones de semejanza, constituyen la base fundamental de esta contribución.

Franjas o zonas de la alta montaña

El paisaje de la alta montaña aunque da la impresión de ser uniforme, es muy variado, lo cual se refleja en el cubrimiento de la vegetación, en los patrones fitogeográficos y en las características corológicas y ecológicas de su biota. Debido a que no hay unanimidad en la selección y uso de un esquema de clasificación sobre las franjas altitudinales, quizás podría adoptarse la propuesta de Cuatrecasas (1958), que tiene fundamentos ecogeográficos y florísticos y funciona bastante bien en el norte de los Andes (Venezuela, Ecuador, Colombia) e inclusive en Costa Rica, como lo han demostrado varios autores (Cleef, 1981; Sturm y Rangel, 1985; Rangel *et al.*, 1982). Para montañas de México el esquema de Almeida *et al.* (1994) en lo referente al zacatonal alpino propiamente dicho y al superzacatonal, permite considerar estas zonas como ambientes muy parecidos al páramo medio y al superpáramo de los Andes. A continuación se detallan las principales zonas o franjas del páramo.

Páramo bajo (subpáramo). Se lo define desde 3,200 hasta 3,500 (3,600) m; se caracteriza por el predominio de la vegetación arbustiva, matorrales (arbustales) dominados por especies de *Diplostephium*, *Pentacalia* y *Gynoxys* (Asteraceae), de *Hypericum* (*H. laricifolium*, *H. ruscoideus*, *H. juniperinum*) de *Pernettya*, *Vaccinium*, *Bejaria* y *Gaultheria* (Ericaceae). En casi todas las localidades se presentan zonas de ecotonía o de contacto con la vegetación de la región de la media montaña y se conforman comunidades mixtas. En México, en las áreas abiertas del bosque de pinos, se establecen matorrales dominados por especies de *Roldania* (Asteraceae).

Páramo propiamente dicho. Páramo de gramíneas; sus límites se extienden entre 3,600 y 4,100 m. La diversificación comunitaria es máxima; se encuentran casi todos los tipos de vegetación, aunque predominan los frailejonales o rosetales (con especies de *Espeletia*), los pajonales con especies de *Calamagrostis* y los chuscales de *Chusquea tessellata*.

Superpáramo. Franja situada por encima de 4,100 m, llega hasta el límite inferior de las nieves perpetuas; se caracteriza por la discontinuidad de la vegetación y la apreciable superficie de suelo desnudo. La cobertura y la diversidad vegetal disminuyen sensiblemente, hasta llegar a un crecimiento de pocas plantas aisladas y predominio del sustrato rocoso. El tipo fisionómico más común es la vegetación de tipo prado, con especies de *Draba*: *D. litamo* en la S. Nevada del Cocuy, Cordillera Oriental, Colombia; *D. pennell-hazenii* en la Cordillera Central; *D. sanctamarthae*, *D. cheiranthoides* y *D. cryophylla* en la S. Nevada de Santa Marta; *Draba jorullensis* y *D. nivicola* en los volcanes de México; *Draba depressa*, *D. aretiodes* en Ecuador, *D. pinckeri*, *D. matthioides*, en el Perú; *D. chionophylla* y *D. empetroides* en Venezuela y los prados con *Senecio canescens* y *S. isabelis* (Asteraceae) en el Parque los Nevados, Colombia. Los matorrales con especies de *Loricaria* (*L. colombiana*, *L. complanata*, *L. thuyoides*) son muy frecuentes. Es muy particular que, no obstante la cercanía y la similitud florística, hay un grupo de especies características del superpáramo ecuatoriano que no se establecen en localidades paramunas de Colombia como *Nototriche phyllanthos*, *Astragalus geminiflorus*, *Culcitium nivalis* y *Ephedra americana*.

Tipos de vegetación

La variedad microtopográfica y las características ecoclimáticas (radiación, precipitación, microrelieve y exposición) juegan papel decisivo en el establecimiento de los mosaicos de vegetación. Si como criterio básico para una división primaria se escoge una mezcla de características fisionómicas y ecológicas, entonces es factible considerar las fitocenosis como del tipo cerradas, donde se incluyen a los bosques, a los matorrales altos o achaparrados y a formaciones abiertas con pajonales, frailejonales, rosetales, prados y turberas. En el primer caso hay dominio marcado de formas arborescentes que alcanzan hasta 10 m de altura y se constituye un dosel o bóveda superior de extensión y cobertura considerable. En la vegetación abierta por el contrario, predominan los estratos bajos y no se presenta un dosel superior con formas arborescentes. Existen varios tipos fisionómicos (Fig. 2).

Bosques achaparrados. Vegetación con un estrato de arbolitos de 8-10 m de altura dominados por una o dos especies, como los bosques de *Polylepis* (palo colorado o coloradito), los de *Escallonia myrtilloides* (tibar, rodamonte) y de *Hesperomeles* (mortiño). En algunos casos, sus áreas de distribución se han fragmentado debido a la acción de los glaciares.

En Bolivia, Seibert (1993) se refirió a los bosques de *Buddleja montana* (= *B. incana*?), vegetación a la orilla de los riachuelos y quebradas entre 3,700 y 4,000 m, que se encuentran igualmente en el Perú, pero a menor altitud, 3,000-3,600 m. En Colombia, en algunas regiones, estos bosques se conservan como en las partes altas del lago de Tota (Boyacá); en otras áreas como en el páramo del Sumapaz han sido diezmados. La acción antrópica ha fragmentado su área original de distribución, confiriéndole un carácter dudoso a su condición de vegetación prístina como inicialmente lo había planteado Seibert (1993), quien en Bolivia también reseñó vegetación dominada por *Polylepis besseri*, entre 3,700 y 3,900 m, a la orilla de arroyos y de cañadas. En el Perú, en la formación Quechua (Pulgar-V, 1987), se establecen los bosques de *Polylepis webbaueri* que llegan al límite con la vegetación abierta de la puna (Rangel y Velásquez, 1997). En el Ecuador y especialmente en la zona limítrofe con Colombia (Nariño), aún persisten bosques dominados por *Polylepis incana* y por *P. sericea* (Rangel y Garzón, 1995). En Venezuela son frecuentes los bosques de *Polylepis sericea* entre 3,500 y 4,300 m (Mo-

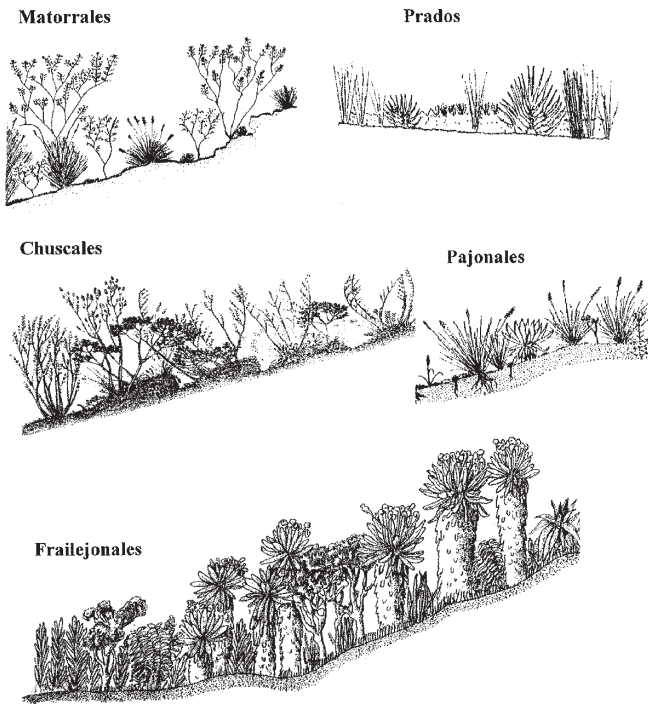


Fig. 2. Principales tipos de vegetación del páramo.

nasterio, 1980 b), que crecen junto con *Gynoxys meridana*, *G. moritziana* y *Weinmannia pinnata*.

En Colombia hay una segregación geográfica de acuerdo con la distribución de la especie dominante; bosque de *Polylepis sericea* y de *P. incana* en el sur (Nariño), de *P. quindensis* en el centro-occidente (Quindío-Caldas), de *P. qudrifuga* en Boyacá y otras localidades de la Cordillera Oriental y de *P. sericea* en las cordilleras Central y Oriental. En general, el área original de estos bosques es típicamente andina-paramuna; en algunos lugares los efectos de las glaciaciones rompieron la continuidad del área y produjeron disyunción en las poblaciones, como se observa en varias localidades colombianas. Una comparación detallada de las biotas de estos bosques aportaría valiosos elementos para la comprensión de su dinámica evolutiva.

Prados-turberas-tremedales o agrupaciones de plantas vasculares en cojín. Vegetación con predominio del estrato rasante o en algunos casos con un estrato herbáceo pobre en cobertura. Dentro de la categoría se pueden incluir los cojines o colchones de plantas que crecen sobre cubetas, lagunas y lagunetas y están dominados por *Plantago rigida*, *Distichia muscoides*, *Xenophyllum (Werneria) humilis*, y por especies de *Azorella*. También es frecuente encontrar diversos tipos de vegetación donde predominan las especies de briófitas, en general a estas comunidades se les ha agrupado bajo el apelativo de comunidades criptogámicas. En Bolivia los colchones de plantas vasculares se denominan bofedales y entre las especies dominantes figura *Distichia muscoides*.

Cojines de *Plantago rigida*. Tienen una distribución amplia, desde la Cordillera Real en Bolivia hasta la Sierra Nevada de Mérida, Venezuela (Cleef, 1981). En laderas húmedas al oriente de la Cordillera Oriental de Bolivia, Seibert (1993) caracterizó la asociación *Calamagrostio ovatae-Plantaginietum rigidae*, entre 4,000 y 4,700 m. En la puna peruana, Rivas y Tovar (1982) describieron la vegetación de la alianza *Hypselo reniformis-Plantaginietum rigidae*, vegetación activa en la formación de turba; entre sus especies dominantes figura *Gentianella limoselloides*. En el Ecuador las turberas de *Plantago rigida* se establecen en los valles húmedos, pero también en zonas secas donde aparecen como cojines disper-

sos entre las macollas de *Calamagrostis* (Benoist, 1935). Las turberas de *Plantago rigida* de Venezuela son bastante parecidas en su composición florística a las de la Cordillera Oriental de Colombia (Cleef, 1981).

Colchones compactos de *Distichia muscoides*. En Bolivia se les conoce como bofedales, se establecen en el semidesierto altoandino y en la puna desértica (Ribera *et al.*, 1994), en sitios que permanecen anegados la mayor parte del año. Seibert (1993), describió la asociación *Scirpo deserticolae-Distichietum muscoidis*, en lagos glaciares terrizados del altiplano, entre 4,200 y 5,000 m, aparece como asociada *Werneria sedoides*. Para los andes del Perú, Rivas y Tovar (1982), incluyeron en el orden *Calamagrostio jamesoni-Distichietalia muscoidis* a las diversas combinaciones dominadas por *D. muscoides*, tanto en punas subhúmedas como húmedas; frecuentemente aparecen como asociadas especies de *Calamagrostis*, *Eleocharis*, *Poa* y *Scirpus*. En el Perú, Pulgar-V. (1987) reseñó las turberas de *Distichia muscoides* (champas) en zonas húmedas de la puna. En el Ecuador también son frecuentes los cojines dominados por *Distichia muscoides* (Neil, 1999).

Cojines de *Oreobolus*. Son menos conocidos en su composición florística que los anteriores. En la cordillera Oriental del Perú, *Oreobolus obtusangulus* ssp. *obtusangulus* forma agrupaciones densas entre 3,700 y 4,000 m (Weberbauer, 1945). En el Ecuador se encuentran cojines de *Oreobolus goeppingeri* y de *O. venezuelensis*, esta última igualmente forma cojines en los páramos de Tamá, Venezuela (Cleef, 1981) y la Cordillera Oriental de Colombia. En el altiplano boliviano se encuentran otros tipos de turberas como las de *Oxychloe andina*, almohadillas con hojas extremadamente agudas y puntiagudas y las de *Plantago tubulosa*.

Cojines-almohadillas con especies de *Azorella* (Apiaceae). En Bolivia *Azorella compacta* se extiende sobre partes planas, donde forma asociaciones densas denominadas yaretales (Braun, 1955, en Huber y Riina, eds., 1997). *Azorella corymbosa* y *A. pedunculata* forman cojines en los páramos ecuatorianos, la última especie igualmente exhibe esta forma de crecimiento en los páramos de los volcanes de Nariño (Colombia). Quizás los cojines de mayor extensión son los conformados por *Azorella multifida*, frecuentes en las cordilleras colombianas, al igual que en el Ecuador y en el Perú (Cleef, 1980a). En el Perú, Pulgar-V. (1987) reseñó las turberas de *Azorella compacta* (= *A. yareta*?) en zonas húmedas de la puna. En Venezuela, Vareschi (1953) reseñó la vegetación dominada por *Azorella julianii*, entre 4,200 y 4,700 m, en la Sierra Nevada de Mérida, sobre suelos sueltos propios del superpáramo. En el Ecuador, en el páramo arbustivo y de almohadillas entre 4,000-4,500 m (Neil, 1999), *Azorella aretioides*, *A. corymbosa*, *A. pedunculata* y *Draba aretioides* se disponen en forma de almohadillas.

Cojines con especies de Caryophyllaceae. Con *Arenaria musciformis* y *A. venezuelensis*: se establecen en el desierto periglacial del páramo venezolano 4,200-4,700 m (superpáramo) sobre suelos sueltos con escaso cubrimiento de la vegetación, ocasionalmente se les asocian *Calandrinia acaulis* y *Agrostis breviculmis* (Vareschi, 1953; Monasterio, 1980b). Con *Arenaria bryoides*: vegetación de este tipo dominada por *Arenaria bryoides* (*Festuco lividae-Arenarietum bryoides* y *Drabo nivicolae-Arenarietum bryoides*) se establece en los volcanes Popocatepetl y Toluca (México), entre 4,170 y 4,500 m, sobre suelos sueltos y pedregosos. Entre las especies asociadas figuran *Luzula racemosa*, *Calamagrostis tolucensis*, *Trisetum spicatum* y *Draba jorullensis* (Almeida *et al.*, 1994). Con especies de *Pycnophyllum*: en la puna peruana se encuentran almohadillas compactas, dominadas por especies de *Pycnophyllum*; entre las especies acompañantes aparecen *Calandrinia acaulis* y *Verbena monticola* (Huber y Riina, eds., 1997).

Otros tipos de cojines. En el superpáramo de la Sierra Nevada de Mérida, Venezuela (Berg, 1998) la vegetación de las turberas está dominada por *Gentiana sedifolia* y *Carex amicta*, y comprende las comu-

nidades de *Lysipomia laciniata* (= *Rhyzocephalum candollei*), de *Werneria pygmaea* y *Oritrophium limnophilum*, de *Carex bonplandii* y *Lachemilla sprucei* y de *Carex bonplandii* y *Oritrophium venezuelense*. Los arreglos florísticos y los rasgos fisionómicos son muy parecidos a los de las turberas de los páramos colombianos.

Pastizales-pajonales. Vegetación herbácea dominada por gramíneas en macollas. En condiciones originales del paisaje se encuentran desde el páramo propiamente dicho hasta el superpáramo. Entre las comunidades mejor representadas según el área de distribución en el páramo colombiano, figuran las de *Calamagrostis effusa* (Cordilleras Central, Oriental y Occidental), de *Calamagrostis recta* (cordillera Central) y de *Agrostis toluensis* (Cordillera Oriental). En México las extensas formaciones dominadas por especies de *Muehlenbergia* se denominan zacatonales. Su extensión y valores de cubrimiento condicionan la zonación topográfica en las cimas de las laderas volcánicas. En Bolivia se utiliza la denominación de estepas, con dominio marcado de las especies de *Calamagrostis* y *Festuca*.

En Bolivia Seibert (1993) describió los pastizales dominados por *Calamagrostis curvula* y *Calamagrostis minima*, entre 4,400 y 5,000 m, y áreas pastoreadas de las cordilleras de Apalobamaba y Real, y los incluyó en el orden Pycnophyllo-Festucetalia rigescentis. También reseñó como 'estepa' de gramíneas altas a los pastizales dominados por *Festuca dolichophylla* (Calamagrostio-Festucetum dolichophyllae), que incluyó en el orden Relbunio-Agrostietalia hankeanae, junto con el pastizal bajo de *Aciachne pulvinata* y *Lachemilla pinnata*. A primera vista es muy notable la similitud fisionómica y florística (especies dominantes) con los pastizales del páramo alto de la Cordillera Central de Colombia, donde también se encuentran comunidades dominadas por *Festuca dolichophylla* y *Agrostis hankeana* (Cleef et al., 1983; Salamanca et al., 1992).

En Bolivia también es frecuente el pastizal de *Festuca dolichophylla* sobre suelos pedregosos. Seibert (1993) definió el agrupamiento de la vegetación altoandina, entre 4300 y 5000 m, en dos órdenes segregados ecológicamente: el orden Stipion en zonas semiáridas a semihúmedas y el orden Relbunio-Agrostietalia hankeanae en las húmedas.

En el Perú, Rivas y Tovar (1982) describieron la vegetación de la clase Anthochloo lepidulaceae-Dielsiochloetea floribundae, que agrupa las comunidades de la zona subnival que crecen sobre suelos estructurales en ambientes con condiciones climáticas muy críticas. Pulgar-V. (1987) mencionó los pajonales dominados por especies de *Festuca* (ocsha en quechua) y por especies de *Calamagrostis* (chillhuar).

En Venezuela, Vareschi (1956) describió la asociación de pastizales *Aciachnetum pulvinatae* (= *A. acicularis*) acompañados por *Senecio formosus*, *Arenaria jahnii*, *Jamesonia canescens* y especies de *Hypochoeris* y *Niphogeton*. La asociación es de amplia distribución y es común en los páramos colombianos, como en la Sierra Nevada del Cocuy y en el parque los Nevados, Cordillera Central (Rangel et al., 1997).

Berg (1998), en la Sierra Nevada de Mérida, Venezuela, reseñó el pastizal de *Lupinus pygmaeus* y *Calamagrostis heterophylla* con especies características como *Vulpia myuros*, *Trisetum irazuense* y *Conyza uliginosa*; igualmente se refirió al pastizal de *Festuca fragilis* y *Oritrophium* sp. (= *O. paramense*) en el Pico Espejo a 4,500 m, donde figuraban como especies asociadas *Lucilia kunthiana* (= *L. venezuelensis*), *Agrostis venezuelana* y *Senecio aristeguietae*.

Rzedowski (1978) acuñó el término pastizal alpino o zacatonal alpino, para referirse a las formaciones dominadas por el zacate en los volcanes mexicanos, y lo comparó con la vegetación paramuna de alta montaña de los Andes húmedos y con la de la Puna, en los andes secos. En los zacatonales alpinos de México y Guatemala predominan gramíneas en macollas o zacates como *Calamagrostis toluensis*, *Festuca toluensis* y especies de *Muehlenbergia*; están restringidos a la franja entre 3,800 y 4,500 m, a continuación de los bosques de coníferas, en los picos del Eje Neovolcánico y en volcanes de Guatemala (Almeida et al., 1994).

Los zacatonales de los volcanes de México, preliminarmente se pueden incluir en la alianza Lupino montani-Calamagrostion toluensis que incluye las asociaciones: Lupino montani-Festucetum toluensis en-

tre 3,860 y 3,960 m, también presentes en el Nevado Colima y en el Cerro Potosí, donde se les asocian *Draba jorullensis*, *Trisetum spicatum* y *Luzula racemosa*. Otras asociaciones son Penistemono gentianoides-Lupinetum montani, más de tipo herbazal y de carácter secundario en procesos de sucesión sobre áreas quemadas y Lupino mexicanici-Calamagrostietum toluensis, pajonal o zacatonal en el nevado de Toluca entre 3,950 y 4,200 m.

En Costa Rica, en las estribaciones del macizo del Chirripó, Gómez-L. (1986) se refirió a los pajonales dominados por especies de *Calamagrostis*, *Cortaderia* y *Stipa*, denominándoles como 'sabana punoide de altura'.

Matorrales. Vegetación arbustiva, con predominio de elementos leñosos. Se establecen desde el páramo bajo hasta el superpáramo. Los matorrales con mayor área de distribución están dominados por especies de Asteraceae (géneros *Diplostegium* y *Pentacalia*), *Castilleja* e *Hypericum*. En Colombia (Lozano y Schnetter, 1976; Rangel et al., 1997) entre las comunidades más ampliamente distribuidas, se encuentran las de *Hypericum lancifolium* (Cordilleras Central, Oriental y Occidental), de *Pentacalia vernicosa* (Cordilleras Central, Oriental y Occidental) y de *Ageratina tinifolia* (Cordillera Oriental). En ocasiones, cuando predomina una forma de crecimiento muy particular, se conforman variantes de este tipo de vegetación, como el arbustal-rosetal, bastante frecuente en los páramos venezolanos.

En el altiplano de Ulla-Ulla (Bolivia), Seibert (1993) describió la alianza Saturejion boliviana, que comprende vegetación de matorral distribuida entre 2,700 y 3,900 m y agrupa cuatro asociaciones, Baccharidetum pentlandi en zonas húmedas, cerca al bosque de montaña; Kaunietum longipetiolatae, contigua en su distribución al bosque de *Alnus* sp.; Mutisietum hirsutae y el Saturejetum boliviana donde también es especie importante *Ageratina sternbergiana*. Para el Perú, Pulgar-V. (1987) mencionó los matorrales dominados por *Chuquiragua spinosa huamanpinta* y por especies de *Tetraglochin* (*T. cristatum*, *T. tragacantha*) y de *Baccharis*.

En los páramos venezolanos se han descrito matorrales dominados por diferentes especies:

1. *Arcytophyllum nitidum* y *Lobelia tenera* (Berg, 1998), cuya composición florística con *Baccharis tricuneata*, *Calamagrostis effusa*, *Hesperomeles obtusifolia* (= *H. pernettyoides*) e *Hypericum juniperinum* entre otros, es muy parecida a la de fitocenosis paramunas de Colombia, en las cuales domina *Arcytophyllum nitidum*, como las de los páramos bajos de la Cordillera Oriental (Rangel et al., 1997), distribución altitudinal diferente a la de los páramos venezolanos donde la fitocenosis se encuentra en el superpáramo.

2. *Pentacalia* (*Senecio*) *andicola* y *Jamesonia canescens*. Comunidades igualmente frecuentes en los páramos colombianos (Monserrate y Chingaza, C. Oriental; Parque los Nevados, C. Central), aunque hay varias especies diferenciales en Venezuela como *Lachemilla ramossissima*, *Cerastium cephalanthum* y *Mona meridensis*, ausentes en los páramos colombianos.

3. *Aragoa lucidula* (*Aragoa cupressina*, Monasterio, 1980b).

4. *Aragoa tamana*, Páramo de Tamá

Chuscales. Vegetación dominada homogéneamente por especies de los bambúes paramunos *Chusquea* y *Neurolepis*, en sitios húmedos o pantanosos. En Venezuela, Monasterio (1980b), registró una asociación dominada por *Chusquea spencei*, que crece en laderas (3,000-3,500 m) con diferentes grados de inclinación. Esta vegetación aparentemente es la misma que Vareschi (1953) describió como la asociación Chusquetum spencei, también común en la cordillera de la costa venezolana, con especies acompañantes como *Rhynchospora aristata*, *Blechnum occidentale*, *Bejaria ledifolia* y *Espeletiopsis neriifolia*. En el páramo costarricense son muy frecuentes y de gran extensión los chuscales de *Ch. subtessellata* (Gómez-L., 1986).

En el Ecuador, en las áreas húmedas de la Cordillera Oriental, los pajonales con especies de *Calamagrostis* son sustituidos por chuscales dominados por el bambú enano *Neurolepis aristata* (Neil, 1999). En el volcán del Puracé (Colombia), en áreas cercanas a la laguna San Rafael, también se

presentan formaciones densas dominadas por *Neurolepis aperta*, situación a primera vista muy similar a la de Ecuador (Rangel y Lozano, 1986).

En Colombia, los chuscales con *Chusquea tessellata* pueden encontrarse como vegetaciónazonal en las orillas de las lagunetas y charcas en la mayoría de páramos, o como vegetación zonal, cubriendo homogéneamente grandes extensiones, como sucede en el páramo del Nevado del Huila, Cordillera Central (Rangel y Lozano, 1986) y en los páramos del Macizo de Tatamá, Cordillera Occidental.

Freilejones-Rosetales. Vegetación con un estrato arbustivo emergente conformado por las rosetas de *Espeletia*, *Espeletiopsis*, *Ruilopezia* y *Libanothamnus*, entre otros. Se les registra desde el páramo bajo hasta los límites con las nieves perpetuas; con preferencia logran su mayor representatividad en el páramo propiamente dicho. En la Cordillera Oriental de Colombia hay una amplia gama de comunidades dominadas por *Espeletia* (Rangel y Sturm, 1995). Las más comunes son los freilejones con *Espeletia grandiflora*, *E. lopezii* y *E. phaneractis*. En Venezuela, se usa la denominación rosetal, para referirse a formaciones vegetales donde predominan las plantas con crecimiento en roseta, como las comunidades dominadas por especies de *Ruilopezia* o de *Tamania*. En Colombia y, en Venezuela, hay mayor variedad de este tipo de vegetación.

Monasterio (1980b) se refirió a los rosetales-arbustales dominados por *Espeletia schultzei*, a la cual se asocian *Hypericum laricoides*, *Hesperomeles obtusifolia* (= *H. pernettyoides*), *Arcytophyllum nitidum* (= *A. caracasana*) y *Calamagrostis effusa*, entre 3,200 y 4,200 m, en la cordillera de Mérida. Berg (1998) describió el rosetal-pastizal de *E. schultzei* y *Aciachne acicularis*, entre 4,100 y 4,200 m; Vareschi (1956; 1992), se refirió a un Espeletioetum arbustivo o Espeletietum-*Chaetolepium*, comunidad dominada por *E. schultzei*, *Chaetolepis lindeniana*, *Aragoa lucidula*, e igualmente al Espeletietum-*Hypericosum*, donde dominaban *E. schultzei*, *Hypericum laricifolium* y *Draba lindenii*.

También se encuentra el rosetal de *Espeletia spicata* (= Comunidad de *Coespeletia spicata-Niphogeton dissecta* (Berg, 1998)) sobre derrubios rocosos, entre 4,000 (4,200) y 4,350 m, en el páramo desértico, donde crece junto con *Montia meridensis*, *Hinterhubera imbricata*, *Azorella julianii*, *Conyza uliginosa*, *Hypericum laricifolium* y *Trisetum foliosum*.

Otros rosetales son los de *Espeletia lutescens* y *E. timotensis* (Monasterio, 1980b) o comunidad de *Coespeletia timotensis* (Berg, 1998), entre 4,000 y 4,500 m; de *Espeletia pannosa* (= *Espeletiopsis pannosa*) a 3,500 m sobre suelos con buen contenido de agua; de *Espeletia semiglobulata*, entre 3,900 y 4,300 m (Monasterio, 1980b), y de *Espeletia moritziana* (Monasterio, 1980b) o comunidad de *Coespeletia moritziana* y *Festuca toluensis* (Berg, 1998), entre 4,200 y 4,600 m, donde se asocian *Draba bellardii*, *D. empetroides*, *D. funkiana*, *Hinterhubera imbricata*, *Castilleja fissifolia* y *Gentianella viridis*. Vareschi (1992) se había referido a esta comunidad como el Espeletietum de peñascal o Espeletietum-*Arcytophyllum*.

En el Ecuador los freilejones están dominados por *Espeletia pycnophylla*, que forma agrupaciones densas, especialmente en las zonas limítrofes con Colombia. Más al sur, la especie también crece en la región de los Llanganates.

En el zacatonal mexicano son muy importantes las rosetas basales de *Draba jorullensis*, *D. nivicola*, *Cirsium nivale*, *Luzula racemosa*, *Plantago toluensis*, *Eryngium proteiflorum*, y *Gnaphalium liebmanni*. Una condición muy particular en estos ambientes es la ausencia de las cauliosulas (*Espeletineae*) del páramo húmedo (Almeida et al., 1994).

Rosetales con especies de Puya. En los páramos húmedos de Colombia son frecuentes las rosetas gigantes de especies de *Puya* (*P. santosii*, *P. goudotiana*, *P. trianae*) en las fases finales de la colmatación de lagunetas y lagunas del páramo. En los pantanos paramunos cercanos a Bogotá, Sánchez y Rangel (1990) describieron la vegetación de la alianza Puyion santosi. En Ecuador las especies de *Puya* (entre otras, *P. clava-herculis*, *P. glomerifera*, *P. maculata*) son muy frecuentes en áreas húmedas (Neil, 1999, en Jorgensen y León, 1999). En el Perú, en la puna de Cerro Ronco y en el callejón de Huaylas, se encuentran los rosetales de *Puya raimondi* (Pulgar-V., 1987).

Rosetales con especies de Ruilopezia. Monasterio (1980b) se refirió a diferentes comunidades del páramo medio donde aparecen como dominantes especies de *Ruilopezia*; entre éstas figuran: *Ruilopezia jabanensis* sobre afloramientos de areniscas en los páramos de Trujillo; *Ruilopezia jahnii* junto con *Puya aristeguieta* en los páramos de Táchira; *Ruilopezia lindenii* casi en contacto con la vegetación de la zona andina (selva nublada). Entre las especies acompañantes en estos rosetales figuran *Arcytophyllum nitidum* (= *A. caracasana*), *Gaultheria erecta*, *Hypericum laricifolium* y *Orthrosanthus chimboracensis*. También se presentan, en esta zona, los rosetales de *Libanothamnus neriifoliae* Espeletietum neriifoliae en el sentido de Vareschi (1953).

Rosetales bajos. En la franja del superpáramo de Venezuela y Colombia son frecuentes varios tipos de vegetación dominados por especies de *Draba*. En Venezuela (Vareschi, 1953; Monasterio, 1980b) se han reseñado comunidades dominadas por:

1. *Draba chionophylla* entre 4,200 - 4,700 m, S. Nevada de Mérida, acompañada por *Calandrinia acaulis*.

2. *Draba pamplonensis* a 4,300 m. También presente en Colombia, en el páramo del Almorzadero (Santander). Aparentemente, la cita venezolana debe ser una determinación errónea, puesto que *D. pamplonensis* tiene distribución restringida a los páramos colombianos.

3. *Draba empetroides*, dominante en la mayoría de las comunidades del superpáramo venezolano.

En Colombia son muy vistosas las comunidades dominadas por:

1. *Draba litoma* y *Draba hamennii* en la Sierra Nevada del Cocuy, por encima de 4,100 m.

2. *Draba pennell-hazenii* y *D. pachythyrsa* en el parque los Nevados (Nevados del Ruiz y del Quindío), por encima de 4200 m.

3. *Draba rositae* en los páramos de Guerrero y del Macizo del Sumapaz, entre 3,500 y 4,000 m.

4. *Draba hallii* y *D. alyssoides* en la Cordillera Central y en los páramos del sur (Nariño).

Todas estas comunidades comparten características especiales en cuanto a sustratos, suelos sueltos, pedregosos, escaso cubrimiento de la vegetación y reducida participación de acompañantes (especies de los géneros *Poa*, *Cerastium*, *Agrostis*, *Pentacalia* y *Pernettya*).

Clima

Troll (1968) y Lauer (1979) mostraron la relación existente entre las variaciones topográficas, la distribución de las lluvias, la presencia y duración de épocas secas y la gradación de los tipos de vegetación en los Andes, desde Colombia hasta el norte del Perú. En las partes altas por encima de 3,500 m (en algunas localidades, 3,200), la existencia de un ambiente típicamente paramuno está condicionada a la presencia de uno hasta máximo dos meses secos, o diez meses húmedos. La presencia de cinco meses secos (promedios mensuales inferiores al promedio mensual multianual), que se presenta en Perú y Bolivia, condicionan la existencia de una puna húmeda. Ambientes con época seca de mayor duración (5-10 meses) caracterizan a las punas seca y espinosa respectivamente, para llegar a la condición de extrema sequía, que es la puna desértica.

Es posible comparar algunos comportamientos de la precipitación en áreas de la alta montaña. Los valores de México con un monto anual de 1,054 mm y una media de 87.83 mm mensuales, muestran una distribución unimodal, con un período de seis meses de lluvia, entre mayo y octubre, y una estación seca de seis meses de duración entre noviembre y abril; este comportamiento es igual al de las regiones paramunas del norte de Sudamérica que se localizan en latitud norte, o están expuestas a las vertientes húmedas en Venezuela y en Colombia. El extremo discordante de este tipo de distribución lo muestra la puna peruana, con un régimen unimodal anual de 819.86 mm y una media mensual de 68.32 mm, con estación seca de nueve meses de duración y estación húmeda de tres meses, que coincide cronológica-

mente con la estación seca de los páramos del Norte y del Oriente (Colombia, Venezuela).

A nivel local o de país, hay variaciones que siguen un modelo similar en cuanto a disimetrías climáticas y diferencias en los montos anuales de precipitación. En Colombia hay regiones paramunas con precipitaciones altas o en exceso y páramos donde la precipitación es baja. Pueden ser pluviales con precipitación cercana a 3,000 mm, como Palacios-Guasca y Chuza-Golillas (Páramo de Chingaza) en la Cordillera Oriental; húmedos con precipitaciones superiores a 1,500 mm, como La Bolsa y el Páramo de Guasca en la Cordillera Oriental, La Laguna y Campo Km 48 en la Cordillera Central y páramos secos con precipitación inferior a 750 mm como los de Berlín (Santander) y del Hato (Cundinamarca). Los regímenes de distribución de la precipitación pueden ser unimodales, bimodales o isohídricos, estos últimos no presentan una verdadera división entre períodos de concentración y de escasez de lluvias. En el páramo del Cardón en la Cordillera Oriental, el régimen es unimodal con un monto de precipitación de 2,643.9 mm, mientras que en Güicán (Sierra Nevada del Cocuy) con un monto de 1,300 mm el régimen es bimodal, tetraestacional (Sturm y Rangel, 1985).

El monto anual de las lluvias es mayor en la franja del subpáramo (vertiente oriental únicamente) con 2,325.48 mm y un promedio multianual mensual de 193.92 mm; le siguen el páramo medio con 1,548.015 mm y un promedio multianual mensual de 129 mm y el superpáramo, la franja que recibe menos lluvia con 1,229.33 mm y 102.44 de promedio multianual mensual. Una característica muy significativa entre las franjas, reside en el tipo de régimen de distribución anual de la lluvia, que tanto en el subpáramo, en el páramo medio y el superpáramo muestra patrón bimodal tetraestacional. El régimen del subpáramo tiende a una configuración de tipo unimodal con una estación de lluvias desde abril hasta septiembre, interrumpida por el descenso en octubre con lo cual se tipifican estaciones secas y húmedas de solo un mes de duración; la estación seca va de diciembre a finales de febrero.

En esta segregación ecológica también influye el factor línea de nieve, que de 4,600 m en los páramos del norte de América del Sur avanza hasta 6,000 m en la puna desértica peruana (Lauer, 1979). En las vertientes del Parque de los Nevados en Colombia, se manifiesta un comportamiento parecido con una isoterma de 0°C a 5323 m en la vertiente Oriental y a 5,194 m en la Occidental (Florez, 1986). Este límite, se refleja en el número de días con hielo sobre la superficie en la parte alta del superpáramo; así, en la vertiente Occidental, se alcanza el valor de 0°C en la temperatura del aire a 4,500 (4,571 m), hay cerca de 30 días con hielo, la condición congelamiento-descongelamiento del suelo es más frecuente (310 días) y se afectan los ambientes por encima de 3,800 m. En la vertiente Oriental, se alcanza el valor 0°C en la temperatura del aire a 4,498 m, no hay días con hielo sobre la superficie y el número de días con cambios congelamiento-descongelamiento es 220. La diferencia grande con la vertiente Occidental, reside en que el efecto climático repercute en ambientes situados hasta 3,300 m (Witte, 1994).

En general, el clima del páramo en cuanto a temperatura, se caracteriza por la presencia de periodos contrastantes que se alternan: noches frías, húmedas y días muy asoleados, en algunos casos con radiación intensa (Sturm, 1998). La temperatura media anual fluctúa entre 4° y 10°C (8°C). En el subpáramo, se alcanzan temperaturas entre 8° y 10°C y en el superpáramo 0°C (Aguilar y Rangel, 1996; Sturm, 1998).

Riqueza (diversidad) vegetal

Para los niveles Alfa (a), se expresa cuando se toma como marco las jerarquías taxonómicas y Beta (b) cuando se refiere a las comunidades vegetales.

Riqueza a nivel Alfa (a) - Nivel Taxonómico. Luteyn (1999) reseñó la presencia de 101 familias, 447 géneros y cerca de 3045 especies y subespecies de angiospermas para la extensa región paramuna,

desde Costa Rica, incluyendo Panamá hasta Perú. Las familias más ricas en géneros y especies son Asteraceae (101/858), Orchidaceae (25/152), Scrophulariaceae (14/144), Melastomataceae (9/107) y Gentianaceae (4/93). Los géneros con mayor número de especies son: *Pentacalia* (89), *Diplostephium* (70), *Calceolaria* (65), *Espeletia* (61), *Epidendrum* (37), *Miconia* (54) e *Hypericum* y *Valeriana* con 54.

Los datos recientes (marzo del 2000) indican que en la región paramuna de Colombia están presentes 116 familias, 562 géneros y 3,433 especies y subespecies de angiospermas. Las familias más ricas son Asteraceae (102/727), Orchidaceae (57/584), Poaceae (43/154), Ericaceae (18/116) y Melastomataceae (13/113). Los géneros con mayor número de especies son: *Epidendrum* (103), *Espeletia* (84), *Pleurothallis* (80), *Diplostephium* (74), *Miconia* (67), *Hypericum* (56), *Pentacalia* (56) y *Baccharis* (54) (Rangel, en prensa).

Al combinar las cifras de Luteyn (1999) y las de Rangel (en prensa) se tendría un gran total para la gran región biogeográfica con 124 familias, 639 géneros y 4,749 especies.

Espectros fitogeográficos de la flora de páramo (angiospermas).

Como se trató en anteriores puntos, la región de la alta montaña desde México hasta el Perú y Bolivia, tiene una historia geológica parecida, los sustratos muestran procesos similares en cuanto a su génesis y consolidación, y resaltan las convergencias fisionómicas del esqueleto vegetal. Cabría ahora preguntarse, ¿cuáles son los patrones en cuanto a composición florística?, ¿cuáles son las especies que conectan las particularidades de este espacio geográfico?, y ¿cuáles las que los diferencian? Para acercarnos a la comprensión de estos interrogantes se tomaron las listas de la flora del páramo de Luteyn (1999) y la de la flora paramuna de Colombia (Rangel, en prensa) y se establecieron diferentes afinidades florísticas.

Es posible evaluar las similitudes entre bloques geográficos (especies que sólo se encuentran en las regiones bajo consideración).

1. Área del Norte: Costa Rica y Panamá comparten 32 especies y subespecies de 24 géneros y 13 familias. Entre las familias más diversificadas se encuentran: Asteraceae (12), Scrophulariaceae (3), Poaceae (3), Apiaceae (3) y Valerianaceae (2).

2. Norte-Centro (Colombia): Costa Rica y Colombia comparten 15 especies de 14 géneros y 11 familias que son: *Cardamine ovata* (Brassicaceae), *Carex peucophila* y *Eleocharis dombeyana* (Cyperaceae), *Trifolium dubium* (Fabaceae), *Hypericum jaramilloi* (Hypericaceae), *Lepechinia schiedeana* (Lamiaceae), *Cyclopogon elatus*, *Epidendrum oxiglossum*, *Stelis lankesteri* y *Stelis superbiens* (Orchidaceae), *Peperomia quadrifolia* (Piperaceae), *Agrostis turrialbae* (Poaceae), *Sericotheca argentea* (Rosaceae), *Ribes leptostachyum* (Saxifragaceae) y *Limosella australis* (Scrophulariaceae). Costa Rica, Panamá y Colombia comparten seis especies de seis géneros y seis familias que son: *Niphogeton lingula* (Apiaceae), *Hedyosmum bonplandianum* (Chloranthaceae), *Disterigma humboldtii* (Ericaceae), *Hypericum costaricensis* (Hypericaceae), *Phytolacca rugosa* (Phytolaccaceae) y *Drimys granadensis* var. *grandiflora* (Winteraceae).

3. Norte-Centro y Oriente: Costa Rica, Colombia y Venezuela comparten seis especies de seis géneros y cuatro familias que son: *Eleocharis maculosa* y *Uncinia hamata* (Cyperaceae), *Hypericum cardonae* (Hypericaceae), *Lachemilla polylepis* y *Potentilla heterosepala* (Rosaceae) y *Arcytophyllum muticum* (Rubiaceae). Costa Rica, Panamá, Colombia y Venezuela. Comparten cinco especies de cinco géneros y cinco familias que son: *Niphogeton cleefii* (Apiaceae), *Stevia lucida* (Asteraceae), *Cerastium viscosum* (Caryophyllaceae), *Ugni myricoides* (Myrtaceae) y *Peperomia saligna* (Piperaceae). Colombia y Venezuela comparten 223 especies de 112 géneros y 47 familias. Entre las familias más diversificadas se encuentran: Asteraceae (39), Orchidaceae (37), Melastomataceae (17), Ericaceae (12), Eriocaulaceae (11), Bromeliaceae (10) e Hypericaceae (10).

4. Norte-Centro-Sur: Costa Rica, Panamá, Colombia y Ecuador comparten siete especies y subespecies, cinco géneros, tres familias, que son: *Carex tamana*, *Eleocharis exigua*, *Rhynchospora ruiziana*, *Rhynchospora schiedeana* var. *locuples* (Cyperaceae), *Hypericum strictum compactum*, *Hypericum strictum strictum* (Hypericaceae) y *Calamagrostis*

nuda (Poaceae). Costa Rica, Panamá, Colombia, Ecuador y Perú comparten cuatro especies, cuatro géneros y cuatro familias que son: *Stellaria cuspidata* (Caryophyllaceae), *Desfontainia spinosa* (Desfontainiaceae), *Ranunculus peruvianus* (Ranunculaceae) y *Lachemilla pectinata* (Rosaceae).

5. Oriente-Centro-Sur: Colombia-Ecuador y Venezuela comparten 146 especies, 67 géneros y 26 familias. Entre las familias más diversificadas se encuentran Orchidaceae (61), Asteraceae (31), Ericaceae (9), Melastomataceae (6), Juncaceae (4) y Scrophulariaceae (4). Ecuador-Perú, Colombia y Venezuela, comparten 136 especies, 77 géneros y 29 familias. Entre las familias más diversificadas se encuentran Asteraceae (39), Orchidaceae (21), Poaceae (21), Apiaceae (6), Fabaceae (6) y Rosaceae (6).

6. Área del Sur: Colombia y Ecuador comparten 436 especies de 164 géneros y 49 familias. Entre las familias más diversificadas se encuentran: Orchidaceae (168), Asteraceae (81), Poaceae (25), Melastomataceae (20), Scrophulariaceae (13) y Ericaceae (11). Colombia y Perú comparten 70 especies que pertenecen a 47 géneros y a 18 familias. Entre las familias más diversificadas se encuentran: Poaceae (25), Apiaceae (8), Solanaceae (8), Cyperaceae (7) y Orchidaceae (6). Ecuador y Perú comparten 111 especies de 69 géneros y 30 familias. Entre las familias más diversificadas se encuentran: Asteraceae (29), Scrophulariaceae (16), Poaceae (10), Solanaceae (6) y Apiaceae (3). Ecuador, Perú y Colombia comparten 183 especies de 102 géneros y 35 familias. Entre las familias más diversificadas se encuentran: Asteraceae (31), Poaceae (27), Orchidaceae (18), Rosaceae (16), Solanaceae (13) y Caryophyllaceae (9).

Especies de amplia distribución. Los páramos de Costa Rica, Panamá, Colombia, Ecuador, Perú y Venezuela, comparten nueve especies y 12 subespecies de 13 géneros y ocho familias que son: *Eryngium humile*, *Eryngium humile* var. *brevibracteatum*, *Eryngium humile* var. *caulescens*, *Eryngium humile* var. *pulchellum*, *Eryngium humile* var. *radiciflorum* y *Eryngium humile* var. *stellatum* (Apiaceae), *Gaultheria erecta* (Ericaceae), *Escallonia myrtilloides* var. *myrtilloides* (Grossulariaceae), *Gaiadendron punctatum* (Loranthaceae), *Agrostis toluensis*, *Calamagrostis intermedia*, *Chusquea spencei*, *Holcus lanatus* y *Trisetum irazuense* (Poaceae), *Hesperomeles obtusifolia* var. *microphylla*, *Hesperomeles obtusifolia* var. *obtusifolia* y *Lachemilla aphanoides* (Rosaceae), *Galium hypocarpium* subsp. *hypocarpium* (Rubiaceae), *Xyris subulata* var. *acutifolia*, *Xyris subulata* var. *breviscapa* y *Xyris subulata* var. *subulata* (Xyridaceae).

Especies restringidas. En el Cuadro I se muestran las cifras sobre el número de especies con área de distribución restringida en cada uno de los países incluidos en la región biogeográfica del páramo. Las cifras sitúan a Colombia como el país con valores mayores. A manera de ilustración se adicionan los valores porcentuales de la riqueza específica, tomando como referencia los catálogos de Luteyn (1999) y de Rangel (en prensa).

Riqueza en criptógamas. En grupos vegetales no vasculares, Luteyn (1999) registró 1,370 especies, 370 géneros y 130 familias; en Colombia se presentan 1,045 especies, 370 géneros y 130 familias. La totalidad de las especies de musgos del páramo global (Colombia, Venezuela, Ecuador, Perú, Costa Rica) están presentes en Colombia; en hepáticas los valores del páramo superan los de toda la región y en líquenes, las cifras están muy cercanas. Obviamente, además de las condiciones naturales que caracterizan la megadiversidad colombiana, en los resultados necesariamente influye la definición de los límites altitudinales de las franjas del páramo que se han utilizado en nuestras contribuciones y en la de otros autores (Luteyn, 1999), acción que debe ser resuelta rápidamente mediante trabajos interdisciplinarios.

El caso del páramo colombiano

Origen. En Colombia, los ambientes con vegetación similar a la de los páramos actuales, se evidencian a partir del límite mioceno-plioceno entre 4-6 millones de años antes del presente. El levantamiento defini-

tivo de la parte norte de los Andes, hace 4-5 millones de años, trajo como consecuencia el impulso a procesos de migración, de colonización y a la diferenciación de estirpes (Van der Hammen y Cleef, 1986). Evidencias palinológicas y paleoecológicas (Van der Hammen *et al.*, 1973; Wijninga, 1996) muestran que en la medida en que se levantaba la cordillera, surgían centros de colonización, sobre los cuales se presentaban presiones selectivas de poblamiento con base en migraciones locales, regionales y aún desde áreas bastante lejanas. Los cambios fuertes en las condiciones climáticas del pleistoceno, influyeron sobre los límites de distribución de estas franjas de alta montaña. En la Cordillera Central, cuando la temperatura descendió, se extendieron los casquetes glaciares y se afectaron los ambientes aledaños; cuando el clima mejoró, la distribución de la vegetación en estas regiones de vida nuevamente cambió (Melief, 1985; Salomons, 1986). La influencia de las fluctuaciones climáticas es fundamental para entender patrones de especiación y de riqueza en la zona paramuna. La forma en que se fueron formando las islas con vegetación del páramo y como se consolidaron, es un aspecto que aún permanece sin descifrar. Con base en Wijninga (1996), es factible trazar relaciones entre la flora de montaña que se presentaba en la medida en que los macizos alrededor del gran lago de Bogotá se levantaban. Hace 3-4 millones de años, la situación más probable se asociaba con climas muy húmedos que, sumados a las inclinaciones fuertes de las cimas de las montañas, causaron movimientos en masa que repercutieron sobre las formaciones boscosas y produjeron clareos, sobre los cuales la vegetación periférica del protopáramo empezó a presionar y a colonizar lentamente. Debíó persistir un clima lluvioso favorable para esta acción, como se presenta actualmente en las zonas paramunas y altoandinas, superhúmedas y pluviales de Colombia, donde las comunidades del páramo (frailejonales) transgreden los límites altitudinales e invaden los terrenos anteriormente ocupados con vegetación arbórea en los cuales se formaron charcas y pantanos, hábitats propicios para el frailejónal que soporta las variaciones extremas en las presiones osmóticas del suelo.

Evidencias fuertes en favor de esta explicación, lo constituyen la existencia de comunidades vegetales típicamente paramunas en regiones naturales de la media montaña, como los enclaves de Güina (Cordillera Oriental de Colombia), de la Candelaria (Macizo Central), o los pantanos de Costa Rica (Weber, 1958).

Semejanzas florísticas entre las franjas del páramo colombiano. La lista de la flora paramuna de Colombia registra 3,433 especies y subespecies que pertenecen a 562 géneros y a 116 familias cuya área de distribución está entre los límites de la franja altoandina (3,000 m) y los de la línea de nieve, en el superpáramo (4,600 m). La relación de especies compartidas entre franjas, es la siguiente:

1. Franja alto-andina (3,000-3,200 m). Con el subpáramo, se comparten: 436 especies, 189 géneros y 73 familias. Con el páramo medio,

Cuadro I. Especies restringidas a los páramos de los países estudiados.

| País | Familias | Géneros | Especies | Participación específica % | |
|-------------------------|----------|---------|----------|----------------------------|--------|
| | | | | Luteyn | Rangel |
| Costa Rica | 27 | 59 | 79 | 2.59 | 1.66 |
| Panamá | 5 | 9 | 10 | 0.32 | 0.21 |
| Colombia | 109 | 417 | 2015 | 66.17 | 42.42 |
| Venezuela | 37 | 89 | 244 | 8.01 | 5.13 |
| Ecuador | 45 | 142 | 421 | 13.82 | 8.86 |
| Perú | 52 | 138 | 382 | 12.54 | 8.04 |
| Gran región del páramo: | | | | | |
| Luteyn | 101 | 447 | 3045 | | |
| Rangel | 124 | 639 | 4749 | | |

56 especies, 47 géneros y 30 familias. Con el superpáramo dos especies, dos géneros y dos familias. Entre el alto-andino, el subpáramo y el superpáramo se comparten dos especies, dos géneros y dos familias. Entre el alto-andino, el páramo medio y el superpáramo se comparten cinco especies, cuatro géneros y cuatro familias. Con distribución desde el alto-andino hasta el superpáramo (amplia distribución), se presentan 213 especies de 95 géneros y 36 familias. Con distribución desde el alto-andino hasta el páramo medio, se presentan 689 especies de 250 géneros y 75 familias.

2. Franja del subpáramo (3,200-3,500 m). Con el páramo medio se comparten 227 especies, 126 géneros y 51 familias. Con el superpáramo, ocho especies, ocho géneros y seis familias. Con distribución desde el subpáramo hasta el superpáramo se encuentran 87 especies que pertenecen a 46 géneros y a 19 familias.

3. Franja del páramo medio (3,500-4,100 m). Con el superpáramo se comparten 96 especies de 46 géneros y 19 familias.

Si examinamos las especies de distribución restringida:

1. Franja alto-andina (3,000-3,200 m). Es la zona donde confluyen las floras de las zonas andina y paramuna, se presentan mosaicos con componentes más afines a las tierras de la media montaña y parches con elementos más frecuentes en la montaña alta. Se la considera como una franja independiente para los cálculos. Se encuentran representadas 986 especies de 307 géneros y 90 familias; las familias más ricas en especies son: Orchidaceae (359), Asteraceae (130), Melastomataceae (37), Bromeliaceae (36), Rubiaceae (30), y Ericaceae (26). Géneros importantes por el número de especies que entran en la zona son: *Pleurothallis* (55), *Epidendrum* (51), *Lepanthes* (41), *Stelis* (34), *Masdevallia* (29) y *Miconia* (22).

2. Subpáramo (3,200-3,500 m). Tiene representación de 321 especies de 175 géneros y 66 familias; las familias más ricas en especies son las mismas de la franja anterior, a saber Asteraceae (59), Orchidaceae (35), Melastomataceae (20), Bromeliaceae (15) y Poaceae (13). Géneros importantes por el número de especies que entran en la zona, son: *Espeletia* (11), *Epidendrum* (10), *Miconia* (9), *Diplostephium* y *Weinmannia* (8).

3. Páramo medio o propiamente dicho (3500-4100 m). Están representadas 239 especies de 115 géneros y 52 familias; las familias más ricas en especies son: Asteraceae (81), Apiaceae, Orchidaceae y Poaceae (10), Brassicaceae (8), Gentianaceae y Solanaceae (7). Los géneros más diversificados son *Espeletia* (18), *Senecio* (14), *Diplostephium* (8), *Halenia* (7) y *Draba* e *Hypericum* (6).

4. Superpáramo (> 4,100 m). La riqueza de su flora restringida está expresada en 42 especies de 30 géneros y 12 familias; las familias más ricas son: Asteraceae (17), Brassicaceae (6), Caryophyllaceae, Orchidaceae y Poaceae (3). No obstante la riqueza baja, hay géneros con una representación específica aceptable como *Senecio*, *Draba* y *Pentacalia* (4).

De acuerdo con las anteriores consideraciones, cerca del 46% de la flora tiene un área de distribución restringida, o sea que el 54% de la flora está distribuida en más de una de las franjas.

Aspectos fitogeográficos. Los datos disponibles muestran que no se encuentran familias nativas con áreas de distribución restringida en la zona paramuna de Colombia (Rangel, 1995; Sturm y Rangel, 1985). Quizás la explicación para esta particularidad esté estrechamente ligada con la historia natural de la región. La conformación de ambientes paramunos como los actuales se ha efectuado en intervalos de tiempo relativamente cortos (Van der Hammen, 1974; Van der Hammen y Cleef, 1986) y es poco probable que la formación de nuevos taxones en estos ambientes haya pasado del nivel de género (Sturm y Rangel, 1985). En los páramos de la Sierra Nevada de Santa Marta tienen su centro de origen géneros como *Cabriella*, *Castañedia* y *Rauliopsis* de las Asteraceae, *Obtegomeria* de las Lamiaceae y *Micropleura* y *Perissocoelum* de las Apiaceae (Cleef y Rangel, 1984). En esta zona, al igual que en las cordilleras Oriental y Central, se presenta un número importante de géneros oligotípicos de Asteraceae, Brassicaceae y Rosaceae (Cleef, 1980a). Géneros como *Borreria*, *Xyris* y *Rhynchospora* tienen un centro de origen en

las sabanas de tierra caliente y conectan esta flora con la de las montañas en el norte de los Andes (Van der Hammen y Cleef, 1986).

Particularidades a nivel de género y de especie. Cleef (1980a) propuso un espectro sobre el origen geográfico de la flora paramuna a nivel de género en la Cordillera Oriental de Colombia. De acuerdo con sus resultados se presentaba una condición de relativo equilibrio entre los aportes de los elementos inmigrantes (templado, austral-antártico, holártico) y los de los elementos locales (tropical, neotropical y paramuno). Al tomar como premisa esta condición, Sturm y Rangel (1985) consideraron la representación a nivel específico de esos componentes en determinadas situaciones detectadas en sus análisis florísticos, para establecer las tendencias de especiación por componente geográfico.

En el espectro de las 130 especies más importantes en la flora paramuna de Colombia, hay un equilibrio en la repartición entre el número de especies que pertenecen a los elementos locales y el número de especies derivadas de los géneros inmigrantes, grupo en el cual el valor mayor lo muestra el elemento de origen templado, en sentido amplio (Tp). Cuando se representa el espectro de las especies comunes a las cordilleras Central, Oriental y a la Sierra Nevada de Santa Marta, predomina el influjo de los géneros inmigrantes sobre los locales. Dentro de las especies restringidas a la Cordillera Central, predominan las que pertenecen a géneros neotropicales, la representación paramuna es la más baja de los tres transectos y no se reseñaron representantes del componente tropical en sentido amplio. En el grupo de especies con área de distribución restringida a la Sierra Nevada de Santa Marta, hay un ligero predominio del componente inmigrante (especialmente el elemento de origen templado) sobre el local. Las especies derivadas del componente paramuno muestran el máximo valor y resaltan el endemismo considerable que se ha mencionado para el macizo (Wurdack, 1976; Mora y Rangel, 1983; Cleef y Rangel, 1984). Los componentes neotropical (Nt), templado en sentido amplio (Tp) y paramuno (P) son los que varían de manera significativa; el comportamiento de los componentes austral-antártico y holártico es muy regular en cada una de las situaciones analizadas, a excepción de la Sierra Nevada de Santa Marta, donde de acuerdo con Sturm y Rangel (1985) no se lo reseñó.

Las comparaciones florísticas de numerosas localidades paramunas de Colombia, con base en las caracterizaciones de la vegetación (Sturm y Rangel, 1985; Salamanca *et al.*, 1992; Sánchez y Rangel, 1990), más los registros de la flora (Luteyn, 1999; Rangel, en prensa), permiten diferenciar un grupo de especies de amplia distribución con dominancia fitosociológica importante en este tipo de ambientes, que conforman un espectro básico paramuno en cuanto a composición florística. Está integrado entre otras por: *Calamagrostis effusa*, *Gaultheria erecta*, *Eryngium humile*, *Castilleja fisifolia*, *C. integrifolia*, *Festuca dolychophylla*, *Agrostis toluensis*, *Pentacalia andicola*, *Pentacalia vacciniifolia*, *Hypochoeris sessiliflora*, *Bartsia stricta*, *Nertera granadensis*, *Galium hypocarpium*, *Pentacalia vaccinioides*, *Geranium sibbaldioides*, *Oritrophium peruvianum*, *Luzula racemosa*, *Valeriana plantaginea*, *Niphogeton ternata*, *Conyza bonariensis*, *Hieracium avilae*, *Gaiadendron punctatum*, *Cortaderia nitida*, *Agrostis hankeana*, *Escallonia myrtilloides*, *Senecio formosus*, *Xyris subulata*, *Orthrosanthus chimboracensis*, *Bidens triplinervia*, *Acaena elongata*, *Lachemilla nivalis*, *Polylepis sericea*, *Hesperomeles obtusifolia* y *Excremis coartata*.

La mayoría de las especies que componen el espectro básico paramuno se distribuyen igualmente en los páramos venezolanos, ecuatorianos (Acosta-S., 1966; Rangel, en prensa) y en los de Costa Rica (Cleef y Chaverri, 1991).

Gradientes de humedad. Cleef (1981) y Sturm y Rangel (1985) señalaron especies con valores de presencia y de cobertura con preferencias en cuanto a su distribución por páramos húmedos o por páramos secos según la precipitación. La segregación ecológica encontrada, se repite en otras regiones paramunas (Duque y Rangel, 1989; Sánchez y Rangel, 1990), de tal manera que se pueden considerar comunidades

y especies indicadoras de la condición ecológica ligada a la humedad. En páramos húmedos, son frecuentes los chuscales con *Chusquea tessellata*; los pajonales con *Calamagrostis bogotensis*, los frailejonales-arbustivos con *Espeletia hartwegiana* y *Pentacalia vermicosa*, los prados con especies de *Paepalanthus*, los matorrales de *Hypericum laricifolium*, de *Diplostegium revolutum* y de *Pentacalia vaccinioides*. En estos páramos son frecuentes las turberas con plantas en cojines duros y compactos de *Plantago rigida*, de *Distichia muscoides* y de *Azorella aretioides*, y los cojines laxos y blandos, con especies de *Xenophyllum*, de *Xyris*, de *Azorella*, de *Oreobolus* y los tapetes con especies de *Sphagnum*. En páramos secos con precipitación reducida, predomina la vegetación de matorral, con especies de Asteraceae y de Ericaceae y los pajonales de *Calamagrostis effusa* y *Calamagrostis macrophylla*.

Riqueza a nivel beta (b) –comunidades

En los páramos colombianos se poseen registros de 294 comunidades vegetales, la mayoría de los cuales aluden a bosques, matorrales, pajonales y frailejonales (Rangel *et al.*, 1997). Entre los tipos de vegetación de mayor extensión e igualmente representados en otras áreas de la región biogeográfica paramuna, figuran:

1. Bosques dominados por: *Diplostegium tenuifolium*, *Escallonia myrtilloides*, *Miconia* cf. *salicifolia* y *Oreopanax* sp.; *Drimys granadensis* y *Weinmannia microphylla*; *Gynoxys* cf. *hirsuta* y *Gynoxys baccharoides*; *Polylepis incana* y *Polylepis quadrijuga*.

2. Matorrales con dominio de: *Ageratina tinifolia*, *Arctophyllum nitidum*, *Diplostegium floribundum*, *D. revolutum* y *Aragoa cupressina*; *Hypericum* (*H. goyanesii*, *H. humboldtianum*, *H. ruscooides*, *H. laricifolium*, *H. magniflorum* e *H. thuyoides*); *Pentacalia* (*P. cacaoensis*, *P. guantivana* *P. nitida* y *P. stuebeli*); *Miconia cleefii* y *Baccharis macrantha*.

3. Frailejonales-Rosetales dominados por: Especies de *Espeletia* (*E. argentea*; *E. grandiflora*; *E. hartwegiana*; *E. lopezii*; *E. incana*; *E. murilloi*; *E. sumapacis*; *E. boyacensis*; *E. arbelaez*; *E. brachyaxiantha* y *E. congestiflora*).

4. Chuscales dominados por *Chusquea tessellata*

5. Pajonales dominados por: *Calamagrostis* (*C. efusa*, *C. recta* y *C. ligulata*); *Cortaderia* (*C. sericantha* y *C. nitida*); *Festuca dolichophylla* y *Paspalum bonplandianum*; *Lorenzochloa erectifolia*; *Agrostis* cf. *haenkeana* y *Muhlenbergia fastigiata*; *Aciachne acicularis* y *Agrostis toluensis*.

6. Prados dominados por: *Acaena cylindrostachya*; *Lachemilla* (*L. orbiculata*, *L. pinnata*, *L. tanacetifolia*), *Cotula mexicana* y *C. minuta*; *Draba sericea*; *Breutelia* (*B. lorentzii*, *B. karsteniana*, *B. tomentosa*).

7. Plantas en cojines dominados por: *Werneria crassa*, *Lysipomia sphagnophilla minor*, *Plantago rigida*, *Xenophyllum* (*Werneria*) *humilis*, *Distichia muscoides* y por *Azorella crenata*.

8. Vegetación de pantano dominada por: *Carex* (*C. acutata*; *C. bonplandii*; *C. jamesonii* y *C. pichinchensis*); *Juncus* (*J. effusus* y *J. ecuadoriensis*).

9. Vegetación acuática dominada por: *Drepanocladus revolvens*, *Elatine chilensis* y *Eleocharis macrostachya*; especies de *Isoetes* (*I. karstenii*, *I. palmerii* e *I. andina*), *Hydrocotyle ranunculoides*, *Myriophyllum quitensis* y *Crassula venezuelensis*; *Callitriche* cf. *nubigena*; *Ranunculus limoselloides*

En el páramo colombiano, se repiten la totalidad de las combinaciones fitoecológicas de los páramos de la extensa región biogeográfica. Los chuscales de Costa Rica están muy bien representados en la cordillera Occidental (Macizo del Tatamá) y en los páramos húmedos de las cordilleras Central y Oriental. Los pajonales de la Sierra Nevada de Mérida y de otros páramos venezolanos tienen amplia representación en la Cordillera Central de Colombia. Los frailejones del Ecuador son bastante similares a los que se establecen en los páramos de los volcanes del Sur de Colombia. Los rosetales de Venezuela (= frailejonales de Colombia), son tan variados y de espectros ecológicos tan amplios como los de Venezuela.

La vegetación de prados del superzacatonal mexicano y la del superpáramo venezolano con especies de *Arenaria* y *Cerastium* (Caryophyllaceae) y de *Calandrinia* (Portulacaceae), está muy bien representa-

da en el superpáramo colombiano. La variedad de los matorrales de la región paramuna de Colombia, no tiene comparación con los de la región global desde Costa Rica hasta el Perú.

Consideraciones finales

Observaciones sin ecológicas. En la mayoría de los ambientes de alta montaña, desde los volcanes mexicanos hasta los del Ecuador, ciertas características físicas son indicadoras de su relativa juventud, ya que en los edificios montañosos con elevaciones superiores a 3,600 m, los casquetes glaciares cubrieron áreas geográficas hasta los 2,800 m y en ocasiones tuvieron el impacto directo de las erupciones volcánicas. En esas áreas, las especies sufrieron el efecto de las bajas temperaturas y de la acción erosiva de las lenguas de hielo (Van der Hammen *et al.*, 1981). En el páramo del norte de los Andes, numerosas poblaciones animales y vegetales son nuevas y en ciertos casos se puede afirmar que, a nivel de funciones tróficas, hay nichos vacíos en los consumidores y en los recicladores.

En la alta montaña, desde México hasta el Perú, la mayor afinidad fisionómica, florística y ecológica se presenta en la franja del superpáramo (superzacatonal). Hay un predominio marcado del sustrato sobre la vegetación, en los suelos gran parte del año se presenta el proceso congelamiento-descongelamiento; las comunidades vegetales están dominadas por especies de los géneros *Draba* (Brassicaceae), *Calamagrostis* (Poaceae), *Arenaria* (Caryophyllaceae) y *Senecio* (Asteraceae). Entre los géneros de líquenes y de briófitas dominantes figuran *Barthramia*, *Andreaea*, *Herbertus* y *Umbilicaria*.

En el páramo medio (3,500-4,100 m), en localidades con montos de precipitación por debajo de 1,500 mm anuales, predominan los pajonales o zacatonales; en México con *Calamagrostis toluensis* y *Festuca toluensis*; en Costa Rica con *Calamagrostis intermedia* y *C. pittieri*, y en Colombia, Ecuador y Venezuela con *Calamagrostis effusa*.

En el Perú, Gutte (1980) reseñó como dominantes del pajonal subalpino a *Festuca dolichophylla* y a *Calamagrostis antoniana*. La primera especie es dominante en los pajonales del sur del continente, Bolivia, Argentina, Chile y en los volcanes de Centroamérica. En Colombia, *F. dolichophylla* es muy importante en los pastizales de la Cordillera Central, aunque también entra en la conformación de los de la Cordillera Oriental, pero con valores menores de dominancia.

Los matorrales dominados por especies de *Diplostegium* y *Pentacalia* están ausentes en los volcanes de México, donde son comunes los dominados por especies de *Roldania* (Asteraceae), en Costa Rica y en el núcleo central del páramo (Colombia, Venezuela y Ecuador) son muy frecuentes mientras que en el Perú son raros.

Los frailejonales-rosetales están restringidos al núcleo Central de la región paramuna (Venezuela, Colombia y Ecuador); los rosetales con especies de *Puya* (Bromeliaceae) son comunes desde Costa Rica hasta el Perú.

Los bosques de *Polylepis* tienen mayor diversidad en el sur de Perú y Ecuador; en Venezuela solamente entra una especie *P. sericea*; en América Central la especie está ausente y por ende los bosques.

En la vegetación azonal, algunos tipos como los cojines compactos de *Distichia muscoides*, tienen una distribución amplia desde Argentina hasta Colombia; no entran a los páramos venezolanos ni a los de Costa Rica. En localidades húmedas como el Macizo del Sumapaz en la Cordillera Oriental Colombiana, se extienden considerablemente, mientras que en regiones secas están asociados directamente con los cursos de agua como en el volcán del Puracé, Colombia. Los colchones de *Plantago rigida* vienen desde el sur y alcanzan a penetrar en Venezuela. Al igual que los de *Distichia* se desarrollan mejor en páramos húmedos; en cubetas por completo terrizadas son lentamente sustituidos por la vegetación de los pajonales cercanos.

Un tipo de vegetación muy común en todas las áreas donde se diferencia una franja del superpáramo (superzacatonal), lo constituyen los tapetes dominados por especies de *Caryophyllaceae*. La dominancia

a nivel de familia es muy parecida en las diferentes regiones de alta montaña. Obviamente la variabilidad climática que muestra la región paramuna se relaciona directamente con la cantidad y variabilidad de la vegetación azonal, que muestra valores más altos en los páramos de Colombia e incluso de Venezuela, que los de las zonas volcánicas de México y Guatemala y de las montañas de Costa Rica, hecho igualmente mencionado por Almeida *et al.* (1994).

Similitudes florísticas en la región biogeográfica del páramo. Hay un grupo de especies de amplia distribución desde México hasta la Argentina, entre las cuales figuran *Agrostis toluensis*, *Lachemilla procumbens*, *Conyza schiedeana* y *Luzula racemosa*. La ausencia de un catálogo de la flora vascular de las franjas altas de las montañas de Centroamérica, especialmente de México, impidió la comparación con los espectros florísticos del páramo global y las relaciones con países del norte de los Andes.

Si se toma como base la lista de Luteyn (1999), 3,045 especies, 447 géneros y 101 familias (Luteyn, 1999), las semejanzas florísticas de angiospermas entre las regiones paramunas incluidas en este trabajo, son mayores entre las áreas del núcleo central (Colombia, Venezuela y Ecuador). En primer lugar aparecen Colombia y Venezuela con 223 especies (7.3%), 112 géneros (25%) y 47 familias (46.5%); luego figuran las del nodo Ecuador-Perú y Colombia, 183 especies (6%), 102 géneros (23%) y 35 familias (35%), posteriormente aparecen los valores de Ecuador y Perú con 108 especies (3.5%), 70 géneros (13%) y 31 familias (26%), con base en la lista de Rangel (en prensa) 4,749 especies, 639 géneros y 124 familias, el patrón es similar aunque disminuyen los valores porcentuales.

Especies restringidas. Las especies restringidas a la región paramuna de cada país muestran que en Colombia se presenta la mayor diversificación de la extensa región biogeográfica. Si se relaciona este valor con las dos cifras globales: Luteyn (1999) y Rangel (en prensa) se obtienen cifras de 63% y 45% de especificidad de su flora de angiospermas. En términos comparativos es mayor la influencia del efecto geográfico del sur (Ecuador 13.82-9.48%; Perú 12.54-8.6%) que la del norte (Costa Rica 2.09-1.78%; Panamá 0.32-0.2%).

De manera general, se puede decir que en la alta montaña neotropical, se repite el fenómeno que se presenta en el sistema montañoso ideal de Colombia (Rangel, 1995): la riqueza, diversidad y variabilidad de la flora y de la vegetación, disminuyen conforme se incrementa la altitud. Gutte (1980, en Almeida *et al.*, 1994) en la Cordillera Blanca del Perú, encontró menor número de especies (22) en las partes altas del pajonal, que en las bajas (27). En el norte de la Argentina, Ruthsatz (1974) encontró 25 especies vasculares en la franja baja del pajonal, 19 en la zona alta y 13 en la zona subnival (5,050 m).

El páramo colombiano. Si se analizan las familias más ricas según el número de especies y subespecies para el espectro ideal del páramo y para cada una de las franjas en dos condiciones: las especies que entran a la franja y pueden estar presentes en otras, y otra con las especies que se encuentran restringidas. Por lo general en todas las franjas predominan Asteraceae, Poaceae y Scrophulariaceae (Rangel, 1995). Las Orchidaceae dominan hasta el páramo medio y aunque llegan al superpáramo son sustituidas en dominancia por otras familias como Apiaceae, Caryophyllaceae y Brassicaceae. Ericaceae tiene buena representación en el subpáramo y páramo medio.

La zona o franja de transición altoandino-subpáramo tienen el mayor número de especies, 2,389 que pertenecen a 474 géneros y a 109 familias; le siguen el subpáramo con 1,983, de 411 géneros y 99 familias, y la franja del páramo medio con 1,612 especies de 361 géneros y 89 familias. La franja más pobre es el superpáramo con 455 especies de 136 géneros y 42 familias. Se nota claramente que hay una disminución en el número de especies que entran a cada una de las franjas, en la medida en que se progresa en altitud.

En cuanto a las especies restringidas, la franja con mayor número es la altoandina con 986 especies que pertenecen a 307 géneros y 90 familias. Le sigue la franja del subpáramo con 321 especies y subespecies de 175 géneros y 66 familias, y el páramo medio con 239 especies y subespecies de 115 géneros y 52 familias. La franja con valores más bajos es el superpáramo. Al igual que acontece con las especies que entran a cada una de las franjas, el número de especies restringidas disminuye en la medida en que se progresa en altitud.

La comparación del número de especies que entran a una franja determinada, *versus* las especies con distribución restringida en la misma franja, señala la siguiente relación:

1. Altoandino-subpáramo: $2389/986 = 2.42$
2. Subpáramo: $1983/321 = 6.18$
3. Páramo medio: $1612/239 = 6.74$
4. Superpáramo: $455/42 = 10.83$

Este índice de riqueza relativa demuestra nuevamente que en ciertos ambientes, paisajes, o comunidades, las expresiones de exclusividad, es decir especies que sólo se encuentran allí en comparación con los totales de especies que entran a la zona, son mayores en ambientes de menor superficie y con condiciones extremas en cuanto a variaciones climáticas, como serían los casos del superpáramo y del subpáramo como zona de ecotonía entre la región altoandina y el páramo medio. Respecto al superpáramo, la diferenciación de nuevas estirpes probablemente está ligada al efecto de las temperaturas bajas, evento que igualmente se ha detectado al relacionar el endemismo de las floras de países templados y su variación latitudinal.

En los páramos colombianos con valores anuales de precipitación superiores a 2,000 mm predomina la vegetación del tipo chuscal. El bambú *Chusquea tessellata* forma comunidades muy homogéneas y en otros casos es una especie muy importante en la fisionomía comunitaria. Igualmente figuran frailejonales-arbustivos con especies de *Espeletia* y *Pentacalia* y los matorrales con especies de *Hypericum* y *Diplostegium*.

En los páramos secos predominan los matorrales con especies de Asteraceae y de Ericaceae y los pajonales de *Calamagrostis effusa* y *Calamagrostis macrophylla*.

Las observaciones de Cleef (1981), Sturm y Rangel (1985), Rangel y Sturm (1995), y Sánchez y Rangel (1990), permiten concluir que la vegetación azonal, es decir la de los pantanos y la de las cubetas y turberas, tiene cubrimiento mayor en los páramos húmedos (Chingaza y Chisacá), que en los páramos secos (Berlín, Hato).

Diversos autores (Sturm y Rangel, 1985; Cuatrecasas, 1986) han mencionado como causas extrínsecas de la diversidad florística y comunitaria de la vegetación del páramo, la insularidad de las zonas, la topografía y el efecto del modelado. Entre los factores intrínsecos, se mencionan la capacidad de dispersión y de colonización de las especies. La flora del páramo y de la zona aledaña (altoandina), representa cerca del 50% de la diversidad en un gradiente montañoso con dominio de las familias Asteraceae y Poaceae. En el páramo, la diversidad comunitaria nivel beta (b) es mayor que en la franja alto andina, debido esencialmente a la variedad de accidentes topográficos y al modelado fluvio-glacial.

Intervención antrópica. En áreas naturales del parque nacional Itza-Popo (México), se presentan acciones negativas para la conservación de la biodiversidad como tala de bosques, quema, pastoreo de ganado caprino y en algunos sectores hay procesos de urbanización, contaminación por deposición de residuos sólidos y alteraciones producto del turismo mal planeado e incontrolado (Almeida *et al.*, 1994). En los ambientes paramunos de Colombia, Venezuela y Ecuador, la reducción de la cobertura vegetal original se ha acelerado por la intervención antrópica. La zona baja con vegetación arborescente prácticamente desapareció en algunas localidades, porque las áreas originales se dedicaron al pastoreo o al cultivo de la papa. En otros casos puede haber explotación excesiva de un elemento como la utilización para el techado de casas de campo de las macollas de especies de *Calamagrostis* en los páramos cercanos a Bogotá o de *Muehlenbergia* en México. Otro efecto

negativo sobre la diversidad florística del páramo, lo constituyen las quemas continuas. Las especies lábiles desaparecen del lugar; las especies de hábito leñoso difícilmente superan el efecto del fuego y con esta práctica lentamente se va homogenizando la flora al persistir sólo las especies agresivas, que soportan la quema; la continuidad de la acción hace que los brotes de renuevo y especialmente las plántulas no logren cumplir su ciclo vital. Las quemas y el pastoreo se reflejan en una disminución en la cobertura de las gramíneas macollosas, que tienen relación directa con una disminución en la productividad primaria (Hofstede, 1995).

No obstante estas influencias perturbadoras, los sistemas bióticos paramunos del norte de los Andes persisten y mantienen parte de sus características originales. La introducción de ganadería extensiva con ovejas debería descartarse, la falta de estudios sobre la capacidad de porte de las comunidades vegetales, sobre los valores bromatológicos de las especies dominantes y una explotación a escala comercial, sumado a la elevada susceptibilidad de los suelos son condiciones que deben tenerse en cuenta antes de iniciar cualquier proceso de uso del recurso en renglones tradicionales de la economía de extracción. Solamente áreas homogéneas caracterizadas por una cobertura vegetal apreciable y con condiciones del sustrato que no permitan un rápido deterioro (pisoteo) eventualmente podrían dedicarse bajo severos controles a la productividad basada en el pastoreo.

Agradecimientos

A mis colegas Jaime Aguirre-C., José Luis Fernández-A. y Jorge Llorente-B., por la paciente y detallada revisión del manuscrito.

Referencias

- Acosta-Solis, M.** 1966. Las divisiones fitogeográficas y las formaciones geobotánicas del Ecuador. *Rev. Acad. Colomb. Cienc.*, 12(48): 401-447.
- Aguilar-P, M y J. O. Rangel-Ch.** 1996. Clima de alta montaña en Colombia. El Páramo Ecosistema a proteger. *Fund. Ecosist. And. ECOAN: Ser. Mont. Tropand.*, 2: 73-130.
- Almeida, L., A. M. Cleef, A. Herrera, A. Velásquez y I. Luna.** 1994. El zacatonal alpino del volcán Popocatepetl, México y su posición en las montañas tropicales de América. *Phytocoenologia*, 22 (3): 391-436.
- Bartels, G.** 1984. Los pisos morfoclimáticos de la Sierra Nevada de Santa Marta. En: T. Van der Hammen y P. Ruiz-C. (eds). La Sierra Nevada de Santa Marta (Colombia), Transecto Buritaca - La Cumbre. *Estudios de Ecosistemas Tropandinos*, 2: 99-130. J. Cramer, Berlín.
- Benoist, R.** 1935. *Le Plantago rigida* H. B. K., sa structure, sa biologie. *Bull. Soc. Bot. France*, 82: 462-466; 604-609.
- Berg, A. L.** 1998. Pflanzengesellschaften und lebensformen des super-páramo des Parque Nacional Sierra Nevada de Mérida in Venezuela. *Phytocoenologia*, 28 (2): 157-203.
- Braun, O.** 1955. Clasificación de los bosques de Bolivia. *Bol. Forest.*, 1: 1-4.
- Caldas, F. J.** 1951 (reimpresión de 1813). Memorias sobre la nivelación de las plantas que se cultivan en la vecindad del Ecuador. *Rev. Acad. Colomb. Cienc.*, 8: 168-172.
- Cleef, A. M.** 1980. La vegetación del páramo neotropical y sus lazos Australo-Antárticos. *Colombia Geográfica*, 7 (2): 68-86. IGAC.
- Cleef, A. M.** 1981. The vegetation of the páramos of the Colombian Cordillera Oriental. *Dissertationes Botanicae* 61: 321 pp. J. Cramer, Vaduz. También publicado en: *El Cuaternario de Colombia* 9 (T. Van der Hammen, ed.), Amsterdam.
- Cleef, A. M. y J. O. Rangel-Ch.** 1984. La Vegetación del páramo del noroeste de la Sierra Nevada de Santa Marta. En: T. Van der Hammen y P. Ruiz (eds.), La Sierra Nevada de Santa Marta (Colombia). Transecto Buritaca-La Cumbre. *Estudios de Ecosistemas Tropandinos*, 2: 203-266. J. Cramer, Berlín-Stuttgart.
- Cleef, A. M. y A. Chaverri P.** 1992. Phytogeography of the páramo flora of Cordillera de Talamanca, Costa Rica, pp. 45-60 in: H. Balslev y J. Luteyn (eds.), *Paramo an Andean ecosystem under human influence*, Academic Press, Boston, New York, Londres, Tokio y Toronto.
- Cuatrecasas, J.** 1934. Observaciones geobotánicas en Colombia. *Trab. Museo Nacional Ciencias Naturales, Serie Bot.* Madrid, 27: 144 p.
- Cuatrecasas, J.** 1958. Aspectos de la vegetación natural de Colombia. *Rev. Acad. Colomb. Cienc.*, 10(40): 221-268.
- Cuatrecasas, J.** 1979. Growth Form of the Espeletineae and their correlation to the Vegetation Types of the High Tropical Andes, pp. 397-410. In: K. Larsen y L. B. Holm-Nielsen (eds.), *Tropical Botany*. Acad. Press. London-New York-San Francisco.
- Cuatrecasas, J.** 1986. Speciation an radiation of the Espeletineae in the Andes, pp. 267-303 in: F. Vuilleumier y M. Monasterio (eds), *High altitud tropical biogeography*, Oxford University Press, Oxford.
- Duque-N. A. y J. O. Rangel-Ch.** 1989. Análisis fitosociológico de la vegetación paramuna del Parque Natural del Puracé. En: L. F. Herrera, R. Drennan y C. Uribe (eds). *Cacicazgos prehispanicos del Valle de la Plata I. Univ. Pittsburgh Mem. Latin Amer. Archaeol.*, 2: 137-164.
- Espejo, N. y J. O. Rangel-Ch.** 1988. Análisis palinológico del sitio Cabaña San Nicolás Perfil 8 en el Parque Puracé. En: L. F. Herrera, R. Drennan y C. A. Uribe (eds). *Cacicazgos prehispanicos del Valle de la Plata, Tomo I. Univ. Pittsburgh Mem. Latin Amer. Archaeol.*, 2: 165-186.
- Fernández-A., J. L.** 1993. Novedades taxonómicas en *Aragoa* H. B. K. (Scrophulariaceae) y sinopsis del género. *An. Jard. Bot. Madrid*, 51(1): 73-96.
- Flenley, J.** 1979. *The equatorial rain forest: A geological history*. Butterworths, Londres y Boston.
- Florez, A.** 1986. *Aspectos climatológicos y geomorfológicos del transecto Tatamá, cordillera Occidental. Análisis geográficos*. Publicación del Instituto Geográfico Agustín Codazzi, Bogotá.
- Gómez, L. D. (ed.)**. 1986. *Vegetación de Costa Rica, apuntes para una biogeografía costarricense*. Universidad Estatal a distancia, San José.
- Gutte, P.** 1980. Beitrag zur Kenntnis zentralperuanischer Pflanzengesellschaften II. Die hochandinen More und ihre Kontaktgesellschaften. *Feddes Repert.*, 91 (5-6): 327-336
- Hedberg, O.** 1951. Vegetation belts of the East African mountains. *Svensk. Bot. Tidskr.*, 45: 140-202.
- Hofstede, R.** 1995. Effects of burning and grazing on a Colombian páramo ecosystem. Ph. D. Thesis. University of Amsterdam, Amsterdam.
- Hooghiemstra, H.** 1984. Vegetational and climatic history of high plain of Bogotá, Colombia: A continuous record of the last 3. 5 million years. *Dissertationes Botanicae* 79: 368 p: J. Cramer, Vaduz, Berlín. También publicado en: *El Cuaternario de Colombia*, 10 (T. Van der Hammen, ed.). Amsterdam.
- Hooghiemstra, H. y E. T. H. Ran.** 1994. Late Pliocene-Pleistocene high resolution pollen sequence of Colombia: an overview of climatic change. *Quat. Intern.*, 21: 63-80
- Huber, O. y R. Riina (eds)**. 1997. *Glosario fitoecológico de las Américas. Vol I. América del Sur: Países hispanoparlantes*. UNESCO, Instituto Botanico de Venezuela.
- Islebe, G. A.** 1996. Vegetation, phytogeography and paleoecology of the last 20.000 years of montane Central America. Ph. D. Thesis. University of Amsterdam, Amsterdam
- Jorgensen, P. M. y S. León-Yañez (eds)**. 1999. Catalogue of the Vascular Plants of Ecuador. *Monogr. Syst. Bot. Mo. Bot. Gard.*, 75.
- Kappelle, M.** 1996. Los bosques de roble (*Quercus*) de la cordillera de Talamanca, Costa Rica: biodiversidad, ecología, conservación y desarrollo. Instituto Nacional de Biodiversidad, Universidad de Amsterdam, San José, Amsterdam.
- Kroonenberg, S y H. Diederix.** 1985. Geología. En: R. Drennan (ed.). *Arqueología regional en el Valle de la Plata, Colombia. Informe preliminar sobre la temporada de 1984 del proyecto arqueológico Valle de la Plata*. Museum of Anthropology University of Michigan. *Technical Rep.*, 16:23-40.

- Kuhry, P.** 1988. Palaeobotanical-Palaeoecological studies of tropical high andean peatbog sections (cordillera Oriental, Colombia). *Dissertationes Botanicae* 116, Cramer, Berlín.
- Lauer, W.** 1979. La posición de los páramos en la estructura del paisaje de los Andes tropicales, pp. 29-46 in: Salgado-L., M. L. (ed.), El medio ambiente Páramo, CEA, IMC, UNESCO, CIFCA, Caracas.
- Lozano-C., G. y R. Schnetter.** 1976. Estudios ecológicos en el páramo de Cruz Verde, Colombia II. Las comunidades vegetales. *Caldasia*, 12 (54): 53-68.
- Luteyn, J. L.** 1999. Páramos a checklist of plant diversity, geographical distribution, and botanical literature. *Mem. New York Bot. Gard.*, 84: 1-278.
- Malagón, D. y C. Pulido-R.** En prensa. Suelos del páramo colombiano, in: Rangel-Ch., J. O. (ed.), Colombia Diversidad Biotica III. La región Paramuna, Instituto de Ciencias Naturales, Universidad Nacional de Colombia.
- Mann, O.** 1964. *Bases ecológicas para la explotación agrícola en América Latina*. Monografías de la OEA. 2. Washington.
- Melief-B., M.** 1985. Late quaternary paleoecology of the Parque Nacional Natural de los Nevados (cordillera Central) and Sumapaz (cordillera Oriental) áreas Colombia. Ph. D Thesis. University of Amsterdam: 166 p. También en el *Cuaternario de Colombia* (T. van der Hammen, ed.), 12 Amsterdam.
- Monasterio, M.** 1980. Las formaciones vegetales de los páramos Venezolanos, pp. 47-92 in: Monasterio, M. (ed.), *Estudios ecológicos en los páramos*, Universidad de los Andes, Mérida.
- Montealegre, E.** 1986. Distribución espacial de la precipitación en Colombia. *Atmósfera (Rev. Soc. Colomb. Meteorol.)*, 9: 37-52, Bogotá.
- Mora-O., L. E. y J. O. Rangel-Ch.** 1983. Una nueva Cyperaceae de la Sierra Nevada de Santa Marta (Colombia) y consideraciones fitogeográficas y sinecológicas sobre *Carex* L. *Rev. Acad. Colomb. Cienc.*, 15(58): 13-21.
- Neil, A.** 1999. Vegetación. In: P. M. Jorgensen y S. León-Yañez (eds). Catalogue of the vascular plants of Ecuador. *Monogr. Syst. Bot. Missouri Bot. Gard.*, 75.
- Pérez-P., A. y T. van der Hammen.** 1983. Unidades ecogeográficas y ecosistemas en el Parque Natural los Nevados: una síntesis inicial, pp. 227-301 in: van der Hammen, T., A. Pérez-P., y P. Pinto (eds), *La cordillera Central colombiana, transecto Parque los Nevados. Estudios de ecosistemas tropandinos* 1, J. Cramer, Vaduz.
- Pulgar-V., J.** 1987. *Geografía del Perú. Las ocho regiones naturales, la regionalización transversal, la microregionalización*. Peisa, Lima.
- Rangel-Ch., J. O.** 1991. Vegetación y ambiente en tres gradientes montañosos de Colombia. Ph. D. Thesis. University of Amsterdam: 349 p. Amsterdam.
- Rangel-Ch., J. O.** 1995. Diversidad y frecuencia de las familias, géneros y especies de plantas superiores en el transecto del Parque Los Nevados, pp. 420-429 In: Van der Hammen, T. y A. Dos-Santos (eds.), *La cordillera Central. Estudios de Ecosistemas tropandinos* 4, J. Cramer, Berlín. Stuttgart.
- Rangel-Ch., J. O.** En prensa. *La flora de angiospermas del Páramo Colombiano. Colombia Diversidad Biótica III*. Instituto de Ciencias Naturales.
- Rangel-Ch., J. O., A. M. Cleef, T. van der Hammen y R. Jaramillo-M.** 1982. Tipos de vegetación en el transecto Buritaca-La Cumbre Sierra Nevada de Santa Marta (entre 0 y 4100 m). *Colombia Geográfica*, IGAC. Bogotá, 10(1): 1-18.
- Rangel-Ch., J. O. y P. Franco-R.** 1985. Observaciones fitoecológicas en varias regiones de vida de la Cordillera Central de Colombia. *Caldasia*, 14 (67): 211-249.
- Rangel-Ch., J. O. y G. Lozano-C.** 1986. Un perfil de vegetación entre La Plata (Huila) y el Volcán Puracé. *Caldasia*, 14 (68-70): 53-547.
- Rangel-Ch., J. O. y A. Garzón-C.** 1995. Volcanes del altiplano Nariñense. En: J. O. Rangel-Ch. (ed.). Colombia. Diversidad Biótica I: 205-216. Instituto de Ciencias Naturales. Universidad Nacional de Colombia.
- Rangel-Ch., J. O. y H. Sturm.** 1995. Consideraciones sobre la vegetación, la productividad primaria neta y la artropodofauna asociada en regiones paramunas de la cordillera Oriental. En: L. E. Mora-O. y H. Sturm (eds). Estudios ecológicos del páramo y del bosque altoandino cordillera Oriental de Colombia. *Colección Jorge Álvarez Lleras*, 6: 47-70.
- Rangel-Ch., J. O. y A. Velasquez, 1997. *Curso de altamontaña*. Universidad Agraria de la Selva, Perú (mimeografiado).
- Rangel-Ch., J. O., P. Lowy-C. y M. Aguilar-P.** 1997. Colombia Diversidad Biótica II. Instituto de Ciencias Naturales, Universidad Nacional de Colombia e IDEAM, Santafé de Bogotá.
- Raven, P. y D. I. Axelrod.** 1974. Angiosperm biogeography and past continental movements. *Ann. Missouri Bot. Gard.*, 61: 539-673.
- Ribera, M. O., M. Liberman, S. Beck y M. Moraes.** 1994. Mapa de biodiversidad y territorios indígenas: Mapa de la vegetación y áreas protegidas de Bolivia. CIMAR. La Paz.
- Rivas-M., S. y O. Tovar.** 1982. Vegetatio Andinae I. Datos sobre las comunidades vegetales altoandinas de los Andes Centrales del Perú. *Lazaroa*, 4: 167-187.
- Rzedowski, J.** 1978. *Vegetación de México*. Ed. Limusa, México.
- Ruthsatz, B.** 1974. Los arbustos de las estepas andinas del noroeste argentino y su uso actual. *Bol. Soc. Argen. Bot.*, 16(1-2): 27-45.
- Salamanca-V., S.** 1991. The vegetation of the páramo and its dynamics in the volcanic massif Ruiz-Tolima (Cordillera Central, Colombia) Ph. D. Thesis. University of Amsterdam: 122 pp. Amsterdam.
- Salamanca-V., S. A. M. Cleef y J. O. Rangel-Ch.** 1992. La vegetación del páramo En: S. Salamanca: La vegetación del páramo y su dinámica en el Macizo volcánico Ruiz-Tolima (Cordillera Central colombiana). *Análisis geográficos IGAC*, Bogotá 21: 38-63.
- Salomons, J. B.** 1986. Paleoecology of volcanic soils in the colombian Central cordillera (Parque Nacional Natural Los Nevados). *Dissertationes Botanicae*, 95: 212 pp. J. Cramer, Berlín. También publicado en el *Cuaternario de Colombia* 13 (T. van der Hammen, ed.) Amsterdam.
- Sánchez-M., R. y J. O. Rangel-Ch.** 1990. Estudios ecológicos en la cordillera Oriental de Colombia V. La vegetación de los depósitos turbosos de los páramos de los alrededores de Bogotá. *Caldasia*, 16 (77): 155-193.
- Seibert, P.** 1993. La vegetación de la región de los Kallawayá y del altiplano de Ulla-Ulla en los Andes bolivianos. Ecología en Bolivia, La Paz 20: 1-84.
- Sturm, H.** 1998. *The ecology of the Páramo region in tropical high mountains*. Verlag Franzbecker, Hildesheim y Berlín.
- Sturm, H. y J. O. Rangel-Ch.** 1985. Ecología de los páramos Andinos: Una visión preliminar integrada. *Biblioteca J. J. Triana* No. 9: 292 p. Instituto de Ciencias Naturales. Bogotá.
- Thouret, J. C.** 1989. Geomorfología y crono-estratigrafía del Macizo volcánico Ruiz-Tolima (Cordillera Central Colombiana). En: T. Van der Hammen, S. Díaz-P. y V. Álvarez (eds). *La Cordillera Central Colombiana, Transecto Parque los Nevados. Estudios de ecosistemas tropandinos* 3: 260-261. J. Cramer, Berlín.
- Thouret, J. C. y P. Faivre.** 1989. Suelos de la Cordillera Central, transecto Parque Los Nevados, pp. 293-442 in: van der Hammen, T., S. Díaz-P. y V. Álvarez (eds.), *La Cordillera Central Colombiana, Transecto Parque Los Nevados. Estudios de ecosistemas tropandinos* 3, J. Cramer, Berlín.
- Troll, C.** 1968. The cordilleras of the tropical Americas. *Colloquium geographicum*, 9: 15-56.
- Van der Hammen, T.** 1974. The Pleistocene changes of vegetation and climate in tropical South America. *J. Biogeogr.*, 1: 3-26.
- Van der Hammen, T.** 1984. Datos sobre la historia de clima, vegetación y glaciación de la Sierra Nevada de Santa Marta, pp. 561-580 in: van der Hammen, T. y P. Ruiz-C. (eds), *La Sierra Nevada de Santa Marta (Colombia), Transecto Buritaca-La Cumbre. Estudios de ecosistemas tropandinos* 2, J. Cramer, Berlín.
- Van der Hammen, T. y E. Gonzalez.** 1963. Historia del clima y de vegetación del Pleistoceno superior y del Holoceno de la Sabana de Bogotá. *Bol. Geol.*, 11(1-3): 189-266
- Van der Hammen, T., J. H. Werner y H. van Dommelen.** 1973. Palynological record of the upheaval of the Northern Andes: A

study of the Pliocene and lower Quaternary of the Colombian Eastern cordillera and the early evolution of its High-Andean biota. *Rev. Palaeobot. Palynol.*, 16: 1-122.

Van der Hammen, T., J. Borelds, H. de Jong y A. A. de Veer. 1981. Glacial sequence and environmental history in the Sierra Nevada del Cocuy (Colombia). *Palaeogeogr. Palaeoclim. Palaeocol.* 32: 247-340. También en el *Cuatrenario de Colombia* 8 (T. van der Hammen, ed.).

Van der Hammen, T. y A. M. Cleef. 1986. Development of the high Andean páramo flora and vegetation, pp. 153-201 in: Vuillemier, F. y M. Monasterio (eds.), *High altitude tropical Biogeography*, Oxford University Press, Oxford.

Vareschi, V. 1953. Sobre las superficies de asimilación de sociedades vegetales de cordilleras tropicales y extratropicales. *Bol. Soc. Venez. Ci. Nat.*, 14(79):121-173.

Vareschi, V. 1956. Algunos aspectos de la ecología vegetal de la zona mas alta de la Sierra de Mérida. *Revista de la Facultad de Ciencias Forestales*, 12: 3-15.

Vareschi, V. 1992. *Ecología de la vegetación tropical*. Edición especial de la Sociedad Venezolana de Ciencias Naturales, Caracas.

Weber, H. 1958. Die Páramos von Costa Rica and ihre pflanzengeographische verkettung mit den Hochanden südamerikas. *Abh. A. Wiss. Lit. Mainz, math. naturw.* K. 3.

Weberbauer, A. 1945. *El mundo vegetal de los Andes peruanos. Estudio fitogeográfico*. Estación Experimental Agrícola La Molina. Ministerio de Agricultura, Lima.

Witte, H. J. L. 1994. Present and past vegetation and climate in the Northern Andes (cordillera Central, Colombia): A quantitative approach. Ph. D. Thesis. University of Amsterdam, 269 p.

Wijninga, V. M. 1996. Paleobotany and Palynology of Neogene sediments from the High Plain of Bogotá (Colombia). Ph. D. Thesis. University of Amsterdam: 370 p. Amsterdam.

Wurdack, J. 1976. Endemic Melastomataceae of the Sierra Nevada de Santa Marta, Colombia. *Brittonia*, 28 (1): 138-143.

ECOLOGÍA GEOGRÁFICA Y MACROECOLOGÍA

Héctor T. Arita y Pilar Rodríguez

Aunque existen muchas definiciones de ecología, el concepto de Andrewartha y Birch (1954) de la ecología como la ciencia dedicada al estudio de la distribución y abundancia de los organismos ha mantenido su validez por más de 45 años. Tradicionalmente los estudios ecológicos se limitaron a escalas espaciales y temporales pequeñas, analizando procesos en 'tiempo ecológico', para distinguirlos de los análisis de patrones a escalas grandes, que suceden en 'tiempo evolutivo' y que por mucho tiempo fueron el territorio exclusivo de la biogeografía. Sin embargo, desde los inicios de la ecología como ciencia aparecieron estudios encaminados a la comprensión de los patrones de distribución y abundancia de los organismos no sólo a la escala local, sino al nivel de regiones o continentes.

En los últimos años se ha demostrado que algunas preguntas ecológicas pueden tener gran relevancia aun a escalas grandes de tiempo y espacio (Fig. 1). De esta manera surgieron líneas de investigación comprendidas dentro de lo que se ha denominado biogeografía ecológica o ecología geográfica (MacArthur y Wilson, 1967; MacArthur, 1972). Dentro de esta disciplina se pueden distinguir dos tipos principales de investigaciones: las encaminadas a dilucidar los factores que determinan la distribución geográfica de especies particulares, análogas a los estudios de ecología de poblaciones (Rapoport, 1975, 1982; Gaston, 1990; Brown *et al.*, 1996) y aquellas dirigidas al análisis de los patrones de ensamblaje de especies a escalas geográficas, análogas a los estudios de ecología de comunidades (Ricklefs y Schluter, 1993; Edwards *et al.*, 1994; Brown, 1995; Rosenzweig, 1995). Más particularmente, un programa de investigación denominado macroecología aplica el concepto de repartición de recursos, surgido de la ecología de comunidades clásica, para explicar patrones de composición y estructura de conjuntos de especies a escalas regional y continental (Brown y Maurer, 1989; Brown, 1995).

Este capítulo es una revisión de los conceptos relacionados con la ecología geográfica y la macroecología. Para poner en contexto estas disciplinas se revisa la historia de los estudios ecológicos a gran escala y se analizan sus relaciones con otras ramas de la ciencia, tales como las biogeografías clásica e histórica, la ecología de poblaciones y la de comunidades, la paleobiología y la biología de la conservación. También se discuten algunas particularidades metodológicas que distinguen a la ecología geográfica y a la macroecología de otros programas de investigación y se exploran las aplicaciones de los estudios ecológicos a gran escala en la conservación de la diversidad biológica. Cabe aclarar que el uso que se da en ecología al concepto de 'escala grande' se refiere a grandes regiones y no a resoluciones finas en mapas, como se usa en geografía (ver por ejemplo Ricklefs y Schluter, 1993; Edwards *et al.*, 1994). Asimismo, es conveniente mencionar que la nomenclatura ecológica para conjuntos de especies no está muy bien definida, pero generalmente se considera que los conjuntos de especies a escalas regionales y continentales no son comunidades auténticas en el sentido ecológico de la palabra (ver discusión en Fauth *et al.*, 1996). En este capítulo usaremos la palabra 'comunidad' para grupos de especies que interactúan ecológicamente al nivel local y llamaremos 'ensambles' a los conjuntos de especies que existen al nivel regional y continental y que son el sujeto de estudio de la ecología geográfica y la macroecología.

La ecología a escala geográfica

La idea que la teoría ecológica tiene mucho que decir en el estudio de los patrones de distribución de la diversidad biológica a gran escala

quedó bien establecida desde 1972, cuando Robert MacArthur publicó su última obra, *Geographical ecology*. Como introducción al libro, MacArthur resume su filosofía de la ciencia: "Practicar la ciencia consiste en buscar patrones que se repiten y no simplemente en acumular hechos; y practicar la ciencia de la ecología geográfica consiste en buscar patrones de la vida de las plantas y animales que puedan ser dibujados en un mapa."

Como veremos en este capítulo, la historia de la ecología geográfica en el último cuarto de siglo ha sido complicada (Kingsland, 1985; Quammen, 1997), pero la idea central de MacArthur permanece incólume: muchos aspectos de la distribución de las plantas y animales y de los conjuntos de especies pueden entenderse a través del análisis de procesos ecológicos (Brown, 1999). Entre los temas favoritos de MacArthur, plasmados en su libro póstumo, se encuentran: (1) el análisis de los factores que determinan la distribución de especies individuales, (2) la diversidad y composición de ensambles de especies en islas, y (3) la distribución geográfica de la diversidad biológica.

El área de distribución de las especies

La distribución geográfica de las especies y los factores que la determinan han sido el sujeto de numerosos estudios ecológicos (ver revisión de Brown *et al.*, 1996). Los primeros estudios en este sentido generalmente eran aplicados a comprender la distribución de especies de importancia comercial o a prevenir las invasiones de plagas o especies exóticas (ver ejemplos en Andrewartha y Birch, 1954; Krebs, 1993). Posteriormente aparecieron estudios en los que se analizó la distribución de las especies desde un punto de vista más ecológico, y la primera generalización que se propuso fue que, para el caso del hemisferio norte, los límites septentrionales de la distribución de las especies estaban determinados por factores climáticos, mientras que los límites hacia el sur dependían más de las interacciones ecológicas con otras especies (Dobzhansky, 1950; MacArthur, 1972). Por ejemplo, MacArthur citó el caso del 'saguaro' (*Carnegiea gigantea*), el típico

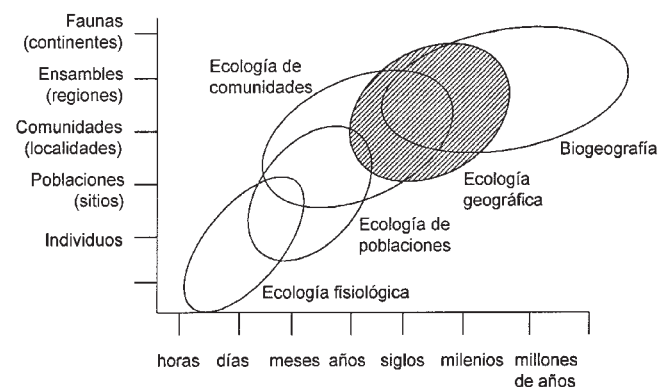


Fig. 1. Ámbito de acción aproximado de algunas disciplinas en las escalas temporales, espaciales y de nivel de organización biológica. Las escalas son aproximadas y corresponden al caso de poblaciones, comunidades y ensambles de vertebrados. Para otros organismos las escalas podrían variar.

cacto columnar de los desiertos de Arizona, en los Estados Unidos. El límite norte y noreste de la distribución del saguaro coincide con los sitios en los que no hay heladas por más de un día. La planta aparentemente es incapaz de resistir condiciones de congelamiento por más de dos días consecutivos. En otro ejemplo de este tipo, McNab (1973) mostró que se podían predecir los límites septentrional (en el norte de México) y austral (en América del Sur) de la distribución del vampiro común (*Desmodus rotundus*) con base en la temperatura mínima anual de los sitios. El razonamiento de McNab era que existía una temperatura mínima por debajo de la cual los vampiros eran incapaces de mantener el equilibrio energético en sus refugios, que en latitudes extremas de su distribución son cuevas templadas o frías.

La idea que las áreas de distribución de las especies pueden predecirse con base en datos climáticos sigue analizándose en estudios ecológicos modernos (Root, 1988; Repaski, 1991). Una variante es asociar la distribución de especies animales con la disponibilidad de ciertos hábitats, considerados adecuados para la especie en cuestión. De esta manera, y aprovechando la tecnología de los sistemas de información geográfica, es posible producir modelos predictivos sobre los patrones de distribución de las especies (Scott *et al.*, 1996). Por ejemplo, usando datos de rastreo y de calidad de hábitat, Mladenoff *et al.* (1995) produjeron un modelo para definir los sitios con hábitats adecuados para el lobo gris (*Canis lupus*) en el norte de los Estados Unidos.

Los estudios citados están enfocados a la comprensión de los factores que determinan la existencia de especies particulares en un sitio dado. En otro tipo de investigaciones, el área de distribución en sí es el sujeto de estudio. Rapoport (1975, 1982) realizó estudios pioneros en este sentido y acuñó el término 'areografía' para definir el estudio de la forma, tamaño, localización y estructura interna de las áreas de distribución de las plantas y los animales. A partir de estudios con este enfoque, han surgido algunas generalizaciones (Lawton *et al.*, 1994; Brown, 1995; Brown *et al.*, 1996), que se describen en los siguientes párrafos.

En primer lugar, se ha mostrado que los histogramas de las áreas de distribución para faunas regionales o continentales muestran una forma de 'curva hueca', con muchas especies con áreas de distribución restringida y muy pocas especies con distribuciones muy amplias (Fig. 2) (Rapoport,

1975, 1982; Anderson, 1985; Brown, 1995; Gaston, 1996). Este patrón implica que, para un conjunto dado de especies, muchas de ellas serán consideradas 'raras' en el sentido de tener un área de distribución restringida (Gaston, 1994). En el caso de México, las especies tienen áreas de distribución particularmente pequeñas, con porcentajes altos de especies endémicas (Ceballos y Brown, 1995; Arita *et al.*, 1997; Ceballos *et al.*, 1998), lo que tiene implicaciones importantes para la conservación.

Otro patrón generalizado es la llamada 'regla o efecto de Rapoport', la tendencia de las especies tropicales a tener áreas de distribución más pequeñas que las de zonas templadas (Rapoport, 1975, 1982; Stevens, 1989). El patrón, de ser válido, podría deberse a dos tipos de procesos (Brown *et al.*, 1996): (1) una mayor capacidad de dispersión de las especies de zonas templadas, aunada a una mayor tasa de extinción en las especies de talla mayor en zonas tropicales, y (2) la existencia de nichos ecogeográficos más estrechos en las zonas tropicales. El patrón también podría explicar uno de los enigmas más antiguos en la ecología geográfica y la biogeografía: ¿por qué hay más especies en las zonas tropicales que en las templadas? (Stevens, 1989). Aunque se han encontrado patrones que sugieren la validez de la regla de Rapoport para varios grupos de plantas y animales, también se han encontrado muchas excepciones (ver revisión de Gaston *et al.*, 1998, en que se analizan los resultados de 37 publicaciones sobre el tema). Rhode (1996) concluyó que la regla de Rapoport es un fenómeno aplicable únicamente a ciertas regiones (por ejemplo la Paleártica y la Neártica) y a ciertos taxones (principalmente vertebrados), y que su validez es cuestionable para otros sitios (por ejemplo Australia) y organismos (por ejemplo, animales marinos). Aunque Gaston *et al.* (1998) han sugerido que ya es tiempo de dar por muerta la regla, el debate continúa, y el desarrollo de nuevos modelos nulos (ver más adelante la definición de este término) puede darnos datos valiosos para examinar la validez de este patrón (Colwell y Hurr, 1994).

Existen otros patrones generalizados relacionados con el área de distribución de las especies, que presentaremos en otra sección de este capítulo. Por ejemplo, un debate actual es la relación que existe entre el área de distribución y la densidad local, y entre la distribución y el tamaño corporal (Brown, 1995). Otro aspecto de interés reciente es el efecto de la historia geológica y filogenética sobre los atributos de las áreas de distribución (Brooks y McLennan, 1991; Fjeldsa, 1994). La areografía y las aplicaciones de la ecología en la descripción y comprensión de los patrones de distribución geográfica de las especies son campos muy activos que están generando debates de gran interés en la biogeografía moderna.

Los conjuntos de especies a nivel geográfico

Una de las preguntas centrales en ecología de comunidades es ¿cómo se ensamblan los conjuntos de especies que observamos en la naturaleza? Hace más de 65 años, el ecólogo inglés Charles Elton (1932) planteó esta pregunta en términos de su concepto de membresía limitada: de todas las especies de plantas o animales que potencialmente pueden estar presentes en un sitio dado, solo una fracción de ellas realmente lo hace; por lo tanto deben existir mecanismos selectivos que limitan la presencia de ciertas especies en ciertos lugares. A pesar de que la ecología de comunidades ha avanzado mucho en los últimos 60 años y se han desarrollado métodos analíticos muy especializados, la pregunta central sigue siendo la misma que planteó Elton hace tanto tiempo: ¿qué mecanismos determinan la existencia de los patrones de membresía limitada que observamos en las comunidades ecológicas?

En términos más modernos, la idea de Elton de una membresía limitada se puede explicar con el esquema de la figura 3, que muestra la relación teórica que existe entre una fauna regional y una comunidad local (Ricklefs y Schluter, 1993). Obviamente las faunas regionales se construyen con la totalidad de las especies de las respectivas comunidades locales, pero también podemos entender la relación entre las dos escalas suponiendo que las comunidades locales son subconjuntos (aleatorios o no) de los conjuntos regionales de especies. En este con-

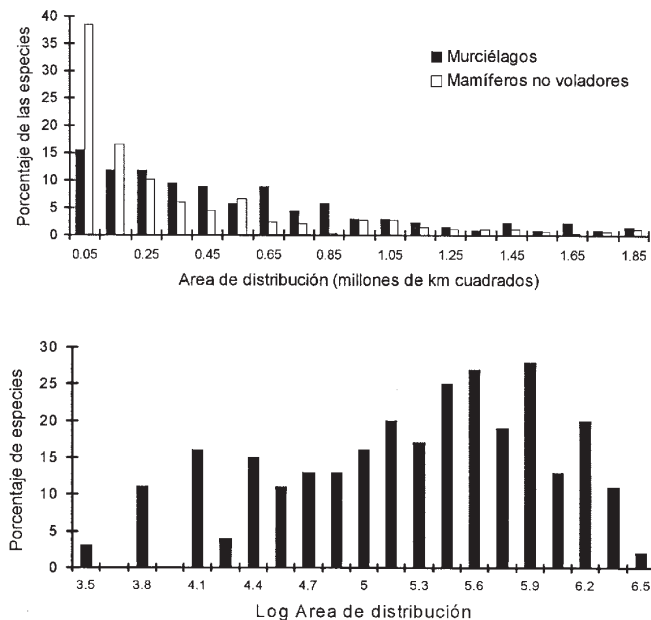


Fig. 2. Histogramas de las áreas de distribución de los mamíferos en México. La distribución de frecuencias en escala natural (arriba) es una 'curva hueca', mostrando que la mayoría de las especies tienen distribuciones restringidas. En escala logarítmica la curva teórica es una distribución normal, que en este caso está truncada por haber usado un límite superior artificial (el tamaño de México).

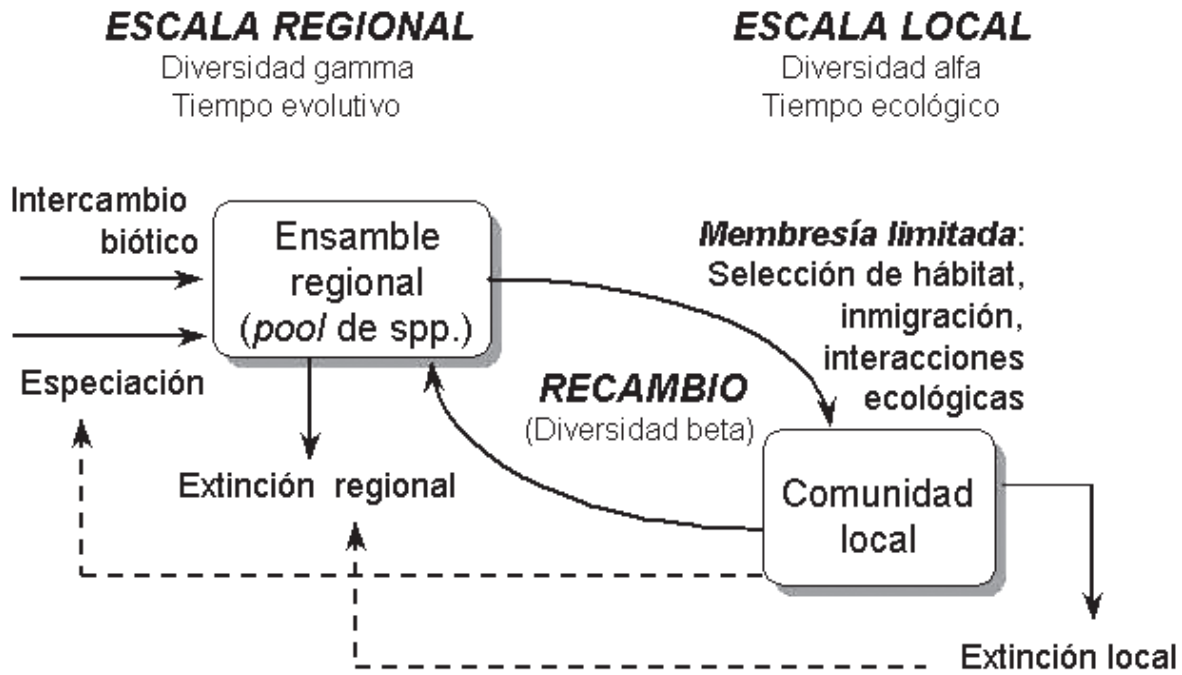


Fig. 3. Relación entre los procesos y patrones regionales y locales que determinan la composición y diversidad de las comunidades y ensamblajes de especies.

texto, la idea de la membresía limitada implicaría que existen mecanismos reales que determinan cuáles de las especies presentes en una región (el *pool* de especies) forman parte realmente de una comunidad local dada (Recuadro 1).

Las herramientas analíticas que nos permiten decidir si existe un proceso de membresía limitada o no se desarrollaron a través de uno de los debates más acalorados, y al mismo tiempo más fructíferos, de la historia de la ecología. La discusión se centró sobre la idea de que la competencia entre las especies es la fuerza más importante que determina la estructura de las comunidades ecológicas. Este concepto se desarrolló por la llamada escuela macarthuriana, que en realidad tiene sus orígenes en las ideas de George E. Hutchinson, el mentor de Robert MacArthur. A mediados de los años 50s, mientras visitaba el santuario de Santa Rosalía, en Italia, Hutchinson observó que en una pequeña pila de agua se encontraban individuos de dos especies de escarabajos en aparente coexistencia. A raíz de esa observación, Hutchinson, en un ensayo clásico llamado *Homenaje a Santa Rosalía, o ¿porqué existen tantos tipos de animales?* (Hutchinson, 1959) se planteó dos preguntas que determinarían el rumbo de la ecología para las siguientes décadas: ¿cómo pueden coexistir dos o más especies que son muy similares entre sí?, y como consecuencia de la anterior, ¿porqué hay tantas especies de animales (y en general de organismos)?

Para tratar de contestar las preguntas centrales de Hutchinson, Robert MacArthur y otros jóvenes ecólogos de los años 60s construirían toda una corriente conceptual para el estudio de las comunidades ecológicas. Para esta escuela, la competencia interespecífica era la fuerza principal que determina la estructura de las comunidades ecológicas. De acuerdo con la teoría, la exclusión competitiva (Gause, 1934) impediría la coexistencia de especies con requerimientos ecológicos similares y el desplazamiento de caracteres (W. L. Brown y Wilson, 1956) tendería a hacer que las especies parecidas divergieran morfológica y funcionalmente al coexistir. Ambos mecanismos determinarían, entonces, tanto la composición de especies como la estructura de las comunidades ecológicas.

Otra característica de la escuela macarthuriana era su énfasis en el desarrollo de modelos matemáticos, su predilección por el estudio de patrones a diferentes escalas espaciales y un fuerte sello estadístico en sus análisis. El método preferido era el de analizar un patrón para unas cuantas comunidades o ensamblajes de especies, desarrollar un modelo gene-

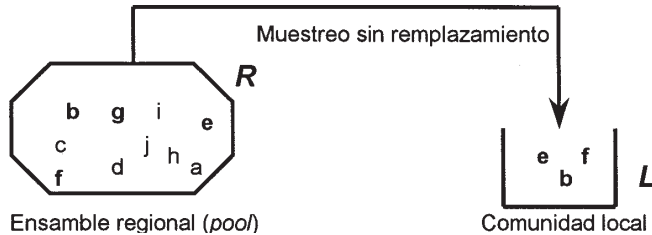
ral, casi siempre basado en la competencia como fuerza estructuradora, y revisar otros conjuntos de especies para verificar si se ajustaban o no a las predicciones del modelo. Esta visión metodológica y conceptual dominó el campo de la ecología hasta mediados de los años 70s.

Uno de los productos más trascendentes de la actividad del grupo macarthuriano en los 60s es la teoría de biogeografía de islas (MacArthur y Wilson, 1963, 1967). La teoría pretende explicar en términos de la dinámica de las comunidades ecológicas el patrón bien conocido de que islas de mayor tamaño tienen faunas con mayor número de especies (Darlington, 1957). La teoría del equilibrio insular, como también se la llama, propone que el número de especies presentes en una isla resulta del equilibrio entre las tasas de inmigración (la llegada de nuevas especies a la isla) y de extinción (la desaparición de algunas de esas especies). Como consecuencia, el número de especies en una isla permanece constante y es función de dos características básicas de la isla: su tamaño, que determina la magnitud de la tasa de extinción (entre más grande es la isla, menor es la tasa de extinción de especies), y su distancia al continente, que fija la tasa de inmigración de nuevas especies (mientras más cerca está la isla del continente, mayor es la tasa de inmigración de especies nuevas). A pesar de que el número de especies permanece relativamente constante, siempre cerca del punto de equilibrio entre las tasas de extinción y de inmigración, la composición de especies se modifica constantemente como consecuencia del recambio de especies producido por la desaparición de algunas especies en la isla y la llegada de otras nuevas. La teoría de biogeografía de islas es un ejemplo de cómo la escuela macarthuriana intentó explicar patrones biogeográficos mediante la aplicación de modelos ecológicos, particularmente aquellos basados en la dinámica de las comunidades ecológicas.

Las aplicaciones de la filosofía macarthuriana al estudio de los conjuntos de especies a nivel geográfico quedaron plasmadas en los últimos capítulos de su obra póstuma, *Geographical ecology* (MacArthur, 1972). De acuerdo con MacArthur, el estudio estadístico de los patrones y el modelado ecológico basado en interacciones poblacionales puede dar respuestas concretas a preguntas biogeográficas. Después del fallecimiento de MacArthur, se editó un libro en su honor en que se recopilaron contribuciones de sus principales colaboradores (Cody y Diamond, 1975). El libro, titulado *Ecology and evolution of communities*, se convirtió en un clásico y en la culminación de la edad de oro de la ecología al estilo macarthuriano.

Rec. 1. El concepto de membresía limitada y los modelos nulos

De todas las especies que potencialmente pueden vivir en un sitio, solo unas cuantas existen realmente ahí. Existe por tanto un proceso de membresía limitada que limita el número de especies que se pueden encontrar en un lugar dado. Podemos imaginar la comunidad local (**L**) como una muestra de especies generada a partir de un *pool* más amplio, que es el ensamble o conjunto regional (**R**):



Supongamos que un investigador descubre que, de las diez especies presentes en un *pool* (ver esquema arriba), cuatro presentan alguna característica particular, digamos que tienen mayor capacidad de dispersión (las especies b, e, f y g). El investigador observa también que las tres especies presentes en la comunidad local pertenecen al grupo de las especies con mayor capacidad de dispersión. Este patrón parece muy claro, pero el investigador desea demostrarlo estadísticamente, por lo que construye el siguiente modelo nulo:

Entre los temas más relevantes relacionados con la ecología geográfica que están incluidos en el libro destaca el concepto de las reglas de ensamblaje de las comunidades ecológicas. Diamond (1975) analizó la composición de especies de las faunas de aves de las islas del archipiélago de Bismarck, al noreste de la isla de Nueva Guinea, y encontró patrones que parecían demostrar un efecto determinante de la competencia sobre la manera en que se estructuraban los ensambles de especies en cada isla. Por ejemplo, Diamond encontró un patrón complementario de distribución (*checkerboard distribution*) para las palomas cucú del género *Macropygia*: en 14 de las 33 islas consideradas en el estudio se encontró exclusivamente la especie *M. mackinlayi*, en seis solo *M. nigrirostris* y en las 13 restantes no se halló ninguna de las dos especies. Ninguna de las islas contuvo poblaciones de las dos especies. Como aparentemente todas las islas presentan ambientes propicios para cualquiera de las dos palomas, los datos de Diamond sugieren que la competencia, a través de un proceso de exclusión, impide su coexistencia, debido a que son especies muy semejantes en morfología y ecología.

Además del patrón complementario, Diamond (1975) describió otros arreglos basados en el tamaño corporal, las preferencias de hábitat, la capacidad de dispersión y la dieta y propuso varias 'reglas de ensamblaje' que aparentemente determinaban arreglos no aleatorios de especies en la composición de las comunidades locales. Estas reglas de ensamblaje estaban basadas en el principio de exclusión competitiva de Gause (1934): las especies con requerimientos ecológicos parecidos no pueden existir al mismo tiempo en el mismo sitio.

En el mismo volumen dedicado a MacArthur, Brown (1975) presentó una síntesis de los resultados de sus investigaciones sobre la composición de varias comunidades de roedores de los desiertos del *Great Basin* y de Sonora. Brown propuso que en estas comunidades el desplazamiento de caracteres (la tendencia de especies competidoras a divergir morfológicamente, W. L. Brown y Wilson, 1956) había forjado grupos de especies diferentes respecto a forma y función, y en cuanto a tamaño. En una comunidad del *Great Basin*, por ejemplo, existen dos especies cuadrúpedas, una pequeña (el ratón espinoso *Perognathus longimembris*, 7.1 g) y una de tamaño intermedio (el ratón *Peromyscus maniculatus*, 18.1 g) y tres especies bípedas, una pequeña (el ratón sal-

A partir de un *pool* de n objetos, el número de posibles combinaciones o arreglos en grupos de r objetos es:

$$C^n = \frac{n!}{r!(n-r)!}$$

Donde $n!$ es el factorial de n , $n! = 1 \times 2 \times 3 \times \dots \times n$. Por tanto, para calcular el número de posibles comunidades de tres especies que se pueden formar a partir de un *pool* de diez, $n = 10$ y $r = 3$ y el número de arreglos es 120. De igual forma, para calcular el número de formas posibles de acomodar cuatro especies en grupos de tres, $n = 4$ y $r = 3$, y el número de arreglos posibles es de 4. Por lo tanto, la probabilidad de que todas las especies de una comunidad de tres provengan del subconjunto de cuatro especies que tienen mayor capacidad de dispersión es $P = 4/120 = 1/30 = 0.033$.

El investigador puede concluir que sólo uno de cada treinta arreglos aleatorios presentaría tantas especies con alta capacidad de dispersión como la comunidad observada. La probabilidad (0.033) es demasiado baja como aceptar que se trata de un proceso al azar, por lo que se concluye que existe un proceso de membresía limitada: las especies con mayor capacidad de dispersión tienen mayor probabilidad de pertenecer a la comunidad local.

Nótese que es posible llegar al mismo resultado con el siguiente razonamiento: la probabilidad de escoger una especie con alta capacidad de dispersión a partir del *pool* es de $4/10$. Una vez hecho esto, la probabilidad de escoger una segunda especie con esta característica es de $3/9$. Para una tercera especie, la probabilidad es de $2/8$. Por tanto, la probabilidad de que al escoger tres especies al azar (sin replazamiento) las tres tengan alta capacidad de dispersión es $P = 4/10 \times 3/9 \times 2/8 = 2/5 \times 1/3 \times 1/4 = 1/30$, que es el mismo resultado obtenido usando combinaciones.

tador *Microdipodops pallidus*, 12.5 g), una de tamaño intermedio (la rata canguro *Dipodomys merriami*, 37.6 g) y una grande (la rata canguro *Dipodomys deserti*, 101 g). Implícitamente, Brown (1975) invocaba un proceso de membresía limitada *sensu* Elton (1932): de todas las especies de roedores de los desiertos de América del Norte, sólo estas cinco especies, diferentes en hábitos y tamaños, podían coexistir en la comunidad del *Great Basin*.

El volumen dedicado a MacArthur también incluyó un capítulo en el que se analizaban algunas aplicaciones de la teoría de biogeografía de islas al diseño de áreas protegidas para la conservación de las especies (Wilson y Willis, 1975). Este capítulo, junto con un ensayo publicado casi al mismo tiempo por Diamond y May (1976), mostraba un horizonte amplísimo de recomendaciones específicas en cuanto al número, tamaño, forma, localización y estructura de las reservas ecológicas. Una de las recomendaciones era, por ejemplo, que dada un área fija disponible para protección ecológica, es preferible establecer una reserva grande que dos o más de tamaño más pequeño, pero cuya área total fuera equivalente a la reserva grande. El razonamiento implícito en este precepto de conservación era que las reservas ecológicas funcionarían en la práctica como islas: porciones de hábitat adecuado para las especies rodeadas por un 'mar' de ambientes inhóspitos. De acuerdo con el modelo de equilibrio insular, una reserva de tamaño grande podría contener más especies que varias de tamaño pequeño (Willis y Wilson, 1975).

Los tres temas mencionados aquí que fueron incluidos en el volumen en honor de MacArthur, es decir las reglas de ensamblaje de Diamond, los patrones observados por Brown para los roedores del desierto y las aplicaciones de la biogeografía de islas, parecían demostrar sin sombra de duda la validez de la filosofía macarthuriana. Estos ejemplos, junto con muchos otros presentados en el mismo volumen, mostraban que el mundo real parecía estar organizado, después de todo, por procesos locales ecológicos que determinaban la composición y estructura de los conjuntos de especies a varias escalas.

A finales de la década de los 70s surgió, sin embargo, una corriente crítica que puso en tela de juicio muchas de las ideas propuestas por la escuela macarthuriana (Strong *et al.*, 1984). Esta corriente estuvo liderada por Daniel Simberloff, ex estudiante de Edward O. Wilson, uno de los

inventores de la teoría de biogeografía de islas. De hecho, la tesis doctoral de Simberloff había sido un estudio experimental en el que se demostraba la validez de algunas de las predicciones de la teoría en el caso de comunidades de artrópodos en islas de mangle de la Florida (Simberloff, 1974, 1976). En una rápida sucesión de artículos de revisión, Simberloff y sus asociados reanalizaron los datos originales de varios miembros de la escuela de MacArthur y cuestionaron, entre otros asuntos, la validez de algunas predicciones de la biogeografía de islas, en particular de aquellas relacionadas con el diseño de reservas ecológicas (Simberloff y Abele, 1976), de las reglas de ensamblaje de Diamond (Connor y Simberloff, 1979), de la existencia del desplazamiento de caracteres al nivel de la comunidad (Strong *et al.*, 1979) y de las conclusiones del trabajo de Brown con los roedores del desierto (Simberloff y Boecklen, 1981).

La crítica fundamental de Simberloff y sus colegas a los estudios anteriores era que los patrones habían sido examinados sin un adecuado análisis estadístico. La escuela crítica proponía que sólo a través de poner a prueba hipótesis nulas claramente establecidas, y de utilizar las herramientas matemáticas adecuadas era posible demostrar la validez de las afirmaciones que se habían hecho sobre la composición y estructura de las comunidades. Surgió entonces la idea explícita de usar modelos 'nulos' o 'neutrales' en la ecología de comunidades y en la ecología geográfica (ver revisiones en Harvey *et al.*, 1983; Gottelli y Graves, 1996). Un modelo nulo consiste en comparar una o varias comunidades o ensambles de especies contra el conjunto de todas las posibles combinaciones de especies que se pueden formar a partir de un *pool*. Si al usar algún criterio de composición o de estructura es posible mostrar una desviación estadísticamente significativa de la comunidad en estudio del patrón general, entonces (y sólo entonces) se puede especular sobre los posibles mecanismos que dieron origen a ese patrón definido (Recuadro 1).

Connor y Simberloff (1979), por ejemplo, mostraron que el patrón complementario de las palomas *Macropygia* de Diamond (1975) realmente se desviaba de los patrones esperados al azar, pero remarcaron el hecho de que ese par de especies es sólo uno de los miles de posibles pares de especies. El hecho de que un par en particular de entre miles muestre un patrón complementario no es sorprendente, estadísticamente hablando. Diamond, de acuerdo con Connor y Simberloff (1979), no podía haber afirmado que la competencia era un factor importante en la estructuración de las faunas de las islas Bismarck a partir de un solo caso de distribución complementaria. En forma similar, Simberloff y Boecklen (1981) usaron un estadístico particular, la prueba de Barton y David, para analizar críticamente los datos que según Hutchinson (1959) y Brown (1975) mostraban evidencias del efecto del desplazamiento de caracteres en la estructuración morfológica de las comunidades locales y los ensambles de especies continentales. En el caso de los datos de los roedores del desierto, se demostró que en varias comunidades no era posible sustentar en términos estadísticos las afirmaciones de Brown, pero en algunos de ellos (como la comunidad del desierto de Sonora), sí existía un patrón en el que el espaciamiento morfológico observado difería significativamente de lo que se esperaría al azar.

De igual manera, Simberloff y Abele (1976) criticaron algunas de las recomendaciones derivadas de la biogeografía de islas para el diseño de reservas ecológicas, argumentando que las predicciones de la teoría no eran suficientes como para proporcionar recomendaciones tan específicas como las planteadas por Willis y Wilson (1975). En contra de la recomendación de favorecer una sola reserva grande en vez de varias pequeñas, Simberloff y Abele demostraron que bajo ciertas condiciones era preferible contar con varias reservas pequeñas, ya que el conjunto de ellas podría contener más especies que la reserva grande (Recuadro 2). Además, el hecho de contar con dos reservas disminuiría el efecto de desastres naturales, como incendios e inundaciones y evitaría la propagación de plagas que pudieran amenazar la subsistencia de algunas de las especies. Estas críticas dieron origen a la llamada controversia SLOSS (*Single Large Or Several Small*), que generó gran cantidad de publicaciones en pro de una postura o de la otra (ver revisión de Soulé y Simberloff, 1986). Además de esta controversia se

produjeron otras relacionadas con las aplicaciones de la biogeografía de islas en la conservación biológica. Finalmente, dos de los representantes más notables de las posturas opuestas accedieron a reunirse para discutir los puntos de desacuerdo y produjeron un artículo (Soulé y Simberloff, 1986) que dio por terminada la controversia SLOSS, ya que concluyó que la teoría de biogeografía de islas es neutral respecto a este problema y que para llegar a una recomendación específica es necesario contar con datos adicionales que la teoría no puede proporcionar (ver también Higgs y Usher, 1980).

La irrupción de Simberloff y sus colaboradores generó un debate que en ocasiones cayó en lo irracional, con ataques personales difícilmente entendibles en un ambiente académico. Sin embargo, generó también una abundante y profunda discusión académica que sentó las bases de la ecología geográfica actual. Otro aspecto positivo de la controversia fue la incorporación de métodos estadísticos más rigurosos en la ecología de comunidades. Por ejemplo, como respuesta a Connor y Simberloff (1979), Diamond y Michael Gilpin desarrollaron modelos nulos especializados que mostraron que sus datos de las aves del archipiélago Bismarck sí mostraban el efecto de la competencia, aunque efectivamente no en todos los casos (Diamond y Gilpin, 1982; Gilpin y Diamond, 1982). Igualmente, Bowers y Brown (1982) analizaron los datos de Brown de los roedores del desierto usando modelos nulos y encontraron patrones que mostraron una tendencia estadísticamente significativa de especies de tamaños semejantes de no existir en los mismos sitios.

Las contribuciones de Simberloff también ayudaron a mostrar una actitud más cautelosa respecto a la aplicación de la ecología geográfica a problemas concretos. Por ejemplo, a raíz de la crítica de Simberloff y Abele (1976) a las propuestas de diseño de reservas ecológicas basadas en la teoría de biogeografía de islas, se generó una serie de artículos en los que se esgrimieron argumentos cada vez más elaborados en pro o en contra de tales aplicaciones (ver sección final de este capítulo y la revisión de Soulé y Simberloff, 1986).

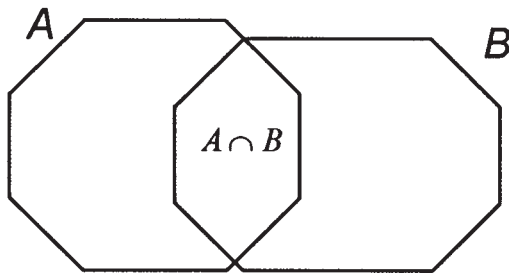
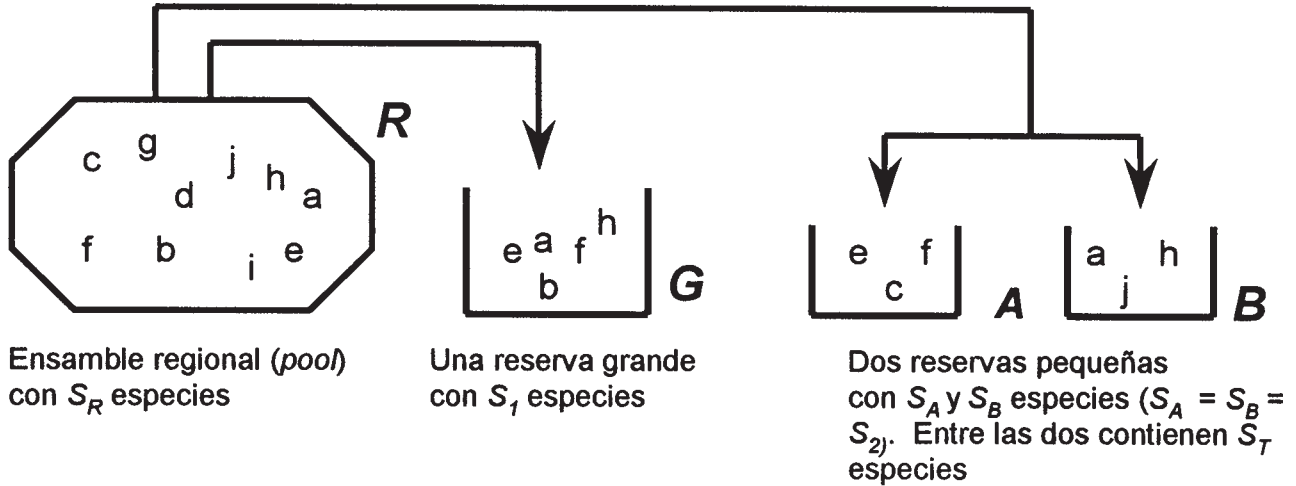
Otro resultado de las controversias propiciadas por las críticas de Simberloff fue la demostración de que, si bien en muchas publicaciones se había exagerado el efecto de la competencia, existían casos concretos en los que tal efecto resultaba inobjetable, ya que los datos superaban una batería de pruebas estadísticas rigurosas. De hecho, recientemente el propio Simberloff y sus colaboradores han publicado una serie de artículos en los que se muestra estadísticamente la importancia de la competencia en la estructuración de las faunas y las comunidades (ver revisión de Dayan y Simberloff, 1998 y otros artículos citados ahí).

Un ejemplo concreto del efecto positivo de la controversia generada por los modelos nulos es el planteamiento moderno y más riguroso de la idea original de Diamond (1975) sobre las reglas de ensamblaje (Belyea y Lancaster, 1999). Por ejemplo, la regla de ensamblaje de Fox (1989), que predice estructuras particulares en la distribución de especies entre grupos funcionales dentro de las comunidades locales o ensambles regionales, está basada en un modelo nulo explícito que permite el análisis estadístico de datos reales. Aunque existen críticas válidas al método de Fox (Stone *et al.*, 1996), su regla de ensamblaje ha sido exitosamente aplicada para explicar los patrones presentes en las comunidades de pequeños marsupiales de Australia (Fox, 1989), musarañas de América del Norte (Fox y Kirkland, 1992) y roedores del desierto de Norteamérica (Fox y Brown, 1993).

Otra consecuencia de las propuestas macarthurianas y de la controversia generada por los modelos nulos fue la corroboración de la idea de que la composición y estructura de las comunidades locales no puede ser completamente entendida si no se toma en cuenta la relación con los ensambles regionales y, por tanto, con la historia evolutiva de los grupos de especies (Brooks, 1985; Ricklefs, 1987; Brooks y McLennan, 1991; Ricklefs y Schluter, 1993). También se ha entendido que las interacciones ecológicas locales en algunos casos determinan las características de los ensambles regionales de especies, los cuales por mucho tiempo se consideraron un producto único de procesos macroevolutivos. Una disciplina

Rec. 2. ¿Cómo dos reservas pequeñas pueden tener más especies que una grande?

La controversia SLOSS (*Single Large Or Several Small*) se puede plantear así: Dada una cantidad de terreno destinado a la conservación, ¿conviene más establecer una reserva grande o dos de la mitad del área cada una? Uno de los argumentos que se manejaron fue el número de especies que potencialmente podían tener los dos arreglos, de acuerdo con la teoría de biogeografía de islas. Ambos casos se pueden representar usando un diagrama como el del Recuadro 1. Los conjuntos de especies en una reserva grande o en dos pequeñas se derivan de un *pool* regional de especies:



A partir de la biogeografía de islas sabemos que

$$S = k A^z$$

donde *S* es el número de especies en una isla, *A* es el área y *k* y *z* son constantes cuyo valor depende del archipiélago en el que se realiza el estudio. Como

$$S_1 = k A_1^z$$

$$S_2 = k A_2^z$$

$$A_1 = 2 A_2$$

y ya que el valor teórico de *z* es de 0.263, se puede mostrar que la reserva grande (con el doble de área), contendrá 1.2 veces más especies que cada una de las reservas chicas:

$$S_2 = S_1 / 1.2$$

Por teoría de conjuntos se puede mostrar que:

$$\begin{aligned} S_T &= S_{A \cup B} = S_A + S_B - S_{A \cap B} \\ &= 2 S_2 - S_{A \cap B} \\ &= 2 S_2 - S_2^2 / S_p \end{aligned}$$

Para que la reserva grande tenga igual número de especies que el conjunto de las dos pequeñas, se debe cumplir que:

$$S_1 = S_T = 2 S_2 - (S_2^2 / S_p)$$

y, substituyendo valores:

$$S_1 / S_p = 0.96$$

lo que significa que si la reserva grande contiene 96% o menos de las especies del pool regional, las dos reservas pequeñas en conjunto contendrán más especies, todo esto suponiendo una distribución aleatoria de las especies entre los sitios.

En conclusión, en la mayoría de los casos, dos reservas pequeñas podrán contener más especies que una reserva grande de tamaño equivalente. Esto por supuesto es un modelo nulo que no toma en cuenta las interacciones ecológicas y otros factores bióticos y abióticos. Esta deducción fue presentada originalmente por Simberloff y Abele (1976).

surgida de la discusión sobre la relación entre los procesos locales y los regionales es la macroecología (Brown, 1995), que se discute en la siguiente sección y que se puede definir en términos muy generales como una ecología de comunidades extendida a escalas espaciales grandes.

Se puede concluir, después de revisar la historia de la ecología geográfica, que esta disciplina, después de pasar por un periodo de crisis y de revisión crítica de sus conceptos y metodologías, ha entrado en una

fase moderna en la que, con renovados bríos, se están planteando preguntas interesantes que tienen la bondad de que pueden someterse a pruebas estadísticas rigurosas. El interés actual por el estudio y la conservación de la biodiversidad ha estimulado el desarrollo de estudios ecológicos a gran escala, y la adición de preguntas con tinte histórico y filogenético seguramente contribuirá a una mayor rigurosidad y al planteamiento de cuestiones aún más profundas.

La macroecología

El término macroecología fue acuñado por Brown y Maurer (1989) para referirse a un programa de investigación sobre los patrones de organización de los ensambles de especies a los niveles regional y continental. Recientemente, Brown (1995) sintetizó los preceptos teóricos y los principales resultados de esta línea de investigación emergente. En unos pocos años la macroecología se ha convertido en una disciplina con estructura y objetivos propios y con un número cada vez mayor de ecólogos que se identifican con sus líneas de trabajo y sus propuestas metodológicas (Blackburn y Gaston, 1998; Ruggiero y Lawton, 1998; Marquet y Cofré, 1999).

La macroecología es el estudio de la repartición del alimento y el espacio entre las especies a grandes escalas espaciales (Brown y Maurer, 1989; Brown, 1995). Su objeto de estudio son los ensambles de especies a diferentes escalas, desde la local hasta la mundial, pasando por la regional y la continental. Las unidades de estudio generalmente son las especies, y las variables son atributos de éstas, tales como área de distribución, densidad poblacional y masa corporal. Con las herramientas macroecológicas también se pueden analizar atributos de los ensambles de especies, tales como riqueza de especies (número de especies presentes en un sitio dado), diversidad de especies y diversidad ecológica. Asimismo, es posible analizar los cambios en la composición y estructura de estos ensambles a diferentes escalas y diferentes sitios, permitiendo el análisis de patrones tales como la diversidad beta, los patrones de anidamiento de especies y la similitud entre sitios.

La macroecología en esencia es una disciplina observacional y no experimental (Brown, 1995; Blackburn y Gaston, 1998, ver discusión más adelante). El método más usado para contestar preguntas macroecológicas es el análisis de patrones repetitivos relacionados con algún atributo de las especies o de los ensambles de especies. Entre estos patrones se encuentran, por ejemplo, la distribución log-normal de las masas corporales de las especies en ensambles continentales, la distribución log-normal de las áreas de distribución de las especies, la correlación positiva (en la mayoría de los casos) entre la densidad local y el área de distribución y la correlación negativa entre la densidad local y el tamaño de los organismos.

Un ejemplo: La distribución del tamaño corporal. El estudio de los patrones de distribución de la masa corporal entre los organismos a diferentes escalas es un buen ejemplo para definir el ámbito de acción de la macroecología e ilustrar los métodos que se usan en el análisis de los patrones a gran escala. La masa corporal de los animales y el tamaño en las plantas han recibido mucha atención en estudios ecológicos y evolutivos porque se han demostrado correlaciones entre el tamaño y varios atributos morfológicos, fisiológicos, ecológicos y de historia de vida de los organismos (Eisenberg, 1981; Peters, 1983; Schmidt-Nielsen, 1984; Zeveloff y Boyce, 1988; LaBarbera, 1989; West *et al.*, 1997; Enquist *et al.*, 1998). Al nivel macroecológico, la masa corporal promedio de las especies se correlaciona con el área de distribución y con la densidad local (ver siguiente sección).

Hutchinson y MacArthur (1959) recabaron datos de tamaño para dos conjuntos de especies: los mamíferos de Michigan y los mamíferos de Europa. Al elaborar histogramas que mostraban la distribución de frecuencias de los tamaños, encontraron un patrón muy claro: la distribución está claramente sesgada a la derecha, de manera que existen muchas especies de tamaño pequeño y muy pocas especies de tamaño grande. En el caso de los mamíferos, esto significa que existen muchas especies de musarañas y ratones que de carnívoros grandes y de ungulados (venados, bisontes, etc.). Hutchinson y MacArthur explicaron el patrón suponiendo que las especies de tamaño pequeño podían dividir en forma más fina el espectro de recursos disponibles, de manera que habría un número mayor de nichos disponibles para las especies chicas que para las grandes. Posteriormente Morse *et al.* (1985) demostraron mediante geometría fractal que el número de unidades de espacio disponible para espe-

cies de artrópodos pequeños es mucho mayor que para especies mayores, con lo que aparentemente se daba apoyo a la hipótesis de Hutchinson y MacArthur (ver revisión de Sugihara y May, 1990).

La forma aparente de la distribución (bastante sesgada a la derecha y monotónicamente descendente) poseía un interés teórico particular, porque parecía ajustarse correctamente a una distribución log-normal o 'curva hueca', semejante a la descrita años atrás por Preston (1962a, b) para la distribución de abundancias locales entre especies dentro de comunidades ecológicas. La distribución canónica de Preston había sido una de los sustentos teóricos más importantes para la teoría de biogeografía de islas de MacArthur y Wilson (1963, 1967). El término log-normal se refiere a que si la variable en estudio es transformada usando logaritmos la distribución de frecuencias adquiere una forma normal, en el sentido estadístico de la palabra. May (1975) analizó diferentes ejemplos de distribuciones log-normales en ecología y propuso que este patrón no era sino una consecuencia del teorema estadístico del límite central, que predice una distribución normal para las medias de los promedios de muestras tomadas de una población, sin importar la distribución original en esta población. La distribución log-normal de masas corporales sería, de acuerdo con May (1975), simplemente consecuencia del efecto aleatorio de varios factores.

Sin embargo, con posterioridad al trabajo de Hutchinson y MacArthur (1959), varios ecólogos han analizado la distribución de frecuencias de tamaños entre organismos de diferentes taxones (VanValen, 1973; Dial y Marzluff, 1988; May, 1988; Morse *et al.*, 1988; Brown y Nicoletto, 1991; Holling, 1992; Maurer *et al.*, 1992; Brown *et al.*, 1993; Blackburn y Gaston, 1994a; Arita y Figueroa, 1999), y se han encontrado algunos patrones generalizados que indican que el patrón de distribución de masas corporales es mucho más interesante que un simple efecto estadístico (Blackburn y Gaston, 1994b; Brown, 1995):

1. La distribución de frecuencias de masas al nivel continental para varios taxones difiere de manera significativa de una distribución normal, aun usando una transformación logarítmica. La distribución es claramente unimodal, con una categoría intermedia de tamaño que contiene la mayoría de las especies. Por ejemplo, para los mamíferos de América del Norte, la categoría modal corresponde a las especies de alrededor de 100 a 120 g (Brown y Nicoletto, 1991).

2. La distribución está sesgada a la derecha, lo que implica que cada vez existen menos especies de tamaños cada vez mayores. De las categorías de mayor talla hay una sola o muy pocas especies. Por ejemplo, entre los murciélagos neotropicales, el falso vampiro (*Vampyrum spectrum*), con un peso de aproximadamente 170 g es mucho más grande que la siguiente especie en orden de tamaño, el murciélago nariz de lanza (*Phyllostomus hastatus*), que pesa alrededor de 85 g.

3. De la categoría modal hacia la izquierda existe una disminución comparativamente rápida en el número de especies, por lo que también hay en términos relativos menos especies de las tallas más pequeñas (< 100 g), como las musarañas y algunos roedores, son comparativamente menos comunes en términos de número de especies que los taxones del tamaño modal.

4. Existe un claro efecto del número de especies considerado y de la escala espacial con la que se trabaja. A escalas más pequeñas (localidades) la distribución de frecuencias es más equitativa que a escalas regionales o continentales, habiendo una distribución más homogénea de las especies entre las categorías de tamaño (Brown y Nicoletto, 1991; Blackburn y Gaston, 1994b; Arita y Figueroa, 1999).

El hecho que las distribuciones de frecuencia difieran de la distribución normal y que existe una categoría modal que no corresponde con el tamaño de organismos más pequeños va en contra de las hipótesis de nicho de Hutchinson y MacArthur (1959) y de la estadística de May (1975). Esto, aunado al claro efecto de la escala, indica que los patrones observados no son aleatorios, que debe existir algún elemento que determina la existencia de un tamaño óptimo (coincidente con la categoría modal) y que diferentes mecanismos actúan a diferentes escalas espaciales y temporales.

Brown *et al.* (1993, ver también Brown, 1995) propusieron un modelo energético que aparentemente explica la existencia de un tamaño óptimo para un mamífero terrestre. El modelo está basado en algunas relaciones fisiológicas entre el tamaño y diversas funciones, pero, en breve, propone una relación entre el tamaño de un mamífero y dos atributos fisiológicos: (1) su capacidad para tomar energía del ambiente para subsistir y crecer, y (2) su capacidad para reproducirse. Según los datos de Brown *et al.* (1993), los mamíferos muy pequeños (< 100 g) serían muy eficientes para adquirir energía del ambiente, pero poco eficientes para transformar esa energía en crías. Por el contrario, los mamíferos más grandes serían más eficientes para la reproducción, pero su capacidad de adquisición de energía les impediría aprovechar al máximo esa capacidad reproductora. Según el modelo, el mamífero ideal que aprovecharía al máximo la capacidad de adquisición de energía y su transformación en descendientes debe pesar alrededor de 100 g, cifra que coincide con la categoría modal en la distribución de frecuencias de masas corporales para la fauna de mamíferos de América del Norte (Brown y Nicoletto, 1991).

De acuerdo con la teoría de Brown *et al.* (1993), las faunas de mamíferos al nivel continental tenderían a contener muchas especies de aproximadamente 100 g. De las categorías de menor talla habría comparativamente menos especies, además de que la distribución estaría truncada por la existencia de un tamaño inferior absoluto para un vertebrado endotérmico, que está determinado por cuestiones metabólicas, y que es de aproximadamente 2 a 3 g, coincidente con el tamaño de las musarañas y murciélago más diminutos (Schmidt-Nielsen, 1984). Hacia el otro lado de la distribución, cada vez habría menos especies de tamaños cada vez más grandes, con lo que se produciría la distribución sesgada que se ha encontrado en forma empírica en diferentes estudios.

Más recientemente, Kozłowski y Weiner (1997) presentaron una teoría diferente, en la que el tamaño óptimo varía de especie en especie dependiendo de la forma en la que las tasas de asimilación, respiración y mortalidad cambian con el tamaño corporal. El modelo teórico de Kozłowski y Weiner, sin embargo, también se ajusta a las distribuciones de frecuencia de masas corporales que se han observado para diferentes grupos animales. Dado que no existe manera de realizar experimentos controlados y que las herramientas de la macroecología son observacionales (ver discusión sobre los métodos más adelante), es muy difícil dilucidar cuál de los dos modelos propuestos para explicar la distribución de masas corporales se ajusta más adecuadamente a la realidad. Es posible que modelos más elaborados, que tomen en cuenta la historia evolutiva de las especies, arrojen más luz sobre este interesante patrón. De hecho, se ha encontrado que el patrón de distribución de las masas corporales entre los mamíferos de América del Sur se vio afectada con la invasión de las especies norteamericanas durante el gran intercambio biótico que se produjo cuando se unieron los dos subcontinentes hace cinco millones de años (Marquet y Cofré, 1999). La distribución de frecuencias es diferente para los mamíferos nativos que para aquellos que invadieron América del Sur como resultado del gran intercambio.

Otro aspecto que requiere ser explicado es el hecho de que la distribución de frecuencias a escalas locales es más homogénea que la correspondiente a las escalas regional o continental (Brown y Nicoletto, 1991; Blackburn y Gaston, 1994b; Brown, 1995; Arita y Figueroa, 1999). El punto interesante de este patrón es que las comunidades locales no son muestras aleatorias de los ensamblajes regionales o continentales, lo que indica que existe algún proceso ecológico o evolutivo que tiende a hacer que la categoría modal a escala regional esté subrepresentada en las comunidades locales y que los extremos de la distribución (especies muy pequeñas o muy grandes) estén sobrerrepresentados. Brown (Brown y Nicoletto, 1991; Brown, 1995) ha aducido que la competencia es el mecanismo que produce el cambio en el patrón de distribución de masas corporales a diferentes escalas. Según su punto de vista, al nivel continental y en un tiempo evolutivo las especies tenderían a distribuirse por tamaños de acuerdo con la distribución unimodal sesgada ya descrita arriba. Al nivel local y en un tiempo ecológico, la competencia tendería a

evitar la co-existencia de especies de talla similar, debido a la acción de la exclusión competitiva. De esta manera, aunque exista un *pool* numeroso de especies de mamíferos con un peso aproximado de 100 g, solo unas pocas de esas especies podrían existir en los mismos sitios. Este proceso selectivo de tamaños eventualmente produciría que las distribuciones de frecuencias locales fuesen más homogéneas que las existentes para faunas continentales.

Otras preguntas actuales en macroecología. Como nos muestran los ejemplos presentados en la sección anterior, el estudio de los patrones de composición de los ensamblajes de especies en cuanto a su masa corporal nos puede proporcionar información útil para la comprensión de algunas preguntas biogeográficas. En particular, los patrones parecen mostrar que en los niveles locales las interacciones ecológicas tienen una influencia más fuerte, mientras que en las escalas regional y continental los factores históricos podrían tener pesos mayores. Otros patrones estudiados por la macroecología parecen dar apoyo a estas conclusiones. A continuación se discuten brevemente dos de ellos: la relación entre la densidad local y el área de distribución y la correlación entre el tamaño corporal y aquellas dos variables. Para más detalles sobre estos patrones, sugerimos revisar Brown (1995).

La relación que existe entre el tamaño del área de distribución de las especies y su densidad local tiene una añeja historia en ecología. En *El Origen de las especies*, Darwin (1859) se percató que dentro de un grupo dado de especies emparentadas (por ejemplo, del mismo género) se podían reconocer dos tipos: unas que se encontraban en un gran número de sitios y que tendrían a ser abundantes en todos esos lugares y otras que aparecían en pocos sitios y que en todos ellos lo hacían en abundancias muy bajas. En términos macroecológicos, el patrón descrito por Darwin indicaba una correlación positiva entre el tamaño del área de distribución y la densidad local. Por más de un siglo, a pesar de que la abundancia y la distribución de los organismos fueron los ingredientes principales de la investigación en ecología (Andrewartha y Birch, 1954), la relación entre las dos variables fue prácticamente olvidada.

A partir de los años 80s, sin embargo, la correlación entre abundancia y distribución comenzó a analizarse cuantitativamente con las herramientas de la ecología de metapoblaciones (Hanski, 1982) y de la macroecología (Brown, 1984), además de examinarse desde el punto de vista de la conservación, ya que distribución y abundancia son dos de las variables que miden la rareza (y la vulnerabilidad a la extinción) de las especies (Rabinowitz, 1981; Rabinowitz *et al.*, 1986). Desde entonces, numerosos estudios han abordado el problema, y ya existen algunas generalizaciones (Gaston y Lawton, 1990; Gaston, 1994; Brown, 1995): (1) para grupos filogenéticamente cercanos, existe una correlación positiva entre la distribución y la abundancia, tal como la describió Darwin (1859); (2) la relación se hace más débil si se incluyen especies menos emparentadas; (3) a pesar de la correlación positiva, existen especies que no siguen el patrón general; por ejemplo, hay casos de especies con áreas de distribución muy amplias pero que son poco abundantes al nivel local (Rabinowitz *et al.*, 1986); (4) el valor de la correlación entre las variables cambia con la escala de estudio (Gaston y Lawton, 1990); (5) para escalas continentales y grupos de especies relativamente poco emparentadas, la correlación puede ser nula e incluso negativa (por ejemplo para los mamíferos neotropicales, Arita *et al.*, 1990).

Se han propuesto varias teorías para explicar la relación entre distribución y abundancia, pero dos de ellas son particularmente relevantes para nuestra discusión. La hipótesis de las especies núcleo y satélite (Hanski, 1982; Hanski *et al.*, 1993) está basada en la teoría de las metapoblaciones (Hanski y Gilpin, 1997) y, en breve, predice que las tasas de extinción y de inmigración en poblaciones locales producen un patrón regional en el que existen especies abundantes que aparecen en varios sitios (especies 'núcleo') y otras que son raras y que se encuentran en pocos sitios (especies 'satélite'). La hipótesis de nicho de Brown (1984) establece que la abundancia local de los organismos debe ser

máxima cerca del centro del área de distribución y disminuir paulatinamente hacia las orillas. Si este patrón se cumple para todas las especies, debe haber una correlación positiva entre el área total y la densidad promedio. Aunque las dos hipótesis predicen correctamente los patrones observados, incluyendo algunas de las excepciones (Hanski *et al.*, 1993), existe todavía mucho trabajo por realizar para establecer los mecanismos ecológicos y evolutivos últimos que determinan los patrones generales.

Otro tipo de patrón generalizado en macroecología es la relación del tamaño de los organismos con su densidad local y con el tamaño de su área de distribución. En general existe una correlación negativa entre la masa corporal y la densidad local: los ratones son más abundantes que los venados y hay más gorriones que águilas (Damuth, 1981; Robinson y Redford, 1986; Gaston, 1994; Brown, 1995; Gaston y Blackburn, 1996a), aunque existen excepciones, sobre todo en el caso de comparaciones entre especies emparentadas (Nee *et al.*, 1991). En cambio, hay una correlación positiva entre la masa corporal y el área de distribución: los pequeños roedores generalmente tienen áreas de distribución restringida, mientras que las especies grandes, como el puma (*Puma concolor*), tienden a tener áreas de distribución amplias (Brown, 1984; Arita *et al.*, 1990; Gaston y Blackburn, 1996b).

Para los propósitos de este capítulo, no entraremos en los detalles sobre las relaciones entre distribución, abundancia y masa corporal. Sugerimos la revisión de Brown (1995) para una discusión profunda sobre estos temas. En cambio, analizaremos uno de los patrones, la relación entre el área de distribución y la masa corporal para mostrar su relevancia en estudios biogeográficos y para ilustrar una de las particularidades metodológicas de la macroecología.

Si para un conjunto de muchas especies se hace una gráfica del logaritmo del tamaño del área de distribución contra el logaritmo de la masa corporal, se obtiene una serie de puntos como la de la figura 4. Un análisis de correlación simple mostraría una relación significativamente positiva entre las variables: las especies pequeñas tienden a estar más restringidas geográficamente que las de mayor talla. Incluso se puede ajustar una regresión a los puntos, demostrando una relación aparentemente lineal entre los logaritmos de las variables.

Sin embargo, un análisis más detallado, enfocado más a la definición de los límites del polígono que circunscribe los puntos que a la tendencia general, mostraría patrones más interesantes desde el punto de vista macroecológico (Fig. 4; Brown y Maurer, 1987, 1989). En el caso que nos ocupa, el límite superior del polígono representa el tamaño máximo del área de distribución, que corresponde simplemente con el tamaño del continente o región de estudio. El límite izquierdo del polígono es igualmente simple: corresponde con el tamaño mínimo que puede tener un vertebrado endotérmico y que está definido por restricciones fisiológicas para mantener la temperatura corporal (Schmidt-Nielsen, 1984). Los límites más interesantes desde el punto de vista macroecológico son los inferiores en la figura 4, que representan el tamaño mínimo del área de distribución para organismos de diferentes tamaños corporales. El patrón particular para mamíferos muestra que para especies de pequeñas a medianas hay un tamaño mínimo constante, pero que las especies de tamaños más grandes tienen áreas mínimas cada vez más grandes. Esto corresponde con la noción derivada de la biología de la conservación de que las especies grandes requieren de áreas más grandes para mantener poblaciones viables en el largo plazo (Soulé, 1987).

Las lecciones principales de este ejercicio analítico son dos: primero, que la macroecología requiere de análisis estadísticos particulares (ver discusión más adelante), y segundo, que en los patrones macroecológicos podemos observar el efecto de procesos que tienen lugar al nivel de individuos (como el tamaño mínimo de los organismos, determinado por procesos fisiológicos), de poblaciones (como el área mínima de distribución, determinada por procesos estocásticos de la dinámica de poblaciones), y de ensamblajes a gran escala (como la determinación del tamaño máximo del área de distribución, fijada por el tamaño del continente).

Las escalas en ecología geográfica y macroecología

En años recientes la cuestión de las escalas espaciales y temporales en los estudios ecológicos teóricos y aplicados ha cobrado gran interés (Wiens *et al.*, 1986; Wiens, 1989; Holling, 1992; Levin, 1992; Scott *et al.*, 1999). La importancia de definir con precisión la escala de trabajo se reconocía desde hace mucho tiempo, pero en general se hablaba del 'problema de las escalas'. Actualmente las propias escalas se han convertido en sujeto de estudio en varios trabajos ecológicos, y se ha aceptado la necesidad de incorporar un punto de vista jerárquico en los estudios modernos (Allen y Starr, 1982; O'Neill *et al.*, 1986).

Particularmente relevantes para la ecología geográfica son los estudios que pretenden relacionar la estructura y composición de las comunidades locales con la de los ensamblajes regionales y continentales (Ricklefs, 1987; Cornell y Lawton, 1992; Ricklefs y Schluter, 1993). Con esta visión jerárquica que trasciende los límites entre diferentes escalas, es posible dilucidar las interacciones entre los procesos ecológicos locales y los evolutivos que actúan a las escalas regional y continental. La ecología de comunidades clásica y la biogeografía se funden en un sólo tipo de estudios que hacen realidad la visión de MacArthur (1972) de la ecología geográfica como una ciencia observacional pero predictiva.

Escalas y diversidades alfa, beta y gamma. Un ejemplo ilustrativo de la aplicación de la teoría de escalas a la ecología geográfica es el análisis de los patrones de diversidad alfa, beta y gamma. Whittaker (1960) acuñó estos términos en el contexto de sus estudios sobre gradientes altitudinales de diversidad vegetal en las montañas Siskiyou, en Oregon y California. Whittaker propuso que la riqueza de especies de un paisaje, que él denominó diversidad gamma, resulta de la combinación de dos tipos de diversidad. Por un lado, la diversidad alfa fue definida como el número de especies al nivel local, y por el otro la diversidad beta consistía en una medida de la diferencia en la composición de especies entre las localidades.

En los gradientes que constituían el sistema de estudio de Whittaker (1960), la diversidad gamma era el total de especies a lo largo del gradiente altitudinal, la diversidad alfa era el número de especies en cada parcela de 0.1 hectáreas situadas en diferentes puntos del gradiente y la diversidad beta era el cociente que resultaba de dividir la diversidad gamma entre la diversidad alfa ($\beta = g / a$).

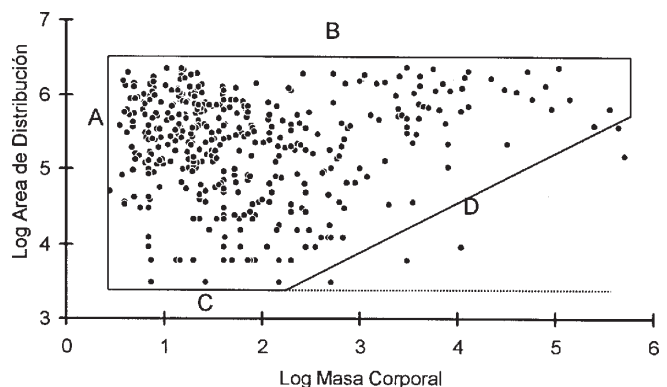


Fig. 4. Relación entre el tamaño del área de distribución y la masa corporal para las 425 especies de mamíferos mexicanos terrestres no insulares, en escala logarítmica. Se señalan los límites teóricos (modificados de Brown y Maurer, 1987): A, tamaño mínimo de un vertebrado endotérmico; B, tamaño máximo del área de distribución, en este caso equivalente al tamaño de México; C y D, límites mínimos de tamaño del área de distribución para especies de diferentes tamaños. La línea que demarca a la derecha el polígono no tiene un significado biológico particular y corresponde con el tamaño máximo que presentan los mamíferos mexicanos. Datos de Arita *et al.* (1997).

Si bien los estudios de Whittaker (1972, 1977) se circunscribieron a una escala que sería considerada local por la ecología geográfica, dejaron claramente establecido que el concepto era lo suficientemente general como para ser aplicado a otras escalas. De hecho, propuso el término 'diversidad de diferenciación' para la diversidad beta a una escala biogeográfica. Sin embargo, en la práctica se ha optado por denominar diversidad beta o recambio de especies al patrón de diferenciación independientemente de la escala de análisis (Wilson y Shmida, 1984).

Casi de manera simultánea a los estudios de Whittaker, MacArthur (1965) analizó la diversidad y composición de ensambles de especies en islas y llegó a un concepto similar al de Whittaker. A la diversidad alfa la denominó diversidad dentro del hábitat (*within-habitat diversity*), mientras que a la diversidad beta la llamó diversidad entre hábitats (*between-habitat diversity*), aludiendo claramente a su escala de trabajo. La diversidad total de un archipiélago era, entonces, resultado de la combinación de la diversidad alfa de cada una de las islas y del grado de diferenciación que existía entre los conjuntos de faunas de cada isla. Aunque la contribución de MacArthur fue valiosa, sus trabajos en este tema no tuvieron un impacto comparable a los de Whittaker.

De los niveles de diversidad, el más estudiado ha sido indudablemente la diversidad alfa. De hecho, la mayoría de los textos de ecología dedican buena parte de sus secciones de ecología de comunidades al análisis de la diversidad de especies al nivel local. Asimismo, los patrones de diversidad más conocidos en ecología geográfica y biogeografía, tales como los gradientes latitudinal y altitudinal de riqueza de especies (Brown y Gibson, 1983; Rosenzweig, 1995), se refieren a la diversidad alfa en el sentido amplio del término. Sin embargo, dada su importancia en el estudio de las comunidades, y por su aplicación en la conservación de la biodiversidad, el estudio de la diversidad beta ha ido ganando espacios de manera gradual, hasta llegar a convertirse hoy en un enfoque ampliamente utilizado (Magurran, 1988; Ricklefs y Schluter, 1993; Caley y Schluter, 1997). Así, en la actualidad se cuenta con varios análisis para diferentes partes del planeta y para grupos muy variados (v. gr., murciélagos del continente americano, Willig y Sandlin, 1991; aves del continente americano, Blackburn y Gaston, 1996; cactáceas de Argentina, Mourelle y Ezcurra, 1997; mamíferos de México, Rodríguez, 1999).

Una de las ventajas de dividir la diversidad en escalas o niveles ha sido la posibilidad de explorar algunos factores o variables relacionados con la diversidad de una región (Shmida y Wilson, 1985, Recuadro 3). El razonamiento es relativamente sencillo: si podemos cuantificar la diversidad alfa y la diversidad beta de una región, y descubrimos los factores o variables a los que está asociado cada uno, entonces podremos aproximarnos a conocer mejor los procesos que explican los patrones de diversidad de la región en su totalidad. Es decir, diseccionar la diversidad regional en sus componentes local y de recambio permite un análisis detallado de patrones y procesos que de otra manera sería imposible comprender.

Al seguir este procedimiento, Cornell y Lawton (1992) formalizaron la idea de que la diversidad beta es el enlace entre la diversidad local y la regional, permitiendo integrar los conceptos de Whittaker a las nuevas ideas de la ecología geográfica. De esta manera se comenzó a revelar el potencial que tenía el analizar la diversidad a diferentes escalas, y desde entonces la cantidad de estudios en los que se incorpora el concepto de diversidad beta ha aumentado de manera notable.

Los trabajos pioneros de Whittaker (1972) hicieron evidente que las variables ambientales asociadas a la diversidad alfa no corresponden en todo con aquellas ligadas a la diversidad beta. Mientras que la diversidad alfa se asocia con factores ambientales locales y con las interacciones poblacionales (en particular la competencia interespecífica), la diversidad beta está determinada por factores tales como la distancia entre las localidades de muestreo y la heterogeneidad ambiental a lo largo del gradiente. Esta misma observación resultó cierta a la escala biogeográfica para varios grupos taxonómicos en Gran Bretaña (Harrison *et al.*, 1992). En este estudio se encontró que el gradiente latitudinal de diversidad regional observado para grupos de especies tan disímiles como abejas y árboles era resultado del gradiente de diversidad alfa, asociado a su vez

con factores climáticos. En contraste, la diversidad beta no contribuía al gradiente de diversidad regional y más bien se asociaba a la heterogeneidad ambiental.

En México se empezó a hablar de diversidad beta a la escala biogeográfica en el contexto del interés por la conservación de la biodiversidad (Arita, 1993; Toledo, 1994; Sarukhán *et al.*, 1996). México es considerado un país de megadiversidad por ser miembro de la docena de naciones en las que se concentra la mayor parte de la diversidad biológica del planeta (Mittermeier y G. de Mittermeier, 1992). Sin embargo, al nivel local, México no es particularmente rico en especies. Por ejemplo, aun la localidad más rica en especies de mamíferos en México, la selva Lacandona contiene un número de especies de mamíferos no voladores equivalente al de otros sitios comparables de la región Neotropical (Medellín, 1994). Asimismo, la fauna de murciélagos de la selva Lacandona, que consiste de 64 especies, es menos diversa que la de otros sitios, tales como algunas de la Guyana Británica, en las que coexisten hasta 78 especies (Simmons y Voss, 1998). Por otro lado, las entidades políticas de México no son particularmente ricas en especies cuando se les compara con unidades políticas de otras partes de América (Arita, 1993, 1997). ¿Cómo puede México ser un país de megadiversidad si ni sus localidades ni sus estados son particularmente ricos en especies?

La respuesta está en la diversidad beta. México, en comparación con otros sitios del continente americano, es un país de diversidad alfa intermedia y diversidad beta alta, lo que determina que la diversidad gamma también sea alta (Arita, 1997; Scott *et al.*, 1999). El hecho que

Rec. 3. Relación entre la diversidad beta y otros parámetros de los conjuntos de especies

Imaginemos tres regiones con diferentes patrones de diversidad local. Cada región contiene cuatro localidades con el número de especies que se muestra a continuación (cada letra representa una especie). La región I tiene una alta diversidad alfa (6 especies en cada localidad), una diversidad beta nula (las mismas especies están en los cuatro sitios) y una diversidad gamma de 6 (el total para la región). La región II tiene una diversidad alfa baja, una diversidad beta alta y una diversidad gamma igual a la de la región I. La región III tiene diversidades alfa, beta y gamma bajas. En la tabla se muestran los valores que tendrían otros atributos de estos ensambles regionales de especies.

| | |
|-----|-----|
| a b | a b |
| c d | c d |
| e f | e f |
| a b | a b |
| c d | c d |
| e f | e f |

Región I

| | |
|-----|-----|
| a d | e f |
| b c | b |

Región II

| | |
|-----|-----|
| a b | a b |
| c | c |
| a b | a b |

Región III

| | Región I | Región II | Región III |
|-------------------------------|----------|-----------|------------|
| Alfa promedio | 6.00 | 2.00 | 2.50 |
| Gamma | 6.00 | 6.00 | 3.00 |
| Beta | nula | alta | baja |
| Área de distribución promedio | 4.00 | 1.33 | 3.33 |
| Especies endémicas | 0.00 | 4.00 | 0.00 |
| Anidamiento | perfecto | bajo | perfecto |
| Similitud | alta | baja | alta |
| Complementariedad | baja | alta | baja |
| Número mínimo de áreas | 1.00 | 3.00 | 1.00 |

encontremos floras y faunas muy diferentes en distintos sitios del país determina que el conjunto total de especies sea muy rico.

El Recuadro 3 muestra una comparación entre tres regiones hipotéticas, cada una con tres conjuntos de especies locales. La región I tiene una alta diversidad alfa (hay seis especies en cada uno de los sitios), mientras que las regiones II y III presentan una baja diversidad local (un promedio de dos y tres especies por localidad, respectivamente). Al nivel regional, tanto la región I como la II tienen la misma riqueza de especies gamma (seis) debido a que la región II tiene un mayor recambio de especies, es decir una diversidad beta mayor, porque la composición de especies es diferente de una localidad a otra. En cambio, la región III tiene una baja diversidad gamma (tres especies), porque las mismas especies se encuentran en los cuatro sitios. México es semejante a la región II (Arita, 1993; Scott *et al.*, 1999): las localidades no son particularmente ricas en especies, pero el recambio es alto, dando como consecuencia una alta diversidad gamma al nivel de todo el país.

La implicación para la conservación es una extensión del problema SLOSS: En México, debido al alto recambio de especies, es mucho más conveniente establecer un sistema de muchas áreas protegidas de tamaño pequeño a mediano, que un sistema de pocas áreas grandes (Arita, 1997; Scott *et al.*, 1999). En contraste, en un país como la región I o la región III del Recuadro 3, bastaría proteger una de las localidades para garantizar la conservación de la totalidad de la riqueza específica del país.

Los patrones de diversidad beta son diferentes para distintos grupos de especies. Siguiendo el método clásico de análisis por transectos utilizado en la mayoría de los estudios de diversidad beta (Willig y Sandlin, 1991; Harrison *et al.*, 1992; Blackburn y Gaston, 1996). Rodríguez (1999) analizó la variación latitudinal de la diversidad beta del conjunto de mamíferos y de los diferentes órdenes presentes en México. Los órdenes con mayor número de especies en el país, es decir los roedores y los murciélagos (que en conjunto constituyen cerca del 80% de las especies presentes en México), mostraron un alto recambio de especies. Este patrón fue especialmente claro en el caso de los roedores, el grupo con el área de distribución promedio más pequeña (Pagel *et al.*, 1991; Arita *et al.*, 1997) y con poco solapamiento en sus distribuciones.

La diversidad beta es un concepto que está íntimamente relacionado con otras propiedades de los ensambles de especies, como son el patrón de anidamiento, la similitud biogeográfica entre los sitios y la complementariedad para el diseño de sistemas eficientes de áreas para la conservación. Si bien la relación entre estos parámetros no ha sido totalmente explorada analítica o cuantitativamente, es posible entenderla de manera intuitiva (Arita, 1993; Scott *et al.*, 1999). En las siguientes secciones usaremos ejemplos sencillos para explicar estos conceptos y para demostrar la relación entre ellos. Por otro lado, algunos avances recientes en las técnicas matemáticas analíticas (Ricklefs y Schluter, 1993; Mourelle y Ezcurra, 1997; Soberón y Rodríguez, datos no publicados) permiten augurar que la demostración matemática de estas relaciones podrá obtenerse en un futuro no muy lejano.

Anidamiento. El concepto de anidamiento surgió a principios de los años 80s a partir de los estudios de datos de presencia-ausencia en comunidades de archipiélagos y hábitats insulares (Diamond y Gilpin, 1982; Patterson, 1984; Patterson y Atmar, 1986). Inicialmente se observó que las faunas de mamíferos y aves de islas con pocas especies tendían a ser subconjuntos de los ensamblajes de especies que existían en regiones de mayor riqueza. En otras palabras, las comunidades menos ricas en especies estaban anidadas dentro del conjunto de las más ricas, de tal manera que existía un alto grado de solapamiento en la composición de especies entre los sitios: las biotas grandes contenían las mismas especies que las pequeñas, pero incluían especies adicionales que no se encontraban en todos los ensambles pequeños. Este patrón anidado también se ha encontrado en ensambles de especies de plantas, insectos, anfibios y reptiles insulares, así como en comunidades de roedores granívoros del desierto (Patterson y Brown, 1991).

El grado de anidamiento se relaciona inversamente con la diversidad beta: mientras mayor es el anidamiento menor es la diversidad beta, y viceversa. De hecho, una de las maneras de cuantificar el recambio de especies simplemente al calcular el inverso del anidamiento (Wright y Reeves, 1992; Cook, 1995). En el Recuadro 3, la región III presenta un anidamiento perfecto: las dos especies (a y b) que se encuentran en las dos localidades con menor riqueza (las de la parte inferior) también están presentes en las localidades más ricas en especies (las dos de la hilera superior). Formalmente, la región I también presenta un patrón anidado perfecto, ya que las mismas especies están en los cuatro sitios. En cambio, la región II (que es la de alta diversidad beta) presenta un patrón no anidado, ya que existen especies (b, c, f) que están presentes en los sitios más pobres en especies y que no se encuentran en el más rico en especies. Este ejemplo sencillo ilustra cómo las localidades de las regiones de diversidad beta más alta generalmente no presentan un patrón anidado.

Un ejemplo que muestra la interconexión entre diversidad beta y el anidamiento es el de los murciélagos de México (Rodríguez, 1999). Dado que las áreas de distribución tienden a ser menores al sur del país que en el norte, se esperaba que la diversidad beta fuera mayor en el sur. Sin embargo, se encontraron valores semejantes en las diferentes partes del país. Una posible explicación para esta aparente contradicción es que, aunque en efecto el promedio de área de distribución es menor en el sur, es probable que las áreas de distribución también estén anidadas, como en la región III del Recuadro 3.

Al igual que en el caso de la diversidad beta, el potencial que tiene el estudio de los patrones de anidamiento ha cobrado fuerza en los últimos años. Worthen (1996), en una revisión reciente, concluyó que el análisis de los patrones de anidamiento constituye una valiosa herramienta descriptiva para revelar patrones no aleatorios en la composición de especies. Asimismo, reconoció que este tipo de estudios es útil para sugerir mecanismos que pueden estructurar una comunidad en particular. En este sentido, el análisis que Wright y Reeves (1992) realizaron sobre una serie de islas mostró que las islas donde se presentó un nivel de anidamiento alto correspondían con sitios donde dominaban procesos de colonización y extinción determinísticas. Por el contrario, en islas de estructura no anidada las fuentes de colonización y de extinción eran variables. Finalmente, Worthen (1996) también concluyó que conociendo el anidamiento es posible predecir la composición final de una comunidad, una vez que el hábitat haya sido sujeto a fragmentación o reducción natural o por causas humanas.

El anidamiento y la diversidad beta son conceptos que van de la mano cuando se persiguen objetivos de conservación. Los sistemas de bajo anidamiento (y por lo tanto de alta diversidad beta) requieren de una estrategia diferente a los de alto anidamiento y baja diversidad beta. Por ejemplo, para el caso de los murciélagos del sur de México, es claro que una o unas pocas reservas podrían incluir la totalidad de las especies, debido justamente al patrón anidado casi perfecto que muestra este conjunto de especies. Esta relación entre anidamiento, diversidad beta y el número de reservas necesarias para proteger un conjunto de especies se explica mejor invocando el concepto de complementariedad, que se discute en la siguiente sección.

Complementariedad. Un sistema eficiente de reservas naturales es aquel que logra proteger el mayor número posible de especies con el menor número de sitios (Pressey *et al.*, 1993). Un algoritmo útil para encontrar un sistema eficiente es el que utiliza la complementariedad de especies entre los sitios (Vane-Wright *et al.*, 1991). Dos sitios son complementarios entre ellos si las especies que se encuentran en uno de los sitios tienden a no encontrarse en el otro, de tal manera que para completar una fauna o flora regional sea necesario tomar en cuenta los dos sitios. El algoritmo original para el diseño de un sistema eficiente de reservas es iterativo y sigue las siguientes reglas: (1) de una región se elige el sitio con la máxima riqueza de especies, (2) de la base de datos se eliminan todas las especies presentes en el primer sitio y se escoge el sitio con el mayor número de especies de este conjunto complementa-

rio, (3) se eliminan las especies presentes en el segundo sitio y se continúa el proceso hasta que dentro del sistema de sitios estén comprendidas todas las especies de la región.

En la región I del Recuadro 3, si se protegiera cualquiera de las cuatro localidades se estaría conservando la totalidad de especies de la región, ya que las mismas seis especies se encuentran en los cuatro sitios. En contraste, para la región II se necesitan al menos tres localidades para completar el total de especies. Finalmente, para la región III bastaría con proteger cualquiera de los sitios de la parte superior del esquema para conservar la totalidad de especies. Es clara la relación entre complementariedad, diversidad beta y anidamiento: En un conjunto perfectamente anidado, como la región III, basta la región de más alta diversidad de especies para incluir la totalidad de la fauna o flora. Igualmente, en regiones de baja diversidad beta, como la región I, una o unas pocas reservas son suficientes para incluir la totalidad de especies. En el caso de regiones de alta diversidad beta y bajo anidamiento, como la región II, se necesitan varias reservas para incluir la totalidad de especies, ya que existe alta complementariedad entre los sitios.

El concepto original de complementariedad, aplicado a sistemas de sitios dentro de una región geográfica, fue extendido por Colwell y Coddington (1994) a un amplio espectro de escalas ambientales. Estos autores, por ejemplo, analizaron diferencias ecológicas, como las diferencias entre las faunas de un tronco vs las de las hojas de una misma especie de árbol. También examinaron las diferencias a lo largo de gradientes ambientales entre hábitats y entre paisajes, en forma análoga al método de Whittaker para medir diversidad beta. Finalmente, Colwell y Coddington cuantificaron diferencias entre sitios distantes en el mismo reino biogeográfico y entre sitios climáticamente análogos, pero en diferentes continentes.

El área de distribución como variable fundamental. De la integración de temas que se han examinado en esta sección (diversidad beta, anidamiento y complementariedad) podrían surgir resultados interesantes acerca de los patrones y procesos de diversidad local y regional, así como nuevos elementos para su conservación. Los temas tienen como punto en común o 'dato base' el área de distribución de las especies. En el Recuadro 3, por ejemplo, la región II, que tiene una alta diversidad beta y un bajo nivel de anidamiento, contiene especies con áreas de distribución restringidas (con un promedio de 1.33 localidades). En cambio, tanto la región I como la III (ambas con baja diversidad beta y alto anidamiento) contienen especies con áreas de distribución comparativamente extensas (4 y 3.33 localidades en promedio, respectivamente).

Dada la relación entre el área de distribución promedio y las variables de diversidad local y regional, el estudio de las áreas de distribución ha recibido mucha atención en años recientes (Ruggiero, 1994; Brown *et al.*, 1996; Ruggiero y Lawton, 1998), y, tal como se mencionó en otra sección de este capítulo, es un tema clave en la ecología geográfica y la macroecología. Bajo el esquema unificador de considerar el área de distribución como la unidad fundamental, quedan algunas hipótesis por resolver:

1. La diversidad beta debe ser mayor en zonas tropicales. Si la diversidad beta es inversamente proporcional al área de distribución promedio, entonces la diversidad beta debería ser mayor en zonas tropicales, suponiendo la validez de la regla de Rapoport (Stevens, 1989).

2. La diversidad beta debe ser mayor en áreas más extensas. Rosenzweig (1995) argumenta que áreas de mayor tamaño tienen probabilidades mayores de contener más tipos de hábitats y con ello más especies asociadas a ellas. Esta 'aparición' de nuevos hábitats y especies promovería una diversidad beta mayor.

3. La diversidad beta a nivel regional debe estar asociada a la heterogeneidad ambiental. Existe una amplia evidencia empírica de esta relación a nivel local y en escalas regionales pequeñas (Cody, 1975, 1993), y resulta lógico extrapolar la idea a la escala regional.

4. Los patrones de diversidad beta deben ser distintos a diferentes escalas del análisis. Al cambiar la escala de análisis se examinan factores diferentes que determinan la distribución de las especies. Dada la rela-

ción directa entre área de distribución y diversidad beta, sería lógico esperar un efecto de escala sobre los patrones de diversidad beta.

Estas hipótesis, planteadas en términos de diversidad beta, igualmente pueden aplicarse a los conceptos de anidamiento y de complementariedad. La posible unificación de estos conceptos en el contexto del concepto del área de distribución de las especies como unidad fundamental de los estudios locales y regionales, es un tema que seguramente será muy fructífero en los próximos años. Asimismo, dentro de este esquema unificador se abre la posibilidad de incorporar las variables históricas en el análisis de los patrones de diversidad.

Particularidades metodológicas de la ecología geográfica y la macroecología

La ecología geográfica y la macroecología son disciplinas básicamente observacionales y no experimentales. Debido a las escalas temporales y espaciales que se analizan, sería muy difícil imaginarse una ecología geográfica completamente experimental en el sentido estricto de la palabra, en la que el investigador manipula ciertas condiciones del sistema para medir variables de respuesta. En cambio, el ecólogo geográfico debe valerse de observaciones cuidadosas, del análisis de patrones y del uso de la inferencia científica para plantear hipótesis que expliquen los patrones observados. Estas hipótesis generalmente son procesos ecológicos o evolutivos que pueden producir explicaciones plausibles para los patrones observados en la naturaleza. Las herramientas estadísticas con las que cuenta el ecólogo geográfico generalmente no corresponden con las pruebas diseñadas para la investigación experimental (*v. gr.*, análisis de varianza, Underwood, 1997), sino que frecuentemente son modelos nulos creados *ex-profeso* para analizar la probabilidad de que las comunidades o ensambles observados hayan resultado de procesos aleatorios de ensamblaje o que realmente muestren el efecto de un fenómeno de membresía limitada, *sensu* Elton (1932).

Una de las críticas que se han hecho al programa de estudio de la ecología geográfica es su supuesta dependencia de simples inferencias empíricas que nunca son puestas a prueba. Sin embargo, los estudios modernos incluyen tanto la parte inductiva (generalizar patrones a partir de observaciones empíricas) como deductiva (plantear hipótesis con base en la teoría y en las observaciones y ponerlas a prueba estadísticamente). Por supuesto, el ecólogo geográfico rara vez es capaz de realizar experimentos manipulativos para poner a prueba sus hipótesis, por lo que tiene que basarse en observaciones de los patrones naturales. En esto, la ecología geográfica es más afín a ciencias como la astronomía y la geología, que generalmente basan sus preceptos en observaciones y no en experimentos, sin que ello disminuya su importancia y rigor. Como alguna vez dijo Robert MacArthur (citado por Brown, 1995): "la astronomía fue una ciencia respetada y rigurosa mucho antes que la ecología, pero Copérnico y Galileo nunca movieron una estrella."

La dicotomía que ha surgido entre los métodos empleados en la ecología geográfica y en otras ramas de la ecología surgió desde finales de los años 50s. En 1957, mientras George E. Hutchinson proponía los puntos de vista que finalmente dieron origen a la escuela macarthuriana y a la ecología geográfica (Hutchinson, 1957), G. C. Varley, en un discurso plenario ante la Sociedad Británica de Ecología, exponía su ponencia titulada *La ecología como una ciencia experimental* (Hairston, 1989).

Después del discurso de Varley, pasaron varios años antes de que el uso de la experimentación en ecología cobrara auge. Sin embargo, actualmente un porcentaje muy alto de estudios ecológicos de campo incluye manipulaciones experimentales (Hairston, 1989). En forma paralela, a partir de las ideas de Hutchinson, se dio el desarrollo de la escuela macarthuriana, con su fuerte énfasis estadístico de análisis de patrones y el surgimiento de los modelos nulos como herramienta básica en los estudios ecológicos a gran escala.

Diamond (1986) presentó una visión unificadora respecto a los métodos de la ecología geográfica. Diamond llamó 'experimento' a todo tipo de observaciones científicas en ecología, pero distinguió entre ex-

perimentos de laboratorio, experimentos de campo y experimentos naturales. Los experimentos de laboratorio son aquellos en los que es posible una total manipulación de las condiciones para medir los efectos de ciertas variables, aun cuando no sean realizados literalmente en un laboratorio. Así, en esta categoría caen desde los experimentos sobre comunidades de moscas *Drosophila* en frascos de laboratorio (Gilpin *et al.*, 1986) hasta los experimentos en los que se usan grandes pozas artificiales a la intemperie para determinar los factores que influyen sobre la composición de las comunidades de peces o anfibios (ver por ejemplo, Wilbur, 1987). Los experimentos de campo son aquellos en los que el investigador manipula alguna variable ambiental en parcelas escogidas dentro de ambientes naturales. En esta categoría están comprendidos todos los experimentos de exclusión, en los que se usan cercas, bardas, redes u otros obstáculos para impedir el paso a ciertos organismos dentro de las parcelas experimentales. De esta manera, por supuesto contando con parcelas control, es posible documentar el efecto de las especies excluidas sobre las comunidades de estudio. Brown *et al.* (1986) reseñan los resultados de varios años de manipulaciones de este tipo en el estudio de las comunidades de roedores del desierto.

Los experimentos naturales, según la definición de Diamond (1986) consisten en comparar varios sitios control con otros sitios que han sido modificados por la acción de algún agente natural. Éste es, en esencia, el método observacional que se sigue en la gran mayoría de los estudios de ecología geográfica y de macroecología. Más aún, en algunos estudios ecológicos de gran escala el investigador debe basar sus análisis en datos que no han sido recolectados directamente por él mismo. En muchos casos, estos datos fueron generados por investigaciones que nada tienen que ver con las preguntas ecológicas. Por ejemplo, el ecólogo geográfico debe echar mano de datos de ejemplares de museo recolectados para estudios taxonómicos, de bases de datos de distribución, de información ambiental compilada por algún geógrafo y otros más.

Diamond (1986) discute algunas de las ventajas y desventajas de cada tipo de experimento. Entre los problemas, los experimentos naturales *sensu* Diamond carecen de control sobre las variables examinadas, tienen poca probabilidad de contar con réplicas genuinas y generalmente no pueden seguir trayectorias en el tiempo. En cambio, tienen la ventaja de comprender grandes escalas de tiempo y espacio y de poseer alto realismo y generalidad, lo que permite que sus resultados sean extrapolados a otros sitios y otros tiempos.

Por supuesto, la ecología geográfica se puede valer de los tres tipos de experimentos para cumplir con sus objetivos. Por ejemplo, para determinar el área de distribución de una especie de planta se pueden realizar experimentos de laboratorio o de invernadero para determinar los requerimientos fisiológicos de la especie en términos de temperatura, humedad, concentración de ciertos nutrientes u otros factores. Asimismo, para documentar el efecto de la competencia con otras plantas o de la depredación por animales, se podrían desarrollar experimentos de exclusión en el campo. Finalmente, el análisis de patrones a gran escala podría determinar la historia geológica de los sitios en los que la especie se encuentra actualmente. La combinación de los resultados de los tres tipos de experimento, aunado a una comprensión sobre la filogenia y la historia geográfica del grupo al que pertenece la especie de planta, proporcionarían una visión completa de la ecología geográfica de la especie.

Cabe mencionar que si bien el término 'experimento natural' se ha usado en la literatura científica, generalmente se acepta que la ecología geográfica, en su forma fundamental se basa mucho más en el análisis estadístico de patrones que en experimentos en el sentido estricto de la palabra (MacArthur, 1972; Brown, 1995). Dada esa naturaleza observacional, la ecología geográfica y la macroecología presentan particularidades metodológicas que deben entenderse para interpretar correctamente los resultados de sus investigaciones. Recapitulando, algunas de estas particularidades son (Brown, 1995; Blackburn y Gaston, 1998):

1. Las unidades de estudio generalmente son especies. Las variables que se analizan son propiedades de las especies, tales como el área de distribución, la densidad local o el tamaño corporal promedio. También

se analizan propiedades de las comunidades o ensambles, tales como la riqueza de especies o la diversidad ecológica.

2. Generalmente se estudian patrones de distribución estadística de estas variables.

3. La mayoría de los estudios se enfocan a escalas espaciales y temporales grandes.

4. Se trata de disciplinas que usan tanto las observaciones empíricas como la teoría. Se aplican tanto los métodos inferenciales como los deductivos.

5. La aplicación del método experimental es limitada, casi todas las investigaciones se basan en observaciones y análisis de patrones en la naturaleza ('experimentos naturales' *sensu* Diamond, 1986).

6. Como consecuencia de lo anterior, los métodos estadísticos más empleados son modelos nulos y no los métodos tradicionalmente usados en la ciencia experimental, como el análisis de varianza.

7. El tipo de datos analizados requiere lidiar con problemas estadísticos particulares (ver revisión de Blackburn y Gaston, 1998). Algunos ejemplos: (1) las distribuciones de frecuencia son sesgadas, (2) las relaciones entre las variables son exponenciales o de potencia y rara vez son lineales, (3) la regresión típica por mínimos cuadrados es inadecuada en la mayoría de los casos, y (4) las relaciones de correlación entre las variables no son lineales, por lo que se tienen que usar análisis de relaciones poligonales (Blackburn *et al.*, 1992; Scharf *et al.*, 1998).

Aplicaciones de la ecología geográfica y la macroecología

A lo largo de este capítulo se han mencionado algunas aplicaciones de la teoría o de las predicciones basadas en la ecología geográfica y la macroecología. En esta última sección revisaremos brevemente algunas de los usos de estas disciplinas, con énfasis en su aplicación al conocimiento y conservación de la biodiversidad. En tiempos recientes, se ha dado importancia a la idea que una estrategia realmente efectiva para la conservación de la naturaleza, y en particular de las especies que por lo común son de interés para la preservación, debe tener un enfoque de gran escala, considerando los patrones y procesos a las escalas regionales y continentales (Soulé y Terborgh, 1999). Esta escala de análisis corresponde justamente con el ámbito de acción de la ecología geográfica y la macroecología, y con seguridad veremos cada vez más aplicaciones de estas disciplinas durante los próximos años.

Áreas de distribución de especies particulares. Los estudios enfocados al entendimiento de las áreas de distribución de especies individuales se han aplicado principalmente en las siguientes áreas: para comprender el patrón de distribución natural de especies de importancia comercial, para predecir posibles áreas de influencia de especies invasoras y para prever las modificaciones en el área de distribución que podrían provocar los cambios climáticos globales.

Entre los estudios clásicos en ecología están los que intentaron comprender y predecir las áreas de distribución de especies de importancia comercial o de especies introducidas con base en el clima o la distribución del hábitat (ver ejemplos en Andrewartha y Birch, 1954; Krebs, 1993). Entre éstos se encuentra, por ejemplo, el estudio de Michener (1975) sobre el patrón de expansión de la abeja africanizada a partir del sitio en Brasil donde originalmente fue introducida al Nuevo Mundo. Otro estudio de este tipo es el que analizó la expansión del estornino europeo en América del Norte a partir de su introducción al continente en 1903 (ver discusión en Brown, 1995).

En otro tipo de estudios, se han usado modelos basados en la relación entre el clima, el hábitat y la distribución de los organismos para predecir los efectos de cambios climáticos globales sobre la diversidad de especies en sitios particulares (McDonald y Brown, 1992; Cameron y Scheel, 1993; Scheel *et al.*, 1996). Con los datos de Brown sobre la distribución de mamíferos en las partes altas de las montañas del desierto del *Great Basin*, en los Estados Unidos, y con predicciones sencillas

sobre cambios en las condiciones ambientales y en el hábitat en caso de producirse un cambio climático mundial, McDonald y Brown (1992) pudieron predecir reducciones en el número de especies de entre 9% y 62% para diferentes montañas, además de la desaparición de tres de las especies para todo el sistema y la reducción en el área de distribución para nueve de las especies. De acuerdo con estas predicciones, sólo dos de las catorce especies no sufrirían una reducción en su área de distribución. Para Texas, en otro ejemplo, Scheel *et al.* (1996) predicen que, si los efectos del cambio climático global se producen, existirán bosques 'tropicales' en el estado, lo que promovería la invasión por algunas especies de murciélagos, particularmente las cavernícolas. Por el contrario, las especies típicas de áreas templadas que se refugian entre la vegetación serían las más afectadas por los cambios climáticos.

Identificación de especies vulnerables a la extinción.

La manera ideal de estimar la vulnerabilidad de una especie a la extinción es realizar estudios para establecer el tamaño mínimo que debe tener una población de esa especie para garantizar su viabilidad en el mediano y largo plazos. Estos análisis de poblaciones mínimas viables (MVP por sus siglas en inglés, Soulé, 1987) tienen la desventaja de requerir información detallada sobre la estructura y dinámica de las poblaciones. Al considerar que el número de especies que potencialmente podrían estar amenazadas se calcula en el orden de los miles, es claro que realizar estudios poblacionales para todas ellas será prohibitivamente caro en términos de tiempo y dinero. En vez de ello, una estrategia más eficiente es la de realizar análisis MVP para especies en situaciones críticas que realmente lo requieran y utilizar otros criterios más accesibles para identificar las especies en posible riesgo de extinción.

La ecología geográfica y la macroecología pueden proveer de este tipo de información en muy poco tiempo y con una inversión mínima de recursos financieros. El método simplemente consiste en aplicar las relaciones conocidas entre parámetros relacionados con la probabilidad de extinción (densidad poblacional natural pequeña, área de distribución restringida, especialización, tamaño corporal grande, posición alta en las cadenas tróficas u otros), con variables más fáciles de conocer. Por supuesto, este procedimiento sólo nos da una idea muy general sobre las especies que requerirían protección, pero se puede considerar como un primer paso para identificar aquellos taxones para los que sería conveniente realizar estudios poblacionales más detallados.

Una de las aplicaciones directas de la ecología geográfica en la conservación de especies particulares es en la identificación y clasificación de especies raras. Una especie puede ser rara de varias maneras (Rabinowitz, 1981; Rabinowitz *et al.*, 1986): (1) puede tener densidades poblacionales bajas, lo que aumenta la probabilidad de extinción estocástica; (2) puede tener un área de distribución restringida, lo que también aumenta la probabilidad de extinción y además limita el número de sitios en los que se puede proteger la especie; (3) puede ser un taxón especializado en uno o unos pocos tipos de hábitat, o (4) puede tener una combinación de dos o tres de las características anteriores.

El caso más complicado es cuando una especie presenta los tres tipos de rareza. La tuza michoacana (*Zygogeomys trichopus*), por ejemplo, subsiste en poblaciones muy pequeñas restringidas a las zonas boscosas de unos cuantos sitios de montaña en los alrededores de Pátzcuaro, Michoacán, México. La rápida pérdida de hábitats naturales en esta zona hace que la tuza seguramente se encuentre en un proceso acelerado hacia la extinción. Para identificar casos semejantes a éste, es posible usar las herramientas de la macroecología, por ejemplo las correlaciones de algunos atributos de las especies con su densidad local y área de distribución, para establecer categorías de rareza (Arita *et al.*, 1990; Gaston, 1994; Brown, 1995). Arita *et al.* (1990), por ejemplo, encontraron una correlación negativa entre la densidad local y el área de distribución para 100 especies de mamíferos neotropicales. Debido a esa correlación, existen más especies en algunas categorías de rareza que en otras. Además, la distribución de tamaños corporales de las especies mostró que las especies más grandes tienden a tener áreas de

distribución amplias pero a existir en densidades locales bajas, mientras que los más pequeños mostraron el patrón inverso. Por ejemplo, el puma (un mamífero grande) tiene una de las distribuciones más amplias entre los mamíferos neotropicales, pero siempre existe en densidades poblacionales bajas, mientras que varias especies de roedores (mamíferos pequeños) tienen distribuciones muy restringidas pero sus poblaciones siempre tienen densidades comparativamente altas (Arita *et al.*, 1990; Brown, 1995).

Trabajando en forma similar, es posible la catalogación de las especies que posiblemente requieren de mayor protección aún sin contar con datos exactos sobre su biología. Así, Ceballos y Navarro (1991) propusieron la primera lista completa de mamíferos mexicanos considerados en riesgo de extinción usando criterios indirectos de tipo macroecológico. Asimismo, al usar el área de distribución como medida de la rareza, y dar especial peso a las especies endémicas, es posible jerarquizar taxones o sitios de acuerdo con su prioridad de conservación, al nivel de un país o en comparaciones entre naciones (Ceballos y Brown, 1995; Arita *et al.*, 1997; Ceballos *et al.*, 1998).

Selección de áreas prioritarias para la conservación.

Al usar los conceptos de la ecología geográfica y la macroecología, es posible diseñar sistemas eficientes de áreas naturales para la conservación (Pressey *et al.*, 1993; Humphries *et al.*, 1995). La idea fundamental es pasar de una estrategia 'oportunistá', en la que se seleccionan sitios por sus características individuales, a un auténtico diseño de un sistema que tome en cuenta las características del conjunto total (Pressey *et al.*, 1993). Idealmente, un sistema de áreas protegidas debe ser eficiente y flexible. La eficiencia se refiere a la posibilidad de proteger un alto porcentaje de las especies de una región (idealmente la totalidad de ellas) con el menor número posible de sitios. La flexibilidad tiene que ver con la posibilidad de escoger sitios alternativos si alguno de los prioritarios no puede protegerse por alguna razón biológica, social o política.

El procedimiento iterativo para construir sistemas eficientes que incluyan todas las especies de una región ya se explicó en la sección de complementariedad. Al usar este algoritmo, Arita y Santos del Prado (1999) encontraron que únicamente se necesitarían tres de las 11 provincias fisiográficas de México para garantizar la protección de las 12 especies de murciélagos nectarívoros del país. En un estudio más extenso realizado en Uganda, Howard *et al.* (1998) encontraron una coincidencia cercana entre conjuntos de áreas prioritarias identificadas usando diferentes grupos taxonómicos. Para aquel país, existe una congruencia entre las áreas prioritarias para plantas leñosas, mariposas diurnas y nocturnas, aves y pequeños mamíferos. Por el contrario, van Jaarsveld *et al.* (1998) encontraron una coincidencia muy baja entre las áreas prioritarias para artrópodos (mariposas, termitas, hormigas león y dos grupos de escarabajos) y para vertebrados (aves y mamíferos) en Sudáfrica. Asimismo, demostraron diferencias importantes dependiendo del nivel taxonómico en el que se realizaban los análisis: los resultados al nivel de especie no coincidieron con los del nivel de género o familia. Estos resultados indican que todavía existen algunas limitaciones que es necesario examinar para usar los algoritmos iterativos de complementariedad en la elección de sitios prioritarios para la conservación.

Otro procedimiento posible para analizar la complementariedad es el análisis combinatorio (Pressey, 1994). La idea de este sistema es sencilla: para una región con n sitios, se construyen todas las posibles combinaciones de sitios en pares, tríos, cuartetos, etc., para encontrar el número de combinaciones que incluyen todas las especies. El conjunto más eficiente será aquel que contenga todas las especies con el menor número de sitios, y que no necesariamente coincide con el conjunto de sitios que se encuentra usando el algoritmo iterativo.

El problema principal con el análisis combinatorio es la enorme cantidad de tiempo de cómputo que se requiere. El número de combinaciones posibles de n sitios en grupos de r sitios (por ejemplo, $r = 2$ para pares, $r = 3$ para tríos, etc.) es:

$$C = n! / r! (n-r)!$$

donde $n!$ es el factorial de $n = n(n-1)(n-2) \dots 1$. Para una región con pocos sitios, digamos 10, el número de combinaciones por analizar no es muy alto, existen 45 posibles pares y 252 posibles conjuntos de cinco especies. Para regiones con más sitios, el número de combinaciones aumenta exponencialmente. Por ejemplo, para una región con 100 sitios, existen 4950 posibles pares, más de 75 millones de combinaciones de cinco sitios y 5.36×10^{20} combinaciones de 50 sitios. Aun la computadora personal más veloz tardaría siglos en procesar la información necesaria para encontrar el sistema más eficiente de sitios para la conservación. Por ello, aunque el análisis combinatorio es mucho más poderoso y puede garantizar el encontrar el sistema de áreas más eficiente, el método iterativo es preferido cuando el número de sitios es alto.

Otro concepto interesante del análisis combinatorio es el de la irremplazabilidad (Pressey, 1994). El coeficiente de irremplazabilidad de un sitio es el porcentaje de combinaciones de sitios que incluyen todas las especies en las que el sitio en cuestión está incluido. Por ejemplo, si en el caso de la región con 10 sitios, 45 de las 252 combinaciones de cinco regiones contienen todas las especies y de esas 45 combinaciones 20 incluyen a la región A, entonces A tiene un coeficiente de irremplazabilidad de $20/45 = 0.44$ para combinaciones de cinco sitios. Para calcular el coeficiente completo habría que determinar todas las combinaciones posibles de pares, tríos, cuartetos, etc.

Evidentemente, los sitios que contienen especies con distribución restringida tienen valores más altos de irremplazabilidad. En el caso extremo, si un sitio B tiene una especie que es endémica de ese sitio, su coeficiente de irremplazabilidad será de 1.0, ya que todas las combinaciones de sitios que incluyen todas las especies deberán contener necesariamente al sitio B. Aquí se demuestra nuevamente la relación directa entre el área de distribución de las especies y conceptos tales como diversidad beta, anidamiento, complementariedad e irremplazabilidad.

Conclusiones

La ecología geográfica y la macroecología son disciplinas relativamente jóvenes que han pasado por una 'crisis de identidad' en el caso de la primera y por un período formativo en el caso de la segunda. En años recientes, la disponibilidad de computadoras personales cada vez más poderosas y la consecuente capacidad de analizar bases de datos cada vez más complejas, han permitido un renacimiento del interés por la ecología geográfica y un rápido desarrollo de la macroecología. Asimismo, el énfasis que diferentes ciencias han puesto en el estudio de los fenómenos a diferentes escalas ha proporcionado marcos conceptuales para los análisis que vinculan la diversidad local con la regional. Finalmente, la reciente explosión de estudios sobre biodiversidad y su conservación han dado una razón de ser práctica a los estudios ecológicos a grandes escalas. En este contexto, el futuro de la ecología geográfica y la macroecología se ve lleno de retos conceptuales y aplicados. Sin duda, lo mejor de ambas disciplinas está aún por venir.

Agradecimientos

Nuestra percepción de los conceptos e ideas presentados en este capítulo ha resultado de las enriquecedoras discusiones académicas que hemos tenido con varios de nuestros colegas y estudiantes. Entre ellos, queremos agradecer a P. Balvanera, J. H. Brown, E. Ezcurra, O. Flores, P. Marquet, C. Moreno, C. Mourelle, A. Ruggiero, J. Soberón, M. E. Soulé, J. Uribe y L. B. Vázquez. Nuestras investigaciones sobre ecología geográfica y macroecología han sido financiadas principalmente a través de apoyos proporcionados o gestionados por la Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad (CONABIO).

Referencias

- Allen, T. F. H. y T. B. Starr.** 1982. *Hierarchy perspectives for ecological complexity*. University of Chicago Press, Chicago.
- Anderson, S.** 1985. The theory of range-size (RS) distributions. *Amer. Mus. Novit.*, 2833: 1-20.
- Andrewartha, H. G. y L. C. Birch.** 1954. *The distribution and abundance of animals*. University of Chicago Press, Chicago.
- Arita, H. T.** 1993. Riqueza de especies de la mastofauna de México, pp. 109-128. En: *Avances en el estudio de los mamíferos de México* (R. A. Medellín y G. Ceballos, eds.), Asociación Mexicana de Mastozoología, A. C., México, D. F.
- Arita, H. T.** 1997. Species composition and morphological structure of the bat fauna of Yucatan, Mexico. *J. An. Ecol.*, 66: 83-97.
- Arita, H. T. y F. Figueroa.** 1999. Geographic patterns of body-mass diversity in Mexican mammals. *Oikos*, 85:310-319.
- Arita, H. T. y K. Santos del Prado.** 1999. Conservation biology of nectar-feeding bats in Mexico. *J. Mammal.*, 80: 31-41.
- Arita, H. T., J. G. Robinson y K. H. Redford.** 1990. Rarity in neotropical forest mammals and its ecological correlates. *Conserv. Biol.*, 4: 181-192.
- Arita, H. T., F. Figueroa, A. Frisch, P. Rodríguez y K. Santos del Prado.** 1997. Geographical range size and the conservation of Mexican mammals. *Conserv. Biol.*, 11: 92-100.
- Belyea, L. R. y J. Lancaster.** 1999. Assembly rules within a contingent ecology. *Oikos*, 86:45-54.
- Blackburn, T. M. y K. J. Gaston.** 1994a. Animal body size distributions change as more species are described. *Proc. R. Soc. London B, Biol. Sci.*, 257: 293-297.
- Blackburn, T. M. y K. J. Gaston.** 1994b. Animal body size distributions: Patterns, mechanisms and implications. *Trends Ecol. Evol.*, 9: 471-474.
- Blackburn, T. M. y K. J. Gaston.** 1996. The distribution of bird species in the New World: Patterns in species turnover. *Oikos*, 77: 146-152.
- Blackburn, T. M. y K. J. Gaston.** 1998. Some methodological issues in macroecology. *Amer. Natur.*, 151: 68-83.
- Blackburn, T. M., J. Lawton y J. N. Perry.** 1992. A method of estimating the slope of upper bounds of plots of body size and abundance for natural assemblages. *Oikos*, 65: 107-112.
- Bowers, M. A. y J. H. Brown.** 1982. Body size and coexistence in desert rodents: Chance or community structure? *Ecology*, 63: 391-400.
- Brooks, D. L.** 1985. Historical ecology: a new approach to studying the evolution of ecological associations. *Ann. Missouri Bot. Gard.*, 72: 660-680.
- Brooks, D. L. y D. A. McLennan.** 1991. *Phylogeny, ecology, and behavior*. University of Chicago Press, Chicago.
- Brown, J. H.** 1975. Geographical ecology of desert rodents, pp. 315-341 in: *Ecology and evolution of communities* (M. L. Cody y J. Diamond, eds.), Harvard University Press, Cambridge, Mass.
- Brown, J. H.** 1984. On the relationship between abundance and distribution of species. *Amer. Natur.*, 124: 255-279.
- Brown, J. H.** 1995. *Macroecology*. University of Chicago Press, Chicago.
- Brown, J. H.** 1999. The legacy of Robert MacArthur: From geographical ecology to macroecology. *J. Mammal.*, 80: 333-344.
- Brown, J. H. y A. C. Gibson.** 1983. *Biogeography*. Mosby, Saint Louis, Missouri.
- Brown, J. H. y B. A. Maurer.** 1987. Evolution of species assemblages: Effects of energetic constraints and species dynamics on the diversification of North American avifauna. *Amer. Natur.*, 130: 1-17.
- Brown, J. H. y B. A. Maurer.** 1989. Macroecology: The division of food and space among species on continents. *Science*, 243:1145-1150.
- Brown, J. H. y P. F. Nicoletto.** 1991. Spatial scaling of species composition: Body masses of North American land mammals. *Amer. Natur.*, 138: 1478-1512.

- Brown, J. H., P. A. Marquet y M. L. Taper.** 1993. Evolution of body size: Consequences of an energetic definition of fitness. *Amer. Natur.*, 142: 573-584.
- Brown, J. H., G. C. Stevens y D. W. Kaufman.** 1996. The geographic range: Size, shape, boundaries and internal structure. *Ann. Rev. Ecol. Syst.*, 27: 597-623.
- Brown, J. H., D. W. Davidson, J. C. Munger y R. S. Inouye.** 1986. Experimental community ecology: The desert granivore system, pp. 41-61. En: *Community ecology* (J. M. Diamond y T. J. Case, eds.), Harper and Row, Nueva York.
- Brown, W. L. y E. O. Wilson.** 1956. Character displacement. *Syst. Zool.*, 5: 49-64.
- Caley, M. J. y D. Schluter.** 1997. The relationship between local and regional diversity. *Ecology*, 78: 70-80.
- Cameron, G. N. y D. Scheel.** 1993. A GIS model of the effect of global climate change on mammals. *Geocarto Int.*, 8: 19-32.
- Ceballos, G. y J. H. Brown.** 1995. Global patterns of mammalian diversity, endemism, and endangerment. *Conserv. Biol.*, 9: 559-568.
- Ceballos, G. y D. Navarro.** 1991. Diversity and conservation of Mexican mammals, pp. 167-198. En: *Latin American mammalogy: History, diversity and conservation* (M. Mares y D. J. Schmidly, eds.), University of Oklahoma Press, Norman, Oklahoma.
- Ceballos, G., P. Rodríguez y R. A. Medellín.** 1998. Assessing conservation priorities in megadiverse Mexico: Mammalian diversity, endemism, and endangerment. *Ecol. Appl.*, 8: 8-17.
- Cody, M. L.** 1975. Toward a theory of continental species diversity: Bird distribution over Mediterranean habitat gradients, pp. 214-257. En: *Ecology and evolution of communities* (M. L. Cody y J. Diamond, eds.), Harvard University Press, Cambridge, Mass.
- Cody, M. L.** 1993. Bird diversity components within and between habitats in Australia, pp. 147-158. En: *Species diversity in ecological communities, historical and geographical perspectives* (R. E. Ricklefs y D. Schluter, eds.), University of Chicago Press, Chicago.
- Cody, M. L. y J. Diamond.** 1975. *Ecology and evolution of communities*. Harvard University Press, Cambridge, Mass.
- Colwell, R. K. y J. A. Coddington.** 1994. Estimating terrestrial biodiversity through extrapolation. *Philos. Trans. R. Soc. London B*, 345: 101-118.
- Colwell, R. K. y G. C. Hurtt.** 1994. Nonbiological gradients in species richness and a spurious Rapoport effect. *Amer. Natur.*, 144: 570-595.
- Connor, E. F. y D. Simberloff.** 1979. The assembly of species communities: Chance or competition? *Ecology*, 60: 1132-1140.
- Cook, R. R.** 1995. The relationship between nested subsets, habitat subdivision and species diversity. *Oecologia*, 101: 205-210.
- Cornell, H. V. y J. H. Lawton.** 1992. Species interactions, local and regional processes, and limits to the richness of ecological communities: A theoretical perspective. *J. An. Ecol.*, 61: 1-12.
- Damuth, J.** 1981. Population density and body size in mammals. *Nature*, 290: 699-700.
- Darlington, P. J.** 1957. *Zoogeography*. Wiley, Nueva York.
- Darwin, C.** 1859. *On the origin of species by means of natural selection*. John Murray, Londres.
- Dayan, T. y D. Simberloff.** 1998. Size patterns among competitors: Ecological character displacement and character release in mammals, with special reference to island populations. *Mamm. Rev.*, 28: 99-124.
- Dial, K. P. y J. M. Marzluff.** 1988. Are the smallest organisms the most diverse? *Ecology*, 69: 1620-1624.
- Diamond, J.** 1975. Assembly of species communities, pp. 342-444. En: *Ecology and evolution of communities* (M. L. Cody y J. M. Diamond, eds.), Harvard University Press, Cambridge, Mass.
- Diamond, J. M.** 1986. Overview: Laboratory experiments, field experiments, and natural experiments, pp. 3-22. En: *Community ecology* (J. M. Diamond y T. J. Case, eds.), Harper y Row, Nueva York.
- Diamond, J. M. y M. E. Gilpin.** 1982. Examination of the "null" model of Connor and Simberloff for species co-occurrences on islands. *Oecologia* 52:64-74.
- Diamond, J. M. y R. M. May.** 1976. Island biogeography and the design of natural reserves, pp. 163-186. En: *Theoretical ecology: Principles and applications* (R. M. May, ed.), Blackwell, Oxford.
- Dobzhansky, T.** 1950. Evolution in the tropics. *Amer. Sci.*, 38: 209-211.
- Edwards, P. J., R. M. May y N. R. Webb.** 1994. *Large-scale ecology and conservation biology*. Blackwell Scientific, Oxford.
- Eisenberg, J. F.** 1981. *The mammalian radiations*. University of Chicago Press, Chicago.
- Elton, C.** 1932. *The ecology of animals*. Methuen, Londres.
- Enquist, B. J., J. H. Brown y G. B. West.** 1998. Allometric scaling of plant energetics and population density. *Nature*, 395: 163-165.
- Fauth, J. E., J. Bernardo, M. Camara, W. J. Resetarits, Jr., J. Van Buskirk y S. A. McCollum.** 1996. Simplifying the jargon of community ecology: A conceptual approach. *Amer. Natur.*, 147: 282-286.
- Fjeldsa, J.** 1994. Geographical patterns for relict and young species of birds in Africa and South America and implications for conservation priorities. *Biodiv. Conserv.*, 3: 207-226.
- Fox, B. J.** 1989. Small-mammal community patterns in Australian heathlands: A taxonomically based rule for species assembly, pp. 91-103. En: *Patterns in the structure of mammalian communities* (D. W. Morris, Z. Abramsby, B. J. Fox y M. R. Willig, eds.), Special Publication, The Museum, Texas Tech University 28, Lubbock, Texas.
- Fox, B. J. y J. H. Brown.** 1993. Assembly rules for functional groups in North American desert rodent communities. *Oikos*, 67: 358-370.
- Fox, B. J. y G. L. Kirkland.** 1992. An assembly rule for functional groups applied to North American soricid communities. *J. Mammal.*, 73: 491-503.
- Gaston, K. J.** 1990. Patterns in the geographical ranges of species. *Biol. Rev.*, 65: 105-129.
- Gaston, K. J.** 1994. *Rarity*. Chapman y Hall, Londres.
- Gaston, K. J.** 1996. Species-range-size distributions: patterns, mechanisms and implications. *Trends Ecol. Evol.*, 11: 197-201.
- Gaston, K. J. y T. M. Blackburn.** 1996a. Global scale macroecology: interactions between population size, geographic range and body size in the Anseriformes. *J. An. Ecol.*, 65: 701-714.
- Gaston, K. J. y T. M. Blackburn.** 1996b. Range size-body size relationships: Evidence of scale dependence. *Oikos*, 75: 479-485.
- Gaston, K. J. y J. H. Lawton.** 1990. Effects of scale and habitat on the relationship between regional distribution and local abundance. *Oikos*, 58: 329-335.
- Gaston, K. J., T. M. Blackburn y J. I. Spicer.** 1998. Rapoport's rule: Time for an epitaph? *Trends Ecol. Evol.*, 13: 70-74.
- Gause, G. F.** 1934. *The struggle for existence*. Williams and Wilkins, Baltimore.
- Gilpin M. E., M. P. Carpenter y M. J. Pomerantz.** 1986. The assembly of a laboratory community: Multispecies competition in *Drosophila*, pp. 23-40. En: *Community ecology* (J. M. Diamond y T. J. Case, eds.), Harper y Row, Nueva York.
- Gilpin, M. E. y J. M. Diamond.** 1982. Factors contributing to non-randomness in species co-occurrences on islands. *Oecologia*, 52: 75-84.
- Gottelli, N. J. y G. R. Graves.** 1996. *Null models in ecology*. Smithsonian Institution Press, Washington, D. C.
- Hairston, N. G.** 1989. *Ecological experiments: Purpose, design, and execution*. Cambridge University Press, Cambridge.
- Hanski, I.** 1982. Dynamics of regional distributions: the core and satellite species hypothesis. *Oikos*, 38: 210-221.
- Hanski, I., J. Kouki y A. Halkka.** 1993. Three explanations of the positive relationship between distribution and abundance of species, pp. 108-116. En: *Species diversity in ecological communities* (R. E. Ricklefs y D. Schluter, eds.), University of Chicago Press, Chicago.
- Hanski, I. y M. E. Gilpin (eds.).** 1997. *Metapopulation biology*. Academic Press, Nueva York.
- Harrison, S., S. Ross y J. H. Lawton.** 1992. Beta diversity on geographic gradients in Britain. *J. An. Ecol.*, 67: 151-158.

- Harvey, P. H., R. K. Colwell, J. W. Silvertown y R. M. May.** 1983. Null models in ecology. *Annu. Rev. Ecol. Syst.*, 14: 189-211.
- Higgs, A. J. y M. B. Usher.** 1980. Should nature reserves be large or small? *Nature* 285:568-569.
- Holling, C. S.** 1992. Cross-scale morphology, geometry, and dynamics of ecosystems. *Ecol. Mon.*, 62: 447-502.
- Howard, P. C., P. Viskanic, T. R. B. Davenport, F. W. Kigenyi, M. Baltzer, C. J. Dickinson, J. S. Lwanga, R. A. Matthews y A. Balmford.** 1998. Complementarity and the use of indicator groups for reserve selection in Uganda. *Nature*, 394: 472-475.
- Humphries, C. J., P. H. Williams y R. I. Vane-Wright.** 1995. Measuring biodiversity value for conservation. *Annu. Rev. Ecol. Syst.*, 26: 93-111.
- Hutchinson, G. E.** 1957. Concluding remarks. *Cold Harbor Symp. Quant. Biol.*, 22: 415-427.
- Hutchinson, G. E.** 1959. Homage to Santa Rosalia, or why are there so many kinds of animals? *Amer. Natur.*, 93: 145-159.
- Hutchinson, G. E. y R. H. MacArthur.** 1959. A theoretical ecological model of size distributions among species of animals. *Amer. Natur.*, 93: 117-125.
- Kingsland, S. E.** 1985. *Modeling nature: Episodes in the history of population ecology.* University of Chicago Press, Chicago.
- Kozłowzki, J. y J. Weiner.** 1997. Interspecific allometries are by-products of body size optimization. *Amer. Natur.*, 149: 352-380.
- Krebs, C. J.** 1993. *Ecology: the experimental analysis of distribution and abundance.* 4ta. edición. Addison-Wesley, Nueva York.
- LaBarbera, M.** 1989. Analyzing body size as a factor in ecology and evolution. *Annu. Rev. Ecol. Syst.*, 20: 97-117.
- Lawton, J. H., S. Nee, A. J. Letcher y P. H. Harvey.** 1994. Animal distributions: Patterns and processes, pp. 41-58. En: *Large-scale ecology and conservation biology* (P. J. Edwards, R. M. May y N. R. Webb, eds.), Blackwell Scientific, Oxford.
- Levin, S. A.** 1992. The problem of pattern and scale in ecology. *Ecology*, 73: 1943-1967.
- MacArthur, R. H.** 1965. Patterns of species diversity. *Biol. Rev. Cambridge Philos. Soc.*, 40: 510-533.
- MacArthur, R. H.** 1972. *Geographical ecology: patterns in the distribution of species.* Harper and Row, Nueva York.
- MacArthur, R. H. y E. O. Wilson.** 1963. An equilibrium theory of insular zoogeography. *Evolution*, 17: 373-387.
- MacArthur, R. H. y E. O. Wilson.** 1967. *The theory of island biogeography.* Princeton University Press, Princeton, Nueva Jersey.
- Magurran, A.** 1988. *Ecological diversity and its measurement.* Princeton University Press, Princeton, New Jersey.
- Marquet, P. A. y H. Cofré.** 1999. Large temporal and spatial scales in the structure of mammalian assemblages in South America: A macroecological approach. *Oikos*, 85: 299-309.
- Maurer, B. A., J. H. Brown y R. D. Rusler.** 1992. The micro and macro in body size evolution. *Evolution*, 46: 939-953.
- May, R. M.** 1975. Patterns of species abundance and diversity, pp. 81-120. En: *Ecology and evolution of communities* (M. L. Cody y J. Diamond, eds.), Harvard University Press, Cambridge, Mass.
- May, R. M.** 1988. How many species are there on earth? *Science*, 241: 1441-1449.
- McDonald, K. A. y J. H. Brown.** 1992. Using montane mammals to model extinction due to global change. *Conserv. Biol.*, 6: 409-415.
- McNab, B. K.** 1973. Energetics and the distribution of vampires. *J. Mammal.*, 54: 131-144.
- Medellín, R. A.** 1994. Mammal diversity and conservation in the Selva Lacandona, Chiapas, Mexico. *Conserv. Biol.*, 8: 780-799.
- Michnener, C. C.** 1975. The Brazilian bee problem. *Annu. Rev. Entomol.*, 20: 399-416.
- Mittermeier, R. A. y C. G. de Mittermeier.** 1992. La importancia de la diversidad biológica de México, pp. 63-73. En: *México ante los retos de la biodiversidad* (J. Sarukhán y R. Dirzo, eds.), Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad, México, D. F.
- Mladenoff, D. J., T. A. Sickley, R. G. Haight y A. P. Wydeven.** 1995. A regional landscape analysis and prediction of favorable gray wolf habitat in the northern Great Lakes region. *Conserv. Biol.*, 9: 279-295.
- Morse, D. R., J. H. Lawton, M. M. Dodson y M. H. Williamson.** 1985. Fractal dimension of vegetation and the distribution of arthropod body lengths. *Nature*, 314: 731-732.
- Morse, D. R., N. E. Stock, y J. H. Lawton.** 1988. Species numbers, species abundance, and body length relationships of arboreal beetles in Bornean lowland rain forest trees. *Ecol. Entomol.*, 13: 2-37.
- Mourelle, C. y E. Ezcurra.** 1997. Differentiation diversity of Argentine cacti and its relationship to environmental factors. *J. Veg. Sci.*, 8: 547-558.
- Nee, S., A. F. Read, J. J. D. Greenwood y P. H. Harvey.** 1991. The relationship between abundance and body size in British birds. *Nature*, 351: 312-313.
- O'Neill, R. V., D. L. DeAngelis, J. B. Waide y T. F. H. Allen.** 1986. *A hierarchical concept of ecosystems.* Princeton University Press, Princeton, Nueva Jersey.
- Pagel, M. D., R. M. May y A. R. Collie.** 1991. Ecological aspects of the geographical distribution and diversity of mammalian species. *Amer. Natur.*, 137: 791-815.
- Patterson, B. D.** 1984. Mammalian extinction and biogeography in the southern Rocky Mountains, pp. 247-293. En: *Extinctions* (M. H. Niteki, ed.), University of Chicago Press, Chicago.
- Patterson, B. D. y W. Attmar.** 1986. Nested subsets and the structure of insular mammalian faunas and archipelagos. *Biol. J. Linn. Soc.*, 28: 65-82.
- Patterson, B. D. y J. H. Brown.** 1991. Regionally nested patterns of species composition in granivorous rodent assemblages. *J. Biogeogr.*, 18: 395-402.
- Peters, R. H.** 1983. *The ecological implications of body size.* Cambridge University Press, Cambridge.
- Pressey, R. L.** 1994. Shades of irreplaceability: Towards a measure of the contribution of sites to a reservation goal. *Biodiv. Conserv.*, 3: 242-262.
- Pressey, R. L., C. J. Humphries, C. R. Margules, R. I. Vane-Wright y P. H. Williams.** 1993. Beyond opportunism: Key principles for systematic reserve selection. *Trends Ecol. Evol.*, 8: 124-128.
- Preston, F. W.** 1962a. The canonical distribution of commonness and rarity: Part I. *Ecology*, 43: 185-215.
- Preston, F. W.** 1962b. The canonical distribution of commonness and rarity: Part II. *Ecology*, 43: 410-432.
- Quammen, D.** 1997. *The song of the dodo, island biogeography in an age of extinctions.* Touchstone Books, Nueva York.
- Rabinowitz, D.** 1981. Seven forms of rarity, pp. 205-217. En: *The biological aspects of rare plant conservation* (J. Synge, ed.), Wiley, Chichester, Reino Unido.
- Rabinowitz, D., S. Cairns y T. Dillon.** 1986. Seven forms of rarity and their frequency in the flora of the British Isles, pp. 182-204. En: *Conservation biology: The science of scarcity and diversity* (M. E. Soulé, ed.), Sinauer, Sunderland, Mass.
- Rapoport, E. H.** 1975. *Areografía: Estrategias geográficas de las especies.* Fondo de Cultura Económica, México, D. F.
- Rapoport, E. H.** 1982. *Areography: Geographical strategies of species.* Pergamon Press, Oxford.
- Repaski, R. R.** 1991. Temperature and the northern distributions of wintering birds. *Ecology*, 72: 2274-2285.
- Rhode, K.** 1996. Rapoport's rule is a local phenomenon and cannot explain latitudinal gradients in species diversity. *Biodiv. Lett.*, 3: 10-13.
- Ricklefs, R. E.** 1987. Community diversity: Relative roles of local and regional processes. *Science*, 235: 167-171.
- Ricklefs, R. E. y D. Schluter.** 1993. *Species diversity in ecological communities.* University of Chicago Press, Chicago.
- Robinson, J. F. y K. H. Redford.** 1986. Body size, diet and population density of Neotropical forest mammals. *Amer. Natur.*, 128: 665-680.
- Rodríguez, P.** 1999. Patrones geográficos de diversidad alfa y beta en los mamíferos de México. Tesis de maestría, Facultad de Ciencias, UNAM.

- Root, T.** 1988. Environmental factors associated with avian distributional boundaries. *J. Biogeogr.*, 15: 489-505.
- Rosenzweig, M. L.** 1995. *Species diversity in space and time*. Cambridge University Press, Cambridge.
- Ruggiero, A.** 1994. Latitudinal correlates of the sizes of mammalian geographical ranges in South America. *J. Biogeogr.*, 21: 545-559.
- Ruggiero, A. y J. Lawton.** 1998. Are there latitudinal and altitudinal Rapoport effects in the geographic ranges of Andean passerine birds? *Biol. J. Linn. Soc.*, 63: 283-304.
- Sarukhán, J., J. Soberón y J. Larson-Guerra.** 1996. Biological conservation in a high beta-diversity country, pp. 246-263. En: *Biodiversity, science and development towards a new partnership* (F. diCatri y T. Younes, eds.), CAB International, Wallingford, Oxon.
- Scharf, F. S., F. Juanes y M. Sutherland.** 1998. Inferring ecological relationships from the edges of scatter diagrams: comparison of regression techniques. *Ecology*, 79: 448-460.
- Scheel, D., T. L. S. Vincent y G. N. Cameron.** 1996. Global warming and the species richness of bats in Texas. *Conserv. Biol.*, 10: 452-464.
- Schmidt-Nielsen, K.** 1984. *Scaling, why is animal size so important?* Cambridge University Press, Cambridge.
- Scott, J. H., E. A. Norse, H. Arita, A. Dobson, J. A. Estes, M. Foster, B. Gilbert, D. B. Jensen, R. L. Knight, D. Mattson y M. E. Soulé.** 1999. The issue of scale in selecting and designing biological reserves, pp. 19-37. En: *Continental conservation, scientific foundations of regional reserve networks* (M. E. Soulé y J. Terborgh, eds.), Island Press, Washington, D.C.
- Scott, J. M., T. H. Tear y F. W. Frank.** 1996. *Gap analysis: A landscape approach to biodiversity planning*. American Society for Photogrammetry and Remote Sensing, Baltimore, Maryland.
- Shmida, A. y M. V. Wilson.** 1985. Biological determinants of species diversity. *J. Biogeogr.*, 12: 1-20.
- Simberloff, D.** 1974. Equilibrium theory of island biogeography and ecology. *Annu. Rev. Ecol. Syst.*, 5: 161-182.
- Simberloff, D.** 1976. Experimental zoogeography of islands: effects of island size. *Ecology*, 57: 629-648.
- Simberloff, D. y L. G. Abele.** 1976. Island biogeography theory and conservation practice. *Science*, 191: 285-286.
- Simberloff, D. y W. Boecklen.** 1981. Santa Rosalia reconsidered: Size ratios and competition. *Evolution*, 35: 1206-1228.
- Simmons, N. B. y R. S. Voss.** 1998. The mammals of Paracou, French Guiana: A Neotropical lowland rainforest fauna. Part I. Bats. *Bull. Amer. Mus. Nat. Hist.*, 237: 1-219.
- Soulé, M. E.** 1987. *Viable populations for conservation*. Cambridge University Press, Cambridge.
- Soulé, M. E. y D. Simberloff.** 1986. What do genetics and ecology tell us about the design of nature reserves? *Biol. Conserv.*, 35: 19-40.
- Soulé, M. E. y J. Terborgh.** 1999. *Continental conservation, scientific foundations of regional reserve networks*. Island Press, Washington, D.C.
- Stevens, G. C.** 1989. The latitudinal gradient in geographical range: how so many species coexist in the tropics. *Amer. Natur.*, 133: 240-256.
- Stone, L., T. Dayan y D. Simberloff.** 1996. Community-level assembly patterns unmasked: The importance of species' differing geographical ranges. *Amer. Natur.*, 148: 997-1015.
- Strong, D. R., Jr., L. A. Szyska y D. Simberloff.** 1979. Tests of community-wide character displacement against null hypotheses. *Evolution*, 33: 897-913.
- Strong, D. R., Jr., D. Simberloff, L. G. Abele y A. B. Thistel.** 1984. *Ecological communities: Conceptual issues and the evidence*. Princeton University Press, Princeton, Nueva Jersey.
- Sugihara, G. y R. M. May.** 1990. Applications of fractals in ecology. *Trends Ecol. Evol.*, 5: 79-86.
- Toledo, V. M.** 1994. La diversidad biológica de México, nuevos retos para la investigación de los noventas. *Ciencias*, 34: 43-9.
- Underwood, A. J.** 1997. *Experiments in ecology: Their logical design and interpretation using analysis of variance*. Cambridge University Press, Cambridge.
- van Jaarsveld, A. S., S. Freitag, S. L. Chown, C. Muller, S. Koch, H. Hull, C. Bellamy, M. Krüger, S. Endrody-Younga, M. W. Mansell y C. H. Scholtz.** 1998. Biodiversity assessment and conservation strategies. *Science*, 279: 2106-2108.
- Van Valen, L. M.** 1973. Body size and number of plants and animals. *Evolution*, 27: 27-35.
- Vane-Wright, R. I., C. J. Humphries y P. H. Williams.** 1991. What to protect? Systematics and the agony of choice. *Biol. Conserv.*, 55: 235-254.
- West, G. B., J. H. Brown y B. J. Enquist.** 1997. A general model for the origin of allometric scaling laws in biology. *Science*, 276: 122-126.
- Whittaker, R. H.** 1960. Vegetation of the Sikiyo Mountains, Oregon and California. *Ecol. Mon.*, 30: 279-338.
- Whittaker, R. H.** 1972. Evolution and measurement of species diversity. *Taxon*, 21: 213-251.
- Whittaker, R. H.** 1977. Evolution of species diversity in land-plant communities. *Evol. Biol.*, 10: 1-67.
- Wiens, J. A.** 1989. Spatial scaling in ecology. *Funct. Ecol.*, 3: 385-397.
- Wiens, J. A., J. F. Addicott, T. J. Case y J. Diamond.** 1986. Overview: The importance of spatial and temporal scale in ecological investigations, pp. 145-153. En: *Community ecology* (J. M. Diamond y T. J. Case, eds.), Harper y Row, Nueva York.
- Wilbur, H. M.** 1987. Regulation of structure in complex systems: experimental temporary pond communities. *Ecology*, 68: 1437-1452.
- Willig, M. R. y E. A. Sandlin.** 1991. Gradients of species density and species turnover in New World bats: a comparison of quadrat and band methodologies, pp. 81-96. En: *Latin American mammalogy: History, diversity and conservation* (M. Mares y D. J. Schmidly, eds.), University of Oklahoma Press, Norman, Oklahoma.
- Wilson, E. O. y E. O. Willis.** 1975. Applied biogeography, pp. 522-534. En: *Ecology and evolution of communities* (M. L. Cody y J. M. Diamond, eds.), Harvard University Press, Cambridge, Mass.
- Wilson, M. B. y A. Shmida.** 1984. Measuring beta diversity with presence-absence data. *J. Ecol.*, 72: 1055-1064.
- Worthen, W. B.** 1996. Community composition and nested-subset analyses: Basic description for community ecology. *Oikos*, 76: 417-426.
- Wright, D. H. y J. H. Reeves.** 1992. On the meaning and measurement of nestedness of species assemblages. *Oecologia*, 92: 416-428.
- Zeveloff, S. I. y M. S. Boyce.** 1988. Body size patterns in North American mammal faunas, pp. 123-146. En: *Evolution of life histories of mammals* (M. S. Boyce, ed.), Yale University Press, New Haven.

INTERACCIONES ENTRE LA BIOGEOGRAFÍA ECOLÓGICA Y LA MACROECOLOGÍA: APORTES PARA COMPRENDER LOS PATRONES ESPACIALES EN LA DIVERSIDAD BIOLÓGICA

Adriana Ruggiero

Un amplio número de fenómenos naturales se explican por factores que interactúan a distintas escalas espaciales y temporales. La importancia del efecto de factores que actúan a escala local sobre los patrones de distribución geográfica observables a escala continental fue reconocido ya desde principios del siglo XIX, cuando DeCandolle distinguió el término 'estación' para denominar a la 'especial naturaleza de la localidad en la cual cada especie usualmente crece', haciendo especial referencia particular al efecto del clima y el suelo sobre la distribución geográfica de especies de plantas (e.g. Nelson y Platnick, 1981; Humphries y Parenti, 1986, para una revisión histórica). Actualmente, denominamos 'biogeografía ecológica' a la disciplina que analiza el efecto de factores externos del ambiente (incluido el efecto de interacciones biológicas) que actúan a escala local, a nivel poblacional y de comunidades, sobre la distribución geográfica de las especies (Cuadro 1). En general, y como bien explica Rosen (1988), el uso del término 'biogeografía ecológica' implica un ámbito de interacción entre la biogeografía y la ecología que aparece claramente toda vez que intentamos explicar patrones de distribución geográfica de las especies poniendo a prueba hipótesis que involucran el efecto de factores ecológicos.

Así como los biogeógrafos han visto la necesidad de prestar atención al efecto de factores ecológicos como posibles determinantes de patrones de distribución geográfica a escala continental, en los últimos años los ecólogos han evidenciado la importancia de la perspectiva regional para un entendimiento de la estructura y dinámica de conjuntos locales. Esto ha promovido el desarrollo de un programa de investigación denominado 'macroecología' (Brown y Maurer, 1989; Brown, 1995). Con un origen temprano en la 'areografía' de Rapoport (1975, 1982), esta disciplina trata de entender la forma, los determinantes y las consecuencias de patrones geográficos en la estructura de grandes ensambles o conjuntos de especies (revisiones en Ricklefs y Schluter, 1993; Edwards *et al.*, 1994; Gaston, 1994; Brown, 1995; Rosenzweig, 1995; Blackburn y Gaston, 1998; Gaston y Blackburn, 1999). Los límites entre la macroecología y la biogeografía a menudo son difusos; ambas comparten un interés común por estudiar patrones de distribución y diversidad a escala continental. Sin embargo, a diferencia de la biogeografía ecológica, que puede considerarse como biogeografía 'pura' en el sentido de Rosen (1988), *i.e.* porque trata de descubrir y entender los procesos que explican los patrones de distribución geográfica de las especies, la macroecología aborda la discusión de diversos tópicos propios de la escala continental (*i.e.* patrones de abundancia, tamaño corporal, distribución y diversidad), y además brinda un marco teórico y metodológico para el análisis de factores que, actuando a escala regional o continental, tienen incidencia sobre la estructura y dinámica de conjuntos de especies a escala local (Cuadro 1).

La diversidad de tópicos de discusión actuales en el contexto de la biogeografía ecológica y la macroecología impide realizar una revisión extensa de todos los aspectos teóricos relevantes al tema en el espacio de un capítulo de libro. Por este motivo, he preferido concentrarme primariamente en dos objetivos. Primero, revisar las principales hipótesis y comentar ejemplos extraídos de la literatura reciente, que ilustran cómo los patrones continentales en la distri-

bución geográfica y diversidad de las especies podrían relacionarse funcionalmente con la estructuración de la riqueza específica de comunidades a escala local. Segundo, brindar un panorama actualizado sobre nuestro conocimiento acerca de los patrones espaciales en la distribución geográfica y diversidad de especies de taxones de la biota sudamericana. En particular, discutiré tres hipótesis propuestas para explicar los gradientes latitudinales en la riqueza de especies desde la perspectiva regional que han ganado un espacio creciente en la literatura durante la última década. Daré ejemplos de trabajos que representan el enfoque clásico de la biogeografía ecológica, así como otros representativos del enfoque macroecológico, aplicados al estudio de gradientes geográficos en la riqueza de especies de aves, mamíferos, insectos y plantas sudamericanas. Finalmente, intentaré clarificar cuáles son los tópicos que aún merecen más atención en América del Sur.

Patrones espaciales en la diversidad de especies

El incremento local de la riqueza de especies en comunidades tropicales, y la disminución progresiva de la biodiversidad a medida que se procede desde el ecuador hacia los polos (*i.e.* gradiente latitudinal en la riqueza de especies) quizás es uno de los patrones mejor documentados y más intrigantes en biogeografía. Sin embargo, el patrón no es universal, ya que algunos taxones presentan valores de diversidad máximos en latitudes intermedias (p.ej. ortópteros acrididos: Davidowsky y Rosenzweig, 1998; insectos icneumonídeos: Janzen, 1981; roedores histricognatos: Mares y Ojeda, 1982; otros ejemplos en Gaston y Williams, 1996). Existen al menos 14 hipótesis o teorías diferentes para entender los patrones latitudinales en la riqueza de especies; algunas invocan el efecto de factores que actúan a escala local de las comunidades, como por ejemplo: las relaciones interespecíficas (competencia y depredación), así como la favorabilidad, estabilidad y predictibilidad climática, la productividad y energía disponible, las relaciones de nicho, la equivalencia trófica, y la heterogeneidad de hábitat (ejemplos de revisiones teóricas y discusiones generales en Pianka (1966), Begon *et al.* (1986), Brown (1988), Rohde (1992), Ricklefs y Schluter (1993), Rosenzweig (1995), Blackburn y Gaston (1996), Gaston (1996) y Hochberg *et al.* (1996).

Al menos existen tres teorías que explican el patrón latitudinal en la riqueza de especies desde la perspectiva regional, invocando el efecto de (1) la variación espacial en el tamaño de las áreas de distribución geográfica de las especies ('efecto Rapoport'; Stevens 1989, 1992a, 1996), (2) diferencias en la extensión geográfica de los biomas ('hipótesis del área geográfica'; Rosenzweig, 1975, 1992, 1995; Blackburn y Gaston, 1997), y (3) el efecto del tamaño del conjunto regional de especies (Ricklefs y Schluter, 1993). Estas teorías pueden extenderse lógicamente para explicar la variación en la riqueza de especies a lo largo del gradiente altitudinal. Hay algunos ejemplos que indican con claridad que, en un amplio número de taxones animales y vegetales, la riqueza de especies decrece progresivamente en función de la altitud aunque, como se verá más

Cuadro I. Algunas definiciones de los términos 'biogeografía ecológica', 'ecología geográfica' y 'macroecología' frecuentemente encontradas en la literatura.

Biogeografía ecológica. Myers y Giller (1988): "La biogeografía ecológica trata de explicar los patrones de distribución en términos de interacciones entre organismos y su ambiente físico y biótico actual o en el pasado reciente. A escala local, trata de identificar los procesos que limitan la distribución de una población y mantienen la diversidad específica. A escala continental, intenta explicar fenómenos como gradientes latitudinales en la riqueza de especies y patrones de colonización en islas".

Morrone *et al.* (1996): "La biogeografía ecológica analiza patrones de distribución individual o poblacional, a una escala local; tiene en cuenta procesos de adaptación al ambiente y de relación con otras poblaciones o especies".

Ecología geográfica. MacArthur (1972): "La ecología geográfica busca patrones en la vida de plantas y animales que puedan volcarse sobre un mapa"... "La estructura del ambiente, la morfología de las especies, la economía del comportamiento de las especies y los cambios en la dinámica de las poblaciones son cuatro ingredientes esenciales de todos los patrones biogeográficos interesantes".

Pielou (1979): "La ecología geográfica involucra el estudio de las distribuciones geográficas de los distintos tipos de comunidades ecológicas, y la variación geográfica de procesos ecológicos dentro de las comunidades".

Macroecología. Brown y Maurer (1989): "La macroecología trata de entender el ensamble de biotas continentales en términos de cómo el espacio físico y los recursos nutricionales de grandes áreas geográficas se dividen entre especies diversas".

Blackburn y Gaston (1998): "La macroecología es el estudio de las formas, determinantes y consecuencias de los patrones geográficos en la estructura de grandes ensamblajes de especies".

Lawton (1999): "La macroecología es una mezcla entre la ecología, la biogeografía, y la evolución, y trata de situarse por arriba de los detalles abrumadores característicos de los conjuntos locales de especies para encontrar una imagen más grande, allí donde una clase de orden estadístico emerge a partir de la confusa lucha". "La macroecología es la búsqueda de patrones estadísticos mayores en los tipos, distribuciones, abundancias y riqueza de especies, desde las escalas local a global, y el desarrollo y prueba de explicaciones teóricas subyacentes para esos patrones".

adelante, los gradientes altitudinales en la riqueza de especies han sido mucho menos estudiados.

Los factores geográficos y la variación espacial en la diversidad

Efecto del patrón de Rapoport. Stevens (1989) denominó 'regla de Rapoport' a la correlación positiva existente entre el tamaño de las áreas geográficas de las especies y la latitud. El nombre es en honor a Eduardo Rapoport, quien fue el primero que detectó el fenómeno. El patrón predice, en su definición más general, «la existencia de una correlación entre la amplitud geográfica media de los taxones que ocurren en cualquier punto determinado a lo largo de un gradiente ecológico y la posición de dicho punto a lo largo del gradiente». Stevens (1989, 1992a, 1996) propuso que el fenómeno resulta de una selección hacia mayor tolerancia climática en organismos que habitan altas latitudes. Actualmente, existen al menos seis interpretaciones para el patrón, que invocan el efecto de (i) la geometría de los continentes, (ii) los accidentes en la dispersión, (iii) mayor tolerancia climática de las especies a altas latitudes, (iv) la mayor severidad de las barreras a bajas latitudes, (v) los ciclos climáticos del pleistoceno, y (vi) el mayor número de interacciones interespecíficas en latitudes bajas. Brown (1995) y Gaston *et al.* (1998a) hicieron una revisión crítica de las hipótesis propuestas. Teóricamente, el efecto Rapoport podría evidenciarse en un variado número de gradientes ecológicos. Más precisamente, la Regla Latitudinal de Rapoport predice un incremento progresivo de la extensión latitudinal media de las especies en función de la latitud (Stevens, 1989); la Regla Altitudinal de Rapoport predice un incremento en la extensión altitudinal y latitudinal media de las especies con la altitud (Stevens 1992a); y la Regla Batimétrica de Rapoport, un incremento en la extensión batimétrica (=profundidad) media de las especies a mayor latitud (Stevens, 1996).

Desde su descubrimiento (Rapoport, 1975, 1982) hasta la actualidad, el patrón latitudinal de Rapoport ha sido puesto a prueba para un número considerable de taxones y regiones. Es recomendable consultar en Gaston *et al.* (1998a) el cuadro comparativo que resume la mayoría de los trabajos publicados hasta la fecha. La multiplicación de enfoques de trabajo ha contribuido a hacer más claras aquellas dificultades metodológicas que complican su estudio (*p. ej.*

Colwell y Hurtt, 1994; Lyons y Willig, 1997; para una revisión en español de los problemas asociados al estudio del patrón de Rapoport consultar Ruggiero, 1999a). En parte, esto ha generado una controversia en torno a la existencia del fenómeno. La totalidad de la evidencia publicada hasta la fecha sugiere la existencia de un efecto Rapoport a altas latitudes del hemisferio norte, pero no existirían justificaciones para sostener la generalidad del patrón de Rapoport a escala global (Gaston *et al.*, 1998; Rohde, 1996; Rohde y Heap, 1996; Gaston y Chown, 1999). El efecto de la altitud sobre el tamaño de las áreas de distribución geográfica ha recibido menos atención. La evidencia en favor de un efecto altitudinal de Rapoport proviene de árboles de Costa Rica y América del Norte, especies de ortópteros, reptiles, anfibios y aves en Arizona (Stevens, 1992), y mariposas en la región del Great Basin (Fleishman *et al.*, 1998). Se verá, en la sección final de este capítulo, que la distribución latitudinal y altitudinal de especies de aves y mamíferos sudamericanos examinadas en este contexto han generado respuestas conflictivas.

Stevens (1989, 1992a, b, 1996) propuso relacionar a través de un mismo proceso ecológico los patrones espaciales de variación en el tamaño de las áreas geográficas y en la riqueza de especies. Razonó que si se verifica que las áreas geográficas de las especies se incrementan desde los trópicos hacia regiones templado-frías ('efecto Rapoport'), y se asume que las especies que habitan distintas latitudes tienen capacidades de dispersión similares (supuesto no siempre válido; Rohde *et al.*, 1993), es razonable predecir que más organismos se dispersarán fuera de sus hábitats óptimos en los trópicos debido a la ocurrencia de un mayor número y a una mayor cercanía de sus límites distribucionales en esas regiones. Estos accidentes de dispersión producirían, según Stevens (1989, 1992a, b), un incremento local de la riqueza de especies en comunidades tropicales. La hipótesis de Stevens (1989, 1992a, b) propone que el gradiente se produciría porque la riqueza de especies observada en comunidades tropicales estaría 'inflada' por la ocurrencia de especies 'accidentales' que no se autosustentan localmente, pero que persisten como poblaciones raras a través de una continua inmigración desde áreas fuente (hipótesis del efecto 'rescate-Rapoport', Stevens, 1989, 1992a, b). El modelo de Stevens asume que las comunidades son sistemas abiertos: las especies 'accidentales' podrían coexistir con las especies residentes sin ser excluidas compe-

titivamente, porque su éxito para mantenerse en el sitio no dependería de la utilización de los recursos en el lugar, sino de la presencia de individuos o poblaciones parentales que son capaces de mantenerse exitosamente en otros sitios cercanos (Stevens, 1992b).

En general, a medida que los estudios empíricos han ofrecido evidencia que contradice la universalidad del patrón de Rapoport, la idea que los accidentes en la dispersión sean la causa principal de los gradientes latitudinales en la riqueza de especies ha perdido sustento (p. ej. Rohde *et al.*, 1993). Por otra parte, verificar el patrón de Rapoport en la distribución geográfica de un conjunto de especies no confirma necesariamente que el efecto rescate-Rapoport explique los gradientes geográficos en la diversidad. El efecto Rapoport predice un incremento progresivo del tamaño de las áreas de distribución geográfica, asociado a un decrecimiento monotónico de la riqueza de especies, a medida que la latitud o altitud se incrementan. Sin embargo, existen ejemplos en la naturaleza, que sugieren que la relación entre la riqueza de especies y el tamaño de las áreas de distribución geográfica podría ser más compleja que la predicha por el modelo de Stevens; esto introduce complicaciones al tratar de someter a prueba la hipótesis de efecto rescate-Rapoport. Ejemplos que apoyan esta hipótesis incluyen comunidades de aves en el oeste de América del Norte (Stevens, 1992a), y de insectos taladradores de la madera en regiones templadas de América del Norte (Stevens, 1986, 1992b). En cambio, el patrón altitudinal en la riqueza de especies de mariposas de montaña en la región del Great Basin, muestra un máximo a altitudes intermedias que contradice la predicción del modelo Stevens, aunque sus intervalos altitudinales muestran el patrón de Rapoport (Fleishman *et al.*, 1998). Similarmente, el análisis de la distribución geográfica de especies de primates africanos ha evidenciado que los patrones latitudinales en la riqueza de especies pueden existir independientemente de los gradientes latitudinales en el tamaño de áreas de distribución geográfica (Cowlshaw y Hacker, 1997).

Efecto del área geográfica. En general, la riqueza de especies aumenta a medida que se incrementa el área geográfica muestreada. Este patrón puede verificarse a distintas escalas espaciales, *i.e.* tanto entre muestras pequeñas dentro de biotas únicas, como entre islas de un archipiélago o entre provincias biogeográficas con historias evolutivas diferentes. Los dos últimos niveles de percepción, a escala de islas y provincias biogeográficas, han sido los que naturalmente han despertado mayor interés entre los biogeógrafos, quienes han elaborado distintas interpretaciones para el patrón dependiendo de la escala de análisis considerada (Rosenzweig, 1995).

Una explicación, aplicable preferentemente a escalas de tiempo ecológico (Rosenzweig, 1995), sugiere que a medida que el área se incrementa, aumenta el número de hábitats, y esto a su vez promueve un incremento en la riqueza de especies. En particular, la teoría biogeográfica de islas predice un mayor número de especies 'en el equilibrio' a medida que el área de las islas se incrementa, porque islas grandes tienen más hábitats y más individuos (MacArthur y Wilson, 1967; Rosenzweig, 1995). Como se verá seguidamente, a veces esta hipótesis ha sido extendida para explicar los gradientes latitudinales en la riqueza de especies. En este contexto, cabe destacar que la 'heterogeneidad de hábitat' puede verse como una variable propia de la escala regional, o también puede representar heterogeneidad local dentro de hábitats (*e.g.* Davidowitz y Rosenzweig, 1998).

McCoy y Connor (1980) enfatizaron el efecto de la heterogeneidad de hábitats para explicar los patrones latitudinales de diversidad en cuadrúpedos no-voladores de América del Norte: a medida que se incrementa el área muestreada en los trópicos, también se incrementa el número de parches de hábitats considerado y, por lo tanto, el número de especies de mamíferos registrados. Más recientemente, Kerr y Packer (1997) concluyeron que la heterogeneidad de hábitat es un determinante de la riqueza de especies de mamíferos en regiones de América del Norte con alta energía disponible, *i.e.* con altos niveles

de evapotranspiración potencial. Sin embargo, Davidowitz y Rosenzweig (1998) muestran un contra ejemplo, al observar que el gradiente latitudinal en la riqueza de especies de la familia Acrididae no puede explicarse por el efecto de la heterogeneidad de hábitat local en América del Norte; estos autores utilizaron, además, datos de riqueza de especies de hormigas, escorpiones y mamíferos terrestres para reforzar sus conclusiones.

Otra explicación para la relación entre la riqueza de especies y el área geográfica que está ganando aceptación para entender los gradientes latitudinales en la riqueza de especies involucra a los procesos de especiación y extinción que ocurren a escala de tiempo evolutivo. En su obra clásica, Darlington (1957) explicó el efecto del área geográfica sobre los patrones de diversidad, observado en islas y en continentes, como resultante de un proceso de adaptación general que —según su opinión— debía ser más rápido en ambientes extensos, más o menos continuos y de condiciones favorables para el taxón considerado. Este tipo de ambientes extensos, favorables y estables podría sustentar poblaciones con mayor abundancia total, probablemente permitiendo un máximo número de generaciones. Según su interpretación, así se incrementaría el número de individuos disponibles para que ocurra el proceso evolutivo en un tiempo determinado, resultando esto, finalmente, en un incremento local de la riqueza de especies (Darlington, 1957 da una explicación más detallada). Más recientemente, Terborgh (1973) y Rosenzweig (1975, 1992, 1995; también Blackburn y Gaston, 1997) han retomado esta idea en forma independiente para postular la hipótesis del área geográfica.

La hipótesis del área geográfica (*sensu* Rosenzweig, 1975, 1992, 1995) relaciona los gradientes latitudinales en la riqueza de especies con diferencias en la extensión geográfica de los biomas o provincias biogeográficas a escala continental. Básicamente, la hipótesis afirma que biomas o provincias biogeográficas con áreas extensas —por ejemplo, los trópicos— pueden sustentar especies con distribución geográfica amplia, y esto trae tres consecuencias que pueden promover altas tasas de especiación y bajas tasas de extinción. Un área geográfica amplia generalmente está asociada con (1) una alta susceptibilidad a la especiación alopátrida a través de formación de barreras geográficas, (2) alta probabilidad de cubrir más refugios de nicho, y (3) mayor tamaño poblacional total. Áreas con altas tasas de especiación y bajas tasas de extinción deberían exhibir altos niveles de riqueza de especies (Rosenzweig, 1975, 1992, 1995; Blackburn y Gaston, 1997).

La hipótesis del área geográfica interpreta que los trópicos son ambientes diversos debido a su mayor extensión geográfica (Terborgh, 1973); además, predice que la magnitud del gradiente en la riqueza de especies, desde los trópicos hacia los polos norte y sur, depende de las áreas relativas de los biomas extratropicales (Rosenzweig, 1992, 1995; Blackburn y Gaston, 1997). Rosenzweig (1992, 1995) sugirió que las especies tropicales deben excluirse del análisis para poner a prueba esta predicción debido a que el 'efecto de rebasado' de estas especies hacia hábitats extratropicales puede complicar nuestra percepción de la relación riqueza de especies-área geográfica, más fuertemente en biomas cercanos a los trópicos. En otras palabras, si la hipótesis del área geográfica es correcta, el efecto del área geográfica de los biomas sobre la riqueza de especies en latitudes extratropicales debe hacerse significativo luego de que las especies tropicales son excluidas del análisis (Rosenzweig, 1992, 1995; Blackburn y Gaston, 1997). Rosenzweig (1995) explica que, aunque el efecto de rebasado de especies ocurre también entre biomas fuera de los trópicos, el efecto de rebasado de las especies tropicales sobre biomas extratropicales sería el más importante a tener en cuenta, debido a la mayor riqueza de especies tropicales.

El efecto del rebasado de las especies tropicales sobre los gradientes latitudinales en la riqueza de especies fue verificado por primera vez por Blackburn y Gaston (1997), utilizando la avifauna del Nuevo Mundo. Estos autores ofrecieron sustento razonable a la hipótesis del área geográfica, y aportaron evidencia que indica que especies de aves tropicales contribuyen a incrementar la riqueza de especies en regiones

extratropicales. Otro ejemplo en favor de la hipótesis proviene del análisis de los patrones de distribución de mamíferos en América del Norte. Allí, los mamíferos cuadrúpedos exhiben el clásico gradiente latitudinal en la riqueza de especies (Rosenzweig y Sandlin, 1997). Sin embargo, las pocas especies que habitan altas latitudes del hemisferio norte están más probablemente restringidas a una zona latitudinal que especies que habitan cualquier otra zona, excepto los trópicos. En otras palabras, la tundra, uno de los biomas extratropicales más extensos, tiene altos niveles de endemismo cuando se lo compara con otros biomas extratropicales. Esto ha sido interpretado como una indicación de que la tasa de especiación en la tundra podría ser alta, a pesar de los bajos niveles de diversidad; altas tasas de especiación promoverían la existencia de un mayor número de especies de mamíferos endémicos en la tundra que la que existe en otros biomas extratropicales (detalles del análisis en Rosenzweig y Sandlin, 1997).

La baja correspondencia entre áreas con alta diversidad de especies y altas concentraciones de endemismo ha sido registrada en otras ocasiones (e.g. Prendergast *et al.*, 1994; Ceballos *et al.*, 1998). En México, por ejemplo, la variación espacial en el número de especies y géneros de mamíferos endémicos está poco correlacionada con la latitud y la riqueza total de especies; áreas con alto número de géneros y especies endémicas se encuentran en el centro y oeste de ese país, en regiones con niveles intermedios de riqueza de especies (Ceballos *et al.*, 1998). Además, estos autores observaron que las islas mexicanas albergan mayor número de mamíferos endémicos que México continental. Este patrón sugiere que el área geográfica continental *per se* no es el principal determinante de los patrones de endemismo. Similarmente, el ejemplo de Vuilleumier (1970) presentado más adelante, sugiere que el nivel de endemismo en aves de los páramos de los Andes venezolanos no se relaciona con el tamaño de los parches de vegetación. Claramente, estos patrones sugieren que el efecto del área geográfica, y su interacción con el grado de aislamiento, para determinar los patrones espaciales de endemismo en 'islas' vs. 'continentes' (*sensu lato*) merece mayor atención.

La hipótesis del área geográfica no está exenta de controversia. Rohde (1997) publicó una crítica fuerte cuestionando el supuesto primario de la hipótesis sobre la mayor extensión geográfica de los trópicos. Rohde afirmó que sólo en África, las áreas tropicales son más extensas que las áreas extratropicales, sosteniendo que, por ejemplo en Eurasia, las regiones extratropicales ocupan una mayor extensión. Sin duda, esta crítica particular depende del criterio utilizado por los distintos autores para distinguir los límites entre los distintos biomas; aunque no hay duda de que en América del Sur, por ejemplo, los trópicos son más extensos que los biomas extratropicales. En otro plano de la discusión, Rohde (1997) afirmó que si la hipótesis del área geográfica es correcta, el mar profundo debería exhibir una riqueza de especies varias veces superior al de los océanos tropicales. El mar profundo es el cuerpo de agua más grande con temperaturas más o menos constantes a escala global; por debajo de la termoclina, alrededor de los 1,000 m de profundidad, tiene intervalos de temperatura comparables con aquellas de mares tropicales. Sin embargo, Rohde (1997) mostró que la evidencia en favor del efecto del área geográfica sobre los patrones de diversidad de taxones marinos es contradictoria; a pesar de la mayor extensión geográfica del mar profundo, la riqueza de especies de varios grupos taxonómicos en ese ambiente es menor que la observada en las aguas tropicales superficiales.

Otro ejemplo dirigido al estudio de patrones de diversidad de caracoles marinos rechaza la hipótesis del área geográfica como una explicación general para entender los gradientes latitudinales en la riqueza de especies a escala global. Roy *et al.* (1998) estudiaron los patrones latitudinales en la riqueza de especies de gasterópodos prosobranquios que habitan el fondo marino en la plataforma continental de América del Norte; sus resultados contradicen la relación entre la riqueza de especies y el área geográfica. En las regiones subárticas y árticas del Pacífico Oriental, 15 grados de latitud cubren

más de 850,000 kilómetros cuadrados de plataforma continental, mientras que la misma banda latitudinal en la costa oeste de Panamá sólo cubre un quinto de esa superficie; sin embargo, el número de especies de caracoles marinos registrado en el piso oceánico a la altura de Panamá triplica al encontrado a altas latitudes en el Pacífico oriental. Roy *et al.* (1998) también rechazaron la hipótesis del efecto Rapoport para entender el gradiente latitudinal en la riqueza de especies de estos moluscos.

Efecto del tamaño del conjunto regional de especies.

Las comunidades o ensambles locales de especies pueden clasificarse, teóricamente, en 'comunidades interactivas' esto es, con fuertes interacciones bióticas entre especies (e.g. competencia) en un mismo nivel trófico dentro de un hábitat, o 'no interactivas', cuando existen interacciones débiles o ausentes entre las especies. En la década de 1960 existía la creencia generalizada de la predominancia de las comunidades interactivas en la naturaleza y, por lo tanto, la explicación más frecuente para entender las diferencias en la riqueza de especies a menudo invocaba al así llamado 'modelo de saturación'; éste supone que las relaciones interespecíficas (e.g. competencia y depredación) son las determinantes principales del número de especies coexistentes en un hábitat, y que solo mediante una subdivisión del hábitat más fina —i.e. especialización— es posible incrementar la riqueza de especies en una comunidad. La competencia interespecífica por los recursos disponibles puede ocasionar una reducción del nicho ecológico por debajo de cierto umbral de tamaño que resulta en la exclusión. La diversidad de una comunidad alcanzaría un punto de equilibrio —llamado punto de saturación— donde la adición de nuevas especies está balanceada por la extinción de otras ya existentes en la comunidad. La aceptación generalizada del modelo de saturación en el pasado redundó en una postergación de la discusión de los efectos regionales históricos sobre la estructuración de la diversidad de especies a escala local (Ricklefs, 1987; Cornell y Lawton, 1992; Ricklefs y Schluter, 1993).

La aparición de la **teoría del equilibrio insular** (MacArthur y Wilson, 1967) fue uno de los primeros intentos de incorporar explícitamente un proceso regional —i.e. inmigración de propágulos desde el 'continente' o área fuente— con el fin de balancear los procesos ecológicos que determinan la coexistencia a escala local (discusión en Ricklefs, 1987). Sin embargo, recién a partir de la década de 1980 resurgió el interés por analizar la influencia de procesos históricos y regionales sobre los patrones de diversidad a escala local, reconociéndose una explicación alternativa al modelo de saturación. El cambio se produjo porque se observó que en un amplio número de comunidades naturales las relaciones competitivas entre las especies son débiles o están ausentes, en parte por el efecto disruptivo de factores extrínsecos, como la ocurrencia de disturbios naturales. En estas situaciones, la riqueza de especies, a escala local de hábitats, es aumentada por procesos que ocurren a escala regional, i.e. típicamente procesos de especiación y migración que ocurren dentro de regiones biogeográficas, que pueden agregar especies a estas comunidades sin necesidad de especialización y diferenciación de nicho. Así, puede ocurrir, por ejemplo, que no exista similitud en la riqueza de especies observada entre dos localidades con iguales condiciones físicas o climáticas. Bajo una hipótesis de no-saturación, se predice que la riqueza de especies a escala local aumenta proporcionalmente con el conjunto regional de especies, y será mayor allí donde el número de especies disponibles para la colonización a escala regional sea más grande (e.g. en aquellas localidades inmersas dentro de regiones biogeográficas comparativamente más diversas). En los últimos años se ha comprobado que este modelo, llamado de 'muestreo proporcional', es el que mejor describe la situación en la mayoría de las comunidades naturales (Ricklefs, 1987; Cornell y Lawton, 1992; Ricklefs y Schluter, 1993; Lawton, 1999).

En las comunidades naturales, el efecto de variables ecológicas que actúan a escala local interactúa con la influencia de factores regionales

históricos para determinar la estructuración de los patrones locales de diversidad. Un ejemplo clásico lo constituyen las comunidades de corales escleractinios formadores de arrecifes, las cuales son bien conocidas por su alta diversidad y presencia de fuertes interacciones biológicas. Se ha observado que la variación en la riqueza de especies entre distintas comunidades de corales depende tanto de variables que actúan a escala local, a lo largo de gradientes de profundidad y heterogeneidad espacial de hábitat (e.g., niveles de luz, exposición, pendiente, daño por tormentas, depredación), como de la riqueza regional observada en la región del globo donde cada comunidad está inmersa (Cornell y Karlson, 1996; Karlson y Cornell, 1998). Sin embargo, los efectos regionales no se expresarían en forma homogénea: las comunidades de coral en el Océano Indopacífico no están saturadas; allí la riqueza local de especies se incrementa con el tamaño del conjunto regional de especies. En cambio, en la provincia Atlántica, la variación en la riqueza local de comunidades de coral sólo es sensitiva a variables de efecto local como el tipo de hábitat y la profundidad. La evidencia provista por los corales es muy interesante porque muestra que el efecto de procesos regionales que incrementan la riqueza de especies a escala local puede evidenciarse aún en comunidades fuertemente interactivas —como las de corales— cuando el ambiente es espacial y temporalmente heterogéneo o sujeto a disturbios naturales periódicos (Cornell y Karlson, 1996; Karlson y Cornell, 1998).

Patrones de taxones sudamericanos

Estudios focalizados en la fauna y flora de América del Sur resultan indispensables para establecer la generalidad de los patrones geográficos previamente descritos principalmente para el hemisferio norte. La mayoría de los estudios de patrones espaciales en la riqueza de especies han sido realizados por ecólogos residentes en regiones templadas del hemisferio norte, sobre floras y faunas distribuidas mayormente al norte del ecuador (Blackburn y Gaston, 1996a). El 50% de los estudios del efecto Rapoport se han focalizado a conjuntos bióticos de América del Norte o Australia (Gaston *et al.*, 1998; Gaston y Blackburn 1999); asimismo, los efectos del área geográfica y del tamaño del conjunto regional de especies sobre los patrones espaciales de diversidad han sido muy poco explorados en taxones sudamericanos. A través de los ejemplos discutidos a continuación, trataré de mostrar que, aunque el desarrollo de estudios macroecológicos en América del Sur aún se encuentra en una fase descriptiva, la fase del ¿Qué? (Gaston y Blackburn, 1999), el análisis de los patrones espaciales en la distribución geográfica y diversidad de varios taxones sudamericanos ha contribuido a revisar la validez de algunas generalizaciones, identificar nuevos patrones, y distinguir algunas características intrigantes que podrían ser propias o 'idiosincráticas' de determinados taxones. Por simplicidad, he agrupado los ejemplos según criterio taxonómico, a fin de analizar los patrones observados en aves, mamíferos, insectos y plantas.

Aves

Patrones latitudinales. Uno de los primeros intentos por describir gradientes latitudinales en la riqueza de especies de aves en América del Sur fue realizado por Rabinovich y Rapoport (1975); este trabajo representó un buen ejemplo del enfoque tradicional ecológico aplicado en biogeografía, donde la variación espacial de la riqueza de especies se explica en función de variables climáticas y topográficas medidas a escala local, en este caso, dentro de celdas de una grilla superpuesta al mapa de base de la región estudiada. Rabinovich y Rapoport (1975) presentaron mapas de isóneas de riqueza de especies, géneros y familias de un conjunto de Passeriformes de la Argentina, incluyendo 434 especies representativas de 247 géneros y 27 familias. Con estos datos analizaron tendencias cualitativas de varia-

ción en la diversidad de especies, géneros y familias, identificando zonas de 'quiebre' (i.e. agrupamiento de isóneas que indican cambios abruptos en la riqueza de especies) que pudieron asociar con cambios ambientales y biogeográficos conspicuos en la región. Encontraron que el número de especies coexistentes en una determinada región depende de los valores de temperatura y lluvias, topografía y el grado de heterogeneidad de la vegetación medidos a escala local (Rabinovich y Rapoport, 1975).

El estudio de patrones espaciales en la distribución geográfica y diversidad de aves en América fue retomado en forma más extensiva por Blackburn y Gaston (1996b-d, 1997), quienes utilizaron datos de distribución geográfica de un total de 3906 especies de aves del Nuevo Mundo al contrastar varias de las hipótesis propuestas para explicar los gradientes latitudinales en la distribución geográfica y riqueza de especies. En particular analizaron; (a) el efecto de variables ambientales (productividad primaria neta (ha^{-1}) y la radiación solar total media (m^{-2}), el efecto del patrón de Rapoport y el efecto de explicaciones históricas (glaciaciones y velocidad evolutiva) sobre los patrones de diversidad (Blackburn y Gaston, 1996b); (b) la relación entre la latitud y el tamaño de las áreas de distribución geográfica con el fin de poner a prueba el efecto Rapoport; y (c) la relación entre patrones de recambio ('turnover') de especies y el tamaño del área geográfica (Blackburn y Gaston, 1996d).

Los patrones evidenciados en la avifauna americana indican que la riqueza de especies y el nivel de endemismo decrecen a medida que se incrementa la latitud (i.e. desde el ecuador hacia los polos), y —con la excepción de los bosques costeros del SE de Brasil— también de este a oeste, registrando los valores más altos en América del Sur, en partes tropicales de los Andes (Blackburn y Gaston, 1996b). Un aspecto novedoso, es que los patrones latitudinales en la riqueza de especies y en el tamaño de las áreas de distribución geográfica son asimétricos alrededor del ecuador. La riqueza de especies, el nivel de endemismo y el recambio de especies, decrecen más rápidamente a medida que la latitud se incrementa en el hemisferio norte que en el hemisferio sur, por lo tanto, para un mismo intervalo de latitudes, la riqueza de especies y el nivel de endemismo son comparativamente más altos en el hemisferio sur (Blackburn y Gaston, 1996b, d); esto confirma la tendencia previamente descrita, *p. ej.*, para arañas (Platnick, 1991) y termitas (Eggleton, 1994). La asimetría también se manifiesta en el patrón latitudinal de variación en el tamaño de las áreas de distribución geográfica. Aunque en América se verifica el efecto Rapoport —i.e. especies con áreas geográficas centradas a altas latitudes tienen una distribución geográfica más grande—, el patrón no está centrado en el ecuador sino que muestra un mínimo alrededor de los 17°N. Se recomienda consultar Blackburn y Gaston (1996b-d) para otros detalles interesantes.

El efecto del área geográfica de los biomas sobre los gradientes latitudinales en la diversidad de especies de aves en América del Sur aún está poco explorado. Blackburn y Gaston (1997) mostraron que, cuando las especies tropicales son excluidas del análisis, el área geográfica de los biomas es el mejor predictor de la variación en la riqueza de especies en biomas extratropicales del hemisferio norte. Luego, razonaron que si la hipótesis del área geográfica es correcta, la misma relación entre la riqueza de especies y el área de los biomas extratropicales debía observarse en ambos hemisferios, aun a pesar de las diferencias en el tamaño y forma de los distintos biomas al norte y sur del ecuador. Sin embargo, Blackburn y Gaston (1997) identificaron insuficientes biomas en el hemisferio sur, y no probaron la hipótesis del área geográfica (*sensu* Rosenzweig, 1975, 1992, 1995) en América del Sur. Como se verá más adelante, en este subcontinente la hipótesis del área geográfica ha sido puesta a prueba utilizando datos de distribución de mamíferos.

Sin embargo, hay evidencia circunstancial independiente que sugiere la probable existencia del efecto del área geográfica de los biomas sobre los patrones latitudinales en la riqueza de especies de aves sudamericanas. Vuilleumier (1988) encontró que los biomas más grandes contienen mayor número de especies y mayor número de

endemismos. También analizó la relación entre la riqueza local de especies —i.e. a escala de localidades y sectores dentro de biomas— y la riqueza del conjunto regional de especies —i.e. número total de especies por bioma—, encontrando que un área pequeña (1000 km²) dentro de algunos biomas tropicales (e.g. los bosques montanos en los Andes) puede sustentar gran proporción de la diversidad absoluta total registrada a escala regional. Sin embargo, dado que el trabajo de Vuilleumier (1988) no fue realizado con el objetivo explícito de poner a prueba la hipótesis del área geográfica de Rosenzweig, sus métodos y resultados no son estrictamente comparables con los de Blackburn y Gaston (1997). La evidencia provista por Vuilleumier es preliminar y solo puede usarse tentativamente para discutir el posible papel de factores geográficos regionales sobre los patrones latitudinales en la diversidad de aves sudamericanas.

Patrones altitudinales. La presencia de los Andes en el oeste del continente sudamericano siempre ha fascinado a naturalistas, biogeógrafos y ecólogos, quienes han encontrado allí un sistema único para el análisis de los gradientes altitudinales en la riqueza y distribución geográfica de especies de aves. La larga tradición histórica de exploración e investigación en la región comenzó hacia fines del siglo XVIII, aunque en esos primeros tiempos el interés estaba fundamentalmente asociado a la recolección de ejemplares para su indentificación taxonómica e incorporación a las colecciones de museo (para una revisión histórica *p. ej.* Chapman, 1926). Quizás, el interés temprano que despertó la región explique, en parte, el amplio número de trabajos publicados sobre distribución geográfica y diversidad de aves andinas, aunque el avance en el conocimiento no se ha realizado en forma homogénea, resultando en una preponderancia de trabajos desarrollados en los Andes tropicales.

En su mayoría, los estudios han seguido el enfoque clásico de la biogeografía ecológica, poniendo especial énfasis en el análisis de factores ambientales e interacciones biológicas, que varían entre distintos sitios a lo largo del gradiente altitudinal, para explicar los patrones altitudinales en la diversidad y distribución geográfica de las especies. A mediados del presente siglo, por ejemplo, el trabajo pionero de María Koepcke proveyó una descripción cualitativa de la vegetación y de las aves a lo largo de un transecto altitudinal desde la costa del Pacífico hasta altas altitudes en las montañas del centro de Perú (Koepcke, 1954). Similarmente, Pearson y Ralph (1978) analizaron el efecto de la variación en la diversidad y estructura de la vegetación sobre la riqueza y abundancia relativa de especies de vertebrados, en distintas comunidades vegetales a lo largo de una transecta ubicada en el sur del Perú, desde la costa del Pacífico —aproximadamente a los 18° de latitud— hasta los 4,500 m de elevación. Es interesante que en este sector de los Andes, los factores físicos estresantes característicos de altas altitudes (e.g. baja tensión de oxígeno, baja presión de vapor de agua, grandes fluctuaciones diarias en la temperatura) no son demasiado severos. Consecuentemente, la riqueza de especies de aves se incrementa positivamente con la altitud, a medida que aumenta la diversidad de especies de plantas y complejidad estructural de la vegetación (Pearson y Ralph, 1978). Este gradiente altitudinal *positivo* en la riqueza de especies contradice la hipótesis del efecto-rescate Rapoport que predice un decrecimiento monotónico de la riqueza de especies en función de la altitud (Stevens, 1989, 1992).

El papel de las interacciones bióticas sobre los gradientes altitudinales en la riqueza y distribución geográfica de especies de aves andinas ha sido discutido frecuentemente (ejemplos incluyen: Terborgh, 1971, 1977, 1985; Terborgh y Weske, 1975; Remsen y Cardiff, 1990; Remsen y Graves, 1995). Una de las características más conspicuas de la avifauna andina es la segregación altitudinal de especies cogenéricas. Este fenómeno, llamado de 'exclusión por repulsión', ha sido observado por Terborgh (1971) entre pares, tripletes y cuartetos de especies estrechamente relacionadas en la avifauna de la Cordillera de Vilcabamba, en Perú (aproximadamente 12°S). Terborgh (1971)

encontró que la amplitud de las áreas de distribución geográfica de las especies se incrementa con la altitud, tal como predice el efecto Rapoport (Stevens, 1989, 1992). Según su interpretación, la coexistencia de dos especies mutuamente excluyentes a lo largo del gradiente implica una selección que favorece la divergencia entre sus respectivos óptimos climáticos. La exclusión por repulsión favorecería el movimiento de una de las especies del par hacia el extremo superior del gradiente. La menor presión competitiva en la parte alta de la montaña permitiría que la especie ubicada en el extremo superior del gradiente amplíe su distribución geográfica de acuerdo con sus condiciones de máxima tolerancia climática. La repetición de este fenómeno para un conjunto amplio de taxones estrechamente relacionados produciría el patrón consistente con el efecto Rapoport observado en la Cordillera de Vilcabamba.

Contrariamente, Graves (1985) y Thiollay (1996) no verificaron el efecto Rapoport en los Andes. Thiollay (1996) concluyó que una combinación de factores históricos sumada a la degradación del hábitat por causas antrópicas ha modelado los patrones altitudinales en la riqueza y distribución geográfica de las especies en comunidades de aves rapaces en los Andes septentrionales del NW de Venezuela. Graves (1985) analizó el patrón altitudinal en el tamaño de las áreas de distribución geográfica de especies de aves restringidas a los bosques montanos húmedos en la ladera oriental de los Andes peruanos, encontrando que las especies que ocurren en ambos extremos del gradiente (i.e. a baja y alta altitud) tienen una amplitud geográfica más restringida que aquellas especies en altitudes intermedias. Los datos de Graves (1985: 561) sugieren que la variación en la amplitud de las áreas de distribución geográfica varía de acuerdo con la geometría de las montañas, la que favorece la presencia de rangos geográficos más amplios en altitudes intermedias donde existe un mayor espacio disponible.

Stevens (1992) ha reinterpretado los datos de Terborgh (1971) y Graves (1985), sugiriendo que la contradicción entre ambos estudios se explicaría por los distintos criterios utilizados para elaborar las bases de datos, dado que Graves (1985) excluyó todas las especies registradas en un único sitio a lo largo del gradiente altitudinal, mientras que Terborgh (1971) incluyó a estas especies (Stevens, 1992: 903). Sin embargo, existe evidencia adicional que indica que el patrón observado por Graves (1985) no es el simple resultado de un artefacto metodológico. Patterson *et al.* (1998) han confirmado la ausencia de un efecto altitudinal de Rapoport en la ladera oriental de los Andes peruanos, utilizando datos de distribución geográfica de un conjunto de 901 especies de aves en el Parque Nacional Manu (Perú). El pronunciado nivel de endemismo y la alta especialización de un amplio número de especies asociadas a hábitats de altura, en el Altiplano, explicaría por qué las especies que habitan altas altitudes tienen áreas de distribución más restringidas que aquellas que habitan altitudes intermedias (Patterson *et al.*, 1998).

Otros estudios más extensivos indican la ausencia generalizada del efecto altitudinal de Rapoport en América del Sur. Rahbek (1997) puso a prueba el patrón de Rapoport (Stevens, 1992), usando el conjunto de 2801 de especies de aves terrestres que habitan los biomas tropicales del Neotrópico. Encontró un alto número de especies con intervalos altitudinales restringidos en el más bajo (0-500 m); estas especies eran aves acuáticas, o restringidas a ambientes que ocurren cerca del nivel del mar. Rahbek (1997) rechazó el efecto Rapoport porque descubrió que la riqueza de especies no decrece monotónicamente con la altitud como predice el modelo de Stevens (1992); en cambio, el patrón tiene forma de 'domo asimétrico' o 'curva jorobada', donde la riqueza de especies es mayor entre los 500-1500 m que entre los 100-500 m (Rahbek, 1997). Stotz *et al.* (1996) proveen evidencia complementaria, en contra del efecto altitudinal de Rapoport, para la región de los Andes septentrionales y centrales; allí, el tamaño de las áreas de distribución geográfica de las especies de aves de los bosques montanos decrece con la altitud. Ruggiero y Lawton (1998) analizaron los patro-

nes latitudinales y altitudinales en la distribución geográfica de un conjunto de 835 especies de Passeriformes andinos. Estos autores mostraron cómo distintos patrones pueden aparecer cuando se aplican distintas metodologías sobre los datos. En general, encontraron que la latitud y la altitud tienen poco poder explicativo para la comprensión de los patrones espaciales de variación en los tamaños de áreas de distribución geográfica a escala continental (Ruggiero y Lawton, 1998).

Las aves andinas en cambio sugieren un efecto positivo del área geográfica sobre los patrones de diversidad. Rahbek (1997) cuantificó la relación entre la riqueza de especies y el área geográfica para distintos pisos altitudinales en los Andes, encontrando que pisos altitudinales más bajos tienen mayor riqueza de especies debido a su mayor superficie; la mayor productividad característica de las 'tierras bajas' de los Andes no contribuye al incremento de la diversidad (detalles metodológicos en Rahbek, 1997). El efecto del área geográfica sobre los patrones de diversidad en la avifauna andina también ha sido examinado en el contexto de la Teoría Biogeográfica de Islas (MacArthur y Wilson, 1967). Vuilleumier (1970) comparó el nivel de endemismo y la riqueza de especies entre 15 'islas' de páramo en los Andes de Venezuela, Colombia y norte de Ecuador. La vegetación del páramo ocurre por arriba de la línea de bosque a altas altitudes en los Andes, formando parches de vegetación aislados entre sí por otros tipos de vegetación que pueden analogarse a un sistema insular. Vuilleumier (1970) encontró que el tamaño de las 'islas' de páramo es un buen predictor de la riqueza de especies de aves en esos ambientes de alta montaña, mientras que el nivel de endemismo está más relacionado con el grado de aislamiento entre los parches de vegetación (Rosenzweig, 1995: 241-243).

Mamíferos

Patrones latitudinales. Los estudios de gradientes latitudinales en la riqueza de especies de mamíferos sudamericanos se han desarrollado a dos escalas de trabajo: regional y continental. A escala regional, los análisis han estado focalizados en la descripción de la variación espacial en la diversidad de especies y en la discusión de sus posibles determinantes ambientales en algún sector particular del continente. Por ejemplo, Chile, por su notable dirección preferencial en sentido N-S, constituye un escenario ideal para el estudio de gradientes latitudinales en la riqueza de especies y, consecuentemente, allí se han producido varios trabajos relevantes en este tema que han sido recapitulados por Jaksic (1997). Entre ellos, se destaca el análisis pionero de Meserve y Glanz (1978) quienes analizaron los patrones latitudinales en la riqueza de especies de micromamíferos sobre una transecta de 1000 km de longitud atravesando el centro y norte de Chile. Estos autores mostraron que la riqueza de especies de pequeños mamíferos decrece hacia el norte a lo largo de la costa chilena, desde la región mediterránea hasta el árido desierto de Atacama; encontraron que existe una correlación positiva entre el número de especies de micromamíferos, la precipitación y la cobertura herbácea del suelo. Sin embargo, otro análisis realizado sobre otra transecta de 500 km de longitud, situada en los bosques templados del sur de Chile (41°-45°S), indica una tendencia diferente: la riqueza de especies decrece hacia el sur siendo la latitud y la elevación los principales predictores del gradiente (Meserve *et al.*, 1991). Los trabajos de Meserve y Glanz (1978) y Meserve *et al.* (1991) son útiles para mostrar cómo la tendencia de variación latitudinal en la riqueza de especies puede ser positiva o negativa dependiendo del rango de latitudes analizado. Esto señala una dificultad con los estudios realizados a escala regional: dado que generalmente comprenden la distribución geográfica de un conjunto restringido de especies, y abarcan una extensión geográfica limitada, no es posible extraer conclusiones generales respecto de la forma y causa de los patrones a escalas geográficas mayores.

A escala continental, la riqueza de especies de mamíferos decrece desde los trópicos y subtrópicos sudamericanos hacia el sur, pero la forma y magnitud de los patrones varían dependiendo del taxón considerado. Distintos subconjuntos de especies de mamíferos muestran picos

de máxima riqueza de especies en distintas regiones de América del Sur (e.g. Webb y Marshall, 1982; Ruggiero, 1994; Kaufman, 1995; Willig y Gannon, 1997; Kaufman y Willig, 1998; Ruggiero, 1999b). En particular, los quirópteros, primates y carnívoros muestran un fuerte gradiente latitudinal en la riqueza de especies, con máximos centrados en latitudes tropicales (ca. 10°N-15°S) (e.g. Willig y Selcer, 1989; Willig y Sandlin, 1991; Ruggiero, 1994; Kaufman y Willig, 1998; Ruggiero, 1999b). En cambio, la latitud no es un buen predictor de la variación espacial en la riqueza de especies de roedores (Mares y Ojeda, 1982; Ruggiero, 1994, 1999b). Los marsupiales, edentados y roedores muestran patrones con máximos centrados en latitudes subtropicales o intermedias (ca. 15°S-30°S) (Ruggiero, 1994, 1999b; Willig y Gannon, 1997). Kaufman (1995) interpretó que las diferencias observadas entre distintos taxones reflejan el efecto de restricciones ecológicas y filogenéticas similares sobre la distribución geográfica —y, por lo tanto, sobre la diversidad— de conjuntos de especies que comparten un mismo plan de organización corporal o 'bauplan'. Consecuentemente, el efecto de distintos factores bióticos y abióticos podría manifestarse diferencialmente sobre distintos 'bauplans' o conjuntos taxonómicos (Kaufman, 1995). En este contexto, es interesante que Arita *et al.* (1990) encontraron una asociación entre las categorías de 'rareza' —i.e. establecidas sobre la base de considerar el tamaño de la distribución geográfica y la abundancia— y la filiación taxonómica, la dieta y el tamaño corporal de especies de mamíferos de los bosques neotropicales. Resulta razonable pensar que, efectivamente, la hipótesis de Kaufman (1995) es útil para entender las diferencias entre patrones de diversidad de distintos conjuntos de especies de mamíferos sudamericanos.

También existen diferencias en el grado en que distintos taxones adhieren al efecto Rapoport. Ruggiero (1994) aplicó el método de Stevens (1989) para cuantificar el patrón latitudinal de variación en el tamaño de los rangos geográficos de especies de mamíferos sudamericanos. Observó que los primates, carnívoros y quirópteros verifican el patrón de Rapoport, mientras que los marsupiales, edentados, roedores y artiodáctilos lo contradicen. Sin embargo, estos resultados dependen fuertemente de la metodología de análisis empleada. Recientemente, Lyons y Willig (1997) han confirmado que los quirópteros verifican, y los marsupiales contradicen el efecto Rapoport cuando se cuantifica el patrón siguiendo la metodología de Stevens (1989). Sin embargo, estos autores también aplicaron distintos modelos de simulación que tienen en cuenta las restricciones de espacio continental disponible en cada latitud teniendo en cuenta la forma del continente americano. Entonces observaron que la variación promedio en el tamaño de los rangos geográficos de las especies puede explicarse por efecto exclusivo del azar, teniendo en cuenta los límites naturales que la geometría del continente americano impone sobre la distribución geográfica de las especies.

Ruggiero *et al.* (1998) han puesto a prueba el efecto Rapoport para el conjunto de mamíferos sudamericanos utilizando dos índices biogeográficos elaborados por Rapoport (1975, 1982), i.e. resistencia ambiental y anisotropía. Estos índices tienen en cuenta la variación latitudinal y longitudinal del tamaño de los rangos geográficos en forma simultánea. Con esta metodología se observó que la variación en el tamaño de los rangos geográficos a escala continental sigue un patrón mucho más complejo que la predicha por el efecto Rapoport. En América del Sur, las mayores diferencias entre el tamaño de los rangos geográficos de las especies de mamíferos no ocurren en sentido N-S como predice el modelo de Stevens (1989) sino en sentido E-W; las especies con distribución geográfica más amplia se encuentran en las porciones orientales del Brasil y las de distribución geográfica más restringida se encuentran asociadas a la presencia de los Andes. Aquellos interesados en comparar los trabajos citados podrán observar cómo distintas metodologías de análisis pueden generar distintos patrones, siendo de importancia primordial analizar la influencia de artefactos metodológicos sobre los resultados para distinguir aquellas tendencias con significación biológica (para una discusión de este problema ver también Colwel y Hurr, 1994; Blackburn y Gaston, 1998; Ruggiero, 1999a).

El efecto del área geográfica sobre los patrones de diversidad de mamíferos sudamericanos se ha discutido en varias oportunidades. Por ejemplo, Mares (1992) observó que el gran macrohábitat continuo que él denomina 'tierras áridas' (*i.e.* según su definición, comprende desiertos, matorrales y pastizales en América del Sur) alberga la diversidad más alta de mamíferos en términos de riqueza de especies y endemismo. En cambio, Patterson (1994) y Patterson *et al.* (1996) subrayaron la importancia de un área mucho más pequeña, que se extiende desde el oeste de Venezuela hasta Bolivia sobre las laderas orientales de los Andes, donde se registra un alto número de especies de mamíferos endémicos. También existe considerable evidencia que sugiere que el efecto del área continental sobre la riqueza de especies podría depender del taxón considerado. Por ejemplo, los gradientes latitudinales en la riqueza de especies de quirópteros en América del Norte y Sur son usualmente interpretados como la consecuencia de variables correlacionadas con la latitud, como por ejemplo, la incidencia de la energía solar, los requerimientos termorregulatorios y la distribución y abundancia de los recursos disponibles; el efecto del área continental ha sido descartado varias veces como un predictor de la riqueza de especies de quirópteros, cuando su efecto se puso a prueba individualmente o en presencia de la latitud, longitud y riqueza de biomas (e.g. McCoy y Connor, 1980; Willig y Selcer, 1989; Willig y Sandlin, 1991). En cambio, los patrones latitudinales en la diversidad de los roedores histicognatos se explican por la extensión del espacio disponible a diferentes latitudes en América del Sur (Mares y Ojeda, 1982; Rosenzweig, 1995). Similarmente, Kaufman y Willig (1998) han observado que la latitud, longitud y área continental son todas variables importantes para explicar los patrones en la riqueza de especies de mamíferos no-voladores en América del N y S, mientras que el efecto de la latitud es suficiente para explicar el patrón observado en los quirópteros.

Las diferencias entre roedores y quirópteros han sido confirmadas por Ruggiero (1999b), luego de aplicar el protocolo desarrollado por Blackburn y Gaston (1997) para poner a prueba la hipótesis del área geográfica en América del Sur. Ruggiero (1999b) analizó los datos de distribución de un conjunto de 577 especies de mamíferos para cuantificar la relación entre la riqueza de especies y el área geográfica a dos escalas de análisis: local (a escala de celdas) y continental (a escala de biomas). Un análisis preliminar que involucró a todas las especies (tropicales y extratropicales) de mamíferos mostró que los patrones latitudinales en la riqueza de especies se explican por el efecto de la variación en determinadas variables ambientales, e.g. la temperatura. Sin embargo, luego de excluir las especies tropicales del análisis, se observó que el número de especies por unidad de área muestreada (*i.e.* densidad de especies a escala de celdas) en latitudes extratropicales depende del área de los biomas extratropicales. Las celdas inmersas en biomas más grandes albergan una mayor riqueza de especies de mamíferos que aquellas celdas inmersas en biomas más pequeños. A escala de biomas, la variación en el área geográfica entre diferentes macrohábitats es el mejor predictor de la riqueza de especies de mamíferos, aunque los roedores muestran una relación entre el área geográfica y la riqueza de especies más fuerte que los quirópteros. La exclusión de las especies tropicales no alteró los resultados obtenidos a escala de biomas, sugiriendo que la habilidad para capturar el efecto del rebasado de las especies tropicales hacia biomas extratropicales podría depender de la escala de análisis empleada (Ruggiero, 1999b).

El papel del conjunto regional de especies sobre la riqueza de especies de mamíferos observada a escala local ha sido examinado en el sur de América del Sur (45°-46°S). Kelt (1996) focalizó su análisis en las comunidades de mamíferos que habitan la región de ecotono entre el bosque valdiviano y las estepas patagónicas; ésta representa una zona de transición compleja con un fuerte gradiente ambiental (principalmente evidenciable en la precipitación), así como una zona de contacto entre faunas históricamente diferentes. Kelt (1996) utilizó los datos de distribución geográfica de las especies a escala continental para determinar el tamaño del conjunto regional de especies disponible para la coloniza-

ción de los distintos sitios muestreados a lo largo del gradiente. No encontró una relación significativa entre el número de especies capturadas por sitio y el tamaño del conjunto de especies disponibles para la colonización. Los conjuntos locales de mamíferos a través de la transición bosque-estepa están compuestos por una proporción aproximadamente constante de especies del conjunto regional de especies disponibles para colonizar un sitio dado. Kelt (1996) interpretó que la riqueza local es probablemente una función no lineal de la disponibilidad de recursos en el lugar, los cuales —al menos desde la perspectiva de los roedores— se mantendrían aparentemente constantes a través de este gradiente. Según su opinión, procesos que actúan a escala local, como las relaciones competitivas entre las especies de mamíferos, serían una fuerza importante para determinar la estructuración de estas comunidades de mamíferos, manteniendo los valores de riqueza de especies dentro de límites determinados.

Patrones altitudinales. Estudios desarrollados en las laderas occidentales de los Andes han registrado que la riqueza de especies de mamíferos se incrementa con la altitud. En el S del Perú (~18°S), la diversidad de mamíferos aumenta con la altitud y el incremento de la cobertura herbácea del suelo (Pearson y Ralph, 1978). Marquet (1994) analizó los patrones latitudinales y altitudinales en la riqueza de especies de pequeños mamíferos sobre 15 transectas altitudinales a lo largo de 32 grados de latitud, localizados desde los 5°S en Perú, pasando por el desierto de Atacama y altiplano adyacente, hasta los 37°S en el matorral mediterráneo y área andina adyacente. Encontró que la diversidad latitudinal de especies es máxima alrededor de los 17°S, disminuyendo marcadamente hacia el N y S de esa latitud; asimismo, la diversidad de micromamíferos se incrementa con la altitud en la mayoría de los transectos altitudinales considerados. Los patrones altitudinales positivos en la diversidad de especies descritos por Pearson y Ralph (1978) y Marquet (1994) contradicen las predicciones del modelo de Rapoport (Stevens, 1989, 1992). Sin embargo, el incremento en la riqueza de especies observado a altas altitudes en los Andes no implica que los mamíferos (y las aves) prefieran las altas altitudes *per se*, sino que refleja la importancia del Altiplano como centro de radiación adaptativa. La presencia de especies de roedores con rangos geográficos restringidos, especialistas en hábitats de altura, también se ha puesto de manifiesto sobre las laderas orientales de los Andes peruanos (Patterson *et al.*, 1998).

El Altiplano habría actuado como un centro generador de biota principalmente durante los ciclos de glaciación del Pleistoceno (Pearson y Ralph, 1978; Marquet, 1994; Patterson *et al.*, 1998). Esta idea está también avalada por Reig (1986) quien realizó un análisis extensivo de los patrones de diversidad y endemismo de roedores altoandinos, y concluyó que la puna ha actuado como un centro de diferenciación original para varios taxones de roedores sudamericanos. Aunque, para Reig (1986), la historia de diferenciación y adaptación de especies a las condiciones de ambientes altoandinos no se explica únicamente por los cambios climáticos cíclicos del cuaternario, sino que comienza más tempranamente en el terciario, *i.e.* a partir del mioceno-plioceno temprano, en los áridos ambientes de una protopuna situada a altitudes más bajas que el altiplano actual.

Los quirópteros se diferencian notablemente de los roedores y muestran un patrón altitudinal de variación en el tamaño de los rangos geográficos consistente con el efecto Rapoport. Graham (1983) observó que la diversidad de especies de quirópteros decrece fuertemente con la altitud sobre una transecta altitudinal amplia (700-3000m) ubicada sobre las laderas orientales de los Andes centrales en Perú (8°S a 17°S). El mismo patrón ha sido confirmado en un extensivo estudio de campo de las comunidades de quirópteros sobre una transecta de 3200 m de altitud en el Parque Nacional Manu (Perú, 12°S-13°S) (Patterson *et al.*, 1996, 1998). Los estudios en Manu evidenciaron un incremento progresivo en las amplitudes altitudinales de los quirópteros a medida que aumenta la altitud. El patrón de Rapoport verificado en los quirópteros ha sido interpretado como la consecuencia de una

interacción entre factores ecológicos e históricos. A medida que se asciende en altitud, disminuye la temperatura y se incrementan los costos de termorregulación, también disminuyen la productividad primaria y la heterogeneidad de hábitat lo cual se traduce en menor alimento y sitios de refugio disponibles. Esto restringe el movimiento ascendente de muchas de las especies propias de las tierras bajas tropicales. Por otra parte, los quirópteros muestran un bajo nivel de endemismo a altas altitudes por lo que a medida que se pierden especies en función de la altitud, raramente son reemplazadas por otras más especializadas a los hábitats de altura (Graham, 1983; Patterson *et al.*, 1996, 1998).

Insectos y plantas

La alta diversidad de especies de insectos y plantas en la naturaleza representa un desafío para aquellos interesados en comprender los factores determinantes de la diversidad biológica a escala continental. En la práctica, el análisis se ve complicado porque los datos de distribución geográfica para muchos de los taxones refleja un nivel de incertidumbre mucho más alto que en el caso de las aves y los mamíferos. Como el número de especies de insectos y plantas es muy alto, comparado con el número de mamíferos o aves, se hace difícil elaborar bases de datos representativas para extraer generalizaciones sobre las reglas que gobiernan la diversidad. Por este motivo, los estudios usualmente están limitados a grupos más restringidos de especies cuya distribución geográfica y características ecológicas son mejor conocidas. Así, el conocimiento de los patrones biogeográficos de estos grupos avanza más lentamente, en la medida en que distintos autores son capaces de elaborar bases de datos representativas de la diversidad de algunos taxones focales para los cuales se cuenta con información adecuada. Es recomendable consultar Gaston y Williams (1996) donde se describen en forma pictórica los patrones de variación latitudinal y longitudinal en la riqueza taxonómica y endemismo de varios grupos de plantas e insectos a escala global, incluyendo termitas, plantas con semilla y especies de *Eucalyptus*.

En América del Sur, se ha dedicado considerable atención al estudio de los patrones de distribución geográfica de hormigas. En particular, la distribución geográfica de las hormigas cortadoras de hojas (Attini) es relativamente bien conocida. Estos insectos son una de las principales 'pestes' endémicas de América, aunque varias de las especies son también buenas bioindicadoras y 'clave' en muchos ecosistemas naturales. Esto ha promovido el interés por entender sus patrones espaciales en la diversidad. Hasta el presente, los estudios han seguido el enfoque clásico de la biogeografía ecológica, para describir y tratar de discriminar los principales factores ecológicos determinantes de sus patrones de diversidad. Fowler (1983) observó que la mayor diversidad de especies se concentra en latitudes subtropicales de América del Sur. Un 19% de las especies (32-33 spp) se distribuye en las islas del Caribe, donde diferencias en el área geográfica de las islas y su distancia al continente son los mejores predictores de la diversidad de especies en este taxón (Fowler, 1983). A una escala regional, en Argentina, la máxima riqueza de especies de hormigas cortadoras de hojas se observa en el bosque seco chaqueño; desde allí, la riqueza de especies decrece en sentido N-S y también de E a W, a medida que disminuye la precipitación media anual y aumenta la estacionalidad climática, *i.e.* diferencia entre las temperaturas de invierno y verano (Farij-Brener y Ruggiero, 1994).

El efecto del tamaño de los rangos geográficos y otros factores geográfico-históricos sobre los patrones de diversidad de las hormigas cortadoras de hojas ha sido discutido solo tentativamente (*p. ej.* Fowler, 1983; Farij-Brener y Ruggiero, 1994) y merecerían ponerse a prueba en forma más rigurosa en el futuro. En este contexto, es interesante que el estudio de otro grupo de hormigas (hormigas de la miel, género *Myrmecocystus*), en América del Norte y México, no ha convalidado el efecto Rapoport. La tendencia observada en las hormigas de la miel indica que existe una reducción en el tamaño de los rangos geográficos de las especies en el extremo norte de su distribución geográfica; esto

sugiere que el efecto de la forma del continente y la superficie de hábitat adecuado disponible son los principales determinantes de la variación en el tamaño de los rangos geográficos de las especies a escala continental (Diniz-Filho y Fowler, 1998). Por otra parte, un estudio comparativo de los patrones de diversidad de hormigas recolectoras de semillas que habitan el desierto árido del Monte en Argentina y zonas desérticas en Chile sugiere que procesos biogeográficos e históricos (por ejemplo, el levantamiento de los Andes, la localización de centros de radiación adaptativa y el enriquecimiento de especies por dispersión desde los trópicos) podrían producir diferencias marcadas en la diversidad de especies entre regiones geográficamente cercanas y similares ecológicamente (Medel y Vázquez, 1994).

Los estudios basados en datos de distribución geográfica de plantas sudamericanas, han estado focalizados generalmente en algunos taxones o conjuntos particulares de especies —*e. g.* cactus, árboles— y en su mayoría han sido desarrollados a una escala regional. Una excepción, sin embargo, es el trabajo de Gentry (1988), donde se analizan con gran detalle patrones espaciales en la diversidad y composición florística de las comunidades de especies de plantas de los bosques tropicales de distintas regiones del mundo. Gentry (1988) analizó cómo varía la riqueza y diversidad de especies a lo largo de cinco gradientes ambientales: latitudinal, de precipitación, edáfico, altitudinal e intercontinental. Aunque la totalidad de su trabajo excede la temática del presente capítulo, merece destacarse que registró una asimetría en la riqueza de plantas alrededor del ecuador: en el hemisferio sur, la disminución latitudinal en la riqueza de especies comienza cerca del trópico de Capricornio, en cambio en el hemisferio norte, el gradiente comienza dentro de la zona tropical. También observó que la riqueza de especies de plantas decrece a una tasa constante en función de la altitud, desde sitios tropicales a baja altitud (1,500 m) hasta cerca del límite superior del bosque (3,100 m) en varios sitios de muestreo localizados en los bosques húmedos de los Andes tropicales. Sin embargo, una vez controlados los efectos de la latitud y altitud, la riqueza de especies de plantas neotropicales generalmente se incrementa con la precipitación y la fertilidad de los suelos; esta última variable jugaría un papel importante sobre la diversidad de los bosques amazónicos a través de su efecto sobre los patrones de remplazo espacial de especies (diversidad- β). Gentry (1988) interpretó que la alta riqueza de especies de plantas leñosas en el Amazonas se debe al efecto de la especialización de hábitat, que conduce a un gran remplazo espacial de especies, y a la presencia de especies accidentales que contribuirían al incremento de la diversidad local. Esta explicación es consistente con la hipótesis del efecto rescate- Rapoport (Stevens, 1989, 1992). Observó, además, que la riqueza de especies de plantas en los bosques de las tierras bajas neotropicales se incrementa con el aumento de la precipitación hasta alcanzar una asíntota alrededor de los 4,000-4,500 mm de precipitación anual. Este patrón fue interpretado como evidencia en favor del modelo de saturación de nicho (Gentry, 1988).

Los patrones espaciales en la riqueza de especies y patrones de remplazo de especies entre distintas comunidades (diversidad- β) de especies de la familia de los cactus (Cactaceae) han sido analizados en Argentina, a fin de poner a prueba el efecto de variables climático-ambientales sobre sus patrones de diversidad (Mourelle y Ezcurra, 1996, 1997a). Las tendencias más conspicuas indican que la mayor riqueza de especies de cactus se encuentra en el NW del país, asociada a la provincia biogeográfica de la Prepuna, el norte del desierto del Monte y el bosque seco Chaqueño. Desde allí, la riqueza de especies decrece de N a S y de E a W; la subregión Andino-Patagónica y la provincia Pampeana son pobres en especies. Los factores ambientales que describen la favorabilidad y variabilidad climática —*i. e.* la proporción de lluvia de verano, el número de días libres de heladas, la altitud y la temperatura media anual— son las variables que mejor explican la variación promedio de la riqueza de especies de cactus en la Argentina (otros detalles interesantes en Mourelle y Ezcurra 1996). Las zonas de mayor remplazo

de especies se encuentran en áreas topográfica y climáticamente heterogéneas, que representan la transición entre provincias biogeográficas (Mourelle y Ezcurra 1997a).

Mourelle y Ezcurra (1997b) examinaron la validez del efecto Rapoport a escala continental usando una submuestra de 60 especies de cactus columnares. Observaron que, en México, los rangos latitudinales de las especies se incrementan con la latitud, como predice el patrón de Rapoport. Sin embargo, el patrón no se verifica en la Argentina. Dado que la riqueza de especies se incrementa hacia los trópicos en ambas regiones, Mourelle y Ezcurra (1997b) rechazaron la hipótesis del efecto-rescate Rapoport (Stevens, 1989) como causa principal para entender los gradientes geográficos en la riqueza de especies de este taxón. Asimismo, Arroyo *et al.* (1996) han rechazado la hipótesis de la favorabilidad climática de Stevens (1989) como causa principal para entender el patrón de Rapoport observado en especies de árboles en el bosque templado-lluvioso de América del Sur (desde los 38°30'S hacia el sur). La hipótesis de la favorabilidad climática (Stevens, 1989) afirma que el efecto Rapoport resulta de una selección hacia mayor tolerancia climática en especies que habitan altas latitudes. Paradójicamente, las áreas de distribución geográfica de las especies de árboles analizadas por Arroyo *et al.* (1996) sustentan el efecto Rapoport, aun cuando en esa región del oeste del continente el rango estacional en la temperatura no se incrementa con la latitud.

Los patrones latitudinales y altitudinales en la riqueza de especies de plantas vasculares han sido examinados en las laderas occidentales y orientales de los Andes, observándose una notable variación espacial en la diversidad de especies de plantas según la región examinada. A escala biogeográfica, entre los 18°S-28°S, la riqueza de especies de plantas difiere entre regiones con iguales precipitaciones en las laderas orientales y occidentales de los Andes, siendo mayor en las laderas orientales de los Andes, donde la riqueza de especies supera en un tercio a la riqueza observada en el lado occidental (Arroyo *et al.*, 1988). En esa región del norte de Chile (18°S-28°S), sobre el lado occidental de los Andes, el efecto de variaciones en las condiciones de aridez se superpone, y sobrepasa, al efecto de variaciones en la temperatura (Arroyo *et al.*, 1988).

A una escala más regional, sobre el lado oriental de los Andes patagónicos (~41-45.5°S), las montañas más secas del este poseen una flora de altura más rica que las montañas con mayores precipitaciones situadas al oeste (Ferreira *et al.*, 1998b y otras referencias citadas en este trabajo). En esas montañas del sur de América del Sur, los efectos combinados de la elevación y orientación de las laderas montañosas son determinantes importantes de la riqueza de especies y cobertura de la vegetación de altura: la riqueza de especies, la heterogeneidad florística (diversidad-β) y la cobertura de la vegetación son más altas en sitios cálidos, de menor altitud, sobre las laderas montañosas con orientación norte, y disminuyen en los sitios fríos de las cumbres de alta montaña, y en las laderas con orientación sur (Ferreira *et al.*, 1998a). Varias hipótesis han sido propuestas para entender estos patrones, incluyendo el efecto de factores ecológicos actuales, la orografía y la histórica climática pasada de la región (Arroyo *et al.*, 1988; Ferreira *et al.*, 1998a, b).

Conclusiones

Gaston y Blackburn (1999) han identificado tres etapas en el desarrollo de un campo de estudio científico: (1) la etapa del *¿Qué?* es ampliamente descriptiva, y concierne el establecimiento del fenómeno particular que trata la disciplina. (2) En la etapa del *¿Cómo?* se trata de entender cómo funcionan y se organizan las tendencias. (3) La etapa del *¿Por qué?* concierne al desarrollo y comprensión de los mecanismos. Según mi opinión, la distinción de estas etapas resulta también útil para analizar el desarrollo de la biogeografía ecológica y macroecología en América del Sur, con especial referencia al análisis

de los gradientes geográficos en la diversidad. A través de los ejemplos analizados en este trabajo, surge claramente que el avance en el conocimiento de los factores que gobiernan el mantenimiento y variación espacial en la diversidad de la biota sudamericana ha sido heterogéneo. Sin embargo, también puede observarse el grado en que esas tres etapas están siendo completadas, a la vez que surgen algunas señales indicativas de hacia dónde deberían encauzarse los esfuerzos en el futuro (Cuadro II).

En América del Sur, la etapa del *¿Qué?* está sustentada por el amplio número de trabajos que han documentado patrones de variación espacial en la riqueza y diversidad de especies a distintas escalas geográficas. Se observa que los estudios han sido útiles para poner a prueba aquellas tendencias más generales, a la vez que han revelado otras características mucho más sutiles, que aportan sustento a la fase del *¿Cómo?*, i.e. para una mejor comprensión de cómo se constituyen los patrones de variación geográfica de la diversidad a escala continental (Cuadro II). Según Blackburn y Gaston (1999), tratar de determinar cómo están estructuradas las tendencias en forma más detallada es un paso importante en el camino de tratar de encontrar cuáles son los mecanismos responsables de los patrones evidenciados. Claramente, esta etapa no ha sido completada en América del Sur. El Cuadro II permite ver que nuestro conocimiento acerca de la forma y estructura de los patrones que describen la relación entre la riqueza de especies a escala local y el tamaño de los biomas a escala continental todavía es incompleto. Sabemos que existe un efecto del área geográfica sobre los patrones latitudinales y altitudinales en la riqueza de especies. Pero, por ejemplo, ¿varía la magnitud de esta relación entre distintos taxones? Asimismo, no está claro el grado en que el tamaño del conjunto regional de especies disponibles para la colonización influye sobre la riqueza de especies registrada a escala local en distintas comunidades de América del Sur. Para avanzar en este último tópico, debería promoverse la realización de estudios extensivos que pusieran a prueba las predicciones de las hipótesis pertinentes en cada caso, tratando de evitar la aceptación de uno u otro modelo —e.g. saturación v. muestreo proporcional— solo a partir de interpretaciones *ad hoc* realizadas *a posteriori* del análisis.

Finalmente, la etapa del *¿Por qué?* trata de explicar los patrones generados en la fase del *¿Qué?* y del *¿Cómo?* (Gaston y Blackburn, 1999). Lawton (1999) explica cómo un mismo patrón puede ser generado por diferentes reglas, y las mismas reglas pueden generar distintos patrones dependiendo de sus detalles contingentes. El término "contingencia" significa "verdadero solamente bajo circunstancias particulares". La totalidad de evidencia examinada en este capítulo apoya la idea de que, muy probablemente, los patrones espaciales en la riqueza de especies se expliquen por varios factores claves que podrían diferir de acuerdo con el taxon considerado, e interactuar jerárquicamente entre sí (Blackburn y Gaston, 1996a,b; Lawton 1996; Kerr y Packer, 1997). Explicaciones que invocan únicamente el efecto de variables ecológico-ambientales son insuficientes para comprender los gradientes latitudinales y altitudinales en la riqueza de especies; el efecto de factores geográficos que actúan a escala regional, así como la historia de los taxones analizados debe ser tenido en cuenta en los análisis (Cuadro II). Según mi opinión, esto alerta en contra de promover una separación estricta entre distintos programas de investigación en biogeografía y sugiere que la búsqueda de nuevos campos de interacción entre la biogeografía ecológica, la biogeografía histórica y la macroecología podría ser el camino más promisorio para poder comprender profundamente los patrones biogeográficos observados en América del Sur.

Agradecimientos

Especialmente a Cecilia Ezcurra por la lectura crítica del manuscrito y sus valiosos comentarios. Al CONICET, Universidad Nacional del Comahue y ANPCyT (PICT 01-00000-00276) por proveer financiación que permitió a la autora completar este trabajo.

Cuadro II. Desarrollo de las etapas del *¿Qué?*, del *¿Cómo?* y del *¿Por qué?* en la biogeografía ecológica y macroecología en América del Sur, a partir de estudios de caso que ilustran este capítulo. Ho, H1, H2 = se refiere a las hipótesis iniciales de trabajo, i.e patrones esperados.

1º Etapa del ¿Qué?

Identificación y descripción de los patrones

1. Gradiente latitudinal en la riqueza de especies.
Ho=disminución progresiva de la riqueza de especies desde los trópicos a regiones templado-frías.

2. Gradiente altitudinal en la riqueza de especies.
Ho=disminución progresiva de la riqueza de especies desde la base a la cumbre de las montañas.

3. Gradiente latitudinal en el tamaño de las áreas de distribución geográfica.

Ho= incremento progresivo del tamaño de las áreas de distribución geográfica de las especies en función de la latitud ("patrón latitudinal de Rapoport").

4. Gradiente altitudinal en el tamaño de las áreas de distribución geográfica.

Ho= incremento progresivo del tamaño de las áreas de distribución geográfica de las especies en función la altitud ("patrón altitudinal de Rapoport").

5. Relación entre la riqueza de especies y el tamaño del área geográfica.

Ho= incremento de la riqueza de especies con el aumento en el tamaño de los biomas.

6. Relación entre la riqueza local de especies y el conjunto regional de especies.

H1= la riqueza local de especies se controla por el efecto de interacciones bióticas que ocurren dentro de las comunidades (modelo de saturación).

H2= la riqueza local de especies se incrementa proporcionalmente con el conjunto regional de especies (modelo del muestreo proporcional).

2º Etapa del ¿Cómo?

Comprensión de la estructura detallada de las tendencias

- Los patrones son asimétricos alrededor del ecuador.
- Los máximos están localizados en distintas latitudes dependiendo del taxón.
- A escala regional, existen gradientes positivos o negativos dependiendo de la región y el taxón.
- Al menos en aves, la riqueza de especies también decrece de este a oeste en América del Sur.
- En mamíferos y plantas se observa un alto remplazo de especies en áreas topográfica y climáticamente heterogéneas, y áreas de transición entre provincias biogeográficas.

- Existen patrones con forma de domo asimétrico que indican mayor riqueza de especies a altitudes intermedias.
- A escala regional, existen gradientes positivos o negativos dependiendo de la región y los taxones considerados.
- A escala regional, se observan diferencias en los patrones de riqueza de especies entre las laderas orientales y occidentales de los Andes.

- Los patrones son asimétricos a ambos lados del ecuador.
- Existe sólo un apoyo parcial al S del ecuador, en plantas y mamíferos.
- Al menos en mamíferos, gran parte de la variación en el tamaño de los rangos geográficos ocurre en sentido E-W, en América del Sur.

- Existe un apoyo parcial al patrón altitudinal de Rapoport en los Andes, en parte asociado a diferencias taxonómicas.
- Roedores y aves: muestran rangos geográficos restringidos a altas altitudes en los Andes tropicales.
- Quirópteros: verifican el patrón de Rapoport en los Andes tropicales.

- Los biomas más grandes sustentan mayor número de especies de aves y mamíferos.
- Sitios locales (= celdas) inmersos en biomas más extensos sustentan un mayor número de especies de mamíferos.
- Los mamíferos sugieren que la relación entre el área de los biomas y la riqueza de especies podría variar dependiendo del taxón considerado.
- En los Andes, los pisos altitudinales más extensos albergan mayor riqueza de especies de aves

- Existe evidencia en plantas y mamíferos que apoya al modelo de saturación.

3º Etapa del ¿Por qué?

Desarrollo y comprensión de los mecanismos

- Los patrones se constituyen por el efecto de distintos factores bióticos y abióticos, que se manifiestan diferencialmente sobre distintos conjuntos de especies, sumado al efecto de la contingencia histórica.

- Los patrones se explican por el efecto de variaciones en la superficie habitable disponible en cada piso altitudinal, sumado al efecto factores bióticos y abióticos, y la contingencia histórica de cada taxón.

- Los patrones se explican por el efecto de las restricciones espaciales impuestas por la geometría del continente, así como por la suma de características geográficas de la superficie continental y la historia de la fauna.

- Se rechaza la hipótesis de la favorabilidad climática como explicación general para entender este gradiente.
- Se rechaza la hipótesis del efecto rescate-Rapoport como explicación primaria para entender el gradiente altitudinal en la riqueza de especies.

- Los patrones se explican por el efecto de restricciones espaciales impuestas por la geometría de las montañas, sumado al efecto de factores ecológicos y la contingencia histórica.

- Se rechaza la hipótesis del efecto rescate-Rapoport como explicación primaria para entender el gradiente altitudinal en la riqueza de especies.

- Existe un efecto del área geográfica de los biomas sobre los patrones latitudinales y altitudinales en la diversidad.

- Faltan elucidar varios aspectos de la estructura detallada de este patrón a escala continental.

- Falta determinar el grado de aplicación de ambos modelos para entender los patrones de diversidad en la biota sudamericana.

Referencias

- Arita, H. T., J. G. Robinson y K. H. Redford.** 1990. Rarity in Neotropical forest mammals and its ecological correlates. *Conserv. Biol.*, 4: 181-192.
- Arroyo, M. T. K., M. Riveros, A. Peñaloza, L. Cavieres y A. M. Faggi.** 1996. Phytogeographic relationships and regional richness patterns of the cool temperate rainforest flora of southern South America, pp 134-172 en: Lawford, R. G., P. B. Alaback y E. Fuentes (eds.), High-latitude rainforests and associated ecosystems of the west coast of the Americas. Climate, Hydrology, Ecology and Conservation, Springer-Verlag, Nueva York.
- Arroyo, M. T. K., F. A. Squeo, J. J. Armesto y C. Villagrán.** 1988. Effects of aridity on plant diversity in the northern Chilean Andes: results of a natural experiment. *Ann. Missouri Bot. Gard.*, 75: 55-78.
- Blackburn, T. M. y K. J. Gaston.** 1996a. A sideways look at patterns in species richness, or why there are so few species outside the tropics. *Biodiv. Lett.*, 3: 44-53.
- Blackburn, T. M. y K. J. Gaston.** 1996b. Spatial patterns in the species richness of birds in the New World. *Ecography*, 19: 369-376.
- Blackburn, T. M. y K. J. Gaston.** 1996c. Spatial patterns in the geographic ranges of bird species in the New World. *Phil. Trans. R. Soc., London*, B 351: 897-912.
- Blackburn, T. M. y K. J. Gaston.** 1996d. The distribution of bird species in the New World: Patterns in species turnover. *OIKOS*, 77: 146-152.
- Blackburn, T. M. y K. J. Gaston.** 1997. The relationship between geographic area and the latitudinal gradient in species richness in New World birds. *Evol. Ecol.*, 11: 195-204.
- Blackburn, T. M. y K. J. Gaston.** 1998. Some methodological issues in macroecology. *Amer. Natur.*, 151: 68-83.
- Begon, M., J. L. Harper y C. R. Townsend.** 1986. *Ecology: Individuals, populations and communities*. Blackwell Scientific Publication, Sunderland, Massachusetts.
- Brown, J. H.** 1988. Species diversity, pp. 57-89 en: A. A. Myers y P. S. Giller (eds.), *Analytical Biogeography*, Chapman y Hall, Londres.
- Brown, J. H.** 1995. *Macroecology*. The University of Chicago Press, Chicago.
- Brown, J. H. y B. A. Maurer.** 1989. Macroecology: The division of food and space among species on continents. *Science*, 243: 1145-1150.
- Ceballos, G., P. Rodríguez y R. A. Medellín.** 1998. Assessing conservation priorities in megadiverse Mexico: Mammalian diversity, endemism, and endangerment. *Ecol. Appl.*, 8 (1): 8-17.
- Chapman, F. M.** 1926. *The distribution of bird-life in Ecuador. A contribution to a study of the origin of Andean bird life*. Bull. Amer. Mus. Nat. Hist. LV, New York.
- Cowlishaw, G. y J. E. Hacker.** 1997. Distribution, diversity, and latitude in African primates. *Amer. Natur.*, 150: 505-512.
- Colwell, R. K. y G. C. Hurtt.** 1994. Nonbiological gradients in species richness and a spurious Rapoport effect. *Amer. Natur.*, 144: 570-595.
- Cornell, H. V.** 1993. Unsaturated patterns in species assemblages: The role of regional processes in setting local species richness, pp 243-252 en: R. E. Ricklefs y D. Schluter (eds.), *Species diversity in ecological communities: Historical and geographical perspectives*, The University of Chicago Press, Chicago y Londres.
- Cornell, H. V. y R. H. Karlson.** 1996. Species richness of reef-building corals determined by local and regional processes. *J. An. Ecol.*, 65: 233-241.
- Cornell, H. V. y J. H. Lawton.** 1992. Species interactions, local and regional processes, and limits to the richness of ecological communities: A theoretical perspective. *J. An. Ecol.*, 61: 1-12.
- Darlington, P. J., Jr.** 1957. *Zoogeography: The geographical distribution of animals*. John Wiley y Sons, Inc., New York.
- Davidowitz, G. y M. L. Rosenzweig.** 1998. The latitudinal gradient in species diversity among North American grasshoppers (Acrididae) within a single habitat: A test of the spatial heterogeneity hypothesis. *J. Biogeogr.*, 25: 553-560.
- Diniz-Filho, J. A. F. y H. G. Fowler.** 1998. Honey ants (genus *Myrmecocystus*) macroecology: Effect of spatial patterns on the relationship between worker body size and geographic range size. *Envir. Entomol.*, 27: 1094-1101.
- Edwards, P. J., R. M. May y N. R. Webb (eds.).** 1994. *Large-scale ecology and conservation biology*. Blackwell Scientific Publications, Oxford.
- Fleishman, E., G. T. Austin y A. D. Weiss.** 1998. An empirical test of Rapoport's rule: Elevational gradients in montane butterfly communities. *Ecology*, 79 (7): 2482-2493.
- Farji-Brener y A. Ruggiero.** 1994. Leaf-cutting ants (*Atta* and *Acromyrmex*) inhabiting Argentina: Patterns in species richness and geographical range sizes. *J. Biogeogr.*, 21: 535-543.
- Ferreira, M., A. Cingolani, C. Ezcurra y D. Bran.** 1998a. High-Andean vegetation and environmental gradients in northwestern Patagonia, Argentina. *J. Veg. Sci.*, 9: 307-316.
- Ferreira, M., S. Clayton y C. Ezcurra.** 1998b. La flora altoandina de los sectores este y oeste del parque Nacional Nahuel Huapi, Argentina. *Darwiniana*, 36: 65-79.
- Fowler, H. G.** 1983. Latitudinal gradients and diversity of the leaf-cutting ants (*Atta* and *Acromyrmex*) (Hymenoptera: Formicidae). *Rev. Biol. Trop.*, 31 (2): 213-216.
- Gaston, K. J.** 1994. *Rarity*. Chapman y Hall, Londres.
- Gaston, K. J. (ed.).** 1996. *Biodiversity. A biology of numbers and difference*. Blackwell Science, University Press, Cambridge.
- Gaston, K. J. y T. M. Blackburn.** 1999 A critique for macroecology. *OIKOS*, 84 (3): 353-368.
- Gaston K. J. y S. L. Chown.** 1999. Why Rapoport's rule does not generalise. *OIKOS*, 84 (2): 309-312.
- Gaston, K. J., T. M. Blackburn y J. I. Spicer.** 1998. Rapoport's rule: Time for an epitaph? *TREE*, 13: 70-74.
- Gaston, K. J. y P. H. Williams.** 1996. Spatial patterns in taxonomic diversity, pp 202-229 en: Gaston, K. J. (ed.), *Biodiversity: A biology of numbers and difference*, Blackwell Science, Cambridge.
- Gentry, A.** 1988. Changes in plant community diversity and floristic composition on environmental and geographical gradients. *Ann. Missouri Bot. Gard.*, 75: 1-34.
- Graham, G. L.** 1983. Changes in bat species diversity along an elevational gradient up the Peruvian Andes. *J. Mammal.*, 64: 559-571.
- Graves, G. R.** 1985. Elevational correlates of speciation and intraspecific geographic variation in plumage in Andean forest birds. *The Auk*, 102: 556-579.
- Hochberg, M. E., J. Clobert y R. Barbault (eds.).** 1996. *Aspects of the genesis and maintenance of biological diversity*. Oxford University Press, New York.
- Humphries, C. J. y L. R. Parenti.** 1986. *Cladistic biogeography*. Clarendon Press, Oxford.
- Jaksic, F.** 1997. *Ecología de los vertebrados de Chile*. Facultad de Ciencias Biológicas. Ediciones Universidad Católica de Chile. Colección Textos Universitarios.
- Janzen, F. C.** 1981. The peak of North American Ichneumonid species richness lies between 38° and 42° N.
- Karlson, R. H. y H. V. Cornell.** 1998. Scale-dependent variation in local vs. regional effects on coral species richness. *Ecol. Mon.*, 68 (2) 259-274.
- Kaufman, D. M.** 1995. Diversity of New World mammals: Universality of the latitudinal gradients of species and bauplans. *J. Mammal.*, 76: 322-334.
- Kaufman, D. M.** 1998. Latitudinal patterns of mammalian species richness in the New World: the effects of sampling method and faunal group. *J. Biogeogr.*, 25: 795-805.
- Kelt, D. A.** 1996. Ecology of small mammals across a strong environmental gradient in southern South America. *J. Mammal.*, 77: 205-219.

- Koepcke, M.** 1954. Corte ecológico transversal en los Andes del Perú central con especial consideración de las aves. Parte I: Costa. Vertientes occidentales y región altoandina. Memorias del Museo de Historia Natural "Javier Prado", N°3, 119 pp.
- Lawton, J. H.** 1999. Are there general laws in ecology? *OIKOS*, 84: 177-192.
- Lyons, S. K. y M. R. Willig.** 1997. Latitudinal patterns of range size: methodological concerns and empirical evaluations for New World bats and marsupials. *OIKOS*, 79: 568-580.
- MacArthur, R. H.** 1972. *Geographical ecology: Patterns in the distribution of species*. Harper and Row, Publishers, Inc., Nueva York.
- MacArthur, R. H. y E. O. Wilson.** 1967. *The theory of island biogeography*. Princeton University Press, New Jersey.
- Mares, M. A.** 1992. Neotropical mammals and the myth of Amazonian biodiversity. *Science*, 255: 976-979.
- Mares, M. A. y R. A. Ojeda.** 1982. Patterns of diversity and adaptation in South American hystricognath rodents, pp. 393-432 en: Mares, M. A. y H. H. Genoways (eds.), *Mammalian biology in South America*. Volume 6, Special Publication Series, Pymatuning Laboratory of Ecology, University of Pittsburgh, Pittsburgh.
- Marquet, P.** 1994. Diversity of small mammals in the Pacific Coastal Desert of Peru and Chile and in the adjacent Andean area: Biogeography and community structure. *Austr. J. Zool.*, 42: 527-542.
- McCoy, E. D. y E. F. Connor.** 1980. Latitudinal gradients in the species diversity of North American mammals. *Evolution*, 24: 193-203.
- Medel, R. G. y R. A. Vásquez.** 1994. Comparative analysis of harvester ant assemblages of Argentinian and Chilean arid zones. *J. Arid Environ.*, 26: 363-371.
- Meserve, P. L. y W. E. Glanz.** 1978. Geographical ecology of small mammals in the northern Chilean arid zone. *J. Biogeogr.*, 5: 135-148.
- Meserve, P. L., D. A. Kelt y D. R. Martínez.** 1991. Geographical ecology of small mammals in continental Chile Chico, South America. *J. Biogeogr.*, 18: 179-187.
- Morrone, J. J., D. Espinosa-Organista y J. Llorente-Bousquets.** 1996. *Manual de biogeografía histórica*. Universidad Nacional Autónoma de México, México, D.F.
- Mourelle, C. y E. Ezcurra.** 1996. Species richness of Argentine cacti: A test of biogeographic hypothesis. *J. Veg. Sci.*, 7: 667-680.
- Mourelle, C. y E. Ezcurra.** 1997a. Differentiation diversity of Argentine cacti and its relationship to environmental factors. *J. Veg. Sci.*, 8: 547-558.
- Mourelle, C. y E. Ezcurra.** 1997b. Rapoport's rule: A comparative analysis between South and North American columnar cacti. *Amer. Natur.*, 150: 131-142.
- Myers, A. A. y P. S. Giller.** 1988. Process, pattern and scale in biogeography, pp. 3-12 en: Myers, A. A. y P. S. Giller (eds.), *Analytical biogeography*, Chapman and Hall, Londres.
- Nelson, G. y N. Platnick.** 1981. *Systematics and biogeography: Cladistics and vicariance*. Columbia University Press, Nueva York.
- Patterson, B. D.** 1994. Accumulating knowledge on the dimensions of biodiversity: Systematic perspectives on Neotropical mammals. *Biodiv. Lett.*, 2: 79-86.
- Patterson, B. D., V. Pacheco y S. Solari.** 1996. Distributions of bats along an elevational gradient in the Andes of south-eastern Peru. *J. Zool., London*, 240: 637-658.
- Patterson, B. D., D. F. Stotz, S. Solari, J. W. Fitzpatrick y V. Pacheco.** 1998. Contrasting patterns of elevational zonation for birds and mammals in the Andes of southeastern Peru. *J. Biogeogr.*, 25: 593-607.
- Pearson, O. P. y C. P. Ralph.** 1978. The diversity and abundance of vertebrates along an altitudinal gradient in Peru. *Mem. Mus. Hist. Nat. 'Javier Prado'*, 18: 1-97.
- Pianka, E. R.** 1966. Latitudinal gradients in species diversity: A review of concepts. *Amer. Natur.*, 100: 33-46.
- Pielou, E. C.** 1979. *Biogeography*. John Wiley y Sons, Nueva York.
- Platnick, N. I.** 1991. Patterns of biodiversity: Tropical vs. temperate. *J. Nat. Hist.*, 25: 1083-1088.
- Prendergast, J. R., R. M. Queen, J. H. Lawton, B. C. Eversham y D. W. Gibbon.** 1994. Rare species, the coincidence of diversity and conservation strategies. *Nature*, 365: 335-337.
- Rabinovich, J. E. y E. H. Rapoport.** 1975. Geographical variation of diversity in Argentine passerine birds. *J. Biogeogr.*, 2: 141-157.
- Rahbek, C.** 1997. The relationship among area, elevation, and regional species richness in Neotropical birds. *Amer. Natur.*, 149: 876-902.
- Rapoport, E. H.** 1975. *Areografía: Estrategias geográficas de las especies*. Fondo de Cultura Económica, México.
- Rapoport, E. H.** 1982. *Areography: Geographical strategies of species*. Pergamon Press, Oxford.
- Reig, O. A.** 1986. Diversity patterns and differentiation of high Andean rodents, pp. 404-438 en: Vuilleumier, F. y M. Monasterio (eds.), *High altitude tropical biogeography*, Oxford University Press, Oxford
- Remsen, J. V. y S. W. Cardiff.** 1990. Patterns of elevational and latitudinal distribution, including a "niche switch," in some guans (Cracidae) of the Andes. *The Condor*, 92: 970-981.
- Remsen, J. V. Jr. y W. S. Graves IV.** 1995. Distribution patterns of *Buarremon* brush-finches (Emberizinae) and interspecific competition in Andean birds. *The Auk*, 112: 225-236.
- Ricklefs, R. E.** 1987. Community diversity: relative roles of local and regional processes. *Science*, 235: 167-171.
- Ricklefs, R. E. y D. Schluter.** 1993. *Species diversity in ecological communities*. The University of Chicago Press, Chicago y Londres.
- Rohde, K.** 1992. Latitudinal gradients in species diversity: the search for the primary cause. *OIKOS*, 65: 514-527.
- Rohde, K.** 1996. Rapoport's Rule is a local phenomenon and cannot explain latitudinal gradients in species diversity. *Biodiv. Lett.*, 3: 10-13.
- Rohde, K.** 1997. The larger area of the tropics does not explain latitudinal gradients in species diversity. *OIKOS*, 79 (1) 169-172.
- Rohde, K. y M. Heap.** 1996. Latitudinal ranges of teleost fish in the Atlantic and Indo-Pacific Oceans. *Amer. Natur.*, 147: 659-665.
- Rohde, K., M. Heap y D. Heap.** 1993. Rapoport's Rule does not apply to marine teleosts and cannot explain latitudinal gradients in species richness. *Amer. Natur.*, 142: 1-16.
- Rosen, B. R.** 1988. Biogeographic patterns: A perceptual overview, pp. 23-55 en: Myers A. A. y P. S. Giller (eds.), *Analytical biogeography*, Chapman and Hall, Londres.
- Rosenzweig, M. L.** 1975. On continental steady states of species diversity, pp. 121-140 en: Cody, M. L. y J. M. Diamond (eds.), *Ecology and evolution of communities*, The Belknap Press of Harvard University Press, Cambridge, Massachusetts.
- Rosenzweig, M. L.** 1992. Species diversity gradients: We know more and less than we thought. *J. Mammal.*, 73: 715-730.
- Rosenzweig, M. L.** 1995. *Species diversity in space and time*. Cambridge University Press, Cambridge.
- Roy, K., D. Jablonski, J. Valentine y G. Rosenberg.** 1998. Marine latitudinal diversity gradients: Tests of causal hypotheses. *Proc. Natl. Acad. Sci.*, 95 (7): 3699.
- Ruggiero, A.** 1994. Latitudinal correlates of the sizes of mammalian geographical ranges in South America. *J. Biogeogr.*, 21: 545-559.
- Ruggiero, A.** 1999a. Búsqueda de patrones en macroecología: La Regla de Rapoport. *Ecol. Austral*, en prensa.
- Ruggiero, A.** 1999b. Spatial patterns in the diversity of mammal species: A test of the geographic-area hypothesis in South America. *Ecoscience*, en prensa.
- Ruggiero, A. y J. H. Lawton.** 1998a. Are there latitudinal and altitudinal Rapoport effects in the geographic ranges of Andean passerine birds? *Biol. J. Linn. Soc.*, 63: 283-304.
- Ruggiero, A., J. H. Lawton y T. M. Blackburn.** 1998b. The geographic ranges of mammalian species in South America: Spatial patterns in environmental resistance and anisotropy. *J. Biogeogr.*, 25: 1093-1103.
- Stevens, G. C.** 1986. Dissection of the species-area relationship among wood-boring insects and their host plants. *Amer. Natur.*, 128, 35-46.

- Stevens, G. C.** 1989. The latitudinal gradient in geographical range: how so many species coexist in the tropics. *Amer. Natur.*, 133: 240-256.
- Stevens, G. C.** 1992a. The elevational gradient in altitudinal range: An extension of Rapoport's latitudinal rule to altitude. *Amer. Natur.*, 140: 893-911.
- Stevens, G. C.** 1992b. Spilling over the competitive limits to species coexistence, pp. 40-58 en: Eldredge, N. (ed.), *Systematics, ecology and the biodiversity crisis*, Columbia University Press, Nueva York.
- Stevens, G. C.** 1996. Extending Rapoport's rule to Pacific marine fishes. *J. Biogeogr.*, 23: 149-154.
- Stotz, D. F., J. W. Fitzpatrick, T. A. Parker III y J. K. Moskovitz.** 1996. *Neotropical birds: Ecology and conservation*. The University of Chicago Press, Chicago.
- Terborgh, J.** 1971. Distribution on environmental gradients: theory and a preliminary interpretation of distributional patterns in the avifauna of the Cordillera Vilcabamba, Peru. *Ecology*, 52: 23-40.
- Terborgh, J.** 1973. On the notion of favorableness in plant ecology. *Amer. Natur.*, 107: 481-501.
- Terborgh, J.** 1977. Bird species diversity on an Andean elevational gradient. *Ecology*, 58: 1007-1019.
- Tergorgh, J.** 1985. The role of ecotones in the distribution of Andean birds. *Ecology*, 66: 1237-1246.
- Terborgh, J. y J. S. Weske.** 1975. The role of competition in the distribution of Andean birds. *Ecology*, 56: 562-576.
- Thiollay, J. -M.** 1996. Distributional patterns of raptors along altitudinal gradients in the northern Andes and effects of forest fragmentation. *J. Trop. Ecol.*, 12: 535-560.
- Vuilleumier, F.** 1970. Insular biogeography in continental regions. I. The northern Andes of South America. *Amer. Natur.*, 104: 373-388.
- Vuilleumier, F.** 1988. Avian diversity in tropical ecosystems of South America and the design of national parks. *BIOTA Bulletin*, 1(2): 5-32.
- Webb, S. D. y L. G. Marshall.** 1982. Historical biogeography of recent South American land mammals, pp. 39-52 en: Mares, M. A. y H. H. Genoways (eds.), *Mammalian biology in South America*. Volume 6, Special Publication Series, Pymatuning Laboratory of Ecology, University of Pittsburgh, Pittsburgh.
- Willig, M. R. y M. R. Gannon.** 1997. Gradients of species density and turnover in marsupials: a hemispheric perspective. *J. Mammal.*, 78: 756-765.
- Willig, M. R. y E. A. Sandlin.** 1991. Gradients of species density and species turnover in New World bats: A comparison of quadrat and band methodologies, pp. en: Mares, M. A. y D. J. Schmidly (eds.), *Latin American mammalogy: History, biodiversity, and conservation*, University of Oklahoma Press, Norman y Londres.
- Willig, M. R. y K. W. Selcer.** 1989. Bat species density gradients in the New World: A statistical assessment. *J. Biogeogr.*, 16: 189-195.

LA TEORÍA DEL EQUILIBRIO INSULAR EN BIOGEOGRAFÍA Y BIOCONSERVACIÓN

Carmen Pozo y Jorge Llorente Bousquets

“En la ciencia de la biogeografía, la isla es la primera unidad que la mente puede abstraer para comenzar a comprender”

MacArthur y Wilson, 1967

Las islas oceánicas y la vida insular siempre han sido de gran interés para taxónomos, ecólogos, genetistas y biogeógrafos, ya sean botánicos o zoólogos. Su importancia radica en la información que nos aportan sobre los procesos de la evolución, en espacio y tiempo, así como de procesos ecológicos. Desde un punto de vista histórico, es clara la relevancia que tuvo la fauna de las islas Galápagos para la formulación de los planteamientos de Darwin, así como fue significativa la isla Ternate (en Indonesia) para Wallace, quien planteó la teoría de la evolución por selección natural y que, además, publicó en 1880, “La vida en las islas o los fenómenos y causas de las faunas y floras insulares incluyendo una revisión y una propuesta de solución al problema de los climas geológicos” (Williamson, 1981). Estos trabajos solo son ejemplos, y debido a los constantes viajes de exploración que en esas épocas se intensificaron, con base en ellos se incrementó notablemente la información sobre las diferentes especies halladas en distintas islas; sin embargo, la mayoría de las investigaciones biogeográficas de esa época, consistían en descripciones de la distribución de taxones particulares (‘biogeografía estadística’) y se producían explicaciones históricas *ad hoc*, como es el caso del planteamiento de puentes transoceánicos para entender algunas distribuciones disyuntas.

El primer intento por formular una teoría con bases cuantitativas, que pudiera unificar la creciente masa de información sobre ecogeografía insular, se lo debemos a MacArthur y Wilson (1963, 1967). Sin embargo, no debemos olvidar que desde principios del siglo XIX surgieron algunos planteamientos sobre la relación existente entre el tamaño de determinada área y el número de especies que se encontraba en ésta, concepto que se trató con más detalle a principios del siglo XX y sirvió de base para el modelo propuesto por MacArthur y Wilson.

Un poco de historia

La observación y estudio de que a mayor área corresponde un mayor número de especies no es reciente. Los primeros planteamientos publicados al respecto datan de hace más de 165 años (Watson, 1835 en Johnson y Simberloff, 1974; de Candolle, 1855 en McGuinness, 1984). En 1913, Grinnell y Stwarth al estudiar el número de especies presentes en distintos picos de montañas, establecieron: Parece ser que existe una probable ley: Entre más pequeña sea el área desconectada de una zona determinada... mayor escasez de tipos que persisten ahí (Harris, 1984). Más adelante, se siguieron desarrollando varios trabajos, principalmente en comunidades terrestres, que pretendían establecer relaciones cuantitativas para explicar dicho fenómeno. Entre éstos se encuentran los trabajos de Arrhenius (1921, 1922) y Gleason (1922, 1925), quienes trabajaron con plantas. Ellos desarrollaron sus planteamientos a partir de observaciones empíricas, pero carecieron de razonamientos de tipo matemático (Williams, 1943). Posteriormente, Fisher *et al.* (1943), quienes trabajaron con poblaciones animales, al analizar el fenómeno de abundancia relativa de las especies, concluyeron que ésta podía ajustarse con series logarítmicas. Preston (1962) demostró que, al

convertir las abundancias en forma canónica, se obtenía una distribución normal; entonces, la relación del número de especies y su abundancia canónica sería log-normal (Gilbert, 1980).

El pensamiento científico de mediados del siglo XX puso énfasis en una ‘mezcla integrada’ de conceptos ecológicos, evolutivos y biogeográficos, lo que hizo que varios investigadores nuevamente dirigieran su atención a las islas, debido a las características que presentan, como es el tener comunidades de plantas y animales más sencillas que las continentales. Uno de los pioneros fue David Lack, quien siguió a Darwin en el estudio de las Galápagos, al efectuar su clásica investigación de evolución y ecología de los pinzones. Ernst Mayr por su parte siguió a Wallace en las islas tropicales del sur de Asia, haciendo contribuciones para el entendimiento de la especiación. MacArthur fue estudiante de Hutchinson, quien trabajó intensamente en lagos para formular explicaciones del efecto de la variación geográfica en la diversidad de las especies, y su trabajo postdoctoral lo realizó con Lack. Wilson comenzó como taxónomo y, fuertemente influenciado por Mayr, trabajó con el origen y relaciones de las hormigas de las islas tropicales del sur de Asia y del Pacífico Sur. Ambos científicos tuvieron una extensa experiencia con islas (Brown y Gibson, 1983). Contrario a lo que muchos autores afirman, el libro de MacArthur y Wilson no es un resumen del inmenso acervo de información en torno a las islas, producido por otros naturalistas o investigadores, puesto que ellos mismos ya habían contribuido con información producida en sus trabajos con aves y hormigas. Se trata de una nueva visión o enfoque, una nueva perspectiva que considera el equilibrio insular.

Según Gilbert (1980), MacArthur y Wilson propusieron la ‘teoría del equilibrio insular’ como un intento por entender las observaciones resumidas por Preston (1962) y Williams (1964). Esta propuesta básicamente está fundamentada en deducciones lógicas de modelos gráficos y matemáticos, tomadas de algunos datos empíricos para ejemplos ocasionales (Sauer, 1969). En ella se plantea un enfoque cuantitativo diseñado para construir y probar modelos generales basados en procesos ecológicos. El modelo específico que ellos propusieron sugiere que el número de especies que habitan en una isla representa un equilibrio entre tasas opuestas de extinción y colonización, y que estos procesos son función del tamaño de la isla y de su distancia a la fuente de colonizadores, respectivamente (Brown, 1978).

A partir de 1967, esta teoría ha sido ampliamente adoptada por ecólogos y bioconservacionistas de variada estirpe, generando también una revolución en el pensamiento ecogeográfico de la época y motivando una enorme cantidad de investigación que podría aplicarse a gran variedad de medios insulares, islas oceánicas, cuevas, picos de montaña e incluso islas artificiales o ecológicas.

La teoría o modelo teórico

La inquietud por integrar regularidades o principios de distribución de las especies insulares, se encontraba en la literatura mucho antes de

que MacArthur y Wilson sintetizaran tres de esos principios en una sola teoría. El impacto que causó su modelo se debió a la unificación de éstos y al grado de simplificación en que lo presentaron, de tal forma que muchos investigadores se sintieron atraídos. Patterson (1983) mencionó que el propósito de MacArthur y Wilson fue reformular la biogeografía, en términos de los fundamentos de la ecología de poblaciones, una opinión bastante extrema. Un aspecto importante de la visión de MacArthur y Wilson, que los llevó a formular su teoría, es que apreciaron a la biota de algunas islas, no simplemente como relictos de eventos históricos del pasado, sino como una entidad en cambio constante (Case y Cody, 1987). Los principios utilizados en su teoría se dan enseguida.

Área y número de especies. El tamaño del área por lo general permite la existencia de mayor o menor cantidad de tipos de hábitats disponibles, los cuales a su vez determinan el número de especies encontradas. Sin embargo, en ausencia de buena información acerca de la variedad de hábitats en áreas continentales, se utilizaron las islas para representar en el tamaño de su área un parámetro indirecto para deducir el número de especies (Fig. 1).

Existen muchos estudios donde se compararon el número de especies en islas de diferentes áreas, pero que presentaban hábitats similares o se encontraban en el mismo archipiélago (Darlington, 1957). A menudo estos estudios daban como resultado relaciones de la forma $S = C \cdot A^z$, donde S es el número de especies presentes, A es el área de la isla, C es una constante de proporcionalidad que varía dependiendo del taxón y de la región biogeográfica, y z también es una constante, la cual varía muy poco entre los taxones o en un taxón dado en diferentes partes del mundo, y se obtiene de la pendiente de la regresión lineal al graficar $\log S$ vs $\log A$. La relación $S = C \cdot A^z$, desde entonces es conocida como la curva de especies-área.

Preston (1962) hizo una importante contribución, al describir la distribución canónica de las especies, al demostrar que el valor de z puede encontrarse por medio de la abundancia relativa de las especies, si se grafica en una forma log-normal (Fig. 2). Los valores de z obtenidos por Preston concuerdan con los encontrados al graficar el $\log S$ vs $\log A$; el intervalo de valores de z para islas oceánicas es de 0.20-0.35, mientras que para hábitats insulares continentales los valores son entre 0.12 y 0.17 (Fig. 3).

Efecto de aislamiento. El sorprendente orden en la relación entre el área de una isla y la riqueza de especies, hizo que se elaboraran propuestas para identificar y medir los factores que contribuyen a dicha relación. En trabajos diferentes como el de Koopman (1958, en MacArthur y Wilson, 1967), se demostró que el área por sí sola no puede ser un predictor de la diversidad de las especies. Watson (1964) y Hamilton *et al.* (1964, 1967) (en MacArthur y Wilson, 1967), trabajando con aves, midieron el efecto del grado de aislamiento, tamaño del área y elevación de la isla, pero su análisis de regresión múltiple no permitió encontrar el factor determinante.

Tanto la tasa de inmigración como la de extinción varían con el número de especies presentes. La tasa de inmigración está representada por una curva decreciente, debido a que entre más especies se establezcan menos inmigrantes serán nuevas especies; mientras que la curva de extinción es ascendente, ya que entre más especies estén presentes más alto será el número de extinciones. Tanto Preston (1962) como MacArthur y Wilson (1963) sugirieron de manera independiente que debería existir un balance entre inmigración y extinción, de tal forma que la diversidad de por lo menos algunas biotas pudiera entenderse como un equilibrio que se alcanza en el punto de intersección entre la curva de inmigración y la curva de extinción (Fig. 4).

El número de inmigrantes o colonizadores que lleguen a una isla estará afectado por el grado de aislamiento en el que se encuentre. Si graficamos el número de especies vs. el área, si se reconocen las distancias diferentes a la fuente de especies (generalmen-

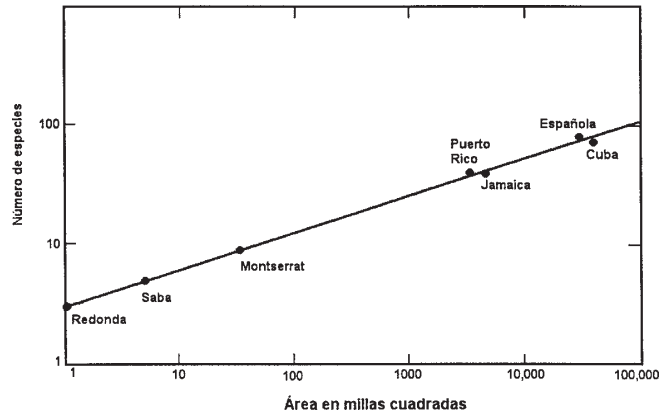


Fig. 1. Curva de área-especies de la herpetofauna (anfibios y reptiles) de las Indias Occidentales. (Modificada de MacArthur & Wilson, 1967).

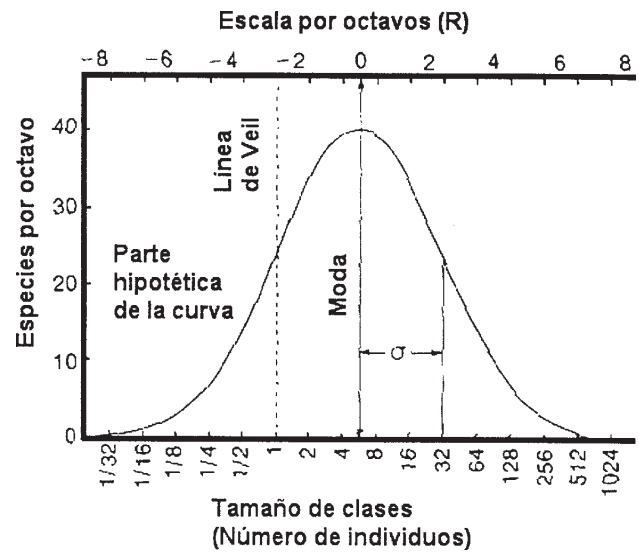


Fig. 2. Distribución log-normal de la abundancia de las especies, el eje x es logarítmico (\log_2). Cada clase de abundancia (v. gr. 1-2, 2-4 o 4-8 individuos) recibe el nombre de 'octavos', debido a que cada uno es el doble de tamaño que la clase previa. La parte a la izquierda de la 'Línea de Veil' representa valores de abundancia por debajo de un individuo. La desviación estándar (σ) a los dos lados de la moda comprende dos terceras partes de las especies. La ecuación n_x describe la curva normal. (Modificada de Preston, 1948 en Shafer, 1990).

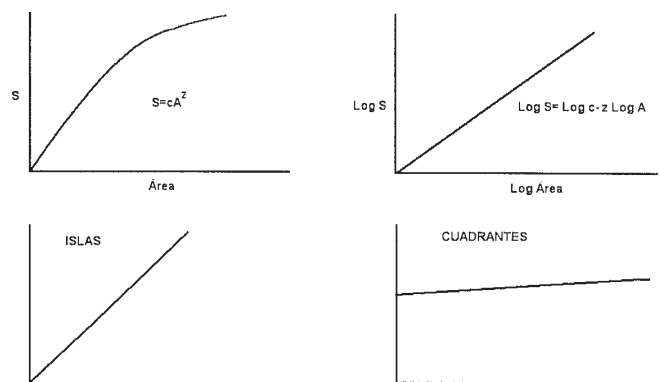


Fig. 3. Incremento del número de especies conforme se aumenta progresivamente el tamaño de las islas muestreadas. La relación alométrica en la primera gráfica puede linealizarse si los datos se grafican de manera log-log. Las islas oceánicas generalmente exhiben pendientes mayores que los cuadrantes de muestras rodeadas por un hábitat similar. En las primeras los valores de z van de 0.20 a 0.35 y para hábitats insulares continentales van de 0.12 a 0.17. (Modificado de Harris, 1984).

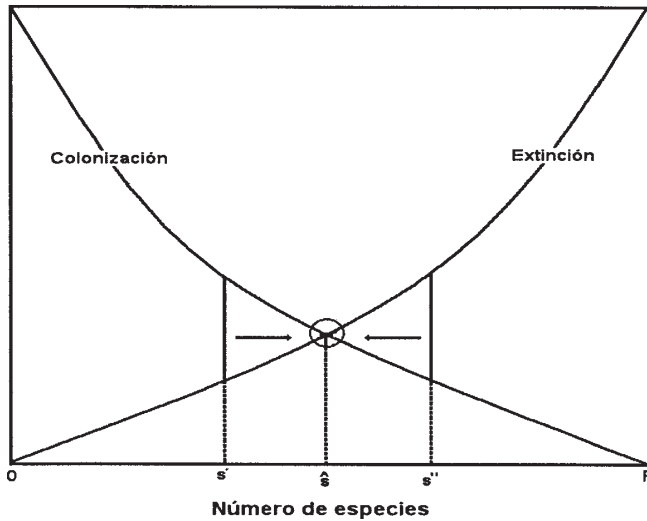


Fig. 4. Modelo simple en el cual el número de especies que habitan en una isla representa un equilibrio entre las opuestas tasas de colonización y extinción. La tasa de colonización declina y la de extinción aumenta conforme el número de especies se incrementa desde 0 a P, que corresponde al número de especies en el 'pool' de tierra firme. El punto de intersección de las dos curvas representa el equilibrio estable, debido a que si el número de especies se desplaza desde s tanto hacia números más altos (s'') como a menores (s'), éste tenderá a regresar (flechas) al valor de s . (Tomado de Brown y Gibson, 1983).

te el continente), se observará que las más lejanas presentan menor número de especies que las cercanas y de tamaño comparable (Fig. 5a); eso se debe a que las especies tienen capacidades de dispersión desiguales. Por otra parte, el tamaño del área tendrá influencia sobre la tasa de extinción, cuando la distancia a la fuente de colonizadores sea la misma (Fig. 5b), puesto que las islas pequeñas con mayor frecuencia están sujetas a eventos catastróficos que llevan a la extinción.

Tasa de remplazo. Las tasas de inmigración y extinción varían en función del número de especies presentes durante el proceso de establecimiento de las especies de determinado taxón, hasta alcanzar su número de equilibrio (saturación); esto significa que la varianza del número de especies de diferentes islas con determinado tamaño y grado de aislamiento variará con respecto al número de especies presentes, por lo que el grado de saturación de una isla puede medirse con el siguiente cociente:

$$\frac{\text{varianza } S}{\text{media } S}$$

MacArthur y Wilson utilizaron probabilidades para obtener la ecuación que describe la curva de la tasa de colonización:

$$S_t = S(1 - e^{-Gt})$$

donde S es el número de especies en el equilibrio, G es una constante y t el tiempo. La colonización se sigue presentando aunque se haya alcanzado el número de especies en el equilibrio, pero este número permanece relativamente constante; no obstante, la composición de las especies cambia, ya que muchas de las especies recién llegadas tienen mejor éxito de colonización y sustituyen a las extintas. A este fenómeno MacArthur y Wilson lo denominaron tasa de remplazo de las especies y puede calcularse por medio del tiempo necesario para que una isla inhabitada alcance el 90% de su número de equilibrio (t_{90}) usando la ecuación $T = 1.16(S/t_{90})$, o por medio del punto de intersección de las curvas de tasa de colonización y tasa de extinción proyectado en el eje de las ordenadas (Fig. 6).

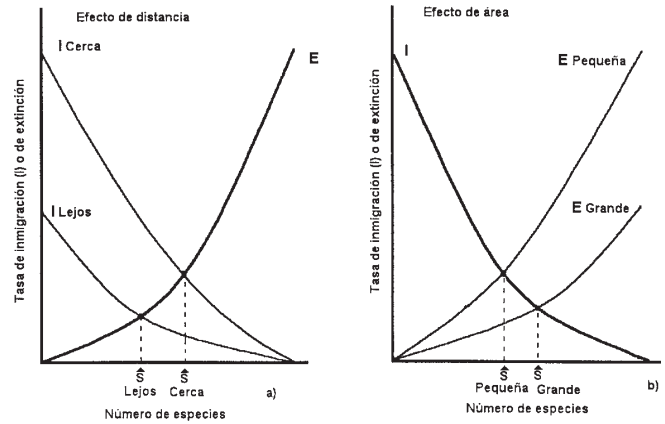


Fig. 5. Equilibrio de la biota de una isla entre la inmigración de nuevas especies y la extinción de aquellas ya presentes. (a) Efecto de distancia: una isla cercana tiene un número de especies en equilibrio (s) mayor que una isla lejana; y (b) efecto de área: una isla grande tiene un número de especies en equilibrio (s) mayor que una pequeña. (Modificado de Simberloff, 1974).

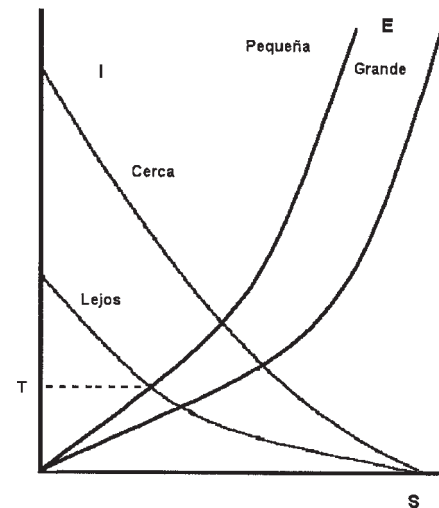


Fig. 6. La tasa de remplazo que ocurre en una isla o determinado hábitat insular varía de acuerdo tanto al efecto de la distancia como al del tamaño del área. El valor que toma la tasa se puede obtener proyectando, sobre la ordenada, la intersección de la curva de la tasa de extinción con la de inmigración.

Impacto de la teoría en la ecología y la biogeografía

El número total de especies que viven en una isla o en ambientes aislados es un dato importante en ecología y en biogeografía. La propuesta de MacArthur y Wilson invitó a gran número de investigadores a aplicarla en sus estudios y de esta forma se generó una enorme cantidad de información de importante valor para la ciencia. Por medio de este modelo, las biotas pueden considerarse entidades en proceso de cambio como respuesta a perturbaciones históricas; ya sea por encontrarse incrementando su diversidad debido a las tasas de colonización o disminuyendo en su riqueza debido a las extinciones (Patterson y Atmar, 1986).

Sauer (1969) hizo una revisión bastante completa de los planteamientos del libro de MacArthur y Wilson, donde argumentó sobre las limitaciones del modelo, pero enfatizó en la trascendencia del mismo por estimular varios estudios que proveerán de mayor número de datos, ya que con el tiempo se podrán proporcionar ajustes de la teoría que le darán mayor robustez. Esto motivó un desarrollo subsecuente no solo en la recolección y análisis de datos de distribuciones en islas oceánicas y archipiélagos (Sauer, 1969; Heatwole y Levins, 1973; Hunt y Hunt,

1974; Johnson y Simberloff, 1974; Lynch y Jonson, 1974; Goldstein, 1975; Diamond y Mayr, 1976; Jones y Diamond, 1976; Diamond y May, 1977; Connors y Simberloff, 1978; Grant y Abbot, 1980; Cole, 1981; Temple, 1981; Rey, 1984; Blondel, 1987; Case y Cody, 1987; Wilson, 1988; Soubadra *et al.*, 1998), sino que además se extrapolaron conceptos de esta teoría a la biogeografía continental (Vuilleumier, 1970; Brown, 1971; Lynch y Whitcomb, 1974; Helliwell, 1976; Brown, 1978; Davis y Glick, 1978; Picton, 1979; Levenson, 1981; Diamond, 1984; Lewin, 1984; Opdam *et al.*, 1985; Simberloff, 1985; Wilcox *et al.*, 1986; Lomolino *et al.*, 1989; Bolger *et al.*, 1991; Bierregaard *et al.*, 1992; Brown *et al.*, 1995; Nores, 1995; Calmè y Desrochers, 2000), hasta incluir reservas en zonas urbanas (Adams y Dove, 1989). Estos trabajos plantearon nuevos problemas a investigar por ecólogos (Simberloff, 1974, 1978), evolucionistas y genetistas de poblaciones (Brown, 1986).

Por lo tanto, el modelo teórico aportó otras facetas ecológicas con la generación de investigaciones de una variedad de aspectos. En biogeografía ecológica, ha ayudado a encontrar el grado de determinismo en las tasas de extinción y de colonización, así como también en la interpretación de composiciones faunísticas (Cox y Moore, 1998), endemismos en archipiélagos con historias complejas y la importancia de conocer más acerca de los procesos de especiación. Además, impulsó la realización de estudios ecológicos para entender el efecto de competencia (Grant y Abbot, 1980; Connor y Simberloff, 1983), al investigar si se presenta o no en biotas insulares y qué efectos tendría en el equilibrio, así como en estudios poblacionales con respecto a densidad y capacidad de carga (Shaffer y Samson, 1985).

Por otra parte, al utilizar el modelo en el estudio de hábitats insulares (islas intracontinentales o virtuales), surgió una disciplina relacionada con la creación de refugios para conservar la diversidad encontrada en distintas áreas. La teoría de MacArthur y Wilson no solo tuvo un importante efecto en cuestiones de conservación al aplicarse con base en reglas para definir el diseño de áreas naturales protegidas, incluso es relevante por haber contribuido al concepto de MVP ('Minimum Viable Population'; Soulé y Simberloff, 1986), que se maneja como principio en la disciplina de biología de la conservación (Gilpin y Soulé, 1986). El análisis del efecto de fragmentación y una guía para el diseño de reservas naturales, a menudo han sido basados en el marco conceptual de biogeografía de islas (Diamond y May, 1976; Soulé y Wilcox, 1980; Burgess y Sharpe, 1981; Bierregaard *et al.*, 1992).

Críticas a la teoría

El modelo teórico de MacArthur y Wilson se aceptó antes de que existiera evidencia fundamentada que mostrara su validez (Gilbert, 1980). En un principio, los estudios buscaban apoyarlo, pero con el tiempo empezaron a surgir complicaciones al encontrarse situaciones en las que el modelo no se cumplía (cuadro 1). Los investigadores adquirieron distintas posturas, algunos ignoraron sus resultados, y otros empezaron a buscar fenómenos inusuales que pudieran explicar los comportamientos alejados a las predicciones de la teoría, destacando la no universalidad de la misma. Otros autores simplemente cuestionaron dicho modelo.

Connors y McCoy (1979) y McGuinness (1984a) hicieron una revisión de los estudios de área vs. el número de especies y comentaron que, los trabajos que tratan de corroborar la teoría de MacArthur y Wilson, en general solamente tratan de mostrar esta relación (¿correlación?). Sin embargo, los demás puntos que plantea la teoría no son comentados o estudiados; por ejemplo, él cita que la revisión de Simberloff (1974) de 37 trabajos, solo en un 40% habla sobre colonización.

Para Cox y Moore (1998) el problema con la teoría es que las estimaciones de la tasa de cambio, así como en el llamado equilibrio, requieren de tiempo demasiado extenso y, por lo tanto, en ese periodo pueden ocurrir cambios climáticos y geográficos que alterarían nuestros resultados; esto hace que los datos sean débiles para corroborarla. Ellos comentaron que el modelo ha dejado de ser una abstracción general de

elementos comunes a todas las comunidades de islas y que solo pasó a ser un marco de descripción narrativa de cada situación.

Muchos estudios que se consideran clásicos por ser los primeros en apoyar la teoría, en verdad son imprecisos, según lo mencionaron Simberloff (1976) y Gilbert (1980), y muchos de los procedimientos estadísticos han sido criticados (Haas, 1975; Connor y McCoy, 1979). Además, se ha indicado que en los periodos de tiempo tomados para los censos de diversos trabajos, existieron varios cambios ecológicos que afectaron los resultados y que en la teoría no se toman en cuenta, ya que la misma supone que el ambiente es constante a través del tiempo (Cox y Moore, 1998). Finalmente, existe un efecto del tamaño del área sobre el número de especies presentes, que es ocasionado por aspectos de muestreo (Woolhouse, 1983; Hill *et al.*, 1994).

Williamson (1988) es uno de los críticos más duros de varios aspectos del modelo teórico. Sus críticas las dirige al análisis de los planteamientos que hace el modelo (naturaleza de la teoría), en lugar de hablar de los aspectos que no toca la teoría, como lo hacen otros autores.

La teoría posiblemente es estable en cuanto intenta proveer una explicación unificadora que incluya las interacciones de gran número de variables altamente independientes, tal como el tamaño del área, el aislamiento, la diversidad de hábitats (heterogeneidad) y la posición geográfica. El problema surge cuando sugiere que sus interacciones son suficientemente comprensibles y regulares, que pueden resultar en un modelo simple que las explique. Simberloff, quien es uno de los principales críticos analíticos de la teoría, cree que su aplicación para cada caso debe modificarse según las circunstancias y, por lo tanto, no puede rechazarse por ninguna prueba estadística u observación dada. Esto es que se implican hipótesis *ad hoc*.

Al tomar en cuenta la observación de Carlquist (1974), en la que destaca: "No obstante que el interés y la claridad intrínseca de los modelos matemáticos son inmensos, la forma apropiada de su uso por biólogos de varios tipos está abierta a ser cuestionable. Así como los patrones de situaciones naturales para modelos matemáticos son claros, la aplicación del modelo a una región particular o a un grupo taxonómico no siempre es justificable, debido a que cualquier situación real está repleta de factores complicados, que obviamente no pueden predecir los modelos"; nos damos cuenta que al surgir la teoría del equilibrio dinámico de islas, ésta fue utilizada por gran cantidad de biólogos con distintos propósitos y en situaciones diferentes, desde islas naturales cuyo aislamiento geológico-histórico es notable hasta tomar una planta como un medio insular para organismos fitófagos (cuadro 1). Por lo tanto, las críticas que surgieron son de muy diferente índole y grado de profundidad; muchas de ellas fueron contestadas por los seguidores más fieles de la teoría en esos momentos, entre los cuales también se encuentra Simberloff, quien al seguir profundizando cada vez más en el modelo se retractó de varias afirmaciones hechas por él anteriormente.

Las críticas pueden resumirse en dos grupos, las que afirman que no se consideran diversos aspectos biológicos y las que se topan con problemas de análisis estadísticos, principalmente debido a la mala elaboración del muestreo o del diseño experimental. Entre los aspectos biológicos presentamos los que se refieren en varios documentos críticos:

1. El modelo asume que las características particulares de las especies pueden ser ignoradas; sin embargo, es claro que las poblaciones no presentan las mismas tasas de colonización.
2. No se toman en cuenta mecanismos ecológicos de interacciones de las especies, como competencia y aspectos coevolutivos.
3. Los fenómenos de colonización y extinción se tratan como si fuesen procesos independientes, cuando pudieran ser un continuo o interdependientes.
4. El modelo propone que las especies existentes en una isla provienen de continentes o de islas cercanas, es decir que no existen especies insulares derivadas por especiación. Se anula el principio del fundador y la deriva génica.
5. Varios autores mencionan que el número de especies está íntimamente relacionado con la diversidad de hábitats (heterogeneidad ambiental).

Cuadro 1. Revisión de algunos artículos relacionados con la experimentación de la teoría de MacArthur y Wilson 1967.

| A favor | Grupo faunístico | Tema | Tipo de islas | Autor |
|---|---|--|--|--|
| <ul style="list-style-type: none"> • Si • Si | <ul style="list-style-type: none"> • Protozoarios • Ninguno | <ul style="list-style-type: none"> • Experimentación • Análisis teórico, sobre los planteamientos del libro de MacArthur y Wilson | <ul style="list-style-type: none"> • Artificiales • Islas oceánicas | <ul style="list-style-type: none"> • Cairns <i>et al.</i>, 1969 • Sauer, 1969 |
| <ul style="list-style-type: none"> • Si • Si, con dudas y recomendaciones • Si | <ul style="list-style-type: none"> • Artrópodos • Artrópodos • Aves | <ul style="list-style-type: none"> • Experimentación • Experimentación • Teórico, datos de bibliografía y museos | <ul style="list-style-type: none"> • Manglares fumigados • Manglares (continuación) • Submontanas | <ul style="list-style-type: none"> • Simberloff y Wilson, 1969 • Simberloff y Wilson, 1970 • Vuilleumier, 1970 |
| <ul style="list-style-type: none"> • No • Si | <ul style="list-style-type: none"> • Mamíferos • Vegetación, reptiles, homíggas, arañas, mariposas y otros artrópodos • Protozoarios, algas y otros microorganismos acuáticos • Aves (canoras y rapaces) • Plantas | <ul style="list-style-type: none"> • Datos de literatura • Muestreo, análisis de 'turnover' | <ul style="list-style-type: none"> • Hábitats insulares • Isla verdadera | <ul style="list-style-type: none"> • Brown, 1971 • Heatwole y Levins, 1973 |
| <ul style="list-style-type: none"> • Si | | <ul style="list-style-type: none"> • Experimentación | <ul style="list-style-type: none"> • Estanques artificiales | <ul style="list-style-type: none"> • Hubbard, 1974 |
| <ul style="list-style-type: none"> • Si, con dudas • Si, dice que las islas Británicas se comportan como islas continentales. Esto se puede ver en los valores de z que concuerdan con lo dicho por MacArthur y Wilson • No, pero dice que es importante seguir trabajando con la teoría de MacArthur y Wilson • Si aplicación para conservación (SLOSS) • Si, pero hace la observación que el 'turnover' para las distintas islas, muestra contradicciones con lo planteado por MacArthur y Wilson • Si, menciona que la teoría se ha enriquecido con la observación de ser parte de un proceso de multiniveles, en una de ellos es aplicable la Teoría de MacArthur y Wilson • No • Si, hace una discusión sobre la importancia de la teoría y porque razón puede ser utilizada para diseño de áreas protegidas • No, pero aclaran que es debido a los agrupamientos de islas y que los mismos MacArthur y Wilson ya lo habían mencionado • No, trata de aplicar el valor de las especies en términos de conservación y el tamaño recomendado por la teoría para mayor número de especies y dice que son mejor islas pequeñas en términos de conservación • Apoyan al 'turnover' pero lo clasifican en distintas categorías según el tipo de aves que se consideren. • Si | <ul style="list-style-type: none"> • Aves • Aves • Artrópodos, poliquetos, equinodermos, quetognatos y moluscos • Principalmente aves • Hormíggas • Comenta sobre varios grupos, desde plantas e insectos hasta vertebrados • Aves, aplicación • Aves y plantas • Aves • Artrópodos • Artrópodos | <ul style="list-style-type: none"> • Datos propios y de literatura • Datos de la literatura. Con uso de variables bióticas y abióticas, aplicando análisis de regresión múltiple • Datos de literatura. Analiza el 'turnover' • Datos publicados de censos. • Datos propios • Análisis teórico, con ejemplos de varios trabajos propios y de diversos autores • Datos propios • Datos propios y de la literatura • Datos propios de expediciones anteriores y publicados para otros fines y con datos de los pobladores. • Datos de censos de una asociación ornitológica. 4 años. Datos propios para plantas • Datos propios y de censos. Comparan con Diamond, y con Terborgh y Faaborg. • Experimentación, si para área vs. # spp. Para 'turnover' no se define postura • Análisis de datos propios de experimentaciones anteriores. | <ul style="list-style-type: none"> • Isla verdadera • Islas verdaderas • Islas del canal de California • Parches de bosque por fragmentación de hábitat • Artificiales • Todo tipo de islas verdaderas y hábitats insulares • Islas verdaderas • Todo tipo de islas • Islas del archipiélago Solomon • Parches de bosque por fragmentación de hábitat • Islas del canal de California • Islas de mangle • Islas de mangle | <ul style="list-style-type: none"> • Hunt y Hunt, 1974 • Johnson y Simberloff, 1974 • Lynch y Johnson, 1974 • Lynch y Whitcomb, 1974 • Schoener, 1974 • Simberloff, 1974 • Goldstein, 1975 • Diamond y May, 1976 • Diamond y Mayr, 1976 • Helliwell, 1976 • Jones y Diamond, 1976 • Simberloff, 1976a • Simberloff, 1976b |
| <ul style="list-style-type: none"> • Si, parcialmente. Habla de 'pseudoturnover'. Menciona la importancia de más estudios con censos poco espaciados para corroborar la teoría, la cual debe de ser tratada como una hipótesis, que parece cumplirse para algunos grupo y en otros no | | | | |

Cuadro 1. Continuación.

| A favor | Grupo faunístico | Tema | Tipo de islas | Autor |
|---|--|--|---|--|
| • Si | • Aves | • Discusión teórica sobre tendencias del 'turnover' afectado por el tiempo de toma de datos como por un coeficiente de variación | • Islas verdaderas | • Diamond y May, 1977 |
| • Si | • Moluscos | • Experimentación, (excluye a "islas" que no cumplen) | • Lagos y estanques | • Aho, 1978 |
| • No | • Aves y mamíferos | • Datos propios y de la literatura | • Picos de montañas | • Brown, 1978 |
| • Si | • Aves y vegetación | • Análisis de literatura | • Islas urbanas | • Davis y Glick, 1978 |
| • Si | • Peces | • Experimentación | • Parches naturales y artificiales de corales | • Molles, 1978 |
| • Si | • Mamíferos | • Datos de literatura y propios | • Picos de montañas | • Picton, 1979 |
| • No pero menciona que sus resultados no necesariamente contradicen la teoría, mas bien sirven para demostrar que en situaciones particulares existen factores desfavorables para desarrollar un equilibrio entre inmigración-extinción | • Peces de arrecifes | • Datos propios | • Corales como islas | • Smith, 1979 |
| • No | • Plantas | • Datos propios | • Ínsulas de bosques rodeadas por uso agrícola | • Levenson, 1981 |
| • Si | • Briozoarios, artrópodos acuáticos, poliquetos, tunicados, moluscos, poríferos, celenterados y algas | • Experimentación | • Artificiales | • Schoener y Schoener, 1981 |
| • Si | • Aves | • Datos propios y literatura | • Islas verdaderas | • Temple, 1981 |
| • Si | • Anfibios, reptiles, aves y mamíferos no-voladores y voladores | • Datos propios y de la literatura. Análisis matemático comparativo de dos métodos para encontrar valor de z | • Islas oceánicas, archipiélagos, picos de montañas e islas en lagos | • Wright, 1981 |
| • Menciona la importancia de la teoría como generador de investigación en biogeografía. Pero dice que es importante trabajar con la relación de área especies | • Aves, vegetación | • Datos propios y de botánicos | • Islas originadas como resultado de la formación del Lago Pymatuning en 1932 | • Coleman, Mares, Willig y Hsieh, 1982 |
| • Si | • Aves, concepto de relajación | • Datos previos en literatura y datos propios | • Islas originadas por inundación del Canal de Panamá | • Karr, 1982a |
| • Si | • Parasitoides | • Experimentación, datos propios y de literatura | • "Islas"-Huéspedes | • Tallamy, 1983 |
| • No, solo discute la relación área-número de especies | • Aves | • Datos de censos nacionales | • "Islas" de fragmentos de bosques | • Woolhouse, 1983 |
| • Si indirectamente, hace comentarios sobre aplicación para la creación de ANP. Aclara algunos valores de z | • Aves | • Datos propios y modelaje matemático | • Archipiélago, con diversos tipos de islas: oceánicas, puentes e ínsulas por fragmentación | • Diamond, 1984a |
| • Si | • Aves, reptiles y mamíferos | • Análisis de diversos estudios | • Diversos tipos de ínsulas e islas | • Diamond, 1984b |
| • Si | • Varios taxones | • Datos propios | • Parches de vegetación por fragmentación de hábitat. Proyecto Amazonas 4 años | • Lewn, 1984 |
| • Si se cumple para algunos aspectos | • Organismos acuáticos: algas, poríferos, hidrozoarios, Anthozoa, Turbellaria, moluscos, poliquetos, crustáceos, briozoarios, equinodermos y ascidias. | • Datos propios | • Cantos rodados de piedras en línea de playa | • McGuinness, 1984b |
| • Si | • Artrópodos terrestres | • Experimentación con fumigación | • Islas de archipiélago en Florida | • Rey, 1984 |
| • No | • Aves y árboles, aplicación para ecología del paisaje | • Datos propios | • Parches de vegetación en un paisaje de agricultura | • Opdam, Rijsdijk y Hustings, 1985 |
| • Ambiguo, menciona que depende de la escala a la que se aplique el concepto | • Fósiles | • Datos de la literatura | • Revisión crítica sobre la extrapolación de la teoría a la investigación de macroevolución | • Hoffman, 1985 |

Cuadro 1. Continuación.

| A favor | Grupo faunístico | Tema | Tipo de islas | Autor |
|---|---|--|---|--|
| <ul style="list-style-type: none"> Comenta la necesidad de refinamientos a la teoría y menciona que no es aplicable para diseño de ANP Si, pero aclara la necesidad de más estudios debido a incongruencias Si Parcialmente. Al tomar en cuenta la vagilidad de las especies, la relación área vs. número de especies se ajusta mejor al modelo, así como los valores encontrados para z No | <ul style="list-style-type: none"> Principalmente aves Aves Musarañas Mariposas, comparando con aves y mamíferos Ejemplos de aves y mamíferos | <ul style="list-style-type: none"> Análisis teórico, a través de falsificación de hipótesis. Ejemplos de literatura y propios Datos de la literatura. Análisis comparativo estadístico comparado Datos propios Datos propios y de literatura | <ul style="list-style-type: none"> Todo tipo de islas y hábitats insulares Islas oceánicas y de archipiélagos Islas en lagos Picos de montañas | <ul style="list-style-type: none"> Simberloff, 1985b Simberloff y Levin, 1985 Hanski, 1986 Wilcox et al., 1986 |
| <ul style="list-style-type: none"> Ambiguo Prueban tres de cinco supuestos de la teoría, y dicen que la teoría no puede explicar en su totalidad los patrones de las aves en estas islas No | <ul style="list-style-type: none"> Plantas, peces, aves, reptiles y mamíferos. Aves Flora | <ul style="list-style-type: none"> Análisis teórico, con ejemplos de varios trabajos propios y de diversos autores Datos propios y de literatura. Comparan tres teorías de B. Islas. Datos propios, para corroborar todos los supuestos de la Teoría. | <ul style="list-style-type: none"> Islas verdaderas Islas verdaderas del Mar de Cortés Islas de vegetación inundable, con lodos | <ul style="list-style-type: none"> Blondel, 1987 Case y Cody, 1987 Brown y Dinsmore, 1988 |
| <ul style="list-style-type: none"> Si, parcialmente. Comenta la necesidad de ajustes al modelo y de continuar con experimentación que contenga pruebas de hipótesis Si, aunque comenta que la varianza se explica por la recolecta imperfecta No. Es un crítico duro sobre los planteamientos de área vs número de especies, distancia y extinciones No, explica sus resultados por procesos vicariantes del pleistoceno Si de manera indirecta No | <ul style="list-style-type: none"> Varios grupos Hornigas Varios ejemplos Mamíferos Aves, aplicación para la conservación, diseño de ANP Varios | <ul style="list-style-type: none"> Datos propios usados para otra publicación y datos de literatura. Aplican estadística con Monte Carlo Análisis teórico. Ejemplos con datos de literatura Datos propios y de literatura | <ul style="list-style-type: none"> Islas de bosque Todo tipo de islas y hábitats insulares | <ul style="list-style-type: none"> Dunn y Loehle, 1988 Schoener, 1988 |
| <ul style="list-style-type: none"> No Si. Aclaran específicamente que sus resultados apoyan tres predicciones de la teoría, pero que dos más no fueron corroboradas por falta de datos Si, pero no se cumple el 'turnover', lo explica por presentar especies endémicas a esos picos de montañas Si parcialmente. Analiza lo que ocurre en pequeños cayos y el efecto de tormentas, menciona que la hipótesis de disturbio lo explica mejor Si, menciona que los fenómenos de la naturaleza se pueden explicar con modelos que tienen como marco la teoría de biogeografía de islas. Si, también hace inferencias sobre tamaño de ANP Si, parcialmente cuando las especies son limitadas al hábitat, si no se aplica mejor la hipótesis de diversidad de hábitat y muestreo pasivo | <ul style="list-style-type: none"> Escarabajos Aves Aves Plantas Modelos matemáticos Mariposas Aves | <ul style="list-style-type: none"> Datos propios y de literatura Datos propios Datos propios Datos propios Datos propios Datos propios Datos propios Datos propios Datos propios Datos propios | <ul style="list-style-type: none"> Islas oceánicas (Antillas) Islas verdaderas Áreas de diferentes tipos de macrohábitats o islas montanas Fragmentos de chaparral en zonas urbanas Fragmentos de hábitat en la Amazonia Fragmentos de bosque Parches de matorrales en dunas | <ul style="list-style-type: none"> Wilson, 1988 Williamson, 1988 Lomolino, Brown y Davis, 1989 Bolger, Alberts y Soulé, 1991 Bierregaard et al., 1992 As, 1993 Brown et al., 1995 Nores, 1995 Morrison, 1997 De Blasio, 1998 Soubadra y Davidar, 1998 Calmé y Desrochers, 2000 |

A todas estas críticas se les ha dado una respuesta 'lógica' e incluso anteriormente se habían considerado por los mismos autores, como es el caso de la diversidad de hábitats. Ellos mencionaron que sería mejor admitir este parámetro dentro del modelo, pero que debido a que la heterogeneidad se encuentra fuertemente relacionada con el área y como el área presenta menos problemas para evaluarse, fue mejor tomarla para introducirla implícitamente en el modelo. También mencionan el efecto de la capacidad de carga, la cual está relacionada con fenómenos de competencia.

Tal vez la crítica más importante encontrada en la literatura es la que se refiere a la cuestión de los endemismos, ya que nunca se mencionan en diversos casos de la teoría del equilibrio dinámico de islas (para más detalle ver Cracraft, 1985).

Con respecto a las críticas hechas en cuanto al aspecto de recolección de datos y estadística del modelo, Gilbert (1980) realizó una síntesis excelente de diferentes trabajos, donde se critica o apoya a la teoría y demuestra que muchos de los trabajos que la apoyan presentan errores diferentes que hacen que realmente la contradigan.

La mayoría de los trabajos efectuados para investigar la relación especie-área utilizan análisis de regresión múltiple, lo cual no puede admitirse como demostración de causalidad de los factores evaluados. También se ha observado que en muchos de los ajustes realizados existen puntos que quedan fuera de la línea y que al considerarse cambian en gran medida los valores de C y z. Aunque algunos trabajos se han criticado porque utilizan pocos puntos para el ajuste, la mayoría de esos puntos están agrupados en una zona y sólo un punto se encuentra en otro sitio.

Simberloff (1983, 1985) señaló que uno de los principales problemas para darle validez a la teoría, es que no existe una noción general en cuanto al número constante de especies que debe existir para poder verlo como un equilibrio, e introdujo fórmulas nuevas para calcular el equilibrio, pero como el fenómeno es de naturaleza probabilística, entonces se esperan variaciones, lo cual permite de nuevo que se maneje de una manera subjetiva, pues cada autor justifica dicha variación de alguna manera para así apoyar el modelo. Ward y Thorton (1998), al analizar la forma en que se repobló la isla de Krakatoa, encontraron que el equilibrio no se alcanza como lo predice la teoría de MacArthur y Wilson y propusieron un modelo de equilibrios estables alternativos.

Muchos de los problemas al 'realizar experimentos' para probar la teoría, como ya se había mencionado antes, se relacionan con un mal diseño, debido a que en la mayoría de los casos los censos no son realizados de manera sistemática y además de que los intervalos de tiempo entre dichos censos no han sido calculados de una manera rigurosa, por lo que se pueden enmascarar efectos de extinciones o colonizaciones. Por eso es que Diamond y May (1977) propusieron una ecuación para conocer el intervalo de tiempo adecuado entre los censos realizados.

Aplicaciones de la teoría a la bioconservación

Los parques y refugios de vida silvestre creados antes de 1971 no contaron con un diseño previo a su delimitación. A partir de ese año, apoyado en la similitud de reservas naturales y hábitats insulares, surgió el campo del diseño de reservas naturales basado en los principios sostenidos por la teoría de MacArthur y Wilson (Diamond, 1975; Terborgh, 1975; Wilson y Willis, 1975; Diamond y May, 1976; Simberloff y Abele, 1976, 1982; Cole, 1981; Wilcove *et al.*, 1986; Shafer, 1990; Soubadra *et al.*, 1998); práctica que también se extendió a la elaboración de principios para el manejo de bosques (Harris, 1984). Específicamente, en los trabajos de Diamond (1975) y Wilson y Willis (1975) se plantearon los 'seis principios geométricos para el diseño de reservas naturales' (Fig. 7).

El diseño de reservas naturales para la conservación se planteó tres objetivos fundamentales (Heaney, 1986; Soulé y Simberloff, 1986): (1) la presentación de comunidades naturales que son representativas de

regiones bióticas del mundo (Sullivan y Shaffer, 1975; Simberloff y Abele, 1982); (2) la protección de las especies en peligro de extinción; y (3) la conservación de la riqueza biótica o el máximo número de especies.

A partir de los trabajos realizados por Wilson y Willis (1975), se mencionó la selección de varias áreas pequeñas o una sola área grande que comprenda la misma superficie, mejor conocido como SLOSS ('Single Large Or Several Small'). Con ello se iniciaron varios trabajos con resultados diferentes, encontrándose algunos que apoyan la selección de varias reservas pequeñas (Simberloff y Abele, 1976; Dawson, 1984; Lynch y Whigham, 1984; Lahti y Ranta, 1986) y otros que tienden a una sola de gran tamaño (Williamson, 1975; Diamond, 1976; Diamond y May, 1976; Terborgh, 1976; Whitcomb, 1976; Whitcomb *et al.*, 1976; Butcher *et al.*, 1981; Simberloff y Abele, 1982; Soulé, 1983; Harris, 1984; Berry, 1986; Brown, 1986; Heaney, 1986; Pimm, 1988). En este debate hay autores que cambian de parecer de un artículo a otro (Simberloff y Abele, 1984), o hasta en el mismo artículo, donde sus resultados concluyen que es mejor varias pequeñas, pero en la discusión argumentan el valor de conservar áreas grandes (Virolainen *et al.*, 1998).

Para darle solución a dicho dilema se expresaron ideas de acuerdo con el objetivo a lograr en la bioconservación; es decir, que si el interés es el de maximizar la riqueza específica, entonces la respuesta a SLOSS serían varias áreas pequeñas; pero si lo que se pretende es minimizar las extinciones, entonces es más aconsejable proponer una reserva grande (Newmark, 1986; Burkey, 1989). También se reconoció que la solución

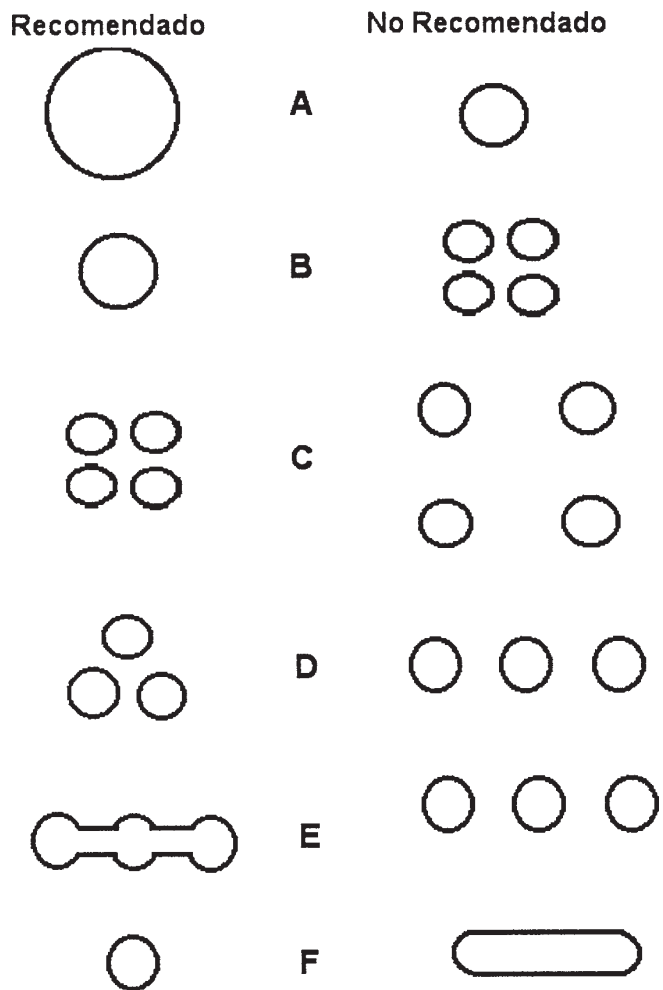


Fig. 7. Principios geométricos sugeridos para el diseño de reservas naturales, derivados de los trabajos con biogeografía de islas. En cada una de las seis clases etiquetadas de la A a la F, las tasas de extinciones deberán de ser menores para el diseño de reserva del lado izquierdo que del diseño de reserva propuesto del lado derecho. (Tomado de Diamond, 1975).

podría ser el establecimiento de corredores que interconectasen las diferentes áreas pequeñas, cuya función fuera la de proteger las especies que requirieran de áreas grandes para su supervivencia. Shaffer y Samson (1985) comentaron que el diseño de reservas debe de hacerse de acuerdo con las siguientes preguntas: (1) ¿qué es lo que se quiere preservar?, (2) ¿qué es lo que constituye o implica la conservación? y (3) ¿bajo qué condiciones se llevará a cabo la preservación?

En concreto se deduce que la teoría no genera recomendaciones directas para solucionar el dilema de SLOSS (Simberloff y Abele, 1982). Además, al tomar en cuenta que la mayoría de las reservas se proponen para la conservación de determinadas especies y no de la riqueza total, y que la forma y el tamaño de una reserva en general se decide por asuntos políticos y económicos (Simberloff, 1988; Soberón, 1992), la aplicación de la teoría es irreal. También existen supuestos de la teoría que no se cumplen en las reservas, como la llegada de colonizadores (Wright y Hubell, 1983). Debido a esto, se ha planteado la necesidad de la creación de estrategias nuevas para el diseño de reservas: Sullivan y Shaffer (1975) discutieron la detección del tamaño mínimo para soportar a la población (MVP); Patterson y Atmar (1986) plantearon una matriz que da una base teórica y rigurosa en el diseño apropiado para la reserva; sin embargo, es necesario contar con datos detallados de la variación del medio ambiente y de los requerimientos de las especies. Buckley (1982) argumentó que su modelo de 'unidad de hábitat' tiene mayor valor predictivo sobre el número de especies esperado en una isla; sin embargo, comentó que aún hacen falta más estudios que corroboren esto. Con planteamientos matemáticos, Higgs (1981) analizó si es mejor una sola área grande (SLR) o dos mitades (THR) que den el mismo tamaño de la grande, y concluyó que la teoría de MacArthur y Wilson es ambigua en la selección de una u otra. En este mismo trabajo discutió la selección de un modelo u otro tomando en cuenta aspectos que involucran manejo, catástrofes, efecto de margen e irreversibilidad y concluyó que es mejor un área grande. Más tarde, Wright y Hubell (1983) también propusieron un modelo con una idea semejante: OLR ('One Large Reserve') o TSR ('Two Small Reserves').

Algunos autores (McCoy, 1982, 1983; Zimmerman y Bierregaard, 1986; Simberloff, 1988; Burkey, 1989) demostraron con sus trabajos que es más importante el conocimiento autoecológico de las especies para el diseño de una reserva que lo que aporta la teoría de MacArthur y Wilson. Margules *et al.* (1982), después de un análisis detallado de cada una de las propuestas de Diamond (1975) y Wilson y Willis (1975) respecto a la forma y al tamaño a seleccionar en un diseño óptimo de reservas, concluyeron que no existen elementos sustentados en la teoría para apoyar una u otra decisión, e hicieron un llamado de precaución en la aplicación de las reglas generales de la teoría para efecto de estrategias de bioconservación. Game (1980) hizo un análisis teórico para refutar la creencia de que la forma circular de una reserva es la más adecuada para lograr la permanencia de mayor número de especies, considerando que hay que reducir el aislamiento de la reserva para asegurar las colonizaciones como lo establece Diamond (1975). Game concluyó que la forma óptima depende del balance entre extinción e inmigración. Sin embargo, Blouin y Connor (1985) concluyeron en su análisis que el problema para determinar la forma adecuada de las reservas, se debe a que con frecuencia sólo se incluyen las variables de extinción y colonización, y para ellos existen otro tipo de variables a considerar, como latitud, heterogeneidad del hábitat y aislamiento. Boecklen y Gotelli (1984), bajo un análisis estadístico de datos de la literatura sobre la relación área vs. número de especies y sobre los modelos del colapso de la flora y fauna derivados de la teoría de MacArthur y Wilson, demostraron que tienen bajo poder explicativo del fenómeno, lo que hace que los principios propuestos para la bioconservación sean muy débiles. Otros trabajos que criticaron los principios planteados por Diamond (1975) y Wilson y Willis (1975) son los de Higgs y Usher (1980) y Margules y Usher (1981).

Murphy y Wilcox (1985, 1986) indicaron que la teoría no puede probarse para valorar el dilema de SLOSS; argumentaron que el valor de

la teoría hacia aspectos de bioconservación está relacionado con el fenómeno de 'relajación biótica', que se da al fraccionar un área de gran tamaño en varias pequeñas, es decir, el efecto de la fragmentación sobre la tasa de extinción, lo que es predecible por la teoría y corroborado por evidencia empírica. Esto ha llevado a que biólogos, tomadores de decisiones y manejadores de áreas naturales protegidas consideren las consecuencias por fraccionar áreas, por lo tanto la teoría ha proporcionado una estructura conceptual de gran valor para la conservación de la naturaleza. Berry (1986) enfatizó la necesidad de considerar aspectos genéticos, pues en las reservas existen cambios no adaptativos por pérdida de variación genética que deriva en un alto riesgo de extinción.

Finalmente podemos decir que ya sean o no prematuras las aplicaciones de la teoría del equilibrio dinámico insular para el diseño de reservas naturales, mientras no exista otra dirección (probada) a seguir, es aconsejable continuar utilizándola, pero es importante no perder de vista el peligro irreversible de la fragmentación de áreas aún hoy en día preservadas (Whitcomb *et al.*, 1976; Schoener, 1988). Los refugios de vida silvestre deben ser lo suficientemente grandes para ser unidades autosuficientes capaces de preservar el mayor número de especies posibles cuando lo que se considera como la 'tierra firme' no exista más y ya no haya posibilidades de colonizaciones (Cole 1981).

Para cerrar este capítulo, a manera de corolario, parafraseemos un comentario de los propios autores, manifestado en su libro sobre la teoría de biogeografía de islas. El lector podrá juzgar si ellos fallaron en su propuesta o no: Nosotros no creemos seriamente que las formulaciones particulares que proponemos en los siguientes capítulos vayan a ajustarse por mucho tiempo a los resultados exactos de investigaciones futuras empíricas. Esperamos, en su lugar, que éstas contribuyan a la estimulación de nuevas formas de estudios teóricos y empíricos que, en su momento, proporcionarán, una teoría general más robusta (MacArthur y Wilson, 1966).

Agradecimientos

Agradecemos a Rebeca Vázquez Yeomans por la enorme ayuda bibliográfica, a Romel René Calderón Mandujano por su ayuda con la edición de las figuras, a Sophie Calmé por la revisión del manuscrito, a John Lynch por sus consejos e indicaciones y su tiempo para discutir algunos tópicos. Jimena Castro nos ayudó en el procesador de palabras al igual que Isabel Vargas en las últimas revisiones del manuscrito. El CONACYT (32002) y la Facultad de Ciencias, UNAM, así como ECOSUR-Chetumal, fueron fundamentales por su apoyo. Las instalaciones del ICN de la UNC, en Bogotá, Colombia, permitieron la conclusión del presente manuscrito.

Referencias

- Adams, L. W. y L. E. Dove.** 1989. *WILDLIFE Reserves and corridors in the urban environment: A guide to ecological landscape planning and resource conservation*. National Institute for Urban Wildlife.
- Aho, J.** 1978. Freshwater snail populations and the equilibrium theory of island biogeography. *Ann. Zool. Fenn.*, 15: 146-154.
- Arrhenius, O.** 1921. Species and area. *J. Ecol.*, 9: 95-99.
- Ås, S.** 1993. Are habitat islands? Woodliving beetles (Coleoptera) in deciduous forest fragments in forest boreal. *Ecography*, 16: 219-228.
- Berry, R.J.** 1986. Genetics of insular populations of mammals with particular reference to differentiation and founder effects in British small mammals. In: *Island biogeography of mammals*, Heaney, L.R. y B.D. Patterson (eds.). Academic Press.
- Blondel, J.** 1987. From biogeography to life history theory: A multithematic approach illustrated by the biogeography of vertebrates. *J. Biogeogr.*, 14: 405-422.
- Blouin, M. S., y E. F. Connor.** 1985. Is there a best shape for nature reserves? *Biol. Conserv.*, 32: 277-288.

- Bierregaard, R. O. Jr., T. E. Lovejoy, V. Kapos, A. A. dos Santos y R. W. Hutchings.** 1992. The biological dynamics of tropical rainforest fragments. *BioScience*, 42(11): 859-866.
- Boecklen, W. J. y N. J. Gotelli.** 1984. Island biogeographic theory and conservation practice: Species-area or specious-area relationships? *Biol. Conserv.*, 29: 63-80.
- Bólger, D. T., A. C. Alberts, y M. E. Soulé.** 1991. Occurrence patterns of bird species in habitat fragments: Sampling, extinction, and nested species subsets. *Am. Nat.*, 137(2): 155-166.
- Brown, C. A., G. I. H. Kerley, A. Mclachlan y T. Wooldrige.** 1995. The insular biogeography of birds in coastal dune bush patches. *S. Afr. J. Wildl. Res.*, 25(4): 113-117.
- Brown, J. H.** 1971. Mammals on mountaintops: Non-equilibrium insular biogeography. *Am. Nat.*, 105: 467-478.
- Brown, J. H.** 1978. The theory of insular biogeography and the distribution of boreal birds and mammals. *Intemountain Biogeography Symposium 2*: 209-227.
- Brown, J. H.** 1986. Two decades of interaction between the MacArthur-Wilson model y the complexities of mammalian distributions. In: *Island biogeography of mammals*, Heaney, L.R. y B.D. Patterson (eds.). Academic Press.
- Brown, M. y J. J. Dinsmore.** 1988. Habitat islands and the equilibrium theory of island biogeography: Testing some predictions. *Oecologia*, 75: 426-429.
- Brown, J.H. y A. C. Gibson.** 1983. The equilibrium theory of island biogeography, pp. 439-459 in: *Biogeography*, Mosby, St. Louis.
- Buckley, R.** 1982. The habitat-unit model of island biogeography. *J. Biogeogr.*, 9: 339-344.
- Burgess, R.L. y D. M. Sharpe.** 1981. *Forest island dynamics in man-dominated landscapes*. Springer-Verlag, Nueva York.
- Burkey, T. V.** 1989. Extinction in nature reserves: The effect of fragmentation and the importance of migration between reserve fragments. *OIKOS*, 55: 75-81.
- Butcher, G. S., W. A. Niering, W. J. Barry y R. H. Goodwin.** 1981. Equilibrium biogeography and the size of nature preserves: An avian case study. *Oecologia*, 49: 29-37.
- Cairns, J., Jr., M. L. Dathlberg, K. L. Dickson, N. Smith, y W. T. Waller.** 1969. The relationship of fresh-water protozoan communities to the MacArthur-Wilson equilibrium model. *Am. Nat.*, 103: 439-454.
- Calmé, S. y A. Desrochess.** 2000. Biogeographic aspects of the distribution of bird breeding in Québec's peatlands. *J. Biogeogr.*, 27 (en prensa).
- Carlquist, S.** 1974. *Island biology*. Columbia University Press, Nueva York.
- Case, T.J. y M.L. Cody. (eds.)**. 1984. *Island Biogeography in the sea of Cortez*. University of California Press, Berkeley.
- Case, T. J. y M. L. Cody.** 1987. Testing theories of island biogeography. *Am. Sci.*, 75: 402-411
- Cole, B. J.** 1981. Colonizing abilities, island size, and the number of species on archipelagos. *Am. Nat.*, 117: 629-638.
- Cole, B. J.** 1986. Colonizing abilities, island size, and the number of species on archipelagos. *Am. Nat.*, 117: 629-638.
- Coleman, B. D., M. A. Mares, M. R. Willing y Y. H. Hisch.** 1982. Randomness, area, and species richness. *Ecology*, 63(4): 1121-1133.
- Connor, E. F. y E. D. McCoy.** 1979. The statistics and biology of the species-area relationship. *Am. Nat.*, 113: 791-833.
- Connor, E. F. y D. Simberloff.** 1978. Species number and compositional similarity of the Galapagos flora and avifauna. *Ecol. Monogr.*, 48: 219-248.
- Connor, E. F. y D. Simberloff.** 1983. Interspecific competition and species cooccurrence patterns on islands: Null models and the evaluation of evidence. *Oikos*, 41: 455-465.
- Connor, E. F., E. D. McCoy, y B. J. Cosby.** 1983. Model discrimination and expected slope values in species-area studies. *Am. Nat.*, 122: 789-796.
- Cox, C. B. y P. D. Moore.** 1998. *Biogeography: An ecological and evolutionary approach*. Blackwell Science, Oxford.
- Cracraft, J.** 1985. Commentary. Pp. 456-467 In: *Perspectives in ornithology*, Brush y G.H. Clark, Jr. (eds.), Cambridge Univ. Press
- Darlington, P. J., Jr.** 1957. *Zoogeography: The geographical distribution of animals*. John Wiley, Nueva York.
- Davis, A. M. y T. F. Glick.** 1978. Urban ecosystems and island biogeography. *Environ. Conserv.*, 5: 299-304.
- De Blasio, F. V.** 1998. Diversity variation in isolated environments: Species-area effects from a stochastic model. *Ecol. Model.*, 111(1): 93-98.
- Diamond, J. M.** 1975. The island dilemma: Lessons of modern biogeographic studies for the design of natural reserves. *Biol. Conserv.*, 7: 129-146.
- Diamond, J. M.** 1976. Island biogeography and conservation: Strategy and limitations. *Science*, 190: 1027-1029.
- Diamond, J. M.** 1984a. Distributions of New Zealand birds on real y virtual islands. *New Zealand J. Ecol.* 7: 37-55.
- Diamond, J. M.** 1984b. "Normal" extinctions of isolated populations, pp. 191-246 in: M. H. Nitecki (ed.), *Extinctions*, The University of Chicago Press, Chicago.
- Diamond, J. M.** 1986. Island Biogeography and conservation: Strategy and limitations. *Science*, 193: 1027-1029.
- Diamond, J. M. y E. Mayr.** 1976. Species-area relation for birds of the Solomon Archipelago. *Proc. Nat. Acad. Sci.*, 73: 262-266.
- Diamond, J. M. y M. F. Gilpin.** 1982. Examination of the "null" model of Connor y Simberloff for species cooccurrence on islands. *Oecologia*, 52: 64-74.
- Diamond, J. M. y R. M. May.** 1976. Island biogeography and the design of natural reserves. In R. M. May (ed.), *Theoretical Ecology: Principles and applications*, pp. 163-186. W. B. Saunders, Philadelphia.
- Diamond, J. M. y R. M. May.** 1977. Species turnover rates on islands: Dependence on census interval. *Science*, 197: 266-270.
- Dunn, C. D. y C. Loehle.** 1988. Species-area parameter estimation: Testing the null model of lack of relationship. *J. Biogeogr.*, 15: 721-728.
- Game, M.** 1980. Best shape for nature reserves. *Nature*, 287: 630-632.
- Gilbert, F. S.** 1980. The equilibrium theory of island biogeography: Fact or fiction? *J. Biogeogr.*, 7: 209-235.
- Gilpin, M. E. y M. E. Soulé.** 1986. Minimum viable populations: Processes of species extinction, pp. 19-34 in: *Conservation Biology. The Science of Scarcity y Diversity*, Soulé, M.E. (eds.). Sinauer Associates, Inc. Sunderland, Massachusetts.
- Gleason, H. A.** 1922. On the relation between species and area. *Ecology*, 3: 158-162.
- Gleason, H. A.** 1925. Species and area. *Ecology*, 6:66-74.
- Goldstein, E. L.** 1975. Island biogeography of ants. *Evolution*, 29: 750-762.
- Grant, P. R. y I. Abbouff.** 1980. Interspecific competition, island biogeography and null hypotheses. *Evolution*, 34: 332-341.
- Hanski, I.** 1986. Population dynamics of shrews on small islands accord with the equilibrium model. *Biol. J. Linn. Soc.*, 28: 23-26.
- Harris, L. D.** 1984. The applicability of insular biogeography, pp. 71-92 in: *The fragmented forest*, The University of Chicago Press.
- Heatwole, H. y R. Levins.** 1973. Biogeography of the Puerto Rican Bank: Species-turnover on a small cay, Cayo Ahogado. *Ecology*, 54: 1042-1055.
- Helliwell, D. R.** 1976. The effects of size and isolation on the conservation value of wooded sites in Britain. *J. Biogeogr.*, 3: 407-416.
- Heaney, L. R.** 1986. Biogeography of mammals in SE Asia: Estimates of rates of colonization, extinction y speciation. In: *Island Biogeography of Mammals*, Heaney, L.R. y B.D. Patterson. (eds.), Academic Press.
- Higgs, A. J.** 1981. Island biogeography theory and nature reserve design. *J. Biogeogr.*, 8: 117-124.
- Higgs, A. J. y M. B. Usher.** 1980. Should nature reserves be large or small? *Nature*, 285: 568-569.
- Hill, J. L., P. J. Curran y G. M. Foody.** 1994. The effect of sampling on the species-area curve. *Global Ecol. Biogeogr. Lett.*, 4: 97-106.

- Hoffman, A.** 1985. Island biogeography and palaeobiology: In search for evolutionary equilibria. *Biol. Rev.*, 60: 455-471.
- Hubbard, M. D.** 1974. Experimental insular biogeography: Ponds as islands. *Florida Sci.*, 36: 132-141.
- Hunt, G.L. Jr. y M.W. Hunt.** 1974. Trophic levels and turnover rates: The avifauna of Santa Barbara Island, California. *Condor*, 76: 363-369.
- Johnson, M. P. y D. S. Simberloff.** 1974. Environmental determinants of island species numbers in the British Isles. *J. Biogeogr.*, 1: 149-154.
- Jones, H. L. y J. M. Diamond.** 1976. Short-time-base studies of turnover in breeding birds of the California Channel Islands. *Condor*, 78: 526-549.
- Karr, J. R.** 1982a. Avian extinction on Barro Colorado Island, Panama: A reassessment. *Am. Nat.*, 119: 220-239.
- Karr, J. R.** 1982b. Population variability and extinction in the avifauna of a tropical land bridge island. *Ecology*, 63: 1975-1978.
- Lahti, T. y E. Ranta.** 1986. Island biogeography and conservation: A reply to Murphy and Wilcox. *OIKOS*, 47: 388-389.
- Levenson, J. B.** 1981. Woodlots as biogeographic islands in south-eastern Wisconsin. In R. L. Burgess y D. M. Sharpe (eds.), *Forest island dynamics in man-dominated landscapes*, pp. 13-39. Springer-Verlag, Nueva York.
- Lewn, R.** 1984. Parks: How big is big enough? A major ecological experiment in the Amazon rain forest addresses the crucial size question of national parks. *Science*, 225: 611-612.
- Lomolino, M. V., J. H. Brown y R. Davis.** 1989. Island biogeography of mountain forest mammals in the American southwest. *Ecology*, 70(1):180-194.
- Lynch, J. F. y N. K. Johnson.** 1974. Turnover and equilibrium in insular avifauna with special reference to the California Channel Islands. *Condor*, 76: 370-384.
- Lynch, J. F. y R. F. Whitcomb.** 1974. Effects of the insularization of the eastern deciduous forest on avifaunal diversity y turnover. In: A. Marmelstein (ed.), *Classification, inventory and analysis of fish and wildlife habitat: Proceedings of a national symposium*, Phoenix, Arizona, pp. 461-489.
- Lynch, J.F. y D.F. Whigham.** 1984. Effects of forest fragmentation on breeding bird communities in Maryland, U.S.A. *Biol. Conserv.*, 28: 287-324.
- MacArthur, R. H. y E. O. Wilson.** 1963. An equilibrium theory of insular zoogeography. *Evolution*, 17: 373-387.
- MacArthur, R.H. y E.O. Wilson.** 1967. *The theory of island biogeography*. Princeton University Press, Princeton.
- Margules, C., A. J. Higgs, y R. W. Rafe.** 1982. Modern biogeographic theory: Are there any lessons for nature reserve design? *Biol. Conserv.*, 24: 115-128.
- Margules, C. y M. B. Usher.** 1981. Criteria used in assessing wildlife conservation potential: A review. *Biol. Conserv.*, 21: 79-109.
- McCoy, E. D.** 1982. The application of island-biogeographic theory to forest tracts: Problems in the determination of turnover rates. *Biol. Conserv.*, 22: 217-227.
- McCoy, E. D.** 1983. The application of island-biogeographic theory to patches of habitat: How much land is enough? *Biol. Conserv.*, 25: 53-61.
- McGuinness, K. A.** 1984a. Equations and explanations in the study of species-area curves. *Biol. Rev.*, 59: 423-440.
- McGuinness, K. A.** 1984b. Species-area relations of communities on intertidal boulders: Testing the null hypothesis. *J. Biogeogr.*, 11: 439-456.
- Molles, M. C., Jr.** 1978. Fish species diversity on model and natural reef patches: Experimental insular biogeography. *Ecol. Mongr.*, 48: 289-305.
- Morrison, L. W.** 1997. The insular biogeography of small Bahamian cays. *J. Ecol.*, 85: 441-454.
- Murphy, D. D. y B. A. Wilcox.** 1986. On island biogeography and conservation. *Oikos*, 47: 385-387.
- Newmark, W. D.** 1986. Species-area relationship and its determinants for mammals in Western North American National Parks. In: *Island Biogeography of Mammals*, Heaney, L.R. y B.D. Patterson. (eds.). Academic Press.
- Nores, M.** 1995. Insular biogeography of birds on mountain-tops in northwestern Argentina. *J. Biogeogr.*, 22: 61-70.
- Opdam, P. G., Rijdsdijk y F. Hustings.** 1985. Bird communities in small woods in an agricultural landscape: Effects of area and isolation. *Biol. Conserv.*, 34: 333-352.
- Patterson, C.** 1983. Aims y methods in biogeography. Pp. 1-28 in: Sims, R.W., J.H. Price y P.E.S. Whalley (eds.), *Evolution, time and space: The emergence of the biosphere*, Academic Press, Londres y Nueva York.
- Patterson, B. D. y W. Atmar.** 1986. Nested subsets and the structure of insular mammalian faunas y archipelagos. In: *Island biogeography of mammals*, Heaney, L.R. y B.D. Patterson. (eds.). Academic Press.
- Picton, H. D.** 1979. The application of insular biogeographic theory to the conservation of large mammals in the Northern Rocky Mountains. *Biol. Conserv.*, 15: 73-79.
- Pimm, S.T. et al.** 1988. On the risk of extinction. *Am. Nat.*, 132(6): 757-785.
- Preston, F. W.** 1962. The canonical distribution of commonness and rarity: part I. *Ecology*, 43: 185-215; part II. 43: 410-432.
- Rey, J. R.** 1984. Experimental tests of island biogeographic theory. In Strong et al. (eds.), *Ecological Communities: Conceptual Issues and the Evidence*, pp. 101-112.
- Sauer, J. D.** 1969. Oceanic islands y biogeographical theory: A review. *Geogr. Rev.*, 59: 582-593.
- Schoener, A.** 1974a. Experimental zoogeography: Colonization of marine mini-islands. *Am. Nat.*, 108: 715-738.
- Schoener, A.** 1988. Experimental island biogeography. In: Myers, A. A. y P.S. Giller (eds.), *Analytical biogeography: An integrated approach to the study of animal and plant distributions*, Chapman y Hall, Londres y Nueva York.
- Schoener, A. y T. W. Schoener.** 1981. The dynamics of the species-area relation in marine fowling systems: I. Biological correlates of changes in the species-area slope. *Am. Nat.*, 118: 339-360.
- Shaffer, C. L.** 1990. *Nature reserves: Island theory and conservation practice*. Smithsonian Institution Press, Washington y Londres.
- Shaffer, M. L. y F. B. Samson.** 1985. Population size y extinction: A note on determining critical population size. *Am. Nat.*, 125(1): 144-152.
- Simberloff, D. y L. G. Abele.** 1984. Conservation and obfuscation: Subdivision of reserves. *Oikos*, 42: 399-401.
- Simberloff, D. S.** 1974a. Equilibrium theory of island biogeography and ecology. *Annu. Rev. Ecol. Syst.*, 5: 161-182.
- Simberloff, D. S.** 1974b. Species turnover and equilibrium island biogeography. *Science*, 194: 572-578.
- Simberloff, D. S.** 1976a. Species turnover and equilibrium island biogeography. *Science*, 194: 572-578.
- Simberloff, D. S.** 1976a. Experimental zoogeography of islands: Effects of island size. *Ecology*, 57: 629-648.
- Simberloff, D. S.** 1978. Using island biogeographic distributions to determine if colonization is stochastic. *Am. Nat.*, 112: 713-726.
- Simberloff, D. S.** 1983. When is an island community in equilibrium? *Science*, 220: 1275-1277.
- Simberloff, D. S. y B. Levin.** 1985. Predictable sequences of species loss with decreasing island area-Land birds in two archipelagos. *New Zealand J. Ecol.*, 8: 11-26.
- Simberloff, D. S. y L. G. Abele.** 1976. Island biogeography and conservation: Strategy and limitations. *Science*, 193: 1032.
- Simberloff, D. S. y E. O. Wilson.** 1969. Experimental zoogeography of islands: The colonization of empty islands. *Ecology*, 50: 278-296.
- Simberloff, D. S. y E. O. Wilson.** 1970. Experimental zoogeography of islands: A two-year record of colonization. *Ecology*, 51: 934-937.
- Simberloff, D. S. y L. G. Abele.** 1982. Refuge design and island biogeographic theory: Effects of fragmentation. *Am. Nat.*, 120: 41-50.
- Simberloff, D. S.** 1985a. Population size and extinctions: A note on determining critical population sizes. *Am. Nat.*, 125: 144-152.
- Simberloff, D. S.** 1985b. Biogeography: The unification and maturation of a science, pp. 411-455 in: Brush y G.H. Clark, Jr. (eds.), *Perspectives in ornithology*, Cambridge University Press, Cambridge.

- Simberloff, D.** 1988. The contribution of population and community biology to conservation science. *Annu. Rev. Ecol. Syst.*, 19: 473-511.
- Smith, G. B.** 1979. Relationship of eastern Gulf of Mexico reef-fish communities to the species equilibrium theory of insular biogeography. *J. Biogeogr.*, 6:49-61.
- Soberón, J. M.** 1992. Island biogeography and conservation practice. *Conserv. Biol.*, 6(2): 161.
- Soubadra, D. M. y G. T. Davidar.** 1998. Patterns of butterfly distribution in the Andaman islands: Implications for conservation. *Acta Oecol. Int. J. Ecol.*, 19(6): 527-534
- Soulé, M. E.** 1983. What do we really know about extinction?, pp. 11-124 in: Schonewald-Cox et al. (eds.), *Genetics and Conservation: A reference for managing wild animal and plant populations*, The Benjamin/Cummings Publishing Co., Inc., Menlo Park, Cal.
- Soulé, M. E. y D. Simberloff.** 1986. What do genetics and ecology tell us about the design of nature reserves? *Biol. Conserv.*, 35: 19-40.
- Soulé, M. E., y B. A. Wilcox.** 1980. Conservation biology: Its scope and its challenge, pp. 1-8 in: M. E. Soulé y B. A. Wilcox (eds.), *Conservation Biology: An Evolutionary-Ecological Perspective*, Sinauer Associates, Inc., Sunderland, Mass.
- Strong, D. R., Jr.** 1982. Critical thought on island biogeography. *Ecology*, 63: 590.
- Sullivan A.L. y M.L. Shaffer.** 1975. Biogeography of the megazoo. *Science*, 189:13-17.
- Tallamy, D.W.** 1983. Equilibrium biogeography and its application to insect host-parasite systems. *Am. Nat.*, 121: 244-254.
- Temple, S. A.** 1981. Applied island biogeography and the conservation of endangered island birds in the Indian Ocean. *Biol. Conserv.*, 20:147-161.
- Terborgh, J.** 1975. Faunal equilibrium and natural diversity: The problem of extinction prone species. *BioScience*, 24: 715-722
- Terborgh, J.** 1976. Island biogeography and conservation: Strategy and limitation. *Science*, 193:1029-1030.
- Virolainen, K. M., T. Suomi, J. Suhonen y M. Kuitunen.** 1998. Conservation of vascular plants in single large and several small mires: Species richness, rarity and taxonomic diversity. *J. Appl. Ecol.* 35(5): 700-707.
- Vuilleumier, F.** 1970. Insular biogeography in continental regions. I. The northern Andes of South America. *Am Nat.*, 104: 373-388.
- Ward, S. A. y I. W. B. Thornton.** 1998. Equilibrium theory and alternative stable equilibria. *J. Biogeogr.*, 25(4): 615-622.
- Whitcomb, R. F., J. F. Lynch, P. A. Opler, y C. S. Robbins.** 1976. Islands biogeography and conservation: Strategy and limitations. *Science*, 193: 1030-1032.
- Wilcov, D. S., C. H. McLellan y A. P. Dobson.** 1986. Habitat fragmentation in the temperate zone, pp. 237-256 in: Soulé (ed.), *Conservation Biology: The Science of Scarcity and Diversity*, Sinauer Associates, Inc., Sunderland, Mass.
- Wilcox, B. A.** 1980. Insular ecology and conservation, pp. 95-117 in: M. E. Soulé y B. A. Wilcox (eds.), *Conservation Biology: An Evolutionary-Ecological Perspective*.
- Wilcox, B. A. y D. D. Murphy.** 1985. Conservation strategy: The effects of fragmentation on extinction. *Am. Nat.*, 125: 879-887.
- Wilcox, B. A., D. D. Murphy, P. R. Ehrlich y G. T. Austin.** 1986. Insular biogeography of montane butterfly faunas in the Great Basin: Comparison with birds and mammals. *Oecologia*, 69: 188-194.
- Wilson, E. O. y D. S. Simberloff.** 1969. Experimental zoogeography of islands: Defaunation and monitoring techniques. *Ecology*, 50: 267-278.
- Wilson, E. O. y E. O. Willis.** 1975. Applied biogeography. In M. L. Cody y J. M. Diamond (eds.), *Ecology and evolution of communities*, pp. 522-534.
- Wilson, E. O.** 1988. The biogeography of the West Indian ants (Hymenoptera: Formicidae). In J. K. Liebherr (eds.), *Zoogeography of Caribbean Insects*, Cornell University Press, pp. 214-230.
- Williams, C. B.** 1943. Area and number of species. *Nature*, 152: 264-267.
- Williams, C. B.** 1964. *Patterns in the balance of nature and related problems in quantitative ecology*. Academic Press, Londres.
- Williamson, M. H.** 1975. The design of wildlife reserves. *Nature*, 256: 519.
- Williamson, M. H.** 1981. *Island population*. Oxford University Press, Oxford.
- Wright, S. J. y S. P. Hubell.** 1983. Stochastic extinction y reserve size: A focal species approach. *OIKOS*, 41: 466-476.
- Woolhouse, M. E. J.** 1983. The theory and practice of the species-area effect, applied to breeding birds of British woods. *Biol. Conserv.*, 27: 315-332.
- Wright, S. J.** 1981. Intra-archipelago vertebrate distributions: The slope of the species-area relation. *Am. Nat.*, 118: 726-748.
- Zimmerman, B. L. y R. Bierregaard.** 1986. Relevance of the equilibrium theory of island biogeography and species-area relations to conservation with a case from Amazonia. *J. Biogeogr.*, 13: 133-143.

UN MÉTODO ECOLÓGICO-CLADÍSTICO PARA VERIFICAR HIPÓTESIS BIOGEOGRÁFICAS

Bert Kohlmann

Por mucho tiempo, dentro de la biogeografía existió la tendencia de realizar análisis de corte descriptivo, en donde únicamente se colectaba información y se documentaban los patrones de distribución (Müller, 1981). Posteriormente, con el afán de tratar de explicar estos mismos patrones, se comenzaron a entretrejer procesos históricos con observaciones, creándose así una narrativa biogeográfica, que acomodaba cualquier información nueva, cayendo así en un enfoque poco serio (Rosen, 1988).

Ya que estos procesos no podían ser refutados, se sugirió entonces el uso de métodos hipotético-deductivos como un medio racional, de corte popperiano, en donde se intentaran verificar hipótesis que pudieran ser falsificadas (Rosen, 1988). Un enfoque biogeográfico de tipo cladístico se podía considerar como una aproximación aceptable a la resolución de este problema, ya que se podrían generar hipótesis a ser refutadas. Es así como últimamente dentro de la biogeografía histórica se ha enfatizado el uso de la lógica y la prueba de hipótesis, junto con el uso de la sistemática filogenética y los cladogramas de área, además de incorporar información de tipo geológico y de fósiles, así como de considerar la existencia de varios mecanismos e hipótesis de distribución, como la vicarianza y la dispersión a grandes distancias, entre otros (Brown y Lomolino, 1998). De esta forma este enfoque ha recibido otros nombres tales como biogeografía cladística (Humphries y Parenti, 1986; Humphries *et al.*, 1988), filogeografía (Riddle, 1996), o simplemente biogeografía histórica (Crisci *et al.*, 1991; Morrone y Crisci, 1995; Brown y Lomolino, 1998).

Dentro de este contexto ya se han propuesto dos métodos de tipo ecológico para verificar predicciones biogeográficas utilizando el análisis de cladogramas. El primero fue propuesto por Brooks (1985, 1988; Brooks y Bandoni, 1988; Brooks y McLennan, 1991), cuyo método considera realizar comparaciones de las filogenias y los cladogramas de área entre los parásitos y sus huéspedes. Estas comparaciones representarían una prueba para verificar eventos vicariantes, ya que presumiblemente el parásito y su huésped comparten una historia de estrecha asociación, y por lo tanto deben haberse visto afectados por los mismos efectos históricos que formarían barreras, y por lo mismo habrían especiado concomitantemente, de tal forma que sus cladogramas de área se esperarían fueran congruentes. De esta forma, los parásitos pueden ser considerados como 'caracteres' de sus huéspedes en el proceso de la reconstrucción de las historias filogenéticas y biogeográficas. Brooks trabajó utilizando peces dulceacuícolas y sus helmintos parásitos. Siguiendo las mismas líneas de pensamiento, Hafner y Nadler (1991) realizaron el análisis comparativo de tuzas y sus piojos. En general, las comparaciones produjeron buenos resultados, aunque a veces algún parásito llegaba a colonizar a otro género, o especies de huéspedes muy emparentados llegaron a ser colonizados por parásitos lejanamente emparentados.

Otro método interesante de tipo ecológico cladístico fue desarrollado por Legendre (1986), quien reconstruye la historia biogeográfica de una región a partir de la estructura de una comunidad y su cambio en territorios adyacentes, empleando la presencia/ausencia de las especies como caracteres de árboles filogenéticos que representan la dispersión, a partir de un solo tronco.

Este capítulo presenta otro método para verificar predicciones concernientes a la reconstrucción de la secuencia de invasiones a un área particular utilizando biogeografía histórica. Este método fue utilizado con buenos resultados anteriormente (Kohlmann y Halffter, 1990), por lo que se considera que puede ser de utilidad para estudios futuros.

El método

El método simplemente se basa en la concordancia entre la forma y la secuencia de ramificación de un cladograma de un grupo de especies, con la secuencia de aparición (estimada) de los diferentes tipos de vegetación en donde se encuentran distribuidas las especies en la actualidad. Esta comparación deriva de un cierto grado de concordancia entre ambos procesos, a partir de los cuales se pueden establecer, interpretar y verificar predicciones y así elucidar eventos de vicarianza o dispersión.

Ya que nos interesa dilucidar la biogeografía de una zona particular y no en reconstruir una filogeneia, no es necesario que en nuestro análisis tengamos que analizar grupos que sean estrictamente monofiléticos. El cladograma representaría una herramienta en el análisis biogeográfico. Los grupos faltantes en el cladograma analizado, simplemente no aportarían mucha información sobre la secuencia de evolución de tipos de vegetación del área de estudio. Se considera que estos grupos pudieron haber emigrado fuera del área analizada, haberse extinguido o no llegaron nunca a ella.

La base del método consiste en considerar que los grupos que se diversifican mostrarán congruencia con la secuencia de evolución ecológica del área estudiada en donde las especies viven. Un mecanismo relacionado ha sido postulado para el método de cladograma de áreas (Rosen, 1978, 1979), aunque en este caso más bien se enfatiza una concordancia entre el cladograma y la secuencia de eventos geológico-geográficos. En este último método se asume que los eventos de especiación fueron causados por el aislamiento geográfico, las relaciones dentro del linaje indicarían los tiempos relativos de la separación inicial entre los grupos disyuntos. Además se asume que estas antiguas separaciones geográficas se han conservado y se reflejan en la distribución actual de las especies; entonces el análisis cladista provee no solo una hipótesis filogenética sobre las relaciones de descendencia, sino también una hipótesis biogeográfica sobre las relaciones históricas entre las diferentes áreas geográficas. En el método que aquí se propone, la ausencia de concordancia entre la secuencia del cladograma y la evolución ecológica del área puede interpretarse como un apoyo a la existencia de los siguientes procesos:

1. Invasión de uno o más taxones a partir de otra(s) área(s).
2. Cambio de ecología muy acelerado en uno o varios de los taxones.
3. Desaparición por extinción o por migración de uno o varios taxones.

En general el punto 2 se considera como menos probable, ya que se sabe que pocas especies tienen la flexibilidad ecológica necesaria para cambiar rápidamente de hábitat, por lo que es más factible que el tipo y grado de falta de concordancia entre cladograma y la secuencia ecológica apoyen un proceso tipo 1 ó 3. Podemos excluir en cierta medida un caso tipo 3, si nuestro cladograma incluye gran número de especies, pues para que se diera el proceso tendríamos que suponer extinciones de tipo masivo.

Las hipótesis generales que se pueden derivar del grado de concordancia entre el cladograma y la secuencia de aparición de tipos de vegetación son los siguientes:

Hipótesis 1: Taxones que ocupan un tipo de vegetación determinado han sido expuestos al mismo tipo de presiones macroecológicas, y han vivido bajo el mismo tipo de condiciones generales, por lo que compartirían una historia biogeográfica común.

Hipótesis 2: Durante el transcurso de la evolución de un área, pueden aparecer nuevos tipos de vegetación, que representan nuevos hábitats disponibles. Es factible esperar una diversificación de especies en estos nuevos hábitats, a partir de las especies originales de nuestro tipo

de vegetación bajo estudio. Si esta diversificación procede de un ancestro común, uno podría esperar a partir de postulados filogenéticos (Hennig, 1966; Wiley, 1981) que las especies derivadas se encontraran emparentadas entre sí, y en cierta medida reflejaran la historia de la especiación del grupo de acuerdo con la historia de los tipos de vegetación que ocupan.

Hipótesis 3: Aquellas especies que se consideran derivadas a partir de las especies originales de un tipo de vegetación, y que se han diversificado en nuevas zonas adaptativas, mostrarían relaciones de parentesco que reflejarían cierta congruencia con la secuencia histórica de la aparición de los tipos de vegetación en los cuales las nuevas especies viven, tal y como se ha postulado para el caso de los cladogramas de áreas (Rosen, 1978, 1979). Las especies más antiguas, y que por lo tanto se separarían primero en la secuencia de ramificación del cladograma (*i.e.* en la base del cladograma), en su mayoría estarían asociadas con los tipos de vegetación que aparecieron primero. Las especies más modernas, cuyas ramificaciones aparecen después en el cladograma, en su mayoría estarían asociadas a los tipos de vegetación de aparición posterior. Si existen varias ramas en un mismo cladograma, uno puede esperar que esta secuencia se repita de manera independiente en cada rama. Naturalmente, como se indicó, las extinciones, migraciones y cambios de hábitats acelerados, pueden oscurecer estas relaciones.

Hipótesis 4: Especies que invaden posteriormente la zona han sufrido una historia evolutiva (ecológica y biogeográfica) distinta a la de las especies del área bajo estudio. Es de esperarse que la mayoría de estas especies presenten relaciones filogenéticas distantes. Sin embargo, no se puede excluir el caso de una especie cercana que invada o reinvasada la zona, por lo que al ser incluidas en el cladograma de las especies del área bajo estudio, éstas aparecerán en la base del árbol.

También es de esperarse que la mayoría de estas especies invasoras ocupen principalmente tipos de vegetación nuevos que representan hábitats disponibles para ocuparse, ya que los tipos de vegetación viejos ya se encuentran cubiertos (aunque no se puede eliminar la posibilidad que una especie agresiva penetre en tipos de vegetación antiguos), o que lleguen al área por expansiones de un hábitat originado en otras zonas. Así, se rompería la concordancia entre la secuencia de ramificación del cladograma con la secuencia ecológica estimada de los tipos de vegetación, ya que tendríamos especies correlacionadas con tipos de vegetación de nueva aparición en la base del cladograma, en vez de especies correlacionadas con los tipos de vegetación viejos que hemos predicho. Esta incongruencia apoyaría la existencia de un proceso de invasión de especies de otra(s) área(s) al área de estudio. El número exacto y periodo preciso en que esto ocurrió sería difícil de asegurar con base en esta metodología.

El modelo

El modelo de verificación se basa sobre una serie de hipótesis de relaciones taxonómicas y patrones de distribución sobre los *Canthonina* (Coleoptera: Scarabaeidae) norteamericanos propuestos por Halffter (1958, 1961, 1962, 1964, 1972, 1974, 1976, 1978 y 1987) y Halffter y Martínez (1966, 1967, 1968, 1977). Estos estudios proponen dos invasiones a América del Norte a partir de linajes neotropicales: una durante el mioceno y la otra durante el plio-pleistoceno. Los taxones considerados en el análisis son el subgénero *Canthon* y otros dos taxones emparentados: los subgéneros *Boreocanthon* y *Glaphyrocanton*, y el género *Melanocanthon*.

Las hipótesis establecidas sobre estos grupos proponen que las siguientes especies del subgénero *Canthon*: *humectus*, *pilularius*, *imitator*, *vigilans*, *chalcites* y *obliquus*, así como el subgénero *Boreocanthon* y el género *Melanocanthon*, han derivado en América del Norte de una invasión neotropical miocénica. Por otro lado las siguientes especies de *Canthon*: *indigaceus*, *cyanelus* y *morsei*, además de la totalidad del subgénero *Glaphyrocanton*, representarían invasores recientes plio-pleistocénicos en América del Norte. Se aceptan estas hipótesis en el presente trabajo para verificación.

Material, métodos y resultados

Material. El estudio es el resultado del análisis de varios miles de ejemplares de *Canthonina* americanos. Los taxones terminales son aquellos propuestos por los trabajos de Halffter (1958, 1961) y Halffter y Martínez (1977). Se excluyeron dos especies del subgénero *Boreocanthon*, *bisignatus* y *nyctelius*, por existir dudas sobre la pertenencia al grupo o por posible sinonimia, respectivamente.

Métodos de construcción de árboles. Para el análisis de los taxones norteamericanos se realizó un análisis cladístico con el programa PAUP (Phylogenetic Analysis Using Parsimony, versión 4.0 Beta 2, 1999, L. Swofford). Posteriormente se calcularon árboles de Adams y de consenso estricto a partir de los múltiples árboles que resultaron del análisis cladístico para obtener un cladograma final (Fig. 1). Los caracteres utilizados en el análisis se codificaron en forma desordenada, ya que aún no se han definido grupos hermanos dentro y fuera de los *Canthonina*. El resultado del árbol de consenso de Adams no se muestra aquí, ya que es muy similar al de consenso estricto. Para enraizar el cladograma primeramente se determinó la existencia de un grupo externo conveniente. Con base en un análisis fenético previo (Kohlmann y Halffter, 1990) de los géneros de *Canthonina* americanos, se dedujo que el subgénero *Glaphyrocanton* presentaba relaciones muy lejanas con respecto a los otros taxones del análisis, por lo que se le consideró un grupo externo seguro.

Correlación con los tipos de vegetación. Una vez obtenido el cladograma (Fig. 1), se indica en él en qué tipos de vegetación se encuentra(n) distribuidas las especies o el grupo de especies. También se determina la época geológica sugerida de la aparición del tipo de vegetación, en este caso particular se utilizaron los estudios de Axelrod (1975, 1979). Según Axelrod, en nuestra región, las zonas áridas, los pastizales, los bosques deciduos, el bosque tropical seco y los bosques de pino-encino comenzaron a originarse en el mioceno. Por otro lado, Rzedowski (1993) considera con base en la existencia de una muy diversificada flora xerófila, que el origen de las zonas áridas es más antiguo todavía, y que pudo haberse originado desde el cretácico inclusive. En el plioceno los bosques de coníferas y praderas comenzaron a aparecer. Por otro lado Germeraad *et al.* (1968), Graham (1973) y Toledo (1976, 1982) consideran a la selva alta perennifolia como un invasor reciente, plio-pleistocénico. También se indican sobre el cladograma las épocas de invasión al área de estudio sugeridas por los estudios previos de taxonomía y de patrones de distribución.

Congruencia taxonómica. Los resultados del cladograma de consenso fueron comparados con la clasificación vigente para los grupos norteamericanos (Halffter, 1958, 1961). Los grupos generales propuestos en estas clasificaciones fueron recuperados por el cladograma. Hubo algunas diferencias con respecto a la taxonomía tradicional, ya que el cladograma sugiere que *Canthon* (*C.*) *obliquus* y *C.* (*B.*) *coahuilensis* presentan una posición aislada dentro de la línea de antigua invasión miocénica. Es posible que representen categorías genéricas o subgenéricas no reconocidas por el momento. Por otro lado el cladograma sugiere que *Melanocanthon* y *Boreocanthon* presentan una jerarquía taxonómica equivalente, por lo que se debería otorgarles el nivel de género a ambos.

Congruencia histórica. El cladograma de consenso muestra dos grupos diferenciados, uno compuesto por el subgénero *Glaphyrocanton*, el cual ha sido utilizado como grupo externo para enraizar el cladograma; y el grupo interno, formado por los subgéneros *Canthon*, *Boreocanthon* y el género *Melanocanthon*. Comenzaremos nuestra discusión con el grupo interno. Observamos, tal y como esperamos de nuestras predicciones basadas en las hipótesis biogeográficas, que las especies *C. morsei*, *C. cyanelus* y *C. indigaceus* se ramifican en la base de nuestro grupo interno y que se distribuyen en tipos de vegetación tropicales de invasión reciente, plio-pleistocénica, en América del Norte. Su orden de ramificación es incongruente con el resto de la secuen-

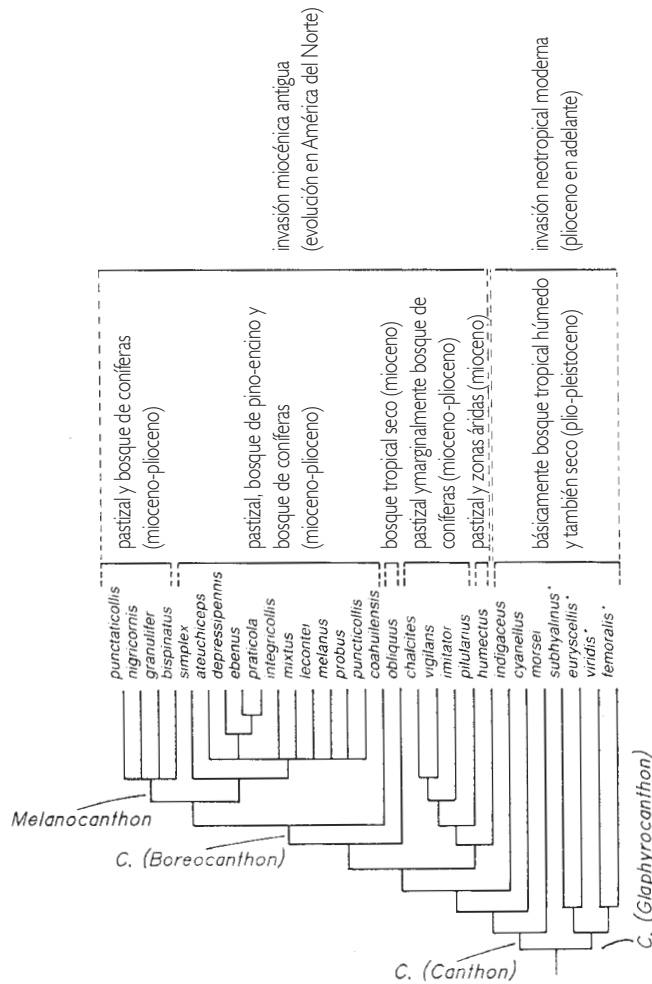


Fig. 1. Cladograma de consenso estricto de las especies norteamericanas de los subgéneros *Canthon* y *Boreocanthon*, así como del género *Melanocanthon*. Se indica la distribución de los diferentes taxones en sus tipos de vegetación, así como la edad de aparición inferida de cada uno de ellos en América del Norte. La edad de aparición del tipo de vegetación correlacionada con el mayor número de especies asociadas se encuentra indicada por cursivas. También se indican los tiempos de invasión propuestos para los diferentes linajes hacia América del Norte. Las especies marcadas con un asterisco representan al grupo externo utilizado para enraizar al cladograma.

cia de eventos del grupo interno. No se esperaría esto, si estas tres especies hubieran derivado a partir del mismo ancestro miocénico que invadiera América del Norte, a partir de América del Sur, y se hubieran diversificado en tipos de vegetación originados (no invasores) en América del Norte. Esta falta de congruencia apoya la hipótesis de que estas tres especies representan invasores a América del Norte. Tal y como se puede observar en el cladograma de consenso, ninguno de los tres taxones se encuentran agrupados en un clado, sino que más bien forman líneas aisladas dentro del área de estudio. Ellos representan líneas terminales norteamericanas, cuyos centros de riqueza se encuentran en América del Sur, y con relaciones taxonómicas distantes a las especies mexicanas y norteamericanas.

El subgénero *Glaphyrocantthon*, el grupo externo, muestra el mismo tipo de distribución y asociación a tipos de vegetación, que las tres especies antes mencionadas. Las especies de este subgénero también presentan su máxima riqueza en América del Sur, y su distribución sugiere una expansión concordante con el bosque tropical húmedo, asociada a veces con la formación de subespecies e invasión de algunos tipos de vegetación de origen más antiguo.

El cladograma de consenso muestra la existencia de dos subgrupos muy claros, uno formado por especies del género *Canthon*, y el otro

formado principalmente por especies de *Boreocanthon* y *Melanocanthon*. Este grupo incluye a las especies que se postulan derivadas de la invasión miocénica a América del Norte. El grupo concuerda también con la predicción que la mayor parte de la diversificación coincide con la secuencia de aparición de los tipos de vegetación en América del Norte, por lo que las primeras ramificaciones del cladograma están en consonancia con eventos miocénicos y, subsecuentemente, hay una tendencia de las especies a asociarse con tipos de vegetación pliocénicos. La línea de *Canthon* en general coincide con eventos miocénicos y en forma marginal con tipos de vegetación pliocénicos.

La otra rama de invasión miocénica incluye a *C. obliquus*, al subgénero *Boreocanthon* y el género *Melanocanthon*. *Canthon obliquus* está confinado al bosque tropical decíduo relicto en la Sierra de la Laguna, en Baja California Sur, habiendo quedado aislado por un proceso tectónico de la península. El tipo de bosque en que vive esta especie se encontraba bien establecido en el Mioceno, en la parte centro-sur de los E.U.A. (Axelrod, 1979). Luego, este tipo de bosque comenzó a retroceder hacia México, quedando esta especie como un relicto. Subsecuentemente el resto de la península sufrió un proceso de desertificación e invasión de taxones asociados a estos tipos de vegetación (*Boreocanthon*). Un proceso similar ha sido descrito en especies de *Bursera* (Burseraceae) de Baja California (Kohlmann y Sánchez-Colón, 1984).

El ancestro de *Melanocanthon-Boreocanthon* estaría distribuido originalmente en México-E.U.A. La gran mayoría de los *Boreocanthon* ocupan tipos de vegetación de origen miocénico y marginalmente pliocénicos, lo cual nos sugiere a estos tipos de vegetación como el teatro evolutivo de mayor importancia para este grupo. Por otro lado, los *Melanocanthon* principalmente están asociados con tipos de vegetación de tipo pliocénico. Con gran posibilidad, esto sugiere que este grupo comenzó a especiar hacia finales del mioceno, radiando mayoritariamente en tipos de vegetación pliocénicos que comenzaban a estar disponibles. Los otros dos grupos, *Canthon* y *Boreocanthon*, parecen haber invadido tipos de vegetación pliocénicos posteriormente, pero sin llegar a especiar en ellos.

Conclusiones

Del análisis se puede observar que la concordancia del cladograma de consenso con la secuencia de aparición de los tipos de vegetación en el área de estudio es congruente con las predicciones establecidas a partir de nuestro modelo de hipótesis biogeográficas. Entonces este hecho puede considerarse como un apoyo a la suposición de la existencia de dos diferentes olas de invasión de insectos de América del Sur hacia América del Norte (aparentemente en mioceno y luego en plio-pleistoceno), y en consecuencia esta correlación prestaría apoyo a la validación del método aquí propuesto.

Además, el análisis demuestra la fuerte correlación entre la gran diversificación del linaje de invasión miocénica y la aparición de tipos de vegetación en el mismo periodo. Un número reducido de especies está asociado a tipos de vegetación pliocénicos, y ninguna de este linaje se ha encontrado en tipos de vegetación de invasión reciente (bosque tropical perennifolio). Aparentemente este linaje no ha tenido el tiempo suficiente para diversificarse en este nuevo tipo de vegetación; o quizás no llegue a hacerlo nunca por exclusión ecológica, debido a la presencia de especies tropicales de *Canthonina* que ya se habían diversificado en este tipo de vegetación.

Este análisis puede ser puesto a prueba utilizando otros grupos. Una historia similar a ésta ha sido propuesta por Stehli y Webb (1985) para mamíferos, en donde la frecuencia de conexión entre América del Sur y América del Norte comenzó a ser más frecuente en mioceno, y culminó en el plio-pleistoceno. En conclusión, pienso que este procedimiento puede ser de ayuda para esclarecer otros escenarios, donde se sospeche la existencia de diferentes olas de expansión e invasión de distintos taxones.

Agradecimientos

Quisiera agradecer al Sr. Ángel Solís, del Instituto Nacional de Biodiversidad, Costa Rica, su ayuda en la información concerniente a la distribución de varios *Canthonina* en América Central. Quisiera agradecer a la E.A.R.T.H. las facilidades prestadas para escribir este trabajo.

Referencias

- Axelrod, D. I.** 1975. Evolution and biogeography of Madrean-Tethyan sclerophyll vegetation. *Evolution*, 62: 280-334.
- Axelrod, D. I.** 1979. Age and origin of Sonoran Desert vegetation. *Occ. Papers Cal. Acad. Sci.*, 132: 1-74
- Ball, I. R.** 1975. Nature and formulation of biogeographic hypotheses. *Syst. Zool.*, 24: 407-430.
- 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. Macroevolutionary comparisons of host and parasite phylogenies. *Annu. Rev. Ecol. Syst.*, 19: 235-259.
- Brooks, D. R. y S. M. Bandoni.** 1988. Coevolution and relicts. *Syst. Zool.*, 37: 19-33.
- Brooks, D.R. y D.A. McLennan.** 1991. *Phylogeny, ecology and behavior*. University of Chicago Press, Chicago.
- Brown, J. H. y M.V. Lomolino.** 1998. *Biogeography*. Sinauer Associates, Inc., Sunderland, Massachusetts.
- Connor, E. F.** 1988. Fossils, phenetics, and phylogenetics: Inferring the historical dynamics of biogeographic distributions, pp. 254-269 in: Liebherr, J. K.(ed.), *Zoogeography of Caribbean insects*, Cornell University Press, Ithaca, New York.
- Crisci, J. V., M. M. Cigliano, J. J. Morrone y S. Roig-Juñent.** 1991. Historical biogeography of southern South America. *Syst. Zool.*, 40: 152-171.
- Termeraad, J. H., C. A. Kopping y J. Muller.** 1968. Palynology of Tertiary sediments from tropical areas. *Rev. Paleobot. Palynol.*, 6: 189-348.
- Graham, A.** 1973. History of the arborescent temperate element in the Latin American biota, pp. 301-314 in: Grahan, A. (ed.), *Vegetation and vegetational history of northern Latin America*, Elsevier, Amsterdam.
- Hafner, M. S. y S. A. Nadler.** 1991. Cospeciation in host-parasite assemblages: Analysis of rates of evolution and timing of cospeciation events. *Syst. Zool.*, 39: 192-204.
- Halffter, G.** 1958. Dos nuevos géneros de *Canthonini* (Coleoptera: Scarabaeidae). *Ciencias (México)*, 17: 207-212.
- Halffter, G.** 1961. Monografía de las especies norteamericanas del género *Canthon* Hoffsg. (Coleoptera: Scarabaeidae). *Ciencias (México)*, 20: 225-320.
- Halffter, G.** 1962. Explicación preliminar de la distribución geográfica de los Scarabaeidae mexicanos. *Acta Zool. Mex.*, 5: 1-17.
- Halffter, G.** 1964. La entomofauna mexicana, ideas acerca de su origen y distribución. *Fol. Entomol. Mex.*, 6: 1-108
- Halffter, G.** 1972. Eléments anciens de l'entomofaune néotropical. Ses implications biogéographiques. In: Biogéographie et liaisons intercontinentales aux cours du Mésozoïque. XVII ème Congrès International de Zoologie, Monte Carlo, 40 p.
- Halffter, G.** 1974. Eléments anciens de l'entomofaune néotropical. Ses implications biogéographiques. *Quaest. Entomol.*, 10: 223-262
- Halffter, G.** 1976. Distribución de los insectos en la Zona de Transición Mexicana. *Fol. Entomol. Mex.*, 35: 1-64
- Halffter, G.** 1978. Un nuevo patrón de dispersión en la Zona de Transición Mexicana: El Mesoamericano de Montaña. *Fol. Entomol. Mex.*, 39-40: 210-222
- Halffter, G.** 1987. Biogeography of the montane entomofauna of Mexico and Central America. *Annu. Rev. Ent.*, 32: 95-114
- Halffter, G. y A. Martínez.** 1966. Revisión monográfica de los *Canthonina* americanos (1a. Parte). *Rev. Soc. Mex. Hist. Nat.*, 27: 89-171.
- Halffter, G. y A. Martínez.** 1967. Revisión monográfica de los *Canthonina* americanos (2a. Parte). *Rev. Soc. Mex. Hist. Nat.*, 128: 79-116.
- Halffter, G. y A. Martínez.** 1968. Revisión monográfica de los *Canthonina* americanos (3a. Parte). *Rev. Soc. Mex. Hist. Nat.*, 29: 209-290.
- Halffter, G. y A. Martínez.** 1977. Revisión monográfica de los *Canthonina* americanos (4a. Parte). *Fol. Entomol. Mex.*, 39: 29-108.
- Humphries, C. J.** 1993. Cladistic biogeography, in: Forey, P., C. Humphries, I. Kitching, R. Scotland, D. Siebert y D. Williams (eds.), *Cladistics: A practical course in systematics*, The Systematics Association, Publication no. 10, Clarendon Press, Oxford.
- Humphries, C. J. y L. R. Parenti.** 1986. *Cladistic biogeography*. Clarendon Press, Oxford.
- Humphries, C. J., P. Y. Ladiges, M. Roos y M. Zandee.** 1988. Cladistic biogeography, in: Myers, A. A. y P. S. Giller (eds.), *Analytical biogeography: An integrated approach to the study of animal and plant distributions*, Chapman and Hall, Londres.
- Hennig, W.** 1966. *Phylogenetic systematics*. University of Illinois Press, Urbana.
- Kohlmann, B. y S. Sánchez-Colón.** 1984. Estudio areográfico del género *Bursera* Jacq. ex. L. (Burseraceae) en México: Una síntesis de métodos, pp. 41-120 in: Ezcurra, E. y B. Kohlmann (eds.), *Métodos cuantitativos en la biogeografía*, Publicaciones del Instituto de Ecología 12, México, D.F.
- Kohlmann, B. y G. Halffter.** 1990. Reconstruction of a specific example of insect invasion waves: The cladistic analysis of *Canthon* (Coleoptera: Scarabaeidae) and related genera in North America. *Quaest. Entomol.*, 26: 1-28.
- Legendre, P.** 1986. Reconstructing biogeographical history using phylogenetic tree analysis of community structure. *Syst. Zool.*, 35: 68-80.
- Morrone, J.J. y J.V. Crisci.** 1995. Historical biogeography: Introduction to methods. *Annu. Rev. Ecol. Syst.*, 26: 373-401.
- Müller, P.** 1981. *Arealsysteme und Biogeographie*. Verlag Eugen Ulmer, Stuttgart.
- Patterson, C.** 1983. Aims and methods in biogeography, pp. 1-28 in: *Evolution, time and space: The emergence of the biosphere*, Systematics Association Special Volume 23.
- Riddle, B. R.** 1996. The molecular phylogenetic bridge between deep and shallow history in continental biotas. *Trends Ecol. Evol.*, 11: 207-211.
- Rosen, B. R.** 1988. Biogeographic patterns: A perceptual overview, pp. 23-55 in: Myers, A. A. y P. S. Giller (eds.), *Analytical biogeography*, Chapman and Hall, Londres y New York.
- Rosen, D. E.** 1978. Vicariant patterns and historical explanations in biogeography. *Syst. Zool.*, 27: 159-188.
- Rosen, D. E.** 1979. Fishes from the uplands and intermontane basins of Guatemala: Revisionary studies and comparative geography. *Bull. Amer. Mus. Nat. Hist.*, 162: 267-376.
- Rzedowski, J.** 1993. Diversity and the origins of the phanerogamic flora of Mexico, pp. 129-144 in: Ramamoorthy, T. P., R. By, A. Lot y J. Fa (eds.), *Biological diversity of Mexico: Origins and distribution*, Oxford University Press, Oxford.
- Stehli, F. G. y S. D. Webb (eds.).** 1985. *The Great American Biotic Interchange*. Plenum Press, New York.
- Swofford, D. L.** 1999. *PAUP. Phylogenetic Analysis Using Parsimony. Version 4 Beta 2*. Smithsonian Institution, Washington D. C.
- Toledo, V. M.** 1976. Los cambios climáticos del Pleistoceno y sus efectos sobre la vegetación natural cálida y húmeda de México. Tesis de Maestría, Facultad de Ciencias, UNAM, México.
- Toledo, V. M.** 1982. Pleistocene changes of vegetation in tropical Mexico, pp. 92-111 in: Prance, G. T. (ed.), *Biological diversification in the tropics*, Columbia University Press, New York.
- Wiley, E. O.** 1981. *Phylogenetics: The theory and practice of phylogenetic systematics*. Wiley-Interscience, New York.

PALEOCLIMAS Y ESPECIACIÓN EN ANIMALES DE AMÉRICA DEL SUR TROPICAL

Paulo E. Vanzolini

Los estudios zoológicos de especiación en América del Sur, efectuados bajo sistemas de práctica evolucionista, dependen estrictamente de informaciones y, más que eso, de conceptos interdisciplinarios. Por ejemplo, dependen de la genética, para darles una base teórica racional, además de importantes métodos auxiliares; dependen de la ecología, para situar desde otra faceta sus problemas teóricos y para comprender las situaciones de campo; y dependen de la geomorfología, de la palinología y de las demás disciplinas que convergen hacia la paleoclimatología, para que tengan una base histórica racional y la posibilidad de una estimación de la velocidad de los procesos estudiados. Esta última dependencia, la más nueva y la que menos fácilmente viene al naturalista, ha tenido importancia impar, dadas las perspectivas de investigación que se abrieron en los últimos veinte años. Hasta ahora la sistemática evolutiva poco ha dado a cambio a las ciencias de la Tierra, y aún va a recibir mucho antes de que pueda comenzar a pagar su deuda.

El problema de adquisición de información y conceptos interdisciplinarios no es simple. Las obras de vanguardia siempre son escritas para especialistas, y su desciframiento por el lego en la materia es imposible. Los mismos juicios de valor —sobre los que la bibliografía repasa en quién y cuánto creer, y cómo evaluar la importancia de las contribuciones de verdadera novedad— no pueden ser hechos fuera de la esfera profesional. Por otro lado, la visión en el campo, por elemental que sea, de hechos o procesos relevantes, demanda orientación personal y de nivel muy alto, por que los sistemáticos a quienes es dada son autodidactas de formación incompleta y desordenada, y con gran presión de resultados. En esta contribución es mi intención exponer de manera simple los fundamentos y la práctica de la investigación sobre la especiación en la América del Sur tropical, su base histórica, que es de las más curiosas e incluye una muy precoz (e ignorada por la mayoría) contribución de la paleoclimatología. Al respecto cito selectivamente algunas obras que —a mi parecer— señalan el camino, y hacen franca la crítica; dentro del conocimiento de que hay necesidad absoluta de contacto interdisciplinario, de emisión de juicios de valor, que permitan al no especialista orientarse dentro de la complejidad de la bibliografía. También procuro dar una idea de cómo la investigación es hecha y que hechos y taxones nos presentan los problemas y nos sirven de base para generalizaciones. Ilustro mis comentarios con investigación que yo mismo hice, o que conozco bien por ser relevante a la mía.

La diversidad tropical

Uno de los problemas centrales de la biología, ya claramente formulado a comienzos del siglo XIX, e incluso hoy sin solución cercana, es el de la diferencia en diversidad entre los ecosistemas tropicales y templados. Los números varían de grupo en grupo, pero los ecosistemas tropicales son, en todos los grupos, más diversificados que los templados, aunque la biomasa de algunos de éstos (por ejemplo, el bosque de secuoyas, o bosques de coníferas) sea comparable o hasta mayor que el de las selvas ecuatoriales.

La más antigua de las explicaciones propuestas para este hecho es que las comunidades tropicales son viejas y estables, y así tuvieron más tiempo para evolucionar. Esa hipótesis, muerta y enterrada por la climatología, todavía se tomaba en serio por Flenley (1981) en un libro sobre

la historia geológica de las selvas lluviosas ecuatoriales. Todas las demás nueve hipótesis alistadas por Flenley como corrientes en la literatura se basan en tasas diferenciales de especiación y de extinción. Esto equivale a situar el problema en el campo de la ecología (extinciones) y de la sistemática evolutiva (especiación).

La investigación de sistemática evolutiva en las regiones tropicales se dificulta precisamente por la naturaleza de su problema central, la diversidad. La catalogación del grupo de estudio es trabajosa, porque el número de especies es grande y porque, mantenida la biomasa, una biota más diversificada contiene menos individuos por especie y, por lo tanto, más especies raras, difíciles de coleccionar en las cantidades que estos estudios demandan. Es necesario tener todas las especies a mano, representadas por muestras suficientes en número y calidad, para el esclarecimiento de los problemas taxonómicos puros; o sea, la simple y preliminar elaboración de un elenco de especies. Una vez elaborado ese elenco, es necesario escudriñar la geografía de cada especie, que debe estar representada en esta fase por colecciones aún mayores, adecuadas al análisis de su distribución y eventual diferenciación geográfica. Comprender, por ejemplo, que es prácticamente imposible tomar como ausente de una cierta área una especie rara; no se tiene idea de cuanto esfuerzo de recolección es necesario para agotar un área. Agrava esas dificultades el hecho que la recolecta general, oportunista, poco contribuye para estudios de especiación, que exigen una cobertura geográfica y una atención al detalle ecológico que la recolecta hecha al azar, o desatendida de los aspectos teóricos, obviamente no incluye.

Es claro que la investigación de ese tipo necesita una infraestructura de colecciones y biblioteca dotada de tradición, madurez y seguridad. Y que la contribución de cualquier individuo aislado representa poco delante de la inmensidad de la tarea, pues es obra de muchos que, sin estar reunidos en 'equipos', aunque trabajen individualmente, sea en dirección al mismo fin, acumulando acervo e información. Se calcula que la disponibilidad de sistemáticos en el Brasil es de cerca de uno por ciento respecto a las necesidades del país.

Entonces, son pocos los grupos zoológicos que pueden, en Sudamérica tropical, servir de base a investigaciones extensas sobre patrones de especiación. Tan solo sobre patrones de distribución todavía no es posible reunir un *corpus* de información fidedigna. Entre los grupos mejor estudiados se destacan los reptiles y principalmente las aves, que en todo el mundo tuvieron desarrollo precoz. Algunos grupos de anfibios están llegando a esa fase; la catalogación de la fauna, no obstante, está muy lejos de ser satisfactoria. Nuevas especies son descritas todos los días, se ven también situaciones parecidas en géneros y familias.

A pesar de tantas dificultades, el campo es apasionante y tiene aún una ventaja nada despreciable de, sin necesidad de aparatos sofisticados, llevar la competencia científica hacia fuera del área tecnológica. La ventaja adicional que la persona nativa de las regiones bajo estudio confiere al investigador de campo, infelizmente ha sido muy poco utilizada por los zoólogos brasileños.

Especiación geográfica

El problema de la especiación es central en la teoría evolutiva; éste puede encararse de dos maneras. Una se orienta a las transformacio-

nes (la evolución) morfológicas de una determinada especie en tiempo geológico. Otra intenta descubrir, en tiempo real, ejemplos de los procesos y fases que la teoría lleva a pensar que hayan intervenido en el proceso de transformación, no de una especie en otra, pues el intervalo corto de tiempo del hombre no lo permite, sino de una especie en dos o más, acarreado adicionalmente el aumento de la diversidad biótica. Éste es el campo de acción del sistemático.

Darwin, muy consciente de todo esto que se dijo (y, obviamente de más cosas), llamó a su obra fundamental como 'Sobre el origen de las especies por medio de la selección natural, o la preservación de las razas favorecidas en la lucha por la vida'. El 'Origen' fue publicado en 1859 y, cualquiera que haya sido su controversial destino en la sociedad en general, inmediatamente fue adoptada por la mayoría de los miembros activos de la profesión científica. A pesar de eso, solo en el cambio del siglo XIX hacia el XX comenzaron a aparecer los estudios zoológicos que llevarían a una comprensión del proceso de especiación en la naturaleza.

En 1896, Karl Jordan, un entomólogo sistemático profesional, expuso, respecto de un grupo de mariposas, con la claridad más absoluta, los conceptos fundamentales de especiación geográfica y de subespecie. Ese trabajo, a pesar de haberse publicado en una revista de gran prestigio, no tuvo penetración. En un artículo subsecuente, Kleinschmidt (1900), un ornitólogo, propuso (ejemplificando con las alondras europeas) que se reservase el nombre 'especie' a aquellas entidades que no presentaban variación significativa en el ámbito de su distribución, y se diese el de 'Formenkreis' (o incluso '*orbis formarum*', círculo de formas) a las que eran representadas en regiones diversas por entidades evidentemente emparentadas, pero que presentasen diferencias consistentes. Este citadísimo artículo, aunque de contenido más nomenclatural que evolutivo, fue muy importante, pues influenció a Bernard Rensch, quien publicó en 1929 un libro de gran importancia, "El principio del círculo de razas y el problema de la formación de las especies". La obra en sí no tuvo la repercusión que merecía (es de lectura difícil), pero, a su vez, influenció a Ernst Mayr quien, en 1942, publicó un libro que, en conjunto con otros contemporáneos (Dobzhansky, 1937; Huxley, 1940), llegó a tener peso decisivo en los estudios de sistemática y evolución, como se verá adelante.

A partir de 1919 (Stresemann) y, con mayor impulso, en la década de 1920, los conceptos de especiación geográfica cobraron importancia, especialmente entre los ornitólogos. Existe una serie de trabajos de la escuela de Erwin Stresemann, sobre zonas de hibridación en la Europa Central, que tiene un tono extrañamente moderno. Como cuenta la historia Mayr (1942: 179, 263), durante la última glaciación, las calotas glaciales de Escandinavia y de los Alpes estaban separadas, en Alemania, por cerca de 200 millas de estepa fría, habitable solo por algunos mamíferos árticos. La fauna que vivía en la región antes de la glaciación fue obligada a retroceder hacia dos refugios, uno al este de los Alpes, balcánico, y otro al oeste, franco-ibérico. Casi todas las especies europeas habrían sobrevivido en esos refugios y pasado por diferenciación. Al regresar el hielo hacia el norte, esas especies fueron expandiendo su área de distribución, acabando por encontrarse en la Europa Central. El resultado de ese encuentro podría ser el establecimiento de una zona de hibridación, en los casos de diferenciación incompleta, o bien el solapamiento de distribuciones, en el caso que la diferenciación haya avanzado hasta el punto de especiación completa.

Hasta hoy no tenemos nada mejor que eso. Quedaría firmemente establecido el concepto de zona de hibridación secundaria, consecuencia con un reencuentro de poblaciones parcialmente diferenciadas durante un periodo de aislamiento geográfico. El caso complementario, la intergradación primaria, correspondería a la aparición de novedades genéticas de los dos lados de una faja del territorio, novedades capaces de dominar dentro de su área, pero no de penetrar además de la intergradación. Desde nuestro punto de vista, sin embargo, lo más importante es la atribución, explícita y correcta, del fenómeno de especiación a un evento paleoclimático, casi 70 años atrás. Por otro lado, también es importantísimo para nosotros hoy, conceptual y meto-

dológicamente, el hecho que la determinación de patrones distribucionales puede ser de manera predominante debida a situaciones ecológicas o, diversamente, a secuencias de eventos históricos.

Prosiguiendo en esa línea de investigación, un ornitólogo sueco, Einar Lönnberg, en 1926 publicó un trabajo sobre la influencia de las variaciones climáticas en la avifauna de África, mostrando que la especiación había ocurrido en manchones de selva aislados por vicisitudes climáticas. En el mismo año, Stresemann, en el Congreso Internacional de Ornitología (Stresemann y Grote, 1929), citó ese trabajo, reforzado con nuevos y bien analizados casos. Esos trabajos, así como otros de la misma índole, aparentemente no causaron impresión, a pesar de la eminencia de los autores. Mayr (1942) no los cita, y en 1969 todavía podemos leer en Schwabe que la riqueza en especies de la cuenca amazónica sería a causa de una larga evolución ecológica en la ausencia de cualquier catástrofe natural de carácter destructivo.

En el transcurso de la década de 1930 a la de 1940, el acervo de investigaciones de genética experimental había adquirido mucho peso, y aparecerá una preocupación de integrar conocimientos interdisciplinarios. Fue cuando surgió una serie de artículos importantes, que culminaron en los tres libros citados (Dobzhansky, Huxley, Mayr) que, para mí, representan independientemente de la originalidad y también de la corrección de los puntos de vista, los principales motores de la actual investigación en sistemática evolutiva.

Dobzhansky, uno de los grandes genetistas de *Drosophila*, tenía familiaridad con la sistemática zoológica, que hasta cierto punto había practicado en Europa. En los Estados Unidos, en la Universidad de Columbia, muy influenciado por el gran estadístico Sewall Wright, Dobzhansky condujo una serie de investigaciones fundamentales para la elucidación de los "mecanismos de formación de las especies en términos de los hechos y teorías conocidos de la genética". Como coronamiento de esa fase, en 1937 publicó el famoso libro 'Genética y el origen de las especies'. Ese libro vibrante, simple y atractivamente escrito, abrió la entrada a los sistemáticos sin información genética al lenguaje de esa ciencia y a una base racional para los estudios de especiación con base taxonómica.

El siguiente libro, 'The New Systematics', es una compilación de artículos por 21 autores, coordinada por Julian Huxley, quien contribuyó con la introducción. Los autores son, en la mayoría, ilustres: Timofeeff-Resovsky, Cyril Darlington, Sewall Wright, Lancelot Hogben, sir Gavin de Beer, Moy-Thomas, E. B. Ford, Vavilov. El libro es increíblemente heterogéneo, lo cual es comprensible: La Nueva Sistemática aún no existía, como destacaba Huxley en el ensayo introductorio, 'Towards the New Systematics'. Lo que dio personalidad a la obra y le confirió tanta influencia (además del título muy feliz) fue el espíritu que la informaba: fundamentalmente, el problema de la sistemática es detectar la evolución en proceso. Este tema, tratado de muchas maneras por el espectacular equipo reunido por Huxley, despertó todo lo que había de bueno y de animado en los sistemáticos jóvenes (de cuerpo y/o espíritu) de ese entonces.

El libro de Mayr 'Sistemática y el origen de las especies' (Subtítulo: 'desde el punto de vista de un zoólogo') fue una obra carismática. Mayr era un ornitólogo de profesión, en verdad no de los más eminentes, y de permanencia relativamente corta en la carrera; sin embargo, tenía dos grandes ventajas para la tarea que escogió: conocía de genética y escribía muy bien. Muchas de las ideas primero expuestas por Rensch en su alemán torvo acabaron como atribuidas a Mayr, por haberlas publicado de forma clara, elegante y persuasiva, en lengua más accesible. El libro esencialmente consiste de una anatomía detallada de la especiación geográfica; el capítulo de especiación no geográfica, con 30 páginas, es principalmente refutatorio, aceptando sólo como mecanismos eficientes (y así también como rarezas) el hermafroditismo y la partenogénesis. En general se presentan e interpretan (o reinterpretan) numerosos casos de diferenciación geográfica de la literatura y se signa la conceptualización que dominaría el campo por cerca de 30 años.

La influencia de esos tres libros fue enorme, especialmente el de Dobzhansky y el de Mayr, simples, elegantes y dogmáticos. Éstos aviva-

ron mucho de la investigación que progresivamente los haría obsoletos: un autor no puede querer más que eso. Mucho de la ciencia en que se basaron envejeció, o se verificó que no había sido bien interpretada, sino en realidad, los libros eran, antes que todo, expresión de certeza íntima, y los casos citados en apoyo tenían más el carácter de ejemplo que de argumento. Eso es normal en cualquier campo de la investigación en épocas de creatividad intensa. No obstante, algunos de los resultados inmediatos no fueron de los mejores; en el caso de la investigación en sistemática evolutiva, la peor consecuencia, debida especialmente a Mayr, fue la proliferación de subespecies establecidas sin espíritu crítico.

En el tiempo en que la subespecie era un concepto un tanto vago, discutible y discutido, en verdad hasta no muy respetable, el zoólogo se acercaba con cautela antes de adoptar ese esquema. Procuraba verificar principalmente dos cosas: (i) si cada subespecie era razonablemente estable dentro de un área geográfica; y (ii) si el lugar de encuentro de dos subespecies de hecho era una faja relativamente estrecha de intergradación (hibridación). Cuando el concepto se hizo respetable, científicamente bien fundado y, principalmente, moderno y de moda, la proliferación fue incontrolable. Frente a cualquier distribución alopatrida, la suposición natural era que se trataba de subespecies, quedando la obligación de la prueba para la hipótesis que fuesen especies. El mal de ese tipo de razonamiento, más serio de lo que parece a primera vista, es que una diferenciación subespecífica implica condiciones (por lo menos las dos citadas antes) cuya verificación es esencial para la validez del modelo y la elucidación de la historia. Cuando el análisis crítico es sustituido por la plausibilidad, los problemas nuevos son sumergidos al comienzo, los patrones resultantes de la concordancia de casos individuales adquieren peso falso, y la tendencia es hacia la paralización. Me siento a voluntad para tales comentarios, pues también cometí algunos de esos.

Otro defecto común en trabajos de esa época es la utilización indebida de métodos estadísticos. Numerosos autores, al encontrar una diferenciación estadísticamente significativa entre caracteres merísticos (por ejemplo, conteo de escamas), o medidas de dos poblaciones, las consideraban como subespecies, sin tomar en cuenta que el concepto involucra obligatoriamente la totalidad del área de la especie, así como una consideración de su estructura poblacional. La inmensa mayoría de las especies se distribuye con densidad muy heterogénea que puede, dependiendo de la vagilidad del animal, resultar fácilmente en una disminución del flujo génico entre poblaciones locales, semiaisladas en los lugares más favorables. En esos casos, el patrón de diferenciación que más comúnmente se encuentra (especialmente al usar métodos estratégicos) es un mosaico con frecuentes diferencias significativas entre poblaciones locales distribuidas sin regla, al azar. Ese tipo de diferenciación tiene importancia en sí, y puede conducir a la consideración de modos de especiación especiales (por ejemplo, la estasiopátrida de White); enmascararlo bajo el nombre de subespecie es un prejuicio.

La adopción poco crítica del concepto de subespecie aún puede tener otra consecuencia. Adoptado rígidamente el modelo, el zoólogo se siente en la obligación de identificar todos los ejemplares en alguna subespecie. Acontece que una determinada especie simultáneamente puede presentar diversos modelos de diferenciación, especialmente si ocupa un área grande. Considérese en una especie distribuida de modo continuo desde Centroamérica hasta el norte de Argentina —un caso muy frecuente, por ejemplo, en serpientes. Echando un vistazo a la heterogeneidad ecológica de esa área y, principalmente, a la diversidad de las historias geomorfológicas y paleoclimáticas de las distintas subregiones, se comprende que es difícil que un mismo patrón ocurra en todas. No son raros los casos donde se ven, en las márgenes del área de distribución, subespecies bien marcadas, mientras que en el centro reina la confusión (Vanzolini y Williams, 1970). Ocultar esas peculiaridades bajo el nombre de subespecie es privar a la investigación de una parte importante de su contenido, pues los casos heterodoxos siempre son preciosos para probar teorías, y la teoría al caso debe ser cuáles

subespecies existen, pero qué factores ecológicos e históricos actúan e interactúan para cada patrón de diferenciación, y que lo esencial es la descripción tan precisa como sea posible del patrón bajo estudio.

Finalmente es común la falsa noción que las subespecies son especies *in statu nascendi*. Ellas pueden llegar al estado de especie, si se viéran aisladas por un tiempo suficiente. Podrán alcanzar aislamiento reproductivo más rápidamente, por comenzar con patrimonios genéticos ya parcialmente diferenciados, nada más. En realidad, la mayoría de las subespecies bien estructuradas representa lo contrario: especies abortadas, cuyo periodo de aislamiento no fue suficiente para especiación completa, y cuya hibridación es secundaria.

Especiación no geográfica

Como siempre, con el progreso de la investigación muchas de las verdades recibidas fueron rechazadas y en ciertos casos el péndulo fue también más lejos. Por otro lado, métodos inmunológicos y bioquímicos de gran poder fueron introducidos en la sistemática, en general con ventaja, ocasionalmente con exceso.

Un excelente artículo de Guy Bush (1975), además de una introducción bastante a propósito y de una consideración, ya no tan buena, de la genética de la especiación por aislamiento geográfico, contiene un análisis de los modos no geográficos (simpátricos) de especiación. Una de las observaciones más importantes que hizo es que una fracción bastante grande de los seres vivos puede pasar por especiación no geográfica, debido a particularidades biológicas: parasitismo, reproducción en época restringida, presencia de feromonas, poliploidia, simbiosis. Entonces verificamos que los modos de especiación accesibles al sistemático son los que ocurren en animales bisexuales de vida libre, sin peculiaridades que los lleven a modos simpátricos. La validez de su investigación se restringe a esto.

Otro tipo de respuesta al esquema geográfico de especiación vino por parte de teóricos que trabajaban con modelos matemáticos. En general esos modelos parten del concepto de 'clina', o sea, de un tipo de diferenciación en que hay paralelismo entre un gradiente físico y uno biológico. Por ejemplo, el número de escamas de una serpiente aumenta paralelamente con la latitud o la longitud de la localidad, lo que indicaría una variación similar del genotipo. Los modelos prototípicos buscan establecer condiciones tales que las poblaciones situadas un lado y de otro de un tramo más abrupto de la clina ('step cline') divergen rápidamente y de eso resulta una escisión de la población, o sea, especiación. No es cosa que se pueda ver en la naturaleza y no conozco caso alguno que con éxito haya sido puesto a prueba experimental. Por lo general las condiciones necesarias de los modelos son tan complejas (por ejemplo, un número indiscriminado de genes modificadores coadaptados) que su probabilidad de ocurrencia en la vida real es muy baja. Por otro lado, una suposición esencial de todos esos modelos es una larga permanencia de las condiciones ambientales en estados estacionarios, lo que la paleoclima-tología muestra que es raro, por lo menos en el último periodo de intensa actividad evolutiva.

De cualquier manera siempre debe explorarse la posibilidad de modos alternativos, pues, a pesar de la generalidad del modelo de especiación geográfica, no deben olvidarse las limitaciones ya citadas, así como los riesgos de aplicación indiscriminada. Añado que, al ser esto la regla general (como a mí me parece), las excepciones ganan interés excepcional. En lo que sigue veremos aún otras limitaciones.

Especiación en los trópicos

Como ya dije, los estudios sobre las relaciones entre patrones de especiación y paleoclimas en África, iniciados en la década de 1920, no tuvieron continuidad. En realidad, el gran revisor de la distribución de la avifauna africana, Moreau (1966), destacó la influencia de las alternancias

climáticas sobre ella —especialmente cómo se evidencian por las paleoterrazas de los grandes lagos africanos, indicadores de periodos lluviosos e interlluviosos— pero no llegó a proponer un modelo de especiación. Quedó cerca de retomar las ideas de la escuela de Stresemann, de casi 50 años antes, pero no alcanzó a dar el paso.

Éste fue dado, más de 20 años después, por otro ornitólogo, Jürgen Haffer. Haffer era, en la década de 1960, jefe de la prospección de una multinacional de petróleo en Colombia. Era ornitólogo dilettante, especialmente atraído por problemas de distribución y especiación. Lo que más lo intrigaba eran patrones de parapatría dentro de la cuenca. O sea, especies muy próximas ocupaban áreas contiguas, sin que una especie penetrara en el área de la otra; casi como si viviesen en haciendas vecinas separadas por alambres de púas. Sin embargo, Haffer advirtió que, al nivel de ecología de las especies, la cuenca no presentaba discontinuidades que pudiesen explicar la parapatría. Él fue llevado, por su formación en ciencias de la Tierra, a considerar factores históricos, o sea, paleoecología y, en consecuencia, paleoclimas. Estaba al tanto de indicios geomorfológicos de aridez acaecida en la cuenca, y resolvió verificar lo que acontecería a la distribución de las selvas si el clima se fuera desecando progresivamente. Una carta pluviométrica le mostró la presencia de áreas de alta precipitación anual (por ejemplo, por encima de 3,000 mm entre el Negro y el Japurá) y de corredores mucho más secos (menos de 2,000 mm a lo largo del Trombetas y del Tapajós), Haffer conjeturó que el desecamiento del clima paralelamente erradicaría la selva, inicialmente en esos corredores más secos, aislando 'áreas de refugio', manchones de selva donde la fauna umbrófila sobreviviría, entrando en un proceso de especiación geográfica, explícitamente (Haffer, 1969: 131) en la línea de Mayr. Haffer verificó que diversos casos de parapatría concordaban entre sí, dando apoyo a la hipótesis de diferenciación en refugios. Mapeó la localización aproximada de nueve refugios, indicados por patrones comunes a los distintos grupos de aves que estudiara, y que incluían por lo menos tres órdenes.

Contemporáneamente (Vanzolini y Williams, 1970), mi colega Ernst Williams y yo estudiábamos la diferenciación geográfica de un lagarto de la selva. No teníamos hipótesis inicial alguna a probar; hacíamos un estudio descriptivo para eventual interpretación *a posteriori*. Analizamos estadísticamente caracteres merísticos y morfométricos (en respectivos conteos de escamas y proporciones corporales) de muestras que cubrían toda el área de la especie, en un ejercicio puramente geométrico, en un mapa mudo, sin consideración, en esa fase, de las características ecológicas de las respectivas localidades. Llegamos a una conclusión idéntica a la de Haffer en cuanto al modelo de especiación, parcialmente coincidente respecto a la localización geográfica de los recursos que habíamos colocado *a posteriori*, por criterios geomorfológicos, dentro de grandes áreas indicadas, esas sí, por la diferenciación de los bichos.

La coincidencia de conclusiones respecto al mecanismo de especiación en refugios, derivadas de trabajos de inspiración y metodología tan diversos (una partiendo de hipótesis, otro de un caso concreto), fue bastante estimulante. Lo mismo se puede decir en cuanto a la concordancia parcial de los refugios postulados. La coincidencia había sido demasiada y sospechosa. Además de las diferencias ecológicas entre grupos zoológicos diversos, sobrevivencia y extinción siempre incluyen un componente aleatorio. Los patrones de distribución y diferenciación no *prueban* la realidad de los refugios, ni mucho menos dan certeza de su localización; simplemente son compatibles con el modelo. La propia validez de éste no puede ser probada; solo el análisis muy crítico de numerosos casos puede aumentar el valor heurístico del modelo. En cuanto a la localización de refugios, es asunto de geomorfológicos y paleopalinólogos, y el sistemático sólo puede lamentar la ínfima cantidad de datos de esas disciplinas actualmente a su alcance.

Las conclusiones de Haffer y las nuestras, tan ortodoxas, tan poco nuevas, tuvieron repercusión inmerecida y, en buena parte, menos feliz. El modelo fue sobrenombrado como 'teoría', fue apoyado y fue combatido. Solo no recibió un examen crítico, basado en casos debidamente analizados, que profundizasen la comprensión, las limitaciones y el alcance de este redescubrimiento. Más de una vez hubo abuso de plausibilidad; gran parte de la literatura entre 1970 y 1980 es, por así decirlo, de limitada aplicación.

Una primera evaluación

Haciendo un paréntesis para una evaluación, vemos que el modelo de especiación en refugios, en su última formulación, aunque sin ser original, hasta medio antiguo, encontró un fundamento y apoyo ecológico, geomorfológico y paleoclimático bastante más evolucionado que otros, al disponer de sus antecesores, lo que con probabilidad contribuyó de manera preponderante para el relieve que recibió (es especialmente agradable notar que esos avances se debieron, en buena parte, a la investigación brasileña —*vide* Ab'Sáber, 1977a, b).

En especial fue importante la enorme alteración de la escala cronológica, resultado de la revolución que comenzó con el carbono 14. En la década de 1950 las revisiones de géneros de serpientes, por ejemplo, situaban los eventos más recientes de especiación en el Plioceno, ligadas a episodios tales como la apertura y cierre del sinclinal de Bolívar, etc. No había indicios fuertes para esas dataciones; solo había una arraigada creencia en la lentitud de los procesos evolutivos. Ya en 1968 (Vanzolini y Ab'Sáber) era posible datar con seguridad una especie bien diferenciada de lagarto en los últimos dos o tres milenios. Los casos analizados con mayor detalle, como los de Haffer, obviamente son wisconsinianos, esto es, datan de los últimos 18 mil años. Todo lleva a creer que otros periodos glaciales hayan resultado en episodios similares de especiación de formas de alta fidelidad a la selva, pero cada ciclo tiende a apagar los anteriores, y aún no tenemos metodología para leer esos palimpsestos.

Por otro lado, la aplicación de métodos inmunológicos ('relojes moleculares') a problemas de distribución y diferenciación (por ejemplo, Heyer y Maxson, 1982) vino a evidenciar especies mucho más antiguas, algunas separadas desde el eoceno y otras desde el mioceno, de sus parientes más próximos aún existentes. Obviamente es limitada la aplicación del modelo de especiación geográfica en refugios cuaternarios, como dije, a especies de alta fidelidad ecológica que, una vez aisladas, no se puedan evadir de sus refugios, y que no demuestren edad inmunológica antigua (infelizmente aún no hay relojes moleculares seguros para el Cuaternario).

Los casos hasta ahora estudiados se refieren a formas fieles a selvas. Se entiende así: estamos en un interglacial, y las especies severamente confinadas a refugios durante el glacial (Ab'Sáber, 1977b) fueron especies de selva. No obstante, el modelo, para ser válido, debe ser simétrico, esto es, fenómenos equivalentes deben ocurrir durante los interglaciares en refugios de formaciones abiertas. La situación no solo es posible, sino común. Los refugios que están por todas partes en las selvas de Suramérica cisandina son los llamados 'enclaves'. Hay enclaves de cerrados, pero no de caatinga, pues ésta no prospera en regiones con pluviosidad arriba de 800 mm. De hecho, los enclaves de selva en las caatingas están en situaciones geológicas o topográficas que condicionan pluviosidad anual superior a 1,000 mm; en el seno de las selvas, sin embargo, no hay manchones correspondientes a esos manchones de humedad. Una excepción probablemente sea una región de Cabo Frío, en la selva atlántica, donde una resurgencia fría en el mar causa aridez en la tierra, que hasta permite actividad salínica. Desafortunadamente, allí la vegetación fue substituida por haciendas antes que tuviésemos conciencia de su importancia. Da insomnio pensar en cuantas situaciones del mayor interés teórico estarán, en este mismo momento, yendo en desorden y confusión en la agresión permanente a la naturaleza del Brasil.

Dominios morfoclimáticos

El estudio de los resultados de las fluctuaciones climáticas no depende estrictamente de modelos ecológicos, pero hay marcos de referencia que facilitan la comprensión y ofrecen nuevas herramientas de análisis. Un marco fundamental fue publicado por Ab'Sáber (1967). Ese trabajo, publicado en el típico estilo de Ab'Sáber, en publicación de orientación para profesores de secundaria, de circulación reducida entre és-

tos y nula entre naturalistas, pasó casi desapercibido; los artículos de impacto real fueron los de 1977. Sin embargo, los investigadores que tuvieron el privilegio de obtener el artículo en 'Orientación' recibieron con ello una apreciable ventaja de partida.

Hasta entonces la subdivisión zoogeográfica de las áreas continentales era hecha en unidades que no pasaban de aplicaciones de geografía política a la naturaleza. Entre esas unidades había fronteras definidas, como si en la realidad fuesen 'provincias' o 'distritos', como sugestivamente eran designados por los zoogeógrafos. Cada unidad abrigaría especies 'características'. Obviamente cada lista de tales especies era una lista de formas con acentuada fidelidad ecológica, esto es, las unidades zoogeográficas en realidad eran fitogeográficas, tomadas aun por encima como si tuvieran márgenes definidos. Esa orientación continúa siendo enseñada, pero nunca produjo trabajo original que se conozca.

Ab'Sáber introdujo diversos conceptos fundamentales, el primero es el de la integración, en la caracterización de los dominios, de otros elementos del paisaje además de la vegetación: el relieve, la hidrografía, el clima y los suelos. El segundo es la noción de 'área nuclear', donde se solapan las cinco características definitorias; así el dominio no linda directamente con sus vecinos, sino que está separado de ellos por zonas que no son obligatoriamente de transición gradual, al contrario provistas de características específicas y altamente sectorializadas, una misma zona pudiendo presentarse con fisionomías locales radicalmente diversas. El ejemplo clásico es la separación entre la selva atlántica y las caatingas, en Pernambuco por lo 'agreste', una caatinga atenuada, y en el sur de Bahía por la 'selva de cipó', una formación con personalidad propia.

Un tercer concepto esencial es el de equilibrio inestable entre las áreas nucleares y el clima, que resultan en 'pulsaciones' de aquellas, expansiones y retracciones del área, en función de las variaciones climáticas. Esa introducción del elemento histórico es tan fundamental que Haffer (1969), tomando conocimiento de ésta cuando su mismo trabajo estaba en pruebas, la incluyó como nota de pie de página. Una característica del modelo de Ab'Sáber que a veces ha sido descuidada por aplicadores entusiastas es que las dimensiones del área nuclear son de orden subcontinental —en un mínimo de centenas de millares de kilómetros cuadrados. Aplicar el nombre de dominio morfoclimático a sectores modestos del paisaje es desconocer el concepto en uno de sus aspectos más importantes. La génesis de floras y faunas integradas es función del área de distribución que, cuanto mayor, mejor cubre los fenómenos aleatorios. Áreas pequeñas son teatros de excepción como se verá.

Aún hay una noción que está incluida por Ab'Sáber en la caracterización de cada dominio, pero no individualizada en la conceptualización general, y es que la vegetación de las áreas nucleares no es, ni precisa ser, homogénea. Las selvas de galería son parte integrante del dominio de los cerrados; las formaciones abiertas en los márgenes de los ríos, llanuras y campinaras, hacen parte integrante del dominio amazónico. Se colocan así en perspectiva, por ejemplo, especies que son zoogeográficamente amazónicas sin pertenecer ecológicamente a la cuenca; se toma en cuenta que puede haber movimiento de la fauna umbrófila a lo largo de las selvas de galería, sin que cruce el cerrado abierto. Esos enfoques, no obstante, aún no fueron debidamente explorados por los zoólogos.

Actualidad y perspectivas

El estudio de la especiación puede, como cualquier otro, ser encarado bajo innumerables aspectos, desde el molecular hasta el macroecológico. Para el zoólogo sistemático el área más accesible y más remunerativa es la historia natural de la especiación en refugios. Uso el término 'historia natural' en su sentido antiguo y honrado de una biología integrada en el nivel más orgánico. En este caso, vislumbro a la explicación de lo que sucede dentro de un refugio, de que conjunto de circunstancias y que secuencia de hechos distinguen el proceso acelerado de especiación en aislamiento. No solo el estudio de las formas de selvas, como ha sido hecho, sino también de las formaciones abiertas.

Parece obvio que aquellos estudios que resulten en la constatación de que no hubo especiación visible, o que el modelo de aislamiento geográfico en la realidad no se aplica, sean tan valiosos como los que confirman y amplían la base teórica. Tal vez hasta esos casos negativos merezcan prioridad en la profundización.

Los estudios de especiación dependen, en la práctica, de dos condiciones iniciales: conocimiento de la sistemática de un grupo a través de la formación y estructuración de colecciones que cubran toda su distribución y por la realización de revisiones taxonómicas, en el nivel por lo menos de género o de grupo de especies, que permitan la elaboración de un elenco y la identificación sin problemas. En el caso de la fauna brasileña, la distribución con frecuencia es extensa, cubriendo la mayor parte de Sudamérica cisandina, al norte de la diagonal arreica de Argentina. Los trabajos de revisión frecuentemente exigen, por eso, la colaboración, por medio de préstamos, de muchas instituciones, regionales o generales, digamos 20 a 25 en mi campo, los reptiles. En algunos casos seleccionados, sin embargo, ya es posible realizar trabajo de peso con material puramente brasileño, con base en las colecciones acumuladas en los últimos 35 años con ese tipo de investigación en mente.

Un tipo curioso de dificultad acostumbra a aparecer. Como se comentará después, a menudo especies comunes en los refugios son raras fuera de ellas: las comparaciones son difíciles por carencia de material general. Por ejemplo, en 1978 recolecté en la Chapada do Araripe, en diez días, 21 ejemplares de una serpiente, *Sibynomorphus mikanii*. En esa ocasión era conocido de la selva atlántica en aquella latitud apenas de un ejemplar, lo que obviamente impedía cualquier evaluación. Recolección sistemática en Paraíba rindió, entre 1983 y 1986, 13 ejemplares, que solo van a permitir un primer análisis. En una selva de una hectárea, bastante afectada, en la costa de Sergipe, en un día recolectamos siete ejemplares del lagarto arborícola *Anolis ortonii*; además de éstos, tenemos siete ejemplares de toda la selva atlántica. En el mismo día y lugar recolectamos 16 *Anolis punctatus*; no tenemos más de 13 ejemplares de toda la selva atlántica. Advértase que este Museo está recolectando en ese dominio desde comienzos del siglo. Nótese también que nunca recolectamos, en 35 años de Amazonia brasileña, 23 *Anolis* de la selva en un solo día.

La elección de lugar de trabajo, aunque a veces depende del azar, puede hacerse sistemáticamente. Se buscan enclaves registrados en la literatura geográfica y ecológica o conocidos por tradición oral. Como dije, el énfasis hasta ahora ha sido en animales de selva, en vista de la fase del ciclo climático en el que estamos, luego después de un óptimo de pluviosidad. Esto hace fácil la búsqueda de áreas de trabajo. Por ejemplo, hay en el Nordeste numerosos enclaves naturales de selva. Son los 'terrenos pantanosos', lugares de condiciones místicas determinadas por la geología o por la topografía. Un ejemplo muy bonito es la Chapada do Araripe, en la frontera de Ceará-Pernambuco. Se trata de un relieve tubuliforme en el que la geología (arenitas porosas sobre calizas impermeables, que resultan en numerosos manantiales) y la topografía (1000 ms.n.m, alcanzando las nubes) colaboran a la presencia de condiciones místicas. En el siglo XIX, el botánico Freire-Alemão (*apud* Braga, 1962: 259) vio de lejos una selva rebozante en el lado 'bueno' (nordeste) de la chapada. Obviamente la región en la actualidad está totalmente ocupada por agricultura, o en restos de selva, pero las condiciones místicas persisten, y se mantiene una fauna propia, el área está funcionando claramente como un refugio (Vanzolini, 1981).

Incluso en el Nordeste, en la Zona da Mata, existen pequeños manchones de selva a propósito conservadas por los propietarios de tierras. Son selvas pequeñas, bastante peñadas, pero también así contiene información preciosa, especialmente sobre los estadios precoces del funcionamiento de un refugio.

Los estudios de enclaves del Nordeste ofrecerán algunas indicaciones que parecen seguras y a las que doy valor. Se verifica que la disminución de área resulta en disminución de la diversidad. Por ejemplo, se conocen de la región cerca de 15 especies de lagartos silvícolas; de éstas, un refugio contendrá solo cuatro o cinco. De gran interés es que

estas cuatro o cinco no serán las mismas en todos los refugios. Si la sobrevivencia diferencial se debe, sea en lo general o en cada caso, a especializaciones ecológicas sutiles, o si es aleatoria, no tenemos y por algún tiempo no tendremos como saber, pero las consecuencias para la teoría son obvias y pueden ser previstas desde ya. También se confirma, como se ejemplificó antes, que ciertas especies de densidad baja en el área general pululan dentro de un refugio. Los ejemplos son múltiples en el Nordeste. El área pequeña de los refugios propicia una integración mucho mayor con la fauna de las formaciones abiertas presentes, de lo que es posible en el interior de una selva extensa. En los brezales (pantanos) del Nordeste es común encontrar aves de la caatinga, sin reproducirse pero forrajeando. En los casos en los que la selva está totalmente diezmada, sin embargo, una o dos especies permanecen ('refugio evanescente', Vanzolini y Williams, 1981), la interacción es obviamente más intensa.

Esos tres aspectos —composición faunística reducida y sectorializada, pululación (abundancia) e interacción con animales de las formaciones abiertas— indican que los refugios no son muestras ('subconjuntos propios') de la selva primitiva, sino que tienen personalidad propia, que las relaciones ecológicas son peculiares. La adaptación a nuevos contextos ecológicos es lo que se llama 'evolución' y, dado suficiente tiempo en aislamiento, resulta en especiación.

La Chapada do Araripe es un caso muy bien ilustrado donde las tasas de evolución en refugios son elevadas, demandando relativamente poco tiempo para diferenciación. Allí se encuentran 15 especies de lagartos: cuatro de selva y once de formaciones abiertas (caatingas y cerrados). Una de las especies de selva era nueva, *Mabuya arajara* Rebouças-Spieker, 1980. Esta especie es bastante próxima a *M. bistrriata* Spix, 1825, que ocurre en la Amazonia entera y en el norte de la selva atlántica y de la cual la nueva especie obviamente desciende. Si solo tuviésemos un ejemplar, habría sido muy arriesgado describir la especie como nueva; con los 119 ejemplares obtenidos en los diez días de recolecta, mi colega estaba absolutamente segura, pues la variabilidad dentro de la muestra es baja y las diferencias de *bistrriata* son pequeñas pero constantes. Nótese que aquí están presentes todos los elementos antes comentados: reducción del número de especies de las formaciones abiertas. Sucede que no se encuentran diferencias morfológicas significativas entre *M. bistrriata* de la Amazonia oriental y de la selva atlántica. Al suponerse que la separación entre selva atlántica y cuenca sea contemporánea del aislamiento de la Chapada do Araripe, tenemos aquí una posibilidad de evaluar el efecto de área: en la selva extensa no hubo diferenciación perceptible, en el enclave pequeño la hubo.

No estaba en mi proyecto buscar específicamente ese tipo de información, sino sólo explorar el enclave con la esperanza de hallar algo. Los resultados obtenidos dejan muy claro que es necesario estudiar cuidadosamente el mayor número posible de enclaves, en búsqueda de nuevas situaciones que puedan permitir percepciones de los mecanismos en juego.

Complementariamente, los grandes enclaves de formaciones abiertas están mapeados, en especial en la Amazonia (Maecuru, Ererê, Ariramba, etc.); los del Brasil del sudeste están perdidos en la estepa agrícola. No hay ningún estudio sistemático de enclaves, y esos estudios no siempre serán fáciles, dado el mal conocimiento que se tiene de la fauna de los cerrados. Los suelos profundos y la insolación intensa sobre formación abierta animan a la fauna a procurar la vida nocturna y subterránea y, con excepción de las aves, diurnas y visibles, los datos que se tienen son pocos. Incluso así, existen indicaciones de líneas de investigación posiblemente fructíferas. Recuerdo la cascabel. El género *Crotalus* probablemente entró en Sudamérica en el Plioceno y, como muchos otros invasores que vinieron del norte, se difundió ampliamente. Sin embargo, es un habitante estricto de formaciones abiertas al sur de la cuenca y en diversos enclaves. Ningún estudio detallado fue realizado, pero la diferenciación fisionómica suficiente para que Hogue (1966) identificase diversas formas alopatricas que denominó, sin discusión, subespecies; dos de ellas ocurren en 'islas' (Romaira y Marajó).

Enclaves pequeños se encuentran por accidente, y vale aquí el espíritu de alerta del zoólogo. Mi colega y colaborador Laurie J. Vitt descubrió, próximo a Santa Cruz da Serra, en Rondonia, en medio de la selva, una región de columnas graníticas, un manchón de vegetación de fisionomía muy peculiar, que aún no fue examinada por botánicos, pero que indudablemente tiene que ver con formaciones abiertas, cerrado o, más probablemente, caatinga. En la cima de ese monte se encontraron dos especies de lagartos. Una es nueva, del género *Tropidurus*, y estrechamente emparentada con una especie que ocurre en los cerrados del Brasil y tiene diásporas aparentes en el este de Pará y en la región de Porto Velho (mientras no sea publicada la descripción formal nos referiremos a esta forma como *T. santacruz*, nombre vernáculo, sin implicaciones nomenclaturales). La otra, *Hoplocercus spinosus*, es un lagarto característico de cerrados arenosos. Mientras que el *Tropidurus* se muestra de lejos como diferente, el *Hoplocercus* no parece diverger de las buenas muestras que tenemos de toda el área entre Mato Grosso y Maranhão. Ahí tenemos un típico microrrefugio, del orden de algunas hectáreas. Numerosas colinas de la misma naturaleza fueron investigadas en el área, inclusive todas aquellas adyacentes al refugio, y los lagartos no se encontraron.

En otra área, cerca de 150 Km al norte, ya había sido encontrada, también en colinas de granito, cubiertas, no obstante, de selva, otra especie de *Tropidurus* (*T. ariquemmes*), por las mismas razones que *T. santacruz*, muy parecida a la precedente y, en verdad, del mismo origen. El área de esta forma es mucho más extensa que la de *T. santacruz*, seguramente del orden de centenas de kilómetros cuadrados, lo que significa una diferencia de un factor de 10^4 . No se trata de un refugio, porque la selva es continua y en apariencia homogénea. Tenemos un caso similar a los de Haffer, de distribución limitada dentro de la selva, sin razón ecológica evidente. Hay una diferencia fundamental, en que las aves de Haffer eran habitantes típicos de la selva densa, y este lagarto es el primer silvícola de un grupo de formaciones abiertas, con numerosas especies, todas muy abundantes donde ocurren. Entonces tenemos dos lagartos obviamente emparentados, poco separados en el espacio, pero en completa alopatría y en situaciones diferentes. Esos hechos son plausible y parsimoniosamente explicados por el modelo:

1. Durante el último periodo seco formaciones abiertas cubrían toda Rondonia. En ellas vivían lagartos debidamente adaptados.

2. A partir del actual interglacial, las selvas comenzaron a substituir gradualmente las formaciones abiertas.

3. Próximo a la culminación del proceso, las formaciones abiertas estaban reducidas a pequeñas áreas, que servían de refugio para la fauna estenoteca. En este caso, tendríamos una población presantacruz y otra preariquemmes.

4. Las historias de los dos linajes se apartan aquí:

a) Presantacruz se mantiene fiel a su ambiente, se diferencia en *T. santacruz*, ve su territorio reducido, acorralado por la selva. Si el refugio fuera finalmente erradicado, el lagarto desaparecerá con él. Si, antes de eso, sobreviene un periodo seco, podrá esparcirse y, al encontrarse al representante contemporáneo de su ancestral del cerrado, se comporta como especie distinta (*Hoplocercus* durante todo ese tiempo no cambió perceptiblemente).

b) Preariquemmes debería tener individuos adaptados a vivir en el borde de la selva, incursionando por dentro de ella. Una vez erradicado el refugio, esos individuos tendrían condiciones de continuar la especie en el nuevo ambiente, evolucionando hacia *T. ariquemmes*. No tendrían que perder completamente su heliofilia. Tampoco importa la duración del refugio, la selva los mantendría aislados de las demás poblaciones del género. Este es el modelo de refugio evanescente o inestable (Vanzolini y Williams, 1981). Durante el próximo periodo seco, *T. ariquemmes* podría (i) extinguirse, (ii) diferenciarse en nuevos refugios, esta vez de selva, o (iii) readaptarse a las formaciones abiertas.

Hay varios puntos de interés en estas conjeturas, especialmente en 4b. En la formulación original de refugio evanescente, como explicación más parsimoniosa de especiación aparentemente parapatrica, Vanzolini

y Williams (1981) citaron varios ejemplos de lagartos típicamente de selva, local y con frecuencia adaptados a situaciones ecotonales. El mejor caso que tenían era el de *Gonatodes humeralis* con varios ejemplos; el segundo el de *Plica plica*, con solo un ejemplo, más oportuno. En Rondonia, exactamente en el área que estamos tratando, se encontró *Plica plica*, que casi siempre vive en la selva sombría, viviendo alto en árboles grandes, aquí adaptado a la vida en montecillos de granito y montículos de termitas, en lo abierto.

Vanzolini y Williams (1981) citaron *Gonatodes humeralis* de diversas situaciones de ecotonos o de selva perturbada, y de una francamente en lo abierto, en cercas de casas o potreros. Otra especie del género, *G. hasemani*, antes solo conocida de la selva densa del valle del Madeira fue, en esta misma región de Rondonia, encontrada en cercas de casa y pilas de leña en grandes cantidades. Entonces, la practicabilidad del mecanismo queda demostrada en el área de interés misma.

Otro aspecto expresa la posibilidad que durante un eventual episodio seco, *T. ariquemés* se adaptó otra vez a las formaciones abiertas. Que esta reversión ecológica es posible lo demuestra *Mabuya arajara*. *Mabuya* y *Kentropyx* son dos géneros de lagartos de formaciones abiertas que colonizaron la selva lluviosa. Todavía son heliófilos, frecuentan el borde de la selva (en el caso de *Kentropyx* también el margen del agua), claros y árboles caídos, esto es, lugares donde el sol atraviesa el dosel de la selva y permite la termorregulación conductual. *Mabuya bistrata*, el ancestral de *arajara*, tiene con exactitud ese tipo de ecología; la conservación de heliofilia preadapta la especie a volver a vivir fuera de la selva, si hubiera presión selectiva y lugar en el espacio adaptativo. *Mabuya arajara* no solo sobrevivió a la erradicación de su selva de origen, sino que es bastante exitosa. Si se considera que la selva fue destruida por el hombre en los últimos 100 años, queda claro que ese tipo de preadaptación se presta a un uso casi inmediato.

Efectuada la hipótesis de que *T. ariquemés* revierta a las formaciones abiertas, habríamos tenido, en el transcurso de dos ciclos climáticos, tres especies donde solo había una al comienzo: volvería la especie original de cerrado, se expandiría *T. santacruz* y se readaptaría *T. ariquemés*. Es un esquema enteramente conjetural, pero de todas las eventualidades se conocen ejemplos reales. Pienso en un esquema de buenas cualidades heurísticas.

Dejando de lado los animales y volviendo hacia el ambiente general, confirmamos que esos hechos están aconteciendo en una región donde se podía prever que aconteciesen. El mapa de dominios morfoclimáticos de Ab'Sáber muestra una lengua del dominio de los cerrados apuntando hacia el noroeste de los Parecis, hasta cerca de los 12° de latitud. Cerca de 600 km al NNW están los campos del Puciri, mancha ectópica de cerrados entre el Madeira y el Purus. Eso indica por lo menos uno de los caminos seguidos por las formaciones abiertas para invadir la cuenca durante la parte seca del ciclo climático. Que este camino funcionó recientemente se demuestra (observación personal) por la presencia en Rondonia de paleopavimentos de caatingas ('stones lines') bajo selva de tipo amazónico. Más convincente aún es el trabajo de Absy y van der Hammen (1976), en el que relatan el hallazgo de perfiles polínicos característicos de 'sabanas' (=cerrados) en la mineralización del río Preto (del Crespo), en 09°28' S, 63°07' S—cerca de 10 km de la localidad de donde primero fue encontrado *T. ariquemés*.

Los *Tropidurus* de Rondonia ilustran el hecho, consecuencia lógica del modelo de especiación geográfica, que los resultados son los mismos cualesquiera que sean las causas del aislamiento. Por otro lado, la presencia de patrones de especiación prácticamente idénticos, en las partes húmeda y seca del ciclo climático, tal vez venga a revelar una de las diferencias relevantes entre las biotas templada y tropicales desde el punto de vista de la generación de la diversidad. Las formaciones más rústicas que vemos invadiendo y seccionando las áreas forestadas en los periodos secos, caatingas y cerrados, mantienen biotas ricas y diversificadas, bien diferentes de aquellas de las áreas empobrecidas por el frío. Posiblemente el contraste entre procesos preponderantemente dominados por la pluviosidad (tropicales) y por la temperatura (templa-

dos) por lo menos sea parte de la respuesta al enigma de la diversidad. La diferencia entre biotas templadas y tropicales es pequeña en los grandes mamíferos y en ciertos grupos de aves, pero acentuada en los animales pequeños y en los exotérmicos. El desequilibrio, acentuado en las fases frías, puede impedir que las biotas templadas saturen su capacidad de diversidad. Tal vez en épocas de estabilidad climática haya menor heterogeneidad latitudinal.

Desde este punto de vista, será interesante profundizar el estudio de los casos de especiación en el Brasil, al considerar que las paleotemperaturas concebiblemente hayan desempeñado un papel decisivo —los patrones de distribución montana en Itatiaia, en Carapó y también en el riquísimo no obstante más complejo escenario del Espinazo (Vanzolini y Ramos, 1977; Vanzolini, 1982). Al tomar una óptica más amplia, es posible que los tiempos de estabilidad climática sean tiempos de menos especiación geográfica, y de menor multiplicación de especies. Habría, en contraposición, durante periodos de grandes oscilaciones climáticas, como, por ejemplo, los glaciales, intensa actividad. La incidencia de periodos glaciales es pequeña a lo largo de la historia geológica, y ellos solos no pueden explicar la diversidad biótica, pero otras causas de oscilación rápida y drástica tal vez podrán ser las responsables por paroxismos de especiación y picos de diversidad. La idea de periodos de intensa actividad evolutiva es recurrente en la paleontología y en la macroevolución, confrontadas con las grandes extinciones y renovaciones de fauna. Tal vez esos procesos tengan parte de su raíz en ciclos de especiación.

Conclusiones

Traté con cierto detalle algunos casos de participación propia, para intentar transmitir el mecanismo mental, la estrategia de campo y la información necesarios en esta línea de estudio, que la hacen un ejercicio intelectual tan agradable. Intenté mostrar también como un parco acervo de datos paleoclimáticos bastante genéricos permitió, primero y principalmente la implantación de una filosofía de trabajo, resultados que, al ser iniciada esta fase de investigación, parecían lejos de alcanzarse.

Sin embargo, hay necesidad inmediata de mayor información. El mapeamiento de la última generación de refugios por muchos es considerado como de gran prioridad, inclusive para decisiones sobre la localización de reservas biológicas en áreas de máxima diversidad. Yo pienso que no. En primer lugar, la diversidad es solo una de las cosas a conservar. Innumerables situaciones biológicas son de importancia por lo menos igual, por ejemplo, contactos y transiciones entre dominios donde, al menos teóricamente, pueden esperarse casos de competencia, de desplazamiento de caracteres y otros fenómenos plausibles y razonables, con poca frecuencia vistos y más raramente aún cuantificados. Por otro lado, nada hay que garantice la coincidencia de un refugio, localizado por métodos geomorfológicos y paleopalínológicos, con un área de máxima diversidad. En realidad, quien quiere conservar diversidad debe ir al campo a estimarla directamente (Vanzolini, 1980).

A pesar de ello hay casos en que la representación de refugios en mapas también es desesperadamente urgente. Me refiero a la selva atlántica. En la tarea esencial de separar, en la distribución de las faunas, los factores ecológicos de los históricos, las regiones de gran ámbito latitudinal siempre son difíciles de tratar, pues latitud significa temperatura. La selva atlántica ocupa 22 grados de latitud. A los 3300 kilómetros que separan Recife de São Francisco do Sul corresponden 5.3° en la temperatura media anual, con amplitudes respectivamente de 2.9 y 7.9°C. En ese espacio son discernibles diversos límites distribucionales. Algunos pueden atribuirse a temperaturas —¿serán todos? Desde hace mucho se conocen evidencias geomorfológicas de extensa semiaridez holocénica en la Serra do Mar (Bigarella et al., 1961); por otro lado hay indicios zoológicos de la existencia de refugios. Las distribuciones, sin excepción, a pesar de ser prácticamente lineales, dada la estrechez de la faja forestada, son complejas. Un mapeamiento paleoclimático de la selva atlántica haría mucho para adelantar los conocimientos, especialmente de grupos, como los

anfibios, que en esa región presentan patrones de los más enigmáticos (Heyer, 1983; Heyer y Maxson, 1983).

Otra necesidad es la de alguna cuantificación paleo-climática, especialmente en lo que respecta a temperaturas. Ya hicimos notar que la mayor parte de la información en el hemisferio norte y en las partes frías del hemisferio sur (Andes de Colombia, Nueva Zelanda) se refiere a paleotemperaturas, mientras que en los países tropicales predominan lo que podríamos llamar 'pluviosidades relativas'. Sería utilísimo poder recomponer, aunque fuese someramente, las facciones ecológicas más importantes de los momentos críticos de los ciclos climáticos, para intentar responder a preguntas como éstas: ¿Dónde y como sobrevivió la fantástica ictiofauna amazónica durante el apogeo del hielo? Hoy, el fenómeno meteorológico del 'enfriamiento atmosférico' liquida toneladas de peces; ¿cómo era durante el wisconsiniano? ¿Qué comían entonces los peces frugívoros?

Sé que para llegar allá será necesario a la paleoclimatología un apoyo más amplio de otras disciplinas. Por ejemplo, de la palinología, principalmente relacionando la vegetación circundante con la lluvia de polen. También de la paleopalinología, que precisa ampliar la fase inductiva, produciendo y extrayendo información de una multiplicidad de perfiles. Todavía más la fisiología ecológica, que permite inferir el clima a partir de floras basadas en polen. Son necesidades mayores, apremiantes y difíciles de atender. Mas no se puede negar que el carácter de vanguardia interdisciplinario, tan evidente en la angustia por información colateral nueva, está entre los mayores encantos de esta nueva empresa.

Referencias

- Ab'Sáber, A. N.** 1967. Domínios morfoclimáticos e províncias litogeográficas do Brasil. *Orientação (Dep. Geogr. Univ. São Paulo)*, 3: 45-48.
- Ab'Sáber, A. N.** 1977a. Os domínios morfoclimáticos na América do Sul. Primeira aproximação. *Geomorfologia (Dep. Geogr. Univ. São Paulo)*, 52: 1-22.
- Ab'Sáber, A. N.** 1977b. Espaços ocupados pela expansão dos climas secos na América do Sul, por ocasião dos períodos glaciais quaternários. *Paleoclimas (Inst. Geogr. Univ. São Paulo)*, 3: 1-19.
- Absy, M. I. y Th. Van der Hammen.** 1976. Some paleoecological data from Rondonia, southern part of Amazon basin. *Acta Amaz.*, 6 (3): 293-299.
- Bigarella, J. J., P. L. Marques Filho y A. N. Ab'Sáber.** 1961. Ocorrência de sedimentos remanescentes nas fraldas da Serra do Iquererim (Guarua, S.C.). *Bol. Paran. Geogr.*, 4/5: 82-93.
- Braga, R.** 1962. *História da Comissão Científica de Exploração*. Imprensa Universitária, Fortaleza, Ceará.
- Bush, G. L.** 1975. Modes of animal speciation. *Annu. Rev. Ecol. Syst.*, 6: 339-364.
- Dobzhansky, T.** 1937. *Genetics and the origin of species*. Columbia University Press, New York.
- Flenley, J. R.** 1981. *The equatorial rain forest: A geological history*. Butterworths, Londres.
- Haffer, J.** 1969. Speciation in Amazonian forest birds. *Science*, 165(3889): 131-137.
- Heyer, W. R.** Variation and systematics of frogs of the genus *Cycloramphus*. *Arq. Zool., São Paulo*, 30(4): 235-339.
- Heyer, W. R. y I. R. Maxson.** 1982. Distribution, relationships, and zoogeography of lowland frogs. The *Leptodactylus* complex in South America, with special reference to Amazonia. En G. T. Prance (ed.), *Biological diversification in the tropics*, Columbia University Press, New York, pp. 375-388.
- Heyer, W. R. y I. R. Maxson.** 1983. Relationships, zoogeography and speciation mechanisms of frogs of the genus *Cycloramphus* (Amphibia, Leptodactylidae). *Arq. Zool., São Paulo*, 30 (5): 341-373.
- Hoge, A. R.** 1966. Preliminary account on Neotropical Crotalinae (Serpentes Viperidae). *Mem. Inst. Butantan*, 32 (1965): 109-184.
- Huxley, J. (ed.)** 1940. *The New Systematics*. Clarendon Press, Oxford.
- Jordan, K.** 1896. On mechanical selection and other problems. *Novit. Zool.*, 3: 426-525.
- Kleinschmidt, O.** 1900. Arten oder Formenkreise? *J. Ornithol.*, 48: 134-139.
- Lönnberg, E.** 1926. Einige Bemerkungen über den Einfluss der Klimaschwankungen auf die afrikanische Vogelwelt. *J. Ornithol.*, 74(2): 259-273.
- Mayr, E.** 1942. *Systematics and the origin of species from the viewpoint of a zoologist*. Columbia University Press, New York.
- Moreau, R. E.** 1966. *The bird faunas of Africa and its islands*. Academic Press, New York.
- Rensh, B.** 1929. *Das Prinzip geographischer Rassenkreise und das Problem der Artbildung*. Borntraeger, Berlin.
- Schwabe, G. H.** 1969. Towards an ecological characterization of the South American continent. En E. Fittkau, J. J. Illies, G. H. Schwabe y H. Sioli (eds.), *Biogeography and ecology in South America*, vol. I, Dr. W. Junk, La Haya, pp. 113-136.
- Stresemann, E.** 1919. Über die europäischen Baumläufer. *Verh. Ornith. Ges., Bayern*, 14: 39-74.
- Stresemann, E. y H. Grote.** 1929. Verbreitung und Gliederung, afrikanischer Formenkreise. *Verh. VI Ornith. Congr., Kopenhagen 1926*: 358-374.
- Vanzolini, P. E.** 1980. Algumas questões ecológicas ligadas á conservação da natureza no Brasil. *Interfacs (Escritos e Documentos)* 21: 1-223.
- Vanzolini, P. E.** 1981. A quasi-historical approach to the natural history of the differentiation of reptiles in tropical geographic isolates. *Pap. Av. Zool., São Paulo*, 34(19): 189-204.
- Vanzolini, P. E.** 1982. A new *Gymnodactylus* from Minas Gerais, Brazil, with remarks on the genus and on montane endemism in Brazil (Sauria, Gekkonidae). *Pap. Av. Zool., São Paulo*, 34 (29): 403-413.
- Vanzolini, P. E. y A. N. Ab'Sáber.** 1968. Divergence rate in Brazilian lizards of the genus *Liolaemus* (Sauria, Iguanidae). *Pap. Av. Zool., São Paulo*, 21 (21): 205-208.
- Vanzolini, P. E. y A. M. M. Ramos.** 1977. A new species of *Colobodactylus*, with notes on the distribution of a group stranden microteiid lizard (Sauria, Teiidae). *Pap. Av. Zool., São Paulo*, 341 (3): 19-47.
- Vanzolini, P. E. y E. E. Williams.** 1970. South American anoles: the geographic differentiation and evolution of the *Anolis chrysolepis* species group (Sauria, Iguanidae). *Arq. Zool. São Paulo*, 19(1-4): 1-298.
- Vanzolini, P. E. y E. E. Williams.** 1981. The vanishing refuge: A mechanism for ecogeographical speciation. *Pap. Av. Zool., São Paulo*, 34 (23): 251-255.

Nota: Este trabajo originalmente fue publicado en *Estudos Avançados*, 6(15), 1992.

CICLOS DE TIEMPO E INDICADORES DE TIEMPOS EN LA HISTORIA DE LA AMAZONIA

Jürgen Haffer

La naturaleza de la historia tradicionalmente ha sido encarada como una integración de dos puntos de vista contrarios, pero complementarios. En primer lugar, la historia se refiere a secuencias direccionales de eventos lineales no repetibles, como por ejemplo, la formación de una cadena de montañas o la extensión de la vida de una persona, desde el nacimiento hasta la muerte —contingencias complejas de series de eventos ligados a través del tiempo. En segundo lugar, las leyes de la naturaleza, tan propias y eternas, permiten una comprensión de aquellos aspectos de la historia que son producto de ciclos continuamente repetidos. Los mares están en incesante vaivén, las selvas se expanden y se retraen, medias de temperatura y de humedad aumentan y disminuyen. El tiempo no tiene dirección. Numerosos estudiosos han empleado las metáforas 'indicadores de tiempos' y 'ciclos de tiempo' para esos aspectos complementarios, ambos son necesarios para una comprensión abarcadora de nuestra propia historia, de la historia de la Tierra y de sus animales y vegetales (Gould, 1987).

Los organismos y las especies siguen el indicador de tiempo de la genealogía, a lo largo de las vías evolutivas contingentes sin coalescencia, y siguen el ciclo de tiempo cuando linajes de especies separadas desarrollan, independientemente, formas similares (análogas) de extremidades o formas corpóreas para usos similares, o modos de vida que se basan en principios propios de función (como, por ejemplo, formas corporales semejantes de peces y mamíferos adaptados al océano).

Aquí examinaré diversos aspectos de la historia de la biota amazónica, al aplicar la dicotomía de ciclo de tiempo e indicador de tiempo. Argumento, en particular, que la jerarquía de los ciclos ambientales perpetuos caracteriza la naturaleza de la Amazonia, a partir de ciclos de corto plazo de caída de árboles y ciclos fluviales, hasta ciclos paleoclimáticos de largo plazo. Esos ciclos contribuyen a la heterogeneidad ambiental necesaria para la manutención de la elevada diversidad de especies de la Amazonia. Además de eso, los ciclos paleoclimáticos funcionaron como eficiente 'máquina de especiación' o 'bomba de especies' durante el curso de la historia geológica.

Al acompañar la flecha indicadora de la evolución a través del tiempo, esos últimos ciclos ayudan a explicar el origen de la riqueza en especies en la Amazonia. Cuando examino la fauna amazónica, no tengo en mente sólo a insectos y a otros grupos de invertebrados sino, principalmente, a vertebrados como mamíferos, aves, reptiles y anfibios.

Ciclos de tiempo

Los ecólogos cada vez más estudian las combinaciones jerárquicas distintivas de los ciclos de perturbación ambiental, respuestas bióticas y patrones de vegetación en relación a micro, macro y megasescalas (Delcourt *et al.*, 1983; Urban *et al.*, 1987; Di Castri y Hadley, 1988; Pickett *et al.*, 1989). Los paisajes son mosaicos generados por procesos de perturbación que varían en escala, extensión, intervalo e intensidad de aparición. Los procesos bióticos también varían, desde pequeña escala, como el crecimiento de un individuo animal o vegetal, hasta la reorganización de grupos de especies. Los factores limitantes pueden estar relacionados con condiciones de suelo y regímenes climáticos. Ciclos diarios de día y noche, así como ciclos anuales de estaciones secas a húmedas, que conducen, por ejemplo, a la elevación y la disminución cíclicas del nivel de los ríos, son eventos de alta frecuencia y, como tales, parte de los ambientes abióticos de animales y vegetales.

Ciclos de perturbación que afectan la vegetación de la selva lluviosa comprenden, en el extremo inferior de la escala, a la dinámica de la fase lagunar debida a la caída de árboles o deslizamientos locales, en niveles intermediarios la dinámica fluvial y, en el extremo superior de la escala, los ciclos climático-vegetacionales de baja frecuencia y los ciclos tectónicos que afectan la cobertura vegetal y los patrones de distribución de animales en una escala regional (Haffer, 1991). La duración del ciclo en cada nivel de esa jerarquía varía, y ciclos individuales no son, necesariamente, de la misma duración. Cada proceso en niveles superiores de esa jerarquía de perturbación se solapa con varios procesos de niveles inferiores: la dinámica de la fase lagunar ocurre dentro de una región boscosa, afectada por la dinámica fluvial; y la misma región general puede estar sujeta a efectos climáticos. Las dinámicas paleoclimática y tectónica conducen a cambios en la distribución de varios tipos de vegetación cerrada (selvática) y abierta (no selvática) en regiones donde, en una escala geográfica menor, la dinámica fluvial y la de fase lagunar regeneran continuamente la selva. Los ciclos de perturbación jerárquica generan mosaicos cuyas piezas varían de tamaño y nuevas piezas se superponen continuamente a las piezas existentes. Los procesos locales de reposición causados por ciclos de perturbación representan ciclos de regeneración de la selva lluviosa. Éstos son cíclicos en el sentido de una secuencia repetitiva de cambios.

Teoría de los refugios

Desde fines de la década de los 50's, ya se conocían algunos hechos esenciales sobre las fluctuaciones climáticas cuaternarias que habrían afectado la dinámica fitogeográfica del Brasil tropical atlántico. Los descubrimientos fundamentales en esa dirección, quedan contabilizados, en términos de historia de las ciencias en Brasil, en los trabajos de Cailleux y Jean Tricart. En la década siguiente, al trabajar en la Amazonia, Jürgen Haffer dedicó parte de su tiempo a observaciones sobre los patrones de distribución de las aves en diferentes cuadrantes de la región. Y, a través de la publicación de su estudio 'Speciation in Amazonian forest birds' (1969), detectó anomalías distribucionales que solo podrían explicarse por cambios climáticos suficientemente amplios para provocar retracciones y nuevas expansiones de selvas en el espacio total de la Amazonia. Al mismo tiempo y convergentemente, Paulo Emilio Vanzolini alcanzó, después de años de estudios sobre la distribución de lacertilios en América tropical, conclusiones que involucraron plenamente la idea de refugios, por la presencia de climas secos, en el espacio intermedio de áreas intertropicales. En ese sentido, su monografía 'Zoología sistemática, geografía y el origen de las especies' (1970) representa un marco de interdisciplinariedad.

Todos los estadios de los ciclos de perturbación son transitorios, esto es, ninguno representa una fase inicial o final. Por lo tanto, esos procesos cíclicos son ejemplos de 'ciclos de tiempo' sin componente de una dirección abarcadora o incluyente. Los distintos procesos de perturbación cíclica son examinados brevemente a continuación.

Dinámica de la fase de clareamientos. La regeneración cíclica de la selva lluviosa debida a la caída de árboles conduce a claros o huecos en la selva, que pueden ser causados por la caída de un único

árbol o de varios, a causa de senectud, parasitismo o enfermedades. Los claros a menudo también son causados por deslizamientos locales en regiones montañosas, como por ejemplo, enseguida de un terremoto. Se estima en 5% los claros de la selva lluviosa de tierra firme que son estadios sucesivos que siguen a la caída de árboles (Hartshorne, 1980). Las caídas múltiples de árboles, debidas al viento por ejemplo, pueden afectar gran proporción de una selva. Tasas de reposición de las selvas lluviosas de tierras bajas debidas a la dinámica de la fase de claros, en diferentes localidades de Costa Rica, varían de 80 a 140 años (Hartshorne, 1978), lo cual indica una regeneración rápida de la selva lluviosa.

La dinámica de la fase de clareamiento genera mosaicos móviles a pequeña escala, de segmentos de hábitats diferentes en las selvas tropicales de tierras bajas, por ejemplo, los claros debidos a la caída de árboles, invasión de hierbas en las márgenes de la selva, vegetación pionera densa, y creciente vegetación boscosa perfectamente desarrollada próxima a los claros.

Dinámica fluvial. La dinámica fluvial afecta una porción razonablemente grande (20-40%) del paisaje en la Amazonia occidental, y también conduce a la rápida alteración de la selva en esa región. Las tierras bajas Amazónicas del este peruano, por ejemplo, consisten de un mosaico de hábitats regionales que incluyen: (1) selva de tierra firme, sobre viejas formaciones fluviales (cerca del 70% de la región); (2) selvas complejas, sobre antiguas planicies de inundación no trabajadas más por los ríos (cerca de 15%); y (3) selva en planicies de inundación activa de ríos modernos (cerca de 15%), de acuerdo con estudios de Salo y Kalliola (1989) y Salo y Räsänen (1989). Los agentes de la dinámica fluvial son: migración del lecho, desvío del lecho y desvío de la meseta, que son influenciados por actividades tectónicas frontales ('foreland') a lo largo de la base de la faja en el pliegue de los Andes orientales (Räsänen *et al.*, 1987). La migración del lecho es causada por erosión fluvial lateral y conduce a la sucesión primaria sobre depósitos de restingas y coronas fluviales; el desvío del lecho debido a los cambios bruscos de sectores del río en el interior de la llanura (deriva de lechos) conduce a la sucesión primaria y secundaria sobre varios tipos de depósitos de meseta; la planicie de inundación entera puede desviarse debido a continuos procesos de obstrucción o a movimientos tectónicos, que conducen a cambios laterales graduales o más bruscos del río junto con su meseta. El tiempo, puede ser de algunos centenares de años durante el cual un ciclo se completa y el mismo sitio dentro de una meseta nuevamente es erosionado, por alteración en el curso de ríos. Eso se debe a la rápida erosión lateral de ríos sinuosos próximos a los Andes, donde fueron observados casos de 20 m y también de 250 m de erosión de márgenes laterales en un año (Salo *et al.*, 1986). Las reposiciones de sitios boscosos en la Amazonia debidas a la dinámica fluvial, aparte de las mesetas activas, pueden ser del orden de 1,000 a 2,000 años. En contraste con la Amazonia superior, los lechos de los ríos de la Amazonia central, son relativamente más estables y la vegetación de la meseta es controlada por las inundaciones anuales.

Dinámica climática. En regiones húmedas, con clima estacional definido, la selva puede volverse muy seca al final de una estación anormalmente seca. Grandes segmentos de la selva o una cierta parte de las especies vegetales pueden morir o secarse a tal grado que llegan a quemarse cuando los rayos incendian la selva (o una veta de carbón, pizarra betuminosa u otra, es expuesta a la superficie). El fuego puede considerarse como un disturbio intermediario para selvas lluviosas estacionales, en las cuales los incendios limitados ocurren de manera repetida pero no frecuente y con baja intensidad (Sanford *et al.*, 1985; Goldammer y Siebert, 1989). Cuando se encuentra carbón vegetal en asociación con artefactos de cerámica, su presencia comúnmente es atribuida a la ocupación humana. Sin embargo, carbón vegetal también se presenta con frecuencia en los suelos de las selvas lluviosas primarias que nunca fueron quemadas por el hombre. La edad, en carbono radioactivo, del carbón vegetal, existente bajo varios tipos de selva en la

región de San Carlos, en el sur de Venezuela, varía de 250 ± 50 años A. P. a $6,260 \pm 110$ años A. P. (Sanford *et al.*, 1985; Saldarriaga y West, 1986) y bajo una selva en Kalimantan oriental (Borneo), de 350 a 17,510 años A. P. (Goldammer y Siebert, 1989).

Dinámica paleoclimática. Muchas áreas en la región Neotropical han sido afectadas por cambios cíclicos en la vegetación durante el curso de la historia geológica. Durante los ciclos climáticos de los últimos 60 millones de años (periodos terciario y cuaternario; era cenozoica), la selva lluviosa húmeda en muchas regiones fue probablemente sustituida, de manera repetida, por selva abierta de palmeras y selva de lianas y, en algunas regiones hasta por sabanas, antes que el ciclo de vegetación volviese vía selva abierta a la selva lluviosa húmeda. No obstante, los datos básicos en apoyo de esos asertos aún son escasos. Ciertas áreas de la región neotropical fueron, con probabilidad, afectadas más intensamente que otras, por esos cambios vegetacionales, o, a causa de ciclos particulares, donde la selva lluviosa fue mantenida más o menos inmutable durante una fase seca particular ('refugios boscosos'). En otras palabras, los ciclos vegetacionales paleoclimáticos siguieron varios 'atajos' en áreas diferentes y fueron completos sólo en aquellas regiones donde la selva lluviosa fue sustituida por vegetación no boscosa durante una fase seca. Para ser exacto, la selva neotropical y la vegetación no boscosa son antiguas, habiéndose originado durante el cretácico y al inicio del terciario. En áreas de presencia ininterrumpida, las selvas y sabanas ofrecieron continuamente condiciones ecológicamente estables y uniformes a las especies de animales tropicales. La distribución geográfica amplia de esos tipos de vegetación es la que ha variado de modo impresionante en respuesta a los cambios climáticos mundiales de la era cenozoica. Los estudios geocientíficos que se revisan brevemente enseguida destruyeron por completo la noción antigua de que los trópicos son ambientalmente estables durante los tiempos geológicos.

La evidencia obtenida de muchas regiones de la América tropical indica que alteraciones climático-vegetacionales extensas ocurrieron durante los últimos millones de años (revisiones recientes incluyen las de Ab'Saber, 1982; Tricart, 1985; Bigarella y Ferreira, 1985; Haffer, 1987a; Schubert, 1988; Hoppe y Schobbinghaus, 1991). Dentro de los datos examinados en esas revisiones están los siguientes: los sedimentos en el lago Valencia, en el norte de Venezuela, registran por lo menos cuatro ciclos de relleno y desecación del lago; campos de dunas en los llanos del este de Colombia y suroeste de Venezuela, al norte de Amazonia, estuvieron activos durante el fin del pleistoceno; fluctuaciones vegetacionales en esas regiones han sido documentadas a través de estudios de paleopolen. También, para las regiones norte, este y centro del Brasil, que incluyen porciones de la Amazonia inferior, observaciones geomorfológicas extensas indican una alteración de periodos climáticos húmedos y áridos, durante el pleistoceno. En la última región Tricart (1974/1975) examinó el área general de Santarém, en la catarata del río Tapajós y advirtió intensa desecación de la superficie del suelo que habría ocurrido durante condiciones climáticas secas del pasado geológico reciente. Jornaux (1975) también concluyó que una fase semiárida mayor y relativamente larga, precedió al periodo húmedo presente.

Evidencias geológicas y palinológicas adicionales, de la presencia de periodos climáticos secos en la región tropical de América del Sur, durante el cuaternario, y que influyeron en la desaparición temporal de las selvas densas de las respectivas áreas de muestreo, fueron inferidas recientemente para el centro, suroeste y sureste de la Amazonia.

Las selvas lluviosas en Pitinga, cerca de 250 km al norte de Manaus, tienen capas subyacentes de sedimentos variados, gruesos y extremadamente pobres que incluyen capas de flangomerados a depósitos plácemes ricos en oro y estaño (Veiga *et al.*, 1988: 166; Hope y Schobbinghaus, 1991: 1820). Probablemente tales sedimentos datan, del pleistoceno medio y tienen distribución lateral apreciable a lo largo de un extenso patrón de paleodrenaje. La naturaleza de esos

sedimentos clásticos indica que fueron depositados bajo condiciones climáticas semiáridas y en la ausencia de selva lluviosa densa en la mayor parte de esa región. La misma interpretación se aplica para el origen de otros depósitos plácenes en la Amazonia brasileña tales como, por ejemplo, en la región de Xingú, Teles Pires-Juruena, Tapajós medio y norte de Rondonia (Veiga *et al.*, 1988; Bettencourt *et al.*, 1988). Bibus (1983) también relató la amplia presencia en la región del medio río Tapajós y en las laderas alrededor de la Serra do Cachimbo de detritos gruesos en la superficie de depresiones, acumulados durante un periodo de fuerte erosión cuando el clima del fin del cuaternario era semiárido y la vegetación de la selva lluviosa había desaparecido ampliamente de esas regiones. Después de esa fase, capas arenosas cubrieron toda la región bajo un clima aún más seco (Bibus, 1983). Observaciones geomorfológicas de Emmerich (1988) en Rondonia (regiones de Porto Velho y Humaitá), también indican un clima semiárido y vegetación abierta en esa parte sur de Amazonia durante el fin del terciario y fases climáticas áridas del pleistoceno. Las selvas volvieron a cubrir esas últimas regiones siguiendo cuencas y valles de ríos. A través de la subcuenca de Acre (región superior del río Purús e inferior del río Acre), precipitados de yeso y aragonita, asociados con sedimentos superficiales de granulación fina, indican la desecación de un extenso sistema fluvial-lacustre, debida a condiciones climáticas áridas, hace cerca de 53,000 años, esto es, durante el último ciclo glacial (Kronberg *et al.*, 1991). Las cumbres relativamente planas y limitadas de la Serra dos Carajás, en Pará, están cubiertas por vegetación abierta sobre canga y circundadas en todos lados por selvas lluviosas densas bajo condiciones climáticas vigentes.

Análisis geológicos y de paleopólenes de un área nuclear recolectados en un pantano, existente en una de esas mesetas (platós), revelaron cuatro periodos de regresión de selva lluviosa de esa región general durante los últimos 60,000 años (Absy *et al.*, 1991). El contenido de polen en la superficie del área nuclear (representativa de la situación actual) indica una amplia selva lluviosa, a pesar de la presencia de la vegetación de canga alrededor del sitio de muestreo, exhibiendo entonces, la importancia del perfil del polen, de manera relativa con la vegetación de la región general y no sólo para la vegetación local de la propia meseta examinada. En la Amazonia superior ocurren aluviones en sedimentos de terrazas en el curso del río Caquetá, en el sureste de Colombia, los cuales indican condiciones de obstrucción temporales, aunque caudalosas respecto a aquellas que predominan a lo largo de ese río (Eden *et al.*, 1982).

Tales cascajos pueden interpretarse como indicadores de fases periódicas de condiciones áridas, o, por lo menos, fuertemente estacionales en la región de manantiales andinos. Eso no quiere decir, es claro, que todos los valles y llanuras o mesetas de los principales ríos o de muchos tributarios menores de la Amazonia, así como de otras regiones de América tropical afectadas por fases climáticas áridas del pasado, probablemente hayan permanecido húmedas y extensamente pobladas de selva, incluso durante el máximo de periodos secos. Tales hábitats ribereños también pueden haber servido como refugios boscosos para ciertos elementos de la selva, a pesar de su estrechez y raquitismo general de fauna (Meave *et al.*, 1991).

Los nuevos datos geocientíficos, resumidos antes, junto con los indicios de que ya se disponían, comprueban las amplias fluctuaciones climático-vegetacionales en la Amazonia durante el cuaternario. Los datos principalmente vienen de las regiones periféricas al norte, sur y baja Amazonia, no obstante la evidencia fuerte de Pitinga y de la región del bajo Tapajós se refiere igualmente a proporciones de la Amazonia central. Hasta el momento no se dispone de indicaciones de fragmentación de selva lluviosa para la Amazonia superior; la accidentada región fronteriza entre el Brasil y el Perú (alto Purús y río Juruá) parece ser un área particularmente promisoría para estudios de campo detallados en relación con ello.

Los datos geocientíficos disponibles hasta ahora son insuficientes para permitir el mapeamiento de los cambios en la distribución de la

vegetación cerrada (selva) y abierta (no selvática) durante los diversos periodos climáticos y, en particular, para el trazo de la historia y de la exacta localización de áreas de selvas y sabanas residuales que, presumiblemente, sirvieron como refugio para la flora y la fauna de la Amazonia durante periodos climáticos adversos (ver Prance, 1982; Prance y Lovejoy, 1985; Whitmore y Prance, 1987, para análisis resumidos acerca de la posible localización de los refugios de selva y no selva en la Amazonia durante el fin del pleistoceno).

Ciclos de Milankovitch. La base astronómica de las oscilaciones climáticas tratadas antes corresponde a los ciclos de Milankovitch, cuyo epónimo fue el primero que se ocupó del asunto en 1930. Esos ciclos han operado continuamente durante por lo menos una porción principal de la historia de la Tierra (aunque se dio a conocer en los últimos años) y no sólo durante la época glacial de los últimos dos millones de años (cuaternario). Éstos fueron los causantes de las oscilaciones en el nivel del mar, alteraciones rítmicas de facies de los estratos sedimentarios del mesozoico y cenozoico y cambios climático-vegetacionales en los continentes (Fischer, 1981; Herbert y Fischer, 1986; Olsen, 1986; Levinton, 1988: 453; Bartlein y Prentice, 1989; Berger *et al.*, 1989; Bennet, 1990). Los ciclos de Milankovitch se deben a procesos extraplanetarios de aproximadamente 20,000, 44,000, 100,000 y 400,000 años y resultan de: (1) la variación de la distancia Tierra-Sol debida a interacciones gravitacionales de la Tierra con otros planetas y el Sol (ciclos de precesión; 23,000 y 19,000 años), (2) el aumento y disminución de la inclinación del Ecuador en la órbita de la Tierra alrededor del sol (ciclos de oblicuidad; 41,000 y 54,000 años), y (3) la variación en la forma de la órbita de la Tierra alrededor del Sol (ciclos de excentricidad; 95,000, 123,000 y 413,000 años). Esas oscilaciones de corto plazo (alta frecuencia) en términos geológicos, fueron superpuestos a una tendencia de enfriamiento gradual del clima de la Tierra desde el inicio del cenozoico, hace cerca de 60 millones de años, marcada por acentuados declinamientos ocasionales, como por ejemplo, 37 millones y 2.5 millones de años atrás. El gradiente térmico latitudinal se cortó en picos durante el curso del final del terciario, cuando las medias anuales de temperatura aumentaron en los trópicos y la temperatura de verano disminuyó en las altas latitudes. El surgimiento de capas de hielo continentales en el cuaternario está relacionado con la configuración de los continentes y/o la formación de montañas, y acompañó el crecimiento de las calotas de hielo en los polos sur y norte, que se inició durante el mioceno, hace 15 y 6 millones de años respectivamente.

Durante las oscilaciones climáticas del cenozoico (terciario y cuaternario) generadas por los ciclos de Milankovitch, las selvas en las latitudes templadas y tropicales sobrevivieron a fases secas en áreas remanentes (fragmentos boscosos o 'refugios') y se reexpandieron durante periodos húmedos, cuando, recíprocamente, la vegetación no boscosa abierta era más limitada en extensión. Es probable que se haya reducido el 50% de la masa de árboles de la selva durante los periodos fríos-secos del pleistoceno (Livingstone, 1980). Los remanentes de una zona de vegetación tropical durante un periodo climático adverso representaron, probablemente, todas las situaciones intermedias, desde grandes y extensos bloques a sitios pequeños y dispersos, en 'minirefugios' localizados donde condiciones favorables permitieron la existencia continuada de las respectivas biotas o porciones de biotas; los detalles son desconocidos.

Indicadores de tiempo

Historia y evolución geológica. La sedimentación diferencial de la cuenca de la Amazonia central que continuó durante las eras mesozoica y cenozoica siguió el indicador de tiempo. Las regiones de antiguas tierras del escudo guyanense al norte del río Amazonas y del escudo brasileño al sur fueron gradualmente levantadas durante esos

periodos. Desde el fin del mioceno (final del terciario) de modo progresivo y en respuesta a los inicios de la elevación de los Andes en el oeste, el río Amazonas comenzó a construir un gran delta en el océano Atlántico, por encima y más allá de una antigua plataforma de carbonato. La elevación andina continuó a través del plioceno (y aún continúa en la época actual), conduciendo a la emergencia de las tierras bajas de la Amazonia superior y al establecimiento del patrón de drenaje dirigido hacia el este en la Amazonia. Las mesetas residuales (*tepuis*) de la región fronteriza al sur de Venezuela y extremo norte del Brasil, originalmente formaban una planicie elevada de areniscas, que, en aumento, fue disectada por la erosión durante los últimos 60 millones de años (periodo terciario). Estudios geomorfológicos eventualmente podrán permitir la determinación de la secuencia jerárquica de esa disección, hoy desecha en remanentes de erosión, muy limitados. De modo general, los procesos geológicos anteriores, aquí interpretados direccionalmente, también pueden ser vistos como parte de un ciclo principal de elevación e intemperismo gradual y eventual desaparición de todo un continente.

Los procesos geológicos direccionales y las consecuencias de los ciclos de Milankovitch determinaron un efecto extremadamente importante de los indicadores de tiempos: diferenciación orgánica y evolución, esto es, especiación y divergencia. Los eventos razonablemente bien conocidos para la escala de 20,000 a 100,000 durante el cuaternario, en especial con respecto a la fragmentación de las comunidades animales y vegetales, fue un factor predominante durante la historia de la Tierra (ver antes), aunque posiblemente de amplitud inferior durante el periodo pre-cuaternario, y en general no reconocido a causa del análisis grueso de la mayor parte de los registros paleontológicos (Bennet, 1990; Terborgh, 1992). A medida que el clima cambió, en respuesta a los ciclos de Milankovitch, las comunidades se dispersaron y nuevas comunidades se desarrollaron bajo condiciones ambientales alteradas. La distribución de especies, la composición de comunidades locales y las situaciones competitivas cambiaron conforme las especies se ajustaron a condiciones diferentes; adaptaciones nuevas se acumularon bajo un régimen nuevo. Los ciclos de Milankovitch llevaron a la alternancia cíclica entre continuidad de hábitat (cuando las distancias distribucionales de la especie animal respectiva eran más o menos extensas) y discontinuidad de hábitat (cuando las áreas de distribución de especies estrechamente adaptadas eran fragmentadas). De esa manera, variaciones cíclicas orbitales suprimieron las condiciones necesarias para que ocurriese la especiación geográfica (Mayr, 1942, 1963) y la divergencia evolutiva rápida, en poblaciones comparativamente restringidas de animales y vegetales durante periodos de fragmentación de los hábitats. Esos procesos evolutivos son efectos de los indicadores de tiempos que colocan los procesos ambientales abióticos cíclicos (analizados antes) en un contexto direccional. Las especies animales y vegetales, una vez diferenciadas en uno de los fragmentos de hábitat (refugios), pueden haber seguido el movimiento de los hábitats durante los ciclos vegetacionales subsecuentes, ya que la permanencia de especies en el tiempo es más larga que los ciclos individuales de Milankovitch.

Durante los periodos climáticos secos sucesivos del fin del cenozoico (fin del terciario-cuaternario), probablemente algunos de los refugios boscosos mayores de la Amazonia, se situaron en áreas correspondientes en torno de relieves preexistentes (a lo largo de la base oriental de los Andes, alrededor de las montañas de las Guyanas-sur de Venezuela y aquellos del Brasil central). Eso puede haber llevado a proceso de diferenciación de las poblaciones de los refugios, las cuales, después de haber iniciado tal proceso durante un primer ciclo, continuaron éste durante uno o más de los periodos siguientes de aislamiento geográfico ('efecto de resonancia', Vanzolini, 1973), hasta que eventualmente alcanzaron estatus de especie y fueron capaces de dispersarse a través de regiones mayores de la Amazonia. En muchos grupos de organismos es obvio que las poblaciones que pasaron por diferenciación no alcanzaron estatus de especie, durante uno o dos de los ciclos de Milankovitch de rápida sucesión, esto sólo fue posible a través del efec-

to adicional de varios de esos ciclos y las especies, una vez formadas, sobrevivieron a muchos ciclos climático-vegetacionales. El tiempo necesario para el proceso de especiación varía ampliamente entre animales y vegetales, sin llevar en consideración factores tales como el tamaño de la población del refugio o la duración de un periodo particular de aislamiento geográfico.

La teoría de los refugios, como fue propuesta para América tropical por Haffer (1969, 1974) y Vanzolini (1970, 1973; Vanzolini y Williams, 1970), enfatiza la multiplicación, extinción y migración de especies animales en pulsaciones, en respuesta a los cambios climático-vegetacionales de la Tierra. Se anticipan así, diversos aspectos de la hipótesis de alteración por pulsación (Vrba, 1985), que también se basa en el reconocimiento de la alteración faunística por pulsaciones, casi simultáneamente a través de diversos grupos animales, y en previsible sincronía con cambios en el ambiente físico. La teoría de los refugios, aplicada a la biota de las zonas tropical y templada, originalmente fue admitida sólo para referirse al pleistoceno. No obstante, con el reconocimiento de que los ciclos de Milankovitch influenciaron el clima durante la mayor parte de la historia de la Tierra, la teoría de los refugios es aplicable a la diferenciación biótica, especialmente en el dominio terrestre, durante el terciario y el mesozoico.

Consideraciones recientes acerca de la teoría de los refugios de la Amazonia.

Las poblaciones estenoecias de vegetales y animales, que quedaron aisladas en los refugios boscosos y no boscosos durante las fases climáticas adversas, se extinguieron, sobrevivieron sin mucha alteración o bien se diferenciaron hasta el nivel taxonómico de subespecies o especies, antes de entrar en contacto secundario, principalmente en áreas entre los refugios con poblaciones de la misma especie de otros refugios, durante una fase sucesiva, favorable y amplia.

En vista de muchas evidencias geocientíficas generales e importantes (revisadas antes), diversos autores consideraron favorable la teoría de los refugios al interpretar sus propios resultados de investigaciones sistemáticas y biogeográficas en los neotrópicos, como por ejemplo los colaboradores de varias obras recientes de múltiple autoría (Prance, 1982; Prance y Lovejoy, 1985; Whitmore y Prance, 1987); ver también la discusión general reciente de Terborgh (1992) y la revisión de los refugios boscosos de la planicie tropical en África central por Colyn *et al.* (1991).

Sin considerar la mayoría de las evidencias geocientíficas, otros autores han cuestionado la extensa retracción y posible fragmentación de las selvas amazónicas durante periodos climáticos secos. Además de eso, ellos desvirtuaron o corrompieron ciertos aspectos del concepto de refugio en sus revisiones, dirigiendo de ese modo sus comentarios a caricaturas distorsionadas de esa teoría. Podemos citar los siguientes ejemplos:

Connor (1986) y Salo (1987) enfatizaron la 'circularidad' del concepto de refugio, al haber sido usados los mismos datos, supuestamente, tanto en la generación como en la corroboración de la hipótesis. En realidad, la sugerencia original para la posible localización de los refugios boscosos en América tropical se basó en el patrón de precipitación pluviométrica regional común y en consideraciones del relieve superficial junto con otras evidencias geocientíficas (Haffer, 1969). Independientemente, los patrones de distribución biótica sugirieron un conjunto de áreas nucleares (áreas de endemismo) para organismos de selva (Simpson y Haffer, 1978). Una comparación de esos dos conjuntos de áreas, derivados de manera independiente, mostró que son coincidentes en gran parte, lo cual sugiere que los cambios climáticos y la formación de enclaves boscosos fueron, con probabilidad, la causa de los patrones de distribución y diferenciación considerados.

Lynch (1988) y Gentry (1989) representaron el concepto de refugio como referente a un único y geológicamente reciente evento vicariante. En realidad, una serie de reversiones climático-vegetacionales y eventos vicariantes asociados, que sucedieron durante el pleistoceno (y el terciario precedente), sirvieron como hipótesis de la diferenciación de taxones.

Diferenciación evolutiva compleja de faunas y eventos de especiación se presentaron durante el terciario debido a cambios paleogeográficos y climáticos, y antecedieron los eventos de especiación del pleistoceno (Simpson y Haffer, 1978: 512; Haffer, 1985: 137, 1987b: 147). Ningún autor jamás afirmó (como Cracraft y Prum, 1988: 603 adjurieron) que "...la diversificación de la biota neotropical principalmente es el resultado de...aislamiento dentro de refugios boscosos cuaternarios". El concepto de refugios del pleistoceno está relacionado, en lo fundamental, con la situación taxonómica inferior y los patrones de diferenciación geológicamente recientes y, en consecuencia, en lo particular se refiere al capítulo más reciente en la historia de la biota neotropical.

Connor (1988: 1027) aseguró que Haffer había propuesto que: "...los límites de las distribuciones de especies existentes hoy en la Amazonia estarían por fuera de las áreas admitidas como refugios boscosos durante el pleistoceno". No obstante, lo que yo había propuesto era que las zonas de contacto secundario entre subespecies bien diferenciadas y especies parapátricas están agrupadas, principalmente, en áreas entre los centros de endemismo (supuestos refugios).

El descubrimiento de Colinvaux (1987) es interesante respecto a que la selva en la vertiente oriental de los Andes ecuatorianos, a una altitud de 1,100 m, durante el último periodo glacial, era una selva húmeda con elementos andinos, pero en vista de la altitud de localización del ejemplo, próximo a Mera, y de datos anteriores de Colombia, deja de ser sorprendente. En virtud del elevado gradiente de temperatura vertical en las montañas tropicales durante periodos glaciares, puede haber sido posible que elementos de la selva subandina se extendieron a altitudes inclusive inferiores a 1,100 m, durante periodos fríos; cuando al mismo tiempo la selva amazónica de tierras bajas estaba esparcida a lo largo de la base adyacente de los Andes, por debajo de 500 m de altitud (donde se admite que existió el refugio de la selva de Napo). Parece que las conclusiones de Mera no pueden tomarse directamente como contradicción (como afirmó Colinvaux), para prevenir la hipótesis de refugios, de que una extensa selva amazónica existió en la base oriental de los Andes ecuatorianos, durante periodos climáticos áridos del pleistoceno. Colinvaux (1987) sugirió enfriamiento en lugar de aridez, como si fuera la respuesta general del clima en la cuenca amazónica a la glaciación septentrional.

Cracraft y Prum (1988) enfatizaron el efecto de los cambios paleogeográficos del terciario en la explicación del origen de muchas especies de aves neotropicales vivientes y sus patrones de distribución, aunque hayan admitido (1988: 617): "La hipótesis de refugios permanece como explicación viable para los patrones de vicarianza documentados" (en muchos grupos de aves propias de selva). En vista de discusiones anteriores (e.g. Simpson y Haffer, 1978: 512) y de las evidencias más recientes sobre las oscilaciones climático-vegetacionales del prepleistoceno (véanse los comentarios anteriores), me considero incapaz de comprender la afirmación hecha por Cracraft y Prum (1988: 616) de que "una edad del pleistoceno para la mayoría de los taxones, a nivel de especie, en la biota amazónica...es una consecuencia lógica y componente crítico de la hipótesis de los refugios". Debido a que los ciclos de Milankovitch se admiten ahora por haber operado igualmente (al conducir a la formación de refugios) durante periodos de prepleistoceno, tal argumento es inaceptable. La teoría de los refugios postula el origen de especies en refugios ecológicos independientemente de la fase del periodo. En la actualidad, las técnicas moleculares no son lo suficientemente refinadas para determinar la edad de los linajes de las especies vivientes y distinguir entre la diferenciación del pleistoceno y prepleistoceno. Räsänen *et al.* (1987) sugirieron inundación temporal de las porciones centrales de las cuencas subandinas en la Amazonia superior, lo cual presumiblemente aisló las poblaciones animales en las áreas intercaladas de tierras altas (arcos geológicos), en la parte oriental del Ecuador y del Perú, durante varios periodos geológicos.

Entre los autores recientes, partidarios de la teoría fluvial como una interpretación de la diferenciación regional de la biota amazónica, están Hershkovitz (1969, 1977), Salo (1987) y Capparella (1988). Según esa

interpretación, poblaciones animales y vegetales en la Amazonia se separan por el desarrollo del sistema fluvial, los lechos de los ríos y sus mesetas que actúan como barreras a la dispersión. El efecto de las alteraciones fluviodinámicas sobre el proceso de especiación en vertebrados aún no está resuelto. Muchas poblaciones separadas por ríos largos están, naturalmente, bien diferenciadas. Sin embargo, esas diferencias genético-morfológicas conspicuas de poblaciones de aves y mamíferos, a menudo desaparecen de manera clinal próximo a las regiones de los nacimientos de los ríos, donde las poblaciones respectivas son ampliamente continuas, una vez que los ríos se hacen estrechos y dejan de ser barreras. Los autores que dan énfasis al modelo de especiación fluvial, en general no discuten diversas dificultades con ese modelo, tales como, por ejemplo: la falta de aislamiento geográfico de poblaciones en las regiones de nacimientos de ríos; la transferencia frecuente de una extensa porción de tierra hacia el lado opuesto de un río, cada vez que un doblez del meandro es interrumpido (de esa manera, incluso organismos de dispersión reducida son constantemente 'transportados' de manera pasiva, inclusive a través de ríos caudalosos); la existencia de numerosas zonas de contacto entre subespecies y especies de aves en la Amazonia, en regiones boscosas de tierra firme ecológicamente uniformes (sus sitios, en muchos casos, no están relacionados con ríos grandes); el problema de especiación en aves del dosel de vuelo vigoroso que fácilmente atraviesan ríos largos; y la diferenciación de especies que habitan zonas de vegetación generadas por ríos. En general, parece que los ríos son sobrestimados como barreras a la dispersión de animales sedentarios (los cuales pueden sobrepasar una barrera fluvial en la región de la cabecera, atravesar el río en algún tipo de balsa, o ser transportados pasivamente al otro lado del río cuando un doblez del meandro fuese interrumpido).

La teoría del refugio fluvial combina aspectos de la teoría fluvial con la de refugios de diferenciación faunística. Las poblaciones de animales estuvieron supuestamente aisladas en 'semirrefugios' separados por una combinación de ríos amplios (aumentados en sus mesetas) y por extenso terreno ecológicamente inapropiado en las regiones de las cabeceras que perdieron las selvas en períodos climáticos secos. Si esa interpretación fuese examinada según la teoría fluvial, para cuyo modelo los cambios climático-vegetacionales no son decisivos, el argumento quedaría confuso.

La parte central del valle amazónico fue convertido en una región de extensas lagunas y lagos, cuando el nivel del mar se elevó 50 m por encima del nivel oceánico corriente, durante los periodos interglaciares del pleistoceno. La sugerencia reciente que toda la Amazonia central fue ocupada por un gran lago, cuyo nivel se elevó cerca de 200 m arriba del nivel oceánico actual, durante el fin del cuaternario (Frailey *et al.*, 1988), permanece como una especulación hasta que diversas dificultades de ese modelo sean resueltas: el mismo estrato sedimentario en el suroeste de Amazonia, que Frailey *et al.* (1988) interpretaron como depósitos lacustres, se considera indicador de un ambiente fluvial por Räsänen *et al.* (1987). Además, la naturaleza de la supuesta zona de barrera, próxima a la desembocadura del río Amazonas, capaz de retener el 'lago Amazonas' a un nivel de superficie cerca de 200 m arriba del nivel oceánico presente, es enteramente desconocida.

Conceptualización de la teoría de los refugios en la Amazonia. Durante la primera mitad de este siglo no había modelos unificados para el estudio del paisaje amazónico y su biota. Se supone que la vasta cuenca sedimentaria de la Amazonia fue llenada gradualmente, durante los últimos estadios de su larga historia geológica, con sedimentos límnicos, fluviales y continentales de los periodos terciario y cuaternario (Harrington, 1962). Se supone que toda la región fue afectada levemente por fluctuaciones climático-vegetacionales que influenciaron latitudes superiores del mundo durante los últimos 10 millones de años (terciario y cuaternario). Implícitamente, la edad, los patrones de adaptaciones y la distribución de los organismos de la Amazonia y de la biota tropical por lo general fueron aceptados como si se hubie-

sen originado durante el curso del terciario y, en cualquier caso, se imagina que son mucho más antiguos que los de las floras y faunas de las zonas templadas del norte y del sur. Los agentes de la diferenciación biótica considerados fueron los cambios paleogeográficos en la distribución de tierra y mar, así como el desarrollo del sistema fluvial amazónico.

La propuesta de la teoría de los refugios para América tropical (Haffer, 1967a, 1969, 1974; Vanzolini, 1970, 1973; Vanzolini y Williams, 1970; Müller, 1973) desafió varias posiciones anteriores, defendidas por numerosos investigadores, respecto a una aceptada estabilidad ambiental de los trópicos y una supuesta vieja edad geológica de la mayoría o de todas las especies de la fauna amazónica. En atención a varias solicitudes, incluyo aquí algunos comentarios acerca de las consideraciones que me llevaron a proponer el concepto de refugio 25 años atrás. Comencé a aplicar ese modelo a la biota tropical americana a mediados de la década de los 60's, con base en los resultados de investigaciones geológicas y ornitológicas de campo en viajes que hice en Colombia, Venezuela, Perú y Bolivia, entre 1957 y 1967. Mi formación como geólogo y paleontólogo fue adquirida en Alemania. Al mismo tiempo, me volví un ornitólogo por afición. Acompañé la literatura sobre la historia del pleistoceno de la biota paleártica y de diversas zonas de contacto de taxones íntimamente relacionados de aves en el norte de Alemania, donde se hibridan como subespecies (e.g. *Corvus c. corone* / *C. c. cornix*) o se excluyen geográficamente como especies sin hibridación, en la estrecha zona de sobreposición (e.g. *Luscinia luscinia* / *L. megarhynchos*). En 1957 acepté el ofrecimiento de una compañía internacional de petróleo para conducir investigaciones geológicas de campo en Colombia, lo que me daría oportunidad de hacerme familiar con una fauna tropical. Durante varios años de investigaciones geológicas de campo, a lomo de mula y en canoas en las selvas y sabanas de las tierras bajas tropicales de Colombia, estudié los estratos geológicos y su historia estructural durante el periodo terciario, cuando se originaron los Andes septentrionales. Al mismo tiempo recolecté especímenes de aves de manera selectiva, concentrándome en aquellas especies que presentaban ciertos problemas taxonómicos o biogeográficos, como quedó determinado a través de estudios en la literatura relevante.

De manera general, esperaba encontrar cierta congruencia de dirección y extensión de las estructuras geológicas (e.g. zonas de elevación y sedimentación) con las características biogeográficas mapeadas en esa región, porque admití una edad comparable entre las estructuras geológicas y los patrones biogeográficos. En otras palabras, esperaba ser capaz de correlacionar, de manera aproximada, las series de distribuciones de especies de aves de selva y la localización de las zonas de contacto entre subespecies y especies representativas en el noroeste de Colombia, con ciertas características geológicas en aquella región. No obstante, eso sólo era parte del problema. Como ejemplo, las estructuras geológicas levantadas en el terciario, a lo largo de ambos lados del valle del Atrato inferior, en el noroeste de Colombia, continúan sin interrupción geológica alguna hasta el este de Panamá; tales estructuras están cubiertas en ambas regiones con una capa de selvas tropicales. Por otro lado, cierto número de taxones de aves íntimamente relacionadas, pero con diferencias pronunciadas, habitan las selvas a lo largo de las partes panameñas y colombianas de esas cadenas montañosas. En el noroeste de Colombia y próximo a la frontera con Panamá, esas aves diferentes se excluyen mutuamente, de manera abrupta, a lo largo de zonas de contacto nítidas que representan zonas principales de discontinuidad biogeográfica (Haffer, 1967a,b) y que cruzan las estructuras geológicas en ángulo recto.

Esa situación de formas geológicas uniformes en sus selvas y estructuralmente continuas al estar ocupadas, en las porciones panameñas y colombianas, por miembros de diferentes faunas boscosas, no permitió establecer la correlación del origen de las estructuras geológicas (del periodo terciario) con el desarrollo de los patrones de distribución de esas aves representativas. Por otro lado, indicaciones de fluctuaciones climático-vegetacionales durante el cuaternario de Colombia (como se divulgaba con base en estudios de paleopolen por T. Van der Hammen

de los servicios geológicos de Bogotá, Colombia, durante los años 60's) parecen ofrecer una respuesta al problema del origen de algunos de los patrones biogeográficos de distribución y diferenciación de aves a nivel de subespecies y especies, en particular las razonablemente numerosas zonas secundarias de contacto de multitud de aves en el noroeste de Colombia. Ese conjunto de zonas de contacto se localiza entre dos centros de endemismo de fauna, respectivamente en América Central y en la región del Chocó en el oeste de Colombia (Haffer, 1967a,b). Posiblemente selvas abiertas o también vegetación no boscosa sustituyeron, repetidamente, las actuales selvas subperennifolias en las regiones de tierras bajas del noroeste de Colombia y del este de Panamá durante diversas fases climáticas secas del pleistoceno, esto es, durante los últimos dos millones de años (y después de la formación de las estructuras geológicas en esa región), cuando las selvas húmedas de las tierras bajas se retrajeron hacia áreas de precipitación particularmente elevada, tales como alrededor de las cadenas de las más altas montañas en Mesoamérica y en la región del Chocó del oeste de Colombia.

De esa forma, una fauna de selva densa en Mesoamérica pudo haber sido separada repetidamente de una fauna boscosa del oeste de Colombia, llevando a la diferenciación de cierto número de subespecies y especies componentes durante periodos de aislamiento geográfico. Supuestamente, las selvas separadas se reunieron, al formar de nuevo una zona de selva continua desde la región del Chocó, a través de las tierras bajas del noroeste colombiano, hasta Mesoamérica, durante fases climáticas húmedas tales como en la actualidad. Bajo ese modelo, las aves boscosas endémicas representativas de América Central y el oeste colombiano siguieron su expansiva zona de hábitat y se reunieron en el noroeste de Colombia, a lo largo de zonas de contacto, como están mapeadas hoy. Considero ésta una interpretación plausible, aunque no existan datos palinológicos del cuaternario de la propia región del río Atrato inferior, disponibles para corroborar ese modelo (sino solo de otras partes del norte y del este colombiano). Con el fin de probar la validez regional de esa hipótesis, relativa a los cambios climático-vegetacionales y sus efectos biogeográficos en América tropical, en una etapa siguiente apliqué ese modelo a la Amazonia y su avifauna. Los componentes básicos del modelo amazónico (Haffer, 1969) fueron: (a) zonas de altas precipitaciones pluviométricas en la parte central de América del Sur, como se determina, por lo menos en parte, por el relieve superficial (e.g. próximo a la base oriental de los Andes, alrededor de las llanuras del sur de Venezuela, a la base nordeste de las montañas en el interior de las Guayanas y a lo largo de la base norte de las llanuras del Brasil central), así como (b) los resultados de observaciones geomorfológicas, por diversos autores, en el sur de Venezuela, Amazonia inferior, Brasil central y el este del Perú, que indican de un modo general, y, probablemente, que durante el cuaternario condiciones climáticas más secas que las actuales prevalecieron repetidamente sobre grandes partes de Amazonia. Estudios palinológicos del norte de América del Sur (T. van der Hammen y colaboradores) también revelaron repetidas alteraciones vegetacionales sobre ciertas áreas durante el cuaternario. Las interesantes consideraciones hechas por Vanzolini (1967) y Vanzolini y Ab'Saber (1968), respecto al probable efecto de tales fluctuaciones climático-vegetacionales sobre las faunas de Amazonia y del sudeste brasileño, respectivamente, estimularon mis propios estudios biogeográficos de diversos grupos de aves amazónicas. En particular el mapeamiento de regiones donde existen especies endémicas con distribución restringida de grupos en 'áreas de endemismo' (áreas nucleares o centros de distribución) y de zonas de contacto secundario entre pares de miembros de especies y subespecies que se encuentran, principalmente, en regiones entre las áreas de endemismo. Una comparación de los dos conjuntos, derivados independientemente, de áreas en la Amazonia (de alta precipitación pluviométrica y de endemismo de especies), mostró que en gran parte son coincidentes, lo cual sugirió que los cambios climáticos y la formación de posibles regiones boscosas aisladas (refugios), con probabilidad fueron la causa de los patrones de distribución y diferenciación de aves observados (Haffer, 1969, 1974). Independientemente

y al mismo tiempo, Vanzolini (1970, 1973) y Vanzolini y Williams (1970) llegaron a conclusiones idénticas al respecto del significado biogeográfico de las fluctuaciones climático-vegetacionales en América tropical, al usar materiales y métodos diferentes. Esos herpetólogos encontraron áreas nucleares de expresión uniforme de caracteres en la lagartija *Anolis chrysolepis*, separadas por regiones donde la variación compleja de los caracteres sugiere hibridación e introgresión a lo largo de zonas de contacto secundario.

Riqueza de especies de aves en Amazonia

Los estudiosos de la diversidad biológica en los trópicos reconocen las siguientes cuestiones y problemas relacionados: (1) ¿Cuáles son los patrones regionales de variación en la riqueza de especies? Aspectos geográficos de la riqueza de especies. (2) ¿Cómo 'funcionan' las comunidades tropicales ricas en especies? Esta cuestión se refiere a aspectos ecológicos de la riqueza de especies, en particular a los mecanismos de coexistencia de numerosas especies, esto es, mantención de la elevada riqueza tropical en especies. (3) ¿Porqué los números de especies son tanto más elevados en las faunas tropicales cuando se comparan con los de las faunas de la zona templada? Aspectos histórico-evolutivos de la riqueza de especies: el origen de la elevada riqueza tropical de especies.

Aspectos geográficos regionales. La riqueza local de especies de aves que involucra todos los tipos de selva es bastante alta en el extremo oeste de la Amazonia (superior a 500 especies) y declina con el aumento de distancia hacia los Andes (Haffer, 1990). Riqueza muy elevada (400-500 especies) caracteriza avifaunas locales de las selvas que se extienden desde la Amazonia superior en dirección al extremo este, en las regiones montañosas al norte y sur de la parte central del valle amazónico (donde la riqueza de especies es un poco reducida, al presentar menos de 400 especies en sitios separados). Este patrón regional geográfico puede reflejar la situación ecológica global de suelos pobres en nutrientes en la región de la Amazonia central, rodeada al norte, sur y oeste por extensos distritos compuestos por áreas llenas de colinas o montañosas. Aquí los suelos son un poco más ricos en nutrientes, y se puede suponer que mantenían faunas y floras correspondientemente más ricas, en especial en el extremo oeste próximo a los Andes, donde están muy difundidas selvas de planicies impresionantes sobre ricos suelos aluviales. Las selvas de Amazonia superior en general exhiben la flora y la fauna más diferenciadas del mundo (Gentry, 1988). Los datos de aves son comparables a los de árboles, mariposas, reptiles y anfibios.

Un número razonablemente grande de especies endémicas de aves habita áreas geográficas pequeñas, sus centros de origen se agrupan en diversas, en lugar de reducidas, regiones de Amazonia (áreas de endemismo designadas por Haffer, 1969: Napo, Inambarí, Imerí, Rondonia, Guyana y Belem). Mientras que las consideraciones ecológicas del medioambiente amazónico actual pueden explicar los patrones regionales de la riqueza de especies de aves, las especies de aves que caracterizan las áreas de endemismo pueden haberse originado debido a las vicisitudes de la historia geológica de la región amazónica durante el cenozoico (terciario-cuaternario) y antes.

Mantenimiento de la riqueza de especies. La estructura compleja de la selva lluviosa y la enorme diversidad de especies vegetales bajo un clima tropical permiten la coexistencia de gran número de especies animales en los sitios boscosos locales, por medio de reducida especialización ecológica. Además de eso, la dinámica de la fase lagunar y la dinámica fluvial continuamente generaron heterogeneidad de hábitat a gran escala (ver antes). De esta manera esos ciclos de perturbación efectivamente contribuyen al mantenimiento de la riqueza de especies tropicales. Muchas especies animales que habitan la selva lluviosa están ampliamente distribuidas, geográfica y ecológicamente, ocupando una

variedad de hábitats a medida que otras especies son más estenoecas y sólo se establecen en ciertas manchas de microhábitat, como la copa de un enmarañado de trepadoras, en sitios de claros o en fajas de determinada vegetación a lo largo de cursos de agua en la selva. La dinámica de la fase lagunar puede ofrecer suficiente separación espacial en el caso de poblaciones de pequeños invertebrados para que haya diferenciación de subespecies o especies; sin embargo, ese no es el caso de animales vertebrados. Muchos de éstos están específicamente adaptados a las alteraciones de sus hábitats particulares en la selva lluviosa o áreas de sabanas. Por lo tanto, la dinámica de la fase lagunar no puede considerarse como factor causal para el origen de la alta diversidad de especies, en la fauna amazónica de vertebrados. El papel de la dinámica fluvial como factor para la separación espacial de poblaciones y posterior especiación parece obvio en el caso de grupos de invertebrados que habitan el interior de selvas lluviosas, sin embargo es menos cierto en relación con animales vertebrados; estos últimos a menudo están en amplio contacto en las cabeceras de las regiones, donde los ríos dejan de ser barreras.

Origen de la riqueza de especies. El origen de la elevada diversidad de especies en los trópicos probablemente está ligada a los ciclos de disturbios causados por los procesos de Milankovitch a través de la historia de la Tierra. La fragmentación del hábitat y del centro de origen de animales boscosos y no boscosos, durante ciclos climático-vegetacionales sucesivos, condujeron a la diferenciación de subespecies y especies en refugios durante periodos de aislamiento geográfico. La teoría de los refugios resalta la diferenciación de faunas tropicales y extratropicales por acción dirigida de los eventos de vicarianza ambiental cíclica. Los ciclos de Milankovitch actuaron como eficiente 'bomba de especiación', al impulsar los mecanismos de evolución orgánica. Incluso, muchas especies se extinguieron en 'trampas de especies' cuando sus hábitats se retrajeron a menos de cierto tamaño mínimo, durante periodos ecológicamente desfavorables. Otras especies permanecieron indiferenciadas. El balance del efecto de los mecanismos que actúan como 'bombas de especies' y 'trampas de especies', respectivamente, determinó que la diversidad de especies de un grupo de animales que habitan una región dada aumentara o disminuyera durante un determinado periodo geológico. Es probable que en muchos casos la creciente extinción y la generación de especies se hayan compensado mutuamente y la diversidad de especies haya permanecido más o menos inalterada, no obstante la alta reposición faunística. El efecto de las oscilaciones de Milankovitch también incluyó, naturalmente: (1) fluctuaciones de temperatura durante el pleistoceno en montañas tropicales, que condujeron a la disyunción alternada y a la continuidad de centros de origen animal, por medio de desplazamiento vertical de sus respectivas zonas de hábitat, y (2) fluctuaciones en el nivel del mar en regiones costeras de los continentes, que condujeron a la separación temporal y reunión de ciertas islas y sus faunas.

Además del efecto de las oscilaciones de Milankovitch, durante la historia geológica de la Tierra, otros procesos causaron la formación de barreras para diferentes grupos animales, iniciando así la especiación, éstos son: (1) cambios paleogeográficos en la distribución de tierra y mar que sucedieron irregularmente y de modo más lento que los ciclos de Milankovitch; (2) cambios climáticos a lo largo del lado de sotavento de las cadenas de montañas crecientes causaron cambios vegetacionales en una escala razonablemente local; (3) separación y deriva continental siguiendo una secuencia jerárquica de eventos de vicarianza, a través de la formación de barreras oceánicas más o menos permanentes; sólo rara vez esas barreras desaparecieron de nuevo gracias a la colisión continental (e.g. India y Asia en el eoceno) o al desarrollo de una conexión volcánica como el puente de tierra en Mesoamérica volviendo a ligar secundariamente América del Norte y del Sur al final del plioceno (hace cerca de tres millones de años); (4) erosión continua de cadenas montañosas y tierras altas, como los montes testigos (*tepuis*) de la frontera entre Venezuela y Brasil (tratadas antes). Esos procesos geológicos,

sin embargo, son todos más o menos especiales en el sentido de ser improbable su reversión en una época posterior. Para ser eficaz, la evolución a través de especiación alopatrica requiere un mecanismo impulsador previsiblemente reversible, del orden de decenas o centenas de millares de años consistentes con las tasas de diversificación biológica. Los ciclos de Milankovitch suplen exactamente tal mecanismo. Además de eso, la transición entre selvas y sabanas aparentemente opera en la raíz del umbral, de suerte que un pequeño cambio en las condiciones climáticas puede resultar en una alteración mayor en la distribución de esos tipos de vegetación, al impulsar así, un mecanismo de vicarianza mayor. Probablemente subyacen procesos climáticos en la base de buena parte de la especiación que ocurre en tiempo geológico, especialmente en el dominio terrestre en los continentes y, con posibilidad, también en las capas marinas superficiales.

Un factor adicional responsable del origen de la elevada riqueza tropical de especies es el área de ambientes tropicales considerablemente mayor que la extratropical, en conjunción con la simetría climática de ambos lados del Ecuador (Terborgh, 1973, 1992). El área, entre grados de latitud sucesivos, es mayor próxima al Ecuador, donde los trópicos forman una faja continua, en los hemisferios norte y sur, debido a que las zonas templadas del norte y del sur están separadas por millares de kilómetros. Además de eso, la temperatura media anual varía poco con la latitud en las proximidades del Ecuador hasta 25° de latitud (donde el gradiente de temperatura global disminuye sensiblemente). Por esas razones geográficas, los trópicos forman una región continua enorme a ambos lados del Ecuador, a través de vastas áreas de tierra firme. Como Terborgh (1992: 150) destacó: "Aquí tenemos un carácter temporal invariable de la geografía de la Tierra, que prevee mayores oportunidades para la especiación alopatrica alrededor del Ecuador que a latitudes mayores. Además de eso, las tasas de extinción en los trópicos deberían ser inferiores porque áreas muy grandes tienden a mantener grandes poblaciones que son menos vulnerables de lo que son poblaciones pequeñas". Como una de las consecuencias de los factores geográficos previos, las fluctuaciones climático-vegetacionales globales generan más fragmentos de hábitats aislados (refugios) durante cada una de las muchas reversiones en los trópicos que en las zonas templadas. Al generar un mayor número de poblaciones aisladas (y, por lo tanto, en promedio, más especies nuevas) por unidad de tiempo geológico, la evolución como fenómeno indicador de tiempo, se procesó de manera más rápida y efectiva en los trópicos que en latitudes mayores, aunque el mecanismo de especiación, en sí mismo, es claro que siempre se ha presentado de manera idéntica en las faunas tropical y extratropical del mundo.

Observaciones finales

Después de examinar datos de la Amazonia, indicativos de alteraciones vegetacionales en el pasado geológico reciente, podemos formular la cuestión: "¿Cuáles son las diferencias entre las deforestaciones de hoy en los trópicos y la presunta desaparición de vegetación densa en ciertas áreas durante periodos climáticos secos del pasado?". Entre muchas yo veo las siguientes diferencias: (1) la deforestación, al contrario de la formación de refugios en el pasado geológico, no está estrechamente relacionada con gradientes climáticos, de suerte que es más probable que el impacto sea de un tipo cualitativamente diferente; (2) la deforestación no es meramente una retracción como en el pasado, cuando dejaba refugios extensos intactos, sino un proceso que conduce a la fragmentación desastrosa del paisaje entero, en una escala geográfica pequeña, originando extinción muy rápidamente en pequeños manchones aislados de hábitat; (3) la deforestación también es más importante en áreas grandes de los trópicos de lo que fue en el pasado, cuando selvas secas abiertas y no sabanas, pueden haber sustituido a las selvas húmedas en grandes áreas, y (4) la deforestación se presenta más rápidamente ('bruscamente' en lenguaje geológico) sin ninguna

chance para que el suelo y el paisaje se ajusten. Todos los países tropicales están haciendo esfuerzos para preservar el máximo posible de la riqueza de especies tropicales al crear reservas forestales y parques nacionales. Se espera que las reservas sean proyectadas de manera tal que, desde el punto de vista biológico, áreas con importancia biogeográfica particular sean tratadas con prioridad: (1) áreas con riqueza máxima de especies, (2) áreas donde se agrupan especies localizadas (endémicas), y (3) áreas donde miembros de pares de especies y subespecies estén en contacto secundario. Algunos de esos aspectos biogeográficos fueron considerados arriba con respecto a la avifauna de la Amazonia. Se espera que parte de los aspectos de la fauna amazónica sean preservados, sin importar la interpretación de su origen e historia.

Referencias

- Ab'Saber, A. N.** 1982. The Paleoclimate and paleoecology of Brazilian Amazonia, pp. 41-59 in: G.T. Prance (ed.), *Biological Diversification in the Tropics*, Columbia University Press, New York.
- Abisy, M. L., A. Cleef, M. Fournier, L. Martin, M. Servant, A. Sifeddine, M. Ferreira da Silva, F. Soubies, K. Suguio, B. Turcq y T. Van der Hammen.** 1991. Mise en évidence de quatre phases d'ouverture de la forêt dense dans le sud-est de l'Amazonie au cours des 60.000 dernières années. Première comparaison avec d'autres régions tropicales. *C. R. Acad. Sci. Paris*, 312, Serie II: 673-678.
- Bartlein, P. J. y I. C. Prentice.** 1989. Orbital variations, climate and paleoecology. *Trends Ecol. Evol.*, 4: 195-199.
- Bennett, K. D.** 1990. Milankovitch cycles and their effects on species in ecological and evolutionary time. *Paleobiology*, 16: 11-21.
- Berger, A., M. F. Loutre y V. Dehant.** 1989. Pre-Quaternary Milankovitch frequencies. *Nature*, 342: 133.
- Bettencourt, J. S., R. Muzzolon, B. L. Payolla, L. G. Dall'Igna y O. G. Pinho.** 1988. Depósitos estaníferos secundarios de região central de Rondônia, pp. 217-241 in: *Principais Depósitos Minerais do Brasil*, vol. 3, Brasília.
- Bibus, E.** 1983. Die klimamorphologische Bedeutung von stone-lines und decksedimenten in mehrgliedrigen Bondenprofilen Brasiliensis. *Z. Geomorph. N.F.*, Suppl., 48: 79-98.
- Bigarella, J. J. y A. M. M. Ferreira.** 1985. Amazonian geology and the Pleistocene and the Cenozoic environments and paleoclimates, pp. 49-71, in G. T. Prance, y T. E. Lovejoy (eds), *Amazonia: Key Environments*, Pergamon Press, Oxford.
- Capparella, A. P.** 1988. Genetic variation in Neotropical birds: Implications for the speciation process. *Acta XIX Congr. Intern. Ornith.* (Ottawa 1986), vol. II: 1658-1664.
- Colinvaux, P.** 1987. Amazon diversity in light of the paleoecological record. *Quart. Sci. Rev.*, 6: 93-114.
- Colyn, M., A. Gautier-Hion y W. Verheyen.** 1991. A re-appraisal of palaeoenvironmental history in Central Africa: evidence for a major fluvial refuge in the Zaire Basin. *J. Biogeogr.*, 18: 403-407.
- Connor, E. F.** 1986. The role of Pleistocene forest refugia in the evolution and biogeography of tropical biotas. *Trends Ecol. Evol.*, 1: 165-168.
- Connor, E. F.** 1988. Digital representation in the analysis of biogeographic data. *Acta XIX Congr. Intern. Ornith.* (Ottawa 1986): 1019-1029.
- Craftcraft, J. y R. O. Prum.** 1988. Patterns and processes of diversification: Speciation and historical congruence in some Neotropical birds. *Evolution*, 42: 603-620.
- Delcourt, H. R., P. A. Delcourt y T. Webb, III.** 1983. Dynamic plant ecology: the spectrum of vegetational change in space and time. *Quat. Sci. Rev.*, 1: 153-175.
- Di Castri, F. y M. Hedley.** 1988. Enhancing the credibility of ecology: Interacting along and across hierarchical scales. *GeoJournal*, 17: 5-35.
- Eden, M. J., D. F. M. McGregor y J. A. Morelo.** 1982. Geomorphology of the middle Caquetá basin of eastern Colombia. *Z. Geomorph. N. F.*, 26: 343-364.

- Emmerich, K. H.** 1988. Relief, Böden und vegetation in Zentral und Nordwest-Brasilien unter besonderer Berücksichtigung der känozoischen Landschaftsentwicklung. *Frankfurter Geowiss. Arbeiten, Ser. D (Phys. Geogr.)* 8, 218 p.
- Fischer, A. G.** 1981. Climatic oscillations in the biosphere, pp. 103-131, in M.H. Nitecki (ed.), *Biotic Crises in Ecological and Evolutionary Time*, Academic Press, New York.
- Frailey, C. D., E. L. Lavinia, A. Rancy y J. Pereira de Souza.** 1988. A proposed Pleistocene/ Holocene lake in the Amazon Basin and its significance to Amazonian geology and biogeography. *Acta Amazonica*, 18: 119-143.
- Gentry, A. H.** 1988. Tree species richness of upper Amazonian forest. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*, 85: 156-159.
- Gentry, A. H.** 1989. Speciation in tropical forest. Pp. 113-134, in L.B. Holm-Nielsen, I.C. Nielsen y H. Balslev (eds.), *Tropical Forest. Botanical Dynamics, Speciation and Diversity*, Academic Press, Londres.
- Goldammer, J. G. y B. Seibert.** 1989. Natural rainforests fires in eastern Borneo during the Pleistocene and Holocene. *Naturwiss*, 76: 518-520.
- Gould, S. J.** 1987. *Time's Arrow and Time's Cycles. Myth and Metaphor in the Discovery of Geological Time*. Harvard Univ. Press, Massachusetts.
- Haffer, J.** 1967a. Speciation of Colombian forest birds west of the Andes. *Amer. Mus. Novit.*, 2294: 57.
- Haffer, J.** 1967b. Some allopatric species pairs of birds in northwestern Colombia. *Auk*, 84: 343-365.
- Haffer, J.** 1969. Speciation in Amazonian forest birds. *Science*, 165: 131-137.
- Haffer, J.** 1974. Avian speciation in tropical South America. *Publ. Nuttall Ornith. Club*, 14, 390.
- Haffer, J.** 1985. Avian zoogeography of the neotropical lowlands. *Ornith. Monogr.*, 36: 113-146.
- Haffer, J.** 1987a. Quaternary history of Tropical America. pp. 1-18, in T.C., Whitmore y G.T., Prance (eds.), *Biogeography and Quaternary History in Tropical America*, Clarendon Press, Oxford.
- Haffer, J.** 1987b. Biogeography of Neotropical birds. pp. 105-150, in T.C., Whitmore y G.T., Prance (eds.), *Biogeography and Quaternary History in Tropical America*, Clarendon Press, Oxford.
- Haffer, J.** 1990. Avian species richness in tropical South America. *Stud. Neotr. Fauna Environ.*, 25: 157-183.
- Haffer, J.** 1991. Mosaic distribution patterns of neotropical forest birds and underlying cyclic disturbance processes, pp. 83-105 in H. Remmert (ed.), *The Mosaic-Cycle Concept of Ecosystems*, Ecological Studies 85, Springer, Berlin.
- Harrington, H. J.** 1962. Paleogeographic development of South America. *Bull. Amer. Assoc. Petrol. Geol.*, 46: 1773-1814.
- Hartshorne, G. S.** 1978. Tree falls and tropical forest dynamics, pp. 617-638, in P.B. Tomlinson y M.H. Zimmermann (eds.), *Tropical Trees as Living Systems*, Cambridge Univ. Press, Cambridge.
- Hartshorne, G. S.** 1980. Neotropical forest dynamics. *Biotropica*, 12 (Suppl.): 23-30.
- Herbert, T. D. y A. G. Fischer.** 1986. Milankovitch climatic origin of mid-Cretaceous black shale rhythms in central Italy. *Nature*, 321: 739-743.
- Hershkovitz, P.** 1969. The Recent mammals of Neotropical region: a zoogeographic and ecological review. *Quart. Rev. Biol.*, 44: 1-70.
- Hershkovitz, P.** 1977. *Living New World Monkeys (Platyrrhini)*, vol. 1. Univ. Chicago Press, Chicago.
- Hoppe, A. y C. Schobbinghaus.** 1991. Geologie und Bodenschätze Amazoniens. *Zentralbl. Geol. Pal.* 1: 1787-1837.
- Jornaux, A.** 1975. Recherches géomorphologiques en Amazonie brésilienne. *Bull. Centre Géomorph. Caen (CNRS)*, 20: 1-67.
- Kronberg, B. I., R.E. Benchimol y M. I. Bird.** 1991. Geochemistry of Acre Subbasin sediments: Window on Ice-Age Amazonia. *Interciencia*, 16: 138-141.
- Levinton, J.** 1988. *Genetics, Paleontology, and Macroevolution*. Cambridge University Press, Cambridge.
- Livingstone, D. A.** 1980. History of the tropical rainforest. *Paleobiology*, 6: 243-244.
- Lynch, J. D.** 1988. Refugia, pp. 311-342; in A.A., Myers y P.S. Giller (eds). *Analytical Biogeography*. Chapman and Hall, Londres.
- Mayr, E.** 1942. *Systematics and the origin of species from the viewpoint of a zoologist*. Columbia University Press, New York.
- Mayr, E.** 1963. *Animal species and evolution*. Harvard University Press, Cambridge, Massachusetts.
- Meave, J., M. Kellman, A. MacDougall y J. Rosales.** 1991. Riparian habitats as tropical forest refugia. *Global Ecol. Biogeogr. Lett.*, 1: 69-76.
- Müller, P.** 1973. *The dispersal centers of terrestrial vertebrates in the Neotropical realm*. Biogeographica 2. Junk, The Hague.
- Olsen, P. E.** 1986. A 40-million-year lake record of early Mesozoic orbital climatic forcing. *Science*, 234: 842-848.
- Pickett, S. T. A., J. Kolasa y S. L. Collins.** 1989. The ecological concept of disturbance and its expression at various hierarchical levels. *Oikos*, 54: 129-136.
- Prance, G. T. (ed.)**. 1982. *Biological Diversification in the Tropics*. Columbia University Press, New York.
- Prance, G. T. y T. E. Lovejoy (eds.)**. 1985. *Amazonia: Key environments*. Pergamon Press, Oxford.
- Räsänen, M. E., J. S. Salo y R. J. Kalliola.** 1987. Fluvial perturbation in the western Amazon basin: Regulation by longterm sub-Andean tectonics. *Science*, 238: 1398-1401.
- Saldarriaga, J. G. y D. C. West.** 1986. Holocene fires in the northern Amazon basin. *Quart. Research*, 26: 358-366.
- Saló, J.** 1987. Pleistocene refuges in the Amazon: evaluation of the biostratigraphical, lithostratigraphical and geomorphological data. *Ann. Zool. Fenici*, 24: 203-211.
- Saló, J. y R. J. Kalliola.** 1989. River dynamics and natural forest regeneration in Peruvian Amazonia, in J. Jeffers (ed.), *Rainforest regeneration and management*. MAB (UNESCO), Book ser., UNESCO and Cambridge University Press, Cambridge.
- Saló, J., R. Kalliola, I. Häkkinen, Y. Niemelä, M. Puhakka y P. D. Coley.** 1986. River dynamics and the diversity of Amazon lowland forest. *Nature*, 322: 254-358.
- Saló, J. y M. E. Räsänen.** 1989. Hierarchy of landscape patterns in western Amazonia, pp. 35-45; in L.B. Holm-Nielsen, I.C. Nielsen y H. Balslev (eds.), *Tropical forest: Botanical dynamics, speciation and diversity*, Academic Press, Londres.
- Sanford, R. L., J. Saldarriaga, K. E. Clark, C. Uih y R. Herrera.** 1985. Amazon rainforest fires. *Science*, 227: 53-55.
- Shubert, C.** 1988. Climatic change during the last glacial maximum in northern South America and the Caribbean: a review. *Interciencia*, 13: 128-137.
- Simpson, B. B. y J. Haffer.** 1978. Speciation patterns in the Amazonian forest biota. *Annu. Rev. Ecol. Syst.*, 9: 497-518.
- Terborgh, J.** 1973. On the notion of favorableness in plant ecology. *Amer. Nat.*, 107: 481-501.
- Terborgh, J.** 1992. *Diversity and the tropical rain forest*. Freeman y Co., New York.
- Tricart, J.** 1974. Existence des périodes sèches au Quaternaire en Amazonie et dans les régions voisines. *Rev. Géomorph. Dyn.*, 23: 145-158.
- Tricart, J.** 1975. Influence des oscillations climatiques récents sur le modèle en Amazonie orientale (région de Santarém) d'après les images radar lateral. *Z. Geomorphology N. F.*, 19: 140-163.
- Tricart, J.** 1985. Evidence of Upper Pleistocene dry climate in northern South America, pp. 197-217 in I. Douglas y Spencer (eds.), *Environmental change and tropical geomorphology*, Allen and Unwin, Londres.
- Urban, D. L., R. V. O'Neil y H. H. Schugart Jr.** 1987. Landscape ecology. *BioScience*, 37: 119-127.
- Vanzolini, P.** 1967. Problems and programs in Amazonian zoology. *Atas Sinp. Sobre a Biota Amazônica* 5 (Zoologia): 85-95.
- Vanzolini, P.** 1970. *Zoologia sistemática, geografia e a origem das espécies*. Inst. Geográfico São Paulo. Série Teses e Monografias 3, 56.

Vanzolini, P. 1973. Paleoclimates, relief, and species multiplication in tropical forest, pp. 255-258 in B.J. Meggers, E.S. Ayensu y W.D. Duckworth (eds.), *Tropical forest ecosystems in Africa and South America: A comparison review*, Smithsonian Institution Press, Washington.

Vanzolini, P. y A. N. Ab'Saber. 1968. Divergence rate in South American lizards of the genus *Liolaemus* (Sauria, Iguanidae). *Pap. Avulsos Zool.*, São Paulo, 21: 205-208.

Vanzolini, P. y E. E. Williams. 1970. South American anoles: geographic differentiation and evolution of the *Anolis chrysolepis* species group (Sauria, Iguanidae). *Arq. Zool.*, São Paulo, 19: 1-298.

Veiga, A. T. C., M. A. Dardenne y E. P. Salomão. 1988. Geologia dos aluviões auríferos e estaníferos da Amazônia. *Anais XXXV Congr. Brasil. Geol.* (Belém, Pará) 1: 164-177.

Vrba, E. S. 1985. Environment and evolution: Alternative causes of the temporal distribution of evolutionary events. *South Afr. J. Sci.*, 81: 229-236.

Whitmore, T. C. y G. T. Prance (eds.). 1987. *Biogeography and Quaternary history in tropical America*. Oxford Monographs on Biogeography 3, Clarendon Press, Oxford.

Nota: Este trabajo originalmente fue publicado en *Estudos Avançados*, 6(15), 1992.

DESARROLLO DEL BOSQUE HÚMEDO NEOTROPICAL EN EL NEÓGENO Y CUATERNARIO: LA HIPÓTESIS DE LOS REFUGIOS

Henry Hooghiemstra y Thomas van der Hammen

A parte de los estudios paleoclimáticos que usan sedimentos marinos, los estudios palinológicos y paleoecológicos de los continentes contribuyeron inmensamente durante las últimas décadas al entendimiento de la historia de nuestro ambiente y del clima. Se ha dedicado mucha atención a las zonas templadas, mientras que la historia del clima, medio ambiente y ecosistemas de las áreas tropicales y subtropicales están menos documentados. Los estudios espaciales que cubrieron el globo en la pasada década muestran el desconocimiento de la parte tropical del sistema terrestre.

Los bosques húmedos tropicales son bien conocidos por su biodiversidad alta (Groombridge, 1992; Davis *et al.*, 1997). Pero no están claras las condiciones que en el pasado permitieron la evolución de tan alto grado de diversidad y además aparentemente la conservación efectiva de especies que se desarrolló durante el tiempo geológico. Originalmente la alta biodiversidad se atribuyó a la estabilidad de los ecosistemas del bosque lluvioso durante el cuaternario. Pero gradualmente se aclaró que al menos partes de estos bosque lluviosos tropicales han experimentado también una historia dinámica, como resultado del cambio de precipitación (Van der Hammen, 1974; Gates, 1976; Colinvaux *et al.*, 1989c, 1996; Bush *et al.*, 1990) y la dinámica fluvial (Salo *et al.*, 1986; Salo 1987; Räsänen *et al.*, 1987, 1992; Puhakka *et al.*, 1992). De hecho no está claro si la estabilidad ambiental o las condiciones dinámicas han contribuido a la alta biodiversidad actual de los bosques lluviosos tropicales.

El objetivo de este capítulo es brindar una historia concisa del desarrollo del bosque húmedo tropical durante el neógeno, considerar las dos hipótesis con relación a la Amazonia de la época glacial y de manera complementaria brindar una bibliografía concerniente a estos tópicos.

Desarrollo del bosque tropical sudamericano desde el mioceno

Levantamiento de los Andes y desarrollo del río Amazonas. El levantamiento de las diversas cordilleras de los Andes durante el terciario cambió significativamente los sistemas fluviales, la circulación atmosférica y los patrones de precipitación de lluvia al norte de América del Sur. Localmente los levantamientos parciales se presentaron durante ciertos intervalos del terciario (Van der Hammen, 1961; Case *et al.*, 1971; Van der Hammen *et al.*, 1973; Kroonenberg *et al.*, 1990; Helmens y Van der Hammen, 1994; Cooper *et al.*, 1995). Hubo hundimiento relativo del área inmediatamente al este de los Andes, que originó una acumulación enorme de sedimentos (Räsänen *et al.*, 1995; Paxton y Crampton, 1996).

Además de los estudios publicados de perforaciones profundas ejecutadas por compañías petroleras, estas secuencias de sedimentos siguen poco exploradas. Durante el mioceno medio seguían existiendo conexiones entre la cuenca Amazónica y el Caribe por el área de Maracaibo y probablemente también con el Pacífico (Hoorn *et al.*, 1995). Los ríos de la Amazonia noroccidental corrían hacia el Oeste, al Pacífico y hacia el norte al Caribe, formando lo que podría llamarse un sistema fluvial paleo-Orinoco que alcanzaba el Caribe en el área de Maracaibo.

En el mioceno medio (16-10 millones de años antes del presente) hubo incursiones marinas en la cuenca Amazónica durante períodos de posiciones altas del nivel del mar, con lo cual la vegetación de manglar se extendió al área del bosque húmedo actual (Hoorn, 1993a, 1994a-c; Hoorn *et al.*, 1995; Räsänen *et al.*, 1995).

Las fases estuarinas-lacustrinas se presentaron cuando el nivel del mar estaba más bajo, dando vía a numerosos tipos de vegetación pantanosa y a bosque inundable estacional. Estas alteraciones temporales y espaciales entre sistemas de agua salada y dulce ocasionaron una historia dinámica y diversa para diferentes áreas geográficas, estimulando posiblemente la evolución vegetal y la biodiversidad en algunas áreas e igualmente la extinción en otras. En lugares en donde el bosque de la parte baja de la montaña estaba cerca, los cambios altitudinales y latitudinales pueden haber estimulado el intercambio de elementos florísticos y la adaptación ecológica posterior. Por lo tanto, es de esperar que las comunidades vegetales hayan cambiado continuamente en el tiempo. Las comunidades actuales deben considerarse, entonces, como el resultado de una muy larga y diversa historia y un reflejo de las condiciones de hoy en día. El levantamiento de la cordillera Oriental de los Andes del Norte, causó el cierre de la boca del Paleo-Orinoco durante el mioceno tardío cuando se formó el actual río Orinoco. Los ríos en la parte occidental de la cuenca Amazónica actual cambiaron su curso hacia el Oriente, formando parte del sistema fluvial amazónico como lo conocemos ahora.

Los bosques húmedos de la cuenca Amazónica se separaron de los bosques de la cuenca Pacífica desde el Ecuador a Panamá (área biogeográfica del Chocó) y de los del Valle del Magdalena (Hoorn *et al.*, 1995). La flora neotropical del norte de América del Sur se desarrolló durante todo el terciario y alcanzó su toque final durante el plioceno y cuaternario (Van der Hammen, 1974; Gentry, 1982a; Van der Hammen y Cleef, 1986; Duque Caro, 1990b; Hooghiemstra y Cleef, 1995). Varios estudios fitogeográficos (Cleef, 1979; Van der Hammen y Cleef, 1986) muestran componentes de la flora neotropical que llegó por migración hasta el norte de América del Sur.

¿Empobrecimiento de la flora amazónica desde el mioceno? Si se asume que la flora de polen en los núcleos de sedimento de la cuenca Amazónica representa la riqueza de las asociaciones vegetales (fitodiversidad) podemos extraer algunas conclusiones tentativas. Hoorn (1994c) encontró cerca de 280 tipos de polen en sedimentos de un valle fluvial de edad miocena, mientras que Urrego-Giraldo (1994) encontró 140 tipos de polen en sedimentos holocénicos de un medio de sedimentación comparable. Parece que la biodiversidad de plantas durante el mioceno fue considerablemente mayor que la actual por lo cual debemos tener en cuenta la posibilidad de períodos recientes de extinción significativa.

También Wijninga (1969) especula sobre la base de estudios palinológicos y paleobotánicos de secuencias de sedimentos del mioceno, plioceno y cuaternario. Sobre el probable empobrecimiento de la flora neotropical. Los aspectos históricos y ecológicos relativos a la biodiversidad en los Andes norteños y el Amazonas se resumen y discuten en Van der Hammen (en prensa a, b).

Impacto del cambio climático del cuaternario

El levantamiento final de la cordillera Oriental de Colombia a su elevación presente tomó lugar principalmente entre 6 y 3 millones de años antes del presente. El levantamiento se documentó sobre la base de estudios palinológicos, paleobotánicos y geológicos (Van der Hammen *et al.*, 1973; Helmens, 1990; Helmens y Van der Hammen, 1994; Wijninga, 1996). La historia del clima y de la vegetación del plioceno y cuaternario de los Andes del norte es relativamente bien conocida y numerosos documentos tratan ese aspecto (Van der Hammen y González, 1960, 1964; Van der Hammen *et al.*, 1973, 1980-1981; Hooghiemstra, 1984, 1989; Kubry, 1991; Kutzbach *et al.*, 1993, 1998; Hoorn, 1994c; Hooghiemstra y Cleef, 1995; Hoorn *et al.*, 1995; Van der Hammen y Hooghiemstra, 1995, 1997; Wijninga, 1996; Mommersteeg, 1998). Al fin del plioceno, entre 3.2 a ca. 2.5 m. a., hay una disminución significativa de temperatura sobre una escala global. El pleistoceno empieza con un período frío mayor, considerado como el primer glacial del cuaternario (etapa 100 del registro marino de isótopos de oxígeno). Este enfriamiento además está claramente registrado en el pozo profundo Funza II entre 470 m y 400 m de profundidad (Hooghiemstra y Cleef, en prep.). La amplitud de las fluctuaciones de temperatura durante el pleistoceno en el altiplano de Bogotá (2.600 m) fue del orden de 8°C.

El registro de polen de Funza I de Bogotá (4°50'N; 74°12'W) muestra que el ritmo de 20,000 años estuvo presente continuamente (ciclo de precesión de Milankovitch), mientras el ritmo de 100,000 años (ciclo de excentricidad) se presentó solo durante los últimos 0.8 m. a. (Hooghiemstra *et al.*, 1993). El forzamiento de clima en la banda de precesión es de gran importancia, pues se relaciona con el movimiento latitudinal de la zona de convergencia intertropical (ZCIT), el sistema mayor que determina la distribución geográfica de la precipitación cerca al ecuador. Como el bosque húmedo tropical requiere mínimo 1500-1800 mm de precipitación anual sin estación seca, las oscilaciones de ZCIT en el pasado, y la historia del sistema monzón relacionado, son de crucial importancia para la historia del bosque húmedo tropical.

Condiciones climáticas del cuaternario en el Chocó.

Las masas de aire del océano Pacífico son forzadas continuamente a ascender sobre la estrecha área entre la costa pacífica y la Cordillera Occidental de Colombia, causando la formación de nubes pesadas y lluvias convectivas. No hay razón de peso para suponer que esta área con bosque húmedo-lluvioso experimentó cambios importantes durante el Cuaternario. El impacto de las migraciones forzadas por la precesión del cinturón lluvioso referente a la ZCIT, como se discutió para la cuenca Amazónica, posiblemente está enmascarado por lluvias convectivas fuertes al lado occidental de los Andes. Por esta razón es de esperar (a manera de hipótesis) que las continuas tasas de alta precipitación durante el cuaternario facilitaron una cobertura continua de bosque húmedo en el área biogeográfica del Chocó. Suponemos que durante el cuaternario el Chocó no debe haber experimentado perturbaciones importantes de una magnitud que pudiera impactar en la distribución geográfica del bosque lluvioso. Gentry (1986a, b) reseñó la presencia de los taxones de montaña como *Podocarpus*, *Hedyosmum* e *Ilex* a baja elevación en el muy húmedo bosque del pacífico. Estas observaciones nos previenen de usar la presencia de árboles del bosque de montaña a baja elevación, como evidencia firme de enfriamiento climático a nivel del mar (Colinvaux, 1996). Desafortunadamente no existen hasta ahora registros de polen del Chocó que cubran el tiempo pre-holoceno.

Condiciones climáticas del cuaternario en el Amazonas. Durante el neógeno, la flora neotropical de montaña y la flora amazónica se enriquecieron por la migración de taxones originarios del área sur (elementos austral-antárticos). Después de que se estableció la conexión entre América Sur y Central/Norte, hace alrededor de 4-5 millones de años (Keigwin, 1982), la flora también fue enriquecida por

elementos del área fitogeográfica Holártica (Van der Hammen, 1974; Cleef, 1979; Gentry, 1982a; Van der Hammen y Cleef, 1983, 1983/1984, 1986). La rica flora de las tierras bajas neotropicales que se desarrolló durante el mioceno y plioceno bajo condiciones alternantes (pan-tanos de agua dulce y períodos con incursiones marinas) durante el cuaternario sufrió la secuencia de glaciales en las cuales las temperaturas a nivel del mar fueron unos 5° C más bajas; y estas condiciones tuvieron duración mayor que los periodos interglaciales, más calientes. De hecho las condiciones glaciales, desde este punto de vista serían más 'normales' que las actuales (Colinvaux, 1996, 1997). Estos cambios de temperatura interglacial/glacial causaron cambios altitudinales de los cinturones de vegetación en las áreas cercanas a las montañas, como a lo largo del basamento de los Andes y en Brasil centro/oriental. Este evento puede haber causado intercambio de elementos entre floras de diversos cinturones altitudinales, lo cual pudo haber estimulado la biodiversidad en la periferia de la selva húmeda.

El norte de América del Sur también fue influenciado por cambios climáticos inducidos por la precesión, que se evidenció para el Cuaternario en el registro de polen continental largo de Funza (Hooghiemstra *et al.*, 1993). Una parte considerable de la cuenca amazónica probablemente experimentó el ya mencionado cambio rítmico de 20 kyr en la precipitación. Durante intervalos relativamente secos del ciclo de precesión, solo las partes más húmedas de la cuenca amazónica (> 1500-1800mm de precipitación anual sin estación seca), mantuvieron su cobertura forestal húmeda, llevando a la presencia de 'refugios de bosque' *sensu* Haffer (1969). Los efectos de presión orbital sobre la vegetación también fueron evidentes en la península de Yucatán (Leyden *et al.*, 1994). Los diagramas de polen de los Andes colombianos y del sur del Amazonas muestran que los máximos de precipitación se reflejan como "fases de bosque" en la cuenca amazónica y como fases de vegetación húmeda en los Andes colombianos y se presentan intervalos de ca. 20,000 años de distancia, por ejemplo cerca de 50,000 A.P., cerca de 35,000 A.P., y cerca de 6,000 A.P. (Hooghiemstra, 1995). También los registros de polen de Salitre, al sur del Amazonas (Ledru, 1993), y del Lago Valencia en Venezuela (Leyden, 1985) muestran similares fluctuaciones de la precipitación.

¿Escenarios conflictivos en el Amazonas en la época glacial?

Los datos paleoecológicos de los registros de polen sobre la historia pleistocénica del bosque húmedo amazónico siguen siendo escasos; la primera evidencia del bosque húmedo del Chocó colombiano está ahora disponible (Behling *et al.*, en prensa). La evidencia amazónica se basa en estudios geomorfológicos y geológicos (Irion, 1976a, b, 1984, 1989; Ab'Sáber, 1982; Bigarella y Ferreira, 1985), estudios palinológicos (e.g., Van der Hammen, 1972, 1974; Absy, 1985; Colinvaux, 1987c, 1989c, 1996; Bush y Colinvaux, 1998; Liu y Colinvaux, 1988; Absy *et al.*, 1991; Van der Hammen y Cleef, 1992; Ledru, 1993, Van der Hammen y Absy, 1994; Urrego-Giraldo, 1997; Ledru *et al.*, 1998a, b) y en patrones biogeográficos (Haffer, 1969; Prance, 1973, 1978, 1988 b; Anderson, 1979; Brown, 1982; Gentry, 1982 b; Beven *et al.*, 1984).

Durante los años pasados ha habido discusiones considerables sobre estos datos e hipótesis y se han expuesto varias teorías, para explicar la muy alta biodiversidad del bosque húmedo amazónico y los patrones de diversidad (Colinvaux, 1996, 1997). Aquí discutiremos brevemente la evidencia palinológica.

Registros de polen del cuaternario tardío del Amazonas y la hipótesis de los refugios. Cuando Haffer (1969) propuso su hipótesis de refugio forestal sobre la base de evidencias zoológicas, no existían registros de polen del bosque lluvioso amazónico. Con base en los patrones de distribución de las aves del bosque amazónico, Haffer reconoció centros de dispersión, que se supone que reflejan el refugio donde sobrevivió el ecosistema de bosque lluvioso tropical en

condiciones climatológicas secas. Las áreas por fuera de ese refugio supuestamente experimentaron tal reducción en precipitación, que el bosque lluvioso fue sustituido por vegetación de sabana y por bosque sabanero.

El primer registro de polen de Amazonas se publicó en 1972 (Katira; 9°S; 63°W, Van der Hammen, 1972). Luego se publicaron otros registros de diferentes partes de la cuenca. Los palinólogos trabajando en áreas donde los bosques húmedos durante el último glacial fueron sustituidos por sabana, como en Rondonia (Van der Hammen, 1972, 1974; Van der Hammen y Absy, 1994), apoyaron la hipótesis del refugio forestal. Pero otros palinólogos trabajando en otras áreas de la cuenca amazónica, como en la Amazonia Ecuatoriana y el área del Lago Pata (0°16' N; 66°41' W) (Collinvaux, 1987 a,b, 1996; Bush *et al.*, 1990), no encontraron evidencia de sustitución del bosque húmedo por sabana. Se inició entonces la controversia sobre la hipótesis de refugio forestal de Haffer. Varios documentos discuten y apoyan la hipótesis de refugio forestal (Simpson-Vuilleumier, 1971; Prance, 1973, 1982a; Brown *et al.*, 1974; Van der Hammen, 1974; Andersson, 1979; Brown y Ab'Sáber, 1979; Haffer, 1979, 1982, 1987a, b; Steyermark, 1979, 1982; Andrade-Lima, 1982; Gentry, 1982c, 1992; Simpson, 1982; Mayr y O'Hara, 1986; Aguilar-Delgado, 1987; Van der Hammen y Absy, 1994; Hooghiemstra, 1997. Entre los documentos que aducen que la hipótesis del refugio de bosque no se puede apoyar con datos, figuran las contribuciones de Collinvaux (1979, 1987c, 1996, 1997), Endler (1982), Livingstone (1982), Nelson *et al.* (1990) y Haberle (1997).

Dos escenarios. De acuerdo con nuestra opinión, las dos situaciones anteriormente mencionadas pudieron presentarse. De hecho, cuatro aspectos son importantes cuando se considera la historia del bosque de la cuenca amazónica:

1. La migración anual del ecuador calórico (ZCIT) entre cerca de 8°N en julio y 3°S en enero causa un cambio latitudinal anual del cinturón de lluvia ecuatorial y origina variaciones estacionales en la precipitación. La mayor parte del área tiene dos períodos secos y dos húmedos, mientras las áreas distales experimentan solo una estación seca y una húmeda.

2. El ciclo de precesión orbital (Hays *et al.*, 1976; Berger, 1989) causa una oscilación en el cinturón lluvioso ecuatorial, como se describió en el primer punto, con un período de cerca de 20,000 años. Bajo la configuración orbital actual, el hemisferio sur se está inclinando hacia el sol y el ecuador calórico (ZCIT) se encuentra al sur del ecuador geográfico. Esta configuración trae más precipitación a la parte central y más al sur de la cuenca amazónica. En la mitad del ciclo precesional en el pasado (hace 11,000 años), el hemisferio norte se inclinó hacia el sol y el ecuador calórico estaba al norte del ecuador geográfico. Esta configuración trae más precipitación en la parte más al norte de la cuenca amazónica y el Caribe adyacente.

3. El registro de temperatura del cuaternario se moduló por los ciclos glacial/interglacial. Registros largos de polen de los Andes colombianos a 2,550 m de altura como Funza I y Funza II (*e.g.*, Hooghiemstra y Ran, 1994), Funza II A/Fúquene VII (Mommersteg, 1998) y Fúquene II (5°27' N; 78°46'W) (Van Geel y Van der Hammen, 1973) muestran con alta resolución el registro de temperatura del norte de América del Sur, con cambios de unos 8 °C. Pero es ampliamente aceptado ahora que las tierras bajas tropicales también experimentaron oscilaciones de temperatura de unos 4-5°C durante el último ciclo glacial/interglacial (*e.g.*, Collinvaux, 1987c; 1996; Bush *et al.*, 1990; Van der Hammen y Absy, 1994). Parece plausible que la composición del bosque bajo amazónico cambió durante el cuaternario. Taxones arbóreos de la montaña pudieron llegar a bajas elevaciones en condiciones de temperatura baja y/o precipitación alta (Gentry, 1986a, b). La composición florística actual debe ser vista como la situación del momento más que como una característica constante del cuaternario.

4. La forma cóncava de las pendientes orientales de los Andes entre 5°N y 15°S actúa como trampa para las masas de aire húmedo Atlántico, causando lluvias convectivas continuas en el Amazonas noroccidental independientemente de la precesión. Por lo tanto, la par-

te noroeste de la cuenca amazónica muy probablemente recibió alta precipitación de manera continua, con lo cual se explica en esta área la existencia de bosque húmedo de manera continua durante el cuaternario. Además, otras áreas de menor extensión pueden haber estado cubiertas por una capa de bosque húmedo en razón a un patrón complejo y aún pobremente entendido de precipitación, que se relaciona con la "circulación Walker" y una zona de convergencia amazónica.

Considerando los cuatro aspectos ya mencionados, es bastante factible que la historia paleo-ecológica fuera muy diferente, dependiendo de la ubicación geográfica de la cuenca Amazónica. Se presentaron cobertura forestal continua, expansión de sabanas y dunas, y descenso de temperatura. La hipótesis que afirma una capa continua de bosque húmedo en la cuenca Amazónica (propuesta por Collinvaux y la hipótesis de refugios propuesta por Haffer, Prance, Gentry y Van der Hammen) no se excluyen entre sí, pero reflejan dos extremos del espectro de diferentes historias regionales paleo-ecológicas que se resumen en la siguiente sección.

Historias de la vegetación regional de la cuenca Amazónica

Sitio Katira (9°S; 63°W). Entre los primeros documentos palinológicos del Amazonas se encuentra el registro de polen de Katira (Rondonia) (Van der Hammen, 1972, 1974; Absy y Van der Hammen, 1976). Este sitio está ubicado en el área de bosque húmedo y la secuencia representa el relleno sedimentario de un valle menor. La interpretación de esta secuencia se mejoró cuando hace unos años los datos de radio carbono AMS estuvieron disponibles. Los registros de polen mostraron vegetación del bosque húmedo alrededor de 50,000 A.P. (antes del presente) (edad pleniglacial media) y vegetación dominada por sabana de gramíneas alrededor de 18,000 AP (edad pleniglacial tardía) (Van der Hammen y Absy, 1994; Van der Hammen, en prensa a, b). Hoy el sitio está en el área de bosque húmedo y sedimentos recientes del área demuestran que dominan los granos de polen de los elementos de bosque húmedo.

Sitio Carajas (15°32'S; 47°4'W). Otro registro importante de polen de sedimentos de laguna proviene del tope de mesetas a una altitud cercana a 700 m en los bosques relativamente húmedos del área de Carajas en la Amazonia oriental. La vegetación en las mesetas consiste de bosque bajo, vegetación arbustiva, y vegetación abierta parecida a sabana determinado en parte por un suelo rocoso. El bosque húmedo cubre el área alrededor de las mesetas y sus declives (Absy *et al.*, 1991; Van der Hammen, 1992; Van der Hammen y Absy, 1994). La secuencia fechada por radio carbono representa aproximadamente los últimos 60,000 años y el registro de polen muestra tres intervalos en los que la vegetación de sabana dominó: alrededor de ca. 65,000 BP, ca. 40,000 BP y un periodo de ca. 25,000 a 10,000 BP. Estos periodos de vegetación de sabana alternan con tres periodos en los cuales la vegetación del bosque dominó (alrededor de 55,000 BP, 35,000 BP y 6,000 BP). Se evidencian entonces tres periodos de sabana seca y tres de bosque húmedo, que muestran un ritmo de ca. 20,000 años relacionados al ciclo de precesión (Hooghiemstra, 1995).

Sitio Pantano de Mónica y Aracuara. Otro diagrama de polen relevante es el de los sedimentos de un bosque pantanoso encima de una terraza baja del río Caquetá, sur de la isla Mariñame (0°44'S; 72°04'W) en la región de Aracuara de la Amazonia colombiana (Urrego-Giraldo, 1994, 1997; Van der Hammen, en prensa a). Los datos de radio carbono de esta secuencia de aproximadamente 4 m indican edad pleniglacial superior, tardiglacial y holoceno. La parte del pleistoceno tardío está dominada por vegetación boscosa, pero el registro muestra una composición florística bastante diferente a la del holoceno. Durante el pleniglacial superior especies de Myrtaceae dominaron el bosque, seguidas por *Ilex*; la presencia de algunos granos de

polen de gramíneas y especialmente algunos de *Podocarpus* es notoria. En esta área no hubo aparentemente un cambio de bosque húmedo a vegetación seca de sabana durante el pleistoceno tardío. La composición del bosque local fue diferente y podría haberse encontrado más vegetación abierta tipo Varillal, sobre arenas de las terrazas altas. Así, parece que bajo condiciones climáticas marginales, los factores edáficos juegan un papel importante en el cambio de la composición del bosque. Esto también se observó en el sitio del registro de polen de Araracuara 1 (0°40'N; 72°30'W), situado en sabanas arbustivas dominadas por *Bonnetia* cerca de la pista aérea de Araracuara: hay una transición rápida de sabana abierta dominada por Rapateaceae y Xyridiaceae hacia sabana arbustiva y bosque enano dominados por *Bonnetia*.

Los datos de radiocarbono faltan en estos estudios de sedimentos extremadamente pobres en carbono orgánico, pero muy probablemente este registro representa el holoceno tardío (Hooghiemstra, datos no publicados).

Sitio Lago Pata (0°16'N; 66°41'W). Con base en 12 fechas de radio-carbono, los sedimentos de los 160 cm superiores de la sección del Lago Pata representan los últimos 42,000 años (Colinvaux *et al.*, 1996b). El diagrama polínico incluye unos 45 espectros de polen que representan un registro de época glacial como el diagrama de Carajas. Una precipitación reducida es evidente desde aproximadamente 30,000 a 14,000 BP. El registro de polen muestra, sin embargo, que quedó suficiente precipitación para sostener un bosque húmedo. El incremento de la representación durante el último máximo glacial (LGM) de polen de elementos de bosques de montaña, como *Weinmannia*, *Podocarpus*, *Hedyosmum* e *Ilex* puede indicar que las temperaturas habían bajado. No obstante, aparte del primer género es bueno recordar que especies de los otros géneros se encuentran actualmente en la Amazonia. Estos resultados están en muchos aspectos de acuerdo con otra información. El Lago Pata está ubicado en un refugio forestal 'pronosticado' y el registro de polen apoya el concepto publicado por Van der Hammen y Absy (1994). Además el papel de dominante de *Ilex* en los bosques amazónicos del último glacial está de acuerdo con los registros de Araracuara (Van der Hammen, en prensa, a; Behling *et al.*, en prensa). El período seco de aproximadamente 30,000 a 14,000 AP corresponde al período de condiciones secas registrado en Carajas, e igualmente en los Andes Colombianos (Laguna Fúquene; Van Geel y Van der Hammen, 1973) y muy posiblemente está relacionado con el ciclo de precesión.

El último glacial máximo (LGM) en el Amazonas

Las primeras estimaciones de CLIMAP para las temperaturas de la superficie marina durante el valor máximo de la última glaciación (LGM) indicaron solo una pequeña disminución de cerca. 1-2°C (Miembros del Proyecto CLIMAP, 1976, 1981). Sin embargo, los datos palinológicos de altitudes entre 2,500 y 4,000 m en los Andes Colombianos y Venezolanos mostraron durante el LGM una disminución de temperatura de 7-9°C comparada con las condiciones actuales. La tasa de lapso glacial pudo haber sido ligeramente mayor que la de hoy porque el aire era más seco: 0.7 en vez de 0.6°C por 100 m (Bakker, 1990). Colinvaux (1989c) y Bush *et al.* (1990) de registros de polen amazónico dedujeron una disminución mínima de temperatura durante el máximo del último glacial (LGM) de 6°C. La cifra estimada se basó en porcentajes aumentados de granos de polen de taxones de la montaña, principalmente *Alnus*, *Podocarpus* y *Hedyosmum*. El asunto de cuanto bajó la temperatura a nivel del mar durante el LGM sigue en debate. Las observaciones de Gentry (1986a, b) de que los árboles de la montaña se presentan a baja elevación bajo regímenes de precipitación muy altos como en el Chocó, parecen de importancia crucial. Pero en este momento no tenemos una herramienta calibradora para usar esta información para estimaciones de temperatura. La disminución de temperatura en

las zonas bajas tropicales durante el tiempo glacial sigue en debate. Podría haber una incertidumbre de $\pm 2^\circ\text{C}$, pero por el momento un valor de $4^\circ \pm 2^\circ\text{C}$ para la depresión de temperatura LGM en la cuenca Amazónica parece ser una figura segura e intermedia (Miembros del Proyecto CLIMAP, 1976, 1981; Rind y Peteet, 1985; Colinvaux, 1989c, 1996; Bush *et al.*, 1990; Anderson y Webb, 1994; Guilderson *et al.*, 1994; Van der Hammen y Absy, 1994; Broecker, 1995; Stute *et al.*, 1995; Colinvaux *et al.*, 1996 a,b; De Oliveira y Colinvaux, 1996; Van der Hammen, en prensa a).

Precipitación LGM reducida y localización geográfica de refugios boscosos. En vista de que el clima fue mucho más seco al norte (Lago Valencia, Venezuela), oeste (Andes Colombianos) y al Sur (Brasil) de la Amazonia y en partes interiores de la Amazonia (Rondonia, Carajas, Lago Pata) durante el LGM, podemos como primera aproximación, y sobre la base de datos disponibles, estimar el efecto de la reducción de precipitación en toda el área de la Amazonia. Para este objetivo podemos usar el mapa de precipitación moderna de la Amazonia y los sitios de Katira (Van der Hammen y Absy, 1994), Georgetown (Wijmstra y Van der Hammen, 1966; Van der Hammen, 1974) y Carajas (Absy *et al.*, 1991) donde el bosque desapareció, y Araracuara (Van der Hammen *et al.*, 1992a) y Lago Pata (Colinvaux *et al.*, 1996b), donde los bosques no desaparecieron. Además, hoy en día encontramos sabanas y bosques secos o cerrado, donde la precipitación anual es menor de 1,500 mm. Si la precipitación se redujera en 500 mm, Carajas estaría en la zona de sabana, y si se redujera en 1,000 mm, Georgetown y Katira podrían también estar bajo la condición sabana, mientras Araracuara y Lago Pata seguirían siendo bosques. Es notoria la existencia permanente de bosque húmedo en una gran área al oeste y noroeste de la Amazonia, además de otras áreas relativamente grandes en el centro y noroeste de la Amazonia. Es claro que esta reconstrucción solo es una primera aproximación que debe corregirse sobre la base de nuevos y más detallados mapas de precipitación y nuevos datos palinológicos.

Esta "hipótesis de un patrón de precipitación moderna reducida" para explicar la posición geográfica de los refugios forestales durante LGM, solo hace uso de un nivel de precipitación globalmente menor durante el LGM y la geografía. Los aspectos anteriormente mencionados del factor climático relacionado con la precesión y las oscilaciones de temperatura glacial/interglacial harán esta presunción más compleja. Asumimos que, dependiendo del área geográfica, la vegetación en la cuenca Amazónica durante el cuaternario tardío pudo ser bosque húmedo permanente, posiblemente en parte con una composición boscosa diferente si se compara con la situación actual o experimentar períodos con bosque tropical semi-decíduo, o aunque el bosque fuese sustituido por diferentes tipos de vegetación de sabana. Todas estas probabilidades dependían de cambios de la precipitación anual, de la estacionalidad de la precipitación, de los cambios de temperatura y de la situación geográfica. Pero de hecho la hipótesis de un patrón de precipitación moderna reducido, es elegante en el sentido de que brinda buenas posibilidades para ser probado cuando se disponga de evidencias de otros sitios. A este respecto, los resultados del registro de polen de los últimos 42,000 años recientemente publicados del Lago Pata (Colinvaux, 1996) son interesantes; hay evidencia de un clima más seco, pero los bosques no se sustituyeron por vegetación de tipo sabana durante el LGM. Este sitio está localizado en el área indicada por Van der Hammen y Absy (1994) como un refugio forestal potencial. Por lo tanto, el registro de lago Pata no puede invalidar la hipótesis de refugio forestal, y está de acuerdo con el patrón supuesto.

Evidencia de precipitación alta en los Andes y en la Amazonia colombiana. Durante el período frío y húmedo del Pleniglacial medio, en los valles de los Andes se depositaron cantidades considerables de gravas y arenas, parcialmente de origen fluvio-glacial (Van der Hammen *et al.*, 1980/81). En el mismo período gravas, arenas

y limo de terraza se depositaron en el área de Caquetá medio, y probablemente además en otros valles de ríos amazónicos occidentales (Van der Hammen *et al.*, 1992 b). Después de cerca de 30,000 AP durante el Pleistoceno tardío frío y seco, los ríos cortaron estos sedimentos y la sedimentación empezó nuevamente durante el tardiglacial y holoceno, aproximadamente después de 12,500 AP (Van der Hammen *et al.*, 1992 b). En la baja Amazonia, los ríos cortaron también en los sedimentos jóvenes de las terrazas, en este caso debido al bajo nivel del mar durante el último glacial. Durante el siguiente tardiglacial y holoceno el nivel del mar subió, el valle bajo del Amazonas se volvió un gran estuario hasta que se llenó de sedimentos, y se formó la amplia zona actual con vegetación de varzea, caracterizada por inundación estacional. Es claro, por lo tanto, que no solo la vegetación sufrió el efecto de cambio de clima glacial, sino también lo experimentó el sistema fluvial.

La Amazonia del último glacial reflejada en sedimentos marinos

Los análisis de polen de sedimentos marinos de mar adentro en diversas ubicaciones prueban ser una fuente valiosa de información en relación con los cambios climáticos y ambientales sobre el continente adyacente. Por lo tanto, un estudio palinológico de un corazón del abanico amazónico se esperaba que fuera una fuente de información de las condiciones ambientales de la Amazonia de la época glacial. Sin embargo, hay varias razones para dudar del valor de la señal de polen de los sedimentos del abanico amazónico.

Primero, muchos ambientes diferentes brindan polen al sistema de drenaje amazónico, por lo cual la interpretación puede no ser clara: granos de polen de gramíneas pueden reflejar vegetación de sabana abierta, pero también praderas ricas en pasto flotante sobre los ríos amazónicos y en las varzeas (e.g. Hoorn, 1994c), lo cual hace insegura la interpretación de tales registros.

Segundo, los períodos glaciales con un nivel del mar unos 120 m por debajo del nivel actual, causaron erosión masiva de las partes bajas del sistema de drenaje amazónico. Estos sedimentos se transportaron al abanico amazónico mar adentro y han sido redepositados allí de nuevo. Este proceso debe haber causado una mezcla de granos de polen de diferentes áreas de origen y de diferentes edades, incluyendo especialmente depósitos de intervalos de sedimentación correspondientes a interglaciales e interestadiales como los del pleniglacial medio. Ambos aspectos se deben tener en cuenta cuando la señal de polen de sedimentos del abanico amazónico se usan para inferir las condiciones ambientales glaciales del interior de la cuenca amazónica.

Un tercer aspecto se refiere a los bosques de galería e inundables que a menudo acompañan los valles de los ríos en áreas de sabana. Tales bosques previenen que los granos de polen de la vegetación sabanera lleguen al sistema fluvial y se debe esperar que la vegetación de sabana esté pobremente representada en el espectro de polen transportado por el río.

El registro de polen del corazón Leg 155 muestra una representación muy monótona de taxones de polen de todas las posibles áreas de origen: bosque montano, bosque lluvioso de tierra baja, bosque de galería a lo largo de los ríos, pantanos, vegetación de sabana abierta, vegetación acuática y esporas de helecho (Haberle, 1997; Hoorn, 1997). Además, la interpretación del registro de polen de Gramineae es ambigua, y los pastos pueden representar vegetación como de sabana abierta, además de praderas flotantes ricas en pastos, que ocurre frecuentemente en los ríos amazónicos (ver también la discusión en Hoorn, 1994c y Hoorn *et al.*, 1995). Haberle (1997) y Colinvaux (1996, 1997) interpretan los registros monótonos y baja representación en los sedimentos del abanico amazónico de granos de polen de tipos de vegetación abierta como evidencia de baja representación de vegetación sabanera y de una cobertura de bosque húmedo estable desde el último interglacial. Por las tres razones ya mencionadas, creemos que tales conclusiones no se justifican y los registros del polen del abanico amazónico

son difíciles de usar como documento para inferir el cambio ambiental en la gran cuenca fluvial.

Conclusiones

1. El levantamiento de los Andes del Norte desde el mioceno medio llevó a la separación entre el bosque húmedo de Amazonia y aquellos del Chocó y del Valle del Magdalena.

2. En la cuenca intracontinental entre los viejos escudos y los Andes de formación más reciente, se presentaron fases estuarinas-lacustrinas cuando el nivel del mar estaba bajo, y ambientes costeros con vegetación del manglar en situaciones de nivel alto del mar. Estas alteraciones temporales y espaciales entre agua salada y dulce causaron una historia dinámica y diversa para diferentes áreas geográficas, posiblemente estimulando la evolución vegetal y la biodiversidad en algunas áreas así como la extinción en otras.

3. Aunque los datos son escasos, puede ser posible que la extinción de especies vegetales fue un fenómeno más común en el cuaternario de lo que previamente se pensó. La diversidad de plantas del mioceno/plioceno puede haber sido mayor que en la actualidad. La enorme biodiversidad actual puede considerarse mejor como un legado del terciario, que como un producto del cuaternario.

4. Los cambios referentes a la precesión en cuanto a la posición del ecuador calórico (cinturón de lluvia ecuatorial), y las dinámicas fluviales como un resultado de los movimientos tectónicos menores, pueden haber sido factores constantes de tensión en los ecosistemas del bosque húmedo amazónico. En el cuaternario los cambios significativos de temperatura, relacionados con la secuencia de glaciales-interglaciales, aumentaron la tensión ambiental.

5. La hipótesis de "refugio forestal" y la opinión de que el bosque lluvioso no fue sustituido por vegetación sabanera durante el último glacial bajo condiciones secas, no se contradicen necesariamente. De acuerdo con nuestra visión, ambos escenarios se presentaron y representan los extremos bajo condiciones climáticas secas y húmedas.

6. Cuatro aspectos son importantes al considerar la historia de los bosques de la cuenca amazónica: a) la migración anual del ecuador calórico (ZCIT) entre cerca de 8°N y 3°S, produce un cambio latitudinal anual del cinturón de lluvia ecuatorial, llevando a variaciones estacionales en la precipitación; b) el ciclo de precesión orbital, causa una oscilación del cinturón de lluvia ecuatorial con un período de cerca de 20.000 años; c) Las oscilaciones de temperatura a nivel del mar de unos 5°C (4± 1°C) durante los ciclos glaciales cuaternarios, hizo que la composición del bosque de tierra baja amazónica cambiara durante todo el cuaternario; d) la forma cóncava de las pendientes de los Andes entre 5°N y 15°S actúa como una trampa para las masas de aire Atlántico húmedo, ocasionando continuas lluvias convectivas en el Amazonas noroccidental, independiente del efecto de la precesión. Esto explica la continua cobertura forestal ("refugio forestal" en el Amazonas noroccidental).

7. La composición florística actual de los bosques húmedos amazónicos debe verse como la situación del presente, más que una característica constante del cuaternario.

8. Usando un simple patrón moderno de precipitación reducida para la cuenca del Amazonas, se puede estimar la posición geográfica de posibles refugios boscosos durante el LGM. Una reducción de la precipitación entre 25 y 40% con base en la evidencia disponible de polen, incluye sitios con cobertura forestal no interrumpida (Mera, Araracuara, Patá) y sitios donde el bosque húmedo fue sustituido por sabana (Katira, Carajas, Georgetown).

9. Los registros monótonos de polen para todos los grupos ecológicos de núcleos de sedimentos del abanico amazónico evidencian una asociación de polen mezclado, proveniente de numerosos tipos de vegetación y sedimentos en la cuenca de drenaje amazónico mayor. El registro monótono de polen de gramíneas (pastos) no puede

utilizarse como evidencia para suponer la ausencia o presencia de periodos con mucha sabana en la cuenca amazónica. Postulamos que la sabana está pobremente representada en señal de polen ribereño por los bosques de galería a lo largo de los ríos. Los registros de polen de los sedimentos del abanico amazónico son inapropiados para inferir cambios vegetales y ambientales en el interior de la gran cuenca.

Referencias

- Andrade-Lima, D. de.** 1982. Present-day forest refuges in northeastern Brazil, pp. 245-251 in: Prance, G. (ed.), *Biological diversification in the tropics*, Columbia University Press, New York.
- Bakker, J.** 1990. Tectonic and climatic controls on Late Quaternary sedimentary processes in a neotectonic intramontane basin (The Pitalito basin, South Colombia). PhD thesis, Wageningen Agricultural University.
- Berger, A.** 1989. Pleistocene climatic variability at astronomical frequencies. *Quat. Int.*, 2: 1-14.
- Beven, S., E. F. Connor y K. Beven.** 1984. Avian biogeography in the Amazon basin and the biological model of diversification. *J. Biogeogr.*, 11: 383-399.
- Bigarella, J. y A. Ferreira.** 1985. Amazonian geology and the Pleistocene and the Cenozoic environments and paleoclimates, pp. 49-71 in: Prance, G. y T. Lovejoy (eds.), *Amazonia: Key environments*, Pergamon, Oxford.
- Broecker, W. S.** 1995. Cooling the tropics. *Nature*, 376: 212-213.
- Brown, Jr., K. S.** 1982. Paleoecology and regional patterns of evolution in neotropical forest butterflies, pp. 255-308 in: Prance, G. (Ed.), *Biological diversification in the tropics*, Columbia University Press, New York.
- Brown, Jr., K. S. y A. N. Ab'Sáber.** 1979. Ice age forest refuges and evolution in the neotropics: Correlation of paleoclimatological, geomorphological and pedological data with modern biological endemism. University of Sao Paulo, Geographical Institute. *Paleoclimas*, 5: 1-30.
- Brown, Jr., K. S., P. M. Sheppard y J. R. G. Turner.** 1974. Quaternary refugia in tropical America: evidence from race formation in *Heliconius* butterflies. *Proc. R. Soc. London B*, 187: 369-378.
- Bush, M. B. y P. A. Colinvaux.** 1990. A pollen record of a complete glacial cycle from lowland Panama. *J. Veg. Sci.*, 1: 105-118.
- Bush, M. B., P. A. Colinvaux, M. C. Wiemann, D. R. Piperno y K. -B. Liu.** 1990. Late Pleistocene temperature depression and vegetation change in Ecuadorian Amazonia. *Quat. Res.*, 34: 330-345.
- Case, J. E., L. G. Durán, A. López y R. Moore.** 1971. Tectonic investigations in western Colombia and Eastern Panama. *Bull. Geol. Soc. Am.*, 82: 2685-2711.
- Cleef, A. M.** 1979. The phytogeographical position of the neotropical vascular paramo flora with special reference to the Colombian Cordillera Oriental, pp. 175-184 in: Larsen, K. y L. B. Holm-Nielsen (eds.), *Tropical botany*, Academic Press, Londres.
- CLIMAP Project Members.** 1976. The surface of the ice age earth. *Science*, 191: 1131-1137.
- CLIMAP Project Members.** 1981. Seasonal reconstructions of the earth's surface at the Last Glacial Maximum. *Geol. Soc. Am., Map and Chart Series*, MC 36.
- Colinvaux, P. A.** 1979. The ice-age Amazon. *Nature*, 278: 399-400.
- Colinvaux, P. A.** 1987a. The changing forests: ephemeral communities, climate and refugia. *Quat. Rev. Archaeol.*, 8: 1-7.
- Colinvaux, P. A.** 1987b. Environmental history of the Amazon basin. *Quat. South Am. Antarctic Peninsula*, 5: 223-237.
- Colinvaux, P. A.** 1987c. Amazon diversity in light of the paleoecological record. *Quat. Sci. Rev.*, 6: 93-114.
- Colinvaux, P. A.** 1989c. Ice-age Amazon revisited. *Nature*, 340: 188-189.
- Colinvaux, P. A.** 1996. Quaternary environmental history and forest diversity in the Neotropics, pp. 359-405 in: Jackson, J. B. C., A. F. Budd y A. G. Coates (eds.), *Evolution and environment in tropical America*, The University of Chicago Press, Chicago.
- Colinvaux, P. A.** 1997. The ice-age Amazon and the problem of diversity, pp. 7-30 in: NWO Huygens Lecture 1997, The Netherlands Organization for Scientific Research (NWO), La Haya.
- Colinvaux, P. A. K. -B. Liu, P. de Oliveira, M. B. Bush, M. C., Miller y M. Steinitz Kannan.** 1996a. Temperature depression in the lowland tropics in glacial times. *Climatic Change*, 32: 19-33.
- Colinvaux, P. A., P. E. De Oliveira, J. E. Moreno, M. C. Miller y M. B. Bush.** 1996b. A long pollen record from lowland Amazonia: forest and cooling in glacial times. *Science*, 274: 85-88.
- Colinvaux, P. A., M. B. Bush, M. Steinitz-Kannan y M. C. Miller.** 1997. Glacial and postglacial pollen records from the Ecuadorian Andes and Amazon. *Quat. Res.*, 48: 69-78.
- Cooper, M., F. T. Addison, R. Álvarez, M. Coral, R. H. Graham, A. B. Hayward, S. Howe, J. Martínez, J. Naar, R. Peñas, A. J. Pulham y A. Taborda.** 1995. Basin development and tectonic history of the Llanos basin, Eastern Cordillera, and middle Magdalena valley, Colombia. *Am. Assoc. Pet. Geol. Bull.*, 79: 1421-1443.
- Davis, S. D., V. H. Heywood, O. Herrera-MacBryde, J. Villa-Lobos y A. C. Hamilton (eds.).** 1997. *Centres of plant diversity: A guide and strategy for their conservation. Vol. 3, The Americas*. The World Wild Fund for Nature (WWF) and The World Conservation Union (IUCN).
- De Oliveira, P. E. y P. Colinvaux.** 1996. Temperature depression and coniferous forest expansions during the last glacial cycle of south-eastern Brazil. En prensa.
- Duque-Caro, H.** 1990b. Neogene stratigraphy, paleoceanography and paleobiogeography in northwest South America and the evolution of the Panama seaway. *Palaeogeogr. Palaeoclimatol. Palaeoecol.*, 77: 203-234.
- Ender, J. A.** 1982. Pleistocene forest refuges: Fact or fancy?, pp. 641-657 in: Prance, G. (ed.), *Biological diversification in the tropics*, Columbia University Press, New York.
- Gates, W. L.** 1976. Modeling the ice age climate. *Science*, 191: 1138-1144.
- Gentry, A. H.** 1982a. Neotropical floristic diversity: phytogeographical connections between Central and South America, Pleistocene climatic fluctuations, or an accident of the Andean orogeny? *Ann. Missouri Bot. Gard.*, 68: 557-593.
- Gentry, A. H.** 1982b. Phytogeographic patterns as evidence for a Chocó refuge, pp. 112-136 in: Prance, G. (ed.), *Biological diversification in the tropics*, Columbia University Press, New York.
- Gentry, A. H.** 1986a. Endemism in tropical vs. temperate plant communities, pp. 153-181 in: Soulé, M. E. (ed.), *Conservation biology: The science of scarcity and diversity*, Sinauer Associates, Sunderland, MA.
- Gentry, A. H.** 1986b. Species richness and floristic composition of Chocó region plant communities. *Caldasia*, 15: 71-91.
- Gentry, A. H.** 1992. Tropical forest biodiversity: distributional patterns and their conservational significance. *Oikos*, 63: 19-28.
- Groombridge, B. (ed.).** 1992. *Global biodiversity: Status of the Earth's living resources*. World Conservation Monitoring Centre and The Natural History Museum, London. Chapman & Hall, Londres.
- Guilderson, T. P., R. G. Fairbanks y J. L. Rubenston.** 1994. Tropical temperature variations since 22,000 years ago: Modulating interhemispheric climatic change. *Science*, 263: 663-665.
- Haberle, S.** 1997. Late Quaternary vegetation and climate history of the Amazon basin: Correlating marine and terrestrial pollen records. *Proc. ODP, Sci. Results*, 155: 381-396.
- Haffer, J.** 1969. Speciation in Amazonian forest birds. *Science*, 165: 131-137.
- Haffer, J.** 1982. General aspects of the refuge theory, pp. 6-24 in: Prance, G. (ed.), *Biological diversification in the tropics*, Columbia University Press, New York.
- Haffer, J.** 1987a. Biogeography of neotropical birds, pp. 105-150 in: Whitmore, T. C. y G. T. Prance (eds.), *Biogeography and Quaternary history in tropical America*, Oxford Monographs on Biogeography, Clarendon Press, Oxford.

- Haffer, J.** 1987b. Quaternary history of tropical America, pp. 1-19 in: Whitmore, T.C. y G. T. Prance (eds.), *Biogeography and Quaternary history in tropical America*, Clarendon Press, Oxford.
- Hays, J. D., J. Imbrie y N. J. Shackleton.** 1976. Variations in the Earth's orbital: Pacemaker of the ice ages. *Science*, 194: 1121-1132
- Helmens, K. F. y T. Van der Hammen.** 1994. The Pleiocene and Quaternary of the (Colombia): A history of tectonic uplift, basin development, and climatic change. *Quat. Int.*, 21: 41-61.
- Hooghiemstra, H.** 1984. *Vegetational and climatic history of the high plain of Bogotá, Colombia: a continuous record of the last 3.5 million years*. *Dissertationes Botanicae*, 79, J. Cramer Verlag, Vaduz.
- Hooghiemstra, H.** 1989. Quaternary and Upper Pliocene glaciations and forest development in the tropical Andes: Evidence from a long high-resolution pollen record from the sedimentary basin of Bogotá, Colombia. *Palaeogeogr. Palaeoclimatol. Palaeoecol.*, 72: 11-26.
- Hooghiemstra, H.** 1995. Environmental and paleoclimatic evolution in Late Pliocene-Quaternary Colombia, pp. 249-261 in: Vrba, E. S., G. Denton, L. H. Burckle y T. C. Partridge (eds.), *Paleoclimate and evolution, with emphasis on human origins*, Yale University Press, Yale.
- Hooghiemstra, H.** 1997. Tropical rain forest versus savanna: Two sides of a precious medal? A comment, pp. 31-43 in: NWO Huygens Lecture 1997, The Netherlands Organization for Scientific Research (NWO), La Haya.
- Hooghiemstra, H. y A. M. Cleef.** 1995. Pleistocene climatic change and environmental and generic dynamics in the north Andean montane forest and paramo, pp. 35-49 in: Churchill, S. P., H. Balslev, E. Forero y J. L. Luteyn (eds.), *Biodiversity and conservation of Neotropical montane forests*, The New York Botanical Garden, New York.
- Hooghiemstra, H., J. L. Melice, A. Berger y N. J. Shackleton.** 1993. Frequency spectra and paleoclimatic variability of the high resolution 30-1450 kyr Funza 1 pollen record (Eastern Cordillera, Colombia). *Quat. Sci. Rev.*, 12: 141-156.
- Hooghiemstra, H. y E. T. H. Ran.** 1994. Late Pliocene-Pleistocene high resolution pollen sequence of Colombia: An overview of climatic change. *Quat. Int.*, 21: 63-80.
- Hoorn, C.** 1993a. Marine incursions and the influence of Andean tectonics on the Miocene depositional history of northwestern Amazonia: results of a palynostratigraphic study. *Palaeogeogr. Palaeoclimatol. Palaeoecol.*, 105: 267-309.
- Hoorn, C.** 1994a. Fluvial palaeoenvironments in the intracratonic Amazonas Basin (Early Miocene-early Middle Miocene, Colombia). *Palaeogeogr. Palaeoclimatol. Palaeoecol.*, 109: 1-54.
- Hoorn, C.** 1994b. An environmental reconstruction of the paleo-Amazon river system (Middle-Late Miocene, NW Amazonia). *Palaeogeogr. Palaeoclimatol. Palaeoecol.*, 112: 187-238.
- Hoorn, C.** 1994c. Miocene palynostratigraphy and palaeoenvironments of northwestern Amazonia. Evidence for marine incursions and the influence of Andean tectonics. PhD thesis, Universidad de Amsterdam.
- Hoorn, C.** 1997. Palynology of the Pleistocene glacial/interglacial cycles of the Amazon Fan (Holes 940A, 944A, and 946A). *Proc. ODP, Sci. Results*, 155: 397-409.
- Hoorn, C., J. Guerrero, G. A. Sarmiento y M. A. Lorente.** 1995. Andean tectonics as a cause for changing drainage patterns in Miocene northern South America. *Geology*, 23: 237-240.
- Irion, G.** 1976a. Quaternary sediments of the upper Amazon lowlands of Brazil. *Biogeographica*, 7: 163-167.
- Irion, G.** 1976b. Die Entwicklung des zentral-und oberamazonischen Tieflands im Spät-Pleistozän und im Holozän. *Amazoniana*, 6: 67-79.
- Irion, G.** 1984. Sedimentation and sediments of Amazonian rivers and evolution of the Amazonian landscape since Pliocene times, pp. 201-204 in: Sioli, J. (ed.), *Tile Amazon: Limnology and landscape of a mighty tropical river and its basin*, Junk, Dordrecht.
- Irion, G.** 1989. Quaternary geological history of the Amazon lowlands, pp. 23-34 in: Holm-Nielsen, L., L. Nielsen y H. Balslev, H. (eds.), *Tropical forests*, Academic Press, Londres.
- Kroonenberg, S. B., J. G. M. Bakker y A. Van der Wiel.** 1990. Late Cenozoic uplift and paleogeography of the Colombian Andes. Constraints on the development of the Colombian high-Andean biota. *Geologie en Mijnbouw*, 69: 279-290.
- Kuhry, P.** 1991. Palaeobotanical-palaeoecological studies of tropical high Andean peatbog sections (Cordillera Oriental, Colombia). *Dissert. Bot.*, 116: 1-241.
- Kutzbach, J. E., P. J. Guetter, P. J. Behling y R. Selin.** 1993. Simulated climatic changes: results of the COHMAP climate-model experiments, pp. 24-93 in: Wright, H. E., J. E. Kutzbach, T. Webb III, W. F. Ruddiman, F. A. Street-Perrott y P. J. Bartlein (eds.), *Global climates since the last glacial maximum*, University of Minnesota Press, Minneapolis.
- Kutzbach, J. E., R. Gallimore, S. P. Harrison, P. Behling, R. Selin y F. Laarif.** 1998. Climate and biome simulation for the past 21,000 years. *Quart. Sci. Rev.* En prensa.
- Ledru, M. -P.** 1993. Late Quaternary environmental and climatic changes in Central Brazil. *Quat. Res.*, 39: 90-98.
- Ledru, M. P., J. Bertaux, A. Sifeddine y K. Suguio.** 1998a. Absence of last glacial maximum records in lowland tropical forest. *Quat. Res.*, 49: 233-237.
- Ledru, M. -P., M. L. Salgado-Labouñau y M. L. Lorscheitter.** 1998b. Vegetation dynamics in southern and central Brazil during the last 10,000 yr BP. *Rev. Palaeobot. Palynol.*, 99: 131-142.
- Leyden, B.** 1985. Late Quaternary aridity and Holocene moisture fluctuations in the Late Valencia basin, Venezuela. *Ecology*, 66: 1279-1295.
- Leyden, B. W., M. Brenner, D. A. Hodell y J. H. Curtis.** 1994. Orbital and internal forcing of climate on the Yucatan peninsula for the past ca. 36 ka. *Palaeogeogr. Palaeoclimatol. Palaeoecol.*, 109: 193-210.
- Liu, K. -B. y P. A. Colinvaux.** 1988. A 5200-year history of Amazonian forest. *J. Biogeogr.*, 15: 231-248.
- Livingstone, D. A.** 1982. Quaternary geography of Africa and the refuge theory, pp. 523-536 in: Prance, G. (ed.), *Biological diversification in the tropics*, Columbia University Press, New York.
- Mayr, E. y R. J. O'Hara.** 1986. The biogeographic evidence supporting the Pleistocene forest refuge hypothesis. *Evolution*, 40: 55-67.
- Melief, A. B. M.** 1985. Late Quaternary paleoecology of the Parque Nacional Natural Los Nevados (Cordillera Central), and Sumapaz (Cordillera Oriental) areas, Colombia. Ph.D. thesis, Univ. Amsterdam.
- Mommersteeg, H. J. P. M.** 1998. Vegetation development and cyclic and abrupt climatic change during the Late Quaternary. PhD thesis, Universidad de Amsterdam.
- Nelson, B. W., C. A. C. Pereira, M. F. da Silva y M. L. Kawasaki.** 1990. Endemism centres, refugia and botanical collection density in Brazilian Amazonia. *Nature*, 345: 714-716.
- Paxton, C. G. M. y W. G. R. Crampton.** 1996. Miocene deposits in the Amazonian foreland basin. *Science*, 273: 123.
- Prance, G. T.** 1978. The origin and evolution of the Amazon flora. *Interciencia*, 3: 207-222.
- Prance, G. T.** 1982b. Forest refuges: Evidence from woody angiosperms, pp. 137-158 in: Prance, G. (ed.), *Biological diversification in the tropics*, Columbia University Press, New York.
- Puhakka, M., R. Kalliola, M. Rajasilta y J. Salo.** 1992. River types, site evolution and successional vegetation patterns in Peruvian Amazon. *J. Biogeogr.*, 19: 651-665.
- Räsänen, M. E., J. S. Salo y R. J. Kalliola.** 1987. Fluvial perturbation in the western Amazon basin: regulation by long-term sub-Andean tectonics. *Science*, 238: 1398-1401.
- Räsänen, M., R. Neller, J. Salo y H. Junger.** 1992. Recent and ancient fluvial deposition systems in the Amazonian foreland basin, Peru. *Geol. Mag.*, 129: 293-306.
- Räsänen, M., A. Linna, J. Santos y F. Negri.** 1995. Late Miocene tidal deposits in the Amazonian foreland basin. *Science*, 269: 386-390.
- Rind, D. y D. Peteet.** 1985. Terrestrial conditions at the Last Glacial Maximum and CLIMAP Sea-Surface temperature estimates: Are they consistent? *Quat. Res.*, 24: 1-22.

- Salo, J.** 1987. Pleistocene forest refuges in the Amazon: Evaluation of the biostratigraphical, lithostratigraphical and geomorphological data. *Ann. Zool. Fennici*, 24: 203-211.
- Salo, J., R. Kalliola, L. Hakkinen, Y. Käkinen, P. Niemelä, M. Puhakka y P. D. Coley.** 1986. River dynamics and the diversity of Amazon lowland rain forest. *Nature*, 322: 254-258.
- Salomons, J. B.** 1986. Paleoecology of volcanic soils in the Colombian Central Cordillera (Parque Nacional Natural Los Nevados). *Dissert. Bot.*, 95: 1-212.
- Simpson, B. B.** 1982. The refuge theory: A review. *Science*, 217: 526-527.
- Simpson-Vuilleumier, B.** 1971. Pleistocene changes in the fauna and flora of South America. *Science*, 173: 771-780.
- Steyermark, J. A.** 1979. Plant refuge and dispersal centers in Venezuela: Their relict and endemic elements, pp. 185-221 in: Larsen, K. y L. B. Holm-Nielsen (eds.), *Tropical botany*, Academic Press, New York.
- Steyermark, J. A.** 1982. Relationships of some Venezuelan forest refuges with lowland tropical floras, pp. 182-220 in: Prance, G. (ed.), *Biological diversification in the tropics*, Columbia University Press, New York.
- Stute, M., M. Forster, H. Frischkorn, A. Serejo, J. F. Clark, P. Schlosser, W. S. Broecker y G. Bonani.** 1995. Cooling of tropical Brazil (5°C) during the Last Glacial Maximum. *Science*, 269: 379-383.
- Van der Hammen, T.** 1961. Late Cretaceous and Tertiary stratigraphy and tectogenesis of the Colombian Andes. *Geol. Mijnbouw*, 40: 181-188.
- Van der Hammen, T.** 1972. Changes in vegetation and climate in the Amazon Basin and surrounding areas during the Pleistocene. *Geol. Mijnbouw*, 51: 641-643.
- Van der Hammen, T.** 1974. The Pleistocene changes of vegetation and climate in tropical South America. *J. Biogeogr.*, 1: 3-26.
- Van der Hammen, T.** 1992. Cambios de la vegetación y el clima en la Amazonia, pp. 105-124 in: Van der Hammen, T. (de.), *Historia, ecología y vegetación*, Corporación Colombiana para la Amazonia, Araracuara, Bogotá.
- Van der Hammen, T.** En prensa a. Paleoecology of Amazonia. *Rev. Museu Paraense Emilio Goeldi, Belem*.
- Van der Hammen, T.** En prensa b. Aspectos de historia y ecología de la biodiversidad Norandina y Amazónica, en: Halffter, G. (ed.), *Memorias Taller Iberoamericano Sobre Diversidad Biológica*, Viña del Mar, Rev. Acad. Col. Ciencias, junio del 2001.
- Van der Hammen, T. y M. L. Absy.** 1994. Amazonia during the last glacial. *Palaeogeogr. Palaeoclimatol. Palaeoecol.*, 109: 247-261.
- Van der Hammen, T., J. Barelds, H. de Jong y A. A. de Veer.** 1980-1981. Glacial sequence and environmental history in the Sierra Nevada del Cocuy (Colombia). *Palaeogeogr. Palaeoclimatol. Palaeoecol.*, 32: 247-340.
- Van der Hammen, T. y A. M. Cleef.** 1983. *Trigobalanus* and the tropical amphipacific element in north Andean forest. *J. Biogeogr.*, 10: 437-440.
- Van der Hammen, T. y A. M. Cleef.** 1983-1984. Datos para la historia de la flora Andina. *Rev. Chil. Hist. Nat.*, 56: 97-107.
- Van der Hammen, T. y A. M. Cleef.** 1986. Development of the high Andean paramo flora and vegetation, pp. 153-201 in: Vuilleumier, F. y M. Monasterio (eds.), *High altitude tropical biogeography*, Oxford University Press, Oxford.
- Van der Hammen, T. y A. M. Cleef.** 1992. Holocene changes of rainfall and correlation of the Pliocene and Quaternary of Colombia. *Quat. Int.*, 40: 81-91.
- Van der Hammen, T., J. F. Duivenvoorden, J. M. Lips, L. E. Urrego y N. Espejo.** 1992a. Late Quaternary of the middle Caquetá River area (Colombian Amazonia) *J. Quat. Sci.*, 7: 45-55.
- Van der Hammen, T. y E. González.** 1960. Upper Pleistocene and Holocene climate and vegetation of the 'Sabana de Bogotá' (Colombia South America). *Leidse Geol. Meded.*, 25: 261-315.
- Van der Hammen, T. y E. González.** 1964. A pollen diagram from the Quaternary of the Sabana de Bogotá (Colombia) and its significance for the geology of the northern Andes. *Geol. Mijnbouw*, 43: 113-117.
- Van der Hammen, T. y H. Hooghiemstra.** 1995. Cronoes-tratigrafía y correlación del Plioceno y Cuaternario de Colombia. *Anal. Geogr.*, 24: 51-67.
- Van der Hammen, T. y H. Hooghiemstra.** 1997. Chronostratigraphy and correlation of the Pliocene and Quaternary of Colombia. *Quat. Int.*, 40: 81-91.
- Van der Hammen, T., L. E. Urrego, N. Espejo, J. F. Duivenvoorden y J. M. Lips.** 1992b. Late-glacial and Holocene sedimentation and fluctuations of river water level in the Caquetá area (Colombian Amazonia). *J. Quat. Sci.*, 7: 57-67.
- Van der Hammen, T., J. H. Werner y H. Van Dommelen.** 1973. Palynological record of the upheaval of the northern Andes: A study of the Pliocene and Lower Quaternary of the Colombian Eastern Cordillera and the early evolution of its high Andean biota. *Rev. Palaeobot. Palynol.*, 16: 1-122.
- Van Geel, B. y T. Van der Hammen.** 1973. Upper Quaternary vegetational and climatic sequence of the Fuquene area (Eastern Cordillera, Colombia). *Palaeogeogr. Palaeoclimatol. Palaeoecol.*, 14: 9-92.
- Wijmtra, T. A. y T. Van der Hammen.** 1966. Palynological data on the history of tropical savannas in northern South America. *Leidse Geol. Meded.*, 38: 71-90.
- Wijninga, V. M.** 1996. Paleobotany and palynology of Neogene sediments from the high plain of Bogotá (Colombia). Evolution of the Andean flora from a paleoecological perspective. PhD thesis, Universidad de Amsterdam.

EL POTENCIAL DE BOSQUES RIBEREÑOS EN SABANAS TROPICALES COMO MICRORREFUGIOS ECOLÓGICOS PARA PLANTAS DE SELVAS HÚMEDAS DURANTE PERIODOS ÁRIDOS DEL PLEISTOCENO

Jorge Meave

En la actualidad existe acuerdo general en el sentido que la vegetación tropical se vio afectada por la inestabilidad climática de la Tierra en el terciario tardío y el cuaternario. Durante las fases de glaciación de estos periodos, los bosques tropicales húmedos de muchas regiones fueron reemplazados periódicamente por tipos de vegetación más o menos xéricos tales como las sabanas o las sabanas arboladas (Flenley, 1979). Este aspecto en la historia de los bosques húmedos nos confronta con la siguiente pregunta: ¿dónde y cómo persistieron las especies que actualmente conforman las biotas de los bosques tropicales húmedos modernos durante los periodos secos del pleistoceno? Esto, que podemos considerar como uno de los más grandes enigmas de la biogeografía tropical, está en espera de una solución satisfactoria.

Durante algún tiempo, la hipótesis de los refugios pleistocénicos propuesta por Haffer (1969, 1982) recibió gran aceptación como una explicación a este problema. Según ella, áreas grandes de bosque permanecieron más o menos constantes a través de los periodos en los que el clima se había modificado. Las áreas de refugio posibles fueron identificadas en las regiones tropicales por medio de la determinación de regiones con niveles altos de diversidad y endemismo. A pesar de ser tan atractiva, la hipótesis de los refugios no ha resistido el embate de exámenes más rigurosos (Ender, 1982), y tampoco ha proporcionado una respuesta satisfactoria a las preguntas sobre el mantenimiento a largo plazo de biotas tropicales. Por ejemplo, la rápida expansión de las formaciones boscosas que ocurrió a principios del holoceno, tal y como lo sugiere la palinología, puede ser difícil de entender solamente con la base en la existencia de refugios muy grandes pero muy aislados, ya que esto requeriría de tasas de expansión extremadamente altas, lo cual es poco realista. La evidencia más fuerte en contra de la hipótesis de los refugios deriva precisamente del registro polínico, ya que éste muestra que en algunas regiones de las que originalmente se pensaba que habían funcionado como refugios pleistocénicos, los bosques que supuestamente permanecieron en ellas, en realidad fueron reemplazados por otras formaciones, al menos durante la última glaciación (e. g. Platt-Bradbury *et al.*, 1981; Leyden, 1984-85; Liu y Colinvaux, 1985).

En este trabajo se investigó una explicación alternativa para el mantenimiento de floras tropicales regionales durante las épocas del pleistoceno. De acuerdo con este punto de vista, muchos taxones de bosque pudieron haber sobrevivido en refugios de un tipo que difiere sustancialmente de los sugeridos por Haffer, ya que debieron ser mucho más pequeños y numerosos; los sistemas de fragmentos de bosque ribereño que actualmente existen en regiones de sabana ejemplifican este tipo de refugios alternativos. En esta investigación se usó un sistema moderno de fragmentos de bosque ribereño como objeto de estudio, suponiendo que estos fragmentos son equivalentes a los que pudieron haber existido durante las glaciaciones pleistocénicas. De esta manera se esperaba poder hacer algunas inferencias sobre una situación que ocurrió en el pasado.

El estudio se llevó a cabo en dos fases: primero se determinó el grado de similitud estructural y florística entre los fragmentos de bosques ribereños y los bosques tropicales continuos (es decir, no ribereños);

en segundo lugar, se investigaron algunos mecanismos de coexistencia de especies de plantas en estos bosques. Al combinar los resultados de estas dos fases, mi intención es mostrar que fragmentos pequeños de bosque ribereño pueden haber jugado un papel importante, aunque con algunas limitaciones, en el mantenimiento de floras tropicales durante la sequía del pleistoceno.

Sitio de estudio y métodos

El estudio se realizó en una sabana ubicada en la región conocida como Mountain Pine Ridge (MPR), en la porción occidental de Belice, América Central. Se piensa que esta sabana es un relicto de las extensas sabanas que existieron durante el Último Máximo Glacial (Kellman, 1975). Su persistencia probablemente se debe a una acción combinada de fuegos recurrentes con el estatus nutricional muy bajo de los suelos (Kellman, 1984).

A lo largo de los arroyos que cruzan la sabana se encuentran fragmentos naturales de bosque, con tamaños que fluctúan entre menos de una y más de 100 ha; éstos son claramente distinguibles por su fisonomía de la vegetación de sabana que los circunda. Conforman áreas elongadas, cuya anchura máxima varía entre 100 y 200 m. Los árboles más altos miden alrededor de 25 m y forman un dosel cerrado y estratificado. En estos bosques están presentes plantas con formas de vida típicas de bosques húmedos tropicales, como epífitas, lianas e higueros estranguladores.

La mayoría de los datos para este estudio fueron obtenidos en una muestra de 26 fragmentos de bosque ribereño. En cada uno de ellos se trazaron en forma paralela a la pendiente dos transectos de banda (cuatro en un fragmento muy grande) de 5 m de ancho y de longitud variable, determinada por la distancia existente entre la orilla del arroyo y el límite del bosque con la sabana. En estos transectos se registraron todos los árboles, arbustos, lianas y palmas que tuvieran al menos 0.5 m de altura. A estas plantas se les midió el diámetro a la altura del pecho, se determinó su identidad taxonómica y se anotó cuidadosamente en qué parte del transecto se localizaban, usando como referencia cuadrados de 5 x 5 m (25 m²).

Patrones florísticos y estructurales

Los bosque riparios de MPR tienen un área basal menor, pero una densidad de tallos mayor, que otros bosques continuos ubicados en otras regiones. A pesar de estas diferencias, su composición florística es notablemente similar a la de los bosques tropicales húmedos de la región. Por ejemplo, las familias más importantes por número de especies en la flora ribereña son Leguminosae, Melastomataceae, Rubiaceae, Compositae, Palmae y Moraceae (Cuadro I). Con excepción de Melastomataceae, todas ellas son familias dominantes en las floras de bosques húmedos continuos de tierras bajas. Se encontró el mismo patrón para los niveles de género

y especie. Por ejemplo, 78% de las 187 especies que se encontraron en el estudio cuya identidad específica pudo conocerse se distribuyen de manera preferente, y en algunos casos exclusiva, en los bosques húmedos. Esto implica que no se trata de una flora especializada al ambiente de ribera de río (Cuadro II; Meave y Kellman, 1994).

Cuadro I. Riqueza de especies en las familias más grandes de la flora presente en los bosque ribereños de Belice.

| Familia | Número de especies |
|-----------------|--------------------|
| Leguminosae | 26 |
| Melastomataceae | 26 |
| Rubiaceae | 23 |
| Asteraceae | 14 |
| Arecaceae | 12 |
| Moraceae | 10 |
| Myrtaceae | 9 |
| Malpighiaceae | 9 |
| Bignoniaceae | 7 |
| Flacourtiaceae | 7 |
| Piperaceae | 7 |
| Euphorbiaceae | 6 |
| Lauraceae | 6 |
| Guttiferae | 5 |
| Sapotaceae | 5 |

Cuadro II. Números de especies en grupos con diferentes afinidades de hábitat en la flora de los bosque ribereños de Mountain Pine Ridge, Belice. Solamente se incluye información para los 187 taxones que pudieron ser determinados hasta el nivel de especie.

| Grupo de afinidad de hábitat | Número de especies (porcentaje) |
|---|---------------------------------|
| Especies exclusivas de bosques húmedos | 94 (50.3) |
| Especies preferentemente de bosques húmedos | 52 (27.8) |
| Especies usualmente ausentes en bosques húmedos | 26 (13.9) |
| Especies sin claras afinidades de hábitat | 18 (9.6) |

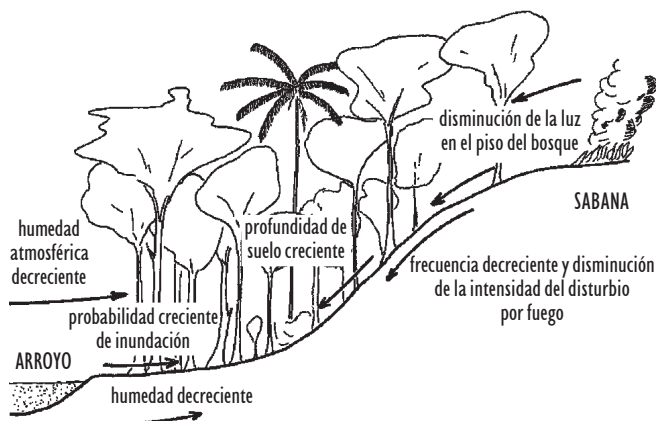


Fig. 1. Gradientes ambientales hipotéticos en los bosques ribereños.

Sin embargo, la condición fragmentada de estos bosques sí parece tener algunos efectos negativos en el mantenimiento de ciertas especies. Esto lo sugiere el hecho que las proporciones de dos grupos ecológicos (las especies dispersadas por mamíferos y las especies dioicas) fueron menores que las registradas para bosques tropicales continuos (Meave y Kellman, 1994).

Segregación espacial de las especies a lo largo del gradiente topográfico

Debido a la topografía particular, es razonable esperar que en estos hábitats ribereños exista alto grado de heterogeneidad microambiental entre el cauce del arroyo y el límite con la sabana. Este gradiente puede ser una combinación de los cambios en las propiedades del suelo (incluyendo el presupuesto nutricional y las condiciones de drenaje), con factores asociados con los bordes de bosque tales como la calidad y cantidad de luz, la temperatura del aire, o con eventos de disturbio tales como la intrusión de fuegos procedentes de las sabanas, o las inundaciones en la zona cercana a los cauces de agua (Fig 1).

Este estudio se enfoca a las condiciones del suelo y en un gradiente de disturbio por el fuego. Los análisis de suelo incluyeron la determinación de textura, pH, carbono orgánico, fósforo disponible, cationes intercambiables, capacidad de intercambio catiónico, capacidad de retención de agua y humedad gravimétrica del suelo. De todos estos factores, solo la concentración de fósforo mostró una clara tendencia de aumento hacia la cercanía de los arroyos. En contraste, se observó un gradiente claro de disturbio por fuego, el cual consiste en que la probabilidad de que haya un fuego en el interior del bosque decrece rápidamente conforme uno se aleja del límite del bosque con la sabana (Cuadro III; Kellman y Meave, 1997).

Para investigar las respuestas individuales de las especies a este gradiente se analizaron los cambios en sus densidades a lo largo de los transectos paralelos al gradiente topográfico. Solamente 20% de las 51 especies analizadas mostró independencia total respecto a la topografía, mientras que el 80% restante mostró preferencias topográficas claras (Cuadro IV; Meave 1991). Esta proporción tan inesperadamente alta de especies especialistas sugiere que la heterogeneidad microambiental asociada al gradiente topográfico entre el arroyo y el borde del bosque con la sabana es un mecanismo importante para el mantenimiento de la diversidad. Sin embargo, en este estudio también se encontró evidencia de que éste no es el mecanismo local de mantenimiento más importante, ya que al comparar tasas de acumulación de especies a lo largo de los transectos paralelos y perpendiculares al gradiente, éstas no siempre fueron diferentes. Por lo tanto, se puede pensar en la existencia de otros mecanismos que operan longitudinalmente a lo largo de los fragmentos de bosque (es decir, perpendiculares al eje topográfico principal), los cuales deberán investigarse en el futuro.

Efecto de la fragmentación del hábitat en la riqueza florística

Otra pregunta abordada en el estudio tiene que ver con la situación fragmentada del bosque ribereño en esta sabana: ¿Sería la misma riqueza de especies total del sistema si el área total de bosque ribereño estuviera adyacente, conformando un gran parche único de bosque? En otras palabras, ¿cuál es el efecto de la subdivisión del hábitat en la diversidad total de un sistema como éste?

Estudios previos sobre la diversidad de especies en archipiélagos de paisaje (es decir, no en archipiélagos oceánicos sino en grupos de islas intracontinentales) han sugerido que existe relación directa entre la riqueza total y el grado de fragmentación. Entre otras explicaciones, la fragmentación del hábitat aumenta la posibilidad de tener mayor diversidad de hábitats o evita el desplazamiento competitivo entre especies que de otra manera no podrían vivir jun-

tas (Simberloff y Abele, 1976; Quinn y Robinson, 1987; Quinn y Harrison, 1988).

Existen varios factores que pueden generar heterogeneidad florística a nivel regional en MPR (Meave, 1991): (1) Geología: hay dos grupos principales de material parental, granito y no granito, y éste último comprende principalmente rocas metasedimentarias; (2) Elevación: varía entre 300 hasta cerca de 700 m; (3) Ubicación en una cuenca precisa: algunos fragmentos de bosque están ubicados sobre el curso del mismo arroyo, y es probable que la dispersión de semillas sea más frecuente entre fragmentos ubicados sobre un mismo arroyo que entre fragmentos ubicados en diferentes arroyos; y (4) Distancia entre fragmentos: se esperaría que los fragmentos cercanos sean más parecidos que los que están muy distantes entre sí, simplemente como resultado de las capacidades diferenciales de dispersión de las diferentes especies. De estos cuatro factores, solo la geología estuvo relacionada, aunque débilmente, con la similitud florística entre los fragmentos, y una proporción importante de variabilidad florística a nivel regional no pudo explicarse por este factor. Entonces, es posible que las diferencias en historia de disturbio que existan entre los fragmentos, o inclusive algunos efectos aleatorios, estén involucrados en este patrón.

Comentarios finales

La riqueza florística del bosque ribereño en las sabanas beliceñas de MPR cae en la parte inferior del intervalo de valores para bosques tropicales húmedos del mundo en general, pero es comparable a la que se ha encontrado en manchones continuos de bosques centroamericanos con los que comparte un conjunto común de especies. Si este fenómeno también ocurriera en otros sistemas de bosques ribereños con características similares, entonces se podría afirmar que es probable que grandes números de especies podrían mantenerse en archipiélagos de pequeños fragmentos de bosque. Estos resultados coinciden con otros estudios realizados sobre el mantenimiento de especies en fragmentos de hábitat en otras regiones, inclusive a diferentes latitudes (Simberloff y Gotelli, 1984). Desde la perspectiva paleoecológica, estos hallazgos apoyan la hipótesis que conjuntos equivalentes de sistemas de fragmentos de bosque funcionaron como microrrefugios pleistocénicos, y que éstos pudieron haber estado localizados justo en el interior de las regiones que fueron afectadas por el cambio climático. Esto, a su vez, nos ofrece una explicación adecuada para la rápida re-expansión de la cubierta boscosa en el Holoceno temprano.

Estas conclusiones, sin embargo, no son suficientes para poder desecharse por completo la hipótesis de la existencia de grandes refugios. Como se mencionó antes, el mantenimiento de algunos grupos de especies pudo haber sido muy problemático en fragmentos de bosque pequeños, como lo sugiere este estudio, tanto para las especies dispersadas por animales como para las que tienen sistemas reproductivos dioicos. Es probable que estas especies solamente puedan sobrevivir en áreas de gran tamaño, cuyas características y localización aún están por determinarse.

Un resultado particularmente interesante de este estudio fue el hecho que la composición de especies de estos bosques no constituye una flora típica de un bosque tropical prístino, ya que incluye elementos florísticos típicamente presentes en sabanas. Mezclas de este tipo entre especies de bosque tropical y especies propias de otros tipos de vegetación se asemeja a algunas asociaciones de plantas que existieron en diferentes momentos del pleistoceno y del holoceno, tanto en regiones tropicales (Davis, 1981; Colinvaux, 1987) como en regiones templadas (Bush y Colinvaux, 1990; Bush *et al.*, 1990) del continente americano.

No se puede ignorar la posibilidad que algunos patrones regionales de la diversidad de los bosques tropicales húmedos, por ejemplo la baja riqueza de especies en América Central en comparación con la que se ha encontrado en bosques periecuatoriales (Gentry, 1988), refleje parcialmente la pérdida de algunas especies durante los cambios climáticos

del pleistoceno. América Central es una de las regiones de bosques tropicales húmedos que fueron más afectadas por los cambios climáticos del pleistoceno. Por lo tanto, no es improbable que la misma razón de que la riqueza de especies en los bosques ribereños de Belice sea equivalente a la de los bosques continuos en la región es precisamente el hecho que las floras de los bosques continuos modernos están conformados en gran medida por el conjunto de especies que tuvieron la posibilidad de sobrevivir en fragmentos pequeños. En otras palabras, la riqueza de estos bosques, si bien es relativamente grande, puede ser menor a la que había en estos bosques en periodos que antecedieron al pleistoceno. Para poder concluir de manera más definitiva sobre este asunto, sería necesario demostrar que los bosques húmedos centroamericanos eran más ricos en especies antes de que ocurrieran los cambios climáticos del pleistoceno.

Finalmente, cabe preguntarse si los resultados de este estudio pueden ayudar a predecir el futuro de las floras de los bosques tropicales húmedos a la luz del proceso actual de su fragmentación debido a las actividades humanas. En tiempos de glaciación, las sabanas pueden ha-

Cuadro III. Frecuencia acumulada de la proporción de los transectos afectados por el fuego, de acuerdo a la ubicación de signos de fuegos pasados (troncos quemados, cicatrices causadas por fuego, trozos de carbón vegetal en el suelo) en 35 transectos orientados entre el borde y el arroyo. En todos los casos los signos de fuego están en el extremo de los transectos que da hacia el borde del bosque con la sabana.

| Longitud del transecto (%) | Frecuencia acumulada |
|----------------------------|----------------------|
| 0 – 10 | 100.9 |
| 11 – 20 | 91.4 |
| 21 – 30 | 88.6 |
| 31 – 40 | 68.6 |
| 41 – 50 | 54.3 |
| 51 – 60 | 31.4 |
| 61 – 70 | 22.8 |
| 71 – 80 | 14.3 |
| 81 – 90 | 5.7 |
| 91 – 100 | 0.0 |

Cuadro IV. Distribución de 51 especies de los bosque ribereños de Mountain Pine Ridge, Belice, en grupos ecológicos definidos por su distribución en el gradiente topográfico entre el arroyo y la sabana.

| Grupo | Definición | Número de especies |
|-------|--|--------------------|
| I | Especies sin preferencia clara por ninguna sección del gradiente topográfico (generalistas) | 10 |
| II | Especies que prefieren la vecindad de la sabana y que evitan áreas en la cercanía de arroyo | 11 |
| III | Especies que prefieren la vecindad del arroyo y que evitan áreas en la cercanía de la sabana | 8 |
| IV | Especies que prefieren la vecindad de la sabana y que son indiferentes a la distancia desde el arroyo | 11 |
| V | Especies que prefieren la vecindad del arroyo y que son indiferentes a la distancia desde la sabana | 10 |
| VI | Especies que evitan las áreas en la cercanía del arroyo pero que son indiferentes a la cercanía de la sabana | 1 |

ber representado ambientes poco hostiles para muchos animales que sirven como vectores de dispersión de propágulos entre distintos fragmentos de bosque. En la actualidad, los bosques ribereños se encuentran inmersos en situaciones menos favorables. Por lo tanto, el entendimiento de los patrones y mecanismos del mantenimiento de especies en fragmentos de bosque puede ser insuficiente, ya que habría que considerar los atributos del paisaje no forestal que separan estos fragmentos.

Agradecimientos

Estoy agradecido con Martin Kellman por proporcionarme guía teórica así como por financiar este proyecto a través de donativos de la National Geographic Society (Estados Unidos) y el National Sciences and Engineering Research Council (Canadá). Agustín Howe colaboró de manera entusiasta en el trabajo de campo. Este trabajo está basado en la tesis doctoral del autor, realizada en el Departamento de Geografía de la Universidad York, Toronto, Canadá, con apoyo de una beca doctoral de la Dirección General de Asuntos de Personal Académico.

Referencias

- Bush, M. y P. Colinvaux.** 1990. A pollen record of a complete glacial cycle from lowland Panama. *J. Veg. Sci.*, 1: 105-118.
- Bush, M., P. Colinvaux, M. C. Wiemann, D. R. Piperno y K. B. Liu.** 1990. Late Pleistocene temperature depression and vegetation change in Ecuadorian Amazonia. *Quat. Res.*, 34: 330-345.
- Colinvaux, P.** 1987. The changing forest: Ephemeral communities, climate and refugia. *Quat. Rev. Archaeol.*, 8: 1-7.
- Davis, M.** 1981. Quaternary history and stability of forest communities, pp. 132-153 en: West, D. C., H. H. Shugart y D. B. Botkin (eds.), *Forest succession: Concepts and application*, Springer Verlag, Nueva York.
- Endler, J. A.** 1982. Pleistocene forest refuges: Fact or fancy?, pp. 641-657 en: Prance, G. T. (ed.), *Biological diversification in the tropics*, Columbia University Press, Nueva York.
- Flenley, J.** 1979. *The equatorial rain forest: A geological history*. Butterworths, Londres.
- Haffer, J.** 1969. Speciation in Amazonian forest birds. *Science*, 165: 131-137.
- Haffer, J.** 1982. General aspects of the refuge theory. En: Prance, G. T. (ed.), *Biological diversification in the tropics*, Columbia University Press, Nueva York.
- Gentry, A.** 1988. Changes in plant community diversity and floristic composition on environmental and geographical gradients. *Ann. Missouri Bot. Gard.*, 75: 1-34.
- Kellman, M.** 1975. Evidence for Late Glacial Age fire in a tropical montane savanna. *J. Biogeogr.*, 2: 57-63.
- Kellman, M.** 1984. Synergistic relationships between fire and low soil fertility in Neotropical savannas: A hypothesis. *Biotropica*, 16: 158-160.
- Kellman, M. y J. Meave.** 1997. Fire in gallery forests. *J. Biogeogr.*, 24: 23-34.
- Leyden, B.** 1984. Guatemalan forest synthesis after Pleistocene aridity. *Proc. Natl. Acad. Sci., USA*, 81: 4856-4859.
- Leyden, B.** 1985. Late Quaternary aridity and Holocene moisture fluctuations in the Lake Valencia, Venezuela. *Ecology*, 66: 1279-1295.
- Liu, K. B. y P. Colinvaux.** 1985. Forest changes in the Amazon Basin during the last glacial maximum. *Nature*, 318: 505-516.
- Meave, J.** 1991. *Maintenance of tropical rain forest plant diversity in riparian forests of tropical savannas*. Tesis doctoral, York University, Toronto.
- Meave, J. y M. Kellman.** 1994. Maintenance of rain forest plant diversity in tropical riparian forest fragments: Implications for species conservation during Pleistocene drought. *J. Biogeogr.*, 21: 121-135.
- Platt-Bradbury, J., B. Leyden, M. Salgado-Laboriau, W. M. Lewis Jr., C. Schubert, M. W. Binford, D. G. Frey, D. R. Whitehead y F. H. Weibezahn.** 1981. Late Quaternary environmental history of Lake Valencia. *Science*, 214: 1299-1305.
- Quinn, J. F. y S. Harrison.** 1987. Effects of habitat fragmentation and isolation on species richness: Evidence of biogeographic patterns. *Oecologia (Berlin)*, 75: 132-140.
- Quinn, J. F. y G. R. Robinson.** 1988. The effects of experimental subdivision on flowering plant diversity in a California grassland. *J. Ecol.*, 75: 837-856.
- Simberloff, D. y L. G. Abele.** 1976. Island biogeography theory and conservation practice. *Science*, 199: 285-286.
- Simberloff, D. y N. Gotelli.** 1984. Effects of insularisation of plant species richness in the prairie-forest ecotone. *Biol. Conserv.*, 29: 27-46.

BIOGEOGRAFÍA DE LAS ISLAS GALÁPAGOS: PRINCIPALES APORTES DE LOS ESTUDIOS FILOGENÉTICOS

Analía A. Lanteri

Las islas oceánicas, aquellas que nunca han estado en contacto directo con el continente, constituyen sistemas inigualables para estudiar la dinámica de los fenómenos de dispersión y colonización de nuevos ambientes, y también distintos modelos de especiación (Darwin, 1845; Wallace, 1881; Carlquist, 1974; Grant, 1986). La gran variedad de ambientes ecológicos y condiciones de aislamiento que ofrecen a los organismos, ha favorecido procesos notables de radiación adaptativa y especiación rápida por deriva génica (Wilson, 1961; MacArthur y Wilson, 1967; Grant, 1981; Gillespie *et al.*, 1994; Shaw, 1996).

Los aspectos relativos a la capacidad de dispersión de los distintos grupos animales y vegetales, y los medios utilizados para atravesar barreras geográficas de gran escala, como son los océanos, pueden abordarse mediante estudios ecológicos, así como la secuencia de establecimiento de los organismos que constituyen las cadenas tróficas, los factores que influyen la especiación y algunos más (Peck y Kukalová-Peck, 1990; Harvey, 1994; Peck 1994a, b). Otros aspectos relativos a la biogeografía de las islas oceánicas, tales como el área de origen de las especies colonizadoras, el número y secuencia de colonizaciones exitosas que se han producido, los posibles fenómenos de vicarianza y/o dispersión entre islas, e incluso el tiempo geológico en que éstos habrían ocurrido, requieren para su interpretación correcta de un enfoque filogenético (Wagner y Funk, 1995; Roderick y Gillespie, 1998).

Si tierra y vida evolucionan juntas (Nelson y Platnick, 1981; Nelson, 1984), parte de la historia de los archipiélagos volcánicos estará reflejada en la evolución de los distintos grupos de organismos que en ellos habitan. Por ejemplo, especies basales de los cladogramas se distribuyen generalmente en las islas de mayor edad geológica (Cook *et al.*, 1995; Thorpe *et al.*, 1994; Juan *et al.*, 1996a, b; Sequeira *et al.*, 2000). Por consiguiente, resultará particularmente útil obtener cladogramas de taxones representados en las islas y en las áreas continentales más próximas, para interpretar la historia de colonización de los archipiélagos oceánicos (Peck, 1991a).

Estudios filogenéticos recientes sobre la fauna de los archipiélagos de Canarias, Hawaii y Galápagos, donde se aplican técnicas de análisis filogenético, empleando no solo datos morfológicos sino también moleculares, han demostrado su eficacia para elucidar secuencias particulares de colonizaciones de islas, para estimar su edad geológica con base en el cálculo de distancias genéticas (relojes moleculares) o para predecir el hallazgo de islas actualmente sumergidas, pero disponibles para la colonización en otros tiempos (Polands, 1983; Wright, 1983; Wyles y Sarich, 1983; DeSalle y Hunt, 1987; López *et al.*, 1992; Thorpe *et al.*, 1993, 1994; Grant, 1994; Juan *et al.*, 1996a, b, 1998; Rassmann, 1997).

En el archipiélago de Canarias, situado en el Océano Atlántico a unos 100 km de la costa continental más próxima, Thorpe *et al.* (1993, 1994) estudiaron la evolución y secuencia de colonización de las islas por parte del lagarto *Gallotia galloti*, mediante el análisis de secuencias de ARNr 12S, RAPDs de ADN nuclear, secuencias de COI y citocromo B y ADNm RFLP. Concluyeron que la dirección de colonización y el tiempo de divergencia de las poblaciones de *G. galloti* son compatibles con la edad geológica y secuencia de origen de las islas, de manera que se observa una suerte de 'regla de la progresión en el espacio' (Hennig, 1968). Resultados similares obtuvieron Juan *et al.* (1995, 1996a, b)

mediante el análisis filogenético de secuencias de ADNm COI y ARNr en los géneros *Pimelia* y *Hegeter* (Tenebrionidae).

En el archipiélago de las Hawaii, 4000 km distante de la costa oeste del Océano Pacífico, estudios filogenéticos sobre *Drosophila*, arañas, ortópteros y carábidos, han contribuido a identificar linajes de diferente antigüedad y a interpretar las relaciones entre especies endémicas de distintas islas, en un contexto complejo de patrones de dispersión recurrentes desde el continente e islas cercanas (DeSalle y Hunt, 1987; Otte, 1989; Gillespie *et al.*, 1994; DeSalle, 1995; Liebherr, 1997; Roderick y Gillespie, 1998). El linaje de *Drosophila* comedoras de hongos tiene una antigüedad de 10 millones de años, en tanto que otros linajes han evolucionado en islas de menos de 5 millones de años. Como lo demuestran estudios filogenéticos corroborados por datos geológicos, la evolución de *Drosophila* comenzó en islas y atolones de coral actualmente sumergidos, que posibilitaron la dispersión de distintas especies tanto desde la costa oeste del Pacífico como desde islas próximas más antiguas (Carson, 1992).

Los estudios filogenéticos y de biogeografía histórica sobre flora y fauna del archipiélago de Galápagos, situado en el océano Pacífico a 960 km de las costas de Ecuador, están menos desarrollados que en Canarias y Hawaii, pero en los últimos años se han realizado aportes interesantes para la comprensión de su evolución, resultado de esfuerzos conjuntos entre sistemáticos, biólogos moleculares, ecólogos y geólogos (Wright, 1983; Wyles y Sarich, 1983; Wendel y Percy, 1990; Christie *et al.*, 1992; Elisens, 1992; Lanteri, 1992; López *et al.*, 1992; Grant, 1994; Schilling *et al.*, 1994; Cook *et al.*, 1995; Finston y Peck, 1997; Rassmann, 1997; Rassmann *et al.*, 1997; Sequeira *et al.*, 2000).

En este capítulo me referiré a las características particulares de las islas oceánicas, haciendo hincapié en el archipiélago de Galápagos, y a cómo los estudios filogenéticos de distintos taxones, principalmente animales, pueden contribuir a la reconstrucción de su historia biogeográfica.

Características de las islas Galápagos

Geología y ambientes. El archipiélago de Galápagos, situado a casi 1000 km de la costa de Ecuador, comprende nueve islas principales, seis islas más pequeñas y más de 40 islotes (Fig. 1). Cada una de las islas principales posee un volcán que generalmente no supera los 800 metros de altitud. La isla de mayor superficie, Isabela, tiene seis volcanes, que se supone se originaron como islas separadas que coalescieron en el transcurso del tiempo geológico (Geist, 1996).

Debido a su origen y naturaleza, la historia geológica de este archipiélago volcánico es muy compleja y resulta difícil de reconstruir (Geist, 1996). Las islas se originaron y crecen a partir de un 'hot spot' ubicado en las profundidades del manto de la litosfera, por medio de sucesivas erupciones (White *et al.*, 1993), por lo que registran distintas edades geológicas. Las islas emergidas tienen una antigüedad de 0.3 a 6.3 millones de años (m.a.), pero hay islas sumergidas de 11 m.a. o más (Christie *et al.*, 1992) (Figs. 2, 3). Como consecuencia de las distintas edades de las islas Galápagos, al estudiar la dispersión de diferentes grupos de organismos, se debe tener en cuenta que las colonizaciones pueden

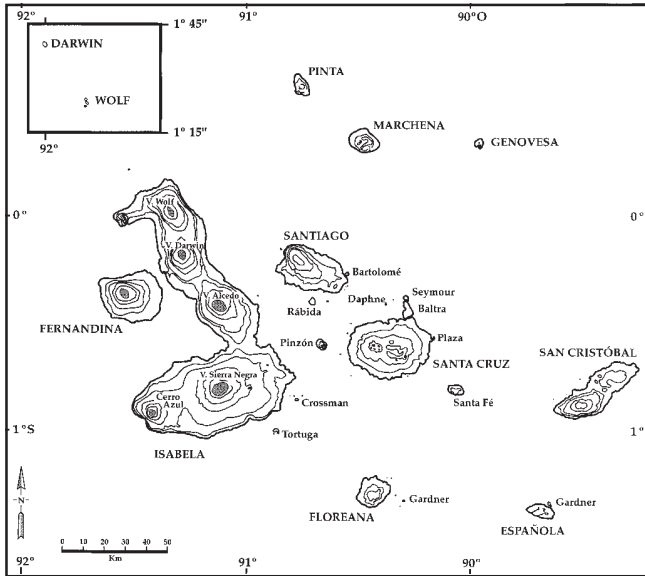


Fig. 1. Mapa del archipiélago de Galápagos, con curvas de altitud. En la isla Isabela se señalan los nombres de los volcanes. (Modificada de Peck y Kukulová-Peck, 1990).

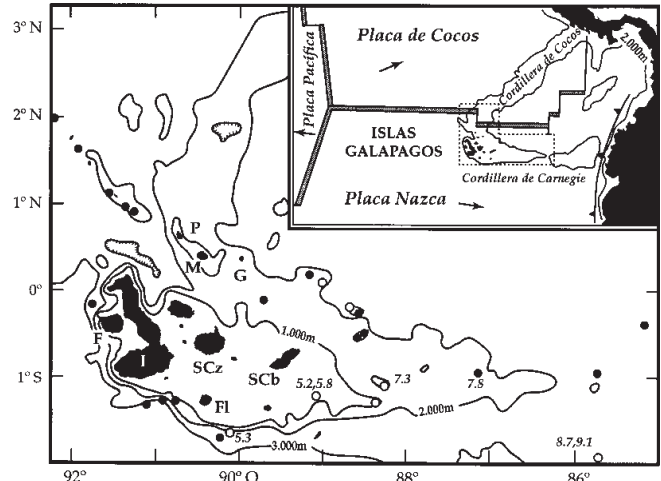


Fig. 2. Mapa batimétrico de las Galápagos. La isobata de 1000 m representa el contorno de la plataforma de Galápagos. Los círculos blancos indican la presencia de islas sumergidas, los círculos negros, sitios donde podría haber islas sumergidas. Las edades geológicas se expresan en millones de años, de acuerdo con dataciones radiométricas. En el ángulo superior derecho: posición del archipiélago de Galápagos con respecto a las placas de Nazca, Cocos y Pacífica, y las cordilleras oceánicas de Cocos y Carnegie. (Modificado de Christie et al., 1992).

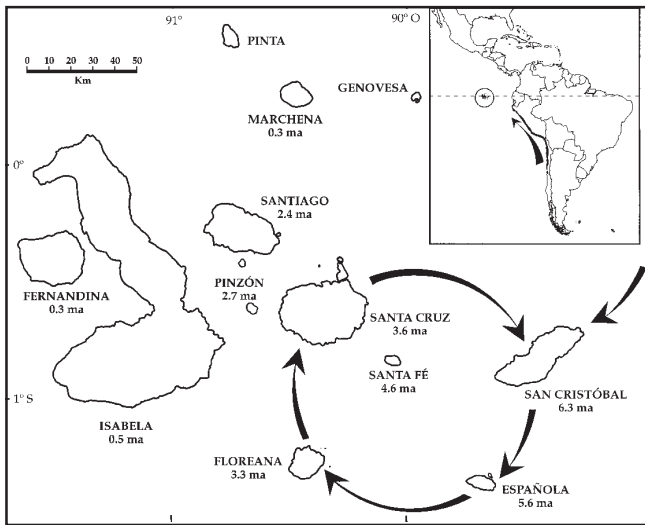


Fig. 3. Mapa del archipiélago de Galápagos, indicando la edad máxima estimada para las islas y un ciclo de colonización probable (según Grant, 1981). En el mapa de América del Sur se remarca el área de donde procede la mayoría de las especies colonizadoras y la dirección de la corriente de Humboldt (flechas).

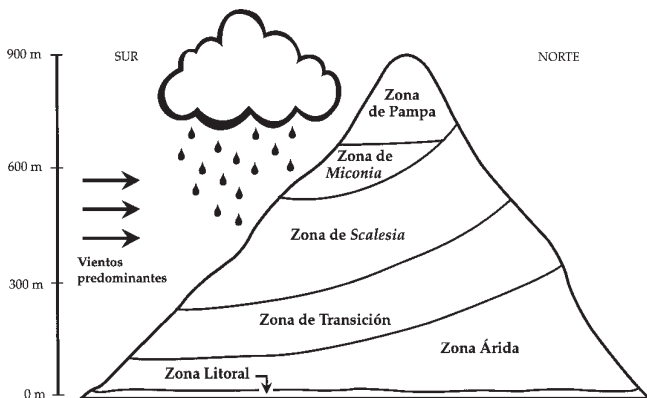


Fig. 4. Esquema de zonas ecológicas de la isla Santa Cruz. (Modificado de Peck y Kukulová-Peck, 1990).

haber ocurrido no solo desde el continente, sino también desde islas vecinas (Carson, 1992).

Por otra parte, las Galápagos no han estado ubicadas siempre en la misma posición con respecto a las masas continentales. Dado que se apoyan sobre la placa Nazca de la corteza terrestre del Océano Pacífico, se desplazan hacia el este a razón de 7 cm por año (70 km en 1 millón de años), de manera que el archipiélago ha migrado ya 200 km desde su posición original y continúa aproximándose a América del Sur (Hey et al., 1977) (Fig. 2).

Las islas de mayor superficie (Santa Cruz, San Cristóbal, Floreana, Santiago, Isabela y Fernandina) presentan una serie de zonas ecológicas cuya vegetación varía altitudinalmente de acuerdo con un marcado aumento de la humedad (Wiggins y Porter, 1971) (Fig. 4):

1. La zona litoral se extiende desde la línea de costa hasta los 10 m o más, y en ella predomina la vegetación tolerante a condiciones salinas (manglares y plantas suculentas).

2. La zona árida ocupa toda la superficie de las islas más pequeñas o bajas y las islas más grandes desde los 80 m hasta los 200-300 m. La vegetación es micrófila y xerófila, dominando la vegetación arborecente, los cactus *Jasminocereus* y *Opuntia*, y también especies de *Prosopis*, *Acacia* y *Bursera*.

3. La zona de transición es más húmeda que la anterior y, por lo tanto, comprende mayor diversidad de especies y árboles más altos, de los géneros *Pisonia*, *Psidium* y *Piscidia*.

4. La zona de *Scalesia*, en general se extiende entre los 180 y 550 m, y está representada por bosques verdes donde dominan los árboles del género aludido, principalmente *S. pedunculata*, y de *Zanthoxylum*.

5. En la zona de *Miconia* domina el arbusto *Miconia robinsoniana*, que forma bosques casi impenetrables en Santa Cruz y San Cristóbal, entre los 450 y 625 metros.

6. La zona de pampa de helechos se halla por encima de los 550-650 m, no presenta bosques y está casi permanentemente cubierta por nubes que forman un ambiente de niebla o bruma, 'la garúa'. La humedad aún es mayor durante la estación de lluvias (enero a mayo) y cuando se da el fenómeno de El Niño.

En el pleistoceno, la superficie de las Islas Galápagos probablemente era mayor que en el presente, debido al descenso del nivel de los océanos durante los ciclos glaciares (Fig. 5). Asimismo, evidencias palinológicas soportan la hipótesis de que las islas también eran más áridas y que

las zonas ecológicas húmedas ubicadas cerca de la cima de los volcanes son de formación reciente, por lo cual registran pocos endemismos (Johnson y Raven, 1973; Colinvaux y Schofield, 1976).

Desarmonía de flora y fauna. La flora y fauna de las islas Galápagos es básicamente desarmonica, ya que los distintos taxones se encuentran representados en proporciones marcadamente diferentes a aquéllas registradas en el continente. En lo esencial esto se debe a las capacidades de dispersión de cada grupo y a su tolerancia a las nuevas condiciones ambientales (Peck y Kukulová-Peck, 1990; Jackson, 1995). La desarmonía se acentúa en la medida que estos archipiélagos están más alejados de las masas continentales (MacArthur y Wilson, 1967).

Entre los vertebrados de las islas Galápagos hay un predominio de reptiles y aves en comparación con anfibios y mamíferos; tal desbalance sin duda se debe a la gran capacidad de dispersión de las aves, y la mayor tolerancia de los reptiles a las condiciones de salinidad y aridez imperantes en las islas. En el caso de las plantas superiores, las palmeras, orquídeas, bromeliáceas, coníferas y otros grupos taxonómicos muy diversos en los trópicos, no están representados o lo están en muy escasa proporción; en cambio, los helechos, hierbas (Poaceae) y compuestas son más abundantes (Jackson, 1995). La ausencia de muchas especies típicas de regiones tropicales húmedas se debe a que las Galápagos, pese a estar ubicadas en la franja de los trópicos, son marcadamente áridas, debido a la influencia de corrientes oceánicas como la de Humboldt, que también hace sentir su efecto de desertización sobre las costas de América del Sur, desde el sur de Ecuador hasta el norte de Chile (Kuschel, 1963) (Fig. 3).

La desarmonía también se ha remarcado para los ortopteroides (Peck, 1996) y distintas familias de coleópteros (Chrysomelidae, Carabidae y Curculionidae), con escaso número de especies en las islas (Peck y Kukulová-Peck, 1990; Peck, 1991b). Por ejemplo, Curculionidae, la familia más diversa de los seres vivos, solo representan un 8% de los coleópteros de Galápagos (Fig. 6), en tanto que en las islas de Juan Fernández constituyen el 54% (Kuschel, 1963).

Factores que influyen en la diversidad biológica. La diversidad biológica de las islas oceánicas está fuertemente influenciada por su distancia con respecto a las áreas continentales. Sin embargo, este factor no es determinante, ya que en el archipiélago de Hawaii, situado a 4000 km del continente más próximo, la diversidad específica es muy superior a la de Galápagos (Cuadro I). La diversidad de ambientes ecológicos, la estabilidad y persistencia de los hábitats y el balance entre extinción y especiación, son factores de gran influencia en la abundancia de especies (Hamilton *et al.*, 1963; Otte, 1989). En Hawaii la altitud de las islas y el número de ambientes ecológicos es mucho mayor que en Galápagos, lo que en parte explica los fenómenos sorprendentes de especiación que han ocurrido. Por ejemplo, en las seis islas mayores del archipiélago de las Hawaii, de menos de 5 millones de años, se han registrado 350 especies de *Drosophila*, un número no hallado en ningún lugar del mundo (Carson y Kaneshiro, 1976; Carson, 1992) y este mismo archipiélago aloja el doble de especies de ortópteros que en los EE.UU. continentales (Otte, 1989).

En comparación con otros archipiélagos oceánicos, la flora y fauna de Galápagos es pobre (Kuschel, 1963; Peck y Kukulová-Peck, 1990). Los

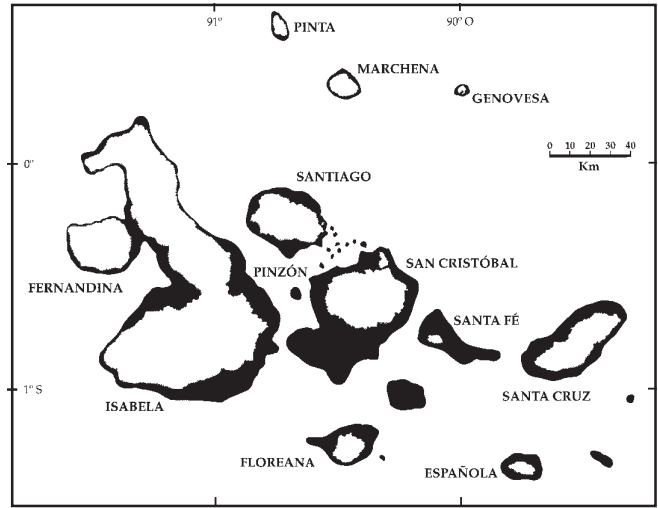


Fig. 5. Mapa del archipiélago de Galápagos correspondiente a un ciclo glacial del pleistoceno. (Modificado de Geist, 1996).

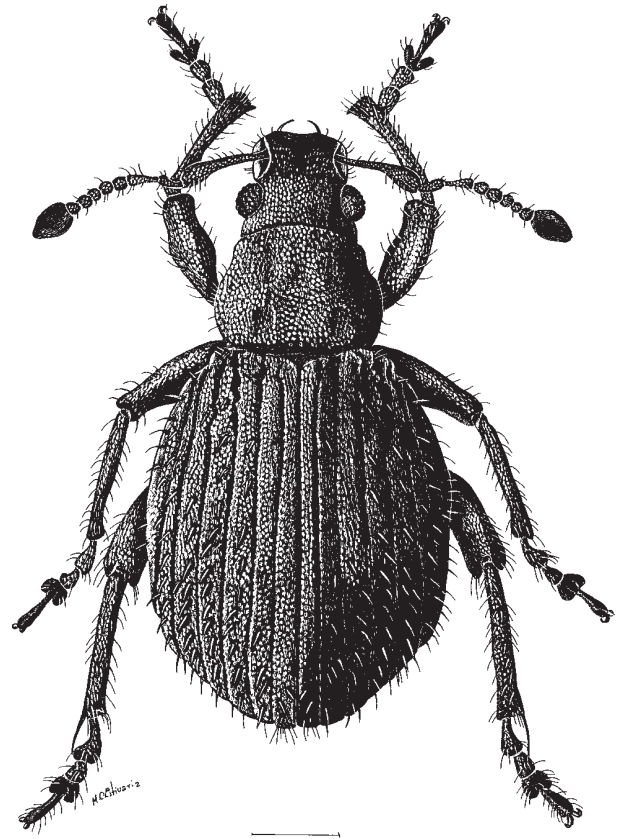


Fig. 6. *Galapagonotus*, nuevo género de Curculionidae endémico de las islas Galápagos (Anderson y Lanteri, 2000).

Cuadro I. Características de algunas islas volcánicas del Océano Pacífico y su fauna de insectos. (Datos tomados de Peck, 1991a, b).

| Islas | No. islas | Área total (km ²) | Menor distancia al continente (km) | No. spp. insectos | No. spp. coleópteros |
|----------------|-----------|-------------------------------|------------------------------------|-------------------|----------------------|
| Cocos | 1 | 27 | 500 | 333 | 63 |
| Galápagos | 9 | 7856 | 800 | 1339 | 366 |
| Hawaii | 8 | 16615 | 4000 | 6500 | 1600 |
| Juan Fernández | 3 | 85 | 650 | 687 | 1235 |

ciclos glaciares e interglaciares del pleistoceno sin duda han tenido gran influencia en la evolución de la biota de las Galápagos (Fig. 5), al provocar cambios en el ambiente, extinciones, y también favoreciendo la especiación de algunos taxones que han podido adaptarse a condiciones cambiantes y de extrema aridez, e.g. los pinzones de Darwin (Grant y Grant, 1989).

Los géneros que han tenido gran diversificación en las Galápagos (Cuadro II) son pocos. Entre los vertebrados se destacan los pinzones de Darwin (Geospizini), pertenecientes a distintos géneros; los lagartos de lava (*Tropidurus*) y geckos (*Phyllodactylus*) y la tortuga gigante *Geochelone nigra* (con varias subespecies). Entre las plantas vasculares, cabe mencionar los géneros *Scalesia* y *Opuntia*. Entre los invertebrados se destacan los caracoles terrestres del género *Bulimulus* y algunos géneros de Heteroptera (*Philotis*) y Coleoptera, Carabidae (*Pterotichus*), Tenebrionidae (*Paedocenes*, *Ammophorus* y *Stomion*) y Curculionidae (*Galapaganus*) (Froeschner, 1985; Desender *et al.*, 1992; Lanteri, 1992; Peck y Kukulová-Peck, 1990; Peck, 1996; Finston y Peck, 1997).

La diversidad específica de cada isla de un archipiélago oceánico aumenta correlativamente con su superficie, elevación, número de zonas ecológicas y edad geológica (Peck, 1991a) (Fig. 4). En Galápagos, las islas con mayor número de zonas ecológicas (Santa Cruz y San Cristóbal) registran el mayor número de especies (Reeder y Riechert, 1975). La zonación altitudinal además se ve reflejada en la distribución de varios grupos animales, por ejemplo los caracoles terrestres bulimúlidos (Coppo, 1984), algunas especies de *Galapaganus* (Curculionidae) (Lanteri, 1992) y de *Pterostichus* (Carabidae) (Desender *et al.*, 1992). La zona ecológica con mayor diversidad específica es la zona árida, pues las zonas más húmedas son de reciente formación (Johnson y Raven, 1973).

La influencia de la edad de las islas en la diversidad específica no está bien estudiada en las Galápagos, no obstante vale la pena comentar algunos ejemplos. Isabela es la isla más grande del archipiélago (4670 km²), pero su diversidad ecológica en general es igual o menor a la de las islas Santa Cruz y San Cristóbal (904 y 552 km², respectivamente), de mayor edad geológica (Fig. 4). Esta mayor diversidad se evidencia en especies vegetales de *Scalesia*, *Althemanthera* y *Mollugo*, en ortopteroides

(Peck, 1996), heterópteros (Froeschner, 1985) y *Galapaganus* (Lanteri, 1992) (Fig. 7). Asimismo, en el caso de los insectos citados, el número de especies endémicas presentes en San Cristóbal, la isla más antigua del archipiélago, es igual o mayor que en Santa Cruz, a pesar de que esta última es más grande. En los casos mencionados parecería haber una influencia importante de la edad sobre la diversidad, como ocurre con los coleópteros de las islas Azores (Borges, 1989). Sin embargo, el efecto de la edad geológica en la diversidad es difícil de separar de otros factores, ya que San Cristóbal no solo es la isla más antigua sino también la más próxima al continente y, por lo tanto, blanco accesible para nuevos colonizadores; Santa Cruz, sede de la Estación Científica Charles Darwin, es la isla donde más se ha recolectado material biológico.

Endemismos. El número de especies endémicas de un archipiélago oceánico está fuertemente influenciado por la distancia desde el continente, pues el aislamiento geográfico posibilita la interrupción del flujo génico entre poblaciones, siendo así el factor fundamental de la especiación alopátrida (Mayr, 1968). Sin embargo, al igual que en el caso de la diversidad específica, no es el único factor determinante; otro factor fundamental es la vagilidad de los distintos grupos de organismos (Harvey, 1994). Especies ápteras y/o con escasa capacidad de dispersión, con el tiempo tenderán a formar poblaciones diferenciadas, y si el flujo génico no se restablece por continuas corrientes inmigratorias, desde el continente o desde islas vecinas, estas poblaciones podrán transformarse en especies distintas.

Los vertebrados con mayor número de especies endémicas en Galápagos son los reptiles (22 especies). Las aves también registran varias especies endémicas. La mayoría son aves terrestres, como los pinzones de Darwin (Geospizini) y la paloma de Galápagos (*Zenaida galapagoensis*); o aves marinas que han perdido la capacidad de vuelo, como el pingüino de Galápagos (*Spheniscus mendiculus*) y el cormorán no volador (*Nannopterum harrisi*). Las plantas vasculares registran un 43% de endemismos (Porter, 1983, 1984), las arañas un 46% y los coleópteros un 67% (Maelfait y Baert, 1986; Peck y Kukulová-Peck, 1990; Peck, 1991a). Otros órdenes de insectos con porcentajes altos de endemismo

Cuadro II. Taxones con mayor diversidad específica en el archipiélago de Galápagos. (Datos modificados de Peck y Kukulová-Peck, 1990).

| Grupos taxonómicos | No. de especies |
|---|-----------------|
| Vertebrados | |
| Pinzones (tres géneros) | 13 |
| Plantas vasculares | |
| <i>Scalesia</i> (compuestas) | 20 |
| <i>Opuntia</i> (cactáceas) | 14 |
| Invertebrados no insectos | |
| <i>Bulimulus</i> (caracoles terrestres) | 65 |
| Insectos | |
| Heteroptera | |
| <i>Philotis</i> | 16 |
| Coleoptera: Carabidae | |
| <i>Pterostichus</i> | 11 |
| Coleoptera: Tenebrionidae | |
| <i>Stomion</i> | 13 |
| <i>Ammophorus</i> | 12 |
| <i>Pedoneces</i> | 16 |
| Coleoptera: Curculionidae | |
| <i>Galapaganus</i> | 10 |

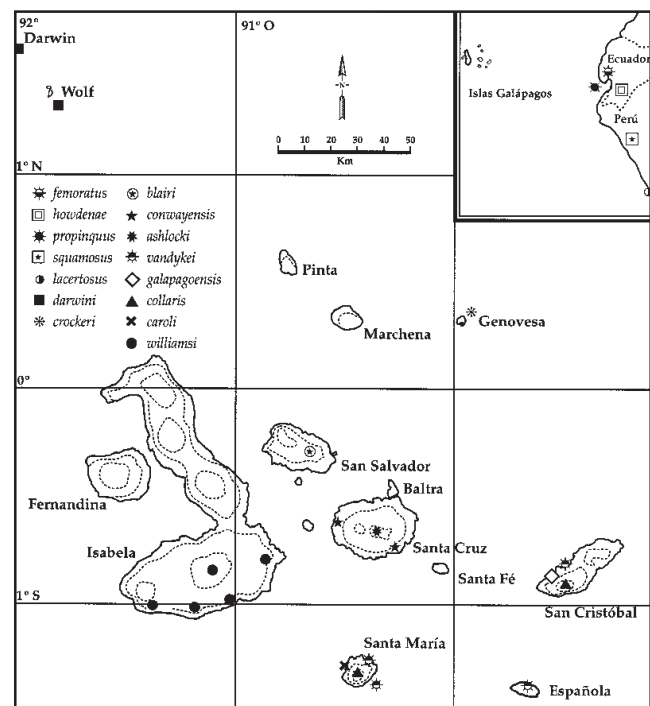


Fig. 7. Distribución de las 15 especies de *Galapaganus* (Curculionidae) en las islas Galápagos y costas de Ecuador y Perú. (Modificado de Lanteri, 1992).

son los Orthoptera, con la mayoría de las especies ápteras (Peck, 1996) y los Heteroptera (Froeschner, 1985). En órdenes que incluyen especies de mayor vagilidad, como los dípteros Ceratopogonidae, los porcentajes de endemismo son menores (Borhent, 1991).

El porcentaje de coleópteros endémicos de Galápagos es menor que en otras islas del Pacífico, por ejemplo Juan Fernández (a 650 km de la costa) registran un 75% (Kuschel, 1963) y las islas de Hawái (a 4000 km) un 85% (Zimmerman, 1970). Las familias de Coleoptera con mayor número de endemismos son Staphylinidae (44 especies), Tenebrionidae (43 especies), Carabidae (33 especies) y Curculionidae (24 especies). La mayoría de estos coleópteros han perdido el par de alas metatorácicas y tienen tegumentos muy esclerosados, generalmente pilosos, adaptados a condiciones de aridez (Lanteri, 1992). Las Staphylinidae incluyen especies paleoendémicas con adaptaciones a la vida en cuevas (Peck y Kukulová-Peck, 1990; Peck, 1991b).

Patrones de distribución. En el archipiélago de Galápagos los patrones de distribución de gran parte de los taxones que se han diferenciado *in situ* muestran los efectos del aislamiento geográfico representado por las distancias relativas entre las islas. Las pequeñas islas del noroeste, Darwin y Wolf (Fig. 1), se encuentran mucho más alejadas de las restantes y, en consecuencia, sus especies están más diferenciadas o hay ausencia de especies distribuidas en la mayor parte de las islas del centro y sur. En estas últimas también hay especies restringidas a una isla en particular, pero sus distancias genéticas y morfológicas son menores.

Por ejemplo, los géneros de plantas *Scalesia*, *Althemanthera* y *Mollugo* tienen especies endémicas de Darwin y Wolf (Thorton, 1971). Los ortópteros ápteros del género *Halmenus*, presentan una especie muy distinta en Wolf y las restantes más similares entre sí, habitando las islas centrales y del sur (Peck, 1996). Patrones similares se observan en los geckos de Galápagos, con la especie más diferenciada *Phyllodactylus gilberti* endémica de Wolf, y en *Galapaganus* (Curculionidae), con la especie más conspicua, *G. darwini*, endémica de Darwin y Wolf (Lanteri, 1992) (Fig. 7). Entre las especies presentes en la mayoría de las islas, excepto Darwin y Wolf, cabe citar el halcón *Buteo galapagoensis* y las culebras del género *Alsophis* (Jackson, 1995).

El segundo grupo de islas más aisladas, no solo geográficamente sino por un profundo canal submarino, está formado por Pinta, Marchena y Genovesa, en el noreste del archipiélago (Fig. 1). Al igual que en el caso de Darwin y Wolf, estas islas no han sido colonizadas por muchas especies que se distribuyen en el resto del archipiélago. Los geckos están ausentes en Pinta, Marchena, Genovesa y Darwin, y el lagarto de lava *Tropidurus albemarlensis* se distribuye ampliamente en las islas del centro y sur, pero está ausente en Darwin, Wolf y Genovesa. La especie de tortuga terrestre gigante *Geochelone nigra* no alcanza ninguna de las islas del norte. *Galapaganus* incluye una especie restringida a Genovesa, *G. crockeri*, que se relaciona más estrechamente con *G. darwini*, de Darwin y Wolf, que con las especies del centro y sur del archipiélago (Figs. 7, 8).

Entre los géneros que incluyen especies con distribución alopatrida en las islas del sur, cabe citar a los sinsontes del género *Nesomimus* (Curry y Gant, 1989); los lagartos *Tropidurus*, con seis especies, cada una restringida a una isla en particular (Florea, San Cristóbal, Española, Pinta, Marchena y Pinzón) y *T. albemarlensis*, ampliamente distribuida en las islas del centro y sur (López *et al.*, 1992); y las iguanas terrestres del género *Conolophus*, con *C. pallidus* restringido a Santa Fe, y *C. subcristatus*, distribuida en Isabela, Santa Cruz, Fernandina y Plaza (Rassmann, 1997). La mayoría de las especies de geckos (*Phyllodactylus*) también está restringida a una sola isla, como las subespecies de *Geochelone nigra*, distribuidas en las distintas islas del centro y sur, y en cada uno de los cinco volcanes principales de Isabela (Wright, 1983; Fritts, 1984). Entre las especies endémicas de coleópteros, un 75.5% está restringida a una isla en particular y un 24.5% está presente en más de una isla (Peck 1991b); por ejemplo, *Neoryctes* (Scarabaeidae) incluye cuatro especies, con distribuciones alopatridas en Santiago, San Cristóbal, Santa Cruz y Florea (Cook *et al.*, 1995). Una distribución similar exhibe *Galapagonotus cunei-*

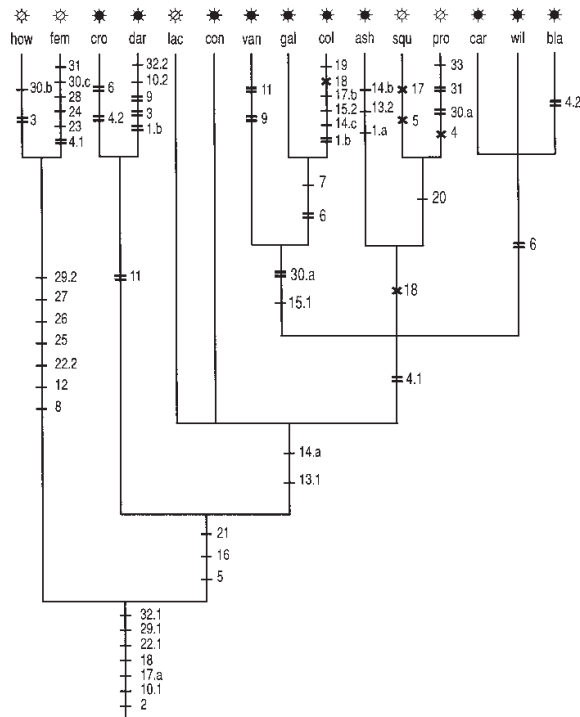


Fig. 8. Cladograma de 15 especies de *Galapaganus* (Curculionidae) basado en 33 caracteres morfológicos. Acrónimos: how, *G. howdenae*; fem, *G. femoratus*; cro, *G. crockeri*; dar, *G. darwini*; lac, *G. lacertosus*; con, *G. conwayensis*; va, *G. vandykei*; gal, *G. galapagoensis*; col, *G. collaris*; ash, *G. ashlocki*; squ, *G. squamosus*; pro, *G. propinquus*; car, *G. caroli*; wil, *G. willamsi*; bla, *G. blairi*. Símbolos negros: especies que habitan en las islas Galápagos. Símbolos blancos: especies que habitan en el continente. (Modificado de Lanteri, 1992).

formis (Curculionidae), especie endémica del archipiélago y de las zonas altas de dichas islas (Anderson & Lanteri, 2000) (Fig. 6).

El predominio de especies restringidas a una isla en particular sugiere que la mayoría se ha originado por especiación alopatrida. En el caso de los pinzones de Darwin, sin embargo, habrían actuado mecanismos de especiación alopatrida y simpátrida o parapátrida, ya que en algunas islas se encuentran varias especies de pinzones (Grant y Grant, 1989). La presencia en una misma isla, de más de una especie del mismo género de coleópteros, por ejemplo, *Pterostichus* (Carabidae) (Desender *et al.*, 1992) y *Galapaganus* (Curculionidae) (Lanteri, 1992), hace sospechar que en esos grupos pueden haber operado mecanismos de especiación parapátrida. En *Galapaganus*, *G. ashlocki* se distribuye en las zonas altas de Santa Cruz, y *G. collaris* en la pampa de helechos de San Cristóbal y Florea, habitando otras especies en las zonas ecológicas de menor altitud de las mismas islas (Fig. 7).

Medios de dispersión. Clásicamente se reconocen cuatro medios de dispersión principales, mediante los cuales las especies animales o vegetales pueden arribar a las islas oceánicas (Peck y Kukulová-Peck, 1990) (Cuadro III): a través del agua, por natación, flotación o sobre balsas (hidrocoria); a través del aire, pasivamente (plancton aéreo) o por medios activos (vuelo) (anemocoria); sobre otros organismos (zoocoria); y llevados intencional o accidentalmente por el hombre (antropocoria).

Muchos animales marinos, buenos nadadores, como pingüinos, lobos y leones marinos, han sido llevados a las islas Galápagos con la ayuda de corrientes oceánicas. En este sentido, la corriente fría de Humboldt, que asciende desde la Antártida por la costa oeste de América del Sur, ha desempeñado un papel muy importante (Fig. 4). Esta corriente se une a la corriente Sudecuatorial, que llega desde el Golfo de Guayaquil hasta las Galápagos, arrastrando troncos y gran cantidad de materia vegetal depositada por los ríos que allí desembocan, formando a veces

Cuadro III. Modos de dispersión de organismos colonizadores de las islas Galápagos. (Datos tomados de Peck, 1991a).

| Taxones | No. spp. | Por agua | Por aire | Sobre animales |
|-----------------|----------|----------|----------|----------------|
| Plantas totales | 413 | 8,0% | 32,0% | 60% |
| Angiospermas | 306 | 11,0% | 9,0% | 80% |
| Aves | 64 | 1,5% | 98,5% | 0% |
| Reptiles | 22 | 100,0% | 0,0% | 0% |
| Coleópteros | 313 | 60,0% | 39,0% | 1% |

grandes balsas. Se supone que animales terrestres como tortugas, iguanas y mamíferos, al igual que muchos artrópodos, han llegado a las Galápagos transportados en estos embalses (Peck y Kukalová-Peck, 1990), que tardarían unas dos semanas en arribar desde las costas de Ecuador (Thornton, 1971). La dispersión de artrópodos terrestres se habría producido principalmente a través de balsas y secundariamente por plancton aéreo; la dispersión como pleuston (flotando en la superficie del océano) sería poco frecuente (Peck, 1994a) (Cuadro III).

El aeroplancton está formado principalmente por esporas de plantas inferiores, bacterias, insectos, arañas, caracoles terrestres y otros pequeños animales, que son transportados pasivamente por medio de los vientos (Peck, 1994b). El papel de los vientos también es fundamental para la dispersión de aves terrestres, cuya capacidad de vuelo generalmente es insuficiente para atravesar grandes distancias sobre el océano. Las aves marinas y murciélagos, en cambio, en general son capaces de cruzar el océano por medios propios.

Las aves voladoras han desempeñado el papel más importante en la dispersión de las plantas vasculares hacia las Galápagos, ya que sus semillas o propágulos a veces son demasiado grandes y/o pesadas para poder ser transportadas por los vientos. Según Porter (1983, 1984) casi el 60% de dichas plantas se ha dispersado por aves voladoras, el 32% por el viento y el 9%, sobre la superficie del océano (Cuadro III). Ectoparásitos de aves, como los Mallophaga, han sido transportados sobre sus huéspedes, de allí que el número de especies de este orden de insectos conocidas para las Galápagos (150 especies) es bastante elevado. Otros ecto y endoparásitos también han sido transportados sobre sus huéspedes (Peck y Kukalová-Peck, 1990).

Del total de especies animales conocidas para las Galápagos, el 9% habría sido introducida de manera no intencional por el hombre. Este porcentaje sería mayor en el caso de las plantas vasculares. Entre las especies introducidas por el hombre se cuentan insectos fitófagos que podrían transformarse en plagas agrícolas (e.g. *Galapaganus howdenae*) o que provocan molestias a la población (e.g. hormiga de fuego *Wasmannia auropunctata*, jejenes y avispas), y árboles exóticos como la guayaba (*Psidium guajava*), la quinina (*Chinchona succirubra*) y el arbusto ornamental *Lantana camara* (Verbenaceae), todos perjudiciales para la flora nativa (Lanteri, 1997; Peck et al., 1998).

Análisis cladísticos y evolución de las Galápagos

Los principales aportes de los estudios sistemáticos y filogenéticos para la reconstrucción de la historia biogeográfica de los archipiélagos oceánicos pueden sintetizarse en los siguientes puntos:

1. Determinación del área de origen de las especies colonizadoras.
2. Determinación del número y secuencia de las colonizaciones.
3. Estimación del tiempo de divergencia de los distintos grupos.
4. Estimación de la edad geológica de las islas.
5. Análisis de modelos de especiación insular.

Determinación del área de origen de las especies colonizadoras. Para dilucidar el origen geográfico de ciertas especies co-

lonizadoras de las Galápagos se requieren buenos conocimientos sistemáticos, con una base filogenética. Por ejemplo, la especie de pingüino endémica de Galápagos, *Spheniscus mendiculus*, se relaciona con el pingüino de Magallanes, que habita en Antártida y sur de Suramérica; y el lobo marino *Arctocephalus galapagoensis*, es una especie próxima a *A. australis*, también distribuida en Antártida y costas del sur de dicho continente, siendo estas relaciones indicativas de la procedencia geográfica de los taxones mencionados. El león marino de Galápagos es una subespecie de *Zalophus californianus*, de las costas de California, lo que sugiere que sus antecesores colonizaron las islas desde América del Norte.

A medida que aumentaron los conocimientos sistemáticos sobre la fauna de la costa Pacífica de América del Sur, se acumuló evidencia a favor de la hipótesis de que la mayor parte de las especies que colonizaron las Galápagos provienen del área que se extiende desde Panamá hasta el norte de Perú, más precisamente de los desiertos costeros de Perú y Chile (Van Dyke, 1953; Kuschel, 1963; Froeschner, 1985) (Fig. 4). Autores como Vinton (1951), Ekman (1953) y Rosen (1975) habían propuesto afinidades con América Central y las Indias Occidentales, pero sus estudios principalmente se basaron en animales marinos, algunos con gran capacidad de dispersión (peces, moluscos, crustáceos, aves y mamíferos marinos), y no incluían organismos terrestres de las costas de América del Sur, ya que entonces eran casi desconocidos.

En el caso de las especies vegetales, Colinvaux y Schofield (1976), Colinvaux (1984) y Porter (1983, 1984) determinaron que el 48% de las plantas indígenas de Galápagos son de origen neotropical, el 25% pantropical (distribuidas en el viejo y nuevo mundo), el 21% andino (oeste de América del Sur desde Venezuela hasta Chile), el 5% del Caribe y el 1% mexicano o de América Central.

Por otra parte, se planteó la posible relación biogeográfica entre el archipiélago de Galápagos y la isla de Cocos, situada en el Océano Pacífico frente a Costa Rica (Hogue y Miller, 1981). Esta isla es el único afloramiento de la cordillera de Cocos, que se extiende hasta la plataforma de Galápagos (Fig. 2). A diferencia de esta última, la isla de Cocos es tropical, húmeda. Anderson y Lanteri (2000) describieron dos nuevos géneros de Curculionidae, *Galapagonotus*, endémico de las Galápagos (Fig. 6), y *Coconotus*, endémico de la isla de Cocos, cuya relación filogenética brindaría sustento a la hipótesis de conexión biogeográfica entre las biotas de ambos archipiélagos. Los pinzones de Darwin constituyen otro ejemplo al respecto, ya que conforman un grupo en el que se incluye una especie de la isla de Cocos (género *Pinaroloxias*) y 13 especies de las Galápagos (géneros *Geospiza*, *Chertidea* y *Camarhynchus*).

Determinación del número y secuencia de las colonizaciones. Cladogramas de especies de escasa vagilidad y suficiente antigüedad, representadas en las islas y las áreas continentales próximas, son de gran utilidad en estudios de biogeografía histórica (Sequeira et al., 2000), pues permiten determinar con mayor precisión el área de origen de los colonizadores y si los grupos que habitan en las islas provienen de un mismo antecesor (son monofiléticos), o si hubo varias colonizaciones independientes o alocrónicas (Peck, 1991a). Hasta el presente se cuenta con muy pocos cladogramas de taxones de las islas Galápagos (Lanteri, 1992; Cook et al., 1995; Rassmann, 1997; Sequeira et al., 2000) y con

algunos dendrogramas basados en distancias genéticas de isoenzimas o distancias inmunológicas que también pueden interpretarse como hipótesis filogenéticas (Wright, 1983, 1984; López *et al.*, 1992; Finston y Peck, 1997). Para ilustrar los aportes del cladismo a la determinación del número y secuencia de colonizaciones de las islas Galápagos, principalmente me referiré a estudios realizados sobre coleópteros Curculionidae (Lanteri, 1992; Sequeira *et al.*, 2000) y reptiles (Wright, 1983, 1984; Wyles y Sarich, 1983; López *et al.*, 1992; Rassmann, 1997).

1. Varias especies de Curculionidae de las islas Galápagos habían sido asignadas al género *Pantomorus* Schoenherr (Van Dyke, 1953), el cual se distribuye desde México hasta la Argentina e incluye distintos linajes que por convergencia a ambientes xéricos o abiertos han perdido el par de alas metatorácicas (Lanteri y Normark, 1995). Un estudio sistemático más detallado permitió ubicar a los *Pantomorus* de Galápagos junto con especies procedentes de las costas de Perú y Ecuador, en un nuevo género monofilético, al que se dio el nombre de *Galapaganus* (Lanteri, 1992).

El análisis cladístico de las 15 especies de *Galapaganus* (10 de las islas Galápagos, y cinco de Ecuador y norte de Perú) permitió reconocer dos grupos monofiléticos bien justificados por sinapomorfias, el grupo *femoratus* y el grupo *darwini* (Fig. 8). El primero se halla distribuido en las selvas lluviosas de las laderas occidentales de los Andes ecuatorianos y valles interandinos, correspondientes a la provincia Pacífica del dominio Amazónico (*sensu* Cabrera y Willink, 1980); el segundo, distribuido desde el golfo de Guayaquil (isla de Puna) hasta el norte de Perú, en la franja costera árida afectada por la corriente de Humboldt (provincia del Desierto del dominio Andino-Patagónico) y en las islas Galápagos (Fig. 7). La morfología externa de estos grupos de especies evidencia las características del ambiente de donde proceden: las dos especies del grupo *femoratus* tienen el tegumento levemente esclerosado, cubierto por escamas iridiscentes y las alas metatorácicas están bien desarrolladas; en cambio, en las 13 especies del grupo *darwini*, el tegumento está muy esclerosado, cubierto por finas setas en vez de escamas, y sus alas metatorácicas están atrofiadas.

El cladograma de *Galapaganus* (Lanteri, 1992) permitió dilucidar no sólo el área de origen de las especies que colonizaron las Galápagos, sino también el número probable de colonizaciones (Fig. 8). Dado que las especies de las Galápagos y las tres especies del norte de Perú e isla Puna no forman grupos monofiléticos separados, se postularon al menos tres eventos de dispersión desde el continente, el primero habría dado origen a las especies del norte del archipiélago (*G. darwini* y *G. crockeri*) y a partir de otras dos colonizaciones más recientes se habrían originado las especies del centro y sur.

2. Estudios filogenéticos realizados en los géneros *Tropidurus* (lagartos de lava) (Wright, 1983, 1984, López *et al.*, 1992) y *Phyllodactylus* (geckos) (Wright, 1983), con distribuciones muy similares a *Galapaganus*, conducen a las mismas conclusiones.

En *Tropidurus* se reconocen dos grupos de especies, *peruvianus*, con cinco especies distribuidas desde el sur de Ecuador hasta Chile, y el *occipitalis*, con tres especies en el norte de Perú y siete en el archipiélago de Galápagos (Dixon y Wright, 1975). Las distancias inmunológicas de albúminas del suero (técnica de fijación de microcomplemento), apoyan el reconocimiento de estos dos grupos y la inclusión de los lagartos de Galápagos dentro del grupo *occipitalis* (López *et al.*, 1992), ya que las distancias entre las especies del archipiélago y las del grupo *peruvianus*, son dos veces mayores que las distancias entre cualquiera de las especies del grupo *occipitalis*.

Wright (1983, 1984) realizó estudios de electroforesis de alozimas en *Tropidurus* de cinco islas, y concluyó que las especies de Marchena y de San Cristóbal eran genéticamente más próximas a especies del continente que a especies de las islas, de lo cual se infieren dos colonizaciones o eventos de dispersión diferentes desde América del Sur. Las conclusiones de López *et al.* (1992), con base en el análisis de distancias inmunológicas, fueron similares a las de Wright (1983), ya que el dendrograma obtenido demuestra que los *Tropidurus* de Galápagos no

forman un grupo monofilético, sino que se intercalan con especies del continente. Los resultados de López *et al.* (1992) sugieren el siguiente escenario: una primera colonización que habría llegado a Española, y dio origen a *T. delanonis*; una segunda dispersión desde Española o desde el continente a las islas del centro, que dio origen a *T. pacificus* y a *T. albamariensis* (única especie distribuida en más de una isla); y una colonización más reciente a partir de Marchena, de la cual habría surgido *T. habelii* (*T. habelii* y *T. occipitalis* son especies hermanas).

3. Estudios de electroforesis de isoenzimas en *Phyllodactylus* también sugieren tres colonizaciones independientes desde los desiertos de la costa oeste de América del Sur (Wright, 1983). La primera colonización habría dado origen a la especie de Wolf (*P. gilberti*), y otras dos colonizaciones habrían llegado a San Cristóbal, en dos momentos diferentes. La especie de Wolf y una de las de San Cristóbal son las más diferenciadas genéticamente. Asimismo San Cristóbal es la única isla con dos especies de geckos (*P. leei* y *P. tuberculatus*), las demás solo tienen una especie.

Tanto en *Galapaganus* como en *Phyllodactylus*, se han producido introducciones recientes asociadas con la actividad humana. En 1996, recolecté la especie *G. howdenae* en la zona agrícola de la isla Santa Cruz, asociada con cultivos. Esta especie de las selvas lluviosas de Ecuador y sin adaptaciones a ambientes xéricos, no se había encontrado hasta entonces en el archipiélago. Asimismo, una tercera especie de gecko, *P. reissi*, distribuida en América del Norte y del Sur tropical, fue hallada en Santa Cruz junto a asentamientos humanos (Hoogmoed, 1989).

4. Los géneros de iguanas de Galápagos, *Conolophus* y *Amphyrhynchus*, son grupos hermanos de acuerdo con la evidencia morfológica (Avery y Tanner, 1971) y los resultados del análisis cladístico, con base en datos moleculares, incluyendo a otros iguánidos del continente (Rassmann, 1997). En consecuencia, se ha postulado un solo evento de colonización de las islas, por parte del antecesor de dichos géneros. Sin embargo, algunas evidencias permiten sospechar que iguanas terrestres y marinas podrían haber llegado a las Galápagos ya diferenciadas, en dos colonizaciones diferentes, y que los géneros hermanos respectivos estarían actualmente extinguidos en el continente. Los argumentos son los siguientes: (1) la distancia genética entre los dos géneros de iguanas es apenas menor que entre cualquiera de ellos y los géneros de iguánidos del continente; (2) la diferenciación de estos géneros es mucho mayor que la de otros reptiles que habitan las Galápagos, con divergencias a nivel de especie o subespecie (e.g. *Tropidurus*, *Phyllodactylus*, *Geochelone nigra*), lo cual indicaría una tasa de evolución diferencial para los reptiles; y (3) las iguanas marinas son vágiles y por lo tanto, indicadores biogeográficos menos confiables que los lagartos, geckos o gorgojos.

5. En el caso de la tortuga terrestre *Geochelone nigra* y de los pinzones de Darwin, estudios electroforéticos de alozimas soportan la hipótesis de que solo hubo un evento de colonización (Polands, 1983; Patton, 1984; Grant, 1994), y que éste se habría producido hacia fines del terciario. La filogenia de estos taxones principalmente reflejaría la evolución del archipiélago durante el pleistoceno.

Tiempo de divergencia entre los taxones y edad geológica de las islas.

Los relojes moleculares (Kimura, 1980; Brower, 1994), con base en análisis de proteínas o ácidos nucleicos, en particular han resultado útiles para estimar las edades de divergencia de distintos grupos taxonómicos y extrapolar estos datos para calcular las edades geológicas de las islas (Fig. 3). Estos estudios están más avanzados en especies de los archipiélagos de Canarias y Hawaii (Thorpe *et al.*, 1994; Juan *et al.*, 1995, 1996a b, 1998; DeSalle, 1995; Wagner y Funk, 1995; Shaw, 1996; Gillespie *et al.*, 1994, 1997; Roderick y Gillespie, 1998), pero han comenzado a aplicarse a grupos taxonómicos de Galápagos (Wright, 1983, 1984; Wyles y Sarich, 1983; Patton, 1984; Elisens, 1992; López *et al.*, 1992; Schilling *et al.*, 1994; Rassmann, 1997; Rassmann *et al.*, 1997; Sequeira *et al.*, 2000). Para ilustrar la importancia de las estimaciones moleculares en la reconstrucción de la historia geológica de las Galápagos me referiré a estudios realizados en lagartos, geckos, iguanas y gorgojos.

De acuerdo con un reloj molecular calibrado con base en distancias alozímicas y datos geológicos, Wright (1983) estimó que la divergencia de *Tropidurus* en Galápagos habría comenzado hace unos 10.2 millones de años (ma) y la de *Phyllodactylus*, hace 8.9 ma. Estas dataciones fueron confirmadas posteriormente por estudios inmunológicos en *Tropidurus* (López *et al.*, 1992). Wyles y Sarich (1983) en su trabajo 'Are the Galápagos iguanas older than the Galápagos?' calcularon la divergencia entre las dos especies de iguanas terrestres (*Conolophus*) y la iguana marina *Amplyrhynchus cristatus*, de acuerdo con un reloj molecular basado en datos proteicos y registro fósil (Maxson *et al.*, 1975) y obtuvieron estimaciones de 15-20 ma, las cuales fueron confirmadas posteriormente por estudios de ADN (Rassmann, 1997). La divergencia del grupo *darwini* de *Galapaganus*, basada en un reloj molecular de ADN mitocondrial calibrado para artrópodos (Brower, 1994), habría comenzado hace 11 ma, y la antigüedad mínima de las especies que habitan en las islas del sur sería de 7.2 ma (Sequeira *et al.*, 2000).

La coincidencia entre las estimaciones basadas en relojes moleculares hace suponer que los antecesores de los géneros mencionados habrían arribado a las Galápagos en el Mioceno tardío. Estas edades tuvieron significación particular en el estudio de la evolución del archipiélago de Galápagos, pues tradicionalmente se pensó que la fauna de las islas, incluyendo vertebrados terrestres, dataría de fines del Plioceno o Pleistoceno (Kuschel, 1963). Estimaciones geológicas con base en paleomagnetismo y K-Ar (Bailey, 1976; Cox, 1983; Simkin, 1984) y resultados de ciertos estudios paleontológicos (Hickman y Lipps, 1985) indicaban edades de 3-4 ma para las islas emergidas, y estudios geológicos más recientes con base en movimientos de placas y datos radiométricos predicen que dichas islas no superarían los 5-6 ma (White *et al.*, 1993). ¿Cómo puede explicarse entonces que gorgojos, lagartos e iguanas hayan comenzado a diferenciarse en Galápagos el doble de tiempo antes de que las islas estuvieran emergidas? Las dos explicaciones posibles son las siguientes: (1) la diferenciación de las especies más antiguas de estos grupos se produjo en el continente y arribaron a las Galápagos ya diferenciadas; y (2) la divergencia comenzó en islas actualmente sumergidas. Casi diez años después que Wright (1983) y Wyles y Sarich (1983) abogaran por estudios multidisciplinarios que permitieran confirmar si había islas sumergidas de mayor antigüedad en las Galápagos, Christie *et al.* (1992) hallaron estas islas, con lo cual se demuestra que los estudios moleculares anticiparon y orientaron las investigaciones geológicas (Fig. 2).

Por otra parte, los estudios filogenético-moleculares realizados en *Galapaganus* (Sequeira *et al.*, 2000) y *Tropidurus* (Lopez *et al.*, 1992), brindan información sobre la evolución de las áreas continentales próximas a las Galápagos. El levantamiento de la cordillera de los Andes en América del Sur tuvo lugar durante el Terciario, principalmente entre el Oligoceno y el Mioceno. Este evento geológico de gran magnitud influyó notablemente sobre la evolución de la biota de América del Sur, separando grupos en forma vicariante a ambos lados del cordón montañoso, dando lugar a la formación de grupos taxonómicos de altitud, y sirviendo como corredor para varios taxones que se dispersaron tanto en dirección norte-sur, como sur-norte (Kuschel, 1969).

López *et al.* (1992) estimaron molecularmente el tiempo de divergencia entre los *Tropidurus* del oeste de América del sur y los linajes de *T. hispidus* de Venezuela y la Guayana Francesa, entre los 22 y los 36 ma (Oligoceno y Mioceno temprano) lo cual coincide con la divergencia entre las ranas del género *Gastrotheca* (Hylidae) de Venezuela y Ecuador (30 ma) (Scanlan *et al.*, 1980), y reflejan la fase principal de la orogénesis andina. De manera similar, la divergencia entre los grupos de especies de *Tropidurus* (*T. peruvianus* y *T. occipitalis*) y de *Galapaganus* (*G. femoratus* y *G. darwini*) en América del Sur, estimada en aproximadamente 10 ma (Mioceno tardío), refleja el fenómeno vicariante que llevó a la formación de la franja desértica que se extiende al oeste de la cordillera de los Andes, desde el sur de Ecuador hasta el norte de Chile.

Análisis de modelos de especiación insular. El análisis conjunto de cladogramas y patrones de distribución geográfica permite po-

ner a prueba hipótesis de especiación alopátrida, versus especiación parapátrida o simpátrida. A continuación comentaré algunos ejemplos de la tortuga gigante de Galápagos, gorgojos y pinzones de Darwin.

1. La divergencia de la tortuga gigante de Galápagos, *Geochelone nigra*, en 14 subespecies, constituye un ejemplo de diferenciación en alopatría. Seis subespecies están restringidas a una sola isla (San Cristóbal, Pinzón, Española, Pinta, James y Santa Cruz), cinco se distribuyen en los principales volcanes de Isabela, y tres subespecies, de Floreana, Santa Fe y Fernandina, respectivamente, están extintas (Fritts, 1984). La dispersión de las tortugas habría sido favorecida por los grandes descensos del nivel del mar, debido al avance de los glaciares, responsables de la coalescencia de algunas islas actualmente separadas (e.g. volcanes de Isabela y Fernandina) y de la mayor proximidad entre otras (e.g. Santa Cruz, San Cristóbal y Santa Fe) (Geist, 1996) (Fig. 5). Es posible que el fenómeno de gigantismo de las tortugas se haya producido en las islas, y que los individuos colonizadores fueran de menor tamaño (Peck y Kukulova-Peck, 1990). La escasa diferenciación genética entre subespecies indicaría que evolucionaron en tiempos geológicos recientes (Pleistoceno).

La morfología externa, principalmente el tamaño, la forma y otras características de su caparazón, expresan la adaptación de estos animales a distintas condiciones ecológicas. Las subespecies de Española y Pinta tienen caparazones con forma de silla de montar y cuello largo, en tanto que las de Santa Cruz y volcán Alcedo en Isabela, tienen caparazones en forma de domo y cuello más corto. Las primeras provienen de islas pequeñas, de escasa altitud y ambientes xéricos, donde la vegetación es escasa y la presencia de un cuello más largo les conferiría una ventaja adaptativa; las segundas habitan en las zonas altas, húmedas y más vegetadas de las islas. Estudios electroforéticos de enzimas indican que las subespecies de tortugas con caparazón en montura habrían surgido varias veces independientemente, como respuesta adaptativa a cambios de la vegetación de las islas (Marlow y Patton, 1981). Por lo tanto, los caracteres morfológicos externos que permiten distinguir las subespecies de tortugas serían indicadores de condiciones ecológicas actuales (humedad y gradiente altitudinal) y no de relaciones filogenéticas (Fritts, 1984). Algo similar ocurre con los coleópteros de los géneros *Stomion* (Tenebrionidae) y *Galapaganus* (Curculionidae), cuyos caracteres específicos principalmente se refieren al tamaño y setas del cuerpo, y a la forma, escultura y color del pronoto y élitros, que en algunos casos resultan insuficientes para plantear hipótesis filogenéticas bien justificadas, de allí la necesidad de incluir caracteres moleculares que permitan minimizar los efectos de la homoplasia (Finston y Peck, 1997; Sequeira *et al.*, 2000).

2. De acuerdo con estudios electroforéticos de aloenzimas, la diferenciación de las 13 especies de pinzones de Darwin (Geospizini) en las Galápagos se habría producido a partir de un único antecesor (Patton, 1984), en el tiempo que las islas actuales han estado emergidas (Polans, 1983; Grant, 1994). La evolución de los pinzones también reflejaría la historia del Pleistoceno en Galápagos, con ciclos de extrema aridez, pero como éstos han sufrido radiación adaptativa y actualmente varias especies viven en simpatria en las mismas islas, resulta difícil distinguir los efectos del aislamiento geográfico y los del aislamiento ecológico. Las adaptaciones ecológicas que permiten que los pinzones sean capaces de utilizar diferentes subdivisiones del ambiente de las islas, principalmente se reflejan en la morfología del pico y el tipo de alimentación (Grant y Grant, 1989).

Según el modelo cíclico de Grant (1981), los pinzones habrían colonizado la primera isla (e.g. San Cristóbal) y desde allí se habrían dispersado a las restantes del archipiélago (Fig. 4). Grupos fundadores pequeños y no necesariamente representativos de todos los genes de la población parental habrían dado el efecto de cuello de botella o efecto fundador. Las poblaciones iniciales habrían divergido por deriva génica, de manera tal que las mutaciones al azar se distribuyeron y devinieron estables rápidamente. Algunos miembros de las poblaciones derivadas habrían recolonizado islas habitadas previamente por pinzones y se habrían establecido como especies separadas, cuando las poblaciones originales y los inmigrantes hubieran alcanzado una diferenciación suficiente, de lo contrario se habría

reestablecido el flujo génico interpoblacional. Estos ciclos se habrían repetido varias veces y explicarían la presencia de tres o más especies de pinzones en cada isla, cada una adaptada a distintas condiciones ecológicas. Estudios filogenético-moleculares y de filogeografía a nivel poblacional resultarán fundamentales para una correcta interpretación de la evolución de los pinzones de Darwin en Galápagos, especialmente si se quiere determinar en detalle la secuencia de colonización de las distintas islas y los mecanismos de aislamiento que han operado.

3. Estudios filogenéticos en *Galapaganus* (Lanteri, 1992; Sequeira *et al.*, 2000) ilustran cómo los cladogramas permiten poner a prueba distintas hipótesis o modelos de especiación insular. Lanteri (1992) describió dos especies de *Galapaganus* de las zonas ecológicas más altas de las islas Santa Cruz (*G. ashlocki*) y San Cristóbal y Floreana (*G. collaris*). El análisis cladístico con base en caracteres morfológicos indicaba una relación de grupos hermanos entre *G. ashlocki* y las especies continentales *G. squamosus*-*G. propinquus*, y una relación de especies hermanas de *G. collaris*-*G. galapagoensis*, esta última distribuida en las zonas bajas de San Cristóbal (Fig. 8).

Un nuevo análisis cladístico de las especies de *Galapaganus* que habitan en las islas del centro y sur del archipiélago, con base en secuencias de ADN mitocondrial (Sequeira *et al.*, 2000) sugiere un nuevo escenario evolutivo. La principal diferencia observada es que *G. galapagoensis* de la zona costera de San Cristóbal (isla más antigua del archipiélago) es la especie basal del cladograma y *G. collaris*, restringida a la zona de pampa de helechos de la misma isla, es hermana de *G. conwayensis*, de la zona costera y de transición de Santa Cruz, situada frente a la anterior. Mientras que el cladograma de 1992 sugería una especiación parapátrida de *G. galapagoensis* y *G. collaris* en diferentes zonas ecológicas de San Cristóbal, el nuevo cladograma es más consistente con un modelo cíclico (Wilson, 1961), similar al descrito para los pinzones (Grant, 1981). La especie más primitiva *G. galapagoensis*, habría evolucionado en las zonas áridas de San Cristóbal, y la especie más derivada *G. collaris*, habría colonizado la isla posteriormente, a partir de inmigrantes provenientes de la isla Santa Cruz y se habría diferenciado en una zona de formación más reciente.

La hipótesis filogenética propuesta para los geckos de Galápagos también sugiere una colonización secundaria de San Cristóbal, única isla con dos especies diferentes (Wright, 1983). Especies de arañas de Santa Cruz (Maelfait y Baert, 1986), Carabidae del género *Pterostichus* (Desender *et al.*, 1992), Tenebrionidae de los géneros *Ammophorus*, *Pedonoecus* y *Stomion* (Peck y Kukalová-Peck, 1990; Finston y Peck, 1997) y caracoles terrestres del género *Bulimulus*, con especies de distribución simpátrida o parapátrida en varias islas, deberían estudiarse con mayor detalle, para poder interpretar los modos de especiación que han ocurrido (Peck y Kukalová-Peck, 1990).

Conclusiones

La historia geológica compleja del archipiélago de Galápagos, con emergencias, hundimientos, conexiones y aislamientos de islas, y con profundas modificaciones de sus paisajes (Geist, 1996), para su reconstrucción requiere del conocimiento de la filogenia y patrones de distribución de los distintos grupos de organismos que en ellas habitan. Asimismo, las hipótesis filogenéticas que se obtengan deberán contrastarse con información geológica y paleoambiental.

Organismos de escasa vagilidad, como pequeños artrópodos no voladores, son susceptibles de brindar mayor información sobre la evolución de la biota de las islas oceánicas (historia de colonizaciones, y arreglo espacial y temporal), ya que algunos eventos de especiación pueden haber ocurrido en tándem, junto con la emergencia de las islas como se ha comprobado en el archipiélago de Hawaii (Roderick y Gillespie, 1998). Animales más ágiles y/o más grandes no reflejarían tanto la historia espacial y temporal del archipiélago (Sequeira *et al.*, 2000). En Galápagos, al igual que en Canarias, reptiles e insectos, prin-

cipalmente lagartos y coleópteros, serían los grupos taxonómicos que brindan mayor información sobre la historia geológica de las islas.

El estudio de los artrópodos de Galápagos aún es incipiente (Peck, 1991a, b), pero en la medida que se complete y se obtengan más cladogramas, se tendrá una idea más precisa de la secuencia de aparición y colonización de las islas, y se podrán poner a prueba hipótesis de radiación adaptativa y distintos modelos de especiación (e.g. especiación parapátrida *versus* alopátrida seguida de colonización secundaria de la misma isla).

Cabe esperar que filogenias moleculares de varios taxones brinden más información sobre la evolución geológica y de los ambientes ecológicos de las Galápagos y la filogeografía o rutas de migración de las especies. Al igual que en Hawaii, linajes de distintas edades reflejarán distintos momentos de la historia geológica del archipiélago.

La biogeografía de las islas oceánicas sigue proveyendo una perspectiva sumamente interesante y diferente a la de las áreas continentales, que es necesario abordar desde líneas de investigación multidisciplinarias (geología, biología molecular, sistemática filogenética, biogeografía y ecología históricas). Sería importante que la teoría de equilibrio insular (MacArthur y Wilson, 1967) fuera expandida y refinada teniendo en cuenta los ciclos biológicos de emergencia y hundimiento de islas, y los resultados de estudios filogenéticos con base en datos morfológicos y moleculares de taxones seleccionados.

Agradecimientos

A la diseñadora Dolores Cobas por la confección de las figuras y a la Ing. Agr. Sonia Suárez, por sus valiosos comentarios y su colaboración en la corrección del manuscrito.

Referencias

- Anderson, R. S y A. A. Lanteri.** 2000. New genera and species of weevils from the Galápagos Islands, Ecuador and Cocos Island, Costa Rica (Coleoptera: Curculionidae: Entiminae). *Am. Mus. Novit.*, 3299: 1-15.
- Avery, D. F. y W. W. Tanner.** 1971. Evolution of the iguanine lizards (Sauria: Iguanidae) as determined by osteological and myological characters. *Brigham Young Univ. Sci. Bull., Biol. Ser.*, 12(3): 1-79.
- Bailey, K.** 1976. Potassium-Argon ages from the Galápagos Islands. *Science*, 192: 465-567.
- Borges, P. A. V.** 1989. The Azorean coleoptero fauna (Insecta, Coleoptera): Distribution and origin. *Abstr. Vol. Internat. Congr. Coleopterology, Barcelona*, p. 94.
- Borhent, A.** 1991. The Ceratopogonidae (Diptera) of the Galápagos Islands, Ecuador, with a discussion of their phylogenetic relationships and zoogeographic origins. *Ent. Scand.*, 22(1): 97-122.
- Brower, A.V. Z.** 1994. Rapid morphological radiation and convergence among races of the butterfly *Heliconius erato* inferred from patterns of mitochondrial DNA evolution. *Proc. Natl. Acad. Sci., U.S.A.*, 91: 6491-6495.
- Cabrera, A. y A. Willink.** 1980. *Biogeografía de América Latina*. Serie de Biología, OEA, Monografía 13.
- Carlquist, S.** 1974. *Island Biology*. Columbia Univ. Press, New York y Londres.
- Carson, H. L.** 1992. The Galápagos that were. *Nature*, 355: 202-203.
- Carson, H. L. y K. Y. Kaneshiro. 1976. *Drosophila* of Hawaii: Systematics and ecological genetics. *Annu. Rev. Ecol. Syst.*, 7: 311-345.
- Christie, D. M., R. A. Duncan, A. R. McBirney, M. A. Richards, W. M. White, K. S. Harpp y C. G. Fox.** 1992. Drowned islands downstream from the Galápagos hot spot imply extended speciation times. *Nature*, 355: 246-248.
- Colinvaux, P. A.** 1984. The Galápagos climate: Past and present, pp. 55-59. En: Berry R. (ed.), *Galápagos: Key environment*, Pergamon Press, Oxford.

- Colinvaux, P. A y E. K. Schofield.** 1976. Historical ecology of the Galápagos Islands. *J. Ecol.*, 64: 989-1026.
- Cook, J., H. F. Howden y S. B. Peck.** 1995. The Galápagos Islands' genus *Neoryctes* Arrow (Coleoptera: Scarabaeidae: Dinastinae). *Can. Entomol.*, 127: 177-193.
- Coppoio, G.** 1984. Distribution of bulimulid land snails on the northern slope of Santa Cruz island, Galápagos. *Biol. J. Linn. Soc.*, 21: 217-227.
- Cox, A.** 1983. Ages of the Galápagos Islands, pp. 11-23. En: Bowman R.I., M. Berson y A. E. Leviton (eds.), *Patterns of evolution in Galápagos organisms*. Pacific Division AAAS, San Francisco, California.
- Curry, R. L. y P. R. Grant.** 1989. Demography of the cooperatively breeding Galápagos mockingbird in a climatically environment. *J. Anim. Ecol.*, 58: 441-464.
- Darwin, C.** 1845. *The voyage of the Beagle*. John Murray, Londres.
- DeSalle, R.** 1995. Molecular approaches to biogeographic analysis of hawaiian Drosophilidae, pp. 72-89. En: Wagner, W. L. y V. A. Funk (eds.), *Hawaiian biogeography: Evolution on a hot spot archipelago*, Smithsonian Institution Press, Washington y Londres.
- DeSalle, R. y J. A. Hunt.** 1987. Molecular evolution in Hawaiian drosophiloids. *TREE*, 2: 212-216.
- Desender, K., L. Baert y J. P. Maelfait.** 1992. Distribution and speciation of carabid beetles in the Galápagos archipelago, Ecuador. *Bull. Inst. Sci. Nat. Belgique*, 62: 57-65.
- Dixon, J. R. y J. W. Wright.** 1975. A review of the lizards of the iguanid genus *Tropidurus* in Perú. *Contrib. Sci.*, 271: 1-39.
- Ekman, S.** 1953. *Zoogeography of the sea*. Sidgwick y Jackson, Londres.
- Elisens, W. J.** 1992. Genetic divergence in *Galvezia* (Scrophulariaceae). Evolutionary and biogeographic relationships among South American and Galápagos species. *Am. J. Bot.*, 79(2): 198-206.
- Finston, T. L. y S. B. Peck.** 1997. Genetic differentiation and speciation in *Stomion* (Coleoptera: Tenebrionidae): Flightless beetles of the Galápagos Islands, Ecuador. *Biol. J. Linn. Soc.*, 61: 183-200.
- Fritts, T. H.** 1984. Evolutionary divergence of giant tortoises in Galápagos. *Biol. J. Linn. Soc.*, 21: 165-176.
- Froeschner, R. C.** 1985. Synopsis of the Heteroptera or true bugs of the Galápagos Islands. *Smithson. Cont. Zool.*, 407: 84 pp.
- Geist, D.** 1996. On the emergence and submergence of the Galápagos islands. *Noticias de Galápagos*, 56: 5-9.
- Gillespie, R. G., H. B. Croom y S. R. Palumbi.** 1994. Multiple origins of a spider radiation in Hawaii. *Proc. Natl. Acad. Sci., U.S.A.*, 91: 2290-2294.
- Gillespie, R. G., H. B. Croom y G. L. Hasty.** 1997. Phylogenetic relationships and adaptative shifts among major clades of *Tetragnatha* spiders in Hawaii. *Pac. Sci.*, 51: 380-394.
- Grant, P. R.** 1981. Speciation and adaptive radiation of Darwin's finches. *Am. Sci.*, 69: 653-663.
- Grant, P. R.** 1986. *Ecology and evolution of Darwins' finches*. Princeton Univ. Press, Princeton.
- Grant, P. R.** 1994. Population variation and hybridization: Comparison of finches from two archipelagos. *Evol. Ecol.*, 8(6): 598-617.
- Grant, P. R. y B. R. Grant.** 1989. Sympatric speciation and Darwin's finches, pp. 433-457. En: Otte, D. y J. A. Endler (eds.), *Speciation and its consequences*, Sinauer Associates Inc. Publishers, Sunderland, Massachusetts.
- Hamilton, T. H., I. Rubinof, R. H. Barth, Jr. y G. L. Bush.** 1963. Species abundance: Natural regulation of insular variation. *Science*, 142: 1575-1577.
- Harvey, L. E.** 1994. Spatial patterns of inter-island plant and bird species movements in the Galápagos Islands. *J. R. Soc. New Zealand*, 24(1): 45-63.
- Hennig, W.** 1968. *Elementos de una sistemática filogenética*. Manuales Eudeba, Buenos Aires.
- Hey, R., L. Johnson y A. Lowrie.** 1977. Recent plate motions in the Galápagos area. *Bull. Geol. Soc. Amer.*, 88: 1385-1403.
- Hickman, C.S. y J. H. Lipps.** 1985. Geologic youth of Galápagos Islands confirmed by marine stratigraphy and paleontology. *Science*, 227: 1578-1580.
- Hogue, C. L. y S. E. Miller.** 1981. Entomofauna of Cocos Island, Costa Rica. *Atoll. Res. Bull. Smithsonian Institution*, 250: 1-29.
- Hoogmoed, J. M.** 1989. Introduced geckos in Puerto Ayora, Santa Cruz, with remarks on other areas. *Noticias de Galápagos*, 47: 12-15.
- Johnson, M. H.** 1995. *Galápagos: A natural history*. University of Calgary Press, Alberta.
- Johnson, M. P. y P. M. Raven.** 1973. Species number and endemism: The Galapagos archipelago revisited. *Science*, 179: 893-895.
- Juan, C., P. Oromi y G. M. Hewitt.** 1995. Mitochondrial DNA phylogeny and sequential colonization of Canary Islands by darkling beetles of the genus *Pimelia* (Tenebrionidae). *Proc. R. Soc. Lond. ser. B*, 261: 173-180.
- Juan, C., P. Oromi y G. M. Hewitt.** 1996a. Phylogeny of the genus *Hegeter* (Tenebrionidae, Coleoptera) and its colonization of the Canary Islands deduced from Cytochrome Oxidase I mitochondrial DNA sequences. *Heredity*, 76: 392-403.
- Juan, C., K. Ibrahim, P. Oromi y G. M. Hewitt.** 1996b. Mitochondrial DNA sequence variation and phylogeography of *Pimelia* darkling beetle on the island of Tenerife (Canary Islands). *Heredity*, 77: 589-598.
- Juan, C., K. Ibrahim, P. Oromi y G. M. Hewitt.** 1998. The phylogeography of the darkling beetle *Hegeter politus*, in the eastern Canary Island. *Proc. R. Soc. Lond. ser. B*, 265: 135-140.
- Kimura, M.** 1980. A simple method for estimating evolutionary rate of base substitution through comparative studies of nucleotide sequences. *J. Mol. Evol.*, 16: 111-120.
- Kuschel, G.** 1963. Composition and relationship of the terrestrial faunas of Easter, Juan Fernández, Desventuradas, and Galápagos Islands. *Occ. Pap. Calif. Acad. Sci.*, (44): 79-95.
- Kuschel, G.** 1969. Biogeography and ecology of South American Coleoptera, pp. 709-722. En: Fittkau E. J., J. Illies, H. Kluge, G. H. Schwabe y H. Sioli (eds.), *Biogeography and ecology of South America*, Monographiae Biologicae 18.
- Lanteri, A. A.** 1992. Systematics, cladistics and biogeography of a new weevil genus, *Galapaganus* (Coleoptera: Curculionidae) from the Galápagos Islands, and coasts of Ecuador and Perú. *Trans. Am. Entomol. Soc.*, 118(2): 227-267.
- Lanteri, A. A.** 1997. Islas Galápagos: Un paraíso amenazado. *Museo (La Plata)*, 2(10): 75-83.
- Lanteri, A. A. y B. B. Normark.** 1995. Parthenogenesis in the tribe Naupactini (Coleoptera: Curculionidae). *Ann. Ent. Soc. Am.*, 88: 722-731.
- Liebherr, J.** 1997. Dispersal and vicariance in Hawaiian platynine carabid beetles (Coleoptera). *Pacific Science*, 51: 424-439.
- López, T. J., D. E. Hausleman, L. R. Maxson y J. W. Wright.** 1992. Preliminary analysis of phylogenetic relationships among Galápagos Islands lizards of the genus *Tropidurus*. *Amphibia-Reptilia*, 13: 327-339.
- MacArthur, R. H. y E. O. Wilson.** 1967. *The theory of island biogeography*. Princeton University Press, Princeton.
- Maelfait, J. P. y L. Baert.** 1986. Observations sur les Lycosidae des Iles Galápagos. *Mem. Soc. Royal Belge Entomol.*, 33: 139-142.
- Marlow, R. W. y J. L. Patton.** 1981. Biochemical relationships of the Galápagos giant tortoise (*Geochelone elephantopus*). *J. Zool.*, 195: 413-422.
- Maxson, L. R., V. M. Sarich y A. C. Wilson.** 1975. Continental drift and the use of albumin as an evolutionary clock. *Nature*, 255: 397-400.
- Mayr, E.** 1968. *Especies animales y evolución*. Univ. de Chile, Ed. Ariel S. A., Barcelona.
- Nelson, G.** 1984. Cladistics and evolutionary models. *Cladistics*, 5: 275-289.
- Nelson, G. y N. I. Platnick.** 1981. *Systematics and biogeography: cladistics and vicariance*. Columbia University Press, New York.
- Otte, D.** 1989. Speciation in Hawaiian crickets, pp. 482-526. En: Otte, D. y J. A. Endler (eds.), *Speciation and its consequences*. Sinauer Associates, Sunderland, Massachusetts.
- Otte, D. y J. A. Endler (eds.).** 1989. *Speciation and its consequences*. Sinauer Associates, Inc. Publishers, Sunderland, Massachusetts.

- Patton, J. L.** 1984. Genetical processes in the Galápagos. *Biol. J. Linn. Soc.*, 21: 97-111.
- Peck, S. B.** 1991a. The Galápagos archipelago, Ecuador, with an emphasis on terrestrial invertebrates, especially insects; and an outline for research, pp. 319-336. En: Dudley, E. C. (ed.), *The Unity of Evolutionary Biology*, Proc. IV Int. Congr. Syst. and Evol. Biol., Univ. of Maryland, July 1990, Vol. 1, Dioscorides Press, Portland, Oregon.
- Peck, S. B.** 1991b. Beetle (Coleoptera) faunas of tropical oceanic islands: with emphasis on the Galápagos archipelago, Ecuador, pp. 177-192. En: Zunino, M., X. Bellés y M. Blas (eds.), *Advances in Coleopterology*, AEC, Barcelona.
- Peck, S. B.** 1994a. Sea surface (pleuston) transport of insects between islands in the Galápagos Archipelago, Ecuador. *Ann. Ent. Soc. Am.*, 87: 576-582.
- Peck, S. B.** 1994b. Aerial dispersal between and to island in the Galápagos archipelago, Ecuador. *Ann. Ent. Soc. Am.*, 87: 218-224.
- Peck, S. B.** 1996. Diversity and distribution of the orthopteroid insects of the Galápagos Islands, Ecuador. *Can. J. Zool.*, 74: 1497-1510.
- Peck, S. B., J. Herarty, B. Landry y B. Sinclair.** 1998. Introduced insect fauna on an oceanic archipelago: The Galápagos Islands, Ecuador. *Am. Entomol.*, 44: 218-237.
- Peck, S. B. y J. Kukulová-Peck.** 1990. Origin and biogeography of the beetles (Coleoptera) of the Galápagos archipelago, Ecuador. *Can. J. Zool.*, 68: 1616-1638.
- Polands, N. O.** 1983. Enzyme polymorphisms in Galápagos finches, pp. 219-236. En: Bowman R. I., M. Berson y A. E. Leviton (eds.), *Patterns of evolution in Galápagos organisms*, Pacific Division AAAS, San Francisco.
- Porter, D. M.** 1983. Vascular plants of the Galápagos: origins and dispersal, pp. 33-96. En: Bowman, R. I., M. Berson y A. E. Leviton (eds.), *Patterns of evolution in Galápagos organisms*, Pacific Division AAAS, San Francisco.
- Porter, D. M.** 1984. Relationships of the Galápagos flora. *Biol. J. Linn. Soc.*, 1: 243-251.
- Rassmann, C.** 1997. Evolutionary age of the Galápagos iguanas predates the age of the present Galápagos Islands. *Molec. Phylog. Evol.*, 7(2): 158-172.
- Rassmann, C., D. Tautz, F. Trillmich y C. Ghidion.** 1997. The microevolution of the Galápagos marine iguana *Amblyrhynchus cristatus* assessed by nuclear and mitochondrial genetic analyses. *Molec. Ecol.*, 6(5): 437-452.
- Reeder, W. C. y S. E. Riechert.** 1975. Vegetation along an altitudinal gradient, Santa Cruz, Galápagos Islands. *Biotropica*, 7: 162-175.
- Roderick, G. K. y R. G. Gillespie.** 1998. Speciation and phylogeography of Hawaiian terrestrial arthropods. *Mol. Ecol.*, 7: 519-531.
- Rosen, D. E.** 1975. A vicariance model of Caribbean biogeography. *Syst. Zool.*, 24: 431-469.
- Scanlan, B. E., L. R. Maxson y W. E. Duellman.** 1980. Albumin evolution in marsupial frogs (Hylidae: *Gastrotheca*). *Evolution*, 34: 222-229.
- Schilling, E. E., J. L. Panero y U. H. Eliasson.** 1994. Evidence from chloroplast DNA restriction site analysis on the relationships of *Scalesia* (Asteraceae: Heliantheae). *Am. J. Bot.*, 81(2): 248-254.
- Sequeira, A. S., A. A. Lanteri, M. A. Scatagliini, V. A. Confalonieri y B. D. Farrell.** 2000. Are flightless *Galapaganus* weevils older than the Galápagos Islands they inhabit? *Heredity*, 85: 20-29.
- Shaw, K. L.** 1996. Sequential radiations and patterns of speciation in the Hawaiian cricket genus *Laupala* inferred from DNA sequences. *Evolution*, 50: 237-255.
- Simkin, L.** 1984. Geology of the Galápagos Islands, pp. 15-41. En: Berry, R. (ed.), *Galápagos: Key environment*, Pergamon Press, Oxford.
- Thornton, J. W. B.** 1971. *Darwin's Islands, a natural history of the Galápagos*. Natural History Press, Garden City, New York.
- Thorpe, R. S., P. M. Duncan y A. Cumming.** 1993. Molecular phylogeny of the Canary Island lacertids (*Gallotia*): Mitochondrial DNA restriction fragment divergence interrelation to sequence divergence and ecological time. *J. Evol. Biol.*, 6: 725-735.
- Thorpe, R. S., D. P. McGregor, A. M. Cumming y W. C. Jordan.** 1994. DNA evolution and colonization sequence of island lizards in relation with geological history: mtDNA RFLP, cytochrome B, cytochrome oxidase, 12s rRNA and nuclear RAPD analysis. *Evolution*, 48: 230-240.
- Van Dyke, E. C.** 1953. The Coleoptera of the Galápagos Islands. *Occ. Pap. Calif. Acad. Sci.*, 22: 1-181.
- Vinton, K. W.** 1951. Origin of the life on the Galápagos Islands. *Amer. J. Sci.*, 249: 356-376.
- Wagner, W. L. y V. A. Funk.** 1995. *Hawaiian biogeography: Evolution on a hot spot archipelago*. Smithsonian Institution Press, Washington y Londres.
- Wallace, A. R.** 1881. *Island life: or the phenomena and causes of insular faunas and floras including a revision and attempt solution of the problem of geological climates*. MacMillan y Co., Londres.
- Wendel, J. F. y R. G. Percy.** 1990. Allozyme diversity and introgression in the Galapagos Islands (Pacific Ocean) endemic *Gossypium darwini* and its relationship to continental *Gossypium barbadense*. *Bioch. Syst. Ecol.*, 18(7-8): 517-528.
- White, W. M., A. R. McBirney R. A. Duncan.** 1993. Petrology and geochemistry of the Galápagos Islands: portrait of a pathological mantle plume. *J. Geophys. Res.*, 98(B11): 19533-19563.
- Wiggins, I. L. y D. M. Porter.** 1971. *Flora of the Galápagos Islands*. Stanford Univ. Press, Stanford.
- Wilson, E. O.** 1961. The nature of the taxon cycle en the Melanesian ant fauna. *Am. Nat.*, 95: 169-193.
- Wright, J. W.** 1983. The evolution and biogeography of the lizards of the Galápagos archipelago: Evolutionary genetics of *Phyllodactylus* and *Tropidurus* populations, pp. 123-155. En: Bowman, R. I., M. Berson y A. E. Leviton (eds.), *Patterns of evolution in Galápagos organisms*, Pacific Division AAAS, San Francisco.
- Wright, J. W.** 1984. The origin and evolution of the lizards of the Galápagos Islands. *Terra*, 22(4): 21-27.
- Wyles, J. S. y V. M. Sarich.** 1983. Are the Galapagos Iguanas older than the Galapagos? Molecular evolution and colonization models for the archipelago, pp. 177-186. En: Bowman, R.I., M. Berson y A. E. Leviton (eds.), *Patterns of evolution in Galápagos organisms*, Pacific Division AAAS, San Francisco.
- Zimmerman, E. C.** 1970. Adaptive radiation in Hawaii with special reference to insects. *Biotropica*, 2(1): 32-38.

ISLAS GALÁPAGOS: BIOGEOGRAFÍA, TECTÓNICA Y EVOLUCIÓN EN UN ARCHIPIÉLAGO OCEÁNICO

John R. Grehan

"As to the Galapagos in particular, it may very well be that these islands are for the 'zoogeographer' and 'phytogeographer' just...a very casual outpost. The matter is quite another in my understanding, and, though not a geologist in the very least, still I am inclined to suspect that Galapagos also is from the standpoint of tectonic trends a very mighty focus."

Croizat, 1958: 1524

Quizá no exista otro problema donde la distribución geográfica y la evolución se encuentren más relacionadas entre sí que el de la biota de las Galápagos. Como uno de los "grandes laboratorios de la evolución" (Peck, 1996), las Galápagos representan una prueba crítica para la biogeografía, y algunos postulan que para cumplir con los estándares científicos, un método biogeográfico debe funcionar para las Galápagos tan bien como en cualquier otra área (cf. Mayr, 1982).

El desafío primario de las Islas Galápagos es el que imponen los 900 km de océano que separan su biota terrestre de sus parientes americanos más cercanos. Para explicar esta relación 'americana', Darwin (1859) concluyó que los ancestros de los organismos de Galápagos se deberían haber dispersado a través del océano o viajado a lo largo de puentes que conectaban a las islas con el continente. Desde esa época, muchos biólogos evolucionistas han concluido que, dado que no hay evidencia geológica para puentes terrestres, la dispersión es la única alternativa, por lo que la investigación biogeográfica se ha reducido a compilar registros de especies, mecanismos de dispersión y áreas de presunto origen (Carlquist, 1965; Thornton, 1971; Bowman *et al.*, 1983; Porter, 1983; Keast 1991; Cox y Moore, 1993; Peck, 1994, 1996).

En principio, los biogeógrafos asumieron que el contexto geológico para la colonización se habría limitado a los 4-5 millones de años que poseen las islas. Luego, los geólogos descubrieron una sucesión de islas anteriores que habrían existido en el 'hot spot' de las Galápagos a lo largo de 90 millones de años. A medida que emergían nuevas islas volcánicas, eran transportadas por las placas de Cocos y Nazca para finalmente sumergirse a lo largo de las dorsales de Carnegie y Cocos (Cox, 1983; Duncan y Hargraves, 1984; Pindell y Barrett, 1991; Carson, 1992; Christie *et al.*, 1992; Mauffret y Leroy, 1997). Entonces la historia de la colonización de las islas fue modificada para hacerla congruente con esta teoría geológica nueva, de modo que algunos taxones originalmente podrían haber colonizado islas 'pre-Galápagos'. Y conforme estas islas se movían hacia el este por el transporte de las placas, los colonizadores se dispersaban a las islas más jóvenes que se desarrollaban en el 'hot spot' de las Galápagos. Este modelo fue empleado para estimar relojes moleculares para las edades de iguanas de Galápagos (> 20 millones de años) y coleópteros (seis millones de años) que excedieron la edad de las Galápagos actuales (Axelrod, 1972; Wiles y Sarich, 1983; Peck, 1996; Rassmann, 1997).

Aun que el modelo de colonización parece ser un enfoque biogeográfico exitoso para las Galápagos, siempre depende de la opinión geológica disponible, con lo que los análisis biogeográficos deben revisarse retroactivamente para acomodar cualquier progreso en la geología histórica (cf. Cox y Moore, 1993; Brown y Lomolino 1998). Al aceptar por principio una historia geológica, la biogeografía de la dispersión falla con el desafío de Galápagos, porque es incapaz de proveer nuevas perspectivas de la historia evolutiva de las islas.

La panbiogeografía es un método biogeográfico alternativo que emplea como datos las distribuciones biológicas, para generar predicciones históricas independientemente de los análisis geológicos. Como

una disciplina autónoma, la panbiogeografía puede evaluarse por su capacidad para anticipar o predecir hechos geológicos desconocidos más que por su conformidad con cualquier escenario histórico (Craw y Weston, 1984; Page, 1987; Craw y Page, 1988; Craw *et al.*, 1999). La panbiogeografía fue fundada por Léon Croizat (1952, 1958), quien aplicó su nueva metodología a problemas biogeográficos relacionados virtualmente con todos los grupos principales de plantas y animales de todas las regiones geográficas de la Tierra. A través de su método, Croizat pudo demostrar la capacidad de los análisis panbiogeográficos para anticipar hechos geológicos. Aunque sus análisis específicos continúan siendo ignorados por biogeógrafos prominentes, éstos son pertinentes para los estudiosos de la historia de la Tierra (Craw *et al.*, 1999). El análisis de Croizat (1958) del problema de las Galápagos generó predicciones acerca de la historia geológica de las islas que muestran una concordancia notable con modelos geológicos actuales del Pacífico este.

Biogeografía de las islas Galápagos

Las distribuciones disyuntas de los taxones endémicos de las islas Galápagos y sus taxones afines se representan en mapas como grafos lineales (trazos), uniendo sus localidades para formar árboles de tendido mínimo. El criterio de la distancia mínima permite una comparación precisa de la estructura espacial entre los trazos de diferentes taxones individuales y revela patrones de distribución que comparten una geometría espacial común. Los patrones de distribución encontrados se agrupan en trazos estándar si comparten la misma secuencia de localidades o forman conjuntos anidados de localidades. Los puntos de intersección entre trazos diferentes se consideran como límites biogeográficos (nodos) que identifican áreas con origen compuesto. Los trazos estándar sugieren un origen común para los taxones componentes, y su significado geológico potencial se infiere a partir de su correlación con caracteres geológicos o geomorfológicos (línea de base). Hay tres patrones principales de trazos que conectan las Galápagos con el Pacífico este, el Caribe y la cuenca del Pacífico.

Trazos del Pacífico este. Los siguientes ocho ejemplos ilustran la extensión de los trazos individuales que comprende el patrón del Pacífico este. Aunque estos trazos difieren en relación con la distribución de los taxones, las distribuciones comparten su presencia en las Galápagos y su ausencia en América Central. El patrón más localizado conecta las Galápagos con Perú y Ecuador. Los gorgojos ápteros del género *Galapaganus* (Lanteri, 1992) (Fig. 1a) comprenden cinco especies de Galápagos y tres del Ecuador y Perú. Las especies de avispas *Tachysphex galapagensis* y *T. peruanus* poseen un trazo que une Galápagos y Perú (Pulawski, 1986) (Fig. 1b). Una relación similar conecta la serpiente de Galápagos *Alsophis biserialis* con su especie hermana *A. elegans* de Ecuador y Perú (Fig. 1c). Un trazo más austral se da entre las espe-

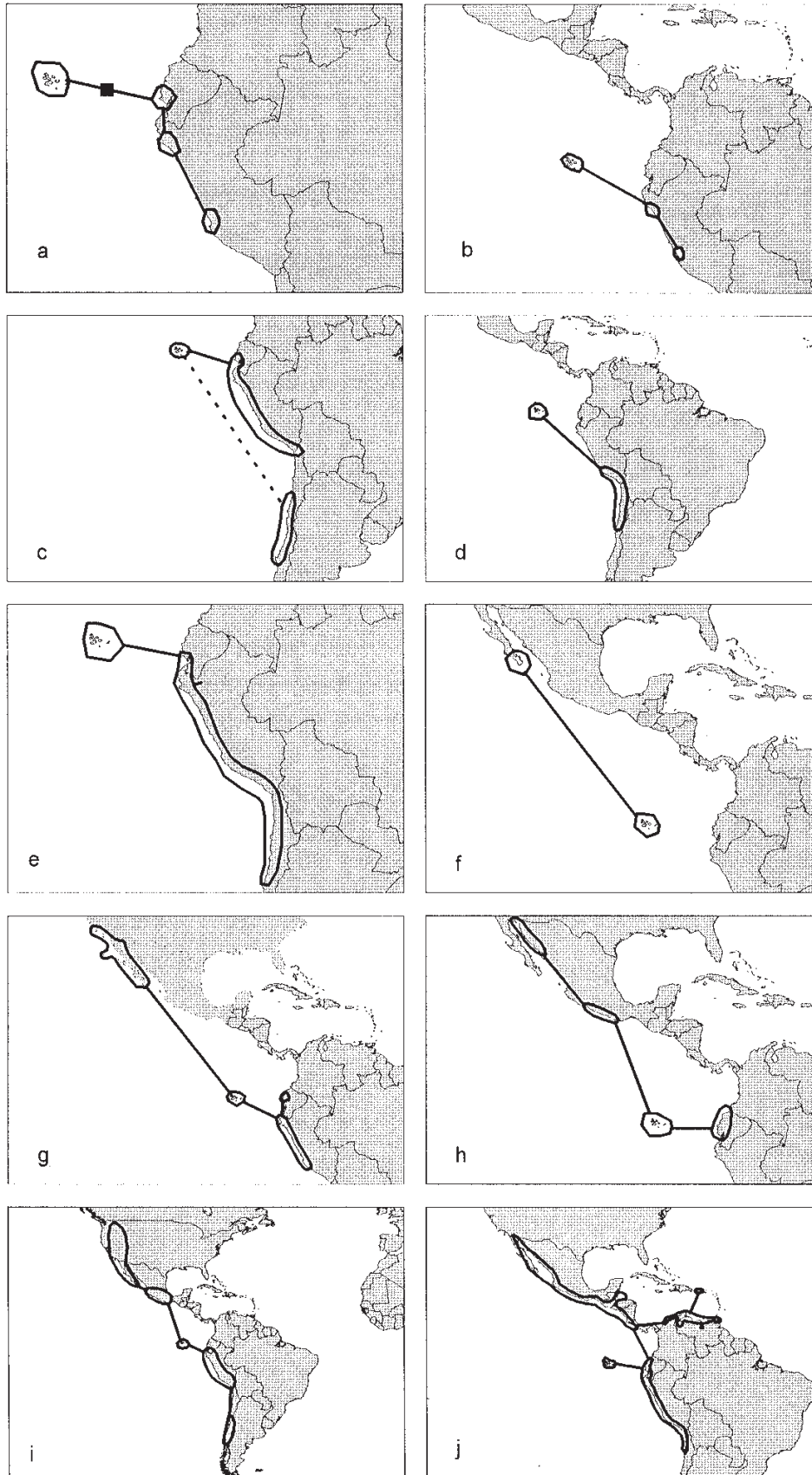


Fig. 1. Trazos del Pacífico este. (a) *Galapaganus* (Lanteri, 1992); (b) *Tachysphex galapagensis* (Galápagos) y *T. peruanus* (Perú) (Pulawski, 1986); (c) línea entera - *Alsophis biserialis* (Galápagos) y *A. elegans* (Perú); línea punteada - *Pilodrya hoodensis* (Galápagos) y *P. chamissonis* (Chile) (Thomas, 1997); (d) Nolanaceae (Porter 1983; Heywood 1993); (e) línea entera - *Alsophis biserialis* (Galápagos) y *A. elegans* (Perú); línea punteada - *Pilodrya hoodensis* (Galápagos) y *P. chamissonis* (Chile) (Thomas, 1997); (f) *Gossypium klotzschianum* (Galápagos) y *G. davidsonii* (Baja California) (Wendel y Albert, 1992.); (g) *Galvezia* (Galápagos/ Perú/ Ecuador) y *Gambelia* (California/ Baja California) (Sutton, 1988; Elisens, 1992); (h) *Rothium* (Ahn y Ashe, 1996); (i) Luridae (Lourenço, 1998); (j) *Phyllodactylus* (Dixon, 1972; Wright, 1983).

cies hermanas *Pilodrya hoodensis* de Galápagos y *P. chamissonis* de Chile (Thomas, 1997) (Fig. 1c). La familia de plantas Nolanaceae (Porter, 1983; Heywood, 1993) provee una conexión entre una especie de Galápagos y 82 especies de Perú y Chile (Fig. 1c). El género de lagartijas *Microlophus* al menos comprende tres especies de Galápagos y 14 especies continentales, distribuidas desde Ecuador al norte de Chile (Frost, 1992) (Fig. 1e).

Hacia el norte de las Galápagos, las especies hermanas del algodón *Gossypium klotzschianum* y *G. davidsoni* unen las Galápagos con Baja California (Wendel *et al.*, 1995) (Fig. 1f). Una conexión similar es la de los géneros hermanos *Gambelia*, con cuatro especies en el noroeste de México y sur de California, y *Galvezia* de Galápagos (Sutton, 1988; Elisens, 1992) (Fig. 1g). *Galvezia* también provee un trazo austral entre las Galápagos con una especie y cuatro especies de Ecuador y Perú (Fig. 1g).

Un trazo que combina trazos de Galápagos, América del Norte y del Sur es ilustrado por el género de estafilínidos *Rothium*, con una especie endémica de Galápagos y cuatro especies del norte y sudoeste de México y Ecuador (Ahn y Ashe, 1996) (Fig. 1h). Un trazo más extendido en el este del Pacífico se encuentra en la familia de escorpiones Luridae, con un género endémico de Galápagos y sus géneros relacionados en el oeste de América del Norte y Chile (Lourenço, 1998) (Fig. 1i). Un trazo más complejo está representado por las lagartijas del género *Phyllodactylus*, distribuidas entre el oeste de México y Costa Rica, Galápagos, Ecuador, norte de Chile, norte de Colombia y Venezuela, y Puerto Rico (Fig. 1j). Este trazo no involucra a Panamá como los otros trazos del Pacífico este, pero el Caribe también está involucrado (Dixon, 1973; Wright, 1983).

Cada uno de estos trazos ejemplifica un patrón especial común, a pesar de carecer de habilidades de dispersión semejantes, pues involucran patrones de dispersión pasivos (como los curculiónidos ápteros) y activos (como las avispas). Los taxones americanos relacionados también pueden compartir distribuciones semejantes, como *Galvezia*, *Galapaganus* y *Tachysphex*. Especies individuales dentro de América también pueden poseer distribuciones espacialmente diferentes (vicariantes) (por ejemplo *Galapaganus* y *Galvezia*), sugiriendo que su habilidad de dispersión actual o potencial no explica el origen de sus distribuciones respectivas más que las especies vicariantes de Galápagos.

Trazos de Galápagos-América Central. La distribución en el Caribe y Pacífico este de *Phyllodactylus* proporciona un ejemplo de la conexión íntima entre la biogeografía de la biota del Caribe y la del Pacífico este. Este patrón se da en varios taxones del Caribe y Galápagos, que están ausentes en el oeste de América del Norte y del Sur. Algunos de ellos, como *Phyllodactylus*, también están ausentes en América Central, resultando en una disyunción Galápagos-Caribe, como la del isópodo terrestre *Nesophiloscia* de Galápagos y su taxón afín *Troglophiloscia* de Cuba (Vandel, 1968) (Fig. 2a). Un trazo similar es el del género de serpientes *Antillophis*, con dos especies endémicas de las Galápagos, una de Cuba y otra de La Española (Thomas 1997) (Fig. 2b). Las especies hermanas de esponjas marinas *Rhabderemia destituta* y *R. mona* conectan Galápagos con Puerto Rico (Van Soest y Hooper, 1993) (Fig. 2c).

Conexiones caribeñas que involucran América Central o la isla Cocos también son parte del patrón Pacífico-Caribeño. Galápagos posee una especie endémica de *Oxydia*, que podría estar relacionada con una especie de la isla Cocos, y ambas a su vez podrían relacionarse con una especie de la isla Guadalupe en el Caribe (Brown *et al.*, 1991; Landry y Rindge, 1995) (Fig. 2d). Un patrón similar se registra en un subgénero innominado de *Paracance*, con un trazo entre Galápagos, isla Cocos y Jamaica/Cuba (Fig. 2e). Otro subgénero de *Paracance* consiste de un trazo entre Galápagos, Panamá y Brasil (Fig. 2e), pero no la isla Cocos (Mathis y Wirth, 1978). El trazo del género de escarabajos *Ablechrus* también conecta Galápagos, América Central, el Caribe y la costa del Brasil (Wittmer, 1984) (Fig. 2f).

Trazos del Pacífico. Muchos taxones de las Galápagos se relacionan estrechamente con taxones del continente americano, por lo que

el origen de la biota de Galápagos con frecuencia se considera un problema 'americano' (Peck, 1996). Al menos se conocen dos distribuciones enteramente pacíficas para géneros de caracoles terrestres, que incluyen al género *Tornatellides*, el cual se distribuye en varias islas del Pacífico, con Galápagos y las Revillagigedo en el límite oriental (Carlquist 1965) (Fig. 3a). Otros taxones de Galápagos también pertenecen a trazos pacíficos, pero sus taxones más afines pueden situarse en América. Las iguanas de las Galápagos pertenecen a un clado con varios géneros americanos y un linaje basal en Fidji y Samoa (de Queiroz, 1985; Sites, 1996; Rassmann, 1997) (Fig. 3b). La especie de plantas *Pernettya howellii*, endémica de Galápagos, pertenece a un género con un trazo entre América Central y el Pacífico sudoccidental (Porter, 1983; Van Steenis y Van Balgooy, 1966) (Fig. 3c). El género de termitas *Incisitermes* incluye una especie endémica de Galápagos así como especies del oeste de América del Norte y Central, el Caribe, sudeste asiático y varias islas del Pacífico (Emerson, 1969; Gay, 1975; Constatino, 1998) (Fig. 3d). Las Galápagos poseen una especie endémica de *Ptinus*, con un trazo entre el Caribe, América Central, sur de América del Norte y Australia (Belles, 1992) (Fig. 3e). Un trazo Pacífico con una distribución americana más restringida está representado por el género de moscas *Cymatopus* en La Española, Panamá, isla Cocos, Galápagos, Samoa y partes del sudeste asiático/Australasia (Meuffels y Grootaert, 1984; Bickel y Sinclair, 1997) (Fig. 3f). Dos especies de plantas no endémicas de Galápagos también pertenecen a taxones con trazos en el Pacífico: el género *Nicotiana* (Fig. 3g) incluye el oeste de América del Norte y América del Sur, el norte de las Antillas y Australia/Nueva Caledonia mientras que *Batia* comprende dos especies vicariantes, una en Galápagos y la costa de América del Norte y del Sur, y la otra endémica de Australia y Nueva Guinea (Van Steenis y Van Balgooy, 1966; Porter, 1983; Heywood, 1993) (Fig. 3h).

Biogeografía y geología de las Galápagos

La biogeografía de las Galápagos fue resumida por Croizat (1958) como la intersección de tres trazos estándar (Fig. 4). Esto es aparente en algunos trazos del Pacífico que incluyen un componente del Pacífico este (por ejemplo *Nicotiana*) o del Caribe (por ejemplo *Cymatopus*). Dada la posición nodal de las Galápagos, Croizat (1958, 1976) predijo que la línea de costas occidental de América incluyó previamente a las Galápagos y se extendió hasta Chile y Hawái. Él caracterizó este límite de tierras como un paisaje dinámico extendido a lo largo de los bordes de un geosinclinal e incluyendo conjuntos de islas. Los trazos pacíficos de Croizat constituyen evidencia de conexiones geológicas con el este de Asia, que resultaron en el origen compuesto de América del Norte y del Sur, a través de la unión de terrenos pacíficos y gondwánico/aurorales (Croizat, 1958). Croizat (1958: 801) concluyó que la biogeografía de las Galápagos indicaba que las islas se encontraban en el centro de un evento mayor desconocido del Pacífico este.

Las predicciones geológicas de Croizat fueron rechazadas con vehemencia por prominentes evolucionistas y biogeógrafos como Mayr (1982) y Keast (1991), quienes prefirieron basarse en sus teorías geológicas predilectas para juzgar estas hipótesis biogeográficas, antes que permitir que las predicciones biogeográficas anticiparan descubrimientos geológicos. De manera similar, Steadman y Ray (1982) declararon que los patrones que conectan las Galápagos y el Caribe eran ilógicos, tal vez porque el desarrollo del istmo de Panamá se consideraba sincrónico con el de las islas Galápagos. Las predicciones tectónicas de Croizat, sin embargo, fueron corroboradas por el descubrimiento del 'gore' de las Galápagos (Fig. 5), una región de estructura geológica y topografía anómalas, con su ápice situado en la unión de tres placas (Holden y Deitz, 1972). El sistema de dorsales de Galápagos, que se extiende entre la unión triple de las placas y la zona de fractura de Panamá, confirma el patrón geológico que conecta las Galápagos, América Central y el oeste de América del Norte y del Sur, en paralelo con los trazos biogeográficos (Craw *et al.*, 1999).

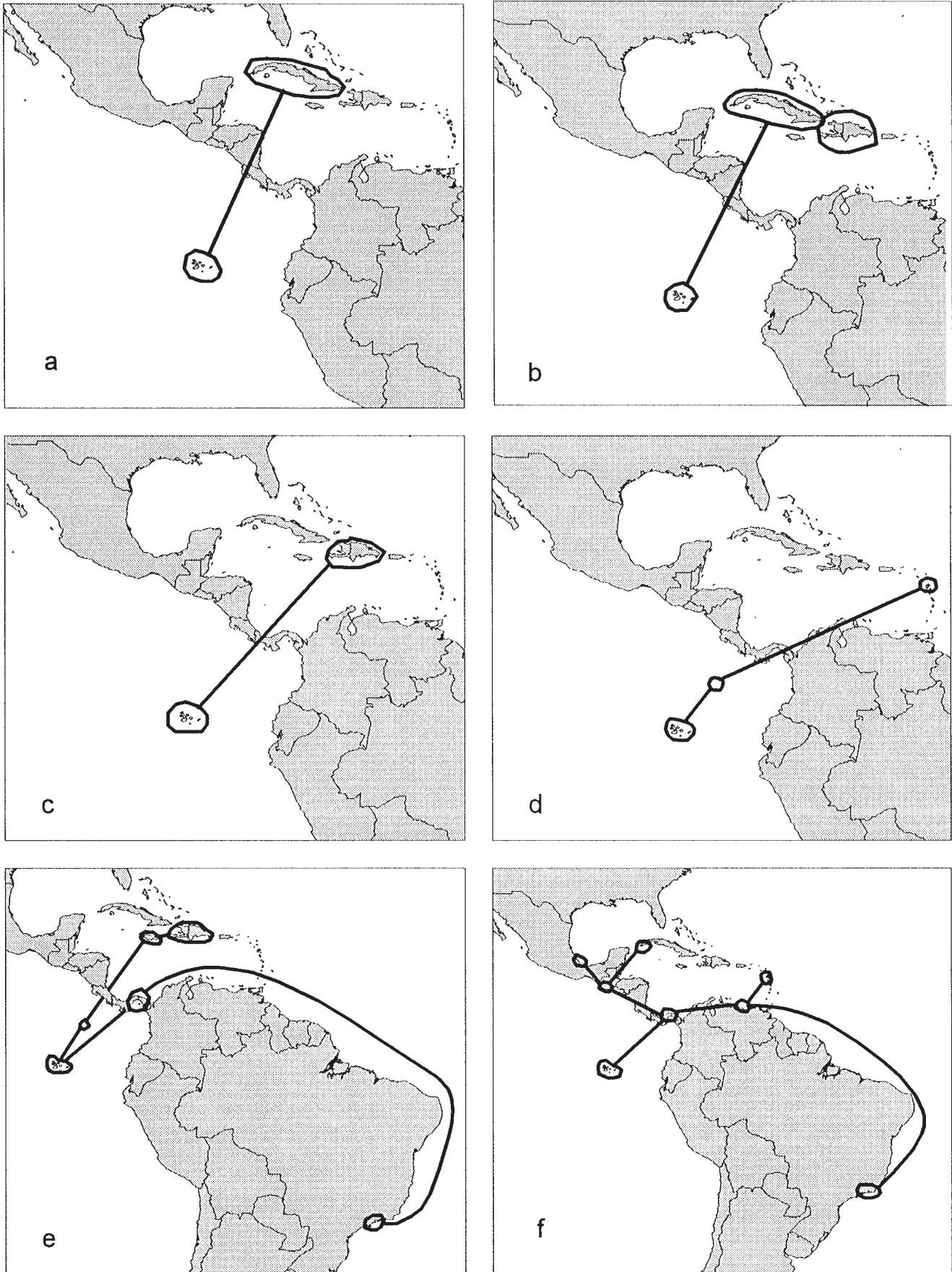


Fig. 2. Trazos de Galápagos-América Central-Caribe. (a) *Nesophiloscia* (Galápagos) y *Troglophiloscia* (Cuba) (Vandel, 1968); (b) *Antillophilis* (Thomas 1997); (c) *Rhabdermia destituta* (Galápagos) y *R. mona* (Puerto Rico) (Van Soest y Hooper, 1993); (d) *Oxydia* (Brown *et al.*, 1991; Landry y Rindge 1995); (e) linajes de *Paracance* (Mathis y Wirth, 1978); (f) *Ablechrus* (Croizat *et al.*, 1974).

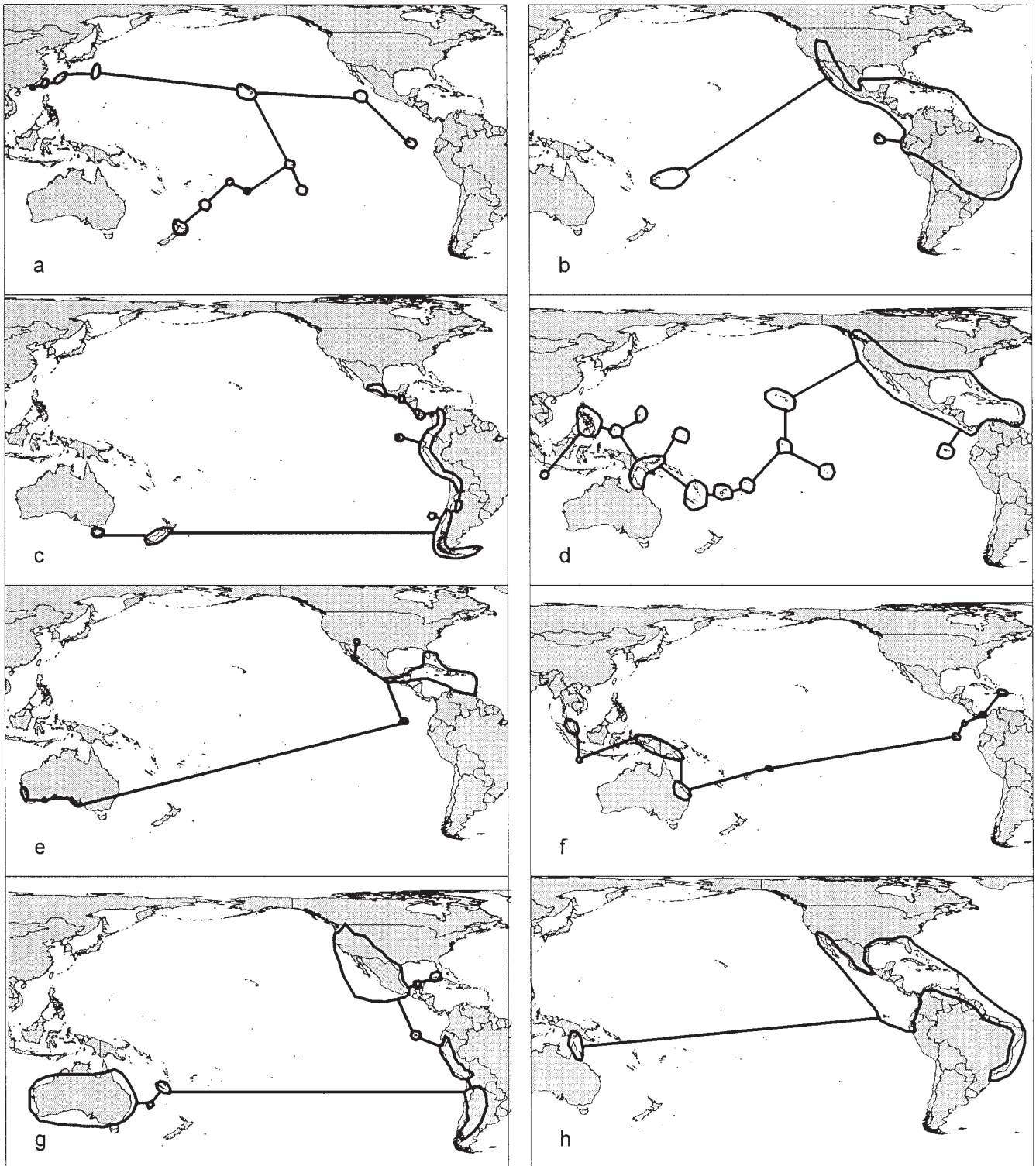


Fig. 3. Trazos de la cuenca Pacífica. (a) *Tomatillides* (Carlquist 1965); (b) iguanas 'americanas' (de Queiroz, 1985; Sites, 1996; Rassmann, 1997); (c) *Pernetya* (Porter, 1983; Van Steenis y Van Balgooy, 1966); (d) *Incisitermes* (Emerson, 1969; Gay 1975; Constantino, 1998); (e) *Pitinus* (Coleoptera: Ptinidae) (Belles, 1992); (f) *Cymatopus* (Meuffels y Grootaert, 1984; Bickel y Sinclair, 1997); (g) *Nicotiana* (Van Steenis y Van Balgooy, 1966; Porter, 1983; Heyward 1993); (h) *Batia* (Van Steenis y Van Balgooy, 1966; Porter, 1983; Heyward 1993).

En la actualidad existen dos modelos geológicos en competencia para explicar el origen de la placa Caribe: ésta se originó cerca de su posición actual entre América del Norte y Central, o se originó en el Pacífico en asociación con el 'hot spot' de las Galápagos (Pindell, 1993; Meschede y Frisch, 1998). El modelo del Pacífico está más ampliamente aceptado entre los geólogos y se sustenta en datos de paleomagnetismo, fósiles de

radiolarios y la presencia de fragmentos jurásicos (incluyendo un arco de islas) localizados a lo largo del margen noreste de la placa Caribe (Montgomery *et al.*, 1994; Sinton *et al.*, 1998). Este modelo requiere que hayan existido dos arcos de islas en el Pacífico este: un arco interno de las Antillas Mayores entre México y Ecuador hace 90 millones de años, y un arco externo Costa Rica-Panamá entre México y Ecuador hace 76 millo-

nes de años (Fig. 5). Se piensa que ambos arcos se movieron hacia el este para formar las Antillas Mayores y América Central, respectivamente (Pindell, 1983; Duncan y Hargraves, 1984; Mattson, 1984; Durnham, 1985; Laj *et al.*, 1989; Pindell y Barrett, 1991; Kellog y Vega, 1995; Mann, 1995; Stockhert *et al.*, 1995; Mourier *et al.*, 1988).

Una síntesis de la evidencia panbiogeográfica y geológica disponible establece la posibilidad que al menos algunos elementos de la biota de las Galápagos deriven de la biota del arco de islas del Pacífico este entre el cretácico y terciario medio. Sus relaciones biogeográficas con el continente americano podrían ser el resultado de sistemas de arcos de islas que se pusieron en contacto con las Galápagos y luego se movieron hacia el este, para finalmente chocar con América del Norte y del Sur. En particular, el terreno Pinon, del oeste de Ecuador, geoquímicamente es similar a los basaltos oceánicos de las Galápagos (Laj *et al.*, 1989) y se cree que colisionó con América del Sur entre el cretácico y eoceno (Feininger, 1987; Kellog y Vega, 1995). Islas pre-Galápagos también podrían haber contribuido al contacto biótico con América Central y del Sur si no se hundieron antes de chocar con el continente americano (Hauff *et al.*, 1997).

Los modelos geológicos simplificados que emplean muchos biogeógrafos evolucionistas en sus narrativas tratan a la cuenca del Pacífico como un océano permanente. La biogeografía y geología compuesta de América sugieren que el Pacífico sustentó paisajes terrestres antiguos, con fragmentos 'continentales' o arcos de islas (Craw *et al.*, 1999). Se supone que algunos elementos geológicos que indican la conexión geológica del Pacífico y el arco externo del Caribe se originaron a lo largo del Pacífico este (Di Marco, 1994). Lomize y Zakharov (1999) sugieren que el Pacífico este sustentó una serie de islas desde el jurásico hasta el cretácico.

Así, la posible colonización de las Islas Galápagos va del cretácico tardío al terciario medio. Muchos organismos de las Galápagos podrían haber arribado a ellas desde América, pero la concepción que éste es el único mecanismo posible ya no es más sustentable biogeográfica o geológicamente. Existen muy pocos estudios filogenéticos y geográficos que permitan establecer un modelo evolutivo para la biota de Galápagos, y aún hay incertidumbre en cuanto al origen y época de los eventos geológicos del Pacífico este. La correlación espacial de los patrones de distribución de las Galápagos sugiere que la investigación futura se beneficiaría mucho de la relación recíproca entre la panbiogeografía y la geología histórica, tal cual fue propuesto por Croizat (1958).

Agradecimientos

Agradezco a Peter Adler (Clemson University), Folkmar Hauff, (GEOMAR, Alemania), Ke Chung Kim y Claudia A. Violette (Pennsylvania State University), Bernard Landry (E.C.O.R.C., Agriculture Canada), Juan J. Morrone (Facultad de Ciencias, UNAM), James Pindell (Tectonic Analysis Ltd., Billingham), Robert Ricklefs (University of Missouri) y Chris Sinton (Alfred University) por sus críticas y comentarios; y a Wilson Lourenço y Thomas Schlemmermyer por información sistemática y distribucional. Estoy muy agradecido a mi esposa Claudia Violette por revisar críticamente el manuscrito.

Referencias

- Ahn, K. y J. S. Ashe. 1996.** A revision of *Rothium* Moore and Legner (Coleoptera: Staphylinidae: Aleocharinae) with a discussion of its phylogenetic relationships. *J. Kansas Ent. Soc.*, 69: 234-256.
- Axelrod, D. I.** 1972. Ocean-floor spreading in relation to ecosystematic problems. *Univ. Ark. Occ. Pap.*, 4: 15-68.
- Belles, X.** 1992. Sistemática, historia natural y biogeografía del género *Ptinus* Gorham, 1880 (Coleoptera, Ptinidae). *Eos*, 68(2): 167-192.
- Bickel, D. J., y B. J. Sinclair. 1997.** The Dolichopodidae (Diptera) of the Galápagos islands with notes on the New World fauna. *Ent. Scand.*, 28: 241-270.

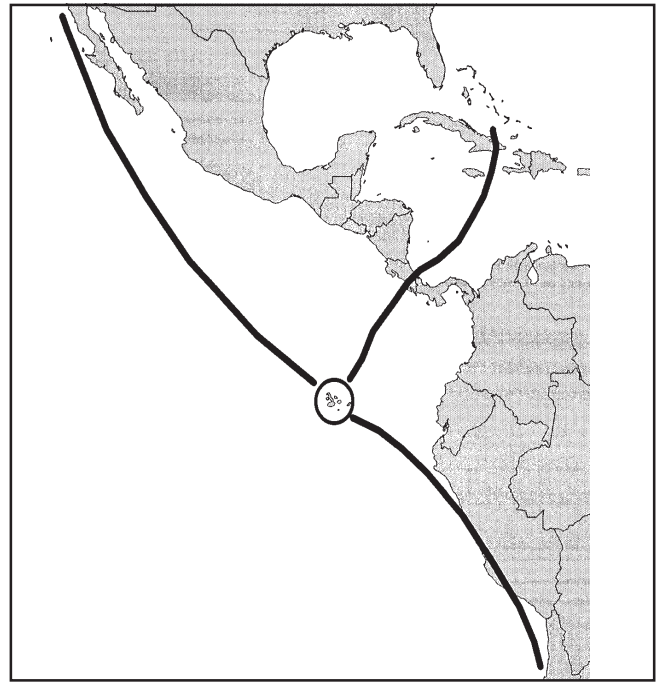


Fig. 4. Resumen de los trazos estándar que unen la Galápagos con América del Norte, oeste de América del Sur y el Caribe (tomado de Croizat, 1958). Estos trazos representan el rango de distribuciones individuales y localidades geográficas que señalan patrones espaciales comunes. Las Galápagos son un nodo biogeográfico.

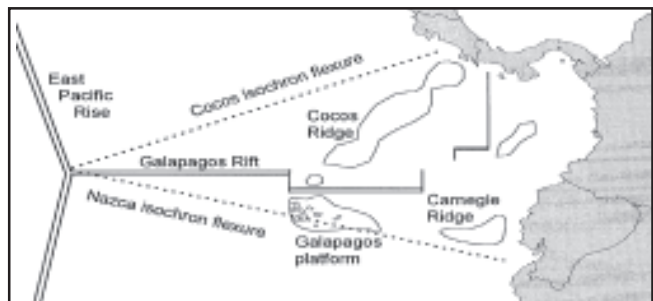


Fig. 5. Estructura tectónica del Pacífico este (tomado de Holden y Deitz, 1972), mostrando las relaciones geológicas de las Galápagos.

Bowman, R. I., M. Berson, y A. E. Leviton. 1983. *Patterns of evolution in Galapagos organisms*. Pacific Division, AAAS, San Francisco, California, 586 p.

Brown, J. H. y M. V. Lomolino. 1998. *Biogeography*. Sinauer associates, Sunderland, Massachusetts.

Brown, J. W., J. P. Donahue y S. E. Miller. 1991. Two new species of geometrid moths (Lepidoptera: Geometridae: Ennominae) from Cocos Island, Costa Rica. *Nat. Hist. Mus. Co. Contrib. Sci.*, 423: 11-18.

Carlquist, S. 1965. *Island life*. The Natural History Press, Garden City, New York.

Carson, H. L. 1992. The Galapagos that were. *Nature*, 355: 202-203.

Christie, D. M., R. A. Duncan, A. R. McBirney, M. A. Richards, W. M. White, K. S. Harpp y C. G. Fox. 1992. Drowned islands downstream from the Galapagos hotspot imply extended speciation times. *Nature*, 355: 246-248.

Constantino, R. 1998. Catalog of the living termites of the New World (Insecta: Isoptera). *Arq. Zool. (São Paulo)*, 35(2): 135-230.

- Cox, A.** 1983. Ages of the Galapagos islands. *En: Bowman, R. I., M. Berson y A. E. Leviton (eds.), Galapagos Organisms*, AAAS, San Francisco, pp. 11-23.
- Cox, C. B. y P. D. Moore.** 1993. *Biogeography: An ecological and evolutionary approach*. Blackwell Scientific Publications, Oxford.
- Craw, R. C. y P. Weston.** 1984. Panbiogeography: A progressive research programme? *Syst. Zool.*, 33: 1-13.
- Craw, R. C., J. R. Grehan, y M. J. Heads.** 1999. *Panbiogeography: Tracking the history of life*. Oxford University Press, New York.
- Croizat, L.** 1952. *Manual of phytogeography*. Junk, The Hague.
- Croizat, L.** 1958. *Panbiogeography*. Publicado por el autor, Caracas.
- Croizat, L.** 1976. Biogeografía analítica y sintética ("Panbiogeografía") de las Americas. *Bib. Acad. Ci. Fís. Mat. Nat.*, 15: 1-454.
- Darwin, C.** 1859. *The origin of species by means of natural selection*. John Murray, Londres.
- De Queiroz, K.** 1987. Phylogenetic systematics of iguanine lizards: a comparative osteological study. *Univ. California Publ. Zool.*, 118: 1-203.
- Di Marco, G.** 1994. Les terrains accrés du sud du Costa Rica: Evolution tectonostratigraphique de la marge occidentale de la plaque Carabe. *Mem. Géol. (Lausanne)*, 20: 135-166.
- Dixon, J. R.** 1973. Phyllodactylus Gray: Leaf-toed geckos. *En: Powell, R. (ed.), Catalogue of American Amphibians and Reptiles*, American Society of Ichthyologists and Herpetologists, pp. 141.1-141.2.
- Duncan, R. A. y R. B. Hargraves.** 1984. Plate tectonic evolution of the Caribbean region in the mantle reference frame. *Geol. Soc. Am. Mem.*, 162: 81-93.
- Durnham, J. W.** 1985. Movement of the Caribbean plate and its importance for biogeography in the Caribbean. *Geology*, 13: 123-125.
- Elisens, W. J.** 1992. Genetic divergence in *Galvezia* (Scrophulariaceae): Evolutionary and biogeographic relationships among South American and Galapagos species. *Am. J. Bot.*, 79: 198-206.
- Emerson, A. E.** 1969. A revision of the Tertiary fossil species of the Kalotermitidae (Isoptera). *Am. Mus. Nov.*, 2359: 1-57.
- Feininger, T.** 1987. Allochthonous terranes in the Andes of Ecuador and northwestern Peru. *Can. J. Earth Sci.*, 24: 266-278.
- Frost, D. R.** 1992. Phylogenetic analysis and taxonomy of the *Tropidurus* group of lizards (Iguana: Tropiduridae). *Am. Mus. Nov.*, 3033: 1-68.
- Gay, F. J.** 1975. An Australian species of *Incisitermes* Krishna (Isoptera: Kalotermitidae). *J. Aust. Ent. Soc.*, 14: 395-398.
- Hauff, F., K. Hoernle, H.-U. Schminke, y R. Werner.** 1997. A mid-Cretaceous origin for the Galapagos hotspot: Volcanological, petrological and geochemical evidence from Costa Rican oceanic crustal segments. *Geol. Rund.*, 86: 141-155.
- Heywood, V. H.** 1993. *Flowering plants of the World*. Oxford University Press, New York.
- Holden, J. C. y R. S. Dietz.** 1972. Galapagos Gore, NazCoPac Triple Junction and Carnegie/Cocos Ridges. *Nature*, 235: 266-269.
- Keast, A.** 1991. Panbiogeography: Then and now. *Quart. Rev. Biol.*, 66: 467-471.
- Kellogg, J. N. y V. Vega.** 1995. Tectonic development of Panama, Costa Rica, and the Colombian Andes: Constraints from global positioning system geodetic studies and gravity. *Geol. Soc. Spec. Pap.*, 295: 75-80.
- Laj, C., P. Mitouard, P. Roperch, C. Kissel, T. Mourier y F. Megard.** 1989. Paleomagnetic rotations in the coastal areas of Ecuador and northern Peru. *En: Kissel, C. y C. Laj (eds.), Paleomagnetic Rotations and Continental Deformation*. Kluwer Academic Publishers, Dordrecht, pp. 489-511.
- Landry, B. y F. H. Rindge.** 1995. Additions to the Geometridae (Lepidoptera) of the Galapagos Islands, Ecuador, Including a new species of *Eupithecia*. *Am. Mus. Nov.*, 3118: 1-9.
- Lanteri, A. A.** 1992. Systematics, cladistics and biogeography of a new weevil genus, *Galapaganus* (Coleoptera: Curculionidae) from the Galapagos Islands, and coasts of Ecuador and Perú. *Trans. Am. Ent. Soc.*, 118: 227-267.
- Lomize, M. G. y V. S. Zakharov.** 1999. The global asymmetry of island arc distribution and the breakup of Pangea. *Geotectonics*, 33: 89-101.
- Lourenço, W. R.** 1998. Panbiogeographie, les distributions disjointes et le concept de famille relictuelle chez les scorpions. *Biogeographica*, 74: 133-144.
- Mann, P.** 1995. Preface. *En: Mann P. (ed.), Geologic and tectonic development of the Caribbean plate boundary in southern Central America*. Geological Society of America Special Paper 295, Boulder, Colorado, pp. xi-xxxii.
- Mathis, W. N. y W. W. Wirth.** 1978. A new genus near *Canaceoides* Cresson, three new species and notes on their classification (Diptera: Canacidae). *Proc. Ent. Soc. Washington*, 80: 524-537.
- Mattson, P. H.** 1984. Caribbean structural breaks and plate movements. *Geol. Soc. Am. Mem.*, 162: 131-152.
- Mauffret, A. y S. Leroy.** 1997. Seismic stratigraphy and structure of the Caribbean igneous province. *Tectonophysics*, 283: 61-104.
- Mayr, E.** 1982. Vicariance biogeography (review). *Auk*, 99: 618-620.
- Meschede, M. y W. Frisch.** 1998. A plate tectonic model for the Mesozoic and early Cenozoic history of the Caribbean plate. *Tectonophysics*, 296: 269-291.
- Meuffels, H. J. G. y P. Grootaert.** 1984. Dolochopodidae (Diptera) from Papua New Guinea I: The genus *Cymatopus* Kertész with a discussion on *Abatetia* Miller and *Cemocarus* gen. nov. *Ind. Mal. Zool.*, 1: 141-158.
- Montgomery, H., E. A. Pessagno, J. F. Lewis, y J. Schellekens.** 1994. Paleogeography of Jurassic fragments in the Caribbean. *Tectonics*, 13: 725-732.
- Mourier, T., C. Laj, F. Megard, P. Roperch, P. Mitouard, y A. Farfan Medrano.** 1988. An accreted continental terrane in northwestern Peru. *Earth Plan. Sci. Lett.*, 88: 182-192.
- Page, R. D. M.** 1987. Graphs and generalized tracks: Quantifying Croizat's panbiogeography. *Syst. Zool.*, 36: 1-17.
- Peck, S. B.** 1994. Diversity and zoogeography of the non-oceanic Crustacea of the Galapagos Islands, Ecuador (excluding terrestrial Isopoda). *Can. J. Zool.*, 72: 54-69.
- Peck, S. B.** 1996. Origin and development of an insect fauna on a remote archipelago: The Galapagos Islands, Ecuador. *En: Keast, A. y S. E. Miller (eds.) The Origin and Evolution of Pacific Island Biotas, New Guinea to eastern Polynesia: Patterns and Processes*, SPB Academic Publishing, Amsterdam, pp. 91-122.
- Pindell, J. L.** 1993. Regional synopsis of Gulf of Mexico and Caribbean evolution. *GCSSEPM Proc. July 1*, 1993: 251-274.
- Pindell, J. L. y S. F. Barrett.** 1991. Geological evolution of the Caribbean region; a plate-tectonic perspective. *En: Dengo, G. y J. E. Case (eds.), The Caribbean region*, The Geological Society of America, Boulder, Colorado, pp. 405-432.
- Porter, D. M.** 1983. Vascular plants of the Galapagos: Origins and dispersal. *En: Bowman, R. I., M. Berson, y A. E. Leviton (eds.), Galapagos organisms*, AAAS, San Francisco, pp. 33-96.
- Pulawski, W. J.** 1986. *Tachysphex peruanus*, a new species related to *Tachysphex galapagensis* Williams (Hymenoptera: Sphecidae). *Pan-Pac. Ent.*, 62: 95-98.
- Rassmann, K.** 1997. Evolutionary age of the Galapagos iguanas predates the age of the present Galapagos islands. *Mol. Phyl. Evol.*, 7: 158-172.
- Sinton, C. W., R. A. Duncan, M. Storey, J. Lweis, y J. J. Estrada.** 1998. An oceanic flood basalt province within the Caribbean plate. *Earth Plan. Sci. Lett.*, 155: 221-235.
- Sites, J. W., S. K. Davis, T. Guerra, J. B. Iverson y H. L. Snell.** 1996. Character congruence and phylogenetic signal in molecular and morphological data sets: a case study in the living iguanas (Squamata, Iguanidae). *Mol. Biol. Evol.*, 13: 1087-1105.
- Steadman, D. W. y C. E. Ray.** 1982. The relationships of *Megaoryzomys curioi*, an extinct cricetine rodent (Muroidea: Muridae) from the Galapagos Islands, Ecuador. *Smith. Contrib. Paleont.*, 51: 1-23.
- Stockert, B., W. V. Maresch, M. Bix, C. Kaiser, A. Toetz, R. Kluge y G. K. Kruckhans-Lueder.** 1995. Crustal history of Margarita Island (Venezuela) in detail: Constraints on the Caribbean plate-tectonic scenario. *Geology*, 23: 787-790.

- Sutton, D. A.** 1988. *A revision of the tribe Antirrhineae*. Oxford University Press, Londres y Oxford.
- Thomas, R. A.** 1997. Galápagos terrestrial snakes: Biogeography and systematics. *Herp. Nat. Hist.*, 5: 19-40.
- Thornton, I.** 1971. *Darwin's islands: A natural history of the Galápagos*. The Natural History Press, Garden City, New York.
- Vandel, A.** 1968. Isopodes terrestres. *En: Leleup, N. y J. Lelup (eds.) Mission Zoologique belge aux îles Galapagos et en Ecuador 1964-1965*, Institut Royal des Sciences Naturelles de Belgique, pp. 37-168.
- Van Soest, R. W. M., y J. N. A. Hooper.** 1993. Taxonomy, phylogeny and biogeography of the marine sponge genus *Rhabdermia* Topsent, 1890 (Desmospongiae, Poecilosclerida). *Sci. Mar.*, 57: 319-351.
- Van Steenis, G. G. G. J., y M. M. J. Van Balgooy.** 1966. Pacific plant areas volume 2. Blumea Supplement 5.
- Wendel, J. F., A. Schnabel y T. Seelanan.** 1995. An unusual ribosomal DNA sequence from *Gossypium gossypoides* reveals ancient, cryptic, intergenomic introgression. *Mol. Phyl. Evol.*, 4: 298-313.
- Wiles, J. S. y V. M. Sarich.** 1983. Are the Galapagos iguanas older than the Galapagos? *En: Bowman, R. I., M. Berson, y A. E. Levington (eds.), Patterns of evolution in Galápagos organisms*, AAAS, San Francisco, pp. 177-186.
- Wittmer, W.** 1984. Über die gattungen *Ablechrus* Waterh. und *Tucumanianus* Pic (Coleoptera, Malachiidae) (37. Beitrag zur Kenntnis der neotropischen Fauna). *Ent. Bras.*, 9: 226-243.
- Wright, J. W.** 1983. The evolution and biogeography of the lizards of the Galapagos archipelago: Evolutionary genetics of *Phyllodactylus* and *Tropidurus* populations. *En: Bowman, R. I., M. Berson, y A. E. Levington (eds.), Patterns of evolution in Galapagos organisms*, AAAS, San Francisco, pp. 123-155.

HACIA LA GÉNESIS DE LA TEORÍA DE LA DERIVA CONTINENTAL

Carlos Pérez Malvárez y Rosaura Ruiz Gutiérrez

Durante al menos tres siglos y medio llamó la atención el contorno de los continentes a través de las costas del Atlántico, por posibles uniones continentales, y se ofrecieron varias conjeturas para explicar este hecho. Entre quienes expresaron ideas al respecto podemos mencionar a Bacon (1620), Placet (1668), Buffon (1749), Lillenthal (1756), Young (1810), Hopkins (1844), Humboldt (1845), Owen (1857), Snider (1858), Lovisato (1874), Wettstein (1880), Fisher (1881), Warring (1887), Coxworthy (1890), Pickering (1907), Mantovani (1909), Taylor (1910), Baker (1911) y Wegener (1912). También habría que incluir a Hopkins (1844), Forbes (1846), Hooker (1860) y Darwin (1859). A continuación presentamos las ideas más relevantes de algunos de estos personajes y una discusión sobre la inclusión de Darwin.

La existencia de una geografía de extensión global es prerequisite para la formulación de hipótesis científicas acerca del origen de los continentes y océanos. Esto quiere decir que formular una hipótesis sobre la coincidencia de las líneas de costa entre continentes separados solo sería posible hasta alcanzar una cartografía completa de nuestro planeta (Rupke, 1970). De acuerdo con Raisz (1985), ello nos ubica a partir de 1529 con el mapa de Diego Ribero, quien fue uno de los pocos sobrevivientes del viaje de Magallanes. Dice Raisz, comentando el mapa de Ribero, ...el contorno de las diferentes partes del mundo es de una notable actualidad...

En la obra *Novum Organum* de Francis Bacon (1561-1628) (Fig. 1), escrita en 1620, se comenta la correspondencia existente entre la costa occidental de África y la oriental de Suramérica como difícilmente accidental, pero no se ofrece interpretación alguna de esas observaciones (Tarlíng y Tarlín, 1986). En una traducción al español de la edición mexicana de la obra de Bacon, que a continuación citamos, se presentan las ideas de Bacon sobre la similitud entre los continentes. Bacon (1620) se expresa así: ...Se ven estos hechos en la configuración de África y del Perú junto a las tierras que se prolongan hasta el estrecho de Magallanes. Una y otra región tiene istmos y promontorios semejantes, lo que, sólo por causas idénticas, tiene explicación razonable... Otros análogos: el nuevo y el antiguo mundo; uno y otro se ensanchan, se extienden hacia el Norte, se estrechan hasta terminar en punta hacia el mediodía...

Bacon no sugiere explícitamente que los dos continentes pudieran haber estado juntos en otro tiempo y su observación parece la comparación lógica de un filósofo, carente de cualquier idea preconcebida acerca de la deriva continental, comprometido más bien entre dos objetos de figura similar, África y Suramérica. En consecuencia, Bacon no podría considerarse como precursor de la teoría de la deriva continental, pues no compara la oposición de las líneas de las costas atlánticas, que la teoría de la deriva continental asume que estuvieron originalmente juntas (Carozzi, 1970).

La opinión de Rupke (1970) es que Bacon no podría haber expresado su comentario sin un conocimiento cartográfico adecuado para la época. Tyrrell (1972) agrega que Bacon señaló la forma triangular de los continentes y su mayor anchura hacia el norte, observando que se trataba de una circunstancia que no podía atribuirse a una simple casualidad. En este sentido, una de las más sorprendentes explicaciones de este fenómeno es la que se conoce con el nombre de *teoría tetraédrica*.

El padre François Placet, prior de la abadía Bellosanne, cerca de Rouen, en un trabajo publicado en París, en 1668, intitulado *La Corruption du grand et petit Monde ...où il est montre que devant le Deluge, l'Amérique n'estoit point separée des autres du Monde, et qu'il n'y avoit aucune Isle dans la Mer*, supuso la separación de las Américas de las otras partes del mundo igual que Sir Francis Bacon. Placet, en la primera

parte de su volumen, discutió las *catástrofes locales* descritas por autores clásicos y mostró que tales eventos son consecuencia del pecado original y que sus efectos son de menor importancia comparados con el producido por el Diluvio. En su capítulo "*Avant le Deluge*". Placet enunció que, de acuerdo con el texto del Génesis, el Creador ordenó que las aguas cubrieran por entero la Tierra, reunidas al mismo tiempo en un único lugar, caracterizado por tierra árida y formando una única masa. Para Placet, América como muchas islas e imperios que ocurren hoy de un extremo a otro del océano, no todo el tiempo han estado separadas de los continentes y, desde luego, la catástrofe mundial (el Diluvio) es responsable de su separación colapsando provincias y formando abismos a lo largo de ellas.

El trabajo de Placet sugirió que el Viejo y el Nuevo mundos habían quedado separados como consecuencia del Diluvio. Sin embargo, la visualización de separación de Placet no conlleva ninguna similitud con un proceso de deriva continental. Además, especula que América se originó de la aglomeración de islas o por la depresión de masas de tierra, la Atlántida, entre el oeste de Europa y África, que causó una elevación compensatoria originando lo que ahora es América.



Fig. 1. Frontispicio de *Novum Organum* de Francis Bacon.

Es por ello que Rupke (1970) sostiene que las ideas que se expresan como antecedentes de la deriva antes de 1900 pueden estar equivocadas, pues no necesariamente se referían a la deriva de los continentes, como es el caso de las ideas de Bacon y Placet.

Un siglo después, George Louis Leclerc Conde de Buffon (1707-1788) reflexionó acerca de la posición y forma de los continentes. Buffon (1785), en una edición en español de su *Historia Natural*, Tomo I, en el Discurso Segundo, sobre la 'Historia y Teórica de la Tierra' escribe: ...¿No debe todo esto inclinarnos a creer que efectivamente ha habido grandes revoluciones en la superficie de la tierra, y que el mar ha podido abandonar y dejar descubierta la mayor parte de las tierras que ocupaba en otro tiempo? Si quisiésemos, por ejemplo, *suponer por un instante que el antiguo y nuevo mundo no componían en otro tiempo sino un solo continente*, y que con un violento terremoto la antigua Atlántida de Platón se hubiese hundido, el mar debería precisamente haber corrido de todas partes a formar el Océano Atlántico, y por consiguiente dejar descubiertos vastos continentes, que acaso son los que habitamos... Luego en el capítulo sobre 'Pruebas de la Teórica de la Tierra', artículo VI sobre Geografía, señala: El antiguo y el nuevo continente están casi opuestos el uno al otro; el antiguo se extiende más al norte del Ecuador que al sur; y al contrario el nuevo se extiende más al sur que al norte del Ecuador...

De lo anterior, encontramos ideas de similitud física entre los contornos de los continentes y la idea de una unión anterior entre el Viejo y Nuevo mundo que forman un solo continente a través de la mítica Atlántida de Platón. La idea de una gran isla, como un puente de unión continental, será heredada para invocar puentes intercontinentales posteriores o posibles uniones continentales pasadas, para explicar la migración de biotas.

De acuerdo con Rupke (1970) en el siglo XVIII se encuentra una referencia que parece implicar a la primera persona que sugiere la idea del desplazamiento continental y se encuentra en Theodor Christoph Lilienthal, profesor alemán de Teología en la Universidad de Königsberg, quien escribió una serie de libros apologeticos bajo el título *Die gute Sache der Göttlichen Offenbarung* (1756). Lilienthal había estudiado los trabajos de los geólogos diluivistas del siglo XVII y XVIII, y fue cuidadoso al convencerse de una extensión global y de la realidad catastrófica del Diluvio bíblico. Fue dentro de este cuadro de *catastrofismo bíblico* que Lilienthal se convenció de la posibilidad del desplazamiento continental. Su punto de partida fue el texto bíblico referente a los días en que la Tierra fue dividida. Con una base etimológica argumentó que ésta fue una división física de la Tierra después del Diluvio.

Para apoyar su visión, Lilienthal adecuó las costas atlánticas de África y Suramérica. Escribió: La Tierra fue dividida. El mensaje, sin embargo, estrictamente hablando significa que tal división ocurre con tierras y aguas... Esto es también apropiado por el hecho que lo opuesto, no obstante por el mar que separó las costas de muchas regiones tiene un contorno congruente que cubre cada posición orilla por orilla; por ejemplo la parte sur de América y África.

Ideas derivistas en el siglo XIX

Carey (1988) proporcionó una lista de autores que en algún momento expusieron ideas derivistas. Si se considera desde Hopkins (1844), durante el siglo XIX se encuentran, entre otros, a Humboldt (1845), Forbes (1846), Owen (1857), Snider (1858), Hooker (1860) y Fisher (1881). Incluimos a estos autores como parte del contexto en que Darwin escribe *El Origen de las Especies*.

Evan Hopkins propuso una teoría de amplia escala de movimiento continental, en su obra *On the Connexion of Geology with Terrestrial Magnetism* publicada en 1844. Hopkins fue un ingeniero practicante de la minería, asociado a *The Geological Society of London*, que trabajó en Europa, Norteamérica y Australia con especial interés en la formación y localización de los depósitos de oro. Él creía que su teoría global podría ser de valor en las operaciones mineras. Proponía que la fuerza de la

deriva para el movimiento continental estaba en el magnetismo de la Tierra. Existe una continua circulación de fluido magnético hacia el Polo Norte, desde el Polo Sur, entonces circunda el globo y se conduce eléctricamente a través de los océanos y regresa al Polo Norte. Los océanos contienen varias sustancias en solución. En el Polo Sur se cristalizan por el flujo magneto-eléctrico, formando los continentes que fueron llevados hacia el norte. Los continentes eran flexibles composiciones cristalinas flotando en y moviéndose a través de un denso fluido. Para apoyar su disputa del movimiento hacia el norte de las tierras, comparó las determinaciones de latitud antiguas y modernas, referidas a mitos y leyendas y notó la concentración de tierra en el hemisferio norte. También discutió sobre la permanencia de tierras tropicales en el lejano norte y sobre los restos glaciares en masas de tierra ahora no lejos del trópico. Esto, dijo Hopkins, no puede explicarse en términos de una calma general de la Tierra. La congruencia de las líneas de costa opuesta fue de poco interés para sus nociones sobre el origen de los movimientos de los continentes. La teoría de Hopkins no fue lyellana, pero fue insistente en convenir en una mejor teoría global acorde con la física y que fuera uniformitarista (Le Grand, 1988).

Friedrich Heinrich Alexander von Humboldt (1769-1859) reconoció el ajuste de las líneas de costa de África y Suramérica y estaba impresionado por la similitud geológica entre los dos continentes. Especuló que un evento catastrófico hundió las masas de tierra que conectaban Europa y África con América. En una edición en español de su obra *Cosmos* (1874), expresó: ...Nuestro Océano Atlántico presenta todos los rasgos que caracterizan la formación de un valle. Diríase que el choque de las aguas se ha dirigido primero hacia el Noreste, luego hacia el Noroeste, y después otra vez hacia el Noreste. El paralelismo de las costas situadas al Norte del décimo grado de latitud austral; los ángulos salientes y entrantes de las tierras opuestas; la convexidad del Brasil, que mira hacia el golfo de Guinea; la de África, opuesta al golfo de las Antillas; todo en una palabra, confirma estas consideraciones que pudieron parecer en un principio temerarias... Largo tiempo ha que hice yo observar de cuanto interés era para la geognosia la comparación de las costas occidentales del África y de la América del Sud bajo los trópicos..

De lo expresado por Humboldt, se percibe una idea de similitud física, muy similar a la de Bacon y Buffon. Su explicación, sin embargo, es distante de una ruptura y deriva continental. Para Carozzi (1970), Humboldt no sugirió un posible mecanismo de cómo los continentes pudieron haber derivado aparte. Él más bien enfatizó el paralelismo de la oposición de las costas del Atlántico y el carácter complementario de su geología.

De acuerdo con Marvin (1974), no obstante las implicaciones de la teoría de la contracción, o posiblemente por ignorancia de ello, sólo dos publicaciones americanas del siglo XIX tratan sobre el desplazamiento continental, la de Owen y la de Snider. Richard Owen, profesor de Geología y Química en The University of Nashville, en Tennessee, fue el primero en escribir sobre el tema. En su libro *Key to the Geology of the Globe*, publicado en 1857, Owen describió el mundo inorgánico como sujeto a procesos similares a la reproducción, creciendo y decayendo tal como se observa en la materia viva.

Owen pudo haber sido el primer escritor en sugerir que la Tierra no es una esfera sino un tetraedro, una figura envuelta por cuatro triángulos equiláteros que, para un área superficial dada, incluya el menor volumen posible. Pensó que la primera tierra que fracturó la superficie del océano original fue una gruesa corteza sobre la porción norte del núcleo de un tetraedro que rotó sobre un eje vertical. La erosión de la superficie terrestre combinada con la sedimentación y el abundante crecimiento orgánico en los trópicos causó un cambio en la superficie y esto balanceó el centro de gravedad de la masa entera. Ante esto, la masa de la corteza se convirtió en nuestros continentes actuales los cuales fueron sobrepuestos, con Suramérica reposando sobre el norte de África y Australia extendiéndose sobre Arabia. De acuerdo con Owen, el cambio en el centro de gravedad fue resultado de convulsiones violentas que inclinaron el giro del eje que pudo al mismo tiempo cambiar la posición relativa del mar y la tierra, especialmente si, como se supone,

las fuerzas internas fueron suficientes para atenuar la corteza, incrementando su diámetro ecuatorial, separando las más sólidas masas montañosas y continentes por la extensión de materiales plásticos intermedios, produciendo así amplios canales tales como el Atlántico, dentro del cual las aguas fluyeron muy parecido a un final convulsivo.

Owen sugirió que el planeta pasó por una expansión final tan grande que la Luna pudo haber sido lanzada hacia el espacio como “un óvulo terrestre” de una región del Mediterráneo. Este evento lo comparó con la ruptura de un folículo de Graaf y la expulsión de una semilla. Varios escritos han asociado la ruptura continental y la apertura del Atlántico con catástrofes que implicaron a la Luna con una expansión global. Owen fue el primero en proponer la división de bloques de corteza en términos claros, y lo atribuyó a ambos agentes.

Owen fue un científico altamente respetado y fue uno de los primeros asociados de la *Geological Society of America*. El concepto de Owen de una Tierra tetraédrica fue ampliamente adoptado por los geólogos, sin embargo muchos de ellos creyeron que se originó con William Lowthian Green, un mercader inglés y ministro del reino en las islas Sandwich, donde hizo extensas observaciones del vulcanismo en Hawái que inspiraron su libro *Vestiges of a Molten Globe*, publicado en 1875. Atribuyó las relaciones antípodas de los continentes y océanos de la Tierra a la forma tetraédrica resultado del colapso gravitatorio del globo en enfriamiento. Las aguas de los océanos cubrieron cada una de las cuatro caras del tetraedro, dejando los márgenes y las cuatro esquinas secas. Con la Antártica ocupando el extremo sur del tetraedro y Eurasia y Norteamérica las tres aristas del norte, Green razonó que la preponderancia de tierras en el hemisferio norte se debe a que este sector se atrasó después que el sur, cuando la Tierra rotó hacia el este. Como resultado, el hemisferio sur viró 30° al este, como en un plano gemelo de un cristal gigante, desplazándose los continentes del sur con respecto a los del norte. La torsión del plano se marcó por los mares Mediterráneo y del Caribe y el cinturón montañoso este-oeste de Eurasia.

La llamada hipótesis tetraédrica era un intento ingenioso para explicar, entre otras cosas, la notable contracción de tierra en el hemisferio septentrional y de agua en el meridional, combinada con el contraste inverso en las regiones polares. Un tetraedro es un poliedro limitado por cuatro triángulos equiláteros, a modo de una pirámide con tres caras laterales. Puesto que para una superficie dada, una esfera es la figura regular de volumen máximo, mientras el tetraedro es la de volumen mínimo, se pensó que un globo, al contraerse tendería a encogerse hacia la forma tetraédrica. Así, considerando a la Tierra como un globo en contracción, las depresiones oceánicas se reducirían, desde esta perspectiva, por un aplastamiento irregular de la corteza, a consecuencia de una contracción interna; los océanos Pacífico, Índico, Atlántico y Ártico corresponden a las cuatro caras tetraédricas, mientras los continentes se separarían, como elevadas regiones que encierran las aristas y vértices. En la actualidad, la forma de distribución de la tierra y el mar se representa a grandes rasgos por un tetraedro apoyado sobre un vértice que es el polo Sur, y en el cual se observa que una cara, la correspondiente al Pacífico, es mucho más grande que las otras. Una objeción fatal para la hipótesis tetraédrica es que una Tierra con una corteza homogénea no pudo haberse contraído en forma tetraédrica, por la razón de que cualquier aproximación a esta figura geométrica en un cuerpo de la masa de la Tierra sería inestable gravitatoriamente e incompatible con la isostasia. El peso de las caras y los vértices sobresalientes, si se hubieran desarrollado alguna vez, sería tan grande que se hundirían hasta que se restaurara otra vez la forma estable de un globo. Un globo muy pequeño podría contraerse en una forma parecida a un tetraedro; pero nunca si es tan enorme como la Tierra (Holmes, 1952).

De acuerdo con Marvin (1974), la hipótesis tetraédrica tuvo numerosas aproximaciones e imperfecciones y, ante un modelo geométrico más estricto, no pudo explicar la forma triangular y el arreglo de los continentes y océanos. Sin embargo, tuvo buena acogida tanto que, en 1938, Walter Bucher, profesor de Geología por la Universidad de Cincinnati, objetó la hipótesis del desplazamiento continental porque, entre

otras muchas fallas, violaba el concepto de una Tierra tetraédrica. Quizá el concepto siempre padeció de problemas, como el hecho que las aristas permanecieron arriba a pesar de la presión que ejercía la gravedad, y finalmente tuvo que ser abandonada cuando las mediciones geodésicas mostraron que la Tierra era un elipsoide imperfecto antes que un tetraedro imperfecto.

En la primera mitad del siglo XIX, varios habían observado la congruencia de las líneas de costa del Atlántico sur, o bien habían hecho especulaciones sobre si el océano Atlántico se había formado a partir de la depresión de un misterioso continente anterior, *Atlántida*, o a partir de la excavación de un enorme valle. Snider fue el primero en presentar una idea defendiendo que los continentes que actualmente están limitados por el Atlántico, anteriormente habían estado en contacto y después se habían separado.

Casi dos siglos después de la obra de Bacon, en 1858, el americano residente en París Antonio Snider-Pelligrini publicó un libro con el título *La Création et ses Mysteres dévoilés. Ouvrage où l'on expose...l'origine de l'Amérique et de ses Habitants primitifs*, en el que intentó explicar el origen de las Américas y de sus poblaciones indígenas. Snider asumió que antes del Diluvio, las tierras secas formaron una única masa que a través de la acción de fuego subterráneo incrementaron su endurecimiento como resultado de la distribución irregular de la cristalización. A su vez, durante el Diluvio, se incrementó la expansión debido al vulcanismo, llevando a la fractura de las tierras áridas, principalmente a lo largo de la mayor fisura y las islas del Atlántico, acompañado por sus volcanes, y derivaron hacia el oeste durante una única conmovión hasta que el equilibrio planetario se alcanzó al convertirse en América. Como prueba de este desplazamiento es la similitud de las costas opuestas del Atlántico (Carozzi, 1970).

En su intento de explicar el origen de las poblaciones indígenas, Snider presentó una serie de hipótesis sobre el hecho de que las Américas no se cubrieron por las aguas del Diluvio como otros continentes y que por lo tanto, sus antediluvianas poblaciones escaparon a la catástrofe y evolucionaron a partir de los fundadores nativos. La conclusión de Snider es que América es realmente la antigua Atlántida de tiempos antediluvianos. Por tanto, dice Carozzi (1970), Snider aparece como el primer precursor de la idea de la deriva continental, al tener en cuenta uniones y divisiones de los continentes en el mismo sentido que Taylor y Wegener expresaron en la primera década del siglo XX. En el trabajo de Snider se realizaron las primeras observaciones respecto a las semejanzas de tipo geológico entre ambos continentes, a partir del intento por explicar la distribución de plantas fósiles idénticas en los sedimentos del carbonífero en Europa y en América del Norte.

A su vez, Snider elaboró el primer diagrama de los continentes de ambos lados del Atlántico antes y después de su separación (Fig. 2) Este trabajo, dice Rupke (1970), es considerado dentro de lo que se conoce como *catastrofismos múltiples*, en donde el Diluvio de Noé es el último de una serie de procesos catastróficos. En apoyo a su visión Snider adujo en primer lugar a las pruebas físicas, como la adecuación de las costas de África y Suramérica, formaciones geológicas con el mismo tipo de roca y el hallazgo de fósiles idénticos en los dos continentes.

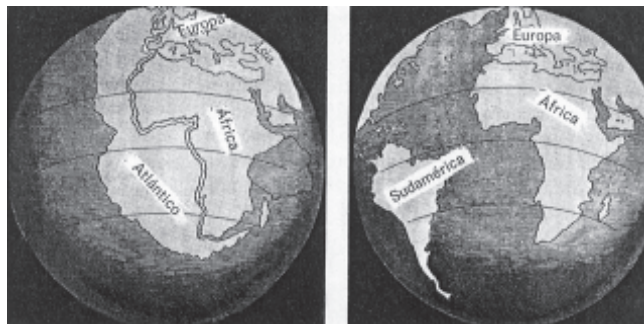


Fig. 2. Mapa publicado por Antonio Snider en 1858.

Hallam (1989) señaló que el libro de Snider parece más una obra de la cosmogena especulativa del final del siglo XVII que un tratado del siglo XIX. Además, no cabría esperar que las ideas fantásticas de Snider, propuestas sin prácticamente prueba alguna, fueran tomadas en serio por la comunidad geológica, sobre todo teniendo en cuenta que se basaban, por encima de todo, en las ideas catastrofistas que Lyell había refutado de una manera tan efectiva.

Otro autor que merece nuestra atención, es el reverendo inglés Osmond Fisher (1817-1914), en especial porque su libro *Physics of the Earth's Crust* (1881) es el primer tratado general sobre geofísica. Fisher cuestionó la permanencia de la base de los océanos. Sugirió que hay rasgos recientes en ellas que permiten, al contrario de los presentes en continentes antiguos, señalar que hubo cambios. Propuso que la Luna había sido arrancada y la enorme depresión dio lugar al océano Pacífico, moviéndose los continentes hacia esta depresión dando como resultado una grieta de las Américas desde el Viejo Mundo. En este sentido siguió a G.H. Darwin (1845-1912) en su propuesta de 1879, de que la Luna había sido expulsada de la Tierra en una primera época de la historia de ésta, dejando a su paso la cicatriz gigantesca que formó el océano Pacífico (Le Grand, 1988).

Como C. E. Dutton en América, quien fue el responsable del planteamiento de la moderna teoría de la compensación isostática, Fisher tuvo serias dudas sobre si la contracción debida al enfriamiento era suficiente para causar un acortamiento de la corteza terrestre como el que indicaban determinados accidentes, como los grandes pliegues y cabalgamientos que se empezaban a descubrir en los Alpes. Discutió varios cálculos sobre la edad de la Tierra que estaban basados en el concepto del enfriamiento. Defendía un interior relativamente fluido, con corrientes de convección que eran ascendentes por debajo de los océanos, especialmente por debajo de la cresta continental atlántica, y descendentes por debajo de los continentes (Hallam, 1989).

La afirmación de Fisher, que los continentes y los océanos son permanentes, seguía de una apreciación del principio de la isostasia, sin embargo, eran permanentes de una manera relativa porque debido a la convección de los océanos debían ensancharse hasta una posición media, por la adición de las rocas volcánicas y los continentes debían contraerse hasta formar montañas plegadas en sus márgenes.

El uniformitarismo

El uniformitarismo es la corriente o escuela geológica que en los siglos XVIII y XIX se caracterizará por explicar los procesos geológicos que ocurrieron en el pasado a partir de la comprensión de los procesos geológicos actuales. James Hutton (1726-1797) fue quien, a fines del siglo XVIII, propuso las ideas uniformitaristas. Los trabajos de Hutton aparecieron en 1788, en el volumen primero de *Transactions of the Royal Society* de Edimburgo y se publicó una versión más extensa en dos volúmenes en 1795 con el título de *The Theory of the Earth*. Para Read (1949), ninguna obra ha tenido un efecto tan revolucionario en el mundo del pensamiento y señala que, en ese sentido, la *The Theory of the Earth* puede ocupar el mismo lugar en la biblioteca de un geólogo, que *El Capital* de Marx en la de un economista, y añadiríamos que *El Origen de las Especies* en la de un biólogo.

La teoría de Hutton sobre la Tierra armonizaba con la entonces creciente filosofía científica según la cual el universo es racional y todo en él se halla sujeto a una ley natural inalterable. Hutton pensó que los procesos geológicos que cambian lentamente la faz de la Tierra en la actualidad son suficientes, por sí solos, para explicar la antigua historia de ella, tal y como ha quedado registrada en las rocas más accesibles de la corteza terrestre. Esta era su teoría, a la cual denominaba *uniformitarismo*.

El concepto huttoniano de la Tierra implicaba una escala de tiempo inmensamente grande: argumentó que no existían trazas del comienzo ni indicios del final de los tiempos geológicos. Su conclusión *el presente*

es la clave del pasado y especialmente las implicaciones que la misma conlleva acerca de la edad de la Tierra fueron intensamente atacadas por muchos teólogos y científicos (Booth y Fitch, 1986).

El esquema que prevalecía en tiempos de Hutton era el catastrofismo. Esta hipótesis sostenía que todas las rocas son depósitos de un océano primitivo que en algún tiempo cubrió por entero la Tierra. Este esquema neptunista, catastrófico desde el punto de vista de la historia de la Tierra, tendió a ser aceptado porque el gran mar primitivo que postulaba se tendía a ajustar a las ideas sobre el Diluvio bíblico, teniendo así un interés teológico y además porque era un punto de vista sostenido por uno de los maestros más persuasivos e influyentes de la Europa del siglo XVIII, Abraham Werner (1749-1817). Como resultado de esto, el punto de vista catastrófico se mantuvo por encima de la posición uniformitarista de Hutton durante cuatro décadas.

Al emplear la terminología de Kuhn (1970), se podría decir que el paradigma dominante werneriano, referente al origen por precipitados químicos de rocas como el granito, se mantuvo por un tiempo sobre las ideas de Hutton. Sin embargo, una conclusión final de ésta polémica dio la razón a Hutton que postulaba el verdadero origen del granito. Así, el que denominaremos paradigma de Hutton fue el que predominó; pero no solo en ese sentido, sino también desde la perspectiva del uniformitarismo, generando una revolución en el pensamiento geológico, puesto que rompía con una visión teológica sobre la Tierra. Al ser retomadas estas ideas por Lyell, el uniformitarismo se convirtió en una de las más grandes influencias en el pensamiento de Darwin.

El catastrofismo es un sistema que se remonta a las cosmogonías especulativas de Thomas Burnet (1635-1715), John Woodward (1665-1722) y William Whiston (1667-1752). Fue precisamente en la *Quarterly Review* donde William Whewell (1794-1866) profesor de Mineralogía en Cambridge y uno de los principales críticos de Lyell, fue quien acuña e introduce los términos de catastrofismo y uniformitarismo. La controversia entre catastrofistas y uniformitaristas, que animó las reuniones de la *Geological Society* durante la década de 1830, nunca alcanzó la aspereza que había caracterizado la controversia neptunista-plutonista-vulcanista.

Para Eicher (1973), el concepto de Hutton de un cambio gradual mediante causas físicas encontró en Charles Lyell (1797-1875) a su mejor defensor. Palerm (1982) nos dice que Lyell publicó entre 1830 y 1833 los tres volúmenes de sus *Principles of Geology*, que en cincuenta años se reeditó doce veces, once de ellas con correcciones y ampliaciones del propio Lyell. En 1838 publicó los *Elements of Geology*, dedicados sobre todo a la estratigrafía y a la paleontología. Lyell (1830) se expresó así sobre el trabajo de Hutton en el capítulo IV del primer tomo de sus *Principles of Geology*: Este tratado fue el primero en el que la Geología fue declarada no estar en el sentido de preguntar como se originaron las cosas; lo primero que intentó fue hacer una dispensa completa con todas las causas hipotéticas, y explicar los cambios pasados de la corteza terrestre, con referencia exclusiva a agentes naturales. Hutton trabajó para contribuir a fijar los principios de la geología, como Newton lo hizo en astronomía...

El conocimiento de las fuerzas geológicas que modifican a la naturaleza y las causas de esos cambios que sería el objetivo de la geología nos permite tener una mejor comprensión de la ley uniformitarista. Para Lyell el estado que presenta la corteza terrestre no se debe a grandes cataclismos, sino que en realidad es el resultado de una lenta evolución geológica. En sus *Principles*, Lyell estableció el uniformitarismo como la filosofía aceptada para la interpretación de la historia de la Tierra. Podríamos decir que tendió a exponer con mayor claridad el paradigma huttoniano, *sensu* Kuhn (1970), y hacerlo prevalecer.

Para Rupke (1970), durante el siglo XIX el uniformitarismo reemplazó más y más al catastrofismo como un cuadro explicativo dentro del pensamiento geológico. Sin embargo, la idea de la deriva continental persiste como una clase de evento catastrófico. De acuerdo con Vine (1977), la hipótesis de Wegener fue la primera que formuló el concepto de deriva dentro de un cuadro de explicación uniformitarista.

Darwin y las ideas derivistas

Charles Darwin (1809-1882) se formó como geólogo. Inevitablemente se tiende a contar a Darwin entre los biólogos, dada su preocupación por el origen y la evolución de las especies vegetales y animales. Sin embargo, antes que biólogo fue geólogo, cuando tomó parte en la travesía del *Beagle* de 1831 a 1836. Gracias a los buenos oficios de Henslow, Darwin inició su primer trabajo de campo con Adam Sedgwick (1785-1873) quien era responsable de la cátedra Woodward de Geología en Cambridge. Justamente ese fue el trabajo que indujo a Sedgwick a definir el sistema Cámbrico. Así, a escasos meses antes de embarcarse en el *Beagle*, Darwin se había adiestrado en los trabajos de campo nada menos que de la mano del más eminente geólogo británico (Herbert, 1986). Darwin contaba además con la influencia y la inspiración de dos importantes trabajos que acababa de leer: la narración personal de los viajes de Humboldt por América del Sur, de un notable contenido geológico, y el primer volumen de los *Principios de Geología* de Charles Lyell.

Al principio Darwin había recibido una formación geológica en la escuela catastrofista representada por Sedgwick; sin embargo, da la impresión de que su convencimiento definido de las ideas de Lyell ocurrió de un modo más bien súbito. No obstante, esto no fue exactamente así, pues se sabe que las diferencias de opinión entre Lyell y otros geólogos, como Sedgwick, no eran tajantes. Por ejemplo, con respecto a la geología aplicada ambas escuelas seguían una metodología actualista y no proponían la ocurrencia de muchos cataclismos, aunque Lyell quería llevar mucho más allá que los demás el uniformitarismo (Ruse, 1983).

Otra posibilidad, que no quisiéramos dejar pasar, es establecer una breve discusión sobre el trabajo de Antonio Snider y las ideas de tipo derivista por Darwin. Snider era un catastrofista, que especulaba que cuando la masa en fusión de la Tierra se enfrió y cristalizó, los continentes quedaron de un solo lado, creando una inestabilidad que solo se resolvió después del Diluvio: en ese momento, extensas catástrofes fracturaron y separaron las Américas del Viejo Mundo (Hallam, 1976).

Darwin pudo haber considerado las ideas de Snider, quien publicó su trabajo un año antes de la publicación en 1859 de la primera edición de *El Origen*. La publicación del trabajo original de Snider fue en francés, aunque Darwin no tendría problema al respecto, sin embargo, la publicación inglesa de la obra mostraba las interesantes reconstrucciones de la unión y posterior separación del Nuevo y el Viejo mundos. Sin tratar de justificar a Darwin y sin pretender sobreinterpretarlo, nos preguntamos ¿Es posible que Darwin conociera el trabajo de Snider y que sin embargo no lo convenció? Los mapas de Snider impactan y además su trabajo contenía información de índole paleontológica para postular sus ideas y las uniones antes y después del Diluvio del Viejo y el Nuevo mundos. Darwin era un uniformitarista convencido al momento de escribir *El Origen*. Tenía una concepción dinámica de la Tierra, con una visión geológica distinta a la catastrofista que le podría permitir considerar ideas derivistas. Darwin debía tener conocimiento de las más importantes ideas geológicas expuestas al menos durante el siglo XIX. Cabe preguntarse si eran del conocimiento por Darwin las incipientes ideas derivistas, entre ellas las de Snider, ¿no las consideró por falta de evidencia empírica suficiente, o porque siendo un evento que implicaría ligarlo con el catastrofismo no podía ser admitido por un uniformitarista como explicación científica de un suceso?

A continuación se exponen algunas de las ideas que pueden implicar el conocimiento por Darwin sobre inferencias geológicas derivistas. Darwin (1859), en *The Origin of Species*, capítulo XI sobre la Distribución Geográfica dice: Ningún geólogo encuentra dificultad en que la Gran Bretaña posea los mismos cuadrúpedos que el resto de Europa, pues no hay duda de que en otro tiempo estuvieron unidas.

Darwin se refirió a la unión de Gran Bretaña con Europa como consecuencia de un corredor, resultado de una regresión marina, estableciéndose así un 'puente' que permitió comprender la presencia de los organismos entre un sitio y otro. Este puente no es del mismo tipo

que los postulados como tierras emergidas y que como veremos luego, pues isostáticamente no serían posibles. Darwin percibía la separación de la Gran Bretaña del resto de Europa como resultado de una transgresión marina; sin embargo, Darwin habla en términos de corredores para establecer las uniones, pero nada más.

En el mismo capítulo Darwin dijo: Ningún geólogo discute el hecho que han ocurrido grandes cambios de nivel dentro del periodo de los organismos actuales. Edward Forbes ha insistido sobre el hecho de que todas las islas del Atlántico tienen que haber estado, en época reciente unidas a Europa o África y también Europa con América. De igual modo, otros autores han tendido *puentes hipotéticos* sobre todos los océanos, y han unido casi todas las islas con algún continente.

El trabajo de Edward Forbes (1815-1854), si bien supuso la existencia de centros de origen, al analizar las relaciones entre los distintos elementos de la flora Británica con sus parientes continentales, llegó a la conclusión que la serie de especies idénticas que se encuentran a ambos lados del Canal de la Mancha, se explican mejor por un solo episodio de aislamiento que separó a Gran Bretaña del continente europeo, que por dispersiones repetidas e independientes (Bueno y Llorente, 1991).

Más adelante, Charles Darwin en el capítulo XII sobre la Distribución Geográfica dijo: No niego que existen muchas y serias dificultades para comprender cómo han llegado hasta su patria actual muchos de los habitantes de las islas más lejanas, ya conserven todavía la misma forma específica, ya se hayan modificado después. Pero no hay que olvidar la probabilidad de que hayan existido en otro tiempo, como etapas, otras islas, de las cuales no queda ahora ni un resto.

Darwin leyó los trabajos de Edward Forbes y consideró que éste tenía una idea diferente a la suya, puesto que planteó las uniones de todas las islas con los continentes, lo que interpretamos a partir de procesos de transgresión y regresión marina de gran amplitud. Para Darwin, las islas cercanas a los continentes podían haber estado unidas como resultado de regresiones marinas locales, que permitían el establecimiento de corredores, que posteriormente desaparecen como resultado de una transgresión formando una barrera geográfica. Para Darwin, la postulación de puentes hipotéticos o puentes continentales, no parecen descansar sobre evidencia sólida, pues en su obra en general y en los capítulos que trata sobre la distribución geográfica apenas los mencionó. En estos párrafos, se establecen por Darwin al menos cuatro ideas de índole geológica para explicar la distribución de los organismos, en particular las distribuciones 'anómalas': la explicación de Forbes, la de quienes postularían puentes hipotéticos y las de Darwin sobre las cadenas de islas y los *corredores*.

Para redondear esto, Darwin señaló: Realmente, si hay que dar fe a los argumentos empleados por Forbes, tenemos que admitir que apenas existe una isla que no haya estado unida a algún continente. Esta opinión corta el nudo gordiano de la dispersión de una misma especie a puntos sumamente distantes y suprime muchas dificultades; pero, según mi opinión, no estamos autorizados para admitir tan enormes cambios geográficos dentro del periodo de las especies actuales. Me parece que tenemos abundantes pruebas de grandes oscilaciones en el nivel de la tierra o del mar; pero no de cambios tan grandes en la posición y extensión de nuestros continentes para que en un periodo reciente se hayan unido entre sí y con las diferentes islas oceánicas interpuestas. Admito sin reserva la existencia anterior de muchas islas, sepultadas hoy en el mar, que han servido como etapas a las plantas y a muchos animales durante sus emigraciones.

Pensamos que Darwin tenía conocimiento de algunas ideas derivistas, esto es, que la posición geográfica de los continentes podría haber variado, sin embargo, por carecer de evidencias no las considera seriamente. Incluso sorprende su reconocimiento, como admite, sobre las posibilidades de interpretación biogeográfica que le hubiera proporcionado la idea de una extensión distinta de los continentes. La consideración de las ideas de Forbes, a Darwin le hubieran permitido resolver problemas sobre la distribución de las especies, pero lo que ocurre es solo un rechazo a esas ideas. Darwin, sin embargo, rechazó la visión de Forbes

cuando reconcilió su conocimiento de la distribución biológica con su doctrina de que cada especie procede de un único sitio.

Es bien conocido que Darwin tuvo dos influencias importantes en su vida: una, la de Charles Lyell, su tutor, protector y consejero; la otra, de J.D. Hooker (1817-1911), su colega y crítico más conocedor de sus ideas sobre la evolución y la biogeografía. A partir de 1844, Darwin trabajó con más coherencia su teoría acerca del origen de las especies, con la constante ayuda de Hooker y mediante una abundante correspondencia no solamente acerca de la identificación de plantas y la provisión de listas de las mismas de acuerdo con su lugar de origen, sino en especial con la crítica de las ideas globales de Darwin acerca de la biogeografía, las relaciones de floras y faunas y las adaptaciones de los organismos. Hooker, al igual que Darwin, pensaba que la comprensión de la distribución geográfica de los animales y las plantas era una pieza clave para entender el origen de las especies, ya que su distribución podría explicar aspectos de su desarrollo y esto marcaba una importante diferencia entre ellos y Lyell.

Hooker fue uno de los primeros que sugirieron la intervención de cambios tectónicos para explicar los patrones de distribución biótica meridionales; él proponía que era adecuado pensar en movimientos continentales para explicar la similitud entre las biotas endémicas de la Patagonia, Australia y Nueva Zelanda (Llorente y Espinosa, 1991).

Hooker retomó la idea de Forbes y la generalizó para explicar la distribución de especies vegetales en el hemisferio sur; supuso la misma historia para las biotas y la Tierra. Afirmó que para entender la distribución actual de plantas, es necesario estudiar los cambios que ocurrieron en el pasado tanto en el clima como en la distribución de tierras y mares. Para Hooker, después de haber estudiado la flora del hemisferio austral, así como los mecanismos de dispersión de diversos grupos vegetales, concluyó que las afinidades entre grupos endémicos de Australia, Tasmania y Nueva Zelanda, con la porción austral de Suramérica y de África, podía entenderse mejor bajo la hipótesis de que en el pasado existió una gran masa terrestre continua, posteriormente fragmentada y disgregada. Aunque en el tiempo en que vivió Hooker predominó una visión inmovilista de la corteza terrestre, se pensaba en la mayor facilidad de los organismos para desplazarse hasta encontrar continentes que imaginar una fuerza tan colosal que moviera continentes enteros (Bueno y Llorente, 1991).

Darwin, decidió considerar lo siguiente, expresado en el capítulo XI sobre Distribución Geográfica: Creyendo, por las razones que antes se han expuesto, que *los continentes actuales han permanecido mucho tiempo casi en las mismas situaciones relativas, aunque sujetos a grandes oscilaciones de nivel*, me inclino mucho a extender la hipótesis precedente, hasta deducir que durante un periodo anterior más caliente, como el periodo Plioceno antiguo, en las tierras circumpolares, que eran casi ininterrumpidas, vivía un gran número de plantas y animales iguales y que estas plantas y animales, tanto en el mundo antiguo como en el nuevo, empezaron a emigrar hacia el Sur cuando el clima se hizo menos caliente, mucho antes del principio del periodo glacial.

A pesar del contexto en que Darwin escribe su trabajo, esto es, en el marco del surgimiento de primeras ideas derivistas, él mantiene una visión inmovilista de la corteza terrestre y sólo considera la aceptación de posibles corredores para explicar la distribución de ciertos grupos de organismos, pues recordemos que para él lo que mejor explica esa distribución es la dispersión a través de lo que denomina medios accidentales de distribución. Para Darwin son más importantes los efectos de las regresiones y transgresiones marinas para establecer uniones y desuniones entre regiones y así explicar la distribución de los organismos; desde esta perspectiva se le puede situar con una visión permanentista de los continentes.

Las ideas de Frank B. Taylor

En este siglo las ideas derivistas fueron retomadas por Frank B. Taylor, quien publicó en junio 3 de 1910 en el *Bulletin of the Geological Society of America* un trabajo con el título 'Bearing of the Tertiary mountain belt

on the origin of the Earth's plan'. De acuerdo con Hallam (1989), en éste se presenta la primera hipótesis coherente sobre lo que ahora llamamos la deriva de los continentes.

El punto de partida de la hipótesis de Taylor no es, como podría esperarse, la coincidencia del contorno de los continentes que bordean el Atlántico, sino la disposición de las cadenas montañosas del terciario en Eurasia. Sin duda, dice Hallam, Taylor había leído con gran interés la amplia descripción que hace de estas cadenas E. Suess en *The Face of the Earth*. En las fronteras sur y este de Asia, y también en la región mediterránea, se encuentran una serie de arcos montañosos cuya cara convexa mira hacia el océano y muestra señales de compresión lateral en la forma de estratos plegados y yuxtapuestos. De su análisis de las líneas fundamentales de estas cadenas, Suess deducía que podían interpretarse como resultado de hundimientos oceánicos y de presiones tangenciales dirigidas hacia el océano y procedentes de ciertos vértices septentrionales llamados horts, después de la contracción producida por el enfriamiento de la Tierra.

Taylor fue un apasionado admirador del método de investigación de Suess sobre la estructura de la Tierra, cartografiando la línea de dirección de esas cadenas. No obstante estaba en desacuerdo con la explicación sobre la construcción de las montañas del terciario invocada por Suess. Esta causa no fue otra que la hipótesis de la contracción, que Taylor rechazó (Laudan, 1985).

Todas las formas de la hipótesis de contracción se encuentran con dos insuperables dificultades referentes a la formación de montañas del periodo terciario. Falta una explicación satisfactoria de la distribución de las montañas del terciario sobre la superficie de la Tierra y no se explica cómo grandes periodos de formación de montañas pudieron haber ocurrido en tiempos recientes. Si debido a la contracción se levantaron desde su enfriamiento, es necesario suponer un largo periodo de acumulación y almacenamiento de fuerzas forjadoras de montañas antes del comienzo del movimiento de plegamiento (Taylor, 1910).

Frank Taylor apoyaba la noción de un desplazamiento de la corteza desde altas a bajas latitudes tomando como ejemplo a Groenlandia, a la que consideraba como resto de un antiguo bloque del cual se habían desprendido Canadá y el norte de Europa siguiendo la línea de las zonas de rifts (Fig. 3). Suess y otros habían observado con interés la estrecha semejanza de las rocas y estructuras paleozoicas a ambos lados del Océano Atlántico Norte, a pesar de que atribuían esto al hundimiento de la Atlántida y no a la deriva de los bloques continentales.

Taylor se refería con menos detalle al hemisferio sur, pero consideraba que Australia se había desplazado hacia el noreste por la presencia de cinturones de plegamientos terciarios en Nueva Guinea y las zonas aledañas. La cordillera central del Atlántico, que era conocida como una importante cadena montañosa submarina paralela a las costas, era para Taylor la línea de la zona de rift entre África y América del Sur. Pero en tanto que este último continente se había desplazado hacia el oeste durante el Terciario, como lo demostraba la cordillera de los Andes, la

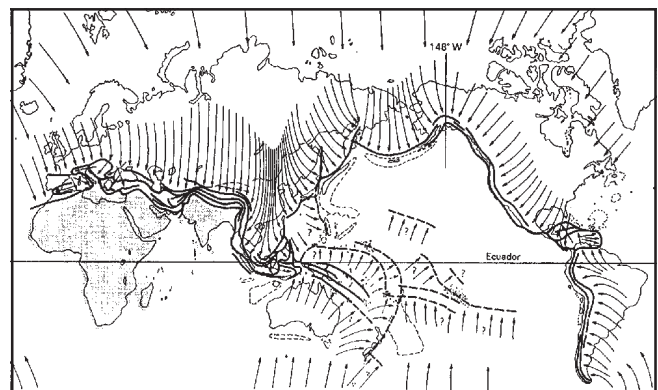


Fig. 3. Mapa de Frank B. Taylor sobre la dirección y desplazamiento de la corteza.

ausencia de cadenas montañosas jóvenes similares a las del lado africano, indicaba que no había habido movimientos posteriores al carbonífero (Hallam, 1989).

Este autor no atendió demasiado al mecanismo de desplazamiento continental en su trabajo de 1910, pero en trabajos posteriores sugirió la acción de las mareas cuando la Luna fue capturada, y no perdida por la Tierra durante el cretácico. Por más que sus ideas eran sumamente interesantes, solo en pequeña medida se apoyaban en pruebas independientes.

Dos pudieron ser las razones por las que la hipótesis de Taylor recibió poca atención. En primer lugar, cierto número de movimientos continentales resultan implícitos a causa de la estructura de las zonas orogénicas, pero parece una extravagancia innecesaria invocar miles de kilómetros de translaciones horizontales cuando sería suficiente con 30 a 60 kilómetros y raramente más. En segundo lugar, el intento de Taylor para explicar los pretendidos movimientos resultaba inaceptable. Suponía que la Luna se separó como satélite de la Tierra durante el cretácico y que durante la época de su acercamiento y captura estuvo mucho más cerca de la Tierra que en la actualidad. Las fuerzas de marea resultantes fueron supuestas lo suficientemente poderosas, no solamente para modificar la velocidad de rotación de la Tierra, sino también para arrastrar los continentes alejándolos de los polos (Holmes, 1952).

De esta manera, la explicación de Taylor fue insostenible, pero se puede obtener una conclusión y es que, el hecho de que continuara la rotación de la Tierra, demuestra que ninguna fricción a modo de marea ni otra clase de fuerza aplicada desde afuera de nuestro planeta pudo ser causante del levantamiento de las montañas o de las derivas continentales. Laudan (1985) señaló que Taylor al igual que Alfred Wegener, prefirió abandonar la estructura conceptual en que la Geología del siglo XIX se había dado, reinterpretando los datos empíricos que se tenían bajo su nueva perspectiva.

Wegener desarrolló sus ideas independientemente, poco tiempo después. Realizó un prolijo análisis geofísico, cosa que Taylor no hizo, y obtuvo a lo largo de los años una considerable cantidad de pruebas de diversas fuentes. En este sentido, la relación de Taylor con Wegener puede considerarse similar a la de Wallace con Darwin (Hallam, 1989). Wegener (1929) encontró grandes semejanzas con sus propias teorías en el trabajo de Taylor de 1910, donde éste acepta para el terciario importantes translaciones horizontales de los continentes, que relaciona con los grandes sistemas de plegamiento de esa época. Por ejemplo, para la separación de Groenlandia y Norteamérica, dice Wegener, prácticamente se llegó a conclusiones idénticas.

Respecto al Atlántico, supuso que tan solo parte de él se ha originado por migración del bloque americano, mientras que el resto se hundió, originando la cresta centroatlántica. Por esta razón, los americanos denominan a la teoría de la deriva como la teoría de Taylor-Wegener. Al leer las publicaciones de Taylor, Wegener encontró que este autor buscaba un principio genético que explicara la disposición de las grandes montañas, principio que creyó hallar en la deriva de los continentes desde los polos, y que en este orden de ideas la translación de los continentes, jugaba un papel subordinado y por esta razón el desarrollo de la idea se hacía muy escuetamente. Wegener conoció gran variedad de trabajos, el de Taylor incluido, cuando ya había él elaborado la teoría de la deriva en sus rasgos principales. Wegener llegó a expresar que no hay que descartar que en el futuro se descubran otros trabajos que incluyan puntos de acuerdo con la teoría de la movilidad continental o bien que hubiesen anticipado algunos de sus temas.

Aunque algunas veces la deriva es llamada 'hipótesis de Taylor-Wegener' en los Estados Unidos, en otros países la contribución de Taylor parece haber perdido su reconocimiento. Taylor argumentó que su influencia en la carrera de la teoría de la deriva, fue el dar a Wegener un primer indicio de la hipótesis de la deriva. De acuerdo con Laudan (1985), la hipótesis denominada también de Taylor-Wegener, se parece más a casos de «descubrimiento simultáneo». Esta es la mejor explicación para ver el descubrimiento como una respuesta similar a cierta clase de proble-

mas y es mejor que las especulaciones acerca de las peculiaridades de la genialidad individual, o de las teorías conspirativas acerca del robo de ideas.

Entre otros que desarrollaron ideas similares está H.B. Baker. Du Toit (1937) señaló que, en 1911, Howard B. Baker publicó -ilustrado por ideas del desplazamiento del globo- *The Origin of Continental Forms*. De manera similar a Wegener, postuló un único continente que se fracturó (aunque no centralmente, desde Alaska a través del Ártico y debajo de la total extensión del Atlántico al Antártico), en partes desiguales que derivan en direcciones opuestas hacia la región del Pacífico con fracturas subsidiarias y la rotación de ciertas porciones. El hemisferio sur es poco tratado, Australia es una obstrucción entre Suráfrica, Antártica y Patagonia. Nueva Zelanda es empujada hacia el oeste. La posición de la India no se indica. Si bien el autor se extiende sobre numerosos paralelismos geológicos con habilidad, da atención insuficiente a las similitudes estratigráficas y tectónicas así como a los lugares importantes de reensamble entre las líneas de costa opuestas, que no concuerdan con su hipótesis particular. Por alguna razón, no le da importancia a las implicaciones sobre los climas pasados. En otro sentido, la evidencia biológica genera continuidad y forma conexiones entre las varias tierras que presentan considerable extensión.

Baker ve el movimiento de la fractura del Atlántico de fragmentos angulares y su convergencia sobre el Pacífico no como un progresivo y lento proceso, pero sí como un simultáneo y rápido acto, ocupando un breve periodo durante el pasado mioceno o plioceno temprano. Du Toit (1937) dijo que la explicación dada por Baker, aunque ingeniosamente trabajada, es bizarra.

Las órbitas excéntricas de la Tierra y Venus suponen variaciones con la consecuente distorsión de las mareas de la Tierra causando una alineación por capas de materia de la corteza, la cual sería descortezada desde la región del Pacífico. ¡Semejante camino desde la Luna! La consecuente pérdida de la mayor parte de las aguas oceánicas capturadas por la Tierra desde la ruptura del hipotético quinto planeta del sistema solar, ahora representado por asteroides. Sin embargo, es inconcebible que tal catástrofe durante el pasado terciario no hubiera dejado una impresión indeleble sobre el registro geológico de todo el globo.

Este trabajo de Baker, dice du Toit (1937), se caracteriza por su originalidad de perspectiva y presentación; la explicación astronómica prueba ser inaceptable, sin embargo, prueba con riqueza de argumentación en favor de la deriva continental, que es de más importancia.

Alfred Wegener y la teoría de la deriva continental

La formación de Wegener. La idea de la deriva continental está asociada irrevocablemente con el nombre de Alfred Wegener, quien fue el primero que presentó pruebas sólidas de una hipótesis con argumentos lógicos y coherentes, que tenían en cuenta una amplia gama de fenómenos naturales (Hallam, 1989).

Alfred Lothar Wegener (1880-1930) (Fig. 4) nació en Berlín. Fue hijo de Richard y Anna Wegener y tuvo dos hermanos, Kurt y Tony. Por casi trescientos años los Wegener fueron clérigos evangelistas. El padre de Wegener no fue la excepción; Doctor en Teología, estuvo a cargo de un orfanato restringido a los hijos de los académicos, sirvientes civiles y clérigos. En 1886, cuando Alfred tenía seis años, la familia compró una casa de verano a las afueras de Berlín. Desde entonces adquirió su afición por el deporte al aire libre; practicaba el alpinismo en verano, la natación lo mismo que la navegación y en el invierno acostumbraba esquiar y patinar (Greene, 1984).

Wegener comenzó sus estudios secundarios en el 'Cöllnischen Gymnasium' de Berlín y los completó en septiembre de 1899; luego continuó en las universidades de Heidelberg, Innsbrück y Berlín. De septiembre de 1902 a septiembre de 1903 trabajó como astrónomo en el observatorio de la Sociedad Urania, en Berlín. De 1905 a 1906 estuvo como asistente para el Observatorio Aeronáutico de Lindenberg. Se doctoró en Astronomía por la Universidad de Berlín, el 24 de no-



Alfred Wegener

Fig. 4. Alfred Lothar Wegener (1880-1930).

viembre de 1904, con un trabajo que consistió en convertir un juego de tablas astronómicas, las Tablas Alfonsinas del movimiento planetario, de sexagesimales a decimales (Schwarzbach, 1986). Con ello dio término a su incursión en la astronomía, disciplina en la que se requería talento matemático, equipo caro y un temperamento casero, tres cosas de las que carecía, según él mismo afirmaba (Greene, 1984).

Desde sus primeros días de estudiante había tenido la ilusión de explorar Groenlandia y también se había sentido enormemente atraído por una ciencia relativamente moderna, la meteorología. En preparación para sus expediciones a la Antártica, Wegener entró en programas de caminatas largas. Llegó a dominar el uso de cometas y globos para observaciones climatológicas. Fue tan exitoso como aeronauta, que en 1906, con su hermano Kurt, estableció un récord mundial con un vuelo ininterrumpido de 52 horas. La preparación de Wegener fue recompensada cuando fue elegido meteorólogo de una expedición danesa que partió al noreste de Groenlandia, de 1906 a 1908, liderada por Mylius-Erichsen. Fue la primera de cuatro expediciones en las que participó en el territorio que más le interesaba (Hallam, 1975).

De acuerdo con Greene (1984), los dos años que Wegener pasó en Groenlandia, llevó a cabo una variedad de trabajos científicos en meteorología, geología y glaciología. Fue una expedición con fatalidades, pero Wegener sobresalió con una reputación como miembro expedicionario competente y viajero polar. Regresó a Alemania con volúmenes de observaciones climatológicas. Entre 1909 y 1919 califica y recibe

habilitación como profesor de meteorología y astronomía; luego es designado 'Privatdozent' y después de 1917, profesor de la Universidad de Marburg. En esa época publicó más de cuarenta artículos, la mayoría basados sobre sus estudios de precipitación en Groenlandia e inversión térmica, sobre el origen de las tormentas ciclónicas y fenómenos ópticos de altas latitudes, ilustradas con algunas de los cientos de fotografías que tomó él. Este periodo, que fue el más productivo de su carrera científica, culminó con su primer libro *Thermodynamik der Atmosphäre* (1911), que alcanzó tres ediciones y luego dejó de imprimirse por voluntad expresa de su autor, para ser sustituido por uno nuevo, publicado, en 1935, con el título *Vorlesungen über Physik der Atmosphäre*, en el que estaba como segundo autor su hermano Kurt (K. Wegener, 1961).

En Marburg Wegener renovó amistad con Wladimir Köppen (1846-1940), quien anteriormente lo había provisto con equipo para el viaje hecho a Groenlandia, en 1906. En Hamburgo visitó varias veces a la familia Köppen, adquiriendo valiosos consejos del maestro meteorólogo y formando una creciente amistad con su hija Else Köppen, quien más tarde se convirtió en su esposa, en 1913, y luego colaboradora científica. Tuvieron tres hijos, Hilde, Käthe y Charlotte. Recién casado, se asentó nuevamente en Marburg para continuar con un ambicioso programa de investigación en física atmosférica. Sin embargo, la guerra mundial provocó que sus planes se detuvieran.

En el Instituto de Física de Marburg, donde estuvo como profesor desde 1908 hasta 1912, se lo recuerda como un maestro joven y dinámico cuyas cualidades más sobresalientes eran su sinceridad intelectual y su espíritu abierto, unidas a su modestia en el trato con sus discípulos. Sus lecciones siempre cautivaron a sus oyentes por su notable sencillez y claridad (Takeuchi *et al.*, 1986).

En 1912 Wegener realizó una nueva expedición a Groenlandia con el explorador danés J.P. Koch, expedición notoria por ser la travesía más larga hecha a pie del casquete glaciar, que tenía el propósito de realizar estudios en Glaciología y Climatología. Fue a Groenlandia como líder de las expediciones en 1929-1930 y 1930-1931 (Bullen, 1976).

De 1914 a 1919 Wegener estuvo en el ejército. En 1914 fue llamado a filas como teniente de infantería del tercer regimiento de granaderos. Durante el avance dentro de Bélgica fue herido en el brazo, recobrándose pronto de su herida. Alrededor de catorce días después regresó a filas y ahora una bala se alojó en su cuello. Como resultado de esto, ya no fue apto para el deber y fue empleado en el campo del servicio militar climático, donde estudió los tornados e investigó el impacto de un meteoro muy grande. Su convalecencia duró hasta bien entrado 1915, y utilizó el tiempo para revisar y ampliar su evidencia para la teoría del desplazamiento de los continentes, que apareció ese año como un libro de 90 páginas.

El duro año después del armisticio, los Wegener unieron su casa con la familia Köppen en Hamburgo. De 1919 a 1924, Wegener regresó a la vida académica, sucediendo a su suegro en la dirección del Departamento de Meteorología Teórica del servicio atmosférico del Observatorio de la Marina Alemana y trabajando también en la Universidad de Hamburgo. Junto con su hermano, Kurt Wegener (1878-1964), quedaron a cargo de la estación experimental meteorológica situada en Grost Borstel, próxima a Hamburgo. Alfred Wegener se hizo cargo del coloquio Geofísico, que regularmente se reunía en casa de Köppen. Entretanto continuaba su trabajo sobre Groenlandia. En un viaje que hizo a los mares de Cuba y México, durante 1922, junto con el Dr. Erich Kuhlbrodt llevó a cabo mediciones de las corrientes superiores sobre el Atlántico, anticipándose así al viaje aéreo transatlántico (Schwarzbach, 1986).

De acuerdo con Greene (1984), los años de 1919-1924 fueron inmensamente productivos; su cercanía con Wladimir Köppen y su hermano Kurt dio como resultado una serie de colaboraciones intensas. Köppen, al principio escéptico con respecto a las ideas de Wegener sobre el deslizamiento de los continentes e incluso temeroso de que se arruinara su oportunidad de profesorado con tales especulaciones, se convenció posteriormente. Ya retirado, Köppen dedicó más y más tiempo a desarrollar con Alfred una nueva línea de evidencia sobre el despla-

miento continental, que dio como resultado, en 1924, la publicación de un trabajo conjunto intitulado *Die Klimate der Geologischen Vorzeit*. La energía de Alfred y su amplia percepción fue complementada con la experiencia, sagacidad y erudición de Köppen. Los paleoclimatólogos por mucho tiempo han reconocido la gran importancia del trabajo de Wegener en esta área.

Wegener también perseguía otros intereses; en 1919 publicó un breve y excelente libro, *Die Entstehung der Mondkrater*, donde defendía la hipótesis de que los cráteres de la Luna eran creados por impacto en lugar de ser resultado de actividad volcánica. Su defensa estaba basada en algunas simulaciones y fotografías. Aunque tal trabajo no tenía ninguna conexión meteorológica o con el desplazamiento continental, rondaba sobre ambas materias. Si la Luna tenía volcanes o no, tenía relación sobre el origen de la Luna, su edad y constitución física, que a su vez tenía implicaciones con teorías geofísicas en discusión. Wegener había pasado muchas noches mirando la Luna, a partir de que la comparación de los lunares (posiciones aparentes de la Luna contra las estrellas fijas) eran uno de los pocos medios de medición en el desplazamiento continental.

Todos estos años significaron un profundo involucramiento de Wegener con la teoría del desplazamiento continental. Una edición revisada y ampliada del libro apareció en 1920, y otra nueva apareció en 1922. El interés en este trabajo y la aparición del libro sobre paleoclimas, finalmente lo llevó a ser llamado a un profesorado en Meteorología y Geofísica en la Universidad de Graz, Austria, por el año de 1924. Allí Wegener formaría un grupo de profesores especializado en Meteorología y Geofísica.

En 1926 la hipótesis de Wegener era tan controversial y bien conocida que se organizó un simposio sobre ella, el cual se llevó a cabo en Nueva York y fue promovido por la Asociación Americana de Geólogos Petroleros. Wegener no asistió (Greene, 1984), y quizá fue una buena decisión, ya que los participantes, casi todos británicos y americanos, hicieron virulentos ataques a sus ideas y a su persona, empleando incluso la difamación y dudando abiertamente de su originalidad, competencia y honestidad. Wegener quedó herido con esta respuesta y mientras llevaba a cabo una revisión mayor de su libro, a la luz de nuevas publicaciones y críticas, le comentó a su hermano Kurt que sería la última edición de su libro. Los escritos en torno a su teoría crecían tan rápidamente que se hacía prácticamente imposible que una sola persona pudiera estar al tanto de ellos. En 1928, Wegener decidió que una nueva revisión de su libro sería superior a sus fuerzas, no sólo por lo extenso de la literatura sino por el carácter cada vez más especializado que adquiría. Por tanto, su deseo fue que cualquier edición adicional que pudiera resultar apareciera sin alteración (K. Wegener, 1961).

Una expedición alemana a Groenlandia fue sugerida en 1927 por uno de sus estudiantes, a la que respondió con entusiasmo. Esta nueva expedición fue en colaboración con J.P. Koch, sin embargo, éste murió en 1928. Wegener recibió fuerte apoyo de la Asociación Alemana de Investigación. Su experiencia y reputación provocaron que fuera la elección natural para ser el líder. El plan principal era colocar una estación climática para pasar el invierno dos veces a la mitad de la capa de hielo y así adquirir mediciones climatológicas sistemáticas producidas por las tormentas y las implicaciones de un vuelo transatlántico. Otros objetivos fueron bosquejados en un amplio programa de meteorología y glaciología, así como pruebas geofísicas del deslizamiento continental. Una expedición importante comenzó en 1930 cuyo resultado más relevante fue el descubrimiento de que el espesor del hielo interior era de más de 1800 m.

De acuerdo con Gohau (1990), en 1929 Wegener organizó la tercera expedición a la costa oeste de Groenlandia, en preparación para un importante viaje proyectado para el siguiente año. Planificó el estudio de un área a través de la capa de hielo entre el paralelo 17° en una ruta descuidada al sur en la expedición de 1912. En 1930-1931 intentó erigir tres estaciones; una estación en el oeste que ha sido explorada en 1929; una en el este; y una en la mitad de la capa de hielo, a 3,000 m de elevación y 400 km de la estación oeste. La cuarta expedición fue la última de Wegener.

En 1929 Alfred Wegener y dos colegas hicieron una expedición pre-

liminar y en 1930 la expedición se embarcó por completo. Hubo grandes dificultades desde el comienzo. Los abastecimientos de las instalaciones de tierra adentro no estuvieron a tiempo y el acercamiento del invierno provocó que Wegener se esforzara por prever una base para cuando ellos estuvieran en los cuarteles de invierno. Salió desde la costa Este con una gran caravana, con fuertes vientos y nieve, que provocó la deserción de los groenlandeses contratados. Wegener y otros pocos sufrieron todo septiembre, y en el mes de octubre, llegaron sin provisiones y con uno de los miembros del grupo casi congelado sin poder seguir el viaje. La situación fue extremadamente desesperada, y apenas había suficiente comida y combustible para dos, habiendo cinco en la estación.

Se decidió entonces que Wegener y su compañero esquimal Rasmus Villumsen volvieran a la costa. Wegener celebró sus cincuenta años el 1 de noviembre de 1930, saliendo a la mañana siguiente. La última fotografía muestra a Wegener con su bigote empastado con escarcha, junto a un Villumsen de gesto no muy complacido. El viento era fortísimo y había una temperatura de 50°C bajo cero. Nunca más se los volvió a ver vivos. El cuerpo de Wegener fue encontrado el 8 de mayo dentro de una tumba hueca marcada con sus esquís. Sus manos no mostraban congelamiento, lo que indica que no murió durante el camino a causa del frío, sino probablemente dentro de su tienda a causa de un paro cardíaco, producido por el gran esfuerzo físico. El cuerpo de Villumsen y el diario de Wegener, posiblemente con sus últimos pensamientos, nunca fueron recuperados (Pérez Malvéez *et al.*, 1997)

La esposa de Wegener, Else, declinó el ofrecimiento del gobierno alemán para enviar un acorazado por el cuerpo de Wegener y honrarlo con un funeral público. Insistió en que su cuerpo se dejara intacto dentro de la capa de hielo. Allí continúa todavía, descendiendo lentamente dentro de un enorme glaciar, que algún día se desprenderá y quedará flotando como iceberg, al igual que el barco funerario del vikingo errante que, como Else a menudo bromeaba, descansaba dentro del espíritu de Wegener.

Concepción de la deriva continental. En 1910 un compañero de oficina de Wegener recibió un Atlas del Mundo como regalo de Navidad y Wegener le escribió a su esposa que había quedado impresionado por la congruencia de las costas del Atlántico de Suramérica y África, como si antes fueran continuos. Georgi (1962) citó a Köppen quien dijo "probablemente muchos científicos cuando veían el mapa del mundo ya se habían preguntado sobre la similitud de las costas del Atlántico pero ahora esta similitud había sido notada por un geofísico experto, un hombre brillante de gran energía quien no se detendría ante nada para continuar con el tema y retomar hechos de otros campos de la ciencia que estuvieran ligados a él". El mismo Köppen también previó la respuesta de la cual Wegener más tarde padecería cuando señaló "que trabajar en temas que caen fuera de los límites tradicionales definidos de una ciencia naturalmente lo expone a uno a ser considerado con desconfianza por algunos, si no por todos y ser considerado un fuereño".

En el otoño de 1911, Wegener se encontró con un reporte sinóptico sobre evidencia paleontológica respecto a la conexión anterior de la tierra entre Brasil y África, intitulado *Entwicklung der Kontinente und ihrer Lebewelt* de Theodor Arldt, de donde Wegener obtuvo la sugerencia de un título similar. Esto lo llevó a revisar la evidencia paleontológica y geológica de una conexión anterior a través del Atlántico. Varios textos principales del periodo como *Traité de Géologie* (1907) de Haug, el *Das Antlitz der Erde* (1883-1909) de Suess y el *Lehrbuch der allgemeinen Geologie* (1909) de Kayser, lo habían provisto con listas de especies fósiles idénticas en ambos lados del Atlántico y mapas de las extensiones montañosas europeas y americanas.

Durante ese tiempo muchos geólogos apoyaron la visión que varias porciones del piso oceánico intermitentemente se levantan y retroceden en el proceso de progresiva solidificación y contracción de la Tierra desde su estado fundido. Esta visión incluye la noción que los puentes de tierra conectan continentes que aparecen y desaparecen. Sin embargo, se encuentra dificultad para reconciliar la teoría de la evolución de

Darwin con el amplio reconocimiento de las similitudes en formas de vida en diferentes continentes excepto a través de alguna conexión como los puentes de tierra (Bullen, 1976).

Greene (1984) señaló que la emoción de Wegener sobre la amplia corroboración de la antigua conexión y la dedicación de gran parte de sus energías en 1911 y 1912 a este problema, se basaba en su inmediata percepción de que la teoría de la fundición continental era geológicamente imposible. El advirtió esto cuando nadie lo había hecho, porque las evidencias en las cuales se apoyaban sus conclusiones tenían, en cualquier caso, dos años de antigüedad y aparecían en el momento cuando estaba preparando su primer curso de astronomía, geodesia y física atmosférica como joven instructor en la Universidad de Marburg, además de perfilarse como un lector profundo de temas geofísicos. Su evidencia estaba basada en monografías recientes y extensas elaboradas por científicos no bien conocidos fuera del habla alemana. Para la mayoría de sus contemporáneos, quienes no veían a la teoría sino a la bibliografía y revistas, no había razón suficiente para tomar seriamente a Wegener, sin también leerlo y evaluar la evidencia.

Si bien había clara evidencia geológica y paleontológica sobre una antigua conexión intercontinental, la teoría geofísica que la explicaba era incorrecta, de modo que había que intentar otras explicaciones. Una de ellas sería ignorar o minimizar la evidencia de la antigua conexión; otra, ignorar la evidencia geofísica contra la antigua teoría e ir de acuerdo con ella, como si nada hubiera pasado. Un tercer camino sería desarrollar una hipótesis que incorporara la nueva evidencia geofísica con la antigua evidencia geológica. Esta última alternativa fue la que escogió Wegener al proponer su teoría sobre el desplazamiento de los continentes. Los autores americanos generalmente siguieron la primera y los europeos la segunda. Así, la unidad de la geología se quebrantó y se establecieron dos escuelas: la americana, apoyada en la geofísica, y la europea, que se basaba en la paleontología. Una escuela en formación sería la wegeneriana, a la búsqueda de modelos geofísicos compatibles con su teoría.

La fama de Wegener descansa hoy tanto en su trabajo como en generar la idea de la deriva continental. De acuerdo con Greene (1984), la estatura de Wegener como científico continuó creciendo y es mucho más conocido hoy que en ningún momento de su vida.

Referencias

- Bacon, F.** 1620. *Novum Organum*. Porrúa, Colección Sepan Cuántos, México, D.F.
- Booth, B. y F. Fitch.** 1986. *La inestable Tierra*. Salvat, Barcelona.
- Bueno, A. H. y J. Llorente.** 1991. El centro de origen en la biogeografía: Historia de un concepto, pp. 1-33 in: Llorente, J. (ed.), *Historia de la biogeografía: Centros de origen y vicarianza*, Facultad de Ciencias, UNAM, México, D.F.
- Buffon, G. L. L.** 1785. *Historia natural, general y particular*. Tomos I y II, Traducida por D. Joseph Clavijo y Faxardo, Ed., D. Joachin Ibarra Impresor de Cámara de S. M., Madrid.
- Bullen, K. E.** 1976. Wegener, Alfred Lothar, in: *Dictionary of Scientific Biography*, 14: 214-217.
- Carey, S. W.** 1988. *Theories of the Earth and Universe*. Stanford University Press, Stanford.
- Carozzi, A. V.** 1970. New historical data on the origin of the theory of continental drift. *Bull. Geol. Soc. America*, 81: 283-286.
- Darwin, C.** 1859. *The origin of species by means of natural selection or the preservation of favoured races in the struggle for life*. John Murray, Londres.
- Du Toit, A. L.** 1937. *Our wandering continents: An hypothesis of continental drifting*. Oliver and Boyd, Londres.
- Eicher, D.L.** 1973. *El tiempo geológico*. Omega, Barcelona.
- Georgi, J.** 1962. Memories of Alfred Wegener, pp. 309-324 in: Runcorn, S. K. (ed.), *Continental drift*, Academic Press, Londres.
- Gohau, G.** 1990. *A history of geology*. Rutgers University Press, USA.
- Greene, M. T.** 1984. Alfred Wegener. *Social Res.*, 51(3): 739-761.
- Hallam, A.** 1975. Alfred Wegener and the hypothesis of continental drift. *Sci. Am.*, 232: 88-97.
- Hallam, A.** 1976. *De la deriva de los continentes a la tectónica de placas*. Labor, Barcelona.
- Hallam, A.** 1989. *Great geological controversies*. 2a. ed., Oxford University Press, Oxford.
- Herbert, S.** 1986. Darwin, geólogo. *Investigación y Ciencia*, 118: 80-87.
- Holmes, A.** 1952. *Geología física*. 2a. ed. Omega, Barcelona.
- Humboldt, A. de.** 1874. *Cosmos: Ensayo de una descripción física del mundo*. Tomo I, versión al español de Bernardo Giner y José Fuentes, Gaspar y Roig Editores, Madrid.
- Kuhn, T. S.** 1970. *La estructura de las revoluciones científicas*. 2a.ed., 5a. reimposición 1982, Breviarios No. 213, FCE, México, D.F.
- Laudan, R.** 1985. Frank Bursley Taylor's theory of continental drift. *Earth Sci. Hist.*, 4(2): 118-121.
- Le Grand, H. E.** 1988. *Drifting continents and shifting theories*. Cambridge University Press, Cambridge.
- Lyell, C.** 1830. *Principles of Geology, being an attempt to explain the former changes of the earth's surface, by reference to causes now in operation*. Vol. I, John Murray, Londres.
- Llorente, J. y D. Espinosa.** 1991. Síntesis de las controversias en la biogeografía histórica contemporánea. *Ciencia*, 42: 295-312.
- Marvin, U. B.** 1974. *Continental drift: The evolution of a concept*. Second printing with corrections, Smithsonian Institution Press, Washington, D.C.
- Palerm, A.** 1982. *Historia de la etnología: Los evolucionistas*. 2a. ed., Alhambra Universidad, México, D.F.
- Pérez-Malvárez, C., A. H. Bueno, M. O. Feria y J. J. Morro-ne.** 1997. Alfred Lothar Wegener y la teoría de la deriva continental. *Museo*, 2(9): 75-79.
- Raisz, E.** 1985. *Cartografía general*. Omega, Barcelona.
- Read, H. H.** 1949. *Geología. Introducción a la historia de la Tierra*. Breviarios No. 14, FCE, México, D.F.
- Rupke, N. A.** 1970. Continental drift before 1900. *Nature*, 222: 349-350.
- Ruse, M.** 1983. *La revolución darwinista*. Alianza Editorial, Madrid.
- Schwarzbach, M.** 1986. *Alfred Wegener: The father of continental drift*. Science Tech, Inc., USA.
- Takeuchi, H., S. Uyeda y H. Kanamori.** 1986. *¿Qué es la Tierra? (El problema de la deriva continental)*. Orbis, Barcelona.
- Tarling, D., y M. Tarling.** 1986. *Derivas continentales*. Orbis, Barcelona.
- Taylor, F. B.** 1910. Bearing of the Tertiary mountain belt on the origin of the Earth's plan. *Bull. Geol. Soc. Amer.*, 21: 179-226.
- Wegener, A.** 1929. *The origin of continents and oceans*. Dover Publications, New York.
- Wegener, K.** 1961. Alfred Wegener in: A. Wegener. 1929. *The origin of continents and oceans*. Dover Publications, New York.

LA TEORÍA DE WEGENER ACERCA DEL DESPLAZAMIENTO HORIZONTAL DE LOS CONTINENTES

Lucía Almeida-Leñero, Carlos Pérez-Malvárez, Mónica Vizcaíno-Cook y Rosaura Ruiz Gutiérrez

Este capítulo tiene por objeto hacer una exposición de la hipótesis de Alfred Wegener sobre el “El desplazamiento horizontal de los continentes” en el momento en que fue propuesta y exponer las evidencias a favor y en contra de la misma. Este análisis toma en cuenta la propuesta original de 1912 y su evolución hasta 1929, e incluye también una discusión sobre la transformación de esta hipótesis, principalmente con base en los trabajos de Pérez-Malvárez (1997), Pérez-Malvárez *et al.* (1997), Llorente *et al.* (1996) y Wilson (1963).

La geología ha reconstruido con éxito los acontecimientos que explican la actual apariencia de muchos paisajes de la Tierra, y ha descrito fenómenos tales como los plegamientos de las montañas, las fracturas de la corteza terrestre y la existencia de grandes depósitos marinos en los continentes. La idea del desplazamiento a gran escala de los continentes fue delineada por varios geólogos desde 1870. Existían ideas que sugerían que los continentes se podían haber movido, tomando en cuenta la forma y distribución irregular de los contornos continentales. El interés por el movimiento horizontal de los continentes, más tarde denominado Deriva Continental, fue progresivamente en aumento, pero fue Alfred Wegener, a principios del siglo XX, el primero en reunir pruebas que justificaran y sostuvieran la idea de que las masas terrestres en el pasado geológico formaban una única masa continental, la que denominó Pangea.

Wegener sospechó que los continentes se habían movido lateralmente cuando advirtió la semejanza de las costas de los continentes situados a ambos lados del océano Atlántico Sur. Inicialmente desestimó la idea, considerándola improbable, pero más tarde, a partir de datos paleontológicos que probaban la existencia de un puente terrestre arcaico entre África y el Brasil, decidió conseguir evidencias nuevas, las cuales corroboraron su idea inicial a tal grado que se sintió obligado a desarrollar la hipótesis. Después comenzó a buscar pruebas geológicas que apoyaran la idea de este movimiento.

En 1912 presentó las conferencias *Die Herausbildung der Grossformen der Erdrinde (Kontinente und Ozeane) auf geophysikalischer Grundlage* (La formación de las grandes estructuras de la corteza terrestre (continentes y océanos) con base en principios geofísicos), en la Unión Geológica de Frankfurt am Main, Alemania, y *Horizontal Verschiebungen der Kontinente* (El desplazamiento horizontal de los continentes), en la Sociedad para el Fomento de la Historia Natural de Marburg, Alemania, ambas publicadas con el mismo título. En 1915 en Alemania publicó *Die Entstehung der Kontinente* (La conformación de los continentes), clásico de la literatura geológica, con ediciones posteriores y numerosas revisiones y adiciones en 1920, 1922 y 1929. La tercera edición fue traducida durante el mismo año al inglés como *The origins of continents and oceans*, al español como *La génesis de los continentes y océanos*, y al francés como *La genèse des continents*.

La idea fundamental de Wegener era que los continentes estuvieron juntos al mismo tiempo en una época del pasado, y posteriormente derivaron de manera similar a una balsa sobre el piso oceánico, hasta alcanzar finalmente su presente posición (Gohau, 1990). El modelo desarrollado más conocido de la Deriva Continental considera que hace aproximadamente 290 millones de años, al final del carbonífero, existía un supercontinente continuo denominado Pangea, rodeado por un

océano, la Panthalasa, que constituía el Pacífico ancestral. Esa masa continental se fragmentó en distintas direcciones durante el mesozoico, iniciando en el triásico, como los fragmentos de un témpano agrietado, y continuando hasta el presente, de tal manera que en el eoceno ya se podrían distinguir con claridad dos bloques continentales, Laurasia y Gondwana. Entre los dos continentes se hallaba el mar de Thetys. El continente septentrional, llamado Laurasia, estaba formado por lo que más tarde serían América del Norte, Groenlandia y Eurasia septentrional, bloque que se fragmentó a partir del terciario superior por medio de una fractura que se bifurcaba en Groenlandia, al menos desde Boston e Irlanda hacia el norte. Al sur existía una serie de bloques continentales (hoy separados) que constituían Gondwana, que comprendía América del Sur, Antártida, Australia y la India, las que estaban situadas junto al sur de África. En el transcurso del jurásico, cretácico y terciario se fragmentó en bloques aislados que derivaron en todas direcciones. La India inicialmente era un largo bloque cubierto de mares someros, tras la separación de Australia por una parte, en el jurásico inferior, y por otra de Madagascar, en el límite cretácico-terciario, este bloque fue plegado al aproximarse a Asia, constituyendo la cordillera de los Himalayas (Fig. 1).

La deriva de las balsas continentales, según Wegener (in Llorente *et al.*, 1996) se manifestó geológicamente por los ‘movimientos de popa y de proa’. En el frente de los continentes (‘proa de la balsa’), existen unas arrugas que generaban intensas actividades volcánicas de estas regiones, que tienen importantes repercusiones internas puesto que el movimiento forma las cadenas montañosas. Así, por ejemplo, la migración hacia el oeste de las Américas, a causa de la resistencia frontal del fondo de la cuenca del Pacífico generó la cordillera de los Andes y las montañas Rocallosas, que se extienden desde Alaska hasta la Antártida. Este fenómeno se repetía en otras zonas como Australia, donde la deriva hacia el oriente indujo la formación de sus cadenas costeras orientales. Del lado de la popa los fenómenos no son menos espectaculares. Los continentes en deriva abandonan algunos fragmentos de su margen posterior, generando islas, grandes o pequeñas. América, por ejemplo, en su deriva hacia el occidente, forma tras de sí el Arco Antillano, mientras que la deriva de Asia hacia el noroeste dejó como huella las islas del Archipiélago de Sonda, Indonesia y el Japón, entre otras.

Uno de los mecanismos para explicar la deriva de los continentes fue el asumir la fuerza de huida de los polos (‘Polfluchtkraft’), que se basa en el argumento de que las fuerzas gravitacionales resultantes de la forma de la Tierra, elipsoide en revolución, causaba el movimiento de deriva hacia el oeste (‘Westerwanderung’), este ‘empuje’ que recibían las masas continentales era debido a las mareas inducidas por la atracción gravitacional del sol y de la luna. Estas ideas se presentaban como tentativas de explicación, Wegener escribió que “la cuestión de cuáles fuerzas habrían podido causar esos desplazamientos, pliegues y hendiduras, aún no puede responderse conclusivamente”.

Para explicar la teoría de los desplazamientos, Wegener adoptó el concepto de isostasia, donde el planteamiento central era que la corteza exterior permanece fija bajo esfuerzos horizontales por lo que debería también responder a tales esfuerzos con movimientos laterales lentos. Los continentes parecen flotar, este equilibrio isostático permitiría a esos bloques realizar movimientos verticales, que resultan de la aplica-

dón del principio de Arquímedes. Wegener argumentó que estos bloques continentales siálicos también podrían tener movimientos horizontales deslizantes, siempre y cuando se ejerciera una fuerza suficientemente fuerte. Reunió datos de diversas ramas de las ciencias naturales, incluyendo la geodesia, geofísica, la geología, las ciencias biológicas y la paleoclimatología, pero la paleontología fue la que dio sentido a la hipótesis (Fig. 2).

Evidencias geodésicas

Según Wegener (1929), la teoría de los desplazamientos continentales tenía base empírica, con la ventaja de ser verificable mediante posicionamientos astronómicos exactos. Si estos desplazamientos se produjeron durante largos periodos de tiempo, es probable que continúen en la actualidad y deben ser lo suficientemente rápidos para que sean apreciables en un tiempo no demasiado largo. Por ello, propuso estimar las distancias recorridas por los continentes, con base en el conocimiento del tiempo absoluto de las eras geológicas, y con estos datos construir una imagen del movimiento anual de los continentes.

De los datos de expediciones danesas y alemanas se desprende que existe una separación entre el noreste de Groenlandia y Europa, la teoría de la movilidad continental realmente era la explicación más plausible (Koch in Wegener, 1929). En 1922, el Instituto Geodésico de Copenhague, Dinamarca, realizó nuevas determinaciones de la longitud en el noreste de Groenlandia, utilizando un método de mayor precisión, donde se obtuvo un valor promedio de determinaciones desde

1873 y que se encontraban libres de errores sistemáticos. Las medidas más antiguas no fueron tomadas en cuenta por falta de precisión. Esta misma institución efectuó repeticiones de las determinaciones de la longitud a intervalos regulares de tiempo e instaló un observatorio para llevar a cabo la primera determinación estándar de la longitud con ayuda de radiotransmisiones precisas de la hora.

Para 1923 ya existían tres grupos de determinaciones de la longitud en el noroeste de Groenlandia que se ajustaron a las premisas de la teoría de los desplazamientos, pero no tenían el carácter de una prueba exacta. Jensen (in Wegener, 1929) mostró un desplazamiento de Groenlandia hacia el oeste de unos 980 m, equivalentes a unos 20 m anuales. Para continuar las observaciones de los desplazamientos continentales por medio de las determinaciones radiotelegráficas, se estableció un extenso plan durante el Congreso Geodésico de Madrid (1924) y en la Conferencia de la Unión Astronómica Internacional (1925). En 1927 se repitieron las determinaciones de la longitud utilizando un micrómetro moderno, con un grado de exactitud mayor, se evidenció un incremento diferencial en la longitud, en la distancia de Groenlandia respecto a Europa, de alrededor de 0.9 segundos en cinco años, o sea 36 m al año, descartándose cualquier error sistemático en las transmisiones radiotelegráficas de la hora astronómica internacional.

Al ponerse en marcha y a gran escala la comprobación de la teoría de los desplazamientos horizontales por medio de posicionamientos astronómicos repetidos, se apreciaron cambios latitudinales tanto en observatorios europeos como norteamericanos lo que constituye las primeras pruebas de que la teoría de la deriva continental era correcta (Fig. 3).

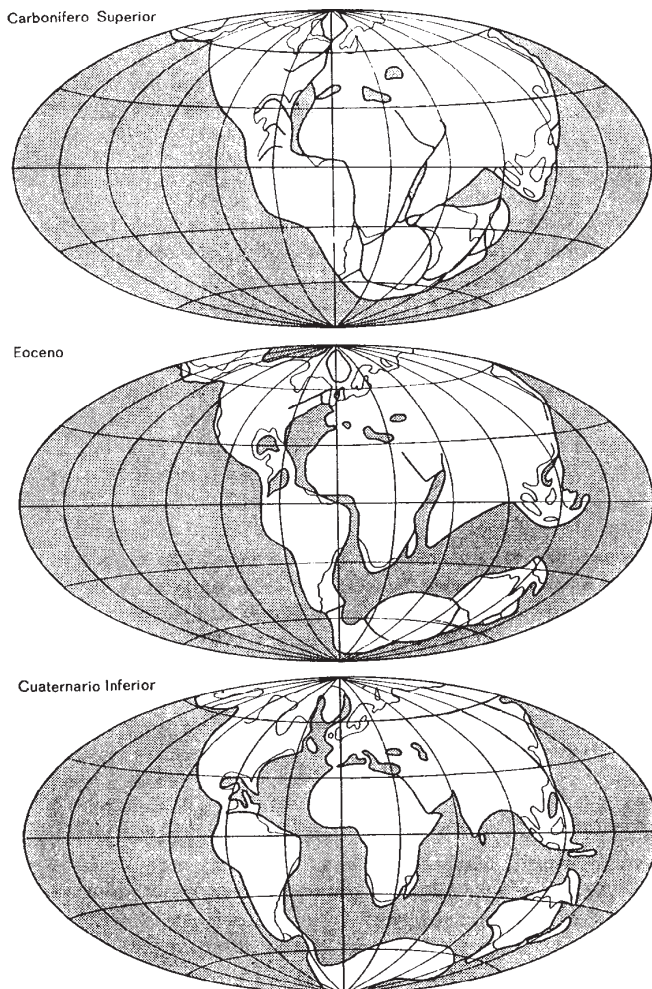


Fig. 1. Mapa original de Wegener. (Tomado de Hallam, 1976).

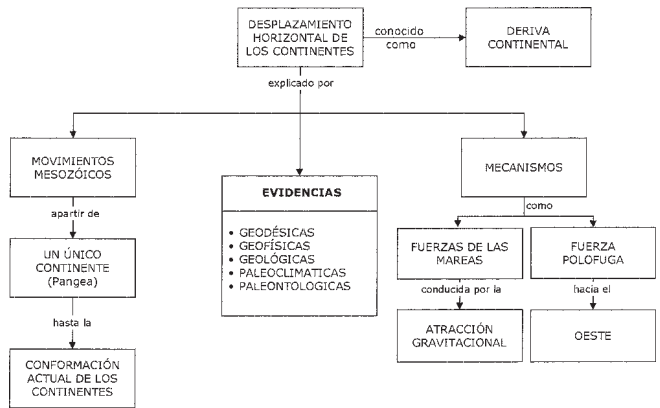


Fig. 2. Mapa conceptual del desplazamiento horizontal de los continentes, según Wegener, 1912-1929. (Tomado de Takeuchi et al., 1986).

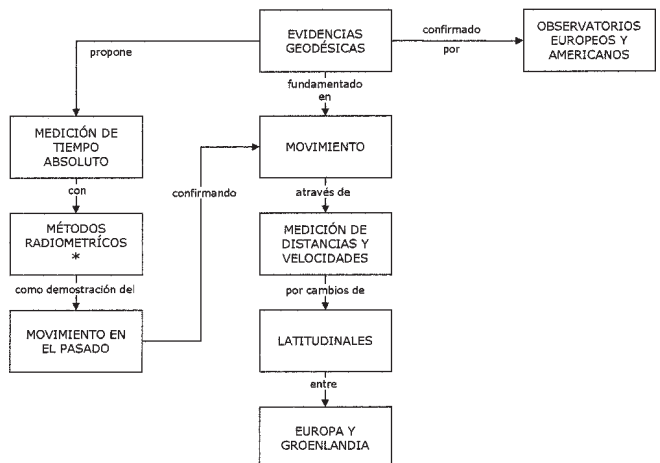


Fig. 3. Mapa conceptual de las evidencias geodésicas del desplazamiento horizontal de los continentes.

Evidencias geofísicas

Sobre la superficie terrestre existe una alternancia de continentes y fondos oceánicos. Las interpretaciones geofísicas más comunes suponen que las llanuras continentales y los fondos oceánicos, se encuentran en equilibrio isostático, esta teoría propuesta por el astrónomo inglés Airy en 1859 (in Wegener), postulaba que la Tierra se había originado de una masa en fusión. Al solidificarse los materiales más ligeros (densidad 2.7), en gran parte graníticos, formaron la corteza con plegamientos que constituyen las cadenas montañosas, éstos se movían por arriba de materiales basálticos subyacentes más densos (2.9) que forman el piso oceánico, de tal forma que en conjunto la Tierra se comporta como si una capa superior fría y frágil (de aproximadamente 100 kilómetros de espesor) descansa sobre otra capa interior caliente y plástica. Los fragmentos continentales, constituidos por sial (sílice y aluminio), parecen flotar como grandes témpanos de hielo y estarían en equilibrio sobre el sima (sílice y magnesio). Las mediciones gravimétricas fueron la base física de esta teoría.

Esta interpretación une los modelos de Pratt (1855) y de Airy (1859) (in Wegener 1929), los cuales proponen que debajo de las montañas existe una corteza ligera engrosada en que el magma más pesado, sobre el que flota la corteza, es empujado a mayores profundidades. Así, si estos bloques continentales siálicos fluctuando en el sima podían realizar movimientos verticales, también podrían realizarlos horizontalmente a manera de deslizar, siempre y cuando se ejerciera una gran fuerza (Fig. 4).

Evidencias geológicas

Las correlaciones estratigráficas entre los continentes apoyan la idea de que éstos estuvieron unidos en el pasado, pues la comparación de las estructuras geológicas a uno y otro lado del Atlántico, proporcionan pruebas rigurosas a la teoría de que este océano representa una inmensa fractura, que es más ancha (6,220 km) al sur, donde se inició la separación, mientras que entre el Cabo San Roque (Brasil) y Camerún hay 4,880 Km. Los bordes de estos continentes en el pasado estuvieron en contacto directo o muy próximos, por lo que se espera que las estructuras formadas antes de la ruptura se continúen a uno y otro lado, extendiéndose en ambos márgenes del océano, de forma que en las

reconstrucciones parecen prolongaciones directas. Por ejemplo, la sucesión vertical de rocas sedimentarias y lava basálticas que componen, respectivamente, la secuencia del paleozoico superior y del mesozoico de la cuenca del Paraná, en Brasil, es semejante a la que se encuentra en la cuenca del Karroo y el sur de África. Las coincidencias de las costas atlánticas y de los plegamientos de las montañas del Cabo y de las sierras de Buenos Aires, así como la concordancia de las rocas eruptivas, las direcciones de las grandes mesetas gnésicas de Brasil y África, los plegamientos (armoricanos, caledónicos y algónquicos) y las morrenas frontales diluviales forman, en conjunto, una demostración de que la teoría es correcta, aun cuando las interpretaciones de ciertas cuestiones aisladas puedan ser inseguras (Fig. 5).

Para apoyar su hipótesis, Wegener utilizó como demostración del movimiento, la coincidencia fisiográfica entre las líneas costeras de América del Sur y África, demostrando que al sobreponer las líneas de costa éstas presentan similitudes y se acoplan como si fueran las piezas de un rompecabezas, así la forma de la costa brasileña encuentra su negativo en el recodo de la costa africana en Camerún, además la forma de la costa es tal que a cada saliente en el lado brasileño corresponde una bahía de igual forma en África y viceversa.

Aunque el ensamblaje de los continentes puede efectuarse con base en otros aspectos, tales como sus contornos, el hecho de que en esta reconstrucción cada extremo de las estructuras citadas se encuentre directamente en contacto con su continuación al otro lado del océano es de una importancia crucial. Es como si se unieran los trozos de un periódico roto tomando en cuenta sólo a su forma y luego se intentara leer los renglones a través de la rotura. Si esto se lograra, no quedaría más remedio que aceptar que, efectivamente, estas áreas estuvieron alguna vez en contacto, aunque solamente un renglón cumpliera tal prueba se tendría una seria probabilidad de que la unión existió, pero si la cumpliesen más líneas, esta probabilidad se elevaría a la n potencia (Fig. 6).

Evidencias paleoclimáticas

Una de las pruebas a favor de la deriva continental se refiere a la distribución de depósitos de rocas permocarboníferas que indican que en esas áreas ocurrió una glaciación. Las tilitas (estrías en las rocas por el paso del hielo) encontradas en América del Sur, al sur de África, Australia e India peninsular señalan que estas áreas estaban próximas al antiguo polo. Wegener ya había notado que al reunir los continentes en una sola masa quedaba

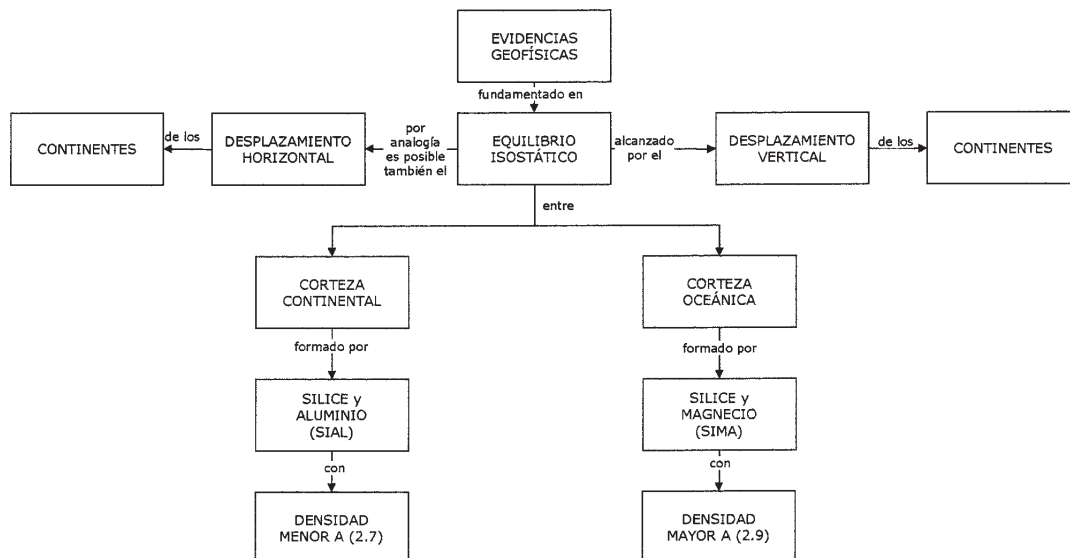


Fig. 4. Mapa conceptual de las evidencias geofísicas del desplazamiento horizontal de los continentes.

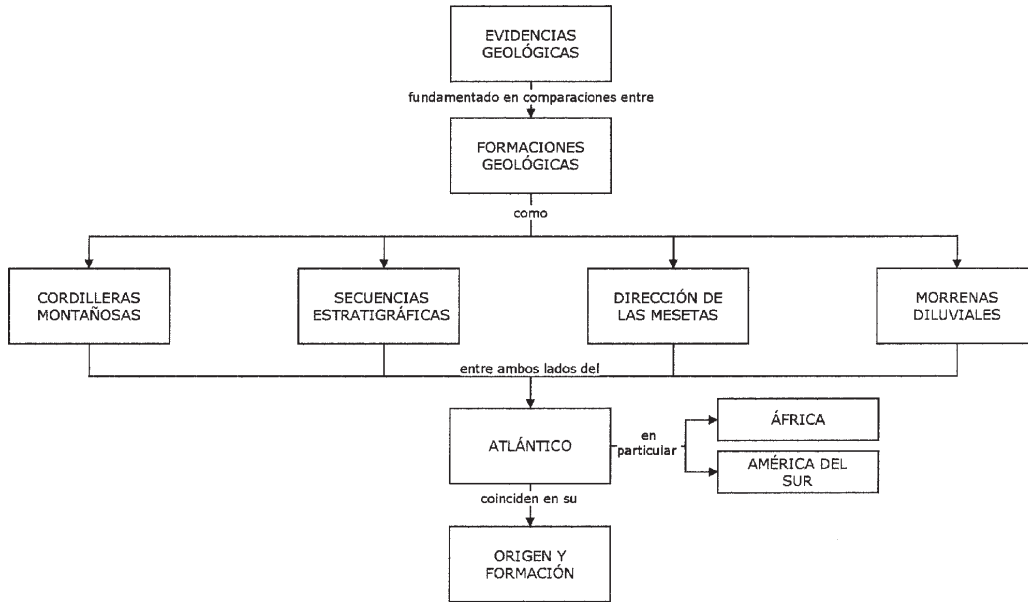


Fig. 5. Mapa conceptual de las evidencias geológicas del desplazamiento horizontal de los continentes.

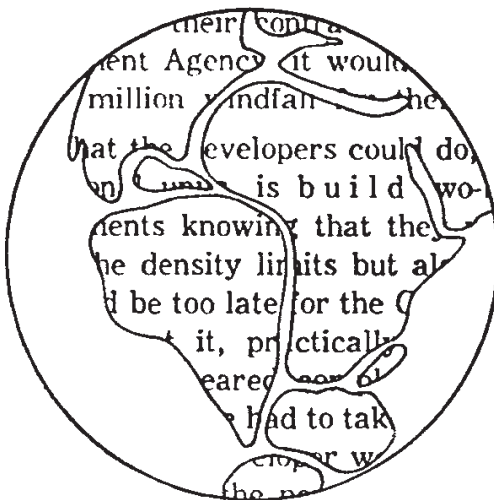


Fig. 6. Esquema de recortes de periódico, arreglados de acuerdo con la forma de los continentes. (Tomado de Takeuchi et al., 1986).

un polo en el Sur de África, entonces las regiones que habían pasado por la glaciación permocarbonífera se ubicarían alrededor de este polo.

Se demostró igualmente que, al reconstruirse Pangea, los depósitos permocarboníferos de carbón y de evaporitas generados en condiciones de clima caluroso yacen próximos al Ecuador de esa época y se encuentran en varias partes de América del Norte, Europa y Asia, entonces propuso que era evidente que la posición de las masas terrestres había cambiado no solo en la relación que tenían unas con otras, sino que también en relación con los polos. Así, según Wegener, durante el desplazamiento de los fragmentos de Pangea se habían alejado de los polos, denominando a este movimiento como fuerza de fuga de los polos ('Polfluchtkraft') (Fig. 7).

Evidencias paleontológicas y biológicas

Antes de la elaboración de la teoría de la deriva continental, las evidencias biológica y paleontológica de la antigua conexión entre los

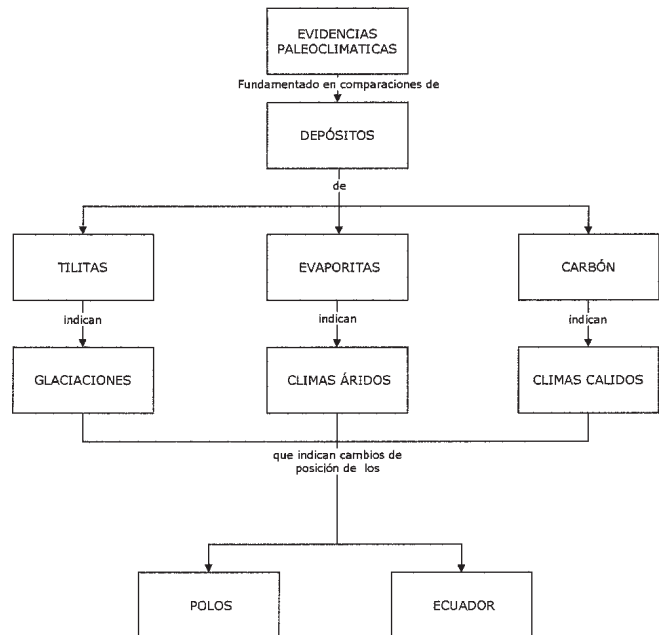


Fig. 7. Mapa conceptual de las evidencias paleoclimáticas del desplazamiento horizontal de los continentes.

continentes se explicaba por la llamada teoría de los puentes intercontinentales, que proponía que los océanos estaban divididos por masas de Tierra que emergían y facilitaban la dispersión de los organismos y que posteriormente se sumergían. Para Takeuchi et al. (1986), "la idea de la existencia de puentes continentales es ingeniosa y estimula la imaginación". Sin embargo, no hay indicios geológicos de los puentes continentales en el suelo oceánico y es difícil imaginar una extensión de tierra de esta naturaleza ya que no se han encontrado remanentes de rocas graníticas de la corteza continental en el suelo oceánico; entonces no era posible entender las uniones continentales y la desaparición de los enormes puentes, más extensos que las tierras a las que servían de enlace. ¿Dónde estaban esas masas hundidas y los volúmenes de agua que han venido a ocupar el hueco? Ante la imposibilidad de responder

a estas preguntas, algunos geólogos negaron los puentes y otros los sustituyeron por cadenas de islas. El primer supuesto deja sin explicación la distribución de faunas y floras, en el tiempo y en el espacio, el segundo no resolvía completamente el problema.

La teoría de la deriva continental ofreció una nueva solución al enigma de la distribución geográfica de determinados grupos de organismos, invalidando la teoría de los puentes intercontinentales que proponían que en el pasado los mismos continentes estaban unidos. Se consideraron como hechos favorables a la teoría de los desplazamientos todas aquellas observaciones biológicas que implicaban la existencia de antiguas conexiones terrestres libres de obstáculos a través de las cuencas oceánicas. Así, la paleontología, la zoogeografía y la fitogeografía proporcionaron una contribución significativa para conocer la Tierra en tiempos pasados. Para von Ubisch (in Wegener, 1929), los puentes intercontinentales no existieron: las masas estuvieron directamente unidas en un principio, separándose después paulatinamente, lo cual explica de una manera satisfactoria todos los hechos referentes a faunas y floras de las diferentes edades geológicas. De tal forma que hipotéticos puentes de la antigua teoría se extendían en su mayoría sobre regiones considerables, incluso a través de distintas zonas climáticas. Por tanto, era evidente que estos puentes no podrían utilizarse por todos los organismos existentes en los continentes. Por otra parte, los valores de la gravedad normales para los océanos demostraron que el supuesto hundimiento de los puentes continentales queda restringido a las regiones de plataforma continental. Además, la deriva contribuía a explicar el origen de las grandes regiones faunísticas y florísticas.

En esa época los hechos geológicos conocidos sobre África Occidental y Suramérica concordaban con la hipótesis de que en periodos anteriores de la historia de la Tierra había existido una conexión continental entre África y América del Sur en el lugar del océano Atlántico Sur actual. Ante estas evidencias, la cuestión era elegir entre la teoría movilista o la de la permanencia. De los primeros rastros paleontológicos que apoyaban la unión entre el continente sudamericano y el africano, que llevaban a suponer una antigua gran extensión de tierra firme entre estos continentes (Stromer, in Wegener, 1929) y por lo tanto, a favor de la Deriva Continental, es la existencia de los mismos géneros y especies de mesosáuridos (grupo de pequeños reptiles acuáticos o semiacuáticos, del orden Proganosauria), *Mesosaurus gervaisi*, ocupaba aguas profundas y el *Stereostemum copei*, vivían en zonas poco profundas (Oelfsen y Araújo, 1983 y Oelfsen, 1987 in Llorente *et al.*, 1996), en sedimentos pérmicos de las cuencas sedimentarias del Paraná (Brasil), Uruguay y Paraguay, y el Karroo, en el Sur de África.

Otra de las evidencias paleontológicas de la deriva continental era la presencia de fósiles de la flora de *Glossopteris*, gimnospermas arborescentes extintas, que dominaron la vegetación del continente gondwánico, depositadas en rocas pérmicas sedimentarias al final, o después de la glaciación del paleozoico superior en diversas regiones del Hemisferio Sur y que no se encontraban en el Hemisferio Norte. Lo que sugiere que los continentes del Hemisferio Sur formaron una paleoprovincia florística única durante el pérmico, demostrando que estas áreas estuvieron unidas en el pasado. Sahni (in Wegener, 1929) estudió la distribución de la flora de *Glossopteris* en Gondwana, con el fin de examinar las ventajas de la teoría de los desplazamientos sobre las del hundimiento de los puentes continentales, consideró la existencia efectiva de una conexión continental entre Sur de África, Madagascar, la India y Australia, resaltando además las relaciones de afinidad entre las floras del Cabo y Australia, lo que sugería una conexión entre África y Australia a través de la Antártida. También se afirmaba que los intercambios de fauna y flora entre Suramérica y África cesaron entre el cretácico inferior y medio y que la fractura entre sur de África y Suramérica ya estaba formada en el jurásico, con una separación gradual a partir de la región sur de estos continentes y que la formación de las cuencas oceánicas tomó largo tiempo (Passarge in Wegener, 1929).

La distribución geográfica de la fauna australiana es otro ejemplo donde Wegener (1929) reconoció, con base en las ideas de Wallace,

una clara distribución de la fauna australiana en tres elementos de diferente antigüedad. El más antiguo, se remonta cuando el suroeste de Australia y la India estaban unidas, así como Madagascar y el Sur de África. A la segunda asociación faunística pertenecen los marsupiales y los monotremas, la cual muestra relaciones con América del Sur. La tercera asociación faunística es la más reciente, así el dingo, los roedores y los murciélagos, entre otros mamíferos, emigraron a Australia durante el postplioceno, desde Sonda (frontera de los mamíferos, de acuerdo con la línea de Wallace), estableciéndose en Nueva Guinea y han comenzado a colonizar el noreste de Australia.

La idea de la permanencia de las grandes cuencas oceánicas se puso en duda ya que desde el punto de vista zoogeográfico era irrefutable la existencia de una conexión de tierra firme entre el Decán (en la península de la India) y el Sur de África pasando por Madagascar, durante el Triásico y el Pérmico, que implicaban un supuesto continente de Lemuria luego hundido, ya que en las faunas de Gondwana de las Indias Orientales se encuentran vertebrados terrestres europeos, mezclados con otros que eran propios del Sur de África. Para Wegener, la diferencia zoogeográfica consistía en que antes de la separación el Decán se hallaba al lado de Madagascar, es en este punto donde se aprecian las ventajas de la teoría movilista, ya que estas dos regiones actualmente presentan una diferencia latitudinal significativa y si tienen un clima y fauna similares es porque se encuentran a la misma distancia a ambos lados del Ecuador. La progresión de los porcentajes de la flora, y los datos zoológicos (que aparentemente no están en contradicción con las observaciones geológicas), se convierten en una prueba de la separación del bloque africano-europeo-americano, que avanzó de sur a norte, siendo éste el punto de vista de la teoría de los desplazamientos. Un argumento a favor de esta hipótesis fue el entendimiento de las correlaciones transoceánicas de la fauna de lombrices de tierra (*Oligochæta*) en la India y Madagascar (Michaelson in Wegener, 1929).

El estudio de la flora de las islas de la cresta centroatlántica, que geológicamente se han considerado como fragmentos continentales, era otro ejemplo contradictorio, ya que, según la teoría de los puentes continentales, el hundimiento del continente intermedio que conectaba África y Suramérica tuvo lugar en un periodo geológico anterior al del hundimiento del norte de la Atlántida. Sin embargo, de acuerdo con la teoría de la permanencia, la elevación de una inmensa Atlántida era imposible, los resultados cuantitativos de flora, respaldados por un estudio faunístico, testificaban que el aislamiento de las islas avanzó de sur a norte (Kubart in Wegener, 1929).

La teoría de los desplazamientos tenía una ventaja especial por ofrecer, no solo la posibilidad de conexiones entre continentes, sino también la proximidad de hábitats, permitiendo una interpretación simple de las relaciones transatlánticas. Si se considera posible la teoría de la deriva se aceptarían las conexiones entre los continentes actualmente separados, pero no por puentes intercontinentales que luego se hundieron sino por existir la permanencia de los continentes y de las cuencas marinas en su conjunto (Fig. 8).

Reacciones a la teoría de Wegener

A partir de la publicación de la obra de Wegener en 1912 se produjeron diferentes reacciones, las cuales fueron documentadas por Carozzi (1985) y, con base en ellas, a continuación se presenta una reseña cronológica con los principales autores y trabajos de relevancia en el futuro de ésta (Fig. 9). En Alemania, Andree (1914) aceptó el concepto de que los bloques de sial flotaban sobre el sima, pero fue escéptico sobre la apertura del Atlántico y los movimientos horizontales propuestos (con relativa deformación del sima plástico contra los bloques rígidos). No podía concebir la existencia de ninguna fuerza capaz de deslizar continentes aunque señaló la posibilidad de que las corrientes bajo la corteza generaran este movimiento (Ampferer, 1906).

En 1915, Dacque consideró que esta hipótesis era un intento inge-

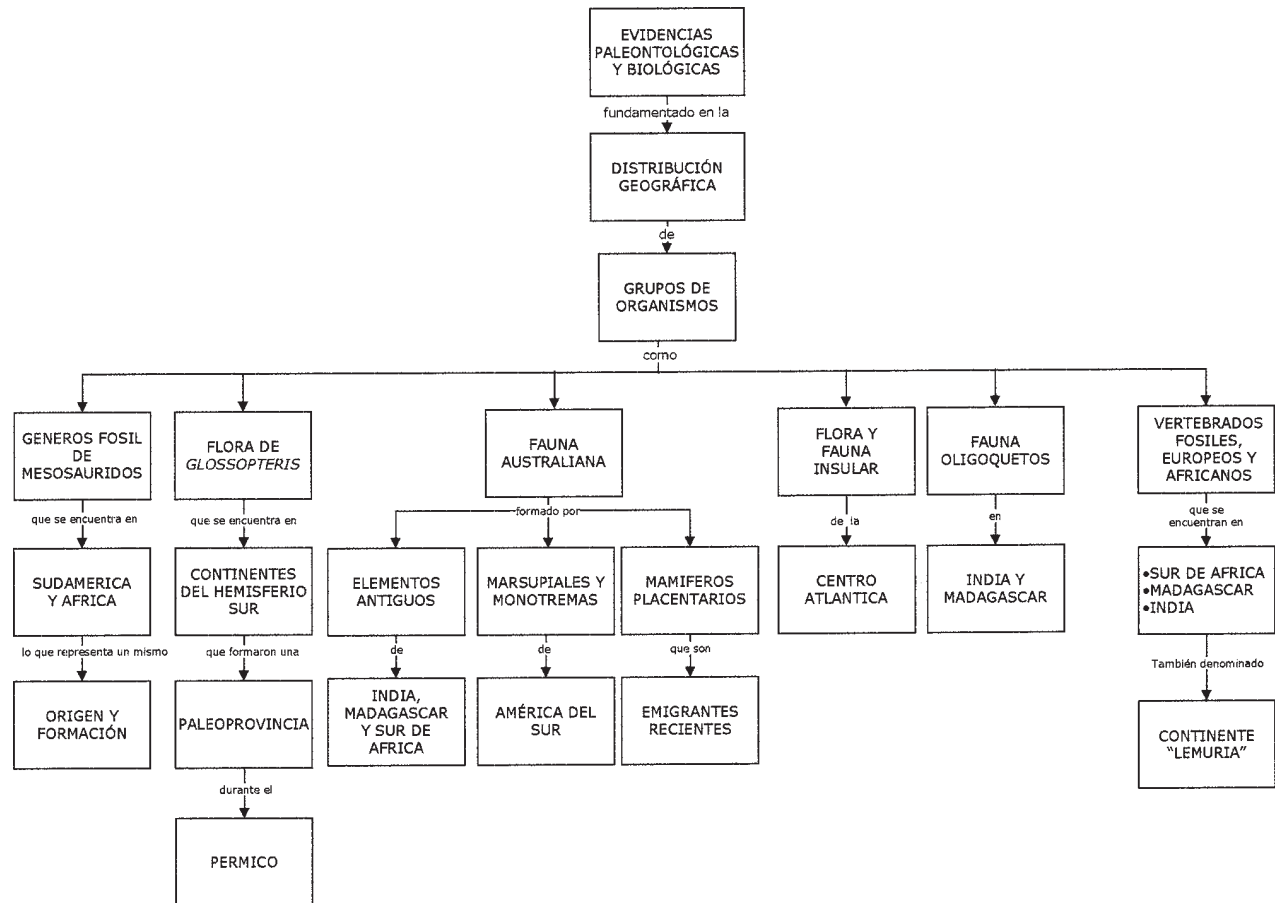


Fig. 8. Mapa conceptual de las evidencias paleontológicas y biológicas del desplazamiento horizontal de los continentes.

nioso de explicar genéticamente las funciones a gran escala de la corteza terrestre por medio de un único principio, el desplazamiento horizontal de masas continentales.

En 1916, Soergel dio argumentos contra la separación del Atlántico, concluyendo que el concepto de Wegener tenía que rechazarse, consideraba que no se habían tomado en cuenta las suposiciones básicas de la paleogeografía de esa época.

Los geólogos suizos descubrieron en los Alpes un gran plegamiento, cuya existencia podía explicarse con el concepto de moviismo relativo que implicaba la compresión de la cadena, por el deslizamiento hacia el norte del bloque africano (Argand, 1916). La concepción de los continentes deslizantes fue una solución obvia a la estructura ofrecida por los Alpes y fue aceptada sin ninguna oposición, para este autor, la idea de Wegener explicaba las similitudes de fauna y flora entre regiones hoy separadas por océanos. De tal forma que la reacción en Suiza fue pragmática, positiva y sin retórica académica o prejuicio.

Una fecha crítica en la controversia fue 1921, cuando se realizó una reunión de la Sociedad Geográfica Alemana (Gesellschaft für Erdkunde) en Berlín, donde fueron discutidas las ideas de Wegener marcándose los errores que comprometían la validez de la determinación astronómica del deslizamiento de Groenlandia (al oeste con respecto a Europa). Posteriormente, la oposición activa en Alemania terminó, cuando Kayser (1921) señaló "que esta hipótesis era interesante y que la mayoría de los geólogos estarían esperando aceptarla tan pronto como las medidas geodésicas indiquen la naturaleza y dirección del deslizamiento actual". En Francia, inicialmente la hipótesis fue ignorada, el debate se limitó a una élite de profesores que calificaron a Wegener como un aficionado, rechazando su idea. Joleaud (1922) concluyó que ésta explicaba ciertas extrañas anomalías paleoclimáticas, pero no la complejidad biogeográfica y que respondía a ciertos enigmas tectónicos, pero que no podía usarse

como base para una interpretación general de procesos orogénicos, esta dudosa conclusión de Joleaud revela su posición sobre la movilidad de los continentes. Argand, en 1922, presentó *La Tectonique de l'Asie*, en el XIII Congreso Internacional de Geología en Bruselas, donde aplicaba las ideas de Wegener, basándose en los movimientos horizontales; este trabajo dio inicio a la revolución moviista.

España tomó la delantera en la aceptación de la hipótesis de Wegener, ya que fue favorable y rápida, beneficiada por una traducción temprana al español, y porque la comunidad académica no tenía resentimiento antialemán. Para Navarro (1922), "los hechos presentados son realidades bien observadas y no ofrece más dificultades que aquellas previamente aceptadas, la originalidad de la hipótesis está sobre todo en la suposición de la deriva de los continentes".

En Italia la reacción a la teoría de Wegener fue similar a la francesa, entorpecida por la barrera del lenguaje. Mancini, en 1924, mencionó que desde 1874 Lovisato había observado el paralelismo de las costas en ambos lados del sur y norte del Atlántico, concluyendo que estos continentes habían estado unidos por mucho tiempo y que un cataclismo en el cuaternario, separó las Américas y las deslizó hacia el oeste para formar la famosa Atlantis.

En el libro *The Earth*, Jeffreys (1924) critica la hipótesis afirmando que la fuerza de gravedad era mucho más fuerte que cualquier otra fuerza tangencial conocida que actúe en la corteza terrestre, por lo que no sería factible una deriva horizontal de bloques síalicos a lo largo del sima, manifestándose especialmente contra la incongruencia del desplazamiento mecánico en el sima subyacente ya que la evidencia sísmica estaba en contra.

El primer simposio internacional sobre la deriva continental, celebrado en Nueva York en 1926 y al cual Wegener no asistió, marcó la historia en el desarrollo de esta hipótesis, pues reunió a los mejores geólogos de aquel tiempo; de los catorce investigadores que expusieron,

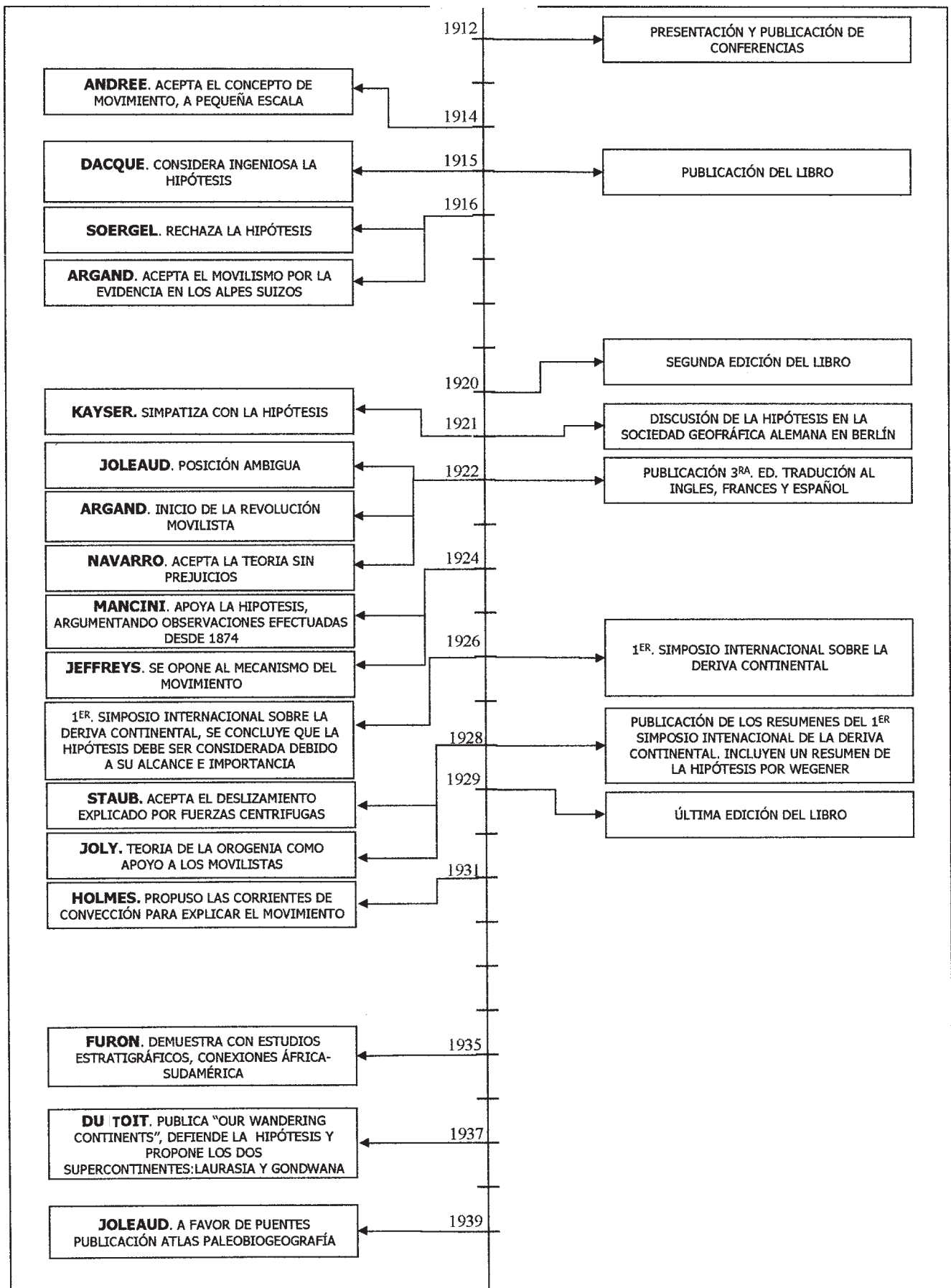


Fig. 9. Cronología de la discusión de la hipótesis de Wegener (1912-1939).

cinco apoyaron la hipótesis, dos la apoyaron con reservas y siete se opusieron. Las principales objeciones tanto en este simposio como en las memorias de éste (publicadas por Willis, 1928) se presentan a continuación:

1. La fuerza propuesta por Wegener era demasiado débil e inadecuada para generar el efecto de la deriva, describiendo solo una supuesta ruptura de la Tierra y la migración de algunos fragmentos.

2. La incongruencia en la rigidez, tanto de la corteza como del manto. Wegener proponía que el manto era aparentemente sólido, pero podía fluir y ceder al empuje de la masa cortical. Si esto era cierto ¿cómo se deducía que la corteza era más débil que el manto? y ¿cómo puede al mismo tiempo ser un material más rígido y más débil que otro?

3. Si la Tierra tiene una historia de varios miles de millones de años, ¿cómo es que el continente primitivo se comenzó a fracturar hasta la era mesozoica?, ¿por qué no ocurrió antes?

4. La hipótesis se consideró trivial, "Si creemos en Wegener debemos olvidar todo lo que aprendimos en los últimos 70 años y comenzar de nuevo".

5. No existe ningún mecanismo que explique el plegamiento de las cadenas montañosas, así como los plegamientos antiguos.

6. Las comparaciones petrográficas de provincia en provincia a los lados del Atlántico no concordaban, afirmando que "el pastel no estaba cortado como lo había dicho Wegener".

7. Si los continentes estuvieron unidos hasta el cretácico, ¿cómo explicar la presencia, de unas pocas plantas y animales similares del paleozoico y mesozoico en distintas partes de la Tierra? y ¿por qué no había la misma similitud en el registro de las primeras faunas y floras de distintos continentes?

Los partidarios de la deriva continental hicieron cuanto pudieron para refutar tales objeciones, argumentaban que no puede ignorarse un hecho por la sola razón de que no se conozca su explicación (Takeuchi *et al.*, 1986). Hasta ese momento no se había encontrado mecanismo alguno que pudiera explicar de modo convincente la causa del movimiento, pero aún podría encontrarse en el futuro; aunque el mecanis-

mo propuesto no era el adecuado, sí solucionaba el problema de las similitudes paleontológicas, ya que era mejor que la de los puentes intercontinentales. Finalmente se consideró que Wegener (1928) discutía la historia de los continentes tan solo en lo que podía inferirse de los testimonios presentes y no trataba la historia anterior, de la cual se tenían pocos datos. Además, el deslizamiento continental tenía una ventaja sobre las otras teorías geológicas, ya que posibilitaba su verificación mediante observaciones repetidas de latitud y longitud. En el simposio se llegó a la conclusión de que no debía rechazarse esta idea a la ligera, puesto que aun cuando existían objeciones en contra, algunas de ellas discutibles, también se tenían datos sólidos que la apoyaban. Se reconoció su alcance e importancia considerándose que debía prestársele mayor atención, estudio y consideración, y que si un día llegara a probarse daría respuestas a muchas cuestiones de la Tierra. Después del simposio, la discusión se prolongó; a continuación se presentan a manera de ejemplo diferentes puntos de vista.

En 1928 Staub propuso la idea de deslizamiento de dos bloques continentales (Laurasia y Gondwana), los cuales presentaban algunas fases de colisión con eventos orogénicos mayores, alternando con fases de deslizamiento hacia los polos y hacia el Ecuador. Este autor proponía que fuerzas centrífugas por la rotación de la Tierra controlaban todos los eventos y eran los responsables del deslizamiento hacia el Ecuador. En el mismo año, Joly consideró que el movimiento continental era probable durante amplios periodos de flujo debajo de la capa de la corteza. Tales fuerzas, relativamente pequeñas, actuaban sobre regiones inmersas de los continentes, extendiéndose muchas millas hacia el denso fluido de las capas interiores y que además existen otro tipo de fuerzas originadas en cada orogenia por la contracción y expansión de la corteza externa.

Después de la muerte de Wegener en 1930, se publicaron numerosos trabajos, como el de Furon (1935), con datos sobre la relación geológica entre África y América del Sur, presentando una tabla de similitudes estratigráficas (desde el precámbrico hasta el cretácico) entre estos continentes, demostrando la existencia de un continente África-

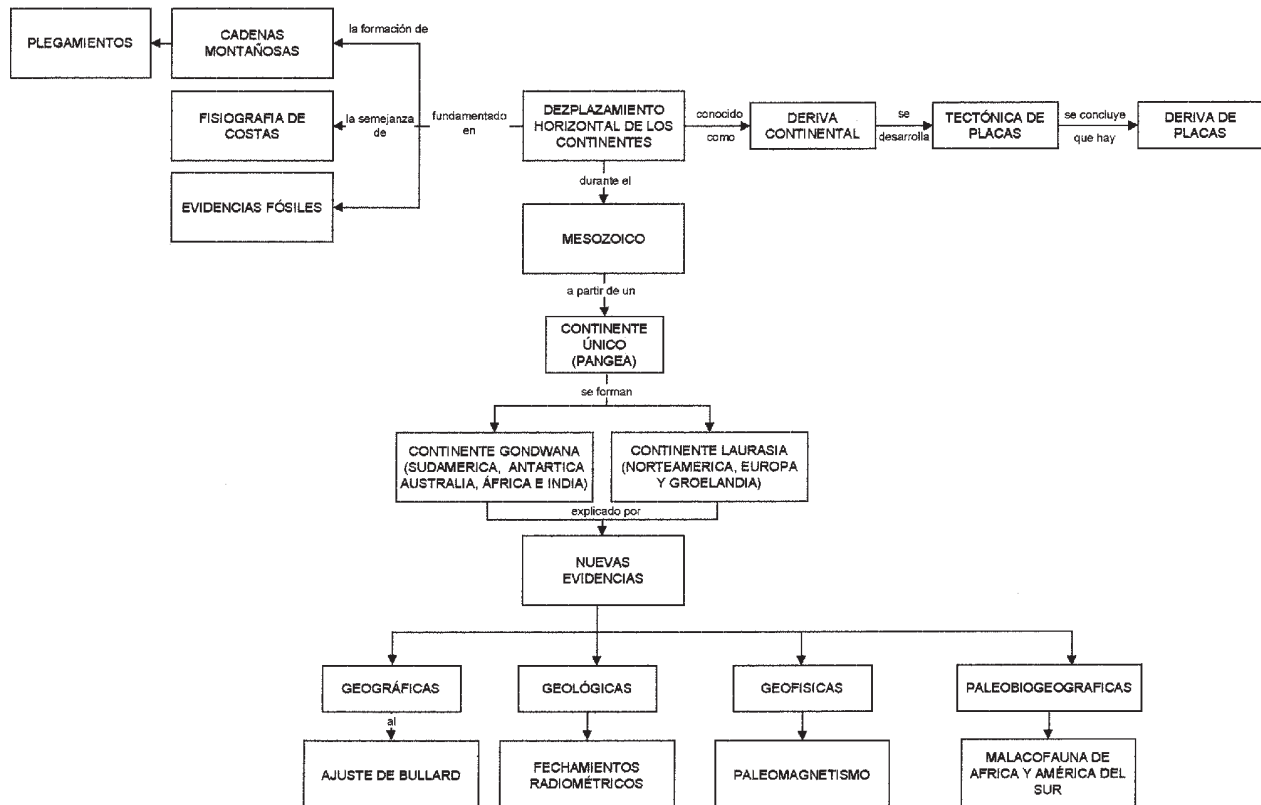


Fig. 10. Mapa conceptual de la síntesis del desplazamiento horizontal de los continentes.

no-sudamericano muy relacionado. Para explicar estas conexiones y separaciones propuso dos teorías: la de grandes derrumbes de zonas continentales para renovar las conexiones cada cierto tiempo y la ruptura de un único continente con el deslizamiento de sus fragmentos en concordancia con las ideas de Wegener.

Du Toit surgió como uno de los defensores de la hipótesis, en su libro *Our Wandering Continents* (1937) trató de probarla mediante gran número de hechos geológicos.

En el *Atlas de Paleobiogeographie* publicado en 1939 por Joleaud, se consideró que los continentes estaban conectados por gran número de puentes hipotéticos que aparecían y desaparecían en función de los registros. Solo cuatro mapas de un total de 99 seguían la reconstrucción propuesta por Wegener. Finalmente, Holmes (1931, 1944) propuso un mecanismo que describía mejor el movimiento de los continentes, el cual se basaba en la existencia de corrientes de convección del interior del manto de la Tierra que producían una transferencia de calor explicando el rompimiento y el movimiento de los continentes. Además propuso zonas de tensión y de compresión, este mecanismo con el tiempo se utilizó para explicar la expansión del fondo oceánico.

Algunos paleontólogos se manifestaron a favor de los puentes terrestres y en contra de la hipótesis, mientras que los geofísicos consideraron que su respectiva disciplina no tenía la información en pro o contra de la hipótesis. Como resultado de esta controversia, se rechazó al moviismo principalmente en la década de 1920 en los Estados Unidos de América, con argumentos de entre muchos otros, que Wegener no era un experto en paleontología o geología, por lo que no estaba calificado y, por lo tanto, al no ser geólogo no pertenecía a su fraternidad. Sus detractores fueron muy rígidos y estuvieron en contra de cualquier proposición sobre el moviismo, aceptaron que el sial tenía un sinnúmero de arrastres a través del duro sima pero no tomaron en cuenta las mediciones de Groenlandia. Intentaron hacer pasar a Wegener por un necio, un soñador o un poeta, sin comprender que era una hipótesis unificada fundamental para las ciencias de la Tierra.

Pruebas posteriores de la teoría de Wegener

La visión holística de Wegener propició la búsqueda de la explicación del movimiento en diferentes ramas de las ciencias de la Tierra. A continuación se presentan algunas de las evidencias que con el tiempo fueron apoyando la hipótesis, sin que éstas sean todas o las más importantes (Fig. 10).

Geofísicas (paleomagnetica y migración de los polos).

Tomando en cuenta que el eje magnético terrestre de acuerdo con interpretaciones paleomagnéticas, ha migrado con referencia a su eje de rotación, la concepción de migración de los polos, aisladamente, no es congruente, pues si solo los polos se hubieran desplazado, cada continente exhibiría una trayectoria idéntica de migración de los polos (Runcorn, 1976 in Llorente *et al.*, 1996). Cuando las direcciones paleomagnéticas se combinan con las ideas de la deriva continental, se obtiene un esquema satisfactorio. Así, las curvas de migración polar de Eurasia y América del Norte son muy semejantes, sugiriendo que esos continentes no han pasado por grandes desplazamientos en los últimos 300 ó 400 millones de años, mientras que las curvas aparentes de migración de los polos de África y Suramérica son análogas en el paleozoico, rumbo al Polo Sur, mientras que en el Hemisferio Norte los continentes se desplazaron hacia el norte (Clarke Jr., 1973 in Llorente *et al.*, 1996).

La evidencia paleomagnética principal que apoya la hipótesis de la deriva continental es la divergencia de las trayectorias de migración de los polos en relación con los polos geográficos, observable cuando aquellos son trazados sobre un globo actual.

Geológicas (fechamientos radiométricos). También se obtuvieron pruebas a favor de la deriva continental a partir de los

fechamientos radiométricos de rocas del Escudo Precámbrico Brasileño y Africano. El primero poseía dos provincias orogénicas con edades muy distintas, si América del Sur ha tenido conexión física anterior con el continente africano, las provincias reconocidas en el Escudo Oriental de África deberían extenderse hasta Brasil. En los 70's, geólogos de la Universidad de San Pablo, Brasil, efectuaron fechamientos por el método de potasio-argón, mientras que el Instituto Tecnológico de Massachusetts utilizó el de rubidio-estroncio, ambos grupos dataron una amplia zona del Escudo Brasileño, (Hurley, 1976 in Llorente *et al.*, 1996). Los resultados demostraron que este escudo presentaba dos provincias de edades distintas, semejantes a las encontradas en el Escudo Oriental Africano, con edades de 2,000 y 600 millones de años, lo que confirmó que estas áreas estuvieron unidas en el pasado, como lo preveía la hipótesis.

Paleontológicas. El estudio de una malacofauna rica, diversificada y excelentemente conservada (Cooper y Kensley, 1984 in Llorente *et al.*, 1996), considerada endémica hasta 1970, de la cuenca del Paraná, Brasil, pérmico superior; también encontrada en rocas de la Cuenca del Karroo en el Sur de África de la misma edad, demostró que la distribución de esos fósiles era mucho más amplia de lo que se suponía y que ambas cuencas estaban próximas en las reconstrucciones anteriores a la deriva. También proliferaron investigaciones en gran número de grupos para la demostración de esta unión como lo confirma las memorias editadas por Gray y Boucot (1976) del simposio sobre biogeografía histórica, donde se presentaron más de 40 trabajos de diferentes grupos de organismos en los que se reafirman las principales consideraciones de la deriva continental.

Geodésicas y geográficas. La observación de Du Toit de que la concordancia entre las márgenes de los continentes deberían establecerse por la línea de la plataforma continental y no por la del litoral actual resolvió este problema. Así, Carey (1955) y luego Bullard *et al.* (1965) (in Llorente *et al.*, 1996) enfrentaron este asunto de manera rigurosa empleando técnicas geométricas y computadoras para obtener un ajuste preciso de los continentes que circundan el Atlántico. Las discordancias en los ajustes de las líneas de las plataformas continentales fueron reducidas hasta 50 km. Éste se conoce como ajuste de Bullard y eliminó esta crítica en contra de la deriva continental. Por otra parte, la Unión Astronómica Internacional decidió la revisión de observaciones de longitud alrededor del mundo entero. Sin embargo, establece que tales mediciones y sus comparaciones necesitarán mucho tiempo, posiblemente un siglo o más, antes de que se pueda apreciar un cambio firmemente establecido.

Consideraciones finales

Wegener, en concordancia con el método en ciencias naturales de acomodar las teorías a los hechos y no éstos a las teorías, partió de todo tipo de datos e ideó una hipótesis que los explique con un enfoque integral y sintético, con una visión multidisciplinaria de avanzada para esa época. Esta idea no ofrecía dificultades superiores a las que otras teorías generalmente enfrentan.

Estos conceptos encontraron una oposición generalizada en un complejo y amplio espectro de causas. En Alemania, la sobre-especialización y falta de una visión global. En Francia, Italia y Bélgica, la posguerra, el nacionalismo y la barrera del lenguaje, así como la actitud de los profesores, quienes generaron una reacción negativa. Los académicos en Suiza, Holanda y Austria, tenían un conocimiento avanzado de la geología acorde con una explicación revolucionaria y moviista por lo que a pesar de la oposición aceptaron la hipótesis con tardanza y modificaciones, mientras que en España ésta fue aceptada sin reservas. Para Navarra (1922), era importante conocer el valor positivo de la nueva teoría, ya que simplificaba la comprensión de muchos fenómenos hasta ahora

inexplicables o imperfectamente explicados; además, al plantearse como una hipótesis de trabajo, ésta sin duda fue fecunda. Su idea fundamental, la deriva de los continentes, era lo bastante elástica para que concordara con las teorías orogénicas más diferentes y con las más variadas concepciones de la isostasia.

Como se mencionó en ese tiempo es posible considerar que "la hipótesis presentaba una estructura sólida típica de la mente alemana y que para esa época, no existía otra tan eficiente y dinámica, ni lectura que levante la curiosidad más aguda que el libro de este famoso geólogo" (Carozzi, 1985). Así, es posible tomar como válidas las ideas de Navarro (1922): «La hipótesis de Wegener es el amanecer a nuevas promesas en geología, deberíamos ver éstas con simpatía como vemos a los jóvenes llenos de promesas. Ésta ha resuelto muchos problemas en paleogeografía y paleobiología y ha introducido una nueva razón en geotectónica, lo cual no es un mal récord para un concepto joven aún susceptible de muchas mejoras».

Los geólogos americanos más conservadores hicieron una vigorosa campaña contra la deriva a través de geólogos de prestigio. Los geofísicos, representados por Jeffreys, desdeñaron cualquier posibilidad de una fuerza suficiente para mover los continentes, éstos fueron más intransigentes que los europeos ya que su oposición al moviismo entre otras razones fue debido a que su entorno geológico y geográfico es menos impactante que en el caso de los geólogos de otras regiones (sin montañas emergentes o profundidades oceánicas como en el este de la India). Los líderes de la cruzada contra el moviismo generalizaron observaciones particulares y locales sin ver la amplitud global de esta hipótesis comportándose como especialistas de poco criterio. Es posible argumentar que esta hipótesis estaba destinada al rechazo porque la evidencia de esa época no era sólida y la explicación del mecanismo de la deriva tenía un fundamento inadecuado. Por lo que se manifestaron en total desacuerdo sobre los datos y argumentos dados por los moviistas, quienes fueron menos fanáticos y reconocieron que se necesitaba mayor investigación para comprender completamente ¿cómo se habían movido los continentes?

Agradecimientos

A J. Guadarrama y M. Estrada por el apoyo en la edición del texto y las figuras.

Referencias

- Du Toit, A. L.** 1937. *Our Wandering Continents: An hypothesis of continental drifting*. Oliver and Boyd, Londres.
- Carozzi, A. V.** 1985. The reaction in continental Europe to Wegener's theory of continental drift. *Earth Sci. Hist.*, 4(2): 122-137.
- Gohau, G.** 1990. *A History of Geology*. Rutgers University Press, USA.
- Gray, J. y A. Boucot.** 1976. *Historical biogeography, plate tectonics and the changing environment*. Oregon State University Press, USA.
- Hallam, A.** 1976. *De la deriva continental a la tectónica de placas*. Labor, Barcelona.
- Holmes, A.** 1931. Radioactivity and Earth movements. *Trans Geol. Soc. Glasgow*, 18: 559-606.
- Holmes, A.** 1944. *Principles of physical geology*. Nelson, Londres.
- Jeffreys, H.** 1924. *The Earth: Its origin, history, and physical constitution*. Cambridge University Press, Cambridge.
- Llorente, J., N. Papavero y M. Simões.** 1996. *La distribución de los seres vivos y la historia de la Tierra*. La ciencia desde México 148, Fondo de Cultura Económica, México, D. F.
- Navarro, L. F.** 1922. Los continentes a la deriva. *Ibérica* (Barcelona), año 9, t. 2, 18 (436): 44-47.
- Pérez-Málvaez, C.** 1997. *Análisis histórico-filosófico de la teoría de la deriva continental de Alfred Wegener*. Tesis de Maestría, Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México. México, D. F.
- Pérez-Malvárez, C., A.H. Bueno, M. O. Feria y J. J. Morrone.** 1997. Alfred Lothar Wegener y la teoría de la deriva continental. *Museo*, 2(9): 75-79.
- Takeuchi, H., S. Uyeda, y H. Kanamori.** 1986. *¿Qué es la Tierra? (El problema de la deriva continental)*. Orbis, Barcelona.
- Wegener, A.** 1928. Two notes concerning my theory of Continental Drift, pp. 97-103 in: *Theory of Continental Drift. A Symposium on the Origin and Movement of Land Masses both inter-continental and intra-continental, as proposed by Alfred Wegener*, The American Association of Petroleum Geologists, Tulsa, Oklahoma.
- Wegener, A.** 1929. *The origin of continents and oceans*. Dover Publications, New York.
- Wilson, J. T.** 1963. Continental Drift, pp. 19-33 in: *Continents Adrift and Continents Aground*. W. H. Freeman, USA.
- Willis, B.** 1928. Continental Drift, pp. 76-82 in: *Theory of Continental Drift. A Symposium on the Origin and Movement of Land Masses both inter-continental and intra-continental, as proposed by Alfred Wegener*. The American Association of Petroleum Geologists, Tulsa, Oklahoma.

PANBIOGEOGRAFÍA Y LA GEOGRAFÍA DE LA VIDA

John R. Grehan

La panbiogeografía es una disciplina vasta, que cubre muchos aspectos diferentes, no solo de la biogeografía sino también de la sistemática, geología, evolución, ecología y metodología de la ciencia (Craw y Gibbs, 1984; Craw y Sermonti, 1988; Craw *et al.*, 1999; Morrone, 2000a; Colacino y Grehan, en prep.). La revisión aquí presentada provee una selección de ejemplos que ilustran algunos de los aspectos más importantes de este programa de investigación. La panbiogeografía fue establecida como una disciplina independiente por Croizat (1952) y no puede desecharse sumariamente de acuerdo con su grado de conformidad o diferencia con otros sistemas de pensamiento establecidos, incluso más populares (Grehan, 1994, 2001). La panbiogeografía debería juzgarse por la productividad de su aplicación a la resolución de problemas biogeográficos y evolutivos en general (Craw y Weston, 1984).

Dado que la panbiogeografía involucra una forma geográfica o espacial de análisis, sus objetivos y principios podrían parecer extraños para las prácticas comúnmente aceptadas. Aunque la panbiogeografía ha sido declarada muerta o irrelevante en más de una ocasión por biogeógrafos tradicionales, el programa persiste (Craw *et al.*, 1999) y permanece en el centro de las controversias de demarcación de acuerdo con las cuales los programas de investigación dispersionista y cladístico declaran su productividad. Por ello es imposible apreciar el significado general de las perspectivas panbiogeográficas sin llevar a cabo una comparación con los otros puntos de vista más tradicionales. Estas diferencias serán consideradas para demostrar que la panbiogeografía constituye un enfoque único para comprender el espacio y el tiempo en evolución.

Desarrollo histórico

La panbiogeografía es uno de los programas de investigación más importantes de la biogeografía actual (Hull, 1988). Para apreciar el papel e impacto de la panbiogeografía es necesario mostrar una perspectiva histórica de cómo fue recibida por los oponentes y sucesores de León Croizat. Esta secuencia histórica, como el objetivo mismo de la biogeografía, involucra una red espacio-temporal de localidades, lugares y personas (Craw, 1984; Craw y Heads, 1988).

León Croizat emigró desde Italia a los Estados Unidos de América en 1924, y durante la década de 1930 conoció a E. D. Merrill, quien se convirtió en Director del Arnold Arboretum en 1936. Merrill le dio a Croizat el cargo de asistente técnico, pero cuando Merrill se vio forzado a abandonar su cargo 10 años más tarde, Croizat fue despedido, aparentemente en represalia por la publicación de un artículo en que criticaba el trabajo de Irwin Bailey del Arboretum (Craw, 1984). Luego, Croizat aceptó un cargo académico en la Universidad Central de Venezuela y en los años siguientes continuó escribiendo sobre botánica y biogeografía con el apoyo económico de su esposa Catalina, una psicóloga infantil que más tarde trabajó en diseño paisajista. Juntos desarrollaron un jardín botánico de plantas xerófitas en las afueras de la ciudad de Coro (Craw, 1984; Grehan, 1990a; Zunino, 1992). Croizat poseía un grado en leyes, por el cual recibió un doctorado (Zunino, 1992), pero tenía un profundo interés en biología y botánica. Más tarde refirió que su entrenamiento en leyes había sido importante para el desarrollo de sus argumentos botánicos y biogeográficos.

El establecimiento formal de la panbiogeografía comienza con la publicación del 'Manual of Phytogeography' (Croizat, 1952) y la 'Panbio-

geography' (Croizat, 1958), con subsiguientes desarrollos en 'Space, Time, Form: The Biological Synthesis' (1964) y 'Biogeografía analítica y sintética ('Panbiogeografía' de las Américas' (1976) (Craw y Heads, 1984; Schmidt, 1986). Croizat quizá fue el primer biogeógrafo en comprender la necesidad de un método biogeográfico explícito para conectar entre sí a dos de los elementos claves de la biología evolutiva: espacio y tiempo. La panbiogeografía puede asociarse con el trabajo del 'cladista' y biólogo evolutivo Daniele Rosa (1918) y con las tradiciones filosóficas del Mediterráneo (Craw y Heads, 1988; Colacino, 1997).

La panbiogeografía fue ignorada por los principales representantes de la biogeografía, como P. Darlington, P. Raven, G. G. Simpson y E. Mayr, y continúa siendo extrañamente ausente de la pléthora de minucias históricas excavadas por S. J. Gould. Mayr (1982a) excluyó a la panbiogeografía de su 'History of Biological Thought', pero al mismo tiempo halló tiempo suficiente para atacarla en un comentario sobre la biogeografía de la vicarianza (Mayr, 1982b; cf. Croizat, 1984). A pesar de que la aplicación de la panbiogeografía no comenzó durante las décadas de 1950 y 1960, recibió reacciones favorables de botánicos (Schmidt, 1986), y fue sustentada por algunos biogeógrafos, incluyendo al malacólogo D. Taylor (1960) y la paleobotánica L. Cranwell Smith (1962).

Con el ascenso de la cladística, la historia de la panbiogeografía tomó otro giro en la década de 1970, cuando fue enredada dentro de las controversias cladísticas (Hull, 1988), resultado del propuesto triunvirato de Hennig, Popper y Croizat (Nelson y Platnick, 1981). Un trabajo publicado en *Systematic Zoology* bajo la autoría de Croizat, Nelson y Rosen (1974) cimentó esta relación. Este trabajo originalmente fue preparado por Croizat, pero luego de que Nelson y Rosen le propusieron ser sus coautores, removieron mucho del contenido panbiogeográfico y lo remplazaron con su perspectiva de la biogeografía de la vicarianza. Con la publicación de 'Vicariance biogeography: A critique' (Nelson y Rosen, 1981), Croizat se percató de que la panbiogeografía estaba siendo marginada por el programa vicariante y mal citada en la literatura de la biogeografía de la vicarianza, por lo que públicamente declaró lo que había sido obvio para Brundin (1981), es decir que la panbiogeografía y la biogeografía de la vicarianza eran diferentes (Croizat, 1982). Un esfuerzo subsiguiente de J. R. Grehan y M. J. Heads para publicar una copia del manuscrito original de Croizat (1974) fue denegado por el editor de *Systematic Zoology*.

Si la historia de la biogeografía no fuera ya suficientemente complicada, comenzó un nuevo desarrollo en Nueva Zelanda, que fue iniciado por el trabajo de R. Craw (1978, 1982), quien mantuvo correspondencia con Croizat hasta su muerte en 1984, a la edad de 89 años. Una reevaluación crítica de las controversias entre dispersionistas y vicariancistas condujo al resurgimiento de la panbiogeografía y Nueva Zelanda se convirtió en un centro de la innovación biogeográfica durante la década de 1980 (Craw y Gibbs, 1984; Craw y Sermonti, 1988; Matthews, 1990). En la década de 1990 devinieron cambios políticos drásticos en el país, que redujeron sensiblemente el soporte económico para la investigación. La política de apoyo económico a la ciencia se valió de la ideología de las 'fuerzas de mercado', lo que permitió que los practicantes ortodoxos, quienes dominaban el competitivo programa de fondos, terminaran con la posible expansión del programa panbiogeográfico en Nueva Zelanda.

La panbiogeografía es reconocida internacionalmente como un programa de investigación independiente de la biogeografía moderna

(Morrone *et al.*, 1996; Brown y Lomolino, 1998; Cox y Moore, 2000) y como uno de los principales enfoques de la biogeografía histórica (Zhao, 1992; Llorente *et al.*, 2000). Crisp *et al.* (1999) erróneamente pensaron que la panbiogeografía fue abandonada a favor de la biogeografía cladística, mientras que en realidad durante la década de los 1990's la exploración de la panbiogeografía se ha expandido internacionalmente (Craw *et al.*, 1999), incluyendo los esfuerzos de Morrone y Crisci (1995) para integrar el análisis de trazos con la cladística de áreas de endemismo. Mucho del interés actual se debe a autores de América Latina, el sudoeste del Pacífico y Europa (Monge-Nájera, 1999; Llorente *et al.*, 2000). Algunas aplicaciones recientes incluyen análisis de Proteaceae (Weston y Crisp, 1996), escorpiones argentinos (Mattoni y Acosta, 1997), *Cecropia* (Franco-Rosselli y Berg, 1997), chinches de la familia Reduviidae (Coscarón, 1997; Coscarón y Morrone, 1995), cléridos (Kolibáè, 1998), flora de Colombia (Cortes y Franco, 1997), crustáceos (Lopretto y Morrone, 1998), compuestas (Heads, 1998a, 1999), esponjas marinas (Hajdu, 1998), dípteros (Matile, 1998, 1999), herpetofauna mesoamericana (Wilson y McCranie, 1998), escorpiones (Lourenço, 1998), biota andina (Katinas *et al.*, 1999), ciempiés (Morrone y Pereira, 1999), Cycadales y Coniferales (Contreras-Medina *et al.*, 1999), odonatos (DeMarmels, 2000), copépodos (Menu-Marque *et al.*, 2000) y géneros de Theaceae (Luna y Contreras, 2000).

Brown y Lomolino (1998) identificaron a Croizat como uno de los grandes científicos que contribuyeron al desarrollo de la biogeografía, y el XXVIII Congreso della Società di Biogeografia honró el trabajo de Croizat con una medalla conmemorativa (Zunino, 1992). Esfuerzos actuales de Á. Viloria (Universidad del Zulia) y B. Urbani (Universidad de Venezuela) se encaminan a catalogar y convertir la biblioteca de Croizat en un museo permanente. Las respuestas de los biogeógrafos cladistas han sido ambivalentes, desechando a la panbiogeografía (Seberg 1986; Platnick y Nelson, 1988; Humphries y Parenti 1986, 1999) o validando sus métodos y resultados (e.g. Nelson, 1983, 1985; Ladiges, 1998; Humphries y Parenti, 1986; Parenti, 1990).

La importancia de la geografía

La geografía falta como elemento del análisis biogeográfico en los principales textos biogeográficos, aunque todos 'saben' que la biogeografía es el estudio de la distribución de animales y plantas, y que es la distribución la que hace que la biogeografía sea un objeto de la geografía. Los mapas de distribución están ausentes, por ejemplo, en el clásico 'Geographical distribution of animals' (Wallace, 1876), mientras que en la 'Geography of evolution' (Simpson, 1965) se ilustra una única distribución. Las cuestiones biogeográficas fueron relegadas por Darwin (1859) a los capítulos 12 y 13 de 'El origen de las especies' (Craw y Heads, 1984).

La evolución es un proceso geográfico y uno podría suponer que la geografía de la evolución se encontraría en el núcleo de la biología evolutiva. Muchos estudios biogeográficos y evolutivos ni siquiera representan las distribuciones geográficas en mapas (Craw *et al.*, 1999). Los análisis cladísticos se conforman con esta tendencia, reduciendo la geografía a las ramas terminales de los cladogramas construidos a partir de análisis de relaciones entre caracteres biológicos (Nelson y Platnick, 1988; Humphries y Parenti, 1999).

La panbiogeografía enfatiza la importancia primaria de la información espacial, y el reconocimiento de la localidad y el lugar en la historia de la vida como una condición previa para cualquier análisis del cambio evolutivo (Craw *et al.*, 1999). Hull (1988: 20) notó que: Si las especies evolucionan a partir de especies preexistentes, entonces la distribución geográfica debería decirnos algo acerca del curso que ha tomado la filogenia. La perspectiva geográfica, como todas las metodologías biogeográficas, involucra el establecimiento de un núcleo de investigación, es decir un conjunto de supuestos sobre los cuales se basa el programa de investigación (Craw y Weston, 1984). Los supuestos

panbiogeográficos que difieren de los programas dispersionista y vicariancista (al menos en sus formas actuales) incluyen:

1. Los patrones de distribución constituyen una base de datos empírica para el análisis biogeográfico.
2. Los patrones de distribución proveen información acerca de dónde, cuándo y cómo evolucionan animales y plantas.
3. Los componentes espacial y temporal de estos patrones de distribución pueden representarse gráficamente.
4. La correlación entre gráficos de distribución y atributos geológicos/geomorfológicos puede conducir a la formulación de hipótesis contrastables acerca de las relaciones históricas entre la evolución de las distribuciones y la historia de la Tierra.

La panbiogeografía recupera el papel de la geografía en la evolución que fue perdido con la teoría de la evolución de Darwin (Craw y Heads, 1988). Es este énfasis en el fundamento espacial de la biogeografía y la evolución el que ofrece a los biogeógrafos alternativas para elegir entre diferentes programas de investigación en biogeografía (Fig. 1). La siguiente sección ilustra algunas de las implicaciones prácticas y teóricas de este método biogeográfico y el estatus de la biogeografía como disciplina científica por su propio derecho.

Conceptos panbiogeográficos

Un análisis panbiogeográfico involucra un conjunto de herramientas conceptuales denominadas trazo, nodo, línea de base y centro de masa (Fig. 2). El mejor conocido y más aplicado es el concepto de trazo,

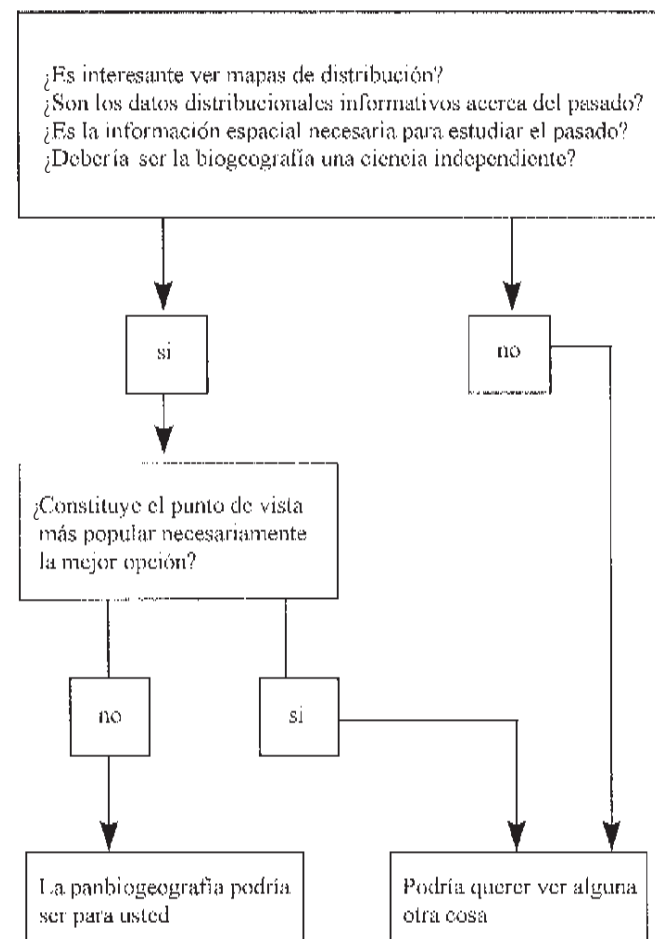


Fig. 1. La elección entre la panbiogeografía y alguna alternativa dependerá de la perspectiva filosófica de la persona acerca de la importancia de la información espacio-temporal en un análisis biogeográfico.

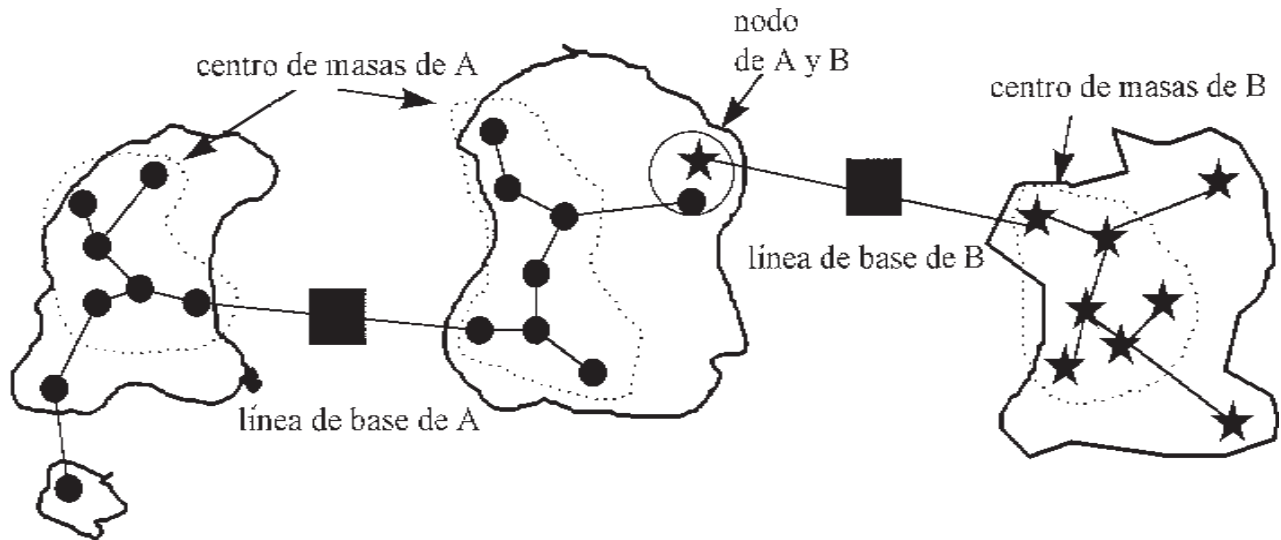


Fig. 2. Herramientas conceptuales y componentes de un análisis de trazos. (Tomado de *Craw et al.*, 1999).

a pesar de que su desarrollo no se restringe a la panbiogeografía, sino que fue aplicado por varios biogeógrafos anteriores (*Craw*, 1989; *Morrone y Crisci*, 1995; *Craw et al.*, 1999). Solo el concepto de trazo ha sido representado en las técnicas cladísticas (*Craw*, 1989).

Trazo. Los trazos fueron usados por *Croizat* (1952, 1958, 1961, 1964) para representar los patrones de dispersión en mapas. La dispersión biogeográfica por lo general es considerada igual al concepto ecológico de migración o movimiento, pero en la biogeografía el problema de la dispersión es el desarrollo de la distribución, el cual incluye un cambio tanto en las coordenadas espaciales como en la diferenciación morfológica ('form-making') (*Grehan y Ainsworth*, 1985; *Grehan*, 1988; *Heads*, 1985a, b). *Croizat* (1958) desarrolló una definición biogeográfica de dispersión para describir la evolución de la distribución como translación en espacio y diferenciación morfológica (*Grehan*, 1991). Las distribuciones representadas como una colección de localidades no contienen información explícita acerca de la estructura espacial. Los trazos interpretan a la geometría espacial como un componente explícito de la distribución geográfica, por lo que un trazo no es un mapa de distribución (como incorrectamente fue expresado por *Cox*, 1999), sino un mapa de espacio, tiempo y forma (dispersión en el sentido de *Croizat*) (*Grehan*, 2000).

Los trazos son grafos de líneas delineados por la unión de localidades disyuntas, a menudo en la secuencia que resulta de dibujar la línea de menor distancia (*Craw*, 1985; *Page*, 1987). Las comparaciones geográficas usando árboles de tendido mínimo no requieren de supuestos metodológicos de relaciones jerárquicas entre las localidades o áreas de distribución. La parsimonia involucra la selección del subconjunto de árboles del conjunto de n árboles de tendido mínimo posibles para n puntos (*Page*, 1990a). Un árbol de tendido mínimo entre dos puntos cualesquiera no es informativo sobre relaciones biogeográficas, pero la adición de un tercer punto permite tres árboles de tendido mínimo posibles (Fig. 3). La elección de uno excluye a los otros, por lo que el árbol elegido posee contenido empírico. El número mínimo de localidades para un trazo informativo es de tres, mientras que el análisis cladístico requiere un mínimo de cuatro taxones para un enunciado informativo. Las técnicas cladísticas no son superiores en relación con los métodos de árboles de tendido mínimo en términos de exclusión de relaciones posibles (*Craw et al.*, 1999).

Como procedimiento preliminar para el análisis de trazos, el árbol de tendido mínimo puede calcularse exactamente mediante criterios objetivos y repetibles (*Page*, 1987):

1. Los registros de localidades de cada taxón son representados en un mapa (Fig. 4a).

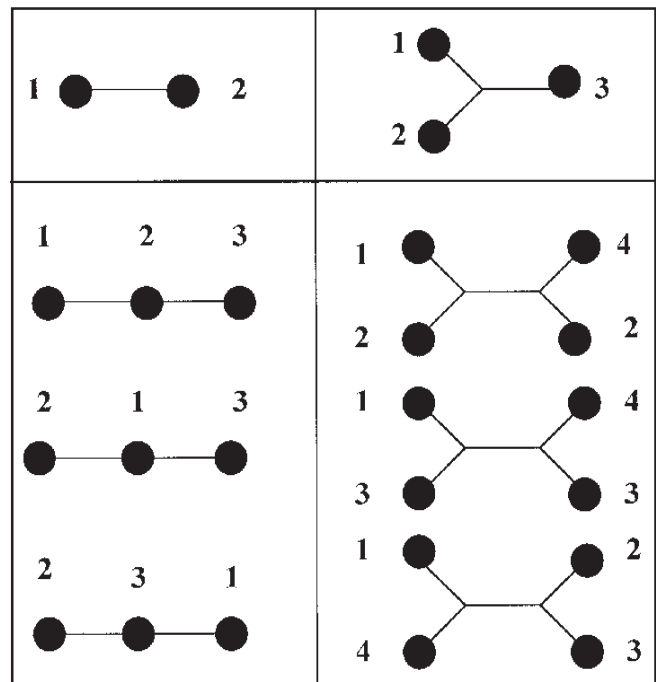


Fig. 3. Árboles de tendido mínimo. Las uniones entre dos localidades no son informativas, pero la adición de una tercera resulta en tres árboles de tendido mínimo diferentes (columna izquierda). El análisis cladístico (columna derecha) requiere un mínimo de cuatro localidades para producir enunciados informativos. (Tomado de *Craw et al.*, 1999).

2. Todas las localidades para cada taxón se conectan por un árbol de tendido mínimo (Fig. 4b).

3. Los árboles de tendido mínimo de todos los taxones se conectan por líneas de mínima distancia (Fig. 4c).

En contraste con métodos más tradicionales, como puntos no conectados o líneas englobando el área de distribución conocida, la representación cartográfica del trazo provee información sobre el área, así como los límites, disyunciones y núcleos de poblaciones continuas (*Craw et al.*, 1999). Trazos de dos áreas han sido empleados por algunos biogeógrafos para determinar disyunciones denominadas zonas de vicarianza (Fig. 5).

Los trazos individuales pueden combinarse en patrones compuestos, denominados trazos estándar o generalizados. Éstos representan

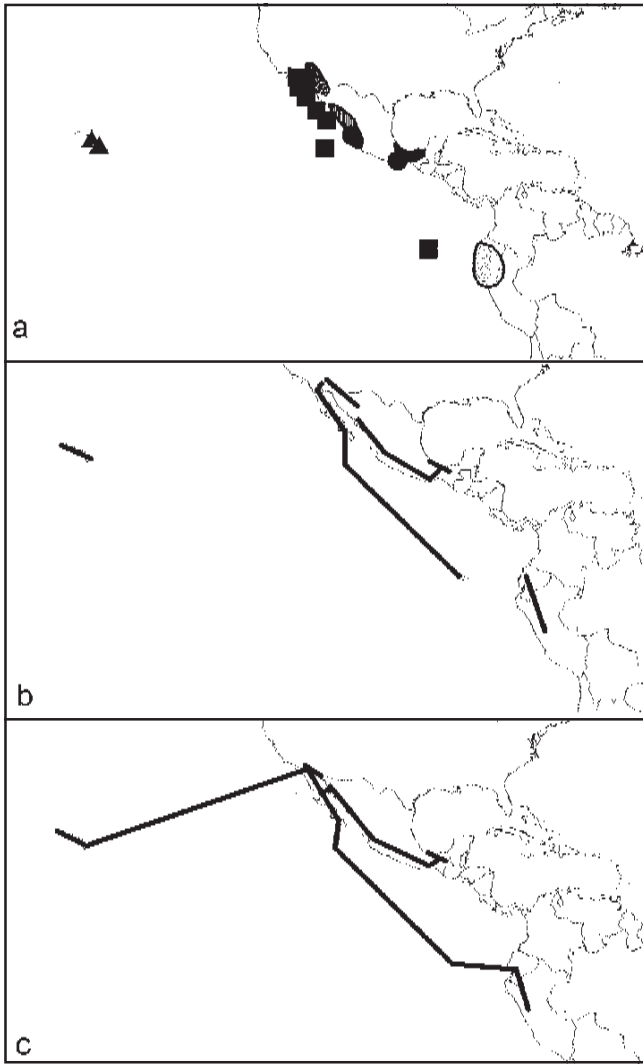


Fig. 4. Procedimientos para dibujar trazos incorporando información filogenética y geográfica. (a) Representar localidades de los taxones en el mapa; (b) dibujar los árboles de tendido mínimo uniando las localidades de cada taxón; (c) dibujar los árboles de tendido mínimo entre cada taxón. (Tomado de Page, 1987).

un conjunto de trazos individuales congruentes y superpuestos, donde el patrón de cada grupo replica o se anida dentro de otros trazos (Fig. 6). Los trazos estándar pueden usarse para plantear hipótesis sobre eventos de dispersión o un patrón común de áreas ancestrales ampliamente distribuidas. Esta última fue la explicación preferida por Croizat debido a la falta de correlación con medios de dispersión o geografía.

Nodo. Los puntos de intersección entre dos o más trazos son llamados nodos. Este patrón biogeográfico en teoría corresponde a un vértice de grafos, por lo que las localidades individuales que comprende un trazo también pueden verse como nodos para el análisis cuantitativo (Page, 1987). Los nodos se definen mediante relaciones entre trazos que carecen de un tamaño geográfico absoluto. Un nodo representa la intersección de dos o más trazos para diferentes taxones o para localidades dentro de la distribución de un taxón (e. g. se puede tratar cada localidad en un trazo individual como un nodo). Los nodos son fácilmente reconocibles donde los trazos se contactan en sus puntos terminales (Fig. 7). Donde varios trazos identifican la misma relación nodal, el nodo puede reconocerse como nodo estándar o generalizado.

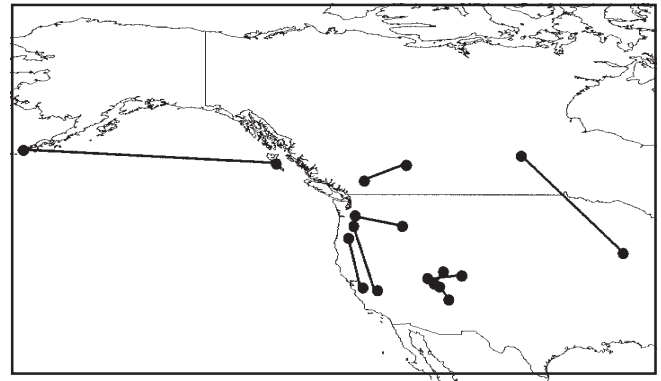


Fig. 5. Zona de vicarianza. La línea dibujada entre dos puntos de disyunción provee una representación gráfica de la distribución vicariante (dos o más poblaciones o taxones relacionados que ocupan áreas mutuamente excluyentes). (Tomado de Kavanaugh, 1980).

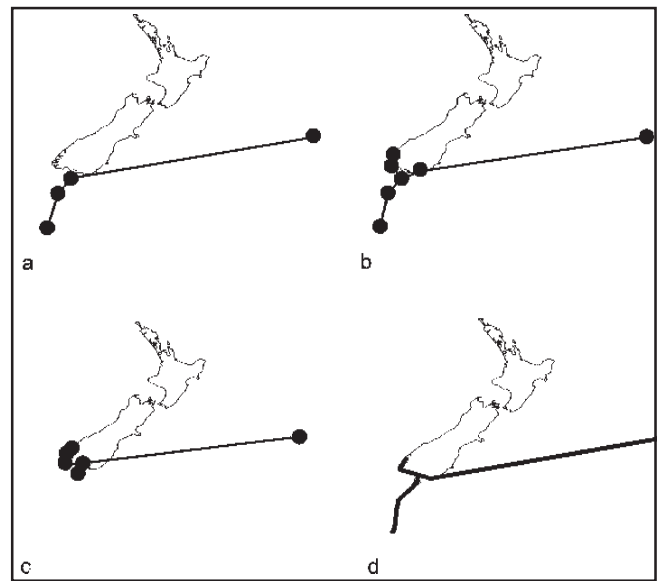


Fig. 6. Trazos estándar o generalizados representando un conjunto de trazos individuales congruentes superpuestos, en que el patrón de cada grupo replica o se anida dentro de los otros trazos. (Tomado de Craw *et al.*, 1999).

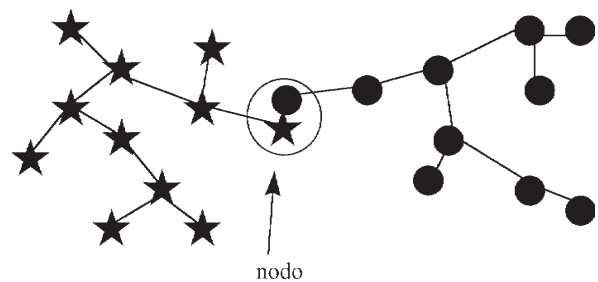


Fig. 7. Un nodo biogeográfico como intersección de los vértices terminales de dos trazos. (Tomado de Henderson, 1990).

Donde las poblaciones de distintos taxones se superponen geográficamente, las relaciones nodales de los trazos se reconocen sin referencia a área particular alguna. Sin embargo, en muchos casos las distribuciones pueden estar muy próximas, sin superposición ecológica o geográfica. En estas situaciones, el carácter nodal depende de la escala de acuerdo con la unidad de área que comprende los trazos. En los análisis de Croizat, los nodos no fueron definidos con precisión con

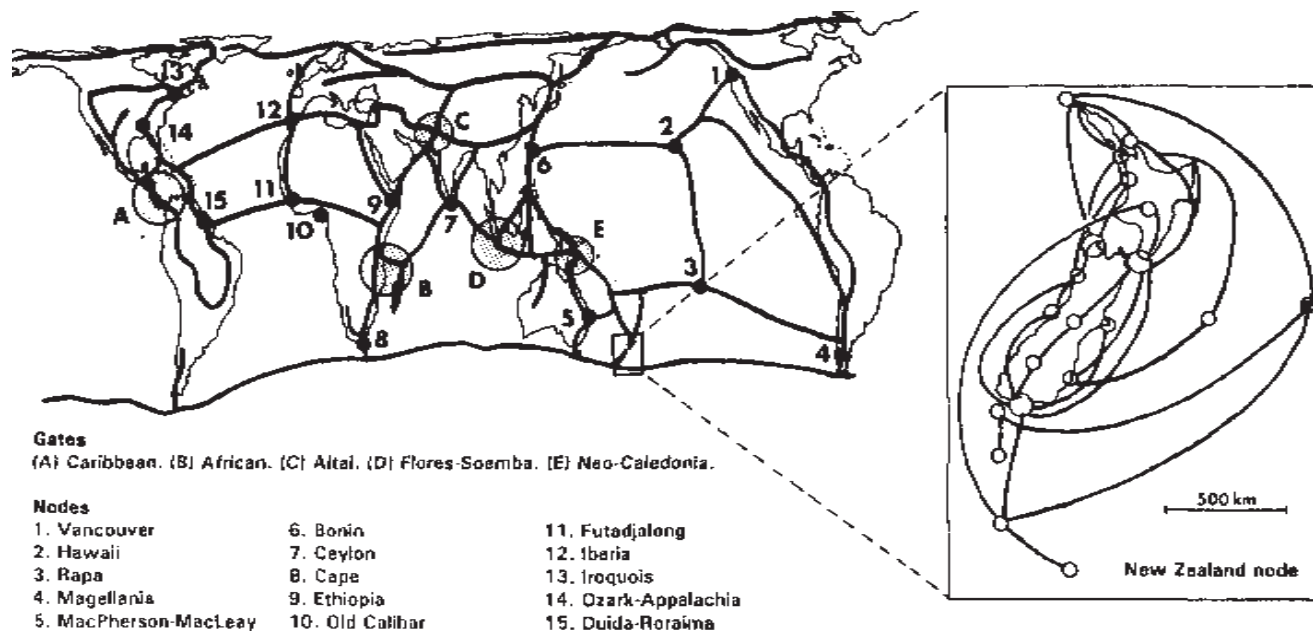


Fig. 8. Patrones globales de trazos estándar y nodos mayores. Note la resolución mayor que puede poseer un nodo individual como Nueva Zelanda. (Modificado de Croizat, 1958).

respecto a la unidad de área. Henderson (1990) empleó una cuadrícula de 10 km² en su análisis de Trichoptera, mientras que Heads (1990), Morrone (1992) y Morrone y Espinosa Organista (1998) identificaron nodos en un amplio intervalo de escalas geográficas.

Croizat (1958) identificó cinco nodos —Caribeño, Altai, Africano, Tenneserum y Flores-Soemba— como entradas ('gates'). Estos nodos comprendían la intersección de trazos transoceánicos, sugiriendo que representaban la confluencia de diferentes biotas ancestrales. Localidades como Nueva Zelanda, que son tratadas como áreas de endemismo en los análisis cladísticos vicariantes, muestran características nodales, involucrando patrones de trazos que comprenden una galaxia de nodos locales a escalas más finas de resolución geográfica (Fig. 8). Los nodos estándar pueden indicar influencia histórica compartida en los límites distribucionales de los taxones involucrados y pueden correlacionarse con límites geológicos.

Línea de base. La distancia mínima por sí sola es insuficiente para representar en un mapa la geometría espacial, pero para proveer una relación histórica con la historia de la Tierra es necesario correlacionar el trazo con algún atributo geológico o geomorfológicos que represente procesos históricos (*i. e.* fallas de transformación, cuencas tectónicas, zonas de sutura, etc.). Esta correlación se determina por la coincidencia espacial en la extensión del trazo. Se puede plantear la hipótesis que la historia geológica/ geomorfológica de la línea de base se asocia históricamente con la evolución de los trazos. Dado que la línea de base es un carácter único compartido, la califica como una sinapomorfia espacial (Craw, 1983) y ha sido reconocida por Nelson (1989) como una clase diferente de homología espacial, junto a los conceptos ontogenético, filogenético y molecular de homología, refutando así el reclamo de Humphries y Parenti (1999) que el concepto panbiogeográfico de homología es fenético.

La correlación espacial relaciona la biogeografía con la geología a un nivel conceptual, haciendo que los patrones biológicos y geológicos concuerden (*e.g.* Craw, 1989; Heads, 1998b), lo que contrasta con los métodos dispersalistas y vicariantistas clásicos, donde la biogeografía se evalúa en términos de su concordancia con un modelo geológico específico (Craw *et al.*, 1999). La línea de base provee un punto de referencia espacial para todos los puntos de un trazo, y esta orientación le provee polaridad al trazo al unir las localidades en dirección centrífuga más allá de la línea de base. La polaridad permite que los trazos super-

puestos de líneas de base diferentes sean reconocidos en un área local (Craw y Page, 1988).

Centros de masa. En los casos en que la correlación espacial involucre más de una línea de base, se requiere orientación mediante la concentración geográfica de diversidad (centros de masa). La diversidad frecuentemente se representa por categorías taxonómicas, pero también puede involucrar cualquier aspecto de la biología, incluyendo la genética, etología y morfología. Los centros de masa carecen de correspondencia en los conceptos de teoría de grafos (Craw, 1989) y no se definen por unidad de área alguna. Es posible especificar la proximidad geográfica de los centros de masa con las líneas de base, y el centro de masa puede identificarse como el centro geográfico de un gradiente de series de isóneas en un mapa. Los centros de masa también pueden convertirse en estándar, mediante el uso de una cuadrícula con celdas de igual área.

Métodos analíticos

Dentro de la panbiogeografía existen varias técnicas para construir trazos y sin duda se desarrollarán otras en el futuro. De ellas deriva el conocimiento biogeográfico de las localidades en el espacio, su posición espacial relativa y los nexos entre ellas (Craw *et al.*, 1999). Para una evaluación de las diferentes convenciones gráficas ver Fortino y Morrone (1997).

Análisis de compatibilidad de trazos. Los trazos individuales proveen hipótesis biogeográficas de relaciones entre localidades o áreas. El grafo de un trazo se trata como un vértice en un grafo bipartito que representa las relaciones entre localidades o áreas de distribución que no se hallan conectadas por el trazo (Fig. 9). Este método permite que los trazos compatibles sean identificados si representan la misma comparación de a pares o si un trazo es un subconjunto de otro (incluido en el mismo o replicado).

Al utilizar la analogía entre el enfoque de compatibilidad de caracteres para la sistemática filogenética, es posible construir una matriz de localidades/ distribuciones por trazos, que puede analizarse mediante un algoritmo de compatibilidad. Se puede emplear un programa como el CLIQUE (del paquete PHYLIP) para hallar el 'clique' más largo de

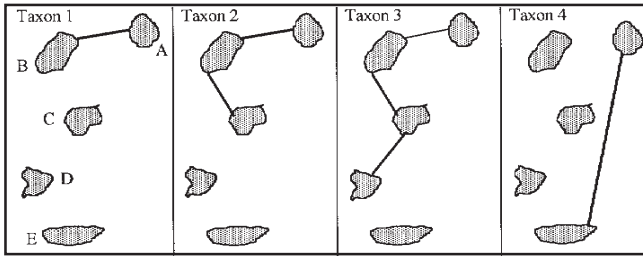


Fig. 9. Análisis de compatibilidad de trazos. Los trazos con las mismas conexiones de a pares son un subconjunto o compatibles entre sí. Los taxones 1-3 poseen relaciones de trazos compatibles, mientras que el taxón 4 no. (Tomado de *Craw et al.*, 1999).

trazos compatibles. Luego se construye un árbol de tendido mínimo uniendo las localidades o áreas de distribución a partir de dicho 'clique', el cual se considera un trazo estándar o generalizado. Si se encuentran varios 'cliques' largos, más allá de lo que se esperaría por un patrón al azar, se puede considerar que varios trazos estándar unen las localidades o áreas en más de una manera. Las intersecciones entre los 'cliques' más largos también pueden identificarse como trazos estándar (*Craw*, 1989; *Craw et al.*, 1999; *Morrone*, 1992, 1994; *Morrone y Lopretto*, 1994).

Los principales pasos del método son los siguientes (*Craw*, 1990):

1. Construir una matriz $r \times c$ (r = filas de localidades /+ áreas; c = columnas de los trazos). Cada entrada es 1 (presente) o 0 (ausente).
2. Hallar el 'clique' más largo de trazos compatibles usando un programa de análisis de compatibilidad.
3. Representar en una mapa el 'clique' obtenido como un árbol que conecta las localidades/áreas.
4. Usar el algoritmo BIPART para generar matrices equiprobables al azar. El porcentaje de estas matrices en que el tamaño del 'clique' es más largo que en la matriz original provee una prueba estadística del nivel al cual el 'clique' más largo adquiere significación.
5. Identificar la línea de base para el trazo estándar de acuerdo con los criterios usados en análisis de árboles de tendido mínimo.
6. Representar en un mapa y comparar los trazos no incluidos en el 'clique' más largo para identificar la influencia de la movilidad, extinción y/o falta de colección.

Análisis nodal. Las localidades conectadas por un árbol de tendido mínimo corresponden a vértices de la teoría de grafos. Los vértices terminales poseen una sola línea de conexión con otro vértice y se identifican como vértices de 1° . Aquellos con dos líneas son vértices de 2° y corresponden a las partes internas de los árboles de tendido mínimo. Un menor número de vértices son de 3° o más altos (Fig. 10). Los vértices de 1° tienden a concentrarse en los márgenes de la distribución, por lo que las localidades situadas en los límites distribucionales de dos o más taxones pueden reconocerse por la alta densidad de vértices de 1° (*Henderson*, 1990).

Este método permite definir objetivamente a los nodos por la compleja superposición de distribuciones y ha sido aplicado a la distribución de Trichoptera en Nueva Zelanda, donde la frecuencia de distribuciones de vértices fue contrastada con una hipótesis nula de distribución aleatoria, empleando una simulación de Monte Carlo. Los nodos más intensos que la cola del 5% de la distribución al azar fueron representados en un mapa como círculos de diámetros proporcionales al exceso de vértices terminales sobre la media del modelo aleatorio, y las localidades con un número menor de vértices terminales esperados (antinodos) se representaron como cuadrados (Fig. 11).

Análisis de grilla. Los análisis mediante una grilla proveen un método cuantitativo para localizar centros de masa (centros de diversidad o endemismo localizado) (*Craw et al.*, 1999). Dado que los centros de masa carecen de unidad de área, la grilla se construye de

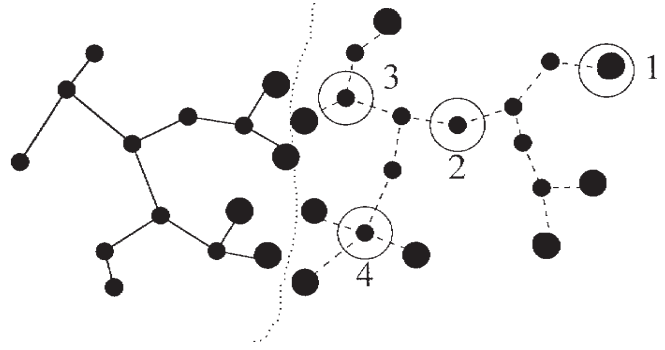


Fig. 10. Valores de los vértices de grados para conexiones entre trazos, que corresponden al número de uniones. En general, los vértices de grado 1 representan localidades periféricas. Los límites de un trazo (línea punteada) pueden estar representados por una significativa densidad de vértices de grado 1. (Tomado de *Henderson*, 1990).



Fig. 11. Mapa de valores nodales para Trichoptera de Nueva Zelanda. Círculos = nodos más intensos que el 5% de la cola de las distribuciones al azar. Cuadrado = antinodos con menor número de vértices terminales que el esperado. (Tomado de *Henderson*, 1991).

acuerdo con las limitaciones específicas de la escala geográfica y la información disponible (*cf.* *Heads*, 1997). Los datos de distribución se registran para cada taxón y la grilla se superpone con el objeto de calcular la densidad total para cada cuadrícula (Fig. 12). Este método puede usarse para someter a pruebas estadísticas las correlaciones entre patrones de distribución y atributos geológicos, geográficos y climáticos. *McAllister et al.* (1986) sugirieron que este método podría emplearse para identificar trazos numéricamente, registrando las cuadrículas sobre los trazos con unos y acumulando los valores de los trazos para pares de taxones vicariantes relacionados.

Análisis de parsimonia de endemismos. Las localidades o áreas de distribución pueden clasificarse con base en sus taxones compar-

tidos de acuerdo con la solución más parsimoniosa, brindando un arreglo jerárquico de trazos panbiogeográficos (Fig. 13). Este método asume que la ocurrencia de un taxón particular en una localidad representa un carácter espacial con estados presencia o ausencia. La presencia compartida se trata como sinapomorfía y así se generan cladogramas a partir de matrices de datos de presencia/ ausencia de datos distribucionales.

Los pasos principales (Craw, 1990) son los siguientes:

1. Construir una matriz $r \times c$ (r = filas de localidades/áreas; c = columnas de taxones). Cada entrada en la matriz es 1 (presente) ó 0 (ausente). Los cladogramas también pueden tratarse como caracteres y sus taxones como estados de carácter.

2. Incluir un área hipotética codificada con 0 para todas sus columnas para enraizar el árbol resultante.

3. Llevar a cabo un análisis de parsimonia de Wagner y construir un árbol de consenso si fuera necesario.

4. Comparar los cladogramas de áreas ó árbol de consenso con los cladogramas derivados de conjuntos de datos independientes, por ejemplo, geológicos.

Clasificación biogeográfica

La biogeografía y la sistemática comparten la capacidad de producir clasificaciones naturales de acuerdo con orígenes evolutivos comunes. En sistemática, clasificaciones naturales son aquellas que poseen por unidades taxones que comparten un ancestro común más reciente, inferido de la presencia de una o más sinapomorfías. Las clasificaciones biogeográficas históricamente se han enfocado al análisis de áreas geográficas delimitadas, llamadas 'áreas de endemismo'. Se han propuesto muchos sistemas individuales (Udvardy, 1969; Nelson, 1978), siendo el más aceptado el de Wallace (1876), que divide al globo en seis regiones principales, que corresponden a las principales masas de tierra. Biogeógrafos posteriores subdividieron estas áreas en unidades subordinadas, tanto en la tierra como en el océano (Cox y Moore, 1993).

Los análisis panbiogeográficos sugieren que las áreas de endemismo no poseen homologías biogeográficas naturales o unidades de análisis, ya que ellas son compuestos biogeográficos que pueden poseer relaciones con trazos diferentes. En panbiogeografía, la línea de base provee un concepto espacial de relación común y origen. La aplicación del concepto de línea de base a distribuciones intercontinentales resulta en que las modernas plataformas oceánicas son reconocidas como 'áreas' naturales de la biota moderna (Craw, 1984; Nelson, 1985). Este concepto clasificatorio fue desarrollado por Croizat (1952) y formalizado en un esquema de clasificación formal por Craw (1988) y Craw y Page (1988). Las cinco unidades principales no poseen límites geográficos precisos, pero representan una relación espacial común entre trazos y plataformas tectónicas (Fig. 14). Las masas de tierra modernas son límites biogeográficos con una estructura biogeográfica y geológica compuesta.

Globalmente, los patrones de distribución complejos pueden clasificarse de acuerdo con sus homologías espaciales en la clasificación biogeográfica. Aún falta conocer las filogenias y distribuciones detalladas de muchos grupos de organismos, aunque un cierto número de grupos se encuentran lo suficientemente bien documentados para asignarles líneas de base como un componente esencial de su análisis. El criterio de la línea de base para la clasificación biogeográfica no se limita a la simple superposición geográfica. Para tres taxones hipotéticos con idénticas distribuciones en África, uno puede poseer una línea de base atlántica, mientras que la de otro puede hallarse en el Océano Índico. Un tercer grupo en África que es geográficamente vicariante y disyunto es biogeográficamente homólogo con el primer grupo a través de su línea de base atlántica compartida (Fig. 15).

Los biogeógrafos cladistas reconocen cladogramas de áreas incongruentes como posible evidencia de áreas compuestas, pero faltan criterios geográficos para identificar las diferentes homologías biogeográficas en relación con patrones incongruentes. El método panbiogeográfico que

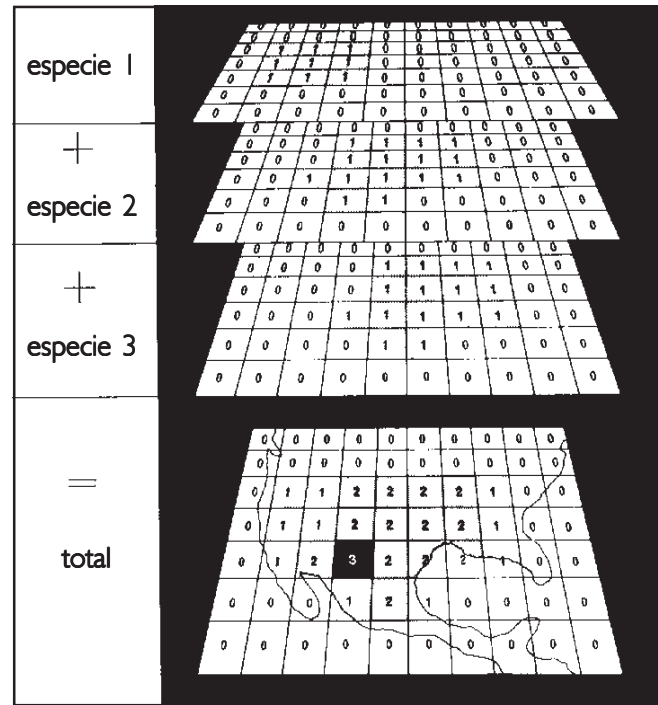


Fig. 12. Identificación de centros de masa (cuadrado sólido) mediante el cálculo de la densidad taxonómica total con una grilla. (Tomado de McAllister et al., 1986)

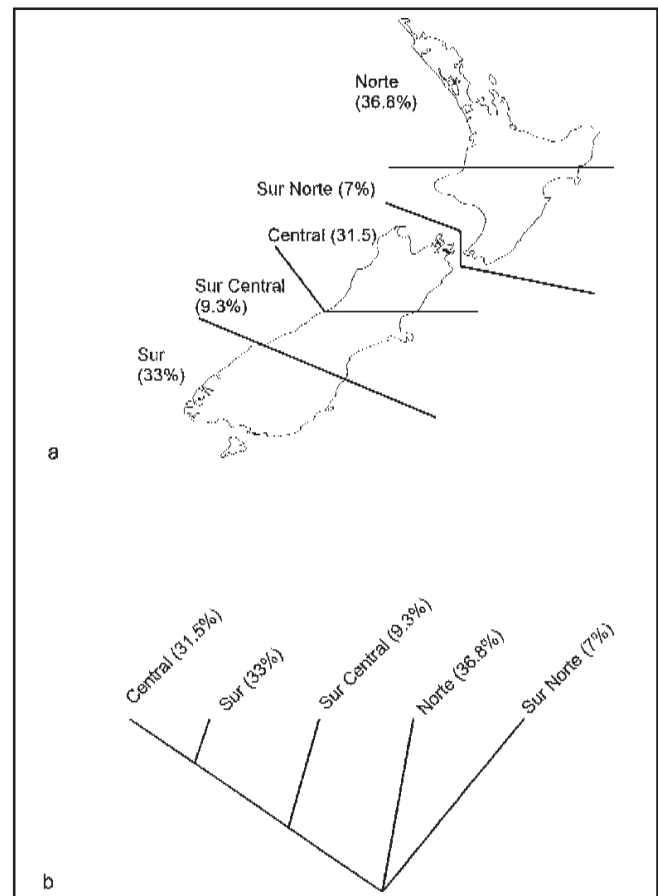


Fig. 13. Áreas de distribución tratadas como áreas de endemismo, que comprenden diferentes proporciones de la diversidad total de especies (a) son clasificadas de acuerdo con la relación más parsimoniosa (b) mientras que la presencia de especies es tratada como un estado de carácter derivado. (Tomado de Craw et al., 1989).

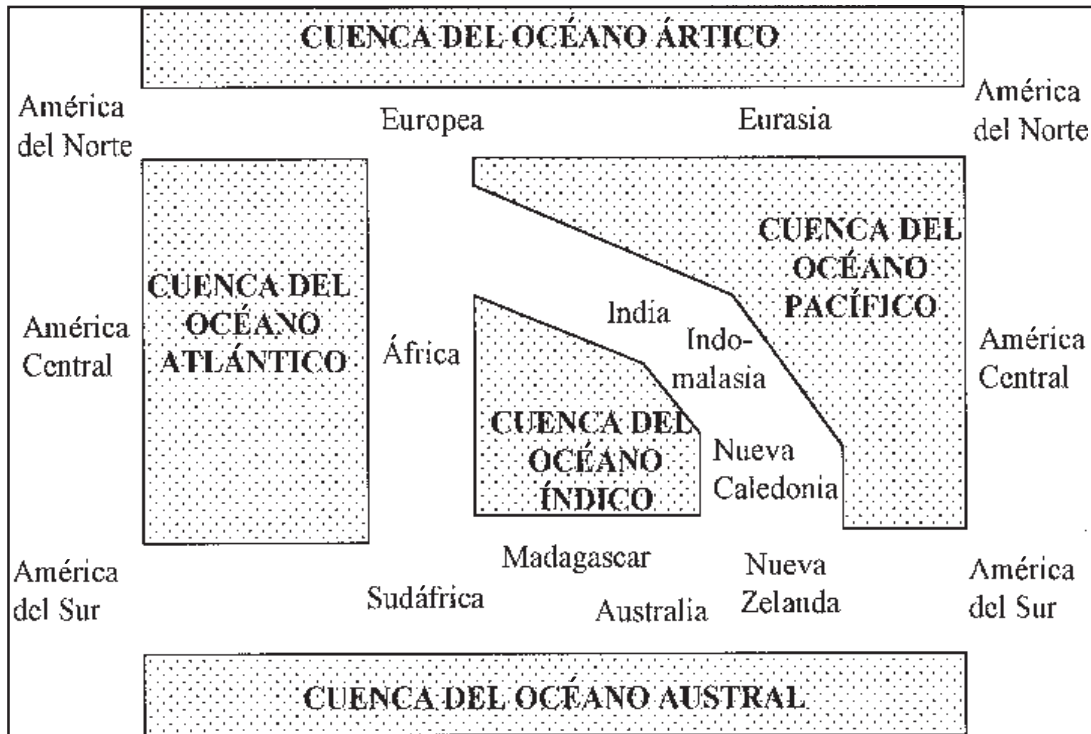


Fig. 14. Las principales regiones biogeográficas representadas por las cuencas oceánicas. Cada región es una homología referida tectónicamente al origen de las distribuciones terrestres y marinas modernas, las cuales no poseen los límites de los enfoques biogeográficos cladístico y dispersalista. (Tomado de Craw, 1988 y Craw y Page, 1988).

emplea criterios espaciales es inaceptable para algunos cladistas teóricos (Humphries y Parenti, 1999), mientras que Morrone y Crisci (1995) sostienen que los análisis panbiogeográficos constituyen un requerimiento metodológico explícito para el análisis de las relaciones cladísticas entre áreas de endemismo. Zunino (2000) recientemente examinó la representación de cladogramas en mapas como trazos.

Correlación con la geología

La integración de los patrones y procesos biogeográficos con la historia de la Tierra representa un componente mayor de cualquier estudio biogeográfico. El enfoque más popular entre los biogeógrafos consiste en interpretar los patrones biogeográficos de acuerdo con el contexto histórico previamente seleccionado por geólogos y paleoclimatólogos (e.g. Rosen, 1985). Esto resulta evidente en monografías y libros biogeográficos globales y regionales que comienzan con una narrativa geológica para desarrollar un escenario histórico (aunque uno nunca ve que un análisis geológico histórico comience con una narrativa biogeográfica). Los hechos biogeográficos individuales replican la historia geológica, despojando a la biogeografía de cualquier contenido histórico. Es como si los biogeógrafos no pudieran confiar en sus propios datos —los patrones de distribución de taxones animales y vegetales— y tuvieran que apoyarse en otra disciplina como la sistemática o la geología para darle rigor metodológico a su trabajo.

Cuando el conocimiento geológico favoreció una geografía estable, el modelo fue adoptado por Darwin y Wallace, y luego por sus sucesores Matthew, Darlington, Simpson y Mayr. Cuando el conocimiento convencional de los geólogos cambió a una geografía móvil, así también lo hicieron los biogeógrafos. A pesar de que muchas veces se la visualiza como una revolución para la biogeografía, la geología movi lista de la deriva continental y tectónica de placas no forzó cambio alguno en los principios o razonamiento biogeográficos convencionales. Centros de origen, dispersión y vicarianza fueron simplemente transferidos al nuevo escenario geológico. Este principio se aplica a muchos análisis

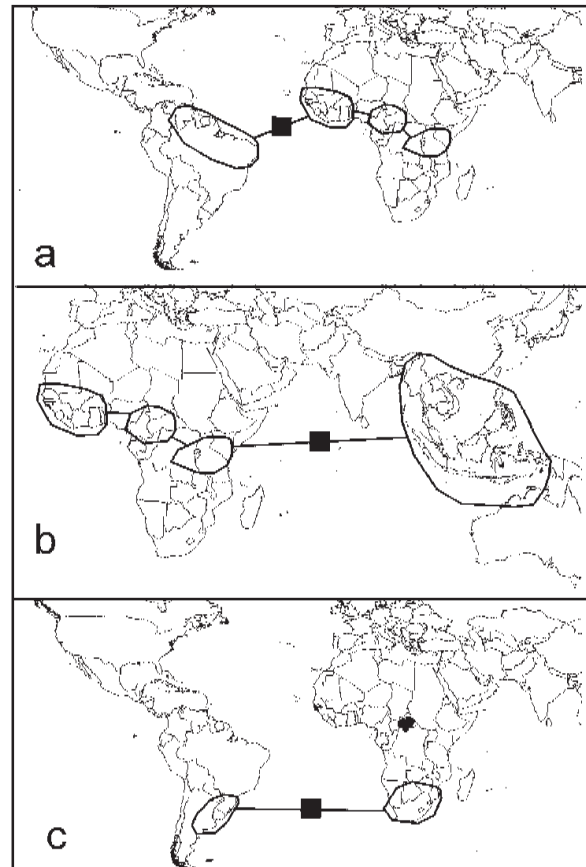


Fig. 15. Comparación entre superposición geográfica y homología geográfica. Los taxones pertenecen a diferentes líneas de base oceánicas y no son biogeográficamente homólogos, aun cuando comparten parte de su distribución en África. (Tomado de Craw et al., 1999).

biogeográficos cladísticos donde los cladogramas biológicos de áreas son 'explicados' por la geología de acuerdo con la congruencia con las narrativas geológicas expresadas en los cladogramas.

La panbiogeografía representa una metodología donde la interpretación biogeográfica no es dependiente de otra disciplina histórica. Los análisis biogeográficos de patrones de distribución que se correlacionan espacialmente con patrones geológicos y geomorfológicos proveen las bases analíticas para hipótesis de relación histórica, sin que la biogeografía dependa de la geología (Nelson, 1973; Craw, 1982, 1989; Heads, 1990; Craw *et al.*, 1999; DeMarmels, 2000). Si la panbiogeografía es independiente de la geología y es capaz de hacer predicciones independientes, los modelos biogeográficos resultantes no pueden contrastarse simplemente determinando su acuerdo con los puntos de vista geológicos prevalecientes. Si hay acuerdo, las predicciones biogeográficas no serán controvertidas; si hay desacuerdo, se requerirá de posteriores investigaciones biogeográficas y/o geológicas. La biogeografía, entonces, puede anticipar 'hechos' aún no reconocidos por los geólogos (Craw y Weston, 1984).

La naturaleza compuesta de América. El modelo popular de deriva continental/ tectónica de placas sólo predice un conjunto de relaciones geológicas y biológicas correlacionadas, de acuerdo con el cual la presencia en el este de América de formas relacionadas con taxones de África o Europa podrían atribuirse al aislamiento debido a la formación del Océano Atlántico. El análisis panbiogeográfico revela un patrón complementario a través del Océano Pacífico (e.g. Croizat, 1952, 1958, 1961; Craw, 1982, 1985, 1988; Craw y Page, 1988; Craw y Weston 1984; Morrone, 1996; Lopretto y Morrone, 1998; Heads, 1999; Contreras *et al.*, 1999; Katinas *et al.*, 1999; DeMarmels, 2000). Algunas distribuciones con afinidades occidentales casi enteramente se encuentran al oeste de América, mientras que otros grupos con afinidades orientales se localizan al este de América (Croizat, 1961). La relación pacífica solo puede acomodarse al modelo tradicional de tectónica de placas postulando dispersión a través del océano o vía puentes circumpacíficos al norte o al sur.

La panbiogeografía ofrece la posibilidad que hayan existido tierras en el Pacífico conectando las biotas americanas, asiáticas y australianas. La idea de la paleogeografía del Pacífico no es única de la panbiogeografía, sino una nueva perspectiva adicionada cuando Croizat (1961) predijo que el continente americano era un compuesto geológico. Él razonó que si la biota americana poseía dos trazos estándar diferentes, y si cada trazo se correlacionaba con una historia geológica, entonces América se habría formado por la fusión de terrenos atlánticos y pacíficos (Fig. 16).

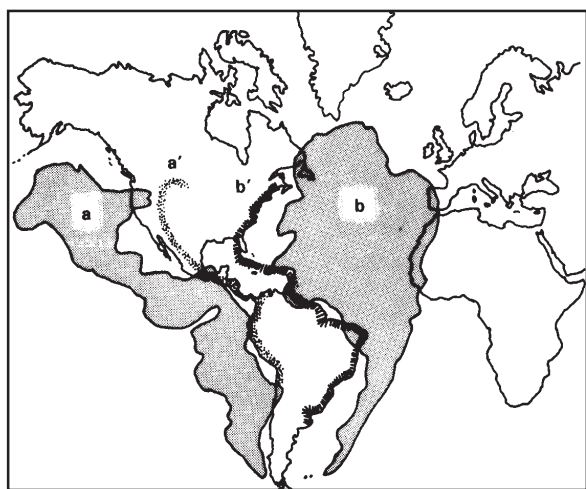


Fig. 16. Biogeografía y geología compuestas en América. Predicción de Croizat (1961) en cuanto a diferentes sectores geológicos del Pacífico (a) y Atlántico (b) que se fundieron para formar el continente actual. Los centros de masa de taxones del oeste (a') y este (b') pueden persistir como resultado de su origen.

La predicción geológica de Croizat luego fue confirmada por los geólogos que ahora concluyen que el oeste de América del Norte, América Central y el noroeste de América del Sur comprenden terrenos alóctonos que acrecieron en el mesozoico y cenozoico de formaciones geológicas del Pacífico (Craw, 1982, 1985; Craw y Weston 1984; Grehan, 2001). Muchas de estas formaciones han sido identificadas como arcos de islas o microcontinentes, pero su origen y relaciones con otras formaciones geológicas aún son debatidos. Una estructura geológica similar se encuentra en Nueva Zelanda, con una provincia 'Gondwánica' occidental y otra provincia geológica que acreció de terrenos de origen pacífico. Especies endémicas de cada provincia muestran un patrón paralelo de relaciones biogeográficas, en que aquellas en la provincia occidental se relacionan con taxones de Australia y África, mientras que las de la provincia oriental poseen sus formas más afines a través del Pacífico, en América del Sur. Esta correlación espacial sugiere que la historia de los terrenos pacíficos en Nueva Zelanda se halla ligada con la historia geológica de América, y sugiere que algunos organismos pueden mantener distribuciones restringidas durante lapsos prolongados (Craw, 1989).

La sistemática en un contexto espacial

La sistemática es esencial para el trabajo biogeográfico. Sin taxonomía no hay posibilidad de tener taxones para analizar. En este sentido, el análisis sistemático es un prerrequisito para el biogeográfico (Craw *et al.*, 1999). Cuánto 'mejor' sea la filogenia, menos 'cuestionado' será el mapa biogeográfico resultante. La calidad de la biogeografía, sin embargo, no se halla determinada por el tipo de sistemática (Croizat, 1958: 271) dado que diferentes métodos biogeográficos pueden aplicarse a la misma información biogeográfica. Croizat usó las monografías taxonómicas disponibles y muchas de ellas luego fueron objeto de reevaluación o revisión mayor. El impacto de esta nueva información no es más crítico para el análisis panbiogeográfico que para cualquier otro método. El asunto no es si se ha empleado un análisis sistemático 'correcto' o 'bue7no', sino a qué método biogeográfico se ha aplicado la información sistemática.

Un debate actual en la sistemática y la biogeografía es el referido al papel del análisis cladístico y la panbiogeografía. De acuerdo con Platnick y Nelson (1988), la técnica de la distancia mínima difiere de otros enfoques 'modernos' en que permite extraer conclusiones aun cuando no exista información cladística sobre los taxones analizados. Ellos sugieren que el criterio de distancia mínima es un atajo en lugar de poseer una buena resolución cladística. Cranston y Nauman (1991: 187) claman que los panbiogeógrafos confían en una idea intuitiva de similitud global en lugar de llevar a cabo un análisis filogenético. Estas caracterizaciones son incorrectas: los principios y técnica cladísticas son consistentemente aplicados en los análisis panbiogeográficos (e.g. Craw, 1982, 1985, 1989; Craw y Page, 1988; Craw *et al.*, 1999; Henderson, 1990, 1991).

Los biogeógrafos cladistas definen la homología biogeográfica en términos de distribuciones taxonómicas congruentes, tal congruencia está representada por las relaciones cladísticas de los taxones (Nelson, 1994). El problema con un enfoque puramente biológico es que el cladograma biológico no contiene información biogeográfica que oriente o enraice geográficamente al grupo. Por ello, la relación cladística, por ejemplo, en que al área 'A' está más relacionada con el área 'B' que con la 'C' no dice nada al biogeógrafo acerca de la relación espacial entre las mismas. En ausencia de una relación geográfica entre biogeografía y geología, muchos biogeógrafos cladistas interpretan sus cladogramas biológicos de acuerdo con su concordancia con un modelo geológico particular. En este procedimiento, la biogeografía cladística no se distingue de la dispersionista.

Se presentan aplicaciones e interrelaciones entre información sistemática y geográfica en los siguientes ejemplos, para mostrar que la información sistemática puede incorporarse al análisis biogeográfico empleando criterios espaciales para la orientación geográfica.

Biogeografía y sistemática de Blennospermatinae (Asteraceae). Los centros de masa y criterio de distancia mínima resultan en una línea de base pacífica para estas compuestas. En ausencia de resolución filogenética del grupo, el trazo de mínima distancia se conecta a través del océano Pacífico sur (Fig. 17a). La adición de información filogenética (Swenson y Bremer, 1997) muestra que el patrón comprende dos componentes: *Ischnea-Blennosperma-Crocidium* en el norte y este del Pacífico, y *Abrotanella* en el Pacífico sur. El incremento en la resolución filogenética permite reconocer dos nodos en las Blennospermatinae, el límite sudamericano entre *Blennosperma* y *Abrotanella*, y el límite en Nueva Guinea entre *Abrotanella* e *Ischnea* (Fig. 17b). Con el agregado de información filogenética se conserva la homología pacífica del grupo, sugiriendo que la biogeografía espacial se evalúa más parsimoniosamente en relación con otras distribuciones pacíficas que con distribuciones atlánticas o índicas (ver Heads, 1999).

Biogeografía y sistemática de *Nothofagus*. La distribución de *Nothofagus* (hayas australes) representó un patrón problemático en la biogeografía anterior a la deriva continental, debido a que las especies evidentemente son dispersoras escasas. Con la aceptación de la deriva continental el problema parecía haber sido resuelto a través de un origen gondwánico (Humphries, 1981). La biogeografía cladística le dio un sello de aceptación a este modelo mediante la congruencia entre cladogramas de áreas y cladogramas geológicos. Humphries (1981) comparó los cladogramas de áreas reducidos de *Nothofagus* y varios modelos de tectónica de placas, disunciones continentales y expansión de la Tierra. Él concluyó que la relación histórica entre *Nothofagus* y Gondwana estaba implícita debido a que 'la pobre resolución del cladograma de áreas reducido sugiere que hubo varios grupos de especies antes de la fragmenta-

ción de la Gondwana', y que 'parece que la deriva continental creó barreras en al menos dos de los grupos vicariantes modernos de *Nothofagus*.'

El modelo gondwánico de la biogeografía cladística está en conflicto con los análisis panbiogeográficos que sitúan la línea de base de *Nothofagus* en el Pacífico (Croizat, 1952; Heads, 1985b), sugiriendo que el género no fue gondwánico (línea de base índica o atlántica) (Craw, 1985). Humphries (1985) desechó el análisis de Croizat debido que no se basaba en sistemática cladística, pero Humphries (1985) y Humphries y Parenti (1986) concuerdan con Croizat en un origen pacífico para *Nothofagus*. Ellos adoptan esta posición debido a que el cladograma de *Nothofagus* era más congruente con la secuencia hipotética de eventos históricos propuestos para el Pacífico que con la fragmentación de la Gondwana (Fig. 18a). Sin embargo, esta homología pacífica no está implícita en el cladograma biológico de *Nothofagus*, ya que éste no contiene información espacial.

La congruencia entre un patrón de relación taxonómica (cladograma de áreas) y la secuencia histórica puede deberse a historia compartida, pero no existe contenido empírico en el cladograma biológico para definir las relaciones espaciales entre el patrón de distribución y el evento histórico. Humphries *et al.* (1986) trasladaron un cladograma de *Nothofagus* sobre un mapa para producir tres trazos a lo largo del Pacífico sur (Fig. 18b), pero el mismo cladograma también podría especificar tres trazos a lo largo del sur de los océanos Índico y Atlántico (Fig. 18c).

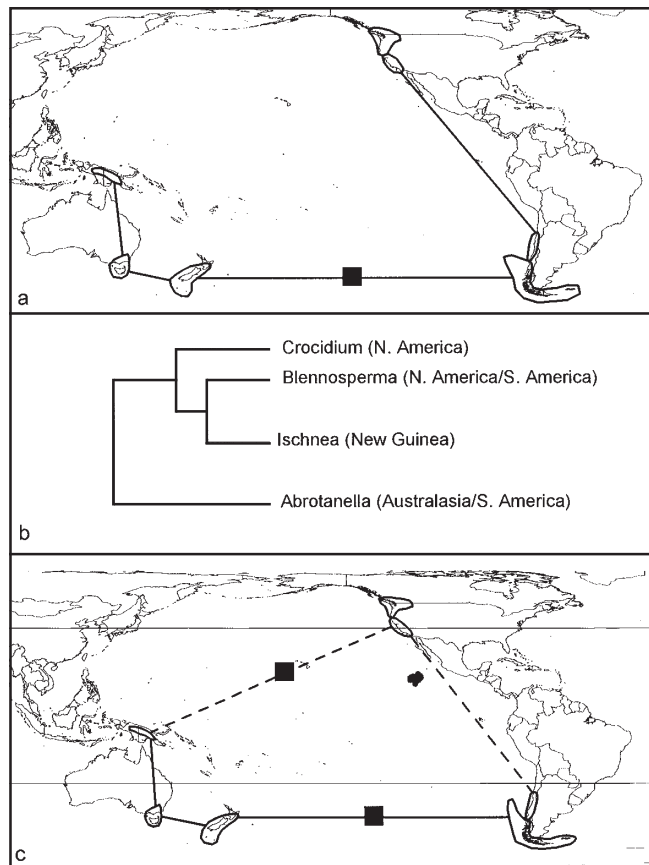


Fig. 17. Biogeografía de las Blennospermatinae (Asteraceae). (a) Árboles de tendido mínimo sin resolución filogenética; (b) relaciones cladísticas de los géneros de la familia; (c) trazos pacíficos para dos clados de Blennospermatinae revelan nodos biogeográficos en América del Sur y Nueva Guinea.

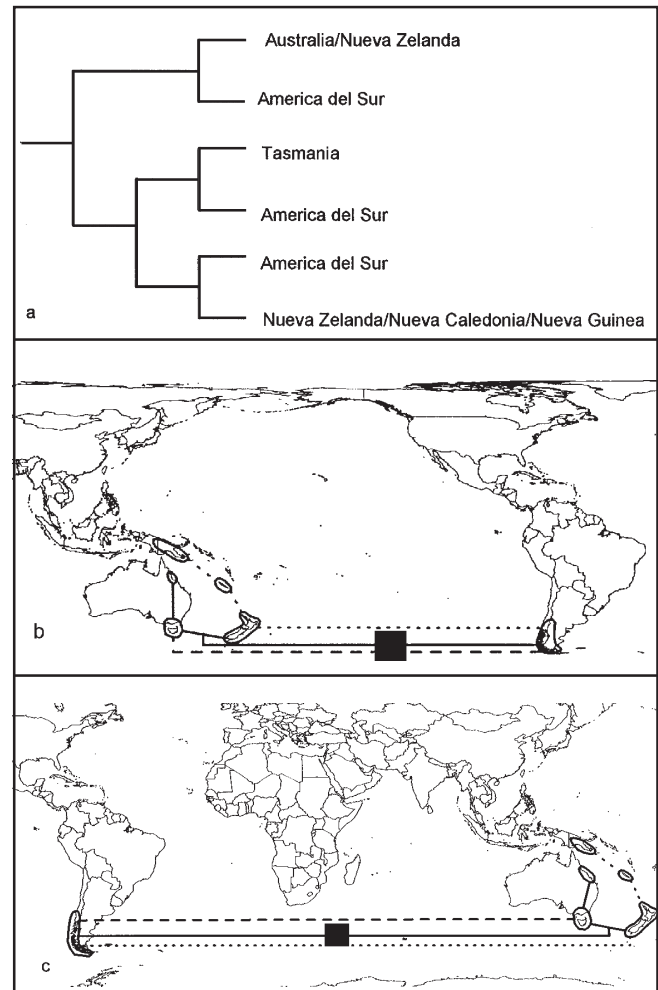


Fig. 18. Biogeografía de *Nothofagus* (a) Cladograma de áreas (Humphries, 1985); (b) línea de base pacífica congruente con el cladograma; (c) línea de base atlántico-índica congruente con el cladograma. Esta congruencia de relaciones filogenéticas con líneas de base no homólogas demuestra la falta de homología espacial en los cladogramas de áreas basados en relaciones biológicas.

Un cladograma biológico sólo especifica relaciones biológicas, y el único modo en que el cladograma de *Nothofagus* puede representarse directamente en el mapa como un trazo pacífico es incorporando los criterios panbiogeográficos de distancia mínima, centro de masas y línea de base. No resulta sorprendente que el cladograma 'superior y más detallado' de Humphries *et al.* (1986) soporta un trazo idéntico a los producidos casi 30 años antes por Croizat (1952). Más recientemente Ladiges (1998) derivó un cladograma de áreas para *Nothofagus* con una tricotomía entre América del Sur, Nueva Zelanda/Australia y Nueva Guinea/Nueva Caledonia, concluyendo que éste es el «límite de la información geográfica que puede extraerse de las relaciones de las especies actuales de *Nothofagus*».

Biogeografía y sistemática de algunas Hepialidae. Las relaciones filogenéticas pueden influir en el análisis espacial como lo demuestran los ejemplos previos, pero el caso inverso también es posible. Algunos sistemáticos se han opuesto a que las características biogeográficas puedan proveer informaciones significantes para la filogenia, pero otros como Croizat y Hennig han reconocido desde hace tiempo el valor de la información geográfica en la construcción de la filogenia (Craw *et al.*, 1999). Los caracteres geográficos representan otro conjunto de caracteres sistemáticos que complementa aquellos de la morfología, desarrollo, comportamiento, ecología, y otros. Una aplicación de este principio se conoce como el criterio de vicarianza, que establece que los subgrupos espacialmente vicariantes pueden considerarse como más relacionados entre sí que en relación con otros subgrupos simpátridos (Craw *et al.*, 1999).

Las Hepialidae (Lepidoptera) están distribuidas ampliamente, y en la actualidad existe poca resolución de sus relaciones filogenéticas supragenéricas. En el océano Pacífico sudoccidental y este de Asia hay dos grupos vicariantes de géneros perforadores de madera: *Endoclitia/Sahydrassus* y *Aenetus/Zelotypia* (Fig. 19). Bajo el criterio vicariante, el patrón sugiere una estrecha afinidad con un ancestro de amplia distribución. Mientras no hubo un soporte sistemático (Grehan, 1987), los estudios morfológicos siguientes parecen confirmar tal relación (Kristensen,

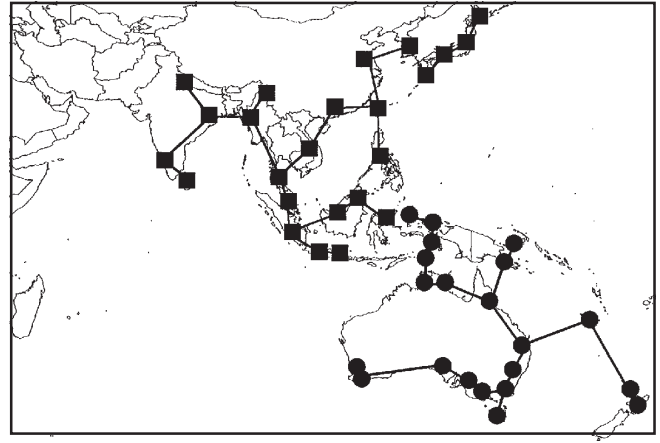


Fig. 19. Dispersión vicariante de *Endoclitia* (cuadrados) y *Aenetus* (círculos). Cada género ocupa un sector geográfico. El criterio vicariante predice que los géneros estarán más cercanamente emparentados que con otras Hepialidae. (Tomado de Grehan, 1987).

1999). Si estudios sistemáticos futuros resultan en varios cladogramas en conflicto igualmente parsimoniosos, algunos de ellos podrían considerarse como más probables (Fig. 20a, b) que otros (Fig. 20c, d) bajo el criterio vicariante (Craw *et al.*, 1999).

Representación de la biodiversidad en mapas

La preservación de la biodiversidad ha sido una prioridad a fines del siglo XX y lo será en el nuevo milenio. Ello refleja la necesidad crítica de detener la declinación de la biodiversidad global y regional. Se han desarrollado innumerables técnicas para evaluar la biodiversidad. Más difícil resulta documentar la estructura natural de la biodiversidad y aplicar

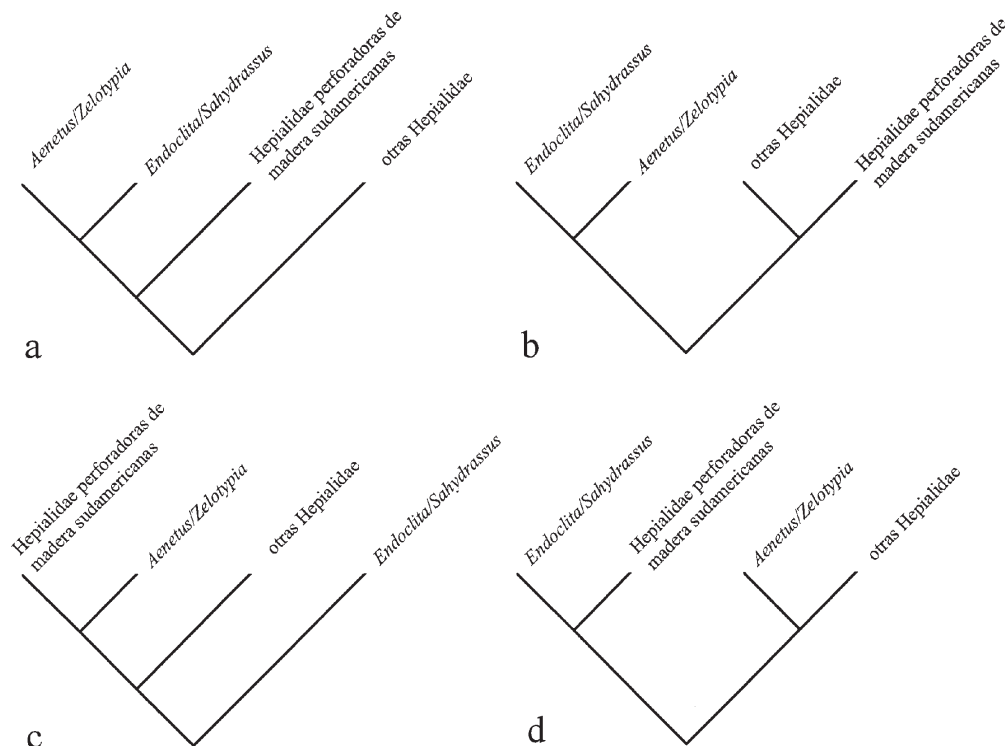


Fig. 20. Relaciones filogenéticas alternativas de acuerdo con el criterio vicariante para *Aenetus* y *Endoclitia* en relación con otras Hepialidae. Los géneros *Zelotypia* y *Sahydrassus* posiblemente representan formas afines. (Tomado de Craw *et al.*, 1999).

esta información a problemas reales, brindando a la vez soluciones económicas (Grehan, 1990b; Morrone, 2000b).

La panbiogeografía ofrece un método directo para analizar la biodiversidad porque los mapas de trazos y nodos son mapas de biodiversidad (Grehan, 1991, 1995). La diversidad biológica es un fenómeno espacial o geográfico, no obstante la documentación de ésta sólo está en términos de elementos taxonómicos (genes, organismos, poblaciones, especies, etc.) pues la trata como una colección de objetos, con el espacio-tiempo como un contenedor externo y separado (Craw *et al.*, 1999).

La aplicación general de las técnicas de trazos/ nodos puede ilustrarse en relación con un ejemplo hipotético en la figura 21. Una región posee tres áreas de interés para la conservación, que pueden comprender reservas, parques forestales, parques nacionales o incluso áreas propuestas para desarrollos comerciales. Los datos disponibles muestran que en las tres áreas se hallarían distribuidas tres especies (u otros taxones) con distribuciones superpuestas (Fig. 21a). Estos datos muestran que tres de los taxones se encuentran en la reserva 3, y dos de los otros en las otras reservas, aunque en una diferente combinación de especies cada una. Una especie solo se halla presente en las reservas, y una se encuentra ampliamente distribuida. Estos datos, solos o en combinación con su posición filogenética, podrían influir en las decisiones de conservación, pero existe un componente adicional dado por el elemento espacio-temporal de la biodiversidad.

Si las distribuciones representadas en la figura 21a se convierten en trazos y nodos (Fig. 21b) son posibles otras consideraciones. En este caso, es aparente que cada especie posee una línea de base diferente, sugiriendo que las comunidades ecológicas actuales son biogeográficamente compuestas. La reserva 3 no solo posee tres taxones, pues las localidades son componentes del trazo, dando al área un mayor valor de vértice (n_3) en relación con la reserva 2 (n_2). La reserva 1 comprende dos distribuciones, pero los trazos no entran en contacto directo. Los trazos enfatizan la naturaleza disyunta de las tres distribuciones, que podrían ser artefactos del muestreo. La distribución de la línea de base c es 'prevalent' por fuera de las áreas de reserva, y mientras esta distribución podría no considerarse particularmente crítica, dado que también está representada en las tres reservas, su homología biogeográfica puede sugerir que el patrón geográfico es de interés científico en relación con la evolución de la biota de la región, y quizá reservas futuras deberían enfocarse al mantenimiento de una gran proporción del trazo.

En este ejemplo hipotético, no hay información sobre otros factores que podrían influir en el proceso de decisión, pero muestra como la construcción de trazos y nodos agrega elementos de información espacial que no son obvios o aparentes cuando se consideran las distribuciones como una serie de localidades individuales. El concepto de línea de base también coloca al planificador por fuera de los límites inmediatos de la región para tener en cuenta consideraciones globales más amplias. Cuando las decisiones para la conservación se toman dentro de los límites de unidades geopolíticas, como un estado o una provincia, es posible tener respuestas en relación con la ocurrencia de una especie que puede no considerarse significativa, simplemente porque se encuentra en otra área. El análisis de trazos da una perspectiva espacial que es independiente de cualquier límite geopolítico y gráficamente ilustra la red espacio-temporal que conecta cualquier área local con otra. Este enfoque recientemente fue empleado para establecer prioridades para la conservación en bosques mesófilos mexicanos (Luna *et al.*, 2000).

El análisis de trazos y nodos y la representación de la biodiversidad puede convertirse en una parte integral de la investigación en biodiversidad y el planeamiento a través de la implementación de Atlas de Biodiversidad (Grehan, 1990b, 1993, 1995, 2000; Morrone y Crisci, 1990, 1995; Morrone y Espinosa, 1998; Craw *et al.*, 1999). Este proyecto enfatizaría la representación de la biodiversidad en mapas mediante trazos y nodos para identificar la estructura espacial natural de la biodiversidad. Este recurso permitirá a los planeadores incluir la estructura geográfica de la evolución al establecer prioridades para la investigación y manejo (Luna *et al.*,

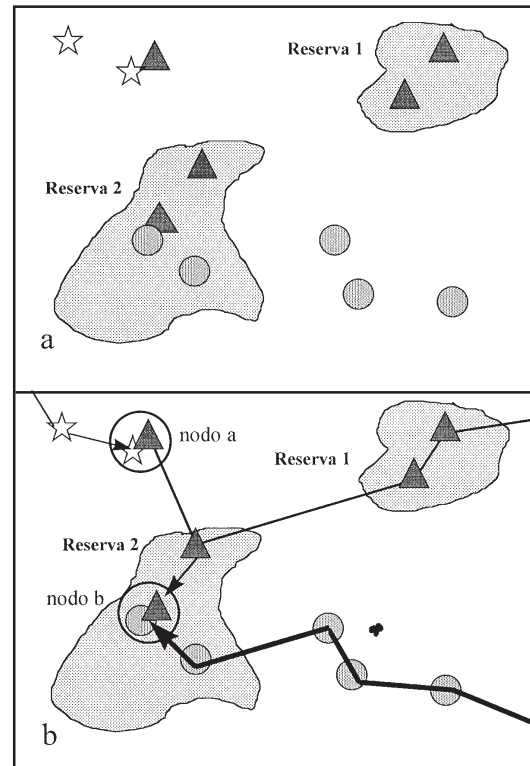


Fig. 21. Análisis de trazos y nodos para la conservación de la biodiversidad. a, Dos reservas conteniendo tres taxones diferentes (estrellas, triángulos y círculos); b, la adición de trazos permite identificar un nodo en la reserva 2 y otro afuera de las reservas. Esta información podría ser útil para políticas futuras de manejo de estas áreas o para proponer nuevas.

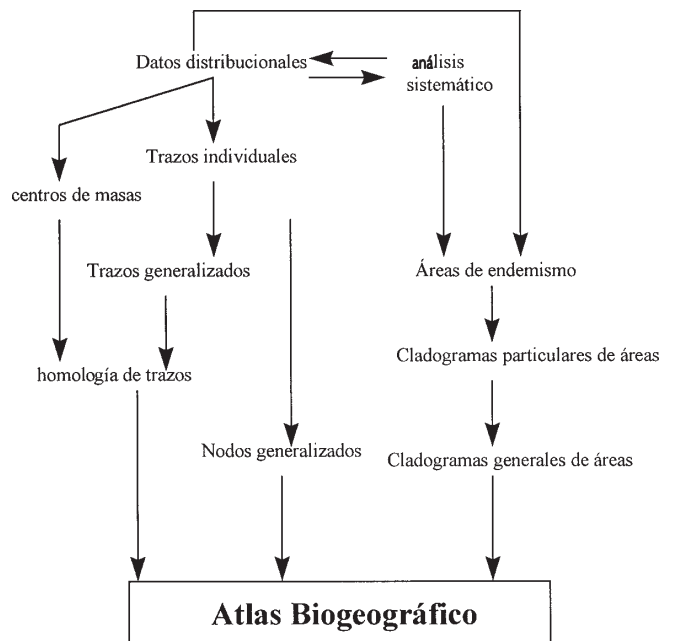


Fig. 22. Modelo conceptual para un atlas (pan)biogeográfico global, incorporando el análisis complementario de trazos, nodos y áreas de endemismo. Este marco proveerá un mapa evolutivo global de la biodiversidad, incorporando información geográfica y filogenética a la vez. (Modificado de Morrone y Espinosa, 1998: Fig. 1).

2000). El análisis espacial identificará los centros geográficos de importancia regional y global, identificar su composición evolutiva a través de la designación de elementos biogeográficos y directamente contribuir a la comprensión del significado evolutivo de los patrones de la biodiversidad (Grehan, 1991; Craw *et al.*, 1999). Un marco global para el Atlas se haya disponible en el mapa global de trazos y nodos de Croizat (1958), y la propuesta de Morrone y Espinosa Organista (1998) para la aplicación paralela de análisis de trazos y cladístico de áreas de endemismo (Fig. 22).

Caracterizando al programa de investigación

El reconocimiento amplio de la vicarianza entre los biogeógrafos puede verse como uno de los impactos mayores de la panbiogeografía en esta disciplina. Sin embargo, muchos taxónomos y ecólogos continúan tratando a la biogeografía de sus taxones aisladamente, ya sea de otros taxones como de otras áreas del mundo. Hay muchos estudios 'panbiogeográficos' de alcance y contenido variado (Craw *et al.*, 1999). Algunos son panbiogeográficos solo en cuanto a que ilustran trazos, mientras que otros representan estudios integrales de biología y geología que podrían caracterizarse por algunos de los siguientes pasos:

1. Documentar distribuciones y representarlas en mapas.
2. Representar gráficamente trazos, nodos y líneas de base para cada grupo.
3. Comparar y correlacionar con otras distribuciones (identificar trazos estándar y nodos).
4. Correlacionar los trazos con atributos geológicos y geomorfológicos.
5. Evaluar las implicaciones de los trazos en relación con modelos paleogeológicos y paleoclimáticos.

Pero la panbiogeografía no es una receta. Es un programa de investigación en evolución que involucra una diversidad de perspectivas (ver Matthews, 1990; Craw y Sermonti, 1988). Más allá del núcleo central de supuestos relacionados con la importancia y el significado del análisis espacial, la panbiogeografía podría desarrollarse en varias direcciones. Los análisis de Croizat (1952, 1958) proporcionaron los fundamentos de un método biogeográfico y una síntesis que no son simplemente una curiosidad histórica dentro de la moderna obsesión con el presente (*i.e.* la literatura científica 'reciente'). La panbiogeografía es el marco analítico esencial para el desarrollo empírico y teórico de la biogeografía del futuro.

Agradecimientos

Agradezco a los editores de este libro por la invitación a participar del mismo y a Juan J. Morrone por traducir el artículo al español. A mi esposa, Claudia Violette, por las correcciones al manuscrito original, y a Robin Craw por sus útiles consejos y sugerencias. Cualquiera crítica al significado del trabajo debería referirse al original en inglés, para evitar las posibles diferencias en significado debidas a la traducción.

Brown, J. H. y M. V. Lomolino. 1998. *Biogeography*. Sinauer Associates, Inc. Publishers, Sunderland, Massachusetts.

Brundin, L. Z. 1981. Croizat's panbiogeography versus phylogenetic biogeography, pp. 94-138 in: Nelson, G. y D. E. Rosen (eds.), *Vicariance Biogeography: A critique*, Columbia University Press, New York.

Colacino, C. 1997. Leon Croizat's biogeography and macroevolution, or... 'out of nothing, nothing comes'. *Philipp. Scient.*, 34: 73-88.

Contreras-Medina, R., I. Luna Vega y J. J. Morrone. 1999. Biogeographic analysis of the genera of Cycadales and Coniferales (Gymnospermae): A panbiogeographic approach. *Biogeographica*, 75: 145-162.

Cortés, R. y P. Franco. 1997. Análisis panbiogeográfico de la flora de Chiribiquete, Columbia. *Caldasia*, 19: 465-478.

Coscarón, M. del C. 1997. Revision of the genus *Peirates* Serville, with a cladistic and biogeographic analysis (Heteroptera: Reduviidae, Peiratinae). *Ent. Scand.*, 28: 39-73.

Coscarón, M. del C. y J. J. Morrone. 1995. Systematics, cladistics, and biogeography of the *Peirates collarti* and *P. lepturooides* species groups (Heteroptera: Reduviidae, Peiratinae). *Ent. Scand.*, 26: 191-228.

Cox, C. B. 1999. From generalized tracks to ocean basins - how useful is panbiogeography. *J. Biogeogr.*, 25: 813-828.

Cox, C. B. y P. D. Moore. 2000. *Biogeography: An ecological and evolutionary approach*. Blackwell Scientific Publications, Londres.

Cranston, P. S. y I. D. Naumann. 1991. Biogeography, pp. 180-197 in: Naumann, I. D. (ed.), *The Insects of Australia*, Cornell University Press, Ithaca, New York.

Cranwell, L. 1962. Endemism and isolation in the Three Kings Islands, New Zealand: With notes on pollen and spore types of the endemics. *Rec. Auck. Inst. Mus.*, 5: 215-232.

Craw, R. C. 1978. Two biogeographical frameworks: implications for the biogeography of New Zealand: A review. *Tuatara*, 23: 81-114.

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 biogeography: Are they truly different? *Syst. Zool.*, 32: 431-438.

Craw, R. C. 1984. Leon Croizat's biogeographic work: A personal appreciation. *Tuatara*, 27: 8-13.

Craw, R. C. 1985. Classic problems of southern hemisphere biogeography re-examined. *Zeit. Zool. Syst. Evolutionsf.*, 23: 1-10.

Craw, R. C. 1988. Panbiogeography: method and synthesis in biogeography, pp. 437-481 in: Myers, A. A. y P. S. Giller (eds.), *Analytical Biogeography*, Chapman and Hall, Londres.

Craw, R. C. 1989. 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. 1990. Quantitative panbiogeography: introduction to methods. *New Zealand J. Zool.*, 16: 485-494.

Craw, R. C. y G. W. Gibbs. 1984. Croizat's Panbiogeography and Principia Botanica. *Tuatara*, 27(1).

Craw, R. C. y M. J. Heads. 1988. Reading Croizat: On the edge of biology. *Riv. Biol.- Biol. Forum*, 81: 499-532.

Craw, R. C. y R. Page. 1988. Panbiogeography: Method and metaphor in the new biogeography, pp. 163-189 in: Ho, M.-W. y S. Fox (eds.), *Evolutionary processes and metaphors*, John Wiley and Sons Ltd., Chichester.

Craw, R. C. y G. Sermonti. 1988. Special issue on panbiogeography. *Riv. Biol.- Biol. Forum*, 81(4).

Craw, R. C. y P. Weston. 1984. Panbiogeography: A progressive research programme? *Syst. Zool.*, 33: 1-13.

Craw, R. C., J. R. Grehan y M. J. Heads. 1999. *Panbiogeography: Tracking the history of life*. Oxford University Press, New York.

Crisci, J. V. y J. J. Morrone. 1992. Panbiogeografía y biogeografía cladística: Paradigmas actuales de la biogeografía histórica. *Ciencias*, 6: 87-97.

Croizat, L. 1952. *Manual of Phytogeography*. Junk, La Haya.

Croizat, L. 1958. *Panbiogeography*. Publicado por el autor, Caracas.

Croizat, L. 1961. *Principia Botanica*. Publicado por el autor, Caracas.

Croizat, L. 1964. *Space, time, form: The biological synthesis*. Publicado por el autor, Caracas.

Croizat, L. 1976. Biogeografía analítica y sintética ('Panbiogeografía') de las Américas. *Bibl. Acad. Cienc. Fis. Mat. Nat.*, 15: 1-590.

Croizat, L. 1982. Vicariance/vicariism, panbiogeography, 'vicariance biogeography', etc.: A clarification. *Syst. Zool.*, 31: 291-304.

Croizat, L. 1984. Mayr vs Croizat: Croizat vs Mayr - an enquiry. *Tuatara*, 27: 49-66

Croizat, L. G. Nelson y D. E. Rosen. 1974. Centers of Origin and related concepts. *Syst. Zool.*, 23: 265-287.

- Darwin, C.** 1859. *The origin of species*. John Murray, Londres.
- De Marmels, J.** 2000. The larva of *Allopetalia pustulosa* Selys, 1873 (Anisoptera: Aeshnidae), with notes on aeshnoid evolution and biogeography. *Odonatologica*, 29: 113-128.
- Fortino, A. D. y J. J. Morrone.** 1997. Signos gráficos para la representación de análisis panbiogeográficos. *Biogeographica*, 73: 49-56.
- Franco-Rosselli, P. and C. C. Berg.** 1997. Distributional patterns of *Cecropia* (Cecropiaceae): A panbiogeographic analysis. *Caldasia*, 19: 285-296.
- Grehan, J. R.** 1987. Evolution of arboreal tunneling by larvae of *Aenetus* (Lepidoptera: Hepialidae). *New Zealand J. Zool.*, 14: 441-462.
- Grehan, J. R.** 1988. Panbiogeography: evolution in space and time. *Riv. Biol. - Biol. Forum*, 81: 469-498.
- Grehan, J. R.** 1990a. New Zealand panbiogeography: Past, present and future. *New Zealand J. Zool.*, 16: 513-525.
- Grehan, J. R.** 1990b. Panbiogeography and conservation science in New Zealand. *New Zealand J. Zool.*, 16: 731-748.
- Grehan, J. R.** 1991. Panbiogeography 1981-91: Development of an earth/life synthesis. *Progr. Phys. Geogr.*, 15: 331-363.
- Grehan, J. R.** 1992. Biogeography and conservation in the real world. *Global Ecol. Biogeogr. Lett.*, 2: 96-97.
- Grehan, J. R.** 1993. Conservation biogeography and the biodiversity crisis: A global problem in space/time. *Biodiv. Lett.*, 1: 134-140.
- Grehan, J. R.** 1994. The beginning and end of dispersal: The representation of 'panbiogeography'. *J. Biogeogr.*, 21: 451-462.
- Grehan, J. R.** 1995. Natural biogeographic patterns of biodiversity: The research imperative, pp. 35-44 in: Herman, T. B., S. Bondrup-Nielsen, J. H. M. Willison y N. W. P. Munro (eds.), *Proceedings of the Second International Conference on Science and the Management of Protected Areas*, Nova Scotia 1994, Science and Management of Protected Areas Association, Canadá.
- Grehan, J. R.** 2000. Atlas of biodiversity: Mapping the spatial structure of life. *Biodiversity*, 1: 21-24.
- Grehan, J. R.** 2001. Panbiogeography from tracks to ocean basins: Evolving perspectives. *J. Biog.*, 28 (en prensa).
- Grehan, J. R. y R. Ainsworth.** 1985. Orthogenesis and evolution. *Syst. Zool.*, 34: 174-192.
- Hajdu, E.** 1998. Toward a panbiogeography of the seas: Sponge phylogenies and general tracks, pp. 95-108 in: Watanabe Y. y N. Fusetani (eds.), *Sponge sciences- multidisciplinary perspectives*, Springer, Tokyo.
- Heads, M. J.** 1985. On the nature of ancestors. *Syst. Zool.*, 34: 205-215.
- Heads, M. J.** 1985b. Biogeographic analysis of *Nothofagus* (Fagaceae). *Taxon*, 34: 480-492.
- Heads, M. J.** 1990. Integrating earth and life sciences in New Zealand natural history: The parallel arcs model. *New Zealand J. Zool.*, 16: 549-585.
- Heads, M. J.** 1997. Regional patterns of biodiversity in New Zealand: one degree grid analysis of plant and animal distributions. *J. Roy. Soc. New Zealand*, 27: 337-354.
- Heads, M. J.** 1998a. Biodiversity of the New Zealand divaricating tree daisies: *Olearia* sect. nov. (Compositae). *Bot. J. Linn. Soc.*, 127: 239-285.
- Heads, M. J.** 1998b. Biogeographic disjunction along the Alpine fault, New Zealand. *Biol. J. Linn. Soc.*, 63: 161-176.
- Heads, M. J.** 1999. Vicariance biogeography and terrane tectonics in the South Pacific: Analysis of the genus *Abrotanella* (Compositae). *Biol. J. Linn. Soc.*, 67: 391-432.
- Heads, M. J. y R. C. Craw.** 1984. Bibliography of the scientific work of Leon Croizat, 1932-1982. *Tuatara*, 27: 67-75.
- Henderson, I.** 1990. Quantitative biogeography: An investigation into concepts and methods. *New Zealand J. Zool.*, 16: 495-510.
- Henderson, I.** 1991. Biogeography without area? *Austr. Syst. Bot.*, 4: 59-71.
- Hull, D. L.** 1988. *Science as a process: An evolutionary account of the social and conceptual development of science*. University of Chicago Press, Chicago.
- Humphries, C. J.** 1981. Biogeographical methods and the southern beeches (Fagaceae: Nothofagus), pp. 177-207 in: Funk, V. A. y D. R. Brooks (eds.), *Advances in Cladistics*, The New York Botanical Garden, Bronx, New York.
- Humphries, C. J.** 1985. Temperate biogeography and an intertemperate botanist. *Taxon*, 34: 480-492.
- Humphries, C. J., J. M. Cox y E. S. Nielsen.** 1986. *Nothofagus* and its parasites: A cladistic approach to evolution, pp. 55-74 in: Stone, A. R. y D. L. Duckworth (eds.), *Coevolution and Systematics*, Clarendon Press, Oxford.
- Humphries, C. J. y L. Parenti.** 1986. *Cladistic biogeography*. Clarendon Press, Oxford.
- Humphries, C. J. y L. Parenti.** 1999. *Cladistic biogeography. Second edition: Interpreting patterns of plant and animal distributions*. Oxford University Press, Oxford.
- Katinas, L., J. J. Morrone, y J. V. Crisci.** 1999. Track analysis reveals the composite nature of the Andean biota. *Aust. Syst. Bot.*, 47: 111-130.
- Kavanaugh, D. H.** 1980. Insects of western Canada, with special reference to certain Carabidae (Coleoptera): Present distribution patterns and their origins. *Can. Ent.*, 112: 1129-1144.
- Kolibáè, J.** 1998. New Australian Thanerocleridae with notes on the biogeography of the subtribe Isoclerina Kolibac (Coleoptera: Cleroidea). *Invert. Taxon.*, 12: 951-975.
- Kristensen, N. P.** 1999. The homoneurous glossata, pp. 51-63 in Kristensen, N. P. (ed.), *Handbook of zoology volume 4. Arthropoda: Insecta. Part 35. Lepidoptera, Moths and Butterflies*, Walter de Gruyter, Berlín.
- Ladiges, P. Y.** 1998. Biogeography after Burbidge. *Austr. Syst. Bot.*, 11: 231-242.
- Llorente, J., J. J. Morrone, A. Bueno, R. Pérez-Hernández, A. Viloria y D. Espinosa.** 2000. Historia del desarrollo y la recepción de las ideas panbiogeográficas de Léon Croizat. *Rev. Acad. Colomb. Cienc.*, 24(93): 549-577.
- Lopretto E. C. y J. J. Morrone.** 1998. Anaspidacea, Bathynellacea (Crustacea, Syncarida), generalised tracks, and the biogeographical relationships of South America. *Zool. Scripta*, 27: 311-318.
- Lourenço, W. R.** 1998. Panbiogeographie, les distributions disjointes et le concept de famille relictuelle chez les scorpions. *Biogeographica*, 74: 133-144.
- Luna I. y R. Contreras.** 2000. Distribution of the genera of Theaceae (Angiospermae: Theales): A panbiogeographic analysis. *Biogeographica*, 76: 79-88.
- Luna, I. L., O. Alcántara, J. J. Morrone y D. Espinosa.** 2000. Track analysis and conservation priorities in the cloud forests of Hidalgo, Mexico. *Div. Distr.*, 6: 137-143.
- Matile, L.** 1998. First Palaearctic record of the genus *Laurypta* Edwards (Diptera: Keroplatidae). *Tijd. Ent.*, 141: 241-244.
- Matile, L.** 1999. New record of the genus *Parempheriella* Matile from the Palaearctic region (Diptera, Mycetophilidae). *Rev. Fr. Ent. Nov. Ser.*, 21: 115-118.
- Matthews, C.** 1990. Panbiogeography Special Issue. *New Zealand J. Zool.*, 16: i-iv, 471-808.
- Mattoni, C. I., y L. F. Acosta.** 1997. Scorpions of the insular sierras in the Llanos district (Province of La Roja, Argentina) and their zoogeographical basis. *Biogeographica*, 73: 67-80
- Mayr, E.** 1982a. *The growth of biological thought*. Belknap Press, Cambridge, Massachusetts.
- Mayr, E.** 1982b. Vicariance biogeography (review). *Auk*, 99: 618-620.
- McAllister, D. E., S. P. Plantania, F. W. Schueler, M. E. Baldwin, y D. S. Lee.** 1986. Ichthyofaunal patterns on a geographic grid, pp. 17-51 in: Hocutt, C. H y E. O. Wiley), *The zoogeography of North American freshwater fishes*, John Wiley and Sons Ltd., New York.
- Menu-Marque, S., J. J. Morrone, y C. L. Mitrovich.** 2000. Distribution patterns of the South American species of *Boeckella* (Copepoda: Centropagidae): A track analysis. *J. Crust. Biol.*, 20: 262-272.
- Monge-Nájera, J.** 1999. Historical biogeography: status and goals for the 21st century. *Gayana*, 63: 165-170.

- Morrone, J. J.** 1992. Revisión sistemática, análisis cladístico y biogeografía histórica de los géneros *Falklandius* Enderlein y *Lanteriella* gen. nov (Coleoptera: Curculionidae). *Acta Entomol. Chil.*, 17: 157-174.
- Morrone, J. J.** 1994. Distributional patterns of species of Rhytirrhiniini (Coleoptera: Curculionidae) and the historical relationships of the Andean provinces. *Glob. Ecol. Biogeogr. Lett.*, 4: 188-194.
- Morrone, J. J.** 1996. Austral biogeography and relict weevil taxa (Coleoptera: Nemonychidae, Belidae, Brentidae, and Carabidae). *J. Comp. Biol.*, 1: 123-127.
- Morrone, J. J.** 2000a. El tiempo de Darwin y el espacio de Croizat: Rupturas epistémicas en los estudios evolutivos. *Ciencia*, 51: 39-46.
- Morrone, J. J.** 2000b. La importancia de los Atlas Biogeográficos para la conservación de la biodiversidad, pp. 69-78, in *Hacia un proyecto CYTED para el inventario y estimación de la diversidad entomológica en Iberoamérica: PRIBES 2000*. m3m-Monografías Tercer Milenio, vol. 1. F. M. Piera, J. J. Morrone, y A. Melic (eds.), Sociedad Entomológica Aragonesa (SEA), Zaragoza.
- Morrone, J. J. & J. V. Crisci.** 1990. Panbiogeografía: Fundamentos y métodos. *Evol. Biol.* (Bogotá), 4: 119-140.
- Morrone, J. J. & J. V. Crisci.** 1992. Aplicación de métodos filogenéticos y panbiogeográficos en la conservación de la diversidad biológica. *Evol. Biol.* (Bogotá), 6: 53-66.
- Morrone, J. J. & J. V. Crisci.** 1993. El retorno a la historia y la conservación de la diversidad biológica, pp. 361-365, in Goin, F. y R. Goñi (eds.), *Elementos de política ambiental*, La Plata.
- Morrone, J. J. & J. V. Crisci.** 1995. Historical biogeography: Introduction to methods. *Annu. Rev. Ecol. Syst.*, 26: 373-401.
- Morrone, J. J. y D. Espinosa.** 1998. La relevancia de los atlas biogeográficos para la conservación de la biodiversidad mexicana. *Ciencia* (México), 49: 12-16.
- Morrone, J. J. y E. C. Lopretto.** 1994. Distributional patterns of freshwater Decapoda (Crustacea: Malacostraca) in southern South America: A panbiogeographic approach. *J. Biogeogr.*, 21: 97-109.
- Morrone, J. J. y L. A. Pereira.** 1999. On the geographical distribution of the Neotropical and Andean species of *Schendylops* (Chilopoda: Geophilomorpha: Schendylidae). *Rev. Soc. Ent. Argent.*, 58: 165-171.
- Morrone, J. J., D. Espinosa-Organista y J. Llorente-Bousquets.** 1996. *Manual de biogeografía histórica*. Universidad Nacional Autónoma de México, México, D.F.
- Nelson, G.** 1973. Comments on Leon Croizat's biogeography. *Syst. Zool.*, 22: 312-320.
- Nelson, G.** 1978. From DeCandolle to Croizat: Comments on the history of biogeography. *J. Hist. Biol.*, 11: 269-305.
- Nelson, G.** 1983. Vicariance and cladistics: Historical perspectives with implications for the future, pp. 469-492 in: Sims, R. W., J. H. Price y P. E. S. Whalley (eds.), *Evolution, time, and space: The emergence of the biosphere*, Academic Press, Londres.
- Nelson, G.** 1985. A decade of challenge: The future of biogeography. En: A. E. Leviton y M. C. Aldrich (eds.), *Plate tectonics and biogeography*. *J. Hist. Earth. Sci. Soc.*, 4: 177-196.
- Nelson, G.** 1989. Cladistics and evolutionary models. *Cladistics*, 5: 275-289.
- Nelson, G.** 1994. Homology and systematics, pp. 101-149 in: Hall, B. K. (ed.), *The hierarchical basis of comparative biology*, Academic Press, San Diego.
- Nelson, G. y N. Platnick.** 1981. *Systematics and Biogeography: Cladistics and Vicariance*. Columbia University Press, New York.
- Nelson, G. y D. E. Rosen.** 1981. *Vicariance biogeography: a critique*. Columbia University Press, New York.
- Page, R. D. M.** 1987. Graphs and generalized tracks: Quantifying Croizat's panbiogeography. *Syst. Zool.*, 36: 1-17.
- Page, R. D. M.** 1990. New Zealand and the new biogeography. *New Zealand J. Zool.*, 16: 471-483.
- Parenti, L. R.** 1991. Ocean basins and the biogeography of the freshwater fishes. *Aust. Syst. Bot.*, 4: 137-149.
- Platnick, N. y G. Nelson.** 1989. Spanning-tree biogeography: Shortcut, detour, or dead end? *Syst. Zool.*, 37:410-419.
- Rosa, D.** 1918. *Ologenesi: Nuova teoria dell'evoluzione e della distribuzione geografica dei viventi*. R. Bemporad & Figlio, Milano.
- Rosen, D. E.** 1985. Geological hierarchies and biogeographic congruence in the Caribbean. *Ann. Missouri Bot. Gard.*, 72: 636-659.
- Schmid, R.** 1986. Leon Croizat's standing amongst biologists. *Cladistics*, 2: 105-111.
- Seberg, O.** 1986. A critique of the theory and methods of panbiogeography. *Syst. Zool.*, 35:369-380.
- Simpson, G. G.** 1965. *The geography of evolution*. Chilton, Philadelphia.
- Swenson, U. y K. Bremer.** 1997. Pacific biogeography of the Asteraceae genus *Abrotanella* (Senecioneae, Blennospermatinae). *Syst. Bot.*, 22: 493-508.
- Taylor, D. W.** 1960. Distribution of the freshwater clam *Pisidium* ultramontana: A zoogeographic inquiry. *Amer. J. Sci.*, (A) 258: 325-334.
- Udvardy, M. D. F.** 1969. *Dynamic zoogeography with special reference to land animals*. Van Nostrand Reinhold, New York.
- Wallace, A. R.** 1876. *The geographical distribution of animals*. Hafner Press, New York.
- Weston, P. H. and M. D. Crisp.** 1996. Trans-Pacific biogeographic patterns in the Proteaceae, pp. 215-232 in: Keast, A. y S. E. Miller (eds), *The origin and evolution of Pacific island biotas, New Guinea to Eastern Polynesia: Patterns and processes*, SPB Academic Publishing, Amsterdam.
- Wilson, L. D. y J. R. McCranie.** 1998. The biogeography of the herpetofauna of the subhumid forests of Middle America (Isthmus of Tehuantepec to northwestern Costa Rica). *Roy. Ont. Mus. Life Sci. Contr.* 163: 1-46.
- Zhao, T.** 1992. Advances in historical biogeography. *Entotaxonomica*, 14: 35-47.
- Zunino, M.** 1992. Per rileggere Croizat. *Biogeographia*, 16: 11-23.
- Zunino, M.** 2000. El concepto de área de distribución: Algunas reflexiones teóricas, pp. 69-78, in: *Hacia un proyecto CYTED para el inventario y estimación de la diversidad entomológica en Iberoamérica: PRIBES 2000*. m3m-Monografías Tercer Milenio, vol. 1. F. M. Piera, J. J. Morrone, y A. Melic (eds.), Sociedad Entomológica Aragonesa (SEA), Zaragoza.

UNA VISIÓN PANBIOGEOGRÁFICA PRELIMINAR DE MÉXICO

Raúl Contreras-Medina y Héctor Eliosa-León

El conocimiento de la distribución de los organismos en el tiempo y el espacio ha despertado el interés de los naturalistas desde siglos atrás (Nelson, 1978); éste se ha centrado en la comprensión de las causas y los mecanismos que generaron la distribución de la biota actual, la cual es el resultado de la interacción entre la evolución biológica y la historia de la Tierra (Engelhorn, 1995). De los métodos propuestos en biogeografía histórica, la panbiogeografía de Léon Croizat, sin duda, ofrece un principio teórico sólido (vicarianza) y una metodología satisfactoria. Por ello, esas ideas sobre la distribución de los seres vivos sentaron las bases de la biogeografía histórica contemporánea, restando importancia al papel de la dispersión a gran distancia a través de barreras como causa de la distribución actual de la biota moderna y dieron más importancia a la fragmentación de áreas ancestrales (Morrone y Crisci, 1990; Espinosa y Llorente, 1993; Morrone *et al.*, 1996).

Croizat (1958) encontró que las áreas de distribución de la biota eran altamente repetitivas (patrones) y que organismos con gran capacidad de desplazamiento, como aves y mariposas, exhibían patrones de distribución muy similares a organismos extremadamente sedentarios, sin medios de dispersión aparentes, tales como lombrices de tierra y escarabajos ápteros. Croizat denominó trazos estándar o generalizados a estos patrones de distribución (Craw, 1984).

Los trabajos panbiogeográficos realizados para un área particular con diferentes organismos son escasos y se circunscriben a ciertas áreas continentales, como por ejemplo los llevados a cabo para Colombia (Cortés-B. y Franco-Rosselli, 1997), América del Sur (Morrone y Lopretto, 1994; Morrone, 1996a), Australia (Gibbs, 1983, en Craw, 1988) y Nueva Zelanda (Tangney, 1989); varios otros se citan en Craw *et al.* (1999).

Para Mesoamérica es necesario realizar investigaciones tendientes a aclarar la distribución de su biota, siendo particularmente interesante el caso de México por su alta diversidad biológica (Rzedowzki, 1978; Dirzo, 1992; Llorente, 1996; Toledo y Ordoñez, 1998). Croizat (1958) sugirió desde sus primeros trabajos panbiogeográficos que América Central y el Sur de México, eran zonas de gran interés biogeográfico (Fig. 1), por ser parte de un nodo.

Panbiogeografía: ¿Para qué?

Las razones por las que decidimos desarrollar este trabajo son las siguientes:

1. En la biogeografía contemporánea, la investigación panbiogeográfica puede ser una primera etapa para encontrar un patrón de distribución que permita establecer homologías espaciales, es decir, reconocer que ciertos grupos de organismos que presentan distribuciones disjuntas, formaban parte de una misma biota ancestral, actualmente fragmentada por eventos de cambio climático o tectónico.

2. La panbiogeografía representa una contribución fundamental dentro de la biogeografía, debido a que se trata de un método sencillo para llevar a cabo un análisis biogeográfico (Craw, 1988).

3. Al utilizar el método de la panbiogeografía, no es estrictamente necesario conocer la filogenia de los taxones involucrados en la formación de los trazos generalizados (Morrone y Crisci, 1990). Este punto es particularmente importante, sobre todo en regiones en las que se ignora la filogenia de los integrantes de su biota, y que de otra manera sería complicado entender su distribución histórica.

4. Los aportes panbiogeográficos pueden servir de base a futuros análisis biogeográficos con un enfoque cladístico.

5. Mediante el método panbiogeográfico se pueden reconocer áreas que son complejas y compuestas tanto geológica como biológicamente (denominadas nodos) y que tradicionalmente se las ha considerado como áreas naturales.

6. El enfoque panbiogeográfico también tiene aplicación en la conservación, ya que puede servir para determinar las áreas a conservarse (Morrone y Crisci, 1992), donde los nodos panbiogeográficos representan áreas complejas en su biota y por esta razón deberían tener prioridad para conservarse. Presenta la ventaja que se puede aplicar de manera inmediata, pues como se comentó en el inciso 3, no se requieren análisis filogenéticos previos.

7. El método de la panbiogeografía ha generado predicciones novedosas acerca de la historia tectónica y provee de una base biogeográfica en el desarrollo actual de la teoría evolutiva, ecología del comportamiento y morfología y sistemática de plantas (Craw, 1988).

8. La biogeografía puede aportar elementos de juicio para la sistemática en la búsqueda de las interrelaciones de parentesco entre los taxones; en este sentido la panbiogeografía establece que una clasificación es natural si es congruente en espacio, tiempo y forma (Espinosa y Llorente, 1993). Es decir que una clasificación se puede considerar como monofilética solamente después de que se haya observado su correspondencia con el espacio (Craw, 1988; Espinosa y Llorente, 1993).

El método panbiogeográfico

El punto de partida para un análisis panbiogeográfico es la obtención de la información sobre la distribución de los taxones que habitan el área bajo estudio, ya sea mediante la revisión de literatura, o bien, a partir de la consulta de colecciones científicas, depositadas en herbarios y museos (Croizat, 1964; Morrone y Ruggiero, 2001).

Con base en la información disponible de diferentes taxones de animales y plantas que habitan en México, se planteó hacer un análisis panbiogeográfico preliminar de este país, con la finalidad de reconocer las relaciones que guarda con otras áreas del continente americano, así como

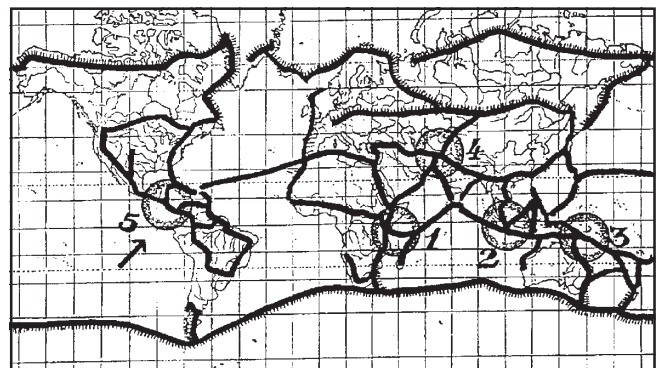


Fig. 1. Trazos generalizados y nodos propuestos por Croizat. La flecha indica el nodo ubicado en Mesoamérica (modificado de Croizat, 1958).

ilustrar de manera sencilla la metodología panbiogeográfica, para aquellas personas no familiarizadas con el tema, aplicando un ejemplo con taxones que se distribuyen en México.

Se realizó una búsqueda no exhaustiva de información sobre la distribución geográfica de diferentes taxones presentes en el territorio nacional y fuera de él; dicha información principalmente se obtuvo a partir de la consulta de la literatura; solo para el caso de las gimnospermas se consultó material de herbario (MEXU, ENCB, XAL y CHAP). Para la herpetofauna se consultó a Behler y King (1987), Villa *et al.* (1988), Conant y Collins (1991) y Flores-Villela (1993). La ornitofauna se basó en Snyder y Snyder (1991), Peterson y Chalif (1994), Howell y Webb (1995) y Howard y Moore (1998). La mastofauna se elaboró con base en Burt (1976), Hall (1981) y Emmons y Feer (1990). Para las plantas se consultó a Martin y Harrel (1957), Nee (1988), Pacheco y Riba (1991), Palacios-Ríos (1992), Rico-Gray *et al.* (1995) y Mabberley (1997). La información de la entomofauna se obtuvo a partir de Otte (1981), Scott (1986), DeVries (1987), Beutelspacher-Baigts y Balcázar-Lara (1994), Coscarón *et al.* (1996) y Llorente *et al.* (1997). Adviértase que los análisis panbiogeográficos se pueden realizar con grupos de diferentes jerarquías taxonómicas, como especies, grupos de especies, géneros o familias (Craw, 1988), considerando la posibilidad de una combinación de niveles diferentes dentro del mismo análisis. Los niveles taxonómicos que se utilizaron en el presente trabajo fueron especies, principalmente, géneros y un grupo de especies.

De acuerdo con Croizat (1976), para conocer la distribución de los organismos es necesario seguir un método que permita conocer los eventos de fragmentación de una biota ancestral. Para ello se comienza con la búsqueda de trazos individuales, consistentes en unir mediante una línea las localidades o las áreas de distribución de un taxón determinado; luego de delineado el trazo individual, éste puede ser orientado, es decir, se le asigna una dirección a partir de alguno de los siguientes criterios: (a) línea de base, (b) centro de masa o (c) información genea-

lógica. El primer criterio toma en cuenta los rasgos tectónicos mayores que el trazo atraviesa, como una cuenca oceánica o una cordillera (Crisci y Morrone, 1992). El segundo se refiere al centro de mayor diversidad, ya sea numérica, genética o morfológica para un taxón determinado (Craw, 1988). El tercer criterio permite unir las localidades de cada taxón con las de su grupo hermano en forma sucesiva, con base en los eventos de especiación que se observan en el cladograma (Morrone y Crisci, 1990; Crisci y Morrone, 1992); este último criterio fue propuesto por la escuela neozelandesa, inicialmente con Page y luego adoptado por Craw, Henderson y Grehan (Espinosa y Llorente, 1993). En este trabajo no se considera el dar dirección a los trazos. Para más detalles sobre los diferentes criterios se sugiere consultar a Morrone y Crisci (1990), Espinosa y Llorente (1993) y Craw *et al.* (1999).

Para ilustrar de manera sencilla el método empleado en este trabajo, se muestran en la figura 2a las localidades de recolecta del díptero *Simulium callidum*; como se puede observar está presente en México, Guatemala, Costa Rica y Colombia. A partir de esta información se elabora el trazo individual correspondiente, uniendo primeramente la localidad de Colombia con su vecina más cercana, en este caso la de Costa Rica, como se aprecia en la figura 2b; a continuación se une la localidad de Costa Rica con la siguiente localidad más próxima, en este caso las de Guatemala (figura 2c); se continúa sucesivamente con este procedimiento hasta unir la última localidad habitada por el taxón en México, tal como se muestra en la figura 2d, con lo que se obtiene el trazo individual de esa especie. Es importante resaltar que las áreas deben unirse considerando la menor distancia entre ellas (Espinosa y Llorente, 1993) y que resulta lo mismo si se inicia la construcción del trazo desde México hacia América del Sur.

Cuando los trazos individuales de varios grupos de organismos no relacionados filogenéticamente coinciden, se delinean los trazos generalizados (Morrone, 1996a), los cuales se construyen a partir de la congruencia que existe entre los trazos individuales de dos o más taxones

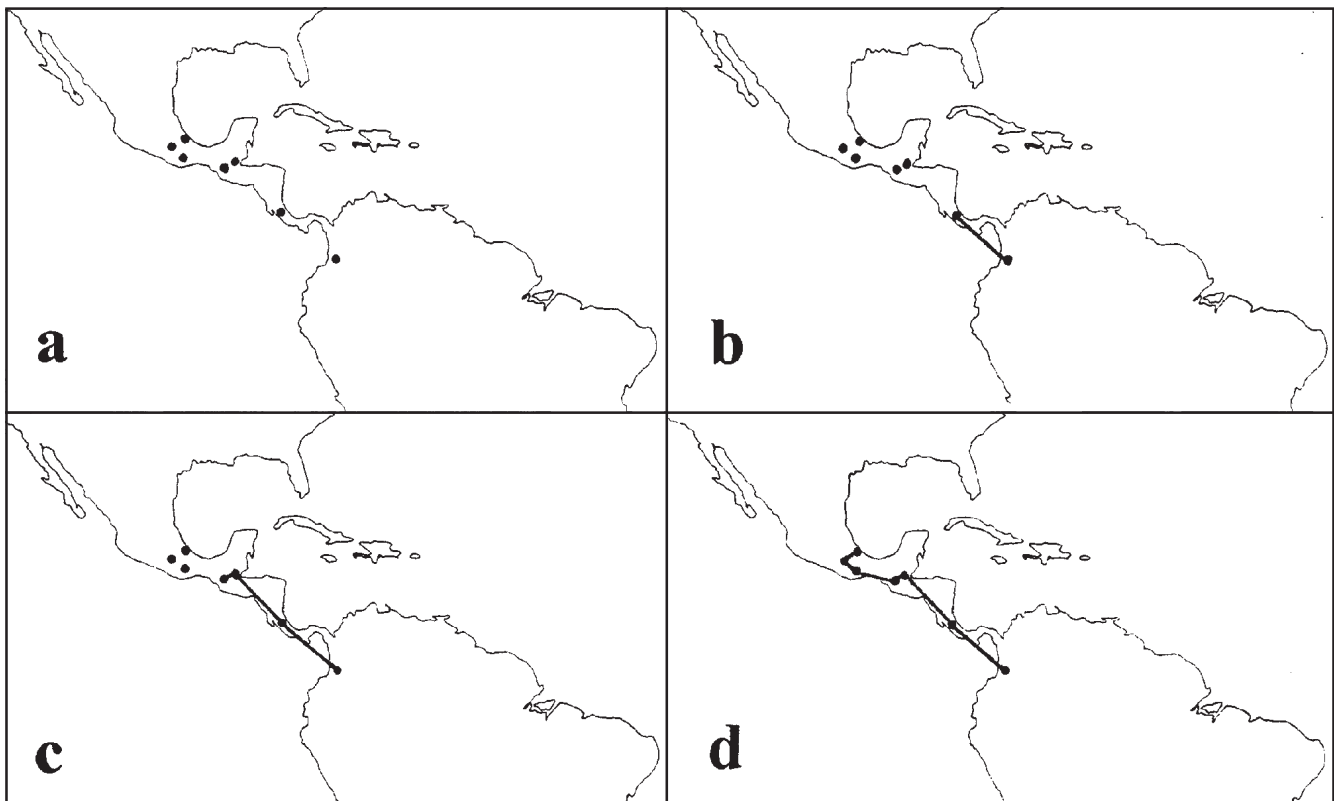


Fig. 2. Construcción del trazo individual del díptero *Simulium callidum*. a, Localidades de recolecta (modificado de Coscarón *et al.*, 1996); b, inicio de la construcción del trazo individual; c, continuación del trazo individual; d, trazo individual de *Simulium callidum*.

(Craw, 1989); éstos pueden indicar la existencia de una biota ancestral que se fragmentó debido a eventos de cambio climático o tectónico (Morrone, 1996a). A su vez, la confluencia parcial de dos o más trazos generalizados constituyen un nodo, el cual es una localidad o área geológica compuesta y compleja (Espinosa y Llorente, 1993).

Croizat (1958, 1964) publicó muchas figuras de los que se mostraban tanto nodos como trazos generalizados (e. g. Fig. 1). Los trazos generalizados se basaban en la distribución de plantas y animales, muchos de los cuales eran trazos transoceánicos (Nelson, 1973; Henderson, 1989). Muchas especies tienen una distribución limitada, por lo que al ser estudiadas bajo un enfoque panbiogeográfico, dan como resultado trazos de menor longitud intracontinentales o locales.

La representación gráfica de los nodos, los trazos individuales y generalizados en los mapas de este trabajo, se basó en la propuesta de Fortino y Morrone (1997). Dicha propuesta consiste en representar con una 'x' rodeada con un círculo a los nodos, y a los trazos generalizados con una línea que sea el doble del grosor de la línea utilizada para representar a los trazos individuales, que a su vez deben ser más gruesas que las líneas utilizadas para elaborar los mapas.

Trazos y nodos en México

Una vez conocida la distribución geográfica de los taxones seleccionados, se elaboró el trazo individual de cada uno, obteniéndose 73 trazos individuales (Figs. 2-74). La coincidencia en los trazos individuales permitió la construcción y reconocimiento de tres trazos generalizados (Fig. 75); dos situados en la parte norte del país y resto de América del Norte, y uno en el sur y zonas adyacentes de América del Sur y Central. Los trazos generalizados encontrados, los taxones que los soportan y las áreas involucradas en dichos trazos se detallan a continuación.

Sudamericano. El trazo sudamericano abarca México y América Central y del Sur. Característicamente este trazo presenta dos bifurcaciones: una en la parte norte de Sudamérica, en la que una de las ramas se dirige hacia los Andes y la otra rama hacia la cuenca del Amazonas; la segunda bifurcación se presenta en la parte sur de México, aproximadamente en la región del Istmo de Tehuantepec, donde una de las ramas se dirige hacia el Golfo de México y la segunda hacia las tierras bajas del Pacífico. Este trazo fue construido a partir de los trazos individuales de 47 taxones (anfibios: *Bufo marinus*, *Eleutherodactylus rugulosus*, *Leptodactylus labialis* y *Phrynohyas venulosa*; reptiles: *Boa constrictor* e *Iguana iguana*; aves: *Veniliornis fumigatus* y *Xenops minutus*; mamíferos: *Alouatta palliata*, *Chironectes minimus*, *Cyclopes didactylus*, *Dasyurus novemcinctus*, *Didelphis marsupialis*, *Felis wiedii*, *Felis yagouaroundi*, *Galictis vittata*, *Lutra longicaudis*, *Mazama americana*, *Molossus ater*, *Nasua narica*, *Potos flavus*, *Sylvilagus brasiliensis* y *Tayassu tajacu*; insectos: *Amblytropidia trinitatis*, *Arsenura armida*, *Battus lycidas*, *Carinisphindus isthmensis*, *Catasticta flisa*, *Dismorphia theucharila*, *Leptophobia aripa*, *Lieinix nemesis*, *Parides sesostris*, *Pereute charops*, *Silvitettix* spp. y *Simulium samboni*; angiospermas: *Deppea* spp., *Drymis granadensis* y *Roupala montana*; gimnospermas: *Ceratozamia* spp., *Dioon* spp. y *Podocarpus oleifolius*; helechos: *Antrophytum ensiforme*, *Hymenophyllum fendlerianum*, *H. myriocarpum*, *Lindsaea klotzschiana*, *Trichomanes collarium* y *T. diaphanum*) (Figs. 3-48).

Norteamericano occidental. Se extiende desde el sureste de Alaska al noroeste de México. En la parte norte de Baja California se presenta una bifurcación, la cual extiende una de sus ramas a la península y otra rama hacia la parte continental. Este trazo incluye los trazos individuales de 14 taxones (anfibios: *Pseudacris regilla*; aves: *Falco mexicanus* y *Otus kennicottii*; mamíferos: *Myotis californicus*, *Odocoileus hemionus*, *Ovis canadensis*, *Sorex vegrans* y *Spermophilus beecheyi*; insectos: *Anthocharis sara*, *Euchloe hyantis*, *Horesidotes cinereus*, *Ligurotettix coquillettii* y *Neophasia terlotii*; gimnospermas: *Pseudotsuga menziesii*) (Figs. 49-62).

Norteamericano oriental. Abarca desde el sureste de Canadá hacia la parte del Golfo en México, finalizando en la parte norte de Centroamérica. Este trazo generalizado se construyó a partir de los trazos individuales de 12 taxones (insectos: *Achurum* spp., *Actias luna-A. truncatipennis*, *Amblyscirtes cellia*, *Anaea andria*, *Cyllopsis gemma* y *Cymatoderella collaris*; angiospermas: *Carpinus caroliniana*, *Fagus grandifolia*, *Liquidambar styraciflua* y *Nyssa sylvatica*; gimnospermas: *Pinus strobus* y *Taxodium* spp.) (Figs. 63-74).

El número de taxones que sustenta cada trazo generalizado fue variado. En todos los trazos generalizados se presentó una combinación de taxones de plantas y animales para su construcción, lo cual apoya la idea que cuando los trazos individuales de dos o más organismos no relacionados filogenéticamente coinciden, las líneas resultantes son trazos generalizados (Morrone, 1996a). El trazo que está apoyado por la mayoría de los taxones estudiados es el sudamericano, con 47. En el caso del trazo generalizado norteamericano oriental, no se representaron trazos individuales para vertebrados, pero puede consultarse a Rosen (1978) para ejemplos con peces; por otra parte, existen numerosos géneros de plantas vasculares que habitan en bosques mesófilos de montaña y cuya distribución abarca desde México a América del Sur (Rzedowski, 1996), así como varios taxones de aves (Escalante *et al.*, 1998), lo cual es congruente con el trazo generalizado sudamericano. Estudios futuros sobre la biogeografía de la biota de México, podrían aumentar el número de taxones cuya distribución coincida con la de alguno de los tres trazos generalizados propuestos.

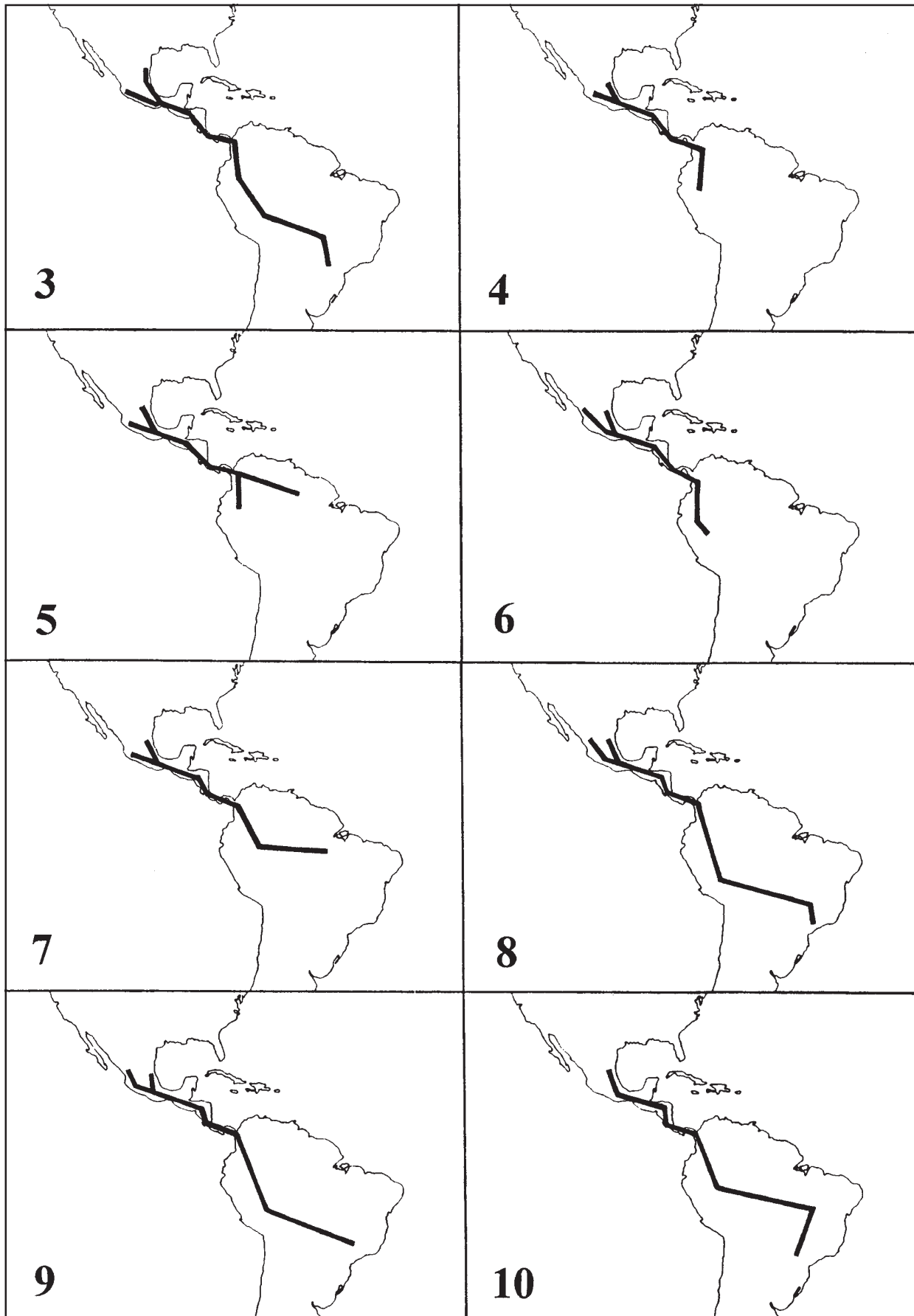
La confluencia o solapamiento de los trazos generalizados nos indica la presencia de áreas compuestas o nodos (Fig. 75). El trazo generalizado norteamericano oriental se superpone con una de las ramas del trazo generalizado sudamericano en las tierras bajas del Golfo de México y la parte norte de América Central, conformando el nodo oriental. Por otra parte, el trazo norteamericano occidental se solapa con la otra rama del trazo sudamericano en las tierras bajas del Pacífico, donde se forma el nodo occidental, el cual comprende la parte sur de la ladera oeste de la Sierra Madre Occidental. A su vez, los resultados obtenidos son congruentes con lo propuesto por Croizat (1958), en relación con el nodo presente en Mesoamérica (Fig. 1).

Consideraciones finales

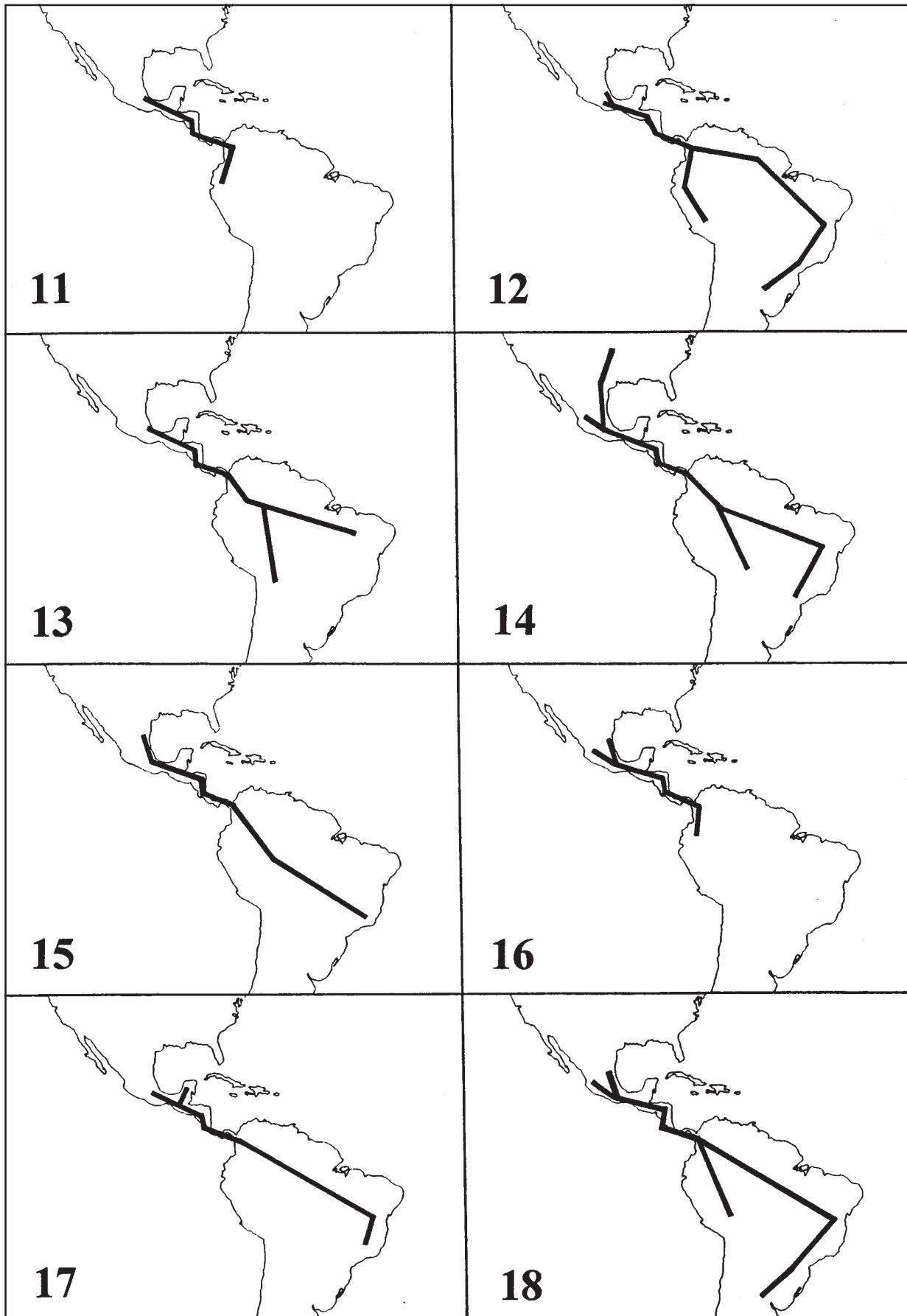
Varios autores (Rzedowski, 1978, 1991; Fa y Morales, 1998, entre otros) han explicado las afinidades biogeográficas de la biota de México. Los resultados del presente análisis son congruentes con algunos de estos estudios y reflejan que la biota de México tiene un origen compuesto, con un componente laurásico relacionado con la biota de Norteamérica (del este y del oeste) y un componente gondwánico relacionado con América Central y del Sur. Las relaciones de la biota mexicana con las de otras áreas del continente americano son sugeridas a partir de los tres trazos generalizados propuestos.

La parte continental de nuestro país se mantuvo unida, conformando con los países del norte una placa continental que perduró todo el cenozoico (Ortega *et al.*, 1994), de esta conexión proviene su relación histórica. Sin embargo, algunos eventos como la presencia de un mar epicontinental en América del Norte a finales de la era mesozoica, provocaron que las relaciones entre México y el resto de América del Norte sean diferentes, reconociéndose afinidades con el este por una parte y con el oeste de América del Norte por otra. En el caso del trazo norteamericano occidental, Savage (1982) reconoció la existencia de un grupo antiguo de América del Norte para la herpetofauna de antes del Terciario, que presentaba una distribución continua hasta México, pero tuvo modificaciones durante el eoceno.

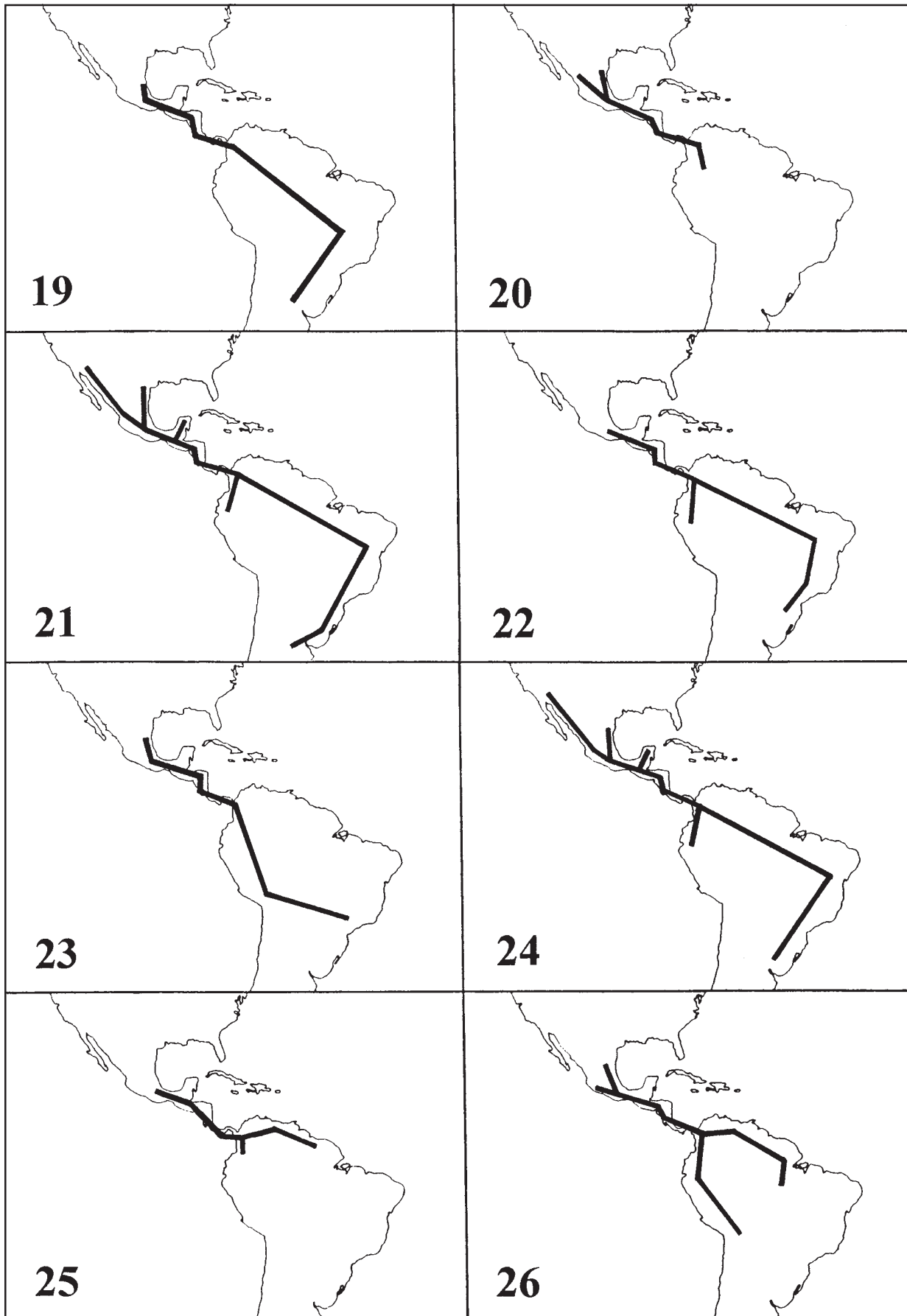
Existe cierta similitud entre el trazo sudamericano y lo que señaló Rzedowski (1991) para México, en el sentido de la máxima concentración de especies de plantas, la cual "...se extiende de Chiapas a Oaxaca



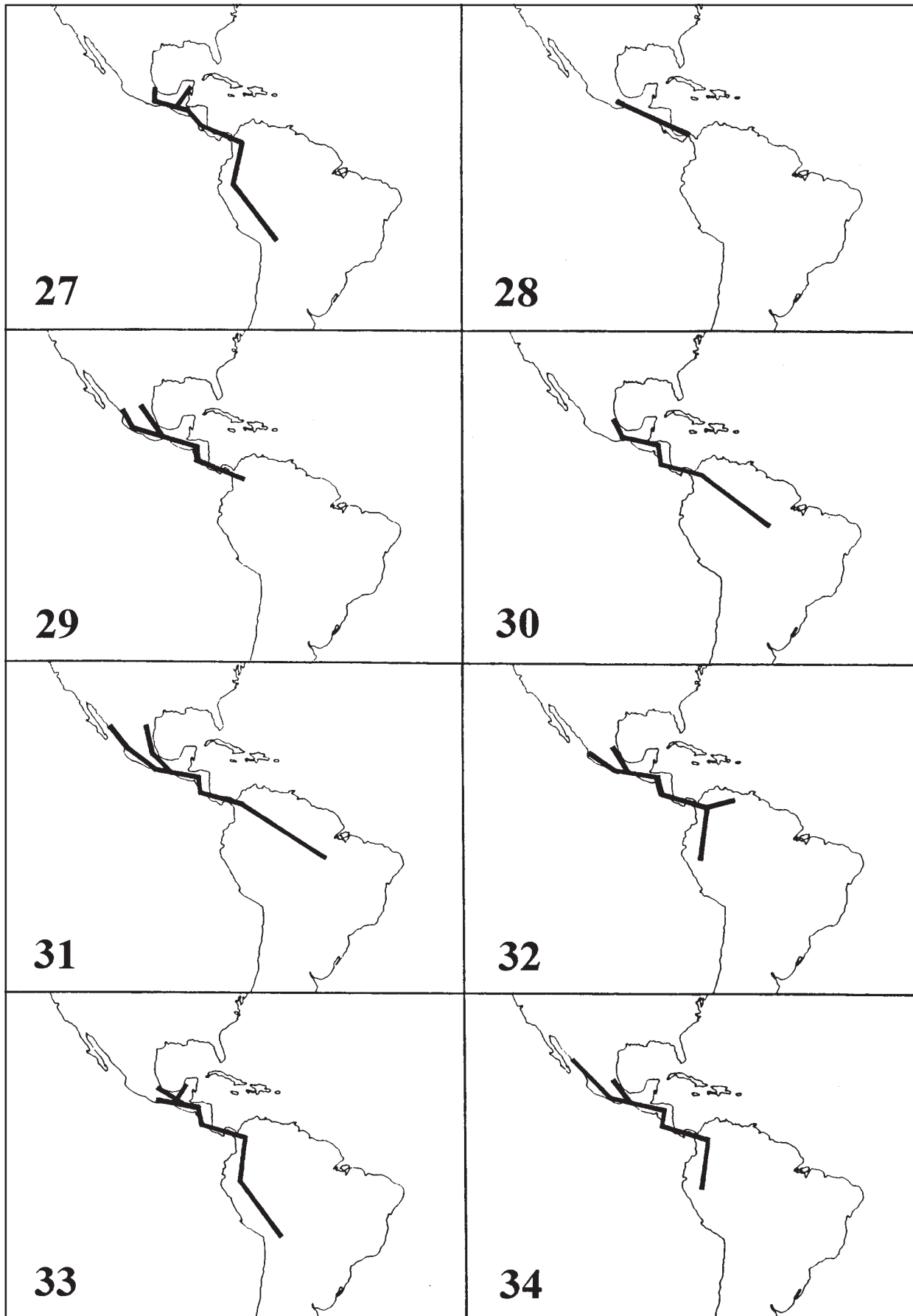
Figs. 3-10. Trazos individuales de los taxones: 3, *Bufo marinus*; 4, *Eleutherodactylus rugulosus*; 5, *Leptodactylus labialis*; 6, *Phrynohyas venulosa*; 7, *Boa constrictor*; 8, *Iguana iguana*; 9, *Veniliornis fumigatus*; 10, *Xenops minutus*.



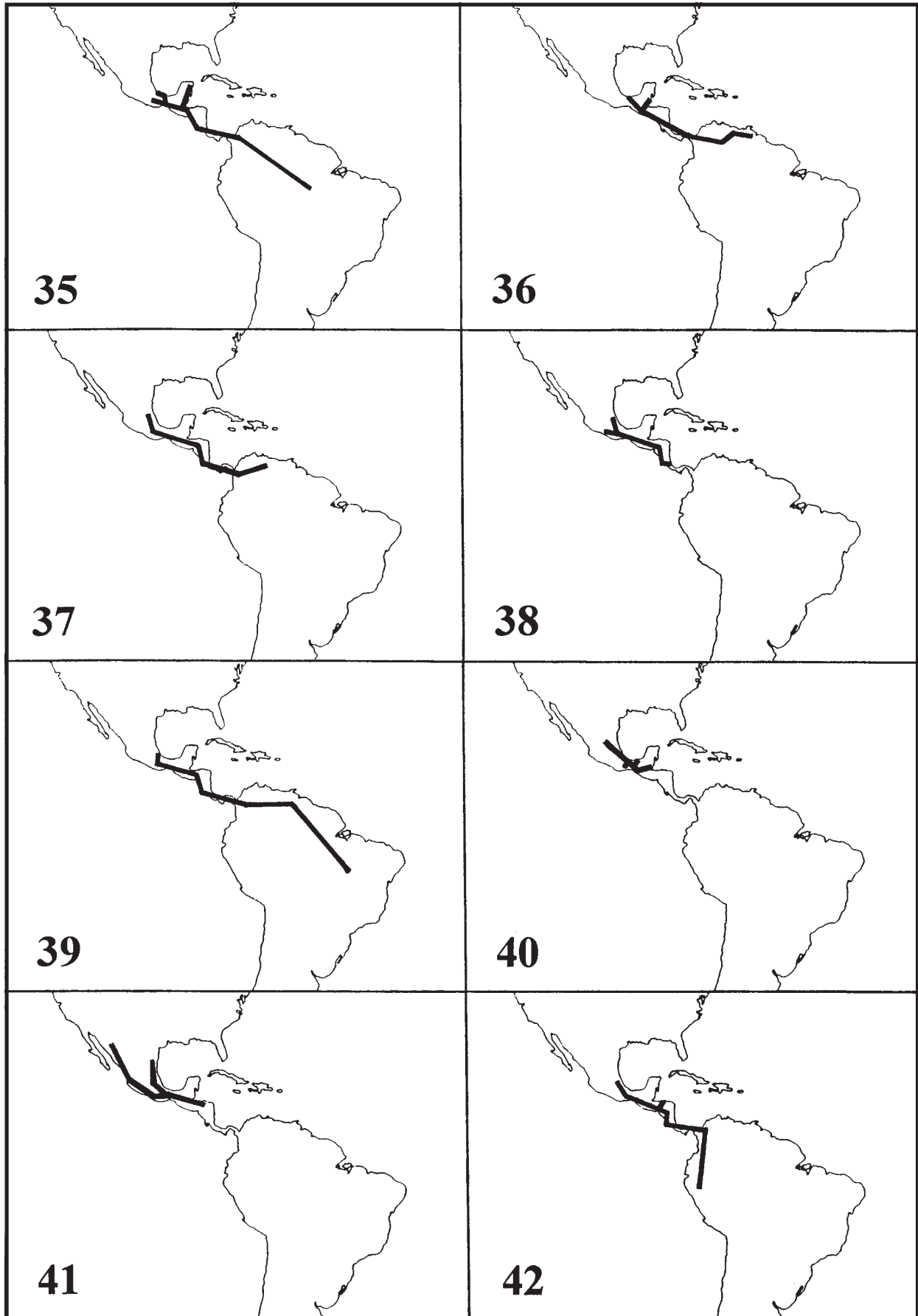
Figs. 11-18. Trazos individuales de los taxones: 11, *Alouatta palliata*; 12, *Chironectes minimus*; 13, *Cyclopes didactylus*; 14, *Dasybus novemcinctus*; 15, *Didelphis marsupialis*; 16, *Felis yagouaroundi*; 17, *Galictis vittata*; 18, *Lutra longicaudis*.



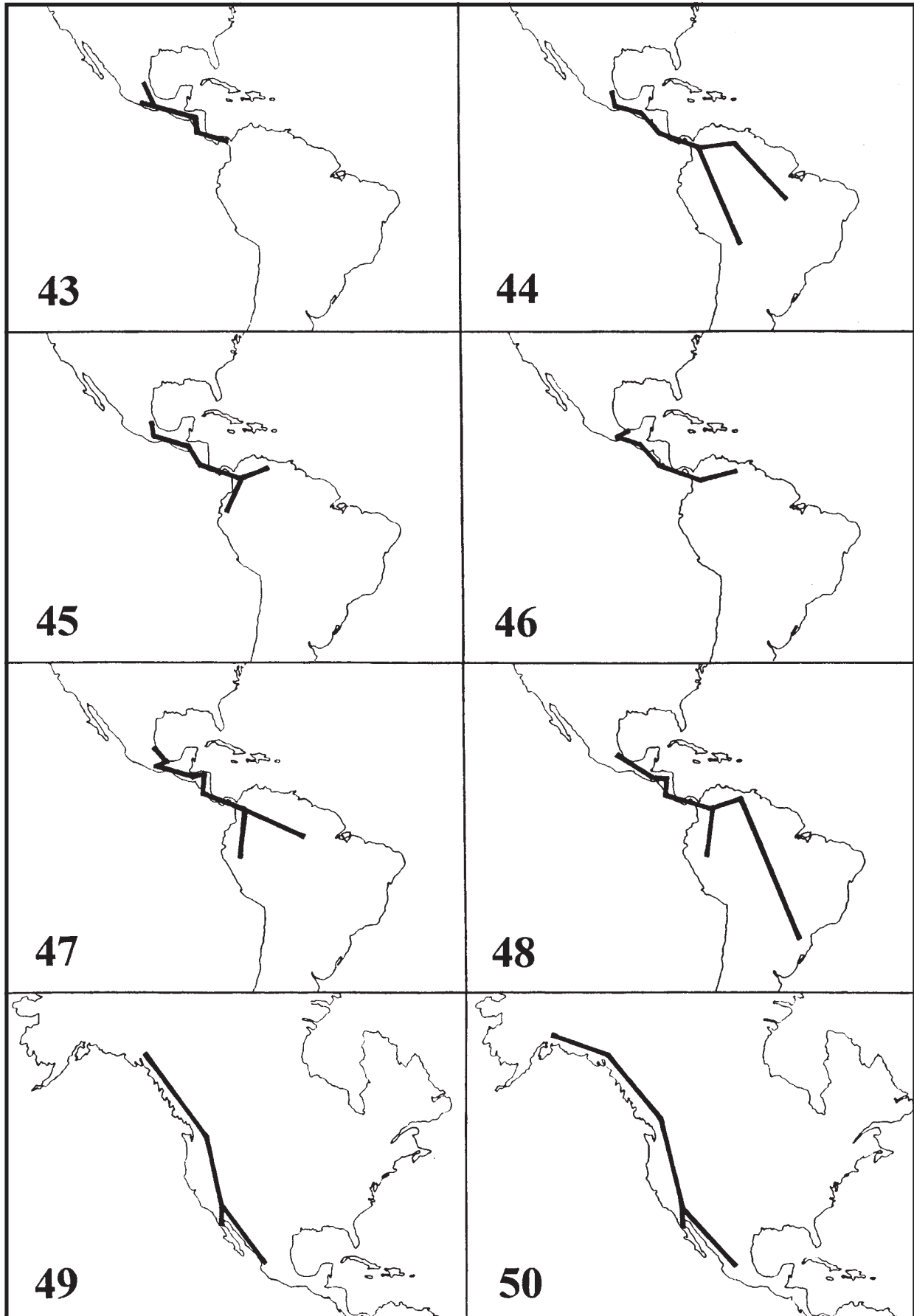
Figs. 19-26. Trazos individuales de los taxones: 19, *Mazama americana*; 20, *Molossus ater*; 21, *Nasua narica*; 22, *Potos flavus*; 23, *Sylvilagus brasiliensis*; 24, *Tayassu tajacu*; 25, *Amblytropidia trinitatis*; 26, *Arsenura armida*.



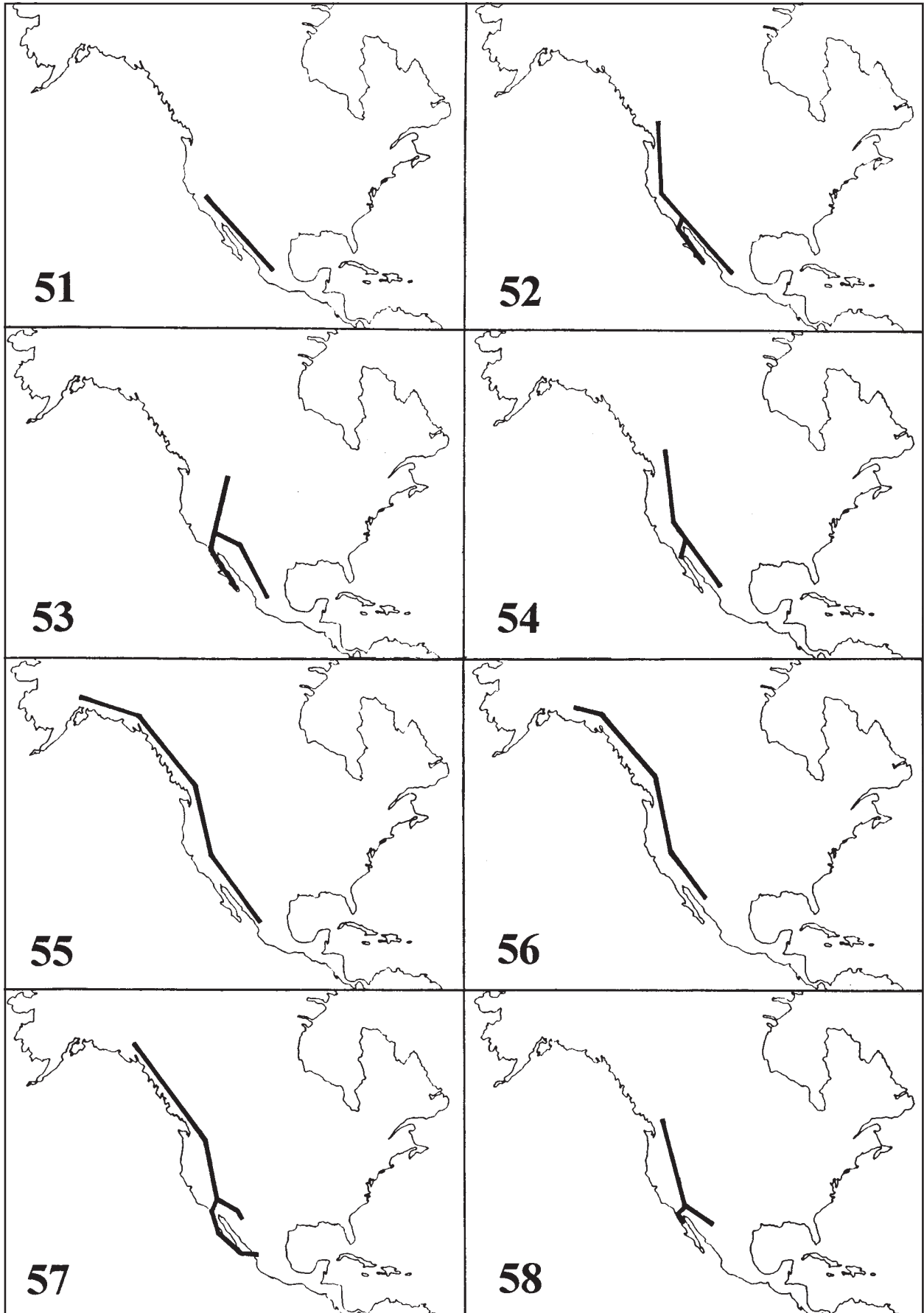
Figs. 27-34. Trazos individuales de los taxones: 27, *Battus lycidas*; 28, *Carinisphindus isthmensis*; 29, *Catacticta flisa*; 30, *Dismorphia theucharila*; 31, *Leptophobia aripa*; 32, *Lieinix nemesis*; 33, *Parides sesostris*; 34, *Pereute charops*.



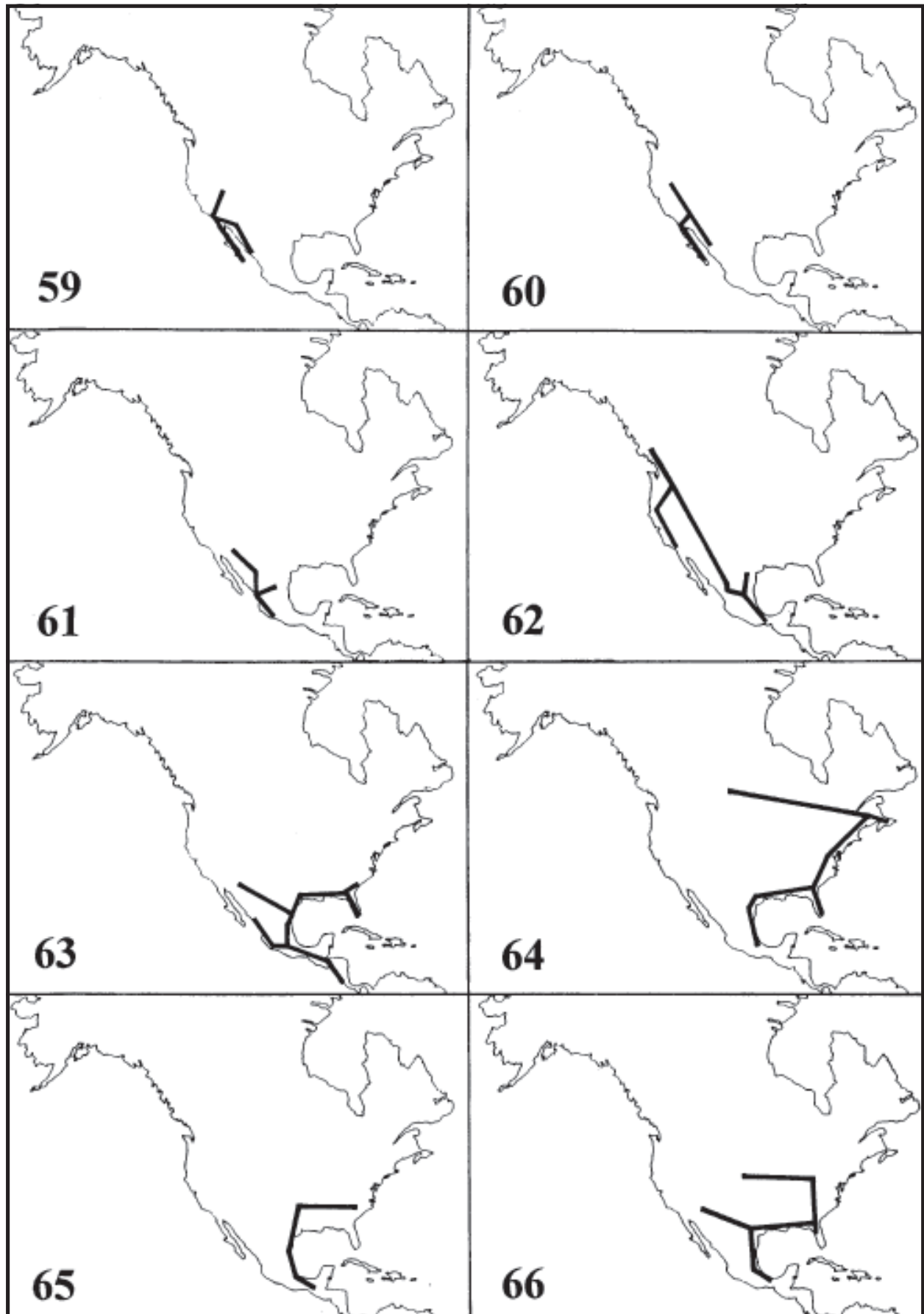
Figs. 35-42. Trazos individuales de los taxones: 35, *Silvitettix* spp.; 36, *Simulium samboni*; 37, *Deppea* spp.; 38, *Drymis granadensis*; 39, *Roupala montana*; 40, *Ceratozamia* spp.; 41, *Dioon* spp.; 42, *Podocarpus oleifolius*.



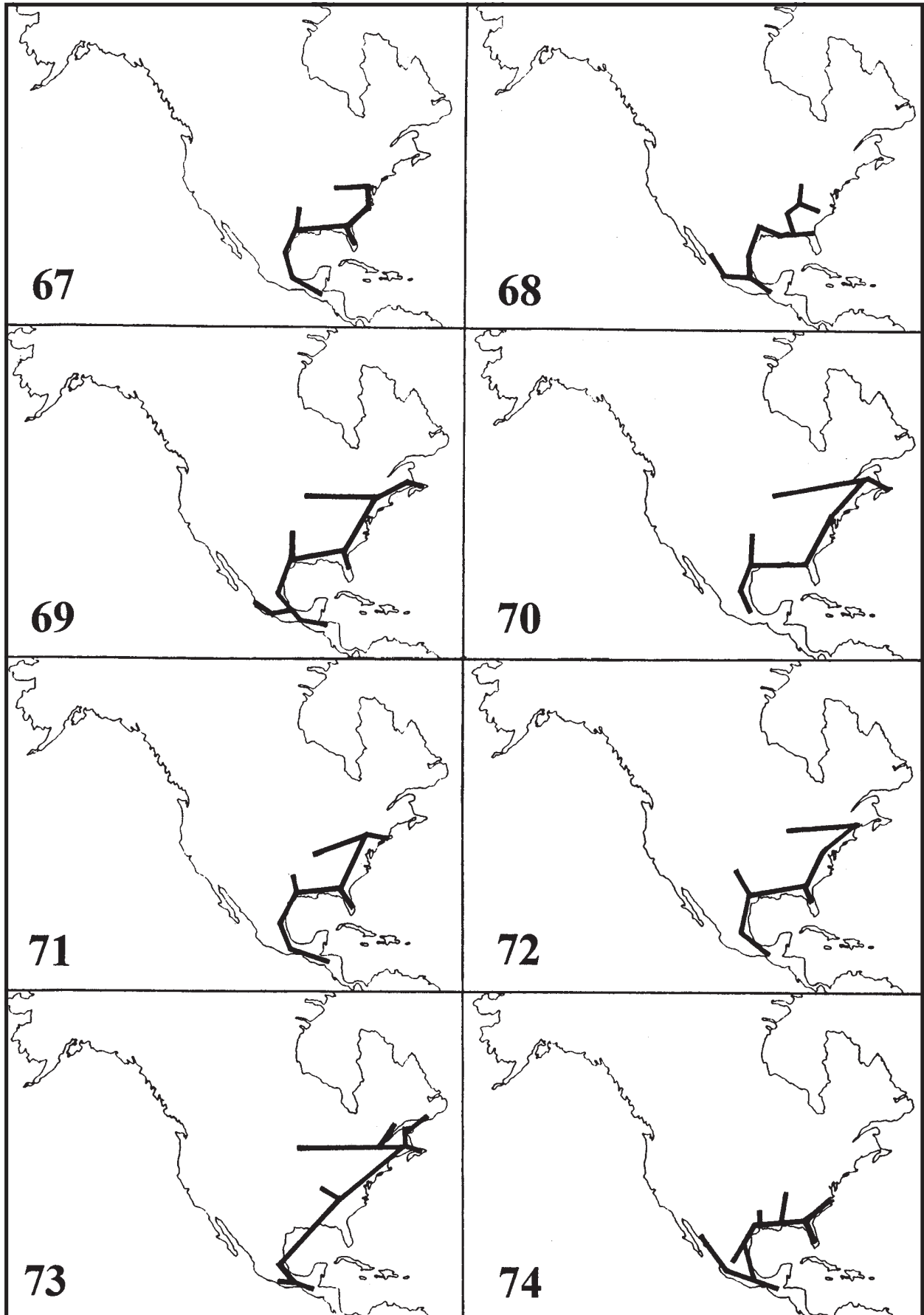
Figs. 43-50. Trazos individuales de los taxones: 43, *Antrophytum ensiforme*; 44, *Hymenophyllum fendlerianum*; 45, *H. myriocarpum*; 46, *Lindsaea klotzschiana*; 47, *Trichomanes collariatum*; 48, *T. diaphanum*; 49, *Falco mexicanus*; 50, *Otus kennicottii*.



Figs. 51-58. Trazos individuales de los taxones: 51, *Pseudacris regilla*; 52, *Myotis californicus*; 53, *Odocoileus hemionus*; 54, *Ovis canadensis*; 55, *Sorex vegrans*; 56, *Spermophilus beecheyi*; 57, *Anthocharis sara*; 58, *Euchloe hyantis*.



Figs. 59-66. Trazos individuales de los taxones: 59, *Horesidotes cinereus*; 60, *Ligurotettix coquillettii*; 61, *Neophasia terlootii*; 62, *Pseudotsuga menziesii*; 63, *Achurum* spp.; 64, *Actias luna-A. truncatipennis*; 65, *Amblyscirtes celia*; 66, *Anaea andria*.



Figs. 67-74. Trazos individuales de los taxones: 67, *Cyllopsis gemma*; 68, *Cymatoderella collaris*; 69, *Carpinus caroliniana*; 70, *Fagus grandifolia*; 71, *Liquidambar styraciflua*; 72, *Nyssa sylvatica*; 73, *Pinus strobus*; 74, *Taxodium* spp.

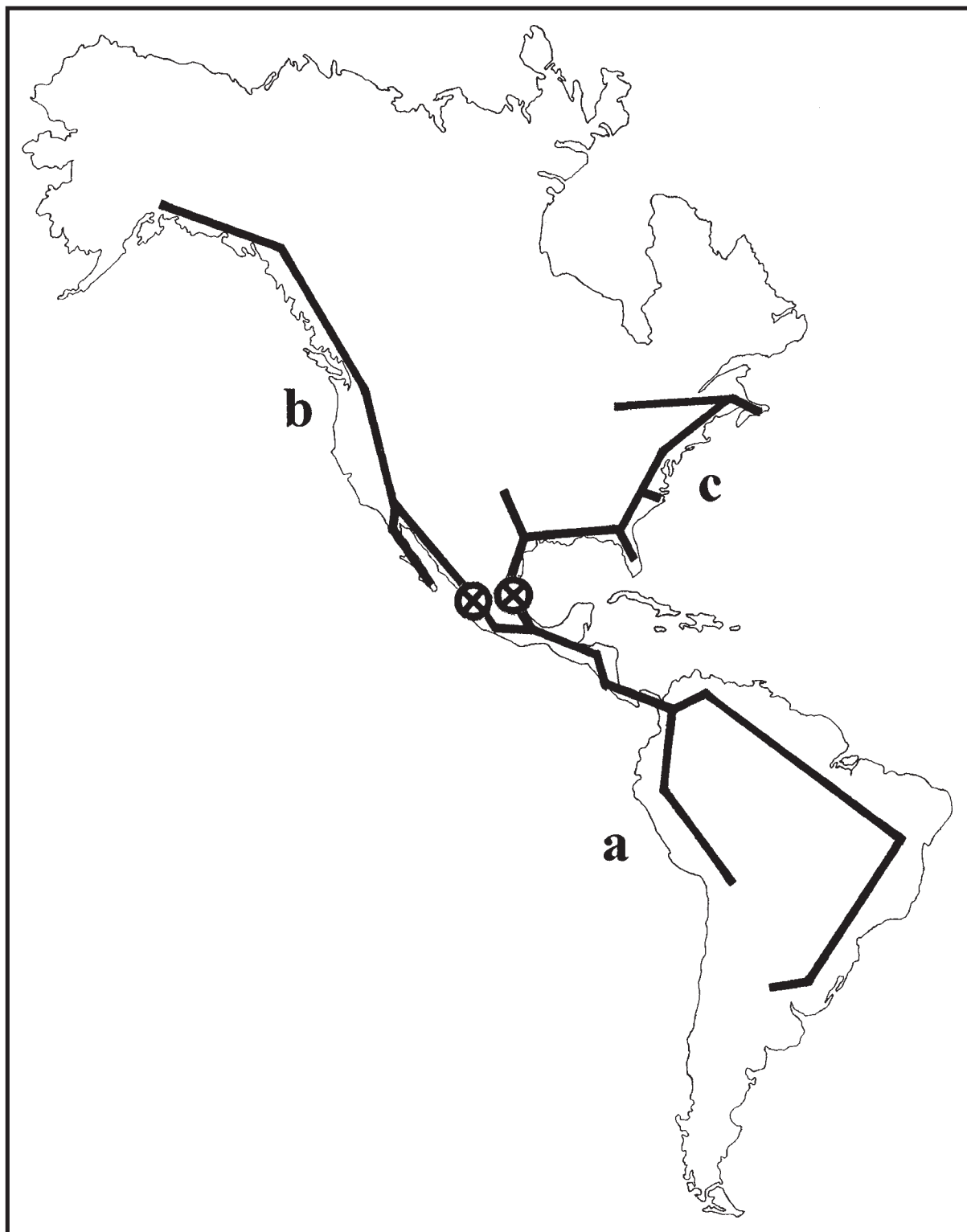


Fig. 75. Diagrama de los trazos generalizados y nodos en México, sugeridos a partir del análisis de distribución de animales y plantas.
a, Trazo generalizado sudamericano; b, trazo generalizado norteamericano occidental; c, trazo generalizado norteamericano oriental.

y de ahí se bifurca en dos franjas un tanto menos importantes, una dirigiéndose hacia el centro de Veracruz y otra rumbo a Sinaloa y Durango". Una situación similar ocurre con la fauna, ya que al considerar a los vertebrados terrestres endémicos de Mesoamérica en México, los estados con mayor riqueza de especies son Oaxaca, Chiapas, Veracruz y Guerrero (Flores-Villela y Navarro, 1993). Por otra parte, el trazo sudamericano en buena parte coincide con el trazo Centroamericano propuesto por Franco-Rosselli y Berg (1997), a partir de la distribución de

siete especies del género *Cecropia*, que abarca el sur de México, América Central y el noreste de América del Sur.

No se deben confundir los trazos generalizados con rutas de dispersión, pues autores como Savage (1982) han incurrido en este error. Los trazos generalizados únicamente indican que una biota ancestral se fue fragmentando por eventos de cambio climático o tectónico, mientras que el concepto de rutas de dispersión tiene otras connotaciones bajo el dispersalismo, que representa otro en-

foque dentro de la biogeografía histórica (Morrone *et al.*, 1996). En este sentido, se sugiere en este trabajo que en México existen y han existido organismos durante millones de años y no debe pensarse que la biota total de esta región se integró a partir de la llegada reciente de seres vivos de otros lugares del planeta, como si esta área geográfica fuera una especie de 'caja vacía'. México está constituido por una biota compuesta particular, como otras regiones del mundo.

Los nodos representan áreas biogeográficas complejas que se pueden reconocer como centros de diversidad (Franco-Rosselli y Berg, 1997). En el nodo oriental se puede apreciar una alta diversidad de especies, particularmente en la herpetofauna. Según Flores-Villela (1993), el estado de Veracruz ocupa el segundo lugar en especies de anfibios y reptiles en México. Así mismo, Escalante *et al.* (1998) señalaron que la zona central de Veracruz es muy rica en especies de aves. Para las plantas, desde hace tiempo se sabe que México, junto con América Central, constituye una de las regiones en que más se concentra la diversidad de organismos vegetales (Rzedowski, 1991) y que en el caso particular de los estados de Oaxaca y Chiapas de México, se presenta la mayor riqueza de especies de plantas vasculares respecto a otros estados del país (Rzedowski, 1991; Riba, 1998), como también en mariposas (Llorente *et al.*, 1997). El nodo occidental también muestra una alta riqueza de aves (Escalante *et al.*, 1998), no así de otros grupos de vertebrados e insectos, aunque el endemismo es mayor tanto en proporción porcentual como en el nivel jerárquico de los taxones endémicos.

Un aspecto que es importante mencionar es la escala que se utiliza en los mapas de un trabajo biogeográfico (Antuñez y Márquez, 1992). Al momento de representar un nodo en un mapa del mundo, éste puede parecer tan solo un pequeño punto, mientras que a nivel del territorio nacional podría abarcar la mitad de un estado, lo cual refleja el efecto de la escala. Por otra parte, en los trabajos panbiogeográficos (e. g. Croizat, 1958; Morrone *et al.*, 1996; Franco-Rosselli y Berg, 1997), los nodos generalmente se representan mediante un círculo y, en relación con el nodo oriental del presente trabajo, que presenta una forma alargada en un mapa de América del Norte, sin embargo, podría aparecer como un círculo en un mapa a escala global.

Bajo otra perspectiva, en México se ha representado el límite entre dos unidades biogeográficas, ya que desde las primeras propuestas para hacer una clasificación biogeográfica de la Tierra (Sclater, 1858), a las más recientes (Morrone, 1996b), ha sido reconocido como un área de transición o limítrofe entre dos de las grandes regiones biogeográficas del mundo, que son la Neártica y la Neotropical, lo cual refleja también en cierta forma, el origen compuesto de la biota mexicana (para otros autores, ver Llorente, 1996).

Los resultados expuestos nos permiten reconocer que el territorio nacional ha sido un escenario dinámico de integración biogeográfica, donde biotas de otras regiones biogeográficas confluyeron, lo cual se refleja en la fascinante biota actual de México.

Agradecimientos

Este trabajo se inició como un seminario de la materia "Biogeografía de Mesoamérica", impartida en el año 1998, como parte del programa de posgrado en la Facultad de Ciencias de la UNAM. Deseamos manifestar nuestro agradecimiento a Jorge Llorente y Juan J. Morrone por invitarnos a participar en este libro, además de sus sugerencias para la elaboración del manuscrito. Agradecemos a Isolda Luna por la revisión crítica y comentarios del manuscrito. Se agradece la información a Manuel Balcázar y Othón Alcántara sobre los géneros *Actias* y *Liquidambar*, respectivamente. Raúl Contreras agradece a Adriana Ruiz la paciencia y apoyo en todo momento durante la realización del manuscrito, especialmente de las figuras. Este trabajo fue apoyado parcialmente por PAPIIT IN215798, de DGAPA, UNAM.

Referencias

- Antuñez, A. y A. L. Márquez.** 1992. Las escalas en biogeografía, pp. 31-38. En: Vargas, J. M., R. Real y A. Antuñez (eds.), *Objetivos y métodos biogeográficos*, Aplicaciones en herpetología, Monografías de Herpetología. Vol. 2, Madrid.
- Behler, J. y F. W. King.** 1987. *The Audubon Society Field Guide to North American Reptiles and Amphibians*. Alfred A. Knopf, New York.
- Beutelspacher-Baigts, C. R. y M. A. Balcázar-Lara.** 1994. Catálogo de la familia Saturniidae de México. *Trop. Lepid.*, 5 (supl. 1): 1-28.
- Burt, W. A.** 1976. *A field guide to the mammals: Field marks of all North American species found north of Mexico*. Houghton Mifflin Company, Boston.
- Conant, R. y J. T. Collins.** 1991. *Reptiles and amphibians: Eastern and central North America*. Peterson Field Guides, Houghton Mifflin Company, Boston.
- Cortés-B., R. y P. Franco-Rosselli.** 1997. Análisis panbiogeográfico de la flora de Chiribiquete, Colombia. *Caldasia*, 19 (3): 465-478.
- Coscarón, S., S. Ibañez-Bernal y C. L. Coscarón-Arias.** 1996. Revisión de *Simulium* (Psilopelmia) Enderlein en la región Neotropical y análisis cladístico de sus especies (Diptera: Simuliidae). *Acta Zool. Mex.*, 69: 37-104.
- Craw, R.** 1984. Leon Croizat's biogeographic work: A personal appreciation. *Tuatara*, 27 (1): 8-13.
- Craw, R.** 1988. Panbiogeography: Method and synthesis in biogeography, pp. 405-435. En: Myers, A. y P. S. Giller (eds.), *Analytical biogeography*, Chapman and Hall, Londres.
- Craw, R.** 1989. Quantitative panbiogeography: Introduction to methods. *New Zealand J. Zool.*, 16 (4): 485-494.
- Craw, R. C., J. R. Grehan y M. J. Heads.** 1999. *Panbiogeography: Tracking the history of life*. Oxford Biogeography Series 11, Oxford University Press, New York.
- Crisci, J. V. y J. J. Morrone.** 1992. Panbiogeografía y biogeografía cladística: Paradigmas actuales de la biogeografía histórica. *Ciencias*, (no. especial 6): 87-97.
- Croizat, L.** 1958. *Panbiogeography*. Publicado por el autor. Caracas, Venezuela.
- Croizat, L.** 1964. *Space, time, and form: The biological synthesis*. Publicado por el autor. Caracas, Venezuela.
- Croizat, L.** 1976. *Biogeografía Analítica y Sintética (Panbiogeografía) de las Américas*. Bibl. Acad. Ci. Fis. Mat. y Nat. Vol. XV Caracas, Venezuela.
- DeVries, P. J.** 1987. *The butterflies of Costa Rica and their natural history*. Princeton University Press. New Jersey.
- Dirzo, R.** 1992. Diversidad florística y estado de conservación de las selvas tropicales de México, pp. 283-290. En: Sarukhán, J. y R. Dirzo (comps.), *México ante los retos de la biodiversidad*, Conabio, México, D.F.
- Emmons, L. H. y F. Feer.** 1990. *Neotropical rainforest mammals: A field guide*. The University of Chicago Press. E. U. A.
- Engelhoff, H.** 1995. Historical biogeography of the Holarctic: Area relationships, ancestral areas, and dispersal of non-marine animals. *Cladistics*, 11 (3): 223-263.
- Escalante, P., A. Navarro y A. Townsend.** 1998. Un análisis geográfico, ecológico e histórico de la diversidad de aves terrestres de México, pp. 279-304. En: Ramamoorthy, T., R. Bye, A. Lot y J. Fa (eds.), *Diversidad biológica de México: Orígenes y distribución*, Instituto de Biología, UNAM, México, D.F.
- Espinosa, D. y J. Llorente.** 1993. *Fundamentos de biogeografías filogenéticas*. UNAM-CONABIO, México, D.F.
- Fa, J. E. y L. M. Morales.** 1998. Patrones de diversidad de mamíferos de México, pp. 315-352. En: Ramamoorthy, T., R. Bye, A. Lot y J. Fa (eds.), *Diversidad biológica de México: Orígenes y distribución*, Instituto de Biología, UNAM, México, D.F.
- Flores-Villela, O.** 1993. Herpetofauna Mexicana. *Spec. Pub. Carnegie Mus. Nat. Hist.*, 17: 1-73.

- Flores-Villela, O. y A. G. Navarro.** 1993. Un análisis de los vertebrados terrestres endémicos de Mesoamérica en México. *Rev. Soc. Mex. Hist. Nat. Vol. Esp.*, (44): 387-395.
- Fortino, A. D. y J. J. Morrone.** 1997. Signos gráficos para la representación de análisis panbiogeográficos. *Biogeographica*, 73(2): 49-56.
- Franco-Rosselli, P. y C.C. Berg.** 1997. Distributional patterns of *Cecropia* (Cecropiaceae): A panbiogeographic analysis. *Caldasia*, 19(1-2): 285-296.
- Hall, E. R.** 1981. *The Mammals of North America*. Wiley and Sons, New York.
- Henderson, I. M.** 1989. Quantitative panbiogeography: An investigation into concepts and methods. *New Zealand J. Zool.*, 16(4): 495-510.
- Howard, R. y A. Moore.** 1998. *A complete checklist of the birds of the world*. Academic Press, Londres.
- Howell, S. y S. Webb.** 1995. *A guide to the birds of Mexico and northern Central America*. Oxford University Press.
- Llorente, J.** 1996. Biogeografía de artrópodos de México: ¿Hacia un nuevo enfoque?, pp. 41-56. En: Llorente, J., A. N. García y E. González (eds.), *Biodiversidad, taxonomía y biogeografía de artrópodos de México: Hacia una síntesis de su conocimiento*, UNAM, México D.F.
- Llorente, J., L. Oñate-Ocaña, A. Luis-Martínez e I. Vargas-Fernández.** 1997. *Papilionidae y Pieridae de México: Distribución geográfica e ilustración*. CONABIO-UNAM, México, D.F.
- Mabberley, D. J.** 1997. *The plant-book. A portable dictionary of the vascular plants*. Cambridge University Press, Cambridge.
- Martin, P. S. y B. E. Harrell.** 1957. The pleistocene history of temperate biotas in Mexico and eastern United States. *Ecology*, 38 (3): 468-480.
- Morrone, J. J.** 1996a. Austral biogeography and relict weevil taxa (Coleoptera: Nemonychidae, Belidae, Brentidae, and Caridae). *J. Comp. Biol.*, 1(3/4): 123-127.
- Morrone, J. J.** 1996b. The biogeographical Andean subregion: A proposal exemplified by Arthropod taxa (Arachnida, Crustacea, and Hexapoda). *Neotropica*, 42 (107-108): 103-114.
- Morrone, J. J. y J. V. Crisci.** 1990. Panbiogeografía: Fundamentos y métodos. *Evol. Biol.*, 4: 119-140.
- Morrone, J. J. y J. V. Crisci.** 1992. Aplicación de métodos filogenéticos y panbiogeográficos en la conservación de la diversidad biológica. *Evol. Biol.*, 6: 53-66.
- Morrone, J. J. y E. C. Lopretto.** 1994. Distributional patterns of freshwater Decapoda (Crustacea: Malacostraca) in southern South America: A panbiogeographic approach. *J. Biogeogr.*, 21 (1): 97-109.
- Morrone, J. J., D. Espinosa y J. Llorente.** 1996. *Manual de biogeografía histórica*. UNAM, México, D. F.
- Morrone, J. J. y A. Ruggiero.** 2001. Cómo planear un análisis biogeográfico. *Dugesiana*, 7(2): 1-8.
- Nee, M.** 1988. Proteaceae. INIREB. *Flora de Veracruz*, 56: 1-8.
- Nelson, G.** 1973. Comments on Leon Croizat's biogeography. *Syst. Zool.*, 22: 312-320.
- Nelson, G.** 1978. From Candolle to Croizat: Comments on the history of biogeography. *J. Hist. Biol.* 11: 293-329.
- Ortega, F., R. Sedlock y R. C. Speed.** 1994. Phanerozoic tectonic evolution of Mexico, pp. 265-306. En: Speed, R. C. (ed.), *Phanerozoic evolution of North American continent-ocean transitions*, Geological Society of America, Boulder.
- Otte, D.** 1981. *The North American grasshoppers. Acrididae: Gomphocerinae and Acridinae*. Harvard University Press. E. U. A.
- Pacheco, L. y R. Riba.** 1991. *Hymenophyllaceae*. Instituto de Ecología A. C. y University of California, Flora de Veracruz, Fascículo 63, México.
- Palacios-Ríos, M.** 1992. *Dicksoniaceae, Equisetaceae, Gleicheniaceae, Lindsaeaceae, Parkeriaceae, Plagiogyriaceae y Vittariaceae*. Instituto de Ecología A. C. y University of California. Flora de Veracruz, Fascículo 69, México.
- Peterson, R.T. y E. L. Chalif.** 1994. *Aves de México. Guía de campo*. Ed. Diana. México, D.F.
- Riba, R.** 1998. Pteridofitas mexicanas: distribución y endemismo, pp 369-384. En: Ramamoorthy, T., R. Bye, A. Lot y J. Fa (eds.), *Diversidad biológica de México: Orígenes y distribución*, Instituto de Biología, UNAM, México, D.F.
- Rico-Gray, V., M. Palacios-Ríos y L. B. Thien.** 1995. *Winteraceae*. Instituto de Ecología A. C. y University of California, Flora de Veracruz, Fascículo 88, México.
- Rosen, D. E.** 1978. Vicariant patterns and historical explanation in biogeography. *Syst. Zool.*, 27 (2): 159-188.
- Rzedowski, J.** 1978. *Vegetación de México*. Ed. Limusa, México, D.F.
- Rzedowski, J.** 1991. Diversidad y orígenes de la flora fanerogámica de México. *Acta Bot. Mex.*, 14: 3-21.
- Rzedowski, J.** 1996. Análisis preliminar de la flora vascular de los bosques mesófilos de montaña de México. *Acta Bot. Mex.*, 35: 25-44.
- Savage, J.** 1982. The enigma of the Central American herpetofauna: Dispersal or vicariance? *Ann. Missouri Bot. Gard.*, 69 (3): 464-547.
- Sclater, P. L.** 1858. On the general geographical distribution of the members of the Class Aves. *Proc. Linn. Soc. London (Zool.)*, 2: 130-145.
- Scott, J. A.** 1986. *The butterflies of North America. A natural history and field guide*. Stanford University Press, Stanford.
- Snyder, N. y H. Snyder.** 1991. *Birds of prey. Natural history and conservation of North American Raptors*. Voyageur Press.
- Tangney, R. S.** 1989. Moss biogeography in the Tasman Sea region. *New Zealand J. Zool.*, 16 (4): 665-678.
- Toledo, V. M. y M. Ordoñez.** 1998. El panorama de la biodiversidad en México: Una revisión de los hábitats terrestres, pp 739-757. En: Ramamoorthy, T., R. Bye, A. Lot y J. Fa (eds.), *Diversidad biológica de México: Orígenes y distribución*, Instituto de Biología, UNAM, México, D.F.
- Villa, J., L. D. Wilson y J. D. Johnson.** 1988. *Middle American Herpetology. A bibliographic checklist*. University of Missouri Press, Columbia.

LA DISTRIBUCIÓN DE LOS MAMÍFEROS MARINOS DE MÉXICO: UN ENFOQUE PANBIOGEOGRÁFICO

Rogelio Aguilar-Aguilar y Raúl Contreras Medina

Los mamíferos son uno de los grupos de animales más exitosos evolutivamente hablando, razón por la cual en la actualidad se encuentran ampliamente distribuidos y ocupan prácticamente la totalidad de los biomas de la Tierra. El medio acuático no ha sido una excepción y actualmente se pueden encontrar múltiples especies que de una u otra manera se han adaptado al mismo.

Entre los diversos grupos que han colonizado ambientes acuáticos se encuentra el de los mamíferos marinos (Fig. 1), que típicamente integran las especies de tres órdenes: Cetacea, completamente adaptado al ambiente marino y en el que se incluyen las ballenas y los delfines; Sirenia, donde se ubican los manatíes y dugongos, bien adaptados a medios costeros y aguas someras; y Carnivora, dividido en dos subórdenes: Pinnipedia, donde se encuentran las focas y lobos marinos, bien adaptados a la vida marina aunque con necesidad de regresar a las costas para descansar o dar a luz a sus crías, y Fissipedia, que incluye tres especies medianamente adaptadas al medio marino como el oso polar y las nutrias marinas. Cabe señalar que autores como Orr y Helm (1989) consideran a Pinnipedia como un orden independiente, razón por la que para estos autores existen cuatro órdenes de mamíferos con especies marinas.

Debido en gran parte a la extensión de sus litorales y su posición geográfica, México posee gran riqueza de mamíferos marinos, pertenecientes a los cuatro grupos taxonómicos antes indicados. De acuerdo con las listas elaboradas por Auriolles (1993) y Salinas y Ladrón de Guevara (1993), se pueden contar 45 especies de mamíferos marinos, incluyendo a la recientemente extinta foca monje del Caribe, *Monachus tropicalis*. Además, en su lista, Auriolles (1993) menciona cinco especies más que por su distribución son de ocurrencia probable en aguas nacionales. Posteriormente a la publicación de las listas mencionadas, se le da la categoría de especie al delfín *Delphinus capensis* (Heyning y Perrin, 1994), cuya distribución abarca aguas mexicanas, dando hasta la fecha un registro de 46 especies de mamíferos marinos mexicanos (ver Apéndice 1). En todo el mar territorial mexicano se pueden encontrar mamíferos marinos, aunque existen zonas de mayor diversidad, como el Golfo de California y las costas occidentales de la península de Baja California. Para una revisión más amplia sobre la diversidad y riqueza de los mamíferos marinos mexicanos ver Salinas y Ladrón de Guevara (1993) y Auriolles (1993).

A pesar de que los mamíferos marinos se consideran como uno de los grupos marinos con mayor capacidad de movimiento y que el ambiente marino aparenta ser un hábitat continuo, existen factores limitantes como las masas terrestres y la productividad de las aguas, que impiden una distribución amplia para algunos de ellos. Esto promueve que existan patrones de distribución como los que se presentan en los organismos terrestres: distribuciones cosmopolitas, disyuntas y restringidas, sobre todo si consideramos niveles taxonómicos inferiores, como género o especie. Entre las especies del presente estudio, por ejemplo, la vaquita *Phocoena sinus* está restringida al Golfo de California y representa la única especie endémica del país, mientras que el lobo marino *Zalophus californianus* exhibe una distribución disyunta, teniendo poblaciones en la costa del Pacífico nororiental hasta México central, en las Islas Galápagos y una población considerada actualmente extinta en las

costas del Pacífico occidental (Japón y Corea) (Jefferson *et al.*, 1993). Muchas de las especies cosmopolitas están bien representadas en la fauna de los mamíferos marinos de México, entre los que se puede mencionar a la ballena jorobada *Megaptera novaengliae*, que se encuentra en todos los mares del mundo (Jefferson *et al.*, 1993).

Debido a que la investigación sobre los mamíferos de México se ha dirigido principalmente a estudios sobre taxonomía y sistemática, pocos trabajos se han publicado en relación con otros aspectos de su biología (Ramírez-Pulido y Müdespacher, 1987). En cuanto a la biogeografía y al empleo de metodologías contemporáneas, como la panbiogeografía y la biogeografía cladística, la información es aún más escasa. Si además se considera que los trabajos efectuados con organismos marinos en los que se aplican metodologías contemporáneas casi siempre son escasos, se hace evidente la falta de información que permita hacer generalizaciones acerca de los patrones de distribución de la biota mexicana. En el presente trabajo se estudia la distribución geográfica de los taxones de mamíferos marinos representados en México, utilizando un enfoque panbiogeográfico, con la finalidad de identificar patrones de distribución y observar la relación que guardan las costas y aguas de México con las de otras partes del mundo.

El método panbiogeográfico

La panbiogeografía es uno de los métodos básicos de la biogeografía histórica (Morrone y Crisci, 1995), que se enfoca al análisis espacio-temporal de los patrones de distribución de los organismos (Craw, 1988) y considera que existe una estrecha correlación entre la historia de la biota y la de la Tierra (Espinosa y Llorente, 1993). Como expresara el creador de este método, el botánico italiano León Croizat, "Tierra y biota evolucionan juntas" (Croizat, 1958). El método panbiogeográfico de modo gradual cambió las concepciones dominantes en biogeografía, pues a pesar de que tradicionalmente las principales regiones biogeo-

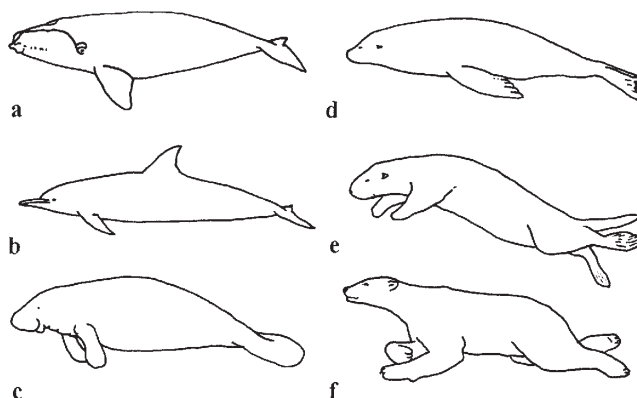


Fig. 1. Ejemplos de los principales grupos de mamíferos marinos: a, ballena; b, delfín; c, manatí; d, foca; e, nutria marina; f, oso polar.

gráficas se situaron en las masas continentales, las relaciones entre áreas establecidas con los resultados de la panbiogeografía desvirtúan a los continentes como agrupaciones biológicas infraccionables, resultando como agrupaciones biogeográficas primarias las cuencas oceánicas (Reynoso, 1994).

La panbiogeografía se sustenta en varios conceptos básicos (Crisci y Morrone, 1992; Morrone y Crisci, 1995; Craw *et al.*, 1999) de los cuales aquí se hace énfasis en tres: trazo individual, trazo generalizado y nodo. El trazo individual representa las coordenadas en el espacio del taxón bajo estudio, es decir, el sector del espacio en el cual tiene lugar su evolución (Croizat, 1958; Henderson, 1989; Crisci y Morrone, 1992). En la práctica consiste en una línea dibujada sobre un mapa que conecta las localidades o las áreas de ocupación del taxón que nos interesa, considerando la distancia mínima entre ellas para unir las (Croizat, 1964; Craw, 1989; Crisci y Morrone, 1992; Espinosa y Llorente, 1993). Las categorías taxonómicas de los taxones con los que se puede trabajar son la especie, los grupos de especies o bien categorías supraespecíficas, como género y familia (Craw, 1983, 1988). En la figura 2a se muestran las localidades de distribución de la nutria marina *Enhydra lutris*, que habita en el Pacífico Norte; las localidades se unen y se obtiene el trazo individual (Fig. 2b).

Un trazo generalizado se reconoce cuando dos o más trazos individuales son compatibles o congruentes (Craw, 1989). Cuando un trazo generalizado es obtenido como resultado de un análisis, se lista y se le asigna un nombre, indicándose las áreas que involucra, así como los taxones que contribuyeron en su construcción.

El área biogeográfica donde dos o más trazos generalizados distintos se intersectan se denomina nodo y se considera como una zona compleja y compuesta en el sentido geológico y biológico (Craw, 1982; Espinosa y Llorente, 1993), e implica una conjunción de historias biogeográficas y ecológicas distintas (Craw *et al.*, 1999). Esto significa que los nodos presentan una historia geológica complicada y repre-

sentan la zona de contacto o convergencia de dos o más placas tectónicas, lo cual a su vez las hace poseer componentes bióticos de distintas afinidades.

Existen varias formas de realizar un estudio aplicando una metodología panbiogeográfica. La más cercana a la propuesta original de Croizat (1958) se basa en un análisis considerando un área particular (como un país o una región geográfica) e incluyendo diversos grupos biológicos con distintas capacidades de dispersión. Una variante, que es más cercana al propósito del presente estudio, consiste en el análisis elaborado para un área determinada, utilizando un grupo particular de organismos (e. g., Tangney, 1989). Otra posibilidad es estudiar un grupo en particular, considerando todas sus áreas de distribución (e. g., Morrone, 1996). Dentro de la literatura panbiogeográfica existen diferentes formas de representar los trazos y nodos en los mapas (e. g., Croizat, 1958; Tangney, 1989; Franco-Rosselli y Berg, 1997). Sin embargo, existe una propuesta que intenta unificar la manera de realizar dicha representación de conceptos panbiogeográficos (Fortino y Morrone, 1997), la cual se aplica en este análisis y consiste en dibujar los trazos individuales con una línea que sea el doble de la utilizada para delinear los mapas; por otro lado, los trazos generalizados deben dibujarse con una línea que sea el doble de la utilizada para representar los trazos individuales; finalmente, los nodos se representan con una 'x' encerrada en un círculo.

Al inicio de un análisis panbiogeográfico se obtiene información sobre la distribución de los taxones que interesan, con la finalidad de construir sus trazos individuales; dicha información puede provenir de muy diversas fuentes, como la búsqueda de información en la bibliografía, el uso de colecciones científicas, el trabajo de campo (Morrone y Ruggiero, 2001) y como ocurre en el caso de los mamíferos marinos, el registro de las especies por avistamientos o varamientos (e. g., Delgado-Estrella *et al.*, 1994).

Para la elaboración de este trabajo se consultó la información sobre la distribución de los mamíferos marinos que habitan en costas y aguas mexicanas en los trabajos de Aurióles (1993), Jefferson *et al.* (1993) y Salinas y Ladrón de Guevara (1993), además de revisar los ejemplares depositados en la Colección Mastozoológica del Instituto de Biología, UNAM. Para los casos de algunas especies registradas fuera de su zona de distribución típica o con nuevos registros de localidad, se consultó la referencia original (Rodríguez-Jaramillo y Gendron, 1996 para *Enhydra lutris*; Aurióles *et al.*, 1993 para *Arctocephalus townsendi*, *Mirounga angustirostris* y *Phoca vitulina*). La información para ciertos taxones presentes en México incluye especies que actualmente se consideran extintas, pero que hasta fechas recientes se podían considerar como parte de nuestra fauna, como el caso de la foca monje del Caribe, *Monachus tropicalis*, declarada extinta para nuestro país en 1985 (Villa-Ramírez *et al.*, 1985).

Trazos de los mamíferos marinos de México

Para realizar un análisis panbiogeográfico adecuado de la distribución de las especies de mamíferos marinos mexicanos, se excluyeron aquellas cuya distribución es cosmopolita (ver Apéndice 1), pues no contribuyen a la construcción de trazos generalizados (Franco-Rosselli y Berg, 1997). También se excluyeron las especies con distribución restringida que, al considerar el género, tampoco contribuye a la formación de trazos generalizados, como *Phocoena sinus* (endémica de la parte norte del Golfo de California) y *Monachus tropicalis* (costas del Golfo de México y Mar Caribe). Otras especies para las cuales se construyeron trazos individuales, pero que no contribuyeron a la formación de patrones fueron *Eubalaena glacialis*, *Phoca vitulina* y *Zalophus californianus*.

El análisis se realizó con los trazos individuales de los taxones restantes (Figs. 2-14) y, a partir de éstos, se pudieron construir tres trazos generalizados (Fig. 15). Dos trazos se localizan en el Océano Pacífico y uno en el Océano Atlántico. Los trazos del Pacífico se conectan

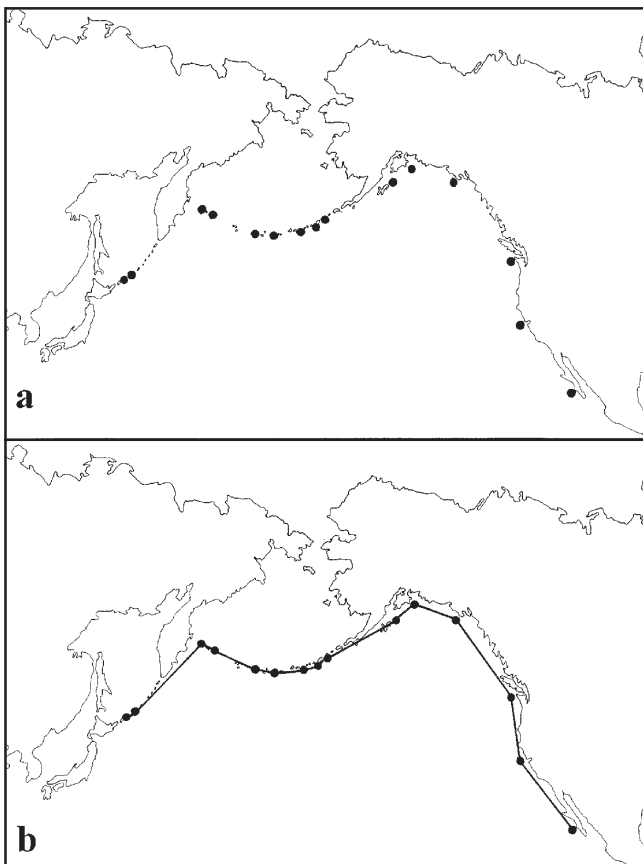
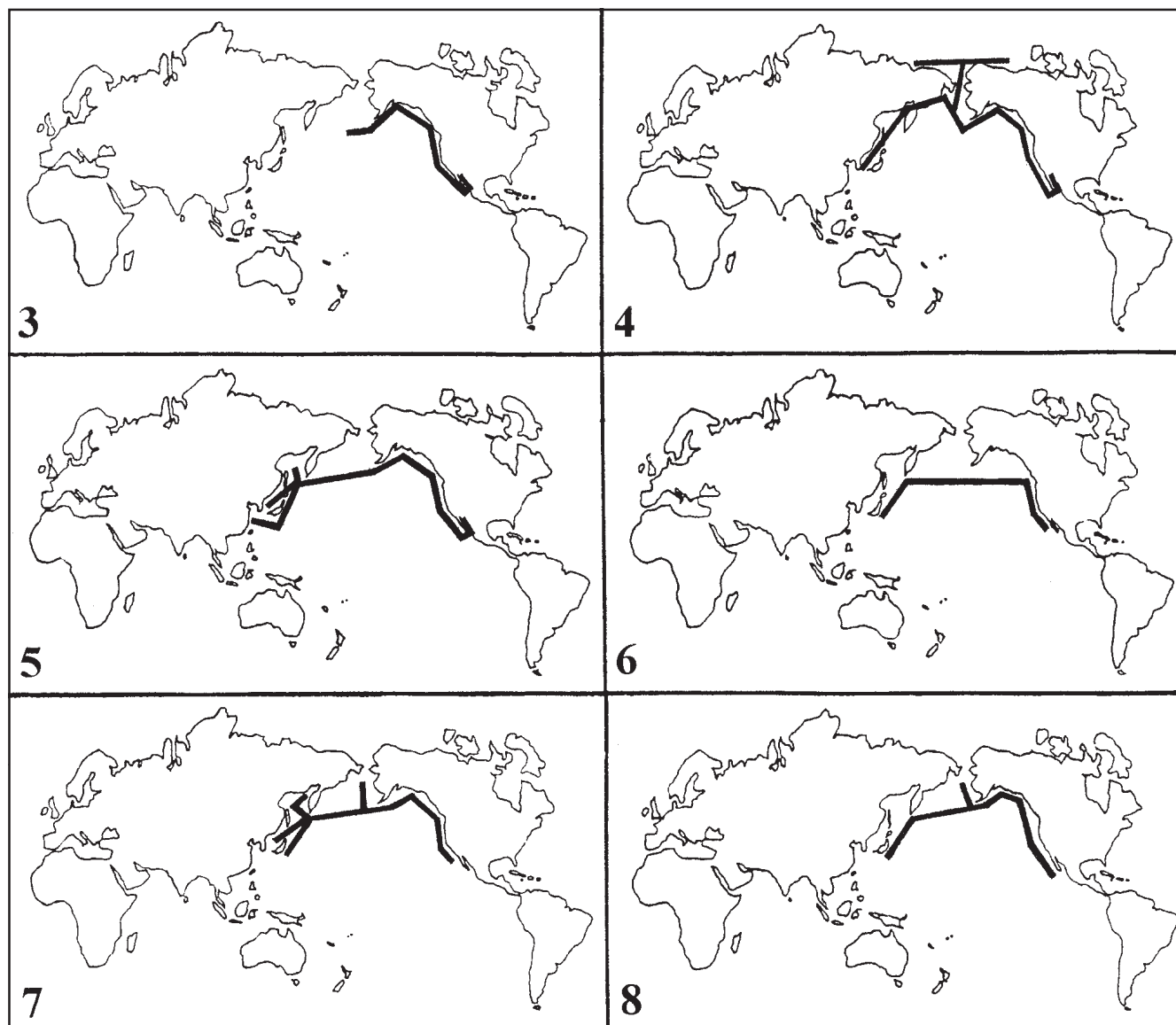


Fig. 2. Distribución actual de la nutria marina (a) y su trazo individual (b).



Figs. 3-8. Trazos individuales de mamíferos marinos. 3, *Mirounga angustirostris*; 4, *Eschrichtius robustus*; 5, *Lagenorhynchus obliquidens*; 6, *Lissodelphis borealis*; 7, *Phocoenoides dalli*; 8, *Berardius bairdii*.

y el del Atlántico está aislado. La convergencia de los trazos generalizados del Océano Pacífico sugiere el reconocimiento de un nodo localizado en el Golfo de California (Fig. 15). Los trazos generalizados sugeridos, los taxones que apoyan su construcción y las áreas involucradas en los trazos son los que se describen a continuación.

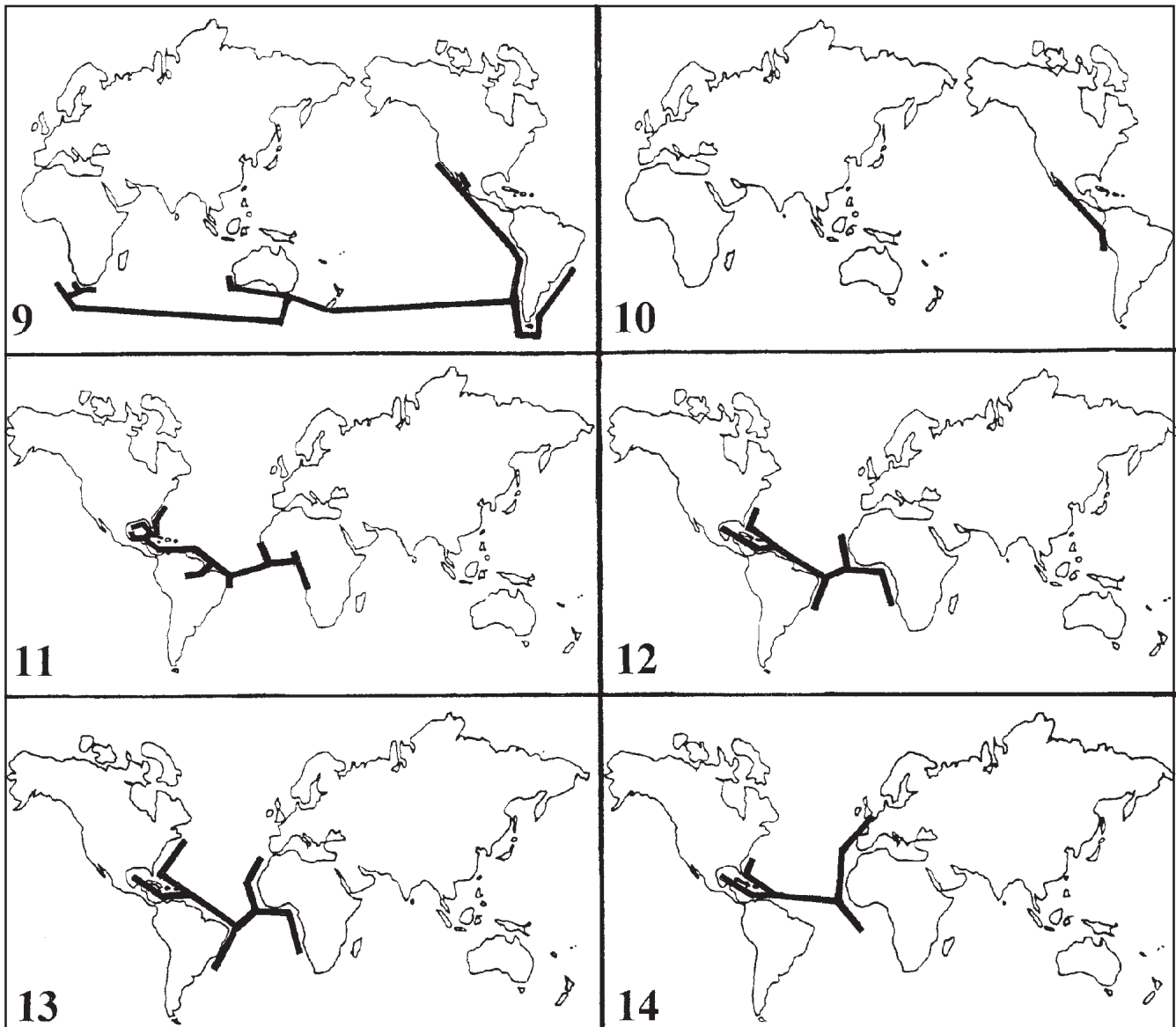
Trazo generalizado del Pacífico Boreal (Fig. 15a). Localizado en la parte norte del Océano Pacífico, abarca desde las costas orientales de Asia, particularmente de China, Japón y la Península de Kamchatka, incluyendo una parte del Mar de Bering, hasta las del oeste de América del Norte, donde se incluyen Alaska, Canadá, Estados Unidos y parte de México. Construido a partir de los trazos individuales de siete especies: *Enhydra lutris*, *Mirounga angustirostris*, *Eschrichtius robustus*, *Lagenorhynchus obliquidens*, *Lissodelphis borealis*, *Phocoenoides dalli* y *Berardius bairdii* (Figs. 2-8).

Trazo generalizado del Pacífico Americano (Fig. 15b). Localizado en la parte centro y sur oriental del Pacífico, incluyendo las aguas ubicadas entre las Islas Galápagos y las costas de Perú, continuándose hasta el Golfo de California. Este trazo se forma a partir

de los trazos individuales del género *Arctocephalus* y de *Mesoplodon peruvianus* (Figs. 9 y 10).

Trazo generalizado del Atlántico (Fig. 15c). Se encuentra situado en la parte central del Atlántico, abarcando desde las costas de Guinea ecuatorial y Cabo Verde, a las del nordeste brasileño, dirigiéndose un poco al sur y hacia el norte por el Caribe y el Golfo de México, incluyendo parte del este de América del Norte. El trazo se construye con base en los trazos individuales del género *Trichechus* y de las especies *Stenella clymene*, *S. frontalis* y *Mesoplodon europaeus* (Figs. 11-14).

El número de taxones que apoyan a cada uno de los trazos generalizados es variable, desde dos en el trazo del Pacífico Americano hasta siete para el del Pacífico Boreal. Los géneros y especies que contribuyeron a la construcción de los trazos generalizados pertenecen a diferentes familias de mamíferos marinos (ver Apéndice 1). En el caso de los dos trazos generalizados del Océano Pacífico, cada uno de los taxones, ya sea género o especie, pertenecen a una familia diferente, con seis familias representadas para el trazo del Pacífico Boreal y dos para el del Pacífico Americano, mientras que para el trazo generalizado del Atlántico



Figs. 9-14. Trazos individuales de mamíferos marinos. 9, *Arctocephalus*; 10, *Mesoplodon peruvianus*; 11, *Trichechus*; 12, *Stenella clymene*; 13, *Stenella frontalis*; 14, *Mesoplodon europaeus*.

co ocurre una situación similar, a excepción del género *Stenella* que participa con dos especies en la construcción de dicho trazo, con lo que son tres las familias representadas.

Comparación con la distribución de otros organismos

El trazo generalizado del Pacífico Boreal (Fig. 15a) es congruente con otras distribuciones de organismos marinos, a saber *Diaulota* (Coleoptera: Staphylinidae), escarabajo de hábito costero que habita desde el este de Asia a el oeste de Norteamérica (Ahn, 1996); *Sagitta euneritica*, un quetognato que habita desde el oeste de Estados Unidos hasta Baja California (Alvaríño, 1969); y *Macrocystis*, una macroalga (Rodríguez-Jaramillo y Gendron, 1996). También hay congruencia con la distribución de organismos terrestres, como algunos géneros de plantas con flores y gimnospermas. Por otra parte, existen varias especies de mamíferos marinos que a pesar de no habitar en aguas o costas mexicanas, presentan una distribución que es congruente con el trazo del Pacífico Boreal, como *Eumetopias jubatus*, *Callorhinus ursinus*, *Mesoplodon carlhubbsi* y *M. stejnegeri*. Estas tres últimas especies tal vez

podrían integrarse al trazo generalizado obtenido en este estudio, pues aunque su presencia aún no se ha documentado en México, de acuerdo con Orr y Helm (1989), a finales de la época de reproducción, las hembras adultas de *C. ursinus* migran al sur pudiendo incluir a Baja California, mientras que Aurióles (1993) refiere a *M. carlhubbsi* y a *M. stejnegeri* como especies que tienen probabilidades de ocurrir en México y formar parte de su mastofauna.

A pesar de que el trazo generalizado del Pacífico Americano (Fig. 15b) solamente está apoyado por dos taxones, existen otros organismos cuya distribución es congruente con el trazo propuesto: cinco especies de invertebrados, *Sagitta bierii* (quetognato que se encuentra desde California a Perú), *Phyalopsis diegensis* (medusa que habita desde California hasta el Ecuador) (Alvaríño, 1969), *Pinctada mazatlanica* (bivalvo que se encuentra desde Perú hasta el Golfo de California), *Pharia pyramidata* y *Phataria unifascialis* (estrellas de mar que habitan desde Perú al Golfo de California) y varias especies de peces, *Adioyryx suborbitalis*, *Holacanthus passer*, *Lutjanus viridis*, *Myripristis leiognathus*, *Scorpaena mystes* (taxones que se distribuyen del Golfo de California a Ecuador) y *Codium picturatum* (alga que ha sido recolectada en las islas Galápagos, Colombia, Panamá y México) (Pedroche y Silva, 1996).

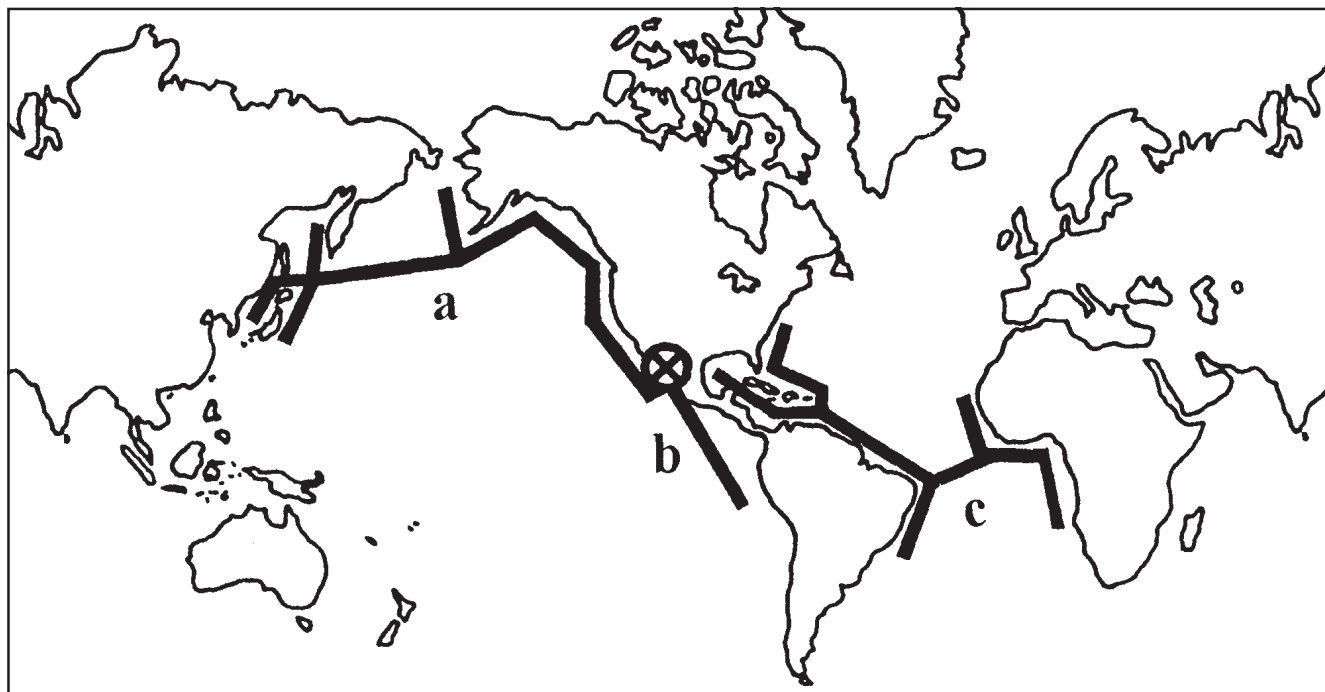


Fig. 15. Diagrama de los trazos generalizados y del nodo sugeridos a partir del análisis de la distribución de los mamíferos marinos de México. a, Trazo generalizado del Pacífico Boreal; b, trazo generalizado del Pacífico Americano; c, trazo generalizado del Atlántico.

El trazo generalizado del Atlántico (Fig. 15c) es congruente con la propuesta clásica de Wegener (1915) del modelo de Gondwana, donde África y América del Sur se encontraban unidas, formando un área ancestral que por efecto de la deriva continental tuvo un evento vicariante, lo cual es más evidente para la distribución del género *Trichechus*. Por otra parte, el trazo generalizado del Atlántico es similar al encontrado por Croizat (1958) para organismos terrestres y que denominó trazo Transoceánico del Atlántico, con la diferencia de que en el presente trabajo no se incluye a Europa. Algunos ejemplos de organismos terrestres son *Erismadelphus* y *Pitcairnia*, ambos géneros de angiospermas (Craw *et al.*, 1999), y el escorpión *Ananteris* (Lourenço, 1997). Otro trabajo con el que concuerda en cierta medida el trazo obtenido en este estudio es el de Briggs (1970), que reconoce una única gran región zoogeográfica templada, localizada desde las costas europeas y del norte de África hasta las de América del Norte occidental, incluyendo al Golfo de México, pues la entrada a éste, situada por el autor en la península de Florida, no constituye a su criterio una barrera zoogeográfica significativa. Asimismo, cabe resaltar que los tres trazos generalizados se superponen con áreas de endemismo de esponjas (Soest y Hajdu, 1997).

Si bien es cierto que la mayoría de las especies de mamíferos marinos que habitan en aguas o costas mexicanas presentan una amplia distribución, los taxones con los que se llevó a cabo el presente análisis sugieren ciertos patrones de distribución, y si el postulado de "Tierra y biota evolucionan juntas" es cierto, dichos patrones deberían de existir para otros organismos marinos. Otros estudios en biogeografía del medio marino de México podrían incluir a diferentes organismos, tales como moluscos, crustáceos, anélidos, peces y algas, para confirmar o refutar los patrones aquí propuestos.

El Golfo de California como un posible nodo

La convergencia de los dos trazos generalizados del Pacífico permite sugerir un nodo localizado en el Golfo de California y aguas aledañas. Heads (1989) propuso que los nodos pueden tener una o más de las siguientes características: (1) presencia de organismos endémicos, (2) ausencia de organismos que se encuentran ampliamente distribuidos

en otras zonas, (3) diversas afinidades geográficas y filogenéticas, y (4) representan límites geográficos y filogenéticos de taxones. Estas características se cumplen en cierta medida para el Golfo de California.

El Golfo de California como un posible nodo es congruente con la definición de Craw (1989), que consiste en "un área de endemismo donde dos o más trazos generalizados se superponen". Un área de endemismo se reconoce por la superposición entre las áreas de distribución de diferentes organismos (Espinosa y Llorente, 1993). El Golfo de California se puede considerar como un área de endemismo, debido a que existen varias especies que habitan en esta región y cuyas distribuciones se superponen; por ejemplo, Espinosa *et al.* (1998) señalaron que las aguas del Golfo de California presentan un 20% de especies de peces endémicos, algunos de los cuales tienen una distribución que coincide entre sí y además con la de la vaquita *Phocoena sinus* en dicha zona geográfica.

Los nodos implican interrelación biogeográfica (Espinosa y Llorente, 1993), y en el Golfo de California se repite el patrón que se ha observado para organismos terrestres, que consiste en la relación que guarda la fauna y la flora de México con las biotas de las regiones norte y sur del continente americano (Contreras-Medina y Elosa-León, en este volumen). Por otra parte, el reconocimiento de los nodos es un elemento primario para detectar áreas complejas, que se pueden reconocer aplicando una metodología panbiogeográfica (Craw, 1982, 1983; Espinosa y Llorente, 1993).

En el caso del punto 4 de Heads (1989) es importante considerar que en la formación de este posible nodo, la mayor contribución en cuanto a número de especies la hacen las del norte, que frecuentemente ingresan al Golfo de California y que en general tienen su límite de distribución sur en estas aguas, en tanto que los taxones típicamente sureños difícilmente entran a esta zona. Esto concuerda con lo señalado por Briggs (1970), en términos de que en aguas cercanas a la entrada del golfo se presentan condiciones similares a la parte norte del Pacífico y que la entrada del Golfo de California para muchas especies representa una barrera altamente efectiva, al tiempo que señala que esta región (el Pacífico norte), junto con la ubicada en el Atlántico Norte, se caracterizan por un alto nivel de endemismos, evidencia importante para reconocer y definir un nodo.

Desde el punto de vista geológico, el Golfo de California presenta una difícil interpretación de su historia, debido a la relación que guarda con la península de Baja California, la cual a su vez presenta gran complejidad en su historia geológica (Ferrusquía-Villafranca, 1998). Por otra parte, la península de Baja California, en sentido geológico no pertenece a América del Norte, sino que forma parte de la placa del Pacífico, donde la falla de San Andrés marca el límite entre dicha placa y la Norteamericana (Gribbin, 1986). Ello apoya la visión panbiogeográfica sobre los nodos, como zonas de convergencia tectónica y que además presentan una complicada historia geológica (Espinosa y Llorente, 1993).

Se considera que los nodos representarían centros de diversidad o 'hotspots' (Grehan, 1993; Franco-Rosselli y Berg, 1997), lo cual se cumple para el caso del Golfo de California al ser una de las áreas marinas y costeras con mayor diversidad de mamíferos marinos en México. En sus aguas habita la mayoría de las especies del Pacífico tropical, además de que presenta la única especie endémica de la zona, *Phocoena sinus* (Delgado-Estrella et al., 1994). Asimismo, cuenta con el mayor porcentaje de endemismos para peces en los mares de México (Espinosa et al., 1998) y es una de las dos áreas florísticas del Pacífico que, de acuerdo con Pedroche y Silva (1996), posee un alto grado de endemismo de algas.

Debido a que los estudios sobre la distribución geográfica para los mamíferos son fundamentales (Ramírez-Pulido y Müdespacher, 1987), el reconocimiento del Golfo de California como un área donde existen condiciones que sostienen gran diversidad, incluyendo organismos endémicos, representa un avance en el estudio de la biogeografía del ambiente marino de México, ya que en su etapa inicial la biogeografía histórica debe descubrir las áreas de endemismo (Espinosa y Llorente, 1993). Por otro lado, es importante reconocer al Golfo de California como un posible nodo, debido a que representa la base para futuros análisis en biogeografía contemporánea, como sería el enfoque cladístico.

Agradecimientos

Deseamos manifestar nuestro agradecimiento a los editores por sus sugerencias para mejorar el manuscrito. Asimismo, agradecemos a Bernardo Villa Ramírez, Alfredo Bueno Hernández, R. Griselda Moreno Navarrete, Adriana Ruiz Remigio y Hector Eliosa León la revisión crítica y comentarios sobre el manuscrito.

Referencias

- Ahn, K.-J.** 1996. A review of *Diaulota* Casey (Coleoptera: Staphylinidae: Aleocharinae), with description of a new species and known larvae. *Coleopt. Bull.*, 50(3): 270-290.
- Alvaríno, A.** 1969. Zoogeografía del Mar de Cortés: Quetognatos, sifonóforos y medusas. *An. Inst. Biol., UNAM, Ser. Cienc. Mar y Limnol.*, 40(1): 11-53.
- Auriales, G. D.** 1993. Biodiversidad y estado actual de los mamíferos marinos de México. *Rev. Soc. Mex. Hist. Nat., Vol. Esp.*, 44: 397-412.
- Auriales, G. D., B. J. Le Boeuf y L. T. Findley.** 1993. Registros de pinnípedos poco comunes para el Golfo de California. *Rev. Inv. Cient. UABCS*, (Num. Esp. Somemma 1): 13-19.
- Briggs, J. C.** 1970. A faunal history of the north Atlantic Ocean. *Syst. Zool.*, 19(1): 19-34.
- Contreras-Medina, R. y H. Eliosa-León.** 2001. Una visión panbiogeográfica preliminar de México. En este volumen.
- Craw, R. C.** 1982. Phylogenetics, areas, geology and the biogeography of Croizat: A radical view. *Syst. Zool.*, 31(3): 304-316.
- Craw, R. C.** 1983. Panbiogeography and vicariance cladistics: Are they truly different? *Syst. Zool.*, 32(4): 431-438.
- Craw, R. C.** 1988. Panbiogeography: Methods and synthesis in biogeography, pp. 405-435 in Myers, A. A. y P. S. Giller (eds.), *Analytical Biogeography*, Chapman and Hall, Londres.
- Craw, R. C.** 1989. New Zealand biogeography: A panbiogeographic approach. *New Zealand J. Zool.*, 16(4): 527-547.
- Craw, R. C., J. R. Grehan y M. J. Heads.** 1999. *Panbiogeography: Tracking the history of life*. Oxford University Press, Nueva York. 229 p.
- Crisci, J. V. y J. J. Morrone.** 1992. Panbiogeografía y biogeografía cladística: paradigmas actuales de la biogeografía histórica. *Ciencias* (Número Especial), 6: 87-97.
- Croizat, L.** 1958. *Panbiogeography*. Publicado por el autor, Caracas.
- Croizat, L.** 1964. *Space, time, and form: The biological synthesis*. Publicado por el autor, Caracas.
- Delgado-Estrella, A., J. G. Ortega-Ortiz y A. Sánchez-Ríos.** 1994. Varamientos de mamíferos marinos durante primavera y otoño y su relación con la actividad humana en el norte del Golfo de California. *An. Inst. Biol. UNAM, Ser. Zool.*, 65(2): 287-295.
- Espinosa, D. y J. Llorente.** 1993. *Fundamentos de biogeografías filogenéticas*. UNAM-CONABIO, México, D. F. 133 p.
- Espinosa, H., P. Fuentes, M. T. Gaspar y V. Arenas.** 1998. Notas acerca de la ictiofauna mexicana, pp. 227-249 in: Ramamoorthy, T. P., R. Bye, A. Lot y J. Fa (eds.), *Diversidad Biológica de México*, Instituto de Biología, UNAM, México, D. F.
- Ferrusquía-Villafranca, I.** 1998. Geología de México: una sinopsis, pp. 3-108 in: Ramamoorthy, T. P., R. Bye, A. Lot y J. Fa (eds.), *Diversidad biológica de México*, Instituto de Biología, UNAM, México, D. F.
- Fortino, A. D. y J. J. Morrone.** 1997. Signos gráficos para la representación de análisis panbiogeográficos. *Biogeographica*, 73(2): 49-56.
- Franco-Rosselli, P. y C. C. Berg.** 1997. Distributional patterns of *Cecropia* (Cecropiaceae): A panbiogeographic analysis. *Caldasia*, 19(1-2): 285-296.
- Grehan, J. R.** 1993. Conservation biogeography and the biodiversity crisis: A global problem in space/time. *Biod. Lett.*, 1: 134-140.
- Gribbin, J.** 1986. *La Tierra en movimiento*. Salvat, Barcelona. 184 pp.
- Heads, M. J.** 1989. Integrating earth and life sciences in New Zealand natural history: The parallel arcs model. *New Zealand J. Zool.*, 16(4): 549-585.
- Henderson, I. M.** 1989. Quantitative panbiogeography: An investigation into concepts and methods. *New Zealand J. Zool.*, 16(4): 495-510.
- Heyning, J. E. y W. F. Perrin.** 1994. Evidence of two species of common dolphins (Genus *Delphinus*) from the eastern north Pacific. *Contrib. Sci. Nat. Hist. Mus. Los Angeles County*, 442: 1-35.
- Jefferson, T. A., S. Leatherwood y M. A. Webber.** 1993. *Marine mammals of the world. FAO species identification guide*. FAO, Roma. 320 p.
- Lourenço, W. R.** 1997. A reappraisal of the geographical distribution of genus *Ananteris* Thorell (Scorpiones: Buthidae). *Biogeographica*, 73(2): 81-85.
- Morrone, J. J.** 1996. Austral biogeography and relict weevil taxa (Coleoptera: Nemonychidae, Belidae, Brentidae, and Caridae). *J. Comp. Biol.*, 1(3/4): 123-127.
- Morrone, J. J. y J. V. Crisci.** 1995. Historical biogeography: Introduction to methods. *Annu. Rev. Ecol. Syst.*, 26: 373-401.
- Morrone, J. J. y A. Ruggiero.** 2001. Cómo planificar un análisis biogeográfico. *Dugesiana*, 7(2): 1-8.
- Orr, R. T. y R. C. Helm.** 1989. *Marine Mammals of California*. University of California Press, California. 93 p.
- Pedroche, F. F. y P. C. Silva.** 1996. *Codium picturatum* sp. nov. (Chlorophyta), una especie extraordinaria del Pacífico tropical mexicano. *Acta Bot. Mex.*, 35: 1-8.
- Ramírez-Pulido, J. y C. Müdespacher.** 1987. Estado actual y perspectivas del conocimiento de los mamíferos de México. *Ciencia*, 38(1): 49-67.
- Reynoso, R. V. H.** 1994. Principios y conceptos en los sistemas de clasificación biogeográfica de la Tierra, pp. 537-566 in: Llorente, J. e I. Luna (eds.), *Taxonomía Biológica*, UNAM y FCE, México, D. F.
- Rodríguez-Jaramillo, M. C. y D. Gendron.** 1996. Report of sea otter, *Enhydra lutris*, of the coast of Isla Magdalena, Baja California Sur, Mexico. *Mar. Mamm. Sci.*, 12(1): 153-156.
- Salinas, M. y P. Ladrón de Guevara.** 1993. Riqueza y diversidad de los mamíferos marinos. *Ciencias* (Número Especial), 7: 85-93.

Soest, R. W. M. van y E. Hajdu. 1997. Marine area relationships from twenty sponge phylogenies. A comparison of methods and coding strategies. *Cladistics*, 13(1/2): 1-20.

Tangney, R. S. 1989. Moss biogeography in the Tasman Sea region. *New Zealand J. Zool.*, 16(4): 665-678.

Villa-Ramírez, B., J. P. Gallo y B. LeBoeuf. 1985. La foca monje *Monachus tropicalis* (Mammalia:Pinnipedia) definitivamente extinguida en México. *An. Inst. Biol. UNAM, Ser. Zool.*, 56(2): 573-588.

Wegener, A. 1915. *El origen de los continentes y los océanos*. Planeta-Agostini, (Trad.) Barcelona. 230 p.

Apéndice 1. Lista de las especies de mamíferos marinos en México (modificada de Aurióles, 1993). Se indican con * las especies cosmopolitas.

Orden Sirenia

Familia Trichechidae

Trichechus manatus. Manatí del Caribe.

Orden Carnivora

Familia Mustelidae

Enhydra lutris. Nutria marina.

Orden Pinnipedia

Familia Otariidae

Arctocephalus townsendi. Lobo fino de Guadalupe.

Zalophus californianus. Lobo marino de California.

Familia Phocidae

Mirounga angustirostris. Elefante marino del norte.

Monachus tropicalis. Foca monje del Caribe. Extinta.

Phoca vitulina richardsi. Foca común o de puerto.

Orden Cetacea

Suborden Mysticeti

Familia Balaenopteridae

Balaenoptera musculus. Rorcual azul.*

Balaenoptera physalus. Rorcual común o de aleta.*

Balaenoptera borealis. Rorcual boreal.*

Balaenoptera acutorostrata. Rorcual minke.*

Balaenoptera edeni. Rorcual de Bryde.*

Megaptera novaengliae. Rorcual jorobado.*

Familia Balaenidae

Eubalaena glacialis. Ballena franca.

Familia Eschrichtidae

Eschrichtius robustus. Ballena gris.

Suborden Odontoceti

Familia Ziphiidae

Hyperoodon planifrons. Ballena nariz de botella del sur.

Berardius bairdii. Ballena picuda de Baird.

Ziphius cavirostris. Ballena picuda de Cuvier.*

Mesoplodon ginkgodens. Ballena picuda japonesa.

Mesoplodon europaeus. Ballena picuda de Gervais.

Mesoplodon densirostris. Ballena picuda de Blainville.*

Mesoplodon peruvianus. Ballena picuda tropical.

Mesoplodon layardii. Ballena picuda de diente largo.

Familia Physeteridae

Physeter catodon. Cachalote.*

Kogia sima. Cachalote enano.*

Kogia breviceps. Cachalote pigmeo.*

Familia Delphinidae

Orcinus orca. Orca.*

Pseudorca crassidens. Falsa orca.*

Feresa attenuata. Orca pigmea.*

Globicephala macrorhynchus. Calderón de aletas cortas.*

Grampus griseus. Delfín de Risso.*

Peponocephala electra. Ballena cabeza de melón.*

Tursiops truncatus. Tonina.*

Steno bredanensis. Delfín de dientes rugosos.*

Lagenorhynchus obliquidens. Delfín de costados blancos.

Lagenodelphis hosei. Delfín de Fraser.*

Delphinus delphis. Delfín común.*

Delphinus capensis. Delfín común de rostro largo.*

Stenella longirostris. Delfín tornillo.*

Stenella attenuata. Delfín manchado tropical.*

Stenella coeruleoalba. Delfín rayado.*

Stenella frontalis. Delfín manchado del Atlántico.

Stenella clymene. Delfín clymene.

Lissodelphis borealis. Delfín liso boreal.

Familia Phocoenidae

Phocoenoides dalli. Marsopa de Dall.

Phocoena sinus. Vaquita.

ESTUDIOS PANBIOGEOGRÁFICOS EN COLOMBIA

Pilar Franco Rosselli †

La distribución geográfica de grupos taxonómicos diferentes es un elemento metodológico que utiliza la panbiogeografía para postular hipótesis sobre las relaciones entre los taxones y la historia biogeográfica de una región, lo cual es de utilidad para la elaboración de mapas que den soporte a políticas sobre conservación de la biodiversidad (Morrone y Crisci, 1992; Grehan, 1993) y para definir e interrelacionar áreas de endemismo. Los trazos generalizados que se obtienen a partir de la distribución de grupos de organismos indican la distribución de los ancestros de esos grupos (Croizat, 1976). Las barreras geográficas actuales (ríos, mares o montañas) no interfieren con el análisis, ya que los trazos indican que la distribución de las especies ancestrales acontecía sin tales barreras, en una geología antigua que era diferente de la que conocemos hoy en día, donde la expansión del área de distribución ancestral dependía de los medios de supervivencia, entre los que se encontraban los recursos de diseminación.

Es innegable el papel pionero y crucial que desempeñó Croizat (1976) en el estudio de los patrones de distribución de la biota americana y la explicación que dio de sus relaciones con los cambios geológicos del continente. Sus planteamientos han sido injustamente ignorados por los interesados en el tema. Por ello, quiero resaltar los resultados obtenidos por él en lo que se refiere a la biogeografía de Colombia y compararlos con los resultados de nuestros estudios (Franco y Berg, 1997; Cortés y Franco, 1997). Por otra parte, a pesar de que el manejo de la información (manual o computarizada) reviste cierto grado de complejidad, el manejo práctico de los datos ha recibido poca atención por parte de los diferentes autores que han aplicado el método panbiogeográfico (Croizat, 1976; Craw, 1989; Morrone y Crisci, 1995; Morrone *et al.*, 1996).

En los trabajos que realizamos con taxones neotropicales representados en la parte norte de América del Sur (Franco y Berg, 1997; Cortés y Franco, 1997) debimos resolver problemas relacionados con la aplicación del método en el desarrollo de la mayoría de sus apartados. Entre los más importantes figuran el problema de la definición de las áreas de trabajo (localidades donde se distribuyen los organismos objeto de estudio), el manejo de las especies de distribución amplia, la orientación de los trazos generalizados basados en la definición de las líneas de base y otros aspectos.

Los métodos

Se realizaron dos análisis con objetivos, alcances y métodos diferentes: el primero sobre el género *Cecropia* (Cecropiaceae), un taxón de distribución neotropical, y el segundo sobre la flora de la Sierra de Chiribiquete, un afloramiento del escudo guyanés en Colombia. Para el primero se partió de la distribución de las 60 especies de *Cecropia* (Franco y Berg, 1997), con base en la información proveniente de cerca de 2,000 ejemplares de herbario, con la idea de obtener áreas de endemismo a partir de los trazos generalizados y de los nodos que resultaran. Para el segundo se escogieron 104 especies de la flora representada en la Sierra, y se reunió la información sobre su distribución general (Cortés y Franco, 1997), para explorar cuáles eran las relaciones de la Sierra de Chiribiquete con otras áreas del Neotrópico.

Para el análisis de *Cecropia* utilizamos el método manual, de acuerdo con el cual se colocan en el mapa los puntos de la distribución de cada especie y se une por medio de una línea cada 'punto' con el más cercano,

para conformar así los trazos individuales. No existe lugar especial alguno desde donde empezar el trazado de la línea, aunque es aconsejable hacerlo por los dos puntos más cercanos y de allí proseguir siempre buscando la línea más corta. En especies con distribución simple no hay problemas (Fig. 1), pero en las de distribución compleja no es tan claro tomar la decisión sobre la forma del trazo (Fig. 2). No interesa si faltan algunos puntos de la distribución real de la especie porque se espera que el trazo resultante cubra el área total de distribución de la especie.



Fig. 1. Trazo individual de la especie *Cecropia gabrielsi*, con distribución simple.



Fig. 2. Trazo individual de la especie *Cecropia sciadophylla*, con distribución más compleja.

Para el segundo análisis se utilizó la rutina 'Cliques' de análisis de compatibilidad, contenida en el paquete Phylip (Felsenstein, 1986). Para aplicar este método se construyó una matriz de datos de presencia/ausencia de especies vs área, la cual luego se procesó en busca del(los) trazo(s) generalizado(s) de mayor longitud que represente(n) la distribución de la biota ancestral. La definición de las áreas de trabajo es el primer obstáculo ya que las áreas no son necesariamente las localidades donde se encuentra cada una de las especies, por lo que es conveniente definir áreas de un tamaño determinado donde se registre la presencia de las mismas. En nuestro caso se utilizaron áreas geográficas predeterminadas en diferentes estudios de tipo ecológico (Cortés y Franco, 1997), pero también se podría utilizar una cuadrícula de un tamaño predefinido, como sugieren Morrone y Crisci (1995) y Posadas (1996) para estudios de áreas de endemismo. Ello permitiría una precisión mayor en la estimación de la distribución de los organismos. Se ha propuesto emplear este método computarizado para disminuir el sesgo debido a la subjetividad del método manual.

El paso siguiente es orientar los trazos individuales para saber si corresponden o no a biotas homólogas. El método propone orientarlos por las líneas de base, o a partir de los centros de masa. Las líneas de base se definen teniendo en cuenta si los trazos circunscriben o atraviesan un mar o un océano, o accidentes geográficos importantes. Las líneas de base constituyen los sitios desde donde se originó y distribuyó el grupo (Craw *et al.*, 1999). En los casos en que los trazos individuales atraviesan un océano, como aparece en los ejemplos clásicos sobre distribución de flora gondwánica o laurásica (Fig. 3), es relativamente obvia la orientación de los mismos, pero en el caso de estudios de taxones continentales es difícil de establecer. En el caso de *Cecropia*, por ejemplo, la cordillera de los Andes es un accidente topográfico importante donde se encuentra el centro de masa para el género y en ella se reúnen tres de los trazos generalizados resultantes (Franco y Berg, 1997). Las consideraciones anteriores apoyarían la idea de que esta cordillera constituiría la línea de base para el género, pero su levantamiento relativamente reciente no ayudaría a sustentar esa hipótesis. Por otra parte, estos trazos circunscriben dos océanos y el mar Caribe (Fig. 4). En relación con la flora de Chiriquete, aunque también aparece como rasgo geográfico importante el río Amazonas, el trazo generalizado llega hasta el océano Atlántico demostrando que las relaciones de los escudos son mucho más antiguas.

Los resultados

De las 60 especies de *Cecropia* solo 27 fueron informativas como componentes de los ocho trazos generalizados resultantes, tres de los cuales involucran parte del territorio colombiano (fig. 4). Entre las especies que quedaron excluidas de los trazos hay 10 de distribución amplia, que a menudo se superponen en toda el área, compartiendo sectores con trazos generalizados, y que a la vez dificultan la observación de las relaciones que se puedan presentar.

Por otra parte, estas especies podrían explicar las relaciones entre los trazos andinos y los amazónicos y de éstos con los guyaneses y los del Atlántico. Siete especies están representadas por trazos individuales aislados y ocho especies se conocen de solo una localidad. De la información obtenida en la Cordillera Oriental de Colombia y en Venezuela, de origen más reciente, no se encuentra ningún trazo generalizado aunque hay varios trazos individuales que no son coincidentes. La región del Chocó, que se considera de origen más reciente en la geología de Colombia, contiene un trazo generalizado muy bien sustentado, que hace suponer que la región es más antigua de lo que se acepta actualmente. Los sectores importantes en la distribución de *Cecropia* son tres: el primero en los Andes; el segundo en la región Pacífico Caribe y América Central, y el tercero en el escudo Brasileño. Los trazos resultantes circunscriben los océanos Atlántico, Pacífico y el mar Caribe. Cabe preguntarse si cada uno tiene orientación diferente y, entonces, se trata de biotas no homólogas, o bien simplemente son expansiones de la distribución de grupos ancestrales, que se adaptaron a las nuevas condiciones generadas por los movimientos orogénicos o al avance del mar, que durante periodos diferentes cubrió amplias regiones que incluyen parte de los escudos, como aparece en la historia geológica de Colombia (Bürgl, 1961). En estos procesos la biota no desapareció completamente, pues se mantuvo en los lugares que emergieron (Croizat, 1976). Con base en la distribución de *Cecropia* hay tres trazos generalizados que llegan a Colombia. El trazo principal y mejor sustentado es el de América Central, que reúne trazos individuales de especies que se extienden desde el sur de México, por la región Caribe de América Central, el Chocó biogeográfico y una parte del Caribe colombiano. Justamente este sector fue mencionado numerosas veces por Croizat (1976) como parte de la gran masa de tierra que ocupaba la zona entre el continente y las islas de Malpelo y Galápagos en el cretácico y el terciario, o como la tierra Caribe que comprendía el occidente andino de Colombia, América Central y las Antillas durante el carbonífero y el pérmico.

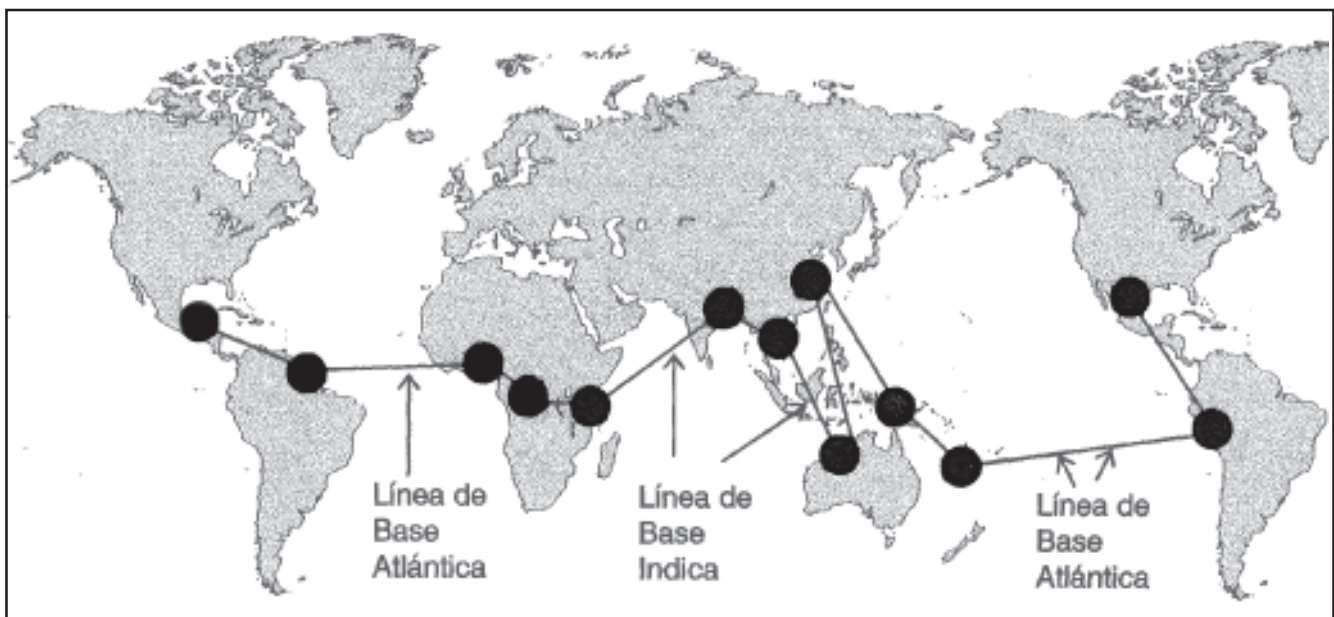


Fig. 3. Líneas de base de grupos gondwánicos.

Este trazo generalizado de *Cecropia* se ajusta mejor a lo expuesto por Croizat y está en discordancia con las hipótesis de una dispersión más moderna del grupo a través del puente de Panamá, que diversos autores han propuesto para la distribución de diferentes taxones de la biota en América (Gentry, 1982). El trazo indica otro tipo de movimiento continental previo a la aparición de Panamá que relacionó las dos biotas. Croizat (1976), con base en la distribución de diferentes grupos de aves, concluyó que las costas de América Central y del Sur se extendían mucho más al oeste, este y norte que en el periodo contemporáneo, y que en las islas actuales quedaron aisladas del continente por un hundimiento de una zona costera continental más amplia que la que existe en el presente.

De las 102 especies utilizadas en el análisis de la flora de Chiribiquete solo 15 confluyeron en el trazo generalizado de mayor longitud, el cual subraya las relaciones de esta flora con las otras áreas del escudo Guayanés (Fig. 5). Entre los trazos de menor longitud (Fig. 6) se ven las conexiones del escudo con el Chocó biogeográfico, la hoya del río Magdalena, el escudo Brasileño, el sur de los Andes y América Central, que son indicación de que hubo una conexión muy antigua entre estos sectores y los escudos, la que se fracturó con el elevamiento de los Andes. Croizat (1976) dio ejemplos con trazos parecidos a los nuestros basados en la distribución de *Platyparis* (Cotingidae) en los dos grandes escudos, en la parte nuclear de América Central y en la faja transversal mexicana, y de *Rapatea*, un género bien representado en los escudos, el norte de Chocó y con una extensión a través del Atlántico hasta África occidental. La distribución de estos dos taxones apoya la idea de que la distribución ancestral fue anterior al oligoceno y que los progenitores estuvieron presentes en las Américas antes del terciario temprano (Croizat, 1976).

En los trazos obtenidos para Colombia solo resultó un nodo en la región del norte de Antioquia, que corresponde al nodo de Santander de Croizat (1976), quien lo define como el triángulo formado por el Tambor (hoya del río Lebrija), el nodo de Paramillo y la hoya central del Magdalena (Honda, Carare, Barrancabermeja). Éste es el punto de enlace entre el Darién, el Chocó y el norte de Colombia, Antioquia, Córdoba y Santander. Esta región es importante porque de allí se desprenden trazos rumbo a América del Sur y Central. Croizat (1976) definió a Colombia en su conjunto como un nodo biogeográfico, no solo de América sino también mundial. Además encontró sectores en el territorio colombiano que en su opinión constituyen verdaderos núcleos biogeográficos; entre los cuales están, además del nodo de Santander, el nodo de San Andrés y Providencia donde confluyen los 'trazos horstianos' que vienen de Cozumel y pasan por San Andrés y las Antillas menores hasta Martinica. Estos trazos se deben al hundimiento de un amplio trozo de la costa geológica de Centro y Suramérica en el mar de las Antillas. En la región marina que queda entre San Andrés y Providencia y el centro de Panamá, se concentran las relaciones entre las Antillas, las islas horstianas frente a las costas de Centro y Sur América, y las islas Galápagos y regiones del Pacífico nororiental. El mismo tipo de sustentación que tiene para las islas del Pacífico, Malpelo y Gorgona, ya que fueron parte del continente y quedaron aisladas por hundimiento de parte de la tierra por la extensión del océano. Otro nodo es el de la Macarena, que Croizat consideró como el extremo occidental del escudo Guayanés, donde confluyen trazos que muestran las relaciones entre el escudo y Tobago, la cordillera costera y los Andes venezolanos y la sierra Nevada de Santa Marta.

Conclusiones

A pesar de que debe ser abundante la información a nivel de especies que se necesita reunir en un trabajo panbiogeográfico, aquellas que resultan informativas son comparativamente pocas y de distribución restringida. El estudio de un grupo mayor de taxones permitirá aclarar los problemas que se presentan para la definición de las líneas de base y, asimismo, explicar el origen de la biota del norte de América del Sur si



Fig. 4. Trazos generalizados de las especies de *Cecropia*.

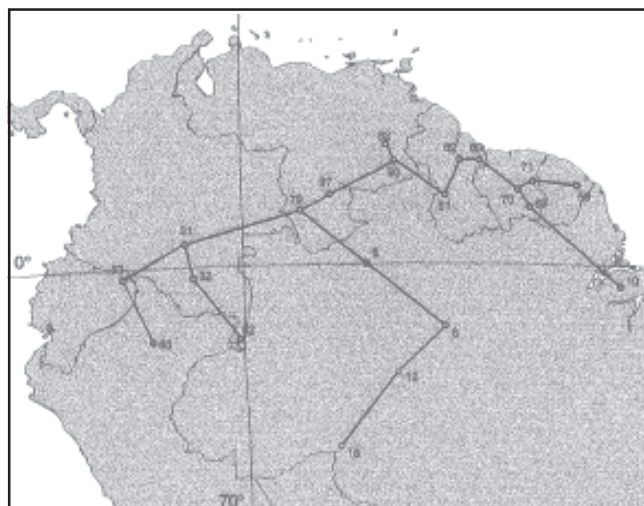


Fig. 5. Trazo generalizado de mayor longitud de la flora de la Sierra de Chiribiquete.

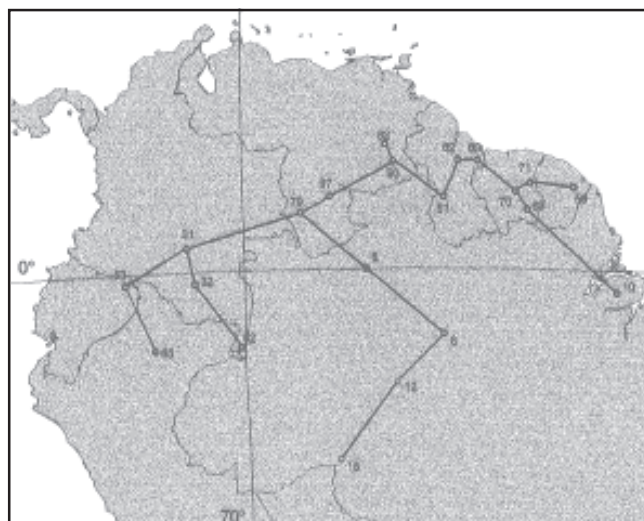


Fig. 6. Trazo generalizado de menor longitud de la flora de la Sierra de Chiribiquete, que muestra sus conexiones con América Central y los Andes.

es solo gondwánico o por el contrario es una biota compleja donde también se presentan relaciones pacíficas. Los nodos propuestos por Croizat para el norte de América del Sur con base en la distribución de numerosos grupos también aparecen en nuestros estudios, a pesar de que utilizamos un menor número de especies o inclusive especies de un solo grupo.

Finalmente quiero enfatizar que los estudios panbiogeográficos permiten, de una manera práctica y a partir de la información existente, explicar las relaciones entre grupos separados por grandes barreras como la cordillera de los Andes, sin tener que recurrir a explicaciones *ad hoc* de dispersión a grandes distancias sino ligados a cambios geológicos más antiguos del norte de América del Sur. Los trazos generalizados han sido utilizados en otras regiones para elaborar mapas sobre biodiversidad e incluso se ha planteado como un método eficaz para definir las áreas naturales a nivel global (Grehan, 1995). El método panbiogeográfico también permite hacer una excelente aproximación a la definición de áreas de endemismo, tomando como base la ubicación de los nodos como los sitios que constituyen el acervo taxonómico y genético indispensable para la definición de áreas de conservación.

Agradecimientos

Agradezco a J. Betancur, R. Cortés, R. Miranda y O. Rangel por sus observaciones críticas al manuscrito.

Referencias

- Bürgl, H.** 1961. Historia geológica de Colombia. *Rev. Acad. Colomb. Cienc.*, 11(43): 137-191.
- Cortés, R. y P. Franco.** 1997. Análisis panbiogeográfico de la flora de Chiribiquete, Colombia. *Caldasia*, 19(3): 465-478.
- Craw, R.C.** 1989. Quantitative panbiogeography: Introduction to methods. *New Zealand J. Zool.*, 16: 485-494.
- Craw, R. C., J. R. Grehan y M. J. Heads.** 1999. *Panbiogeography: Tracking the history of life*. Oxford Biogeography series 11, Oxford University Press, Oxford.
- Croizat, L.** 1976. *Biogeografía analítica y sintética (Panbiogeografía) de las Américas*. Vols. I-II. Biblioteca de la Academia de Ciencias Físicas, Matemáticas y Naturales 16, Caracas.
- Felsenstein, J.** 1986. *Clique compatibility program, Phylip*. University of Washington, Seattle.
- Franco, P. y C. C. Berg.** 1997. Distributional patterns of *Cecropia* (Cecropiaceae) a panbiogeographic analysis. *Caldasia*, 19(1-2): 285-296.
- Gentry, A. H.** 1982. Neotropical floristic diversity: Phytogeographical connections between Central and South America, Pleistocene climatic fluctuations, or an accident of the Andean orogeny? *Ann. Missouri Bot. Gard.*, 49: 557-593.
- Grehan, J. R.** 1993. Conservation biogeography and the biodiversity crisis: A global problem in space/time. *Biodiv. Lett.*, 1: 134-140
- Grehan, J. R.** 1995. Natural biogeographic patterns of biodiversity: The research imperative, pp. 35-44. En: Herman, T. B, S. Bondrup-Nielsen, J. H. M. Willison y N. W. P. Munro (eds.), *Proceedings of the Second International Conference on Science and the Management of Protected Areas*, Nova Scotia, 1994.
- Morrone, J. J. y J. V. Crisci.** 1992. Aplicación de métodos filogenéticos y panbiogeográficos en la conservación de la diversidad biológica. *Evol. Biol.*, 6: 53-66.
- Morrone, J. J. y J. V. Crisci.** 1995. Historical biogeography: Introduction to methods. *Annu. Rev. Ecol. Syst.*, 26: 373-401.
- Morrone, J.J., D. Espinosa y J. Llorente.** 1996. *Manual de biogeografía histórica*. Universidad Autónoma de México. México.
- Posadas, P.** 1996. Distribution patterns of vascular plants in Tierra del Fuego: A study applying parsimony analysis of endemism (PAE). *Biogeographica*, 72(4): 161-177.

INTRODUCCIÓN A LOS FUNDAMENTOS Y MÉTODOS DE LA BIOGEOGRAFÍA CLADÍSTICA

Irene Goyenechea, Oscar Flores Villela y Juan J. Morrone

La biogeografía cladística es una escuela de la biogeografía histórica que tuvo su origen entre varios investigadores del Museo Americano de Historia Natural de Nueva York. Sus fundamentos se encuentran en la conjunción del método de la sistemática filogenética de Hennig (1950, 1968) con la panbiogeografía de Croizat (Nelson y Platnick, 1981; Wiley, 1981; Humphries y Parenti, 1999). Al igual que la panbiogeografía, parte de la suposición general que la Tierra y la biota evolucionan juntas. Es decir, que es posible inferir homología biogeográfica debida a ancestralidad común, en la reconstrucción de la historia evolutiva de las áreas. Sin embargo, existen una serie de puntos de debate entre las escuelas panbiogeográfica y cladística. Cabe hacer la aclaración que Croizat (1982) no acepta que él sea uno de los precursores de esta escuela, al igual que algunos panbiogeógrafos como Craw (1984).

De manera general, el método de la biogeografía cladística busca estudiar grupos cuya monofilia sea demostrable, de acuerdo con un análisis filogenético previo, a través de un cladograma taxonómico. Es importante mencionar que se deben estudiar varios grupos con diferente vagilidad (capacidades de dispersión), pues el análisis de un solo grupo es irrelevante, ya que se busca encontrar congruencia entre patrones diferentes. Después se estudian las áreas geográficas habitadas por los taxones de los grupos bajo estudio; luego se busca la congruencia entre las hipótesis filogenéticas de los grupos y las áreas geográficas que ocupan sus elementos, por medio de un cladograma general de áreas. El objetivo de la biogeografía cladística es encontrar la interrelación entre las áreas de endemismo habitadas por los taxones en estudio.

Métodos en biogeografía cladística

Una de las primeras ideas acerca de la biogeografía cladística fue desarrollada por Platnick y Nelson (1978). Implica encontrar grupos monofiléticos que se distribuyan en por lo menos tres áreas a las cuales sean endémicos. Se producen cladogramas para cada grupo, los nombres de los taxones se remplazan por los de las áreas en que habita cada taxón, y estos cladogramas de áreas se comparan para encontrar un patrón de relaciones congruente.

Los métodos que se han desarrollado han tratado de resolver las inconsistencias en los cladogramas de áreas, que se encuentran al comparar las áreas de distribución de diferentes organismos, tales como áreas faltantes, taxones ampliamente distribuidos y distribuciones redundantes.

Reducción de cladogramas de áreas. Éste fue el primer método propuesto en biogeografía cladística. Rosen (1978) lo propuso para ejemplificar con datos reales las ideas de Nelson y Platnick (1978). Utilizó la información filogenética de dos géneros de peces dulceacuícolas, *Xiphophorus* y *Heterandria*, que se distribuyen desde Veracruz, México, hasta Honduras. Ambos géneros son monofiléticos y se distribuyen en 11 áreas de endemismo.

El procedimiento (Humphries, 1992; Espinosa y Llorente, 1993) es el que sigue:

1. Buscar las posibles áreas de endemismo.
2. Efectuar análisis filogenéticos de los grupos que tengan representantes en las áreas estudiadas.
3. Sustituir el nombre del taxón para cada grupo por el nombre o código del área que habita, para producir un cladograma de áreas.

4. Comparar los cladogramas de áreas de los taxones analizados.
5. Eliminar la información incongruente contenida en los cladogramas, para obtener una imagen mínima de los patrones de vicarianza común compartidos por todos los grupos analizados.

6. Producir un cladograma reducido de áreas común para los grupos.
7. Generar una hipótesis biogeográfica para los grupos.

En la figura 1 se presentan los pasos del método.

Este método efectivamente puede encontrar un cladograma de áreas resultante, aun cuando se tengan problemas de dispersión o extinción. Sin embargo, el método fue criticado debido a que en lugar de resolver de algún modo las incongruencias, simplemente las elimina. Rosen (1978) argumentó que su método permitía encontrar patrones absolutamente congruentes, y destacó que el método era incompleto, ya que no proporcionaba una explicación para las inconsistencias. A partir de este método se han implementado nuevas metodologías para subsanar los problemas debidos a las distribuciones redundantes, extinción, etc.

Biogeografía filogenética cuantitativa o análisis de series de transformación. Fue propuesto por Mickevich (1981), como una alternativa al método de Rosen. Con este método se obtienen mapas biogeográficos como una forma de contrastar hipótesis biogeográficas. Un mapa biogeográfico describe la asociación entre las interrelaciones de un grupo de taxones y de las localidades en las que dichos taxones habitan. Estos mapas biogeográficos pueden considerarse series de transformación de áreas de distribución de taxones (localidades de recolección) en un cladograma. Un estado de área equivale a un estado de carácter y se define como un conjunto de localidades de distribución de un taxón disyunto de otros estados de área. Si cada taxón terminal tiene un área de distribución geográficamente disyunta de to-

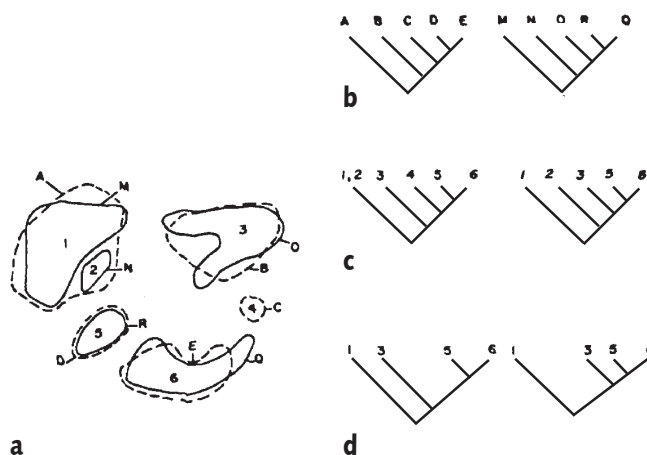


Fig. 1. Método de reducción de cladogramas de áreas. a, Seis áreas esquemáticas de distribución (1-6) de las especies de dos grupos taxonómicos monofiléticos (A-E, M-Q); b, cladogramas taxonómicos de los dos grupos de especies; c, cladogramas de áreas para cada grupo taxonómico (el número del área en el que se distribuyen sustituye a la letra de la especie); d, cladogramas de áreas reducidos que se obtienen cuando se elimina toda la información inconsistente en ambos cladogramas de áreas; e, cladograma general de áreas de la distribución de los dos grupos monofiléticos. (Modificado de Wiley, 1981).

dos los otros taxones bajo estudio, los estados de área corresponderán a las áreas de distribución real de los taxones. Si existen áreas que se solapan, los estados de área se obtendrán nombrando estados separados de cada uno de los conjuntos de las distribuciones que se solapan (Fig. 2). En el ejemplo de la figura 2, un taxón se distribuye en las áreas 1, 2, 3, 4, 5, y el otro en las áreas 4, 5, 6, 7, 8. Las áreas 4 y 5 se solapan, por lo que al nombrarse los estados de área, se nombra un estado A que corresponde a 1, 2, 3; un estado C que corresponde a 6, 7, 8; y un estado B que corresponde a la intersección de 4 y 5.

No siempre es conveniente ignorar las áreas de solapamiento, ya que bajo un análisis más profundo se puede obtener como resultado que los taxones que se solapan son plesiomórficos o convergentes, lo cual puede alterar la interpretación de los resultados, especialmente, cuando el número de taxones con áreas que se solapan es grande.

El procedimiento que se sigue para obtener las series de transformación de los estados de área es el que sigue:

1. Sustituir el estado de área de cada taxón terminal en el cladograma.
2. Hacer todas las posibles optimizaciones de Farris.
3. Especificar todas las relaciones de vecino más cercano para los diferentes estados de área.
4. Contar el número de vecinos más cercanos para los diferentes estados.
5. Producir una matriz de conectividad. Definir las series de transformación conectando los estados de área que son más comúnmente vecinos más cercanos.

En este método se resumen datos biogeográficos para un conjunto de taxones en la forma de un mapa biogeográfico. Estos mapas proporcionan una forma de separar aspectos generales de datos de distribución de los particulares como una forma de probar teorías biogeográficas alternativas.

Este método solamente fue seguido por Liebherr (1988).

Mapas de especies ancestrales. Este método fue propuesto por Wiley (1980, 1981) como un refinamiento al método de Rosen, para examinar si los elementos inconsistentes se debían a diferentes causas o modos de especiación, tales como dispersión, partición de grandes áreas o aislamiento periférico.

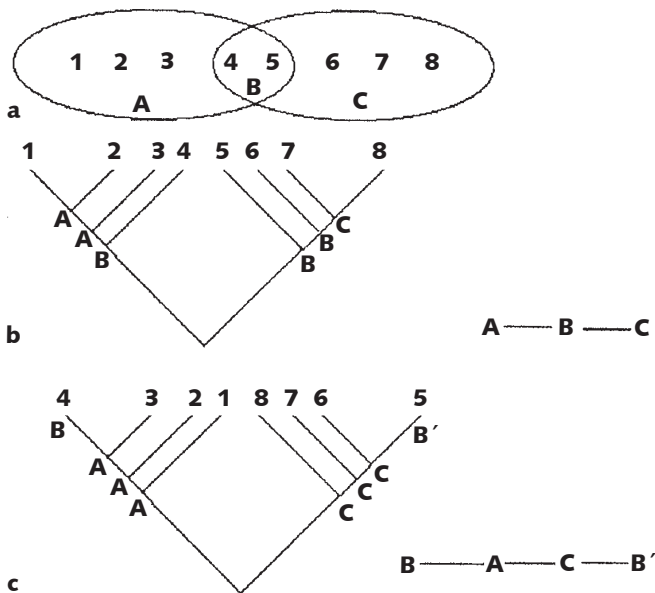


Fig. 2. Método del análisis de series de transformación. a, Áreas de distribución de dos taxones: uno se distribuye en las áreas 1 a 5, el otro en las áreas 4 a 8; se obtienen tres estados de área, el A que corresponde a la distribución de 1, 2, 3; el B que corresponde a 4 y 5; el C que corresponde de 6 a 8. Nótese que B se forma con las áreas que se solapan; b, cladograma obtenido tomando a B como el área ancestral; c, cladograma obtenido si B es el área más apomórfica.

El procedimiento es el que sigue (Espinosa y Llorente, 1993). Se parte de un área ancestral única, y a partir de ella se suponen diferentes rutas para resolver la amplia distribución del taxón A (especie) en las áreas 1 y 2 de la Fig. 3, la ruta a-b-d-e-f implica que la presencia de A (especie) en el área 2 se debe al aislamiento periférico, mientras que la ruta a-c-d-e-f implica que la presencia de A (especie) en la misma área 2 se debe a dispersión desde el área 1 (Fig. 3). Con este método, se obtienen cladogramas más resueltos que con el método de Rosen (1978); sin embargo, el método tiene un problema fundamental, según observó el mismo Wiley (1988a), que sobrestima el número de eventos únicos que ocurrieron en la historia de un grupo de áreas.

Análisis de componentes. Fue propuesto por Nelson y Platnick (1981) y tiene que ver con la forma en que se tratan los problemas derivados de las distribuciones redundantes, taxones ampliamente distribuidos y áreas faltantes. Estos problemas acarrear errores al predecir los patrones de interrelación de las áreas, los cuales se solucionan utilizando las suposiciones metodológicas 0 (Zandee y Roos, 1987), 1 y 2 (Nelson y Platnick, 1981) y al construir el cladograma general de áreas.

La suposición 0 (Fig. 4) supone que los taxones que comparten el mismo estado de carácter (misma área) deben de ser monofiléticos, es

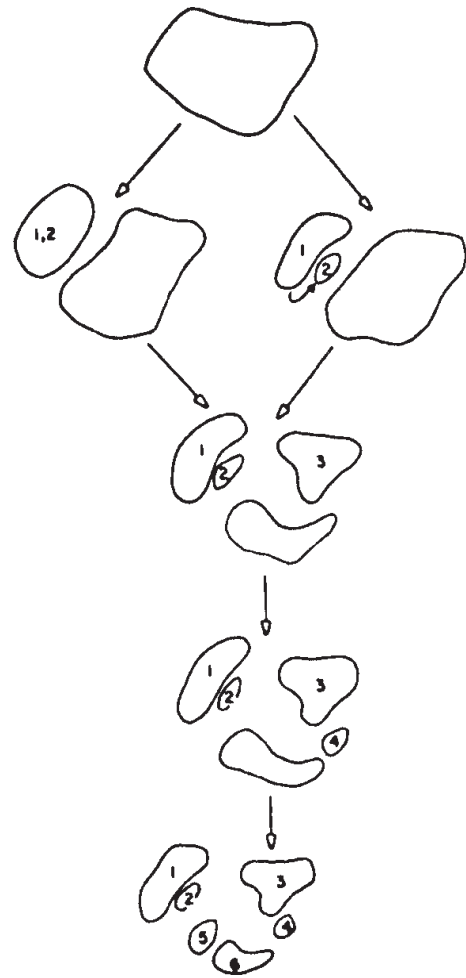


Fig. 3. Método de mapas ancestrales. Usando como base el ejemplo de la figura 1, se postulan dos rutas posibles para explicar la distribución del taxón A en las áreas 1 y 2 (amplia distribución). La ruta a-b-d-e-f implica que el taxón A se encuentra en el área 2 por aislamiento (vicarianza), mientras que la ruta a-c-d-e-f implica que se debe a dispersión hacia el área 2. En la primera ruta las áreas 1 y 2 están unidas y A se encuentra distribuida a lo largo del área, al fragmentarse el área en 1 y 2, A queda distribuido en ambas islas. En la segunda, las áreas 1 y 2 están separadas; A se distribuye en el área 1 y por dispersión llega al área 2.

decir las áreas conflictivas se resuelven como si fueran grupos hermanos o sinapomorfías. En el ejemplo, al resolverse la relación entre 1 y 2 (que es conflictiva en el cladograma), bajo esta suposición, quedan como áreas hermanas.

De acuerdo con la suposición 1 (Fig. 4), las relaciones de áreas conflictivas se resuelven como grupos monofiléticos o parafiléticos. Supone que lo que es verdadero para una parte del cladograma, es verdadero para la otra parte de éste. En el ejemplo, la relación de 3 y 4 (que está resuelta) es la parte verdadera del cladograma, y por lo tanto ésta no debe modificarse. La relación de 1 y 2 puede ser resuelta colocando a ambas áreas alternativamente como grupos hermanos del clado que forma 3 y 4 (grupos parafiléticos) o como grupos hermanos (grupo monofilético, equivalente a la suposición 0).

De acuerdo con la suposición 2 (Fig. 4), las relaciones de áreas conflictivas se resuelven como grupos monofiléticos, parafiléticos o polifiléticos, por lo tanto es la suposición más inclusiva. Supone que lo que es verdadero para una parte del cladograma no necesariamente es

verdadero en la otra parte de éste. En el ejemplo, si 3 y 4 están más cercanamente relacionadas entre sí, esta relación no es necesariamente cierta, por lo que al resolverse la relación de las áreas conflictivas, cada una de éstas puede colocarse como grupo hermano del clado (grupos parafiléticos; suposición 1), como grupos hermanos entre sí (grupos monofiléticos; suposición 0) o formar el grupo hermano de cualquiera de las áreas 3 y 4 (grupos polifiléticos), con lo que se incrementa grandemente el número de lugares en el cladograma en el que se pueden colocar dichas áreas conflictivas.

En este método, un componente equivale a cada internodo de cada uno de los cladogramas y se denota con un número (o cualquier otro código). Su ubicación representa una hipótesis de relación válida para todas las áreas por arriba de cada internodo.

En general, el análisis de componentes (Nelson y Platnick, 1981; Nelson, 1984; Page, 1990) deriva conjuntos de cladogramas de áreas resueltas a partir de cladogramas taxonómicos de áreas bajo análisis, aplicando las suposiciones 0, 1 y 2 y después toma la intersección de

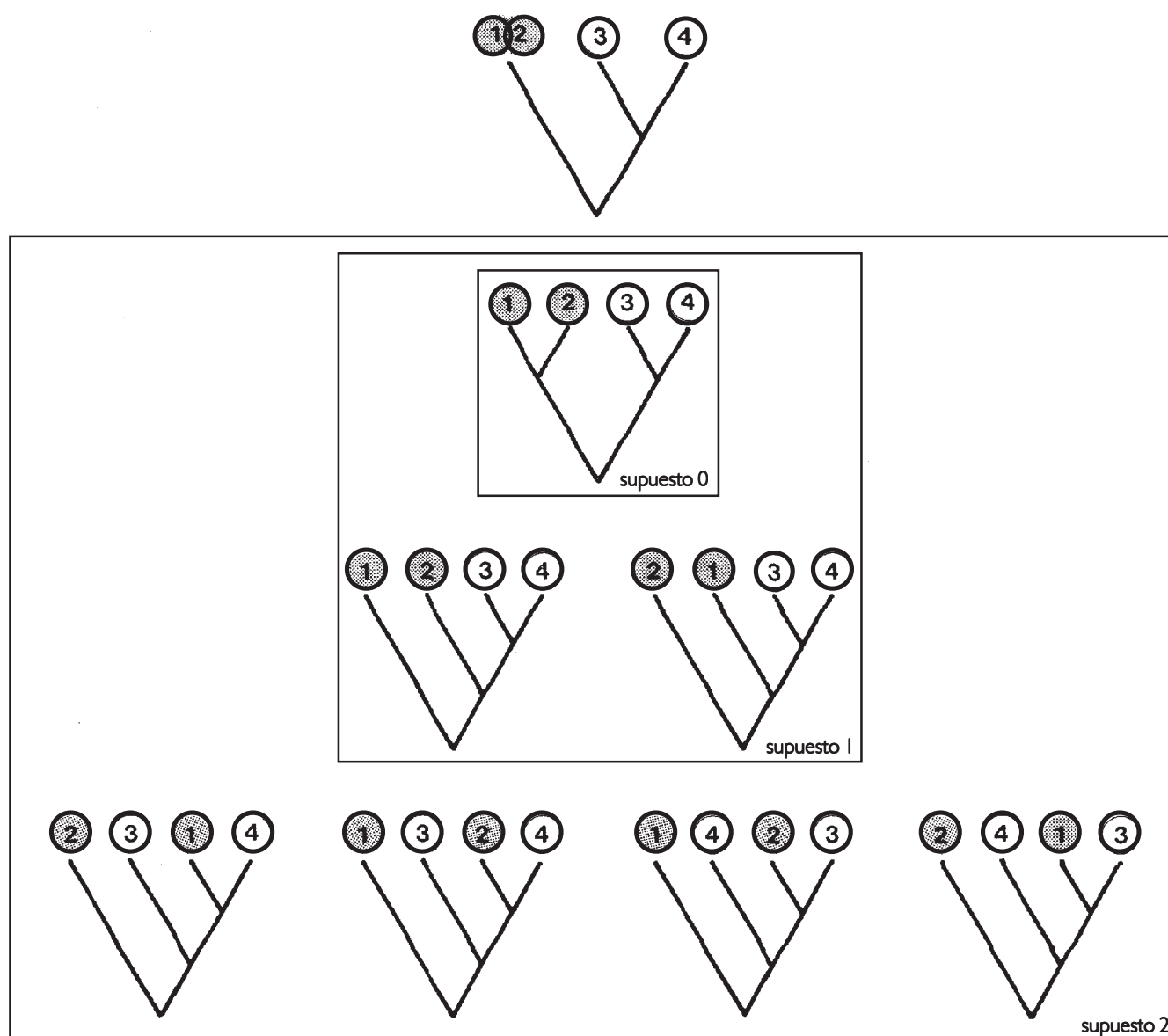


Fig. 4. Suposiciones metodológicas en el análisis de componentes. Cladograma con un taxón ampliamente distribuido y la manera de aplicar las suposiciones 0, 1 y 2. La suposición 0 sólo permite que las áreas en conflicto se resuelvan como áreas hermanas entre sí. La suposición 1 permite que las áreas conflictivas se resuelvan como áreas hermanas entre sí o como el grupo hermano de las áreas resueltas. La suposición 2 permite flotar a las áreas conflictivas, esto es, pueden resolverse como áreas hermanas entre sí o formar el grupo hermano de las áreas resueltas o también pueden intercalarse para ser el grupo hermano de una de las áreas resueltas. (Modificado de Morrone y Crisci, 1995).

estos conjuntos para obtener un cladograma general de áreas (Morrone y Carpenter, 1994). Su objetivo es determinar una clasificación de áreas aun cuando la información biogeográfica disponible incluya patrones conflictivos y sin resolver (Nelson y Platnick, 1981; Humphries y Parenti, 1986; Humphries *et al.*, 1988).

Para ilustrar el método se da el ejemplo de la figura 5, donde se observa que, a partir de la intersección de los cladogramas resueltos de áreas correspondientes para los taxones analizados, se determina que el cladograma (A, (B, (C, (D, E)))) es el cladograma general de áreas. Si no es posible hallar un único cladograma común a todos los conjuntos, es posible encontrar uno compartido por al menos algunos de los mismos o construir un cladograma de consenso (Crisci *et al.*, 1991; Morrone y Carpenter, 1994). Otros autores, entre los que se destacan Zandee y Roos (1987), han criticado el uso de técnicas de consenso para obtener un cladograma general de áreas, pero Page (1990) ha aclarado que las mismas no son la única forma para obtener un cladograma general de áreas.

Este método ha sido aplicado por Nelson y Platnick (1981), Humphries y Parenti (1986), Cracraft (1988), Andersen (1991), Crisci *et al.* (1991), Seberg (1991), Bremer (1993), Carpenter (1993), Morrone (1993) y Morrone *et al.* (1997). Sin embargo, es controvertido debido a que favorece las suposiciones 1 y 2 en lugar de la 0, la cual Wiley (1987, 1988 a,b) considera más parsimoniosa.

Para aplicar la técnica del análisis de los componentes existe el programa Component 1.5 (Page, 1989a) que construye conjuntos de cladogramas resueltos de áreas a partir de los cladogramas taxonómicos de áreas bajo los supuestos 0, 1 ó 2 (opción BUILD) y luego determina su intersección (opción SHARED TREES).

Compatibilidad de componentes. Este método, propuesto por Zandee y Roos (1987), es explicado de manera sencilla por Humphries *et al.* (1988). Tiene la ventaja de que las distribuciones amplias dentro de los cladogramas se pueden codificar en la matriz de datos. Zandee y Roos (1987) consideraron que la topología del cladograma original puede considerarse como la mejor 'estimación' de la topología del cladograma general de áreas, lo cual es equivalente a la suposición 0.

Como en otros métodos, los taxones terminales se sustituyen por las áreas en las que habitan; a cada clado se le asigna un carácter (o componente). Estos componentes se transcriben en matrices de datos y los caracteres se codifican de manera binaria. Las matrices se analizan de manera separada para obtener cladogramas de áreas individuales. Dentro de la matriz de datos se observan conjuntos monotéticos (distribuciones únicas de clados sobre áreas) que pueden formar diferentes cladogramas. Subsecuentemente, todos los caracteres se agregan al cladograma y los que 'conducen' con el cladograma general de áreas

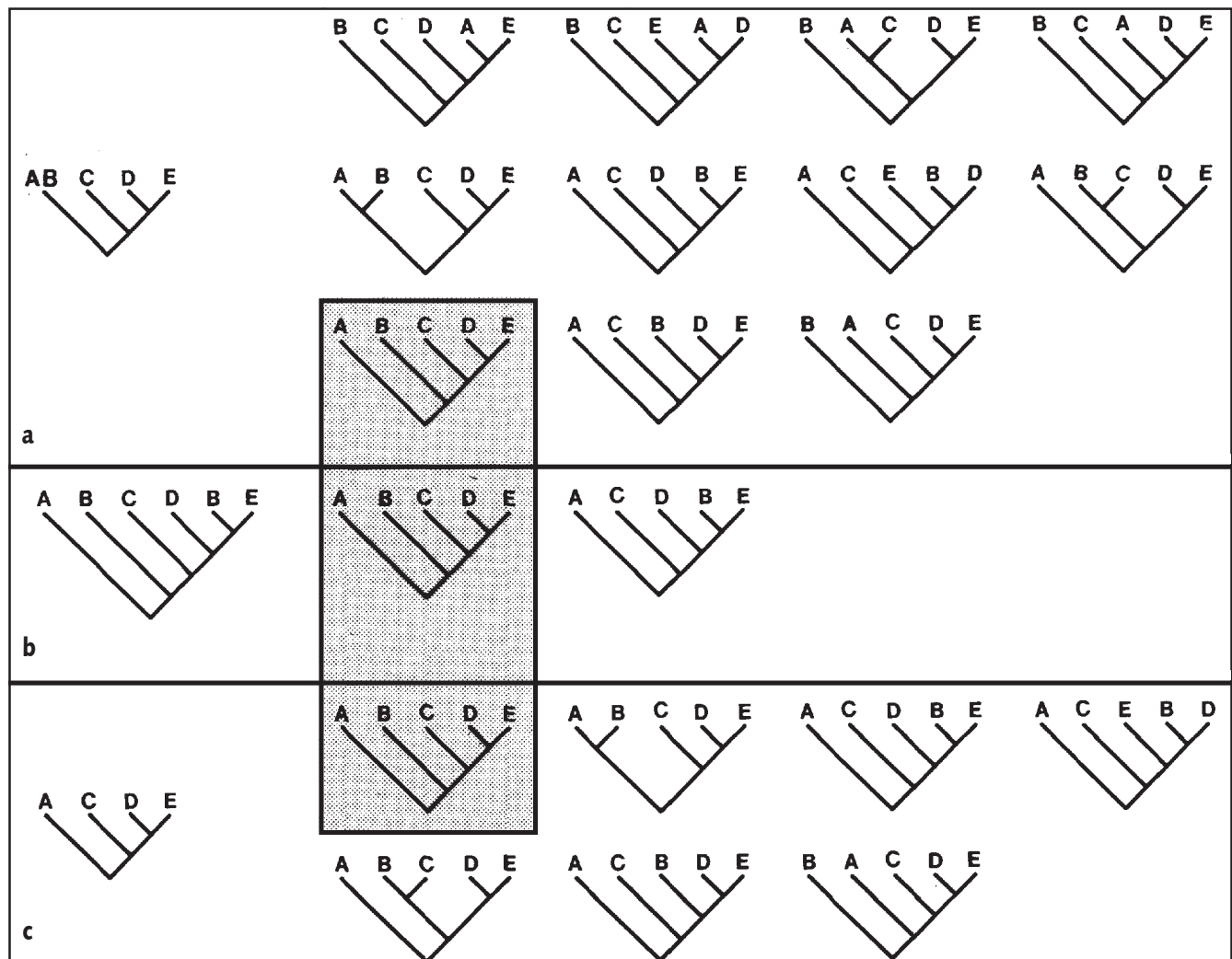


Fig. 5. Método de análisis de componentes utilizando la suposición 2. a, Cladograma de áreas con un taxón ampliamente distribuido y un resumen de los posibles cladogramas que se obtienen con la suposición 2; b, cladograma de áreas con un problema de distribución redundante y un resumen los posibles cladogramas que se obtienen con la suposición 2; c, cladograma de áreas con un área faltante y un resumen de los posibles cladogramas que se obtienen bajo la suposición 2; la intersección de los tres conjuntos de cladogramas resueltos (indicada por el sombreado) señala el cladograma general de áreas obtenido. (Tomado de Morrone y Crisci, 1995).

son considerados como caracteres de apoyo o soporte, mientras que los caracteres homoplásticos se consideran contradictorios. Para conocer el cladograma de áreas más parsimonioso se utiliza el resultado de la siguiente operación aritmética: número de caracteres contradictorios menos número de caracteres de apoyo.

Quantificación del análisis de componentes. Un enfoque alternativo al de Nelson y Platnick (1981) y Zandee y Roos (1987) es usar un método similar al de Brooks (1981), esto es, aplicar las suposiciones de Nelson y Platnick (1981) y usar un algoritmo de parsimonia para analizar los datos (con los programas PAUP y/o Hennig86).

Es importante notar que la parsimonia en este contexto indica el menor número total de pasos, mientras que Zandee y Roos (1987) consideran la contradicción menos el soporte para obtener una medida de parsimonia.

Análisis de parsimonia de Brooks ('Brooks Parsimony Analysis' o BPA). Existen varios métodos biogeográficos cladísticos que emplean un algoritmo de parsimonia para obtener cladogramas generales de áreas. El primero fue propuesto por Wiley (1987, 1988a,b) y modificado por Brooks (1990). Se basa en las ideas desarrolladas por

Brooks (1985) para ecología histórica. Es un análisis de parsimonia de cladogramas taxonómicos de áreas que se codifican como variables multiestado y se analizan como caracteres.

Para aplicar BPA, se construye una matriz de datos basada en los cladogramas taxonómicos de áreas, basándose en el supuesto 0 (por ejemplo, usando COMPONENT 1.5, Page, 1989a), la cual luego es analizada con un algoritmo de parsimonia, mediante un programa apropiado (por ejemplo Hennig86 o PAUP). Para el ejemplo analizado en la figura 6, el análisis de la matriz obtenida a partir de la información contenida en los cuatro cladogramas taxonómicos de áreas conduce al cladograma general de áreas (A, (B, (C, D))).

Este método ha sido aplicado por Wiley (1987, 1988a, b), Cracraft (1988), Mayden (1988), Kluge (1988), Craw (1989), Crisci *et al.* (1991) y Morrone *et al.* (1997). Sin embargo, ha habido muchas críticas al método (Platnick, 1988; Page, 1993a; Nelson y Ladiges, 1991b; Carpenter, 1992) y la única respuesta que ha dado Brooks (1990) ha sido *ad hoc*. Además la aplicación del principio de simplicidad en biogeografía aún debe ser justificada convincentemente (Page, 1989b; Carpenter, 1992; Morrone y Carpenter, 1994; Morrone y Crisci, 1995). Se argumenta que se aplica el principio de parsimonia antes del análisis de los datos y no para interpretar los resultados.

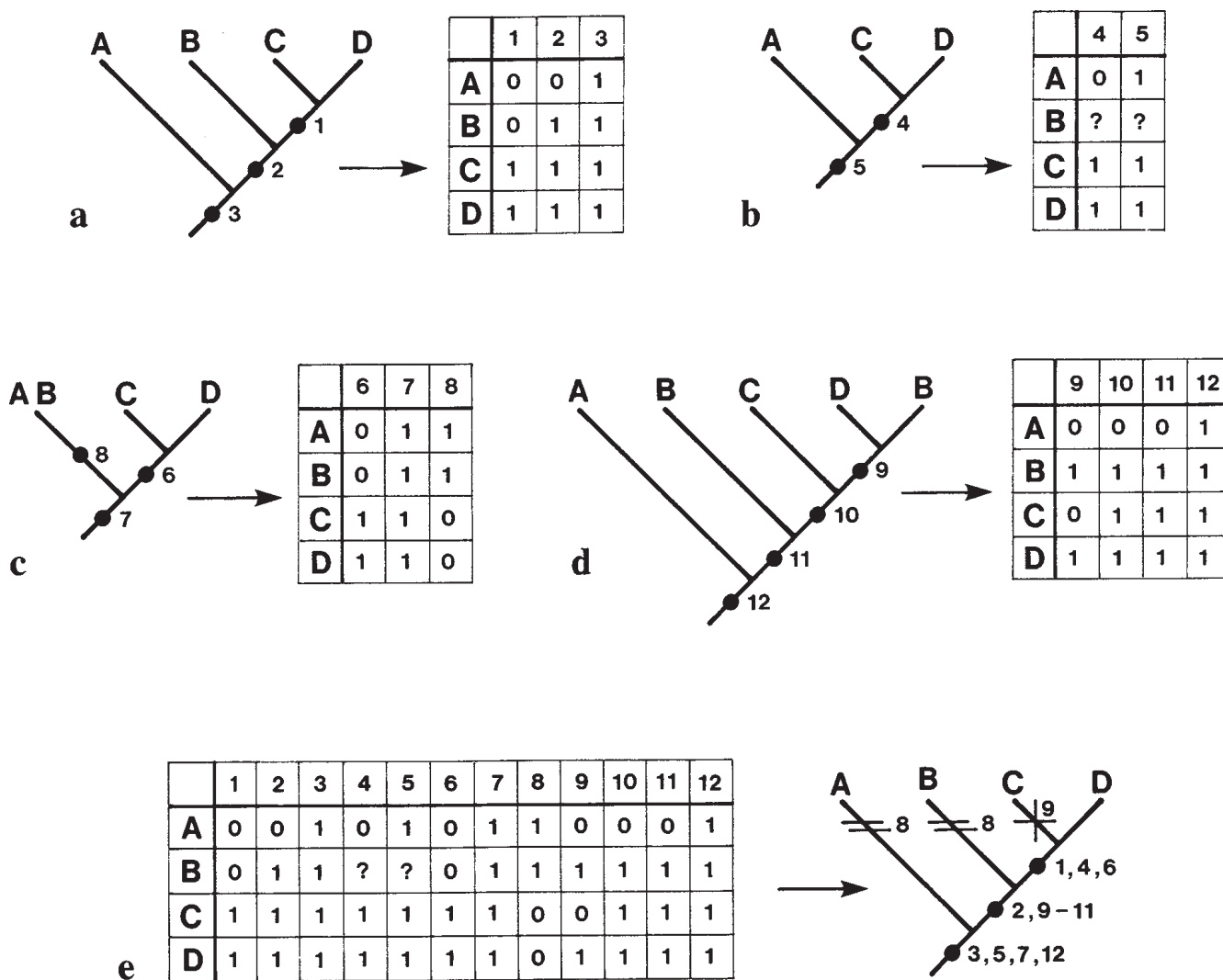


Fig. 6. Método de análisis de parsimonia de Brooks. a, Cladograma de áreas sin datos conflictivos y matriz ausencia presencia de áreas por componentes; b, cladograma de áreas con un área faltante y matriz ausencia presencia de áreas por componentes; c, cladograma de áreas con un taxón ampliamente distribuido y matriz ausencia presencia de áreas por componentes; d, cladograma de áreas con distribución redundante y matriz ausencia presencia de áreas por componentes; e, matriz de datos resultado de unir todas las matrices anteriores y el cladograma general de áreas obtenido usando la parsimonia de Wagner. (Tomado de Morrone y Crisci, 1995).

'Three Area Statements' o Enunciados de Tres Áreas (TAS). Fue propuesto por Nelson y Ladiges (1991a,b) y codifica datos distribucionales para cladogramas taxómicos de áreas de forma de 'enunciados de tres áreas' (Nelson y Ladiges, 1993; Nelson y Platnick, 1991) y el resultado es una matriz para realizar un análisis de parsimonia.

El método consiste en conocer cuántas hipótesis de tres áreas se obtienen de cladogramas con información conflictiva si se mantienen las topologías removiendo las áreas conflictivas bajo las suposiciones 0 y 1, simplemente quitando un área cada vez. Al agregar los taxones faltantes a los enunciados de dos áreas se obtienen todas las posibles soluciones. El siguiente paso consiste en agregar el área faltante al cladograma informativo, lo que presenta diferentes alternativas en la posición de éste, que formará un nuevo componente, lo cual hace que haya diferentes cladogramas informativos. Cuando se han agregado todas las áreas y se conocen cuántos cladogramas son informativos se puede obtener el peso de los componentes, que no es más que la frecuencia de aparición del componente en los distintos cladogramas. La matriz de datos se analiza con Hennig86 o PAUP y se pueden aplicar pesos diferenciales a las columnas.

Este método se ha aplicado en diversos artículos como Ladiges *et al.* (1992), Morrone (1993) y Morrone *et al.* (1994, 1997). Kluge (1993) ha criticado el enfoque de los enunciados de tres taxones, principalmente por sus aplicaciones taxonómicas, algunas de las cuales se podrían hacer extensivas a la biogeografía (Morrone y Crisci, 1995).

Árboles reconciliados. El concepto de árboles reconciliados se desarrolló independientemente en sistemática molecular, parasitología y biogeografía, como una forma de describir asociaciones históricas entre genes y organismos (Goodman *et al.*, 1979), parásitos y huéspedes (Mitter y Brooks, 1983) y organismos y áreas (Page, 1990, 1993b; Page y Charleston, 1998). Fue propuesto por Page (1994) como un método que maximiza la cantidad de codivergencia o historia compartida entre diferentes cladogramas de áreas, al minimizar pérdidas (debidas a extinción o a taxones no recolectados) y duplicaciones (eventos independientes de la vicarianza de las áreas) cuando se combinan diferentes cladogramas de áreas para obtener un solo cladograma general de áreas.

Cuando hay correspondencia entre el cladograma de áreas y el de los organismos que las habitan, ambos cladogramas pueden reconciliarse sin problema (Fig. 7). En otras palabras, hay una perfecta correspondencia entre las ramas terminales y los nodos internos de ambos. Sin embargo, en la mayoría de los casos, no existe una correspondencia

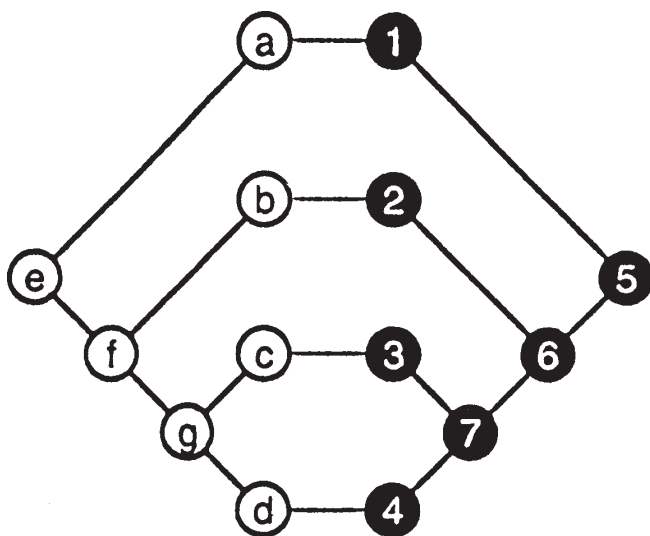


Fig. 7. Ejemplo de correspondencia total entre el cladograma de áreas y el de los organismos que las habitan (modificado de Page, 1994).

entre las topologías de dos árboles que se desea reconciliar. El método general se ilustra en la Figura 8. En estos casos, la forma de reconciliar dos árboles es duplicando nodos internos. En el ejemplo, se duplicó el nodo "6" dando lugar a un nodo idéntico "6'" que contiene los taxones terminales "4, 12 y 13".

En el caso de la biogeografía, la codivergencia entre áreas y organismos equivale a vicarianza; las duplicaciones equivalen a especiación de los organismos independientemente de los eventos de vicarianza; la transferencia horizontal equivale a dispersión; y las pérdidas equivalen a extinción del taxón. Las medidas de congruencia entre dos árboles son las siguientes: las duplicaciones representan las divergencias independientes entre el huésped y el asociado; a más duplicaciones menos codivergencia. Ramas que se agregan, número de nodos que se agregan (ítems de error, no significado biológico directo). El número mínimo de pérdidas puede significar extinciones.

Este tipo de métodos de análisis de asociaciones históricas se siguen refinando y se espera que en el futuro se desarrollen aún más (Page y Charleston, 1998).

Análisis de subárboles (TASS). Nelson y Ladiges (1996) presentaron un algoritmo que construye subárboles, iniciando del nodo terminal hacia la punta del cladograma, implementado en su programa TASS. Este análisis de subárboles es un método de valor potencial para la biogeografía cladística. El procedimiento que se sigue es el de reducir uno o más cladogramas complejos en más de un subárbol libre de

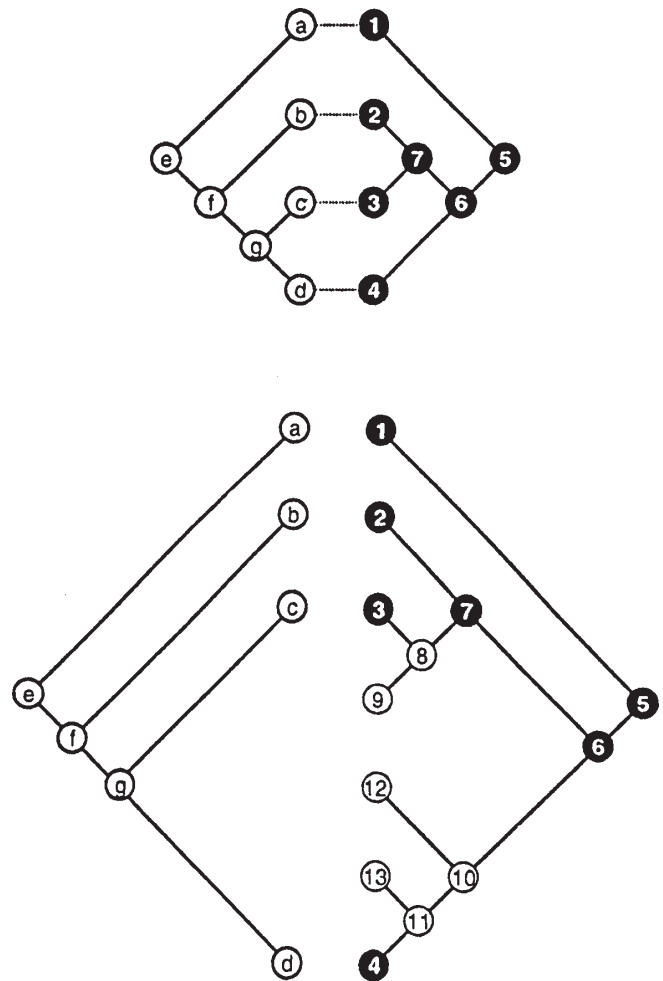


Fig. 8. Método de árboles reconciliados (tomado de Page, 1994). a, Árboles de áreas y organismos que no se corresponden uno a uno; b, árbol reconciliado que se obtiene duplicando el nodo 6.

paralogía en el sentido geográfico. Los datos geográficos se asocian con los nodos informativos de cada subárbol. Estos datos asociados son los únicos datos realmente relevantes para la biogeografía cladista.

Una aplicación de esta técnica es la de Morrone y Urturbey (1997).

Análisis de dispersión-vicarianza (DIVA). Propuesto por Ronquist (1997) como un método biogeográfico que reconstruye distribuciones ancestrales de una filogenia dada, sin asumir ningún tipo de relación en cuanto a la forma de las relaciones de área. Trata a la dispersión y a la extinción especialmente. Es un método que reconstruye la biogeografía histórica de grupos individuales. Sin embargo, puede usarse también para encontrar las relaciones generales de un área, sobre todo cuando dichas relaciones no se conforman con un patrón jerárquico.

Controversia entre panbiogeógrafos y biogeógrafos cladistas

Para los biogeógrafos cladistas es indispensable que los taxones analizados sean monofiléticos. El método de la biogeografía cladística consiste en la sustitución de los taxones (comúnmente especies) en un cladograma por las áreas que estos ocupan, por ello, es necesaria la mayor resolución posible de las relaciones filogenéticas para inferir las relaciones de las áreas. En otras palabras, la sistemática puede ser un recurso para inferir homología evolutiva en el espacio, pero no al revés; la distribución geográfica no es un recurso necesario y suficiente para inferir homología evolutiva en la forma. El gran problema de la biogeografía cladística es la disponibilidad de suficientes grupos, cuyas filogenias se consideren satisfactoriamente resueltas.

Para la panbiogeografía, un grupo no puede calificarse de monofilético si no muestra congruencia tanto en espacio como en forma (Craw, 1988). La inferencia de origen común debe probarse simultáneamente en biogeografía y sistemática, por lo tanto, no es necesario partir del supuesto de que los grupos en los que se basa el análisis biogeográfico sean monofiléticos. En todo caso, la posibilidad de monofilia de los grupos es otra hipótesis a comprobar o refutar, mediante el análisis de su distribución geográfica en conjunto con otros grupos que se distribuyen en las mismas áreas o localidades. En resumen, tanto la sistemática puede ser una fuente de evidencia para la biogeografía, como la biogeografía puede arrojar luz sobre el análisis sistemático. Esta diferencia, que parece solo de método, se fundamenta en una concepción más dura de la panbiogeografía, en cuanto a la correspondencia entre las historias de la biota y la Tierra. En los últimos años, sin embargo, algunos autores como Craw (1989), admiten la posibilidad de usar la información filogenética para orientar los trazos individuales o estándar (generalizados), pero insisten en la idea de que éste es sólo un recurso y no un árbitro que decida el rumbo del análisis.

De cualquier forma, a pesar de estos puntos de conflicto, parece asomarse la posibilidad de una síntesis metodológica en la biogeografía histórica. Muchos métodos se habrán de compartir en la medida que se resuelvan más hipótesis filogenéticas y se conozcan mejor sus distribuciones.

Referencias

- Andersen, N. M.** 1991. Cladistic biogeography of marine water striders (Insecta, Hemiptera) in the Indo-pacific. *Aust. Syst. Bot.*, 4: 151-163.
- Bremer, K.** 1993. Intercontinental relationships of African and South American Asteraceae: A cladistic biogeographic analysis, pp. 105-135 en: P. Goldblatt (ed.), *Biological relationships between Africa and South America*, Yale University Press.
- Brooks, D. R.** 1985. Historical ecology: A new approach to studying the evolution of ecological associations. *Ann. Missouri Bot. Gard.*, 72: 60-680.
- Brooks, D. R.** 1990. Parsimony analysis in historical biogeography and coevolution: Methodological and theoretical update. *Syst. Zool.*, 39: 14-30.
- Carpenter, J. M.** 1992. Incidit in Scyllam qui vult vitare Charybdim. *Cladistics*, 8: 100-102.
- Carpenter, J. M.** 1993. Biogeographic patterns in the Vespidae (Hymenoptera): Two views of Africa and South America, pp. 139-155 en: P. Goldblatt (ed.), *Biological relationships between Africa and South America*, Yale University Press, New Haven.
- Cracraft, J.** 1988. Deep-history biogeography: Retrieving the historical pattern of evolving continental biotas. *Syst. Zool.*, 37: 221-236.
- Craw, R. C.** 1984. Biogeography and biogeographical principles. *New Zealand Ent.*, 8: 49-52.
- Craw, R. C.** 1988. 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.** 1989. New Zealand biogeography: A panbiogeographic approach. *New Zealand J. Zool.*, 16: 527-547.
- Crisci, J. V., Cigliano, M. M., Morrone, J. J. y S. Roig-Juñent.** 1991. Historical biogeography of southern South America. *Syst. Zool.*, 40: 152-171.
- Croizat, L.** 1982. Vicariance/vicariism, panbiogeography, "vicariance biogeography", etc.: a clarification. *Syst. Zool.* 31: 291-304.
- Espinosa, D. y J. Llorente.** 1993. *Fundamentos de biogeografías Filogenéticas*. UNAM y Conabio.
- Goodman, M., J. Czelusniak, G. W. Moore, A. E. Romero-Herrera y G. Matsuda.** 1979. Fitting the gene lineage into its species lineage: A parsimony strategy illustrated by cladograms constructed from globin sequences. *Syst. Zool.*, 28: 132-168.
- Hennig, W.** 1950. *Grundzüge einer theorie der phylogenetischen systematik*. Berlin, Deutscher Zentralverlag.
- Hennig, W.** 1968. *Elementos de una sistemática filogenética*. EUDEBA, Buenos Aires, Argentina.
- Humphries, C. J.** 1992. Cladistic biogeography, pp. 137-159 en: Forey, P. L. et al. (eds.), *Cladistics: A practical course in systematics*, The Systematics Association Publication 10, Oxford Science Publications, Clarendon Press, Oxford.
- Humphries, C. J., P. Y. Ladiges, M. Roos y M. Zandee.** 1988. Cladistic biogeography, pp. 371-404 en: Myers, A.A. y P. S. Giller (eds.), *Analytical biogeography: An integrated approach to the study of animal and plant distributions*, Chapman & Hall, Londres y New York.
- Humphries, C. J. y L. R. Parenti.** 1986. *Cladistic biogeography*. Oxford University Press, Oxford.
- Humphries, C. J. y L. R. Parenti.** 1999. *Cladistic biogeography: Interpreting patterns of plant and animal distributions*. Oxford Biogeography series no. 12, Oxford University Press, Oxford.
- Kluge, A. G.** 1988. Parsimony in vicariance biogeography: A quantitative method and a greater Antillean example. *Syst. Zool.*, 37: 315-328.
- Kluge, A. G.** 1993. Three-taxon transformation in phylogenetic inference: ambiguity and distortion as regards explanatory power. *Cladistics*, 9: 246-259.
- Ladiges, P. Y., S. M. Prober y G. Nelson.** 1992. Cladistic and biogeographic analysis of the 'blue ash' eucalyptus. *Cladistics*, 8: 103-124.
- Liebherr, J. K.** 1988. General patterns in West Indian insects, and graphical biogeographic analysis of some circum-Caribbean *Platynus* beetles (Carabidae). *Syst. Zool.*, 37: 385-409.
- Mayden, R. L.** 1988. Vicariance biogeography, parsimony, and evolution in North American freshwater fishes. *Syst. Zool.*, 37: 329-355.
- Mickevich, M. F.** 1981. Quantitative phylogenetic biogeography, pp. 202-222 en: Funk, V.A. y D.R. Brooks (eds.), *Advances in cladistics: Proceedings of the First Meeting of the Willi Hennig Society*, New York Botanical Garden, New York.
- Mitter, C. y D. R. Brooks.** 1983. Phylogenetic aspects of coevolution, pp. 65-98 en: Futuyma, D.J. y M. Slatkin (eds.), *Coevolution*, Sinauer, Sunderland.
- Morrone, J. J.** 1993. Cladistic and biogeographic analyses of the weevil genus *Listroderes* Schoenerr (Coleoptera: Curculionidae). *Cladistics*, 9: 397-411.

- Morrone, J. J. y Carpenter, J. M.** 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. y Crisci, J. V.** 1995. Historical biogeography: Introduction to methods. *Annu. Rev. Ecol. Syst.*, 26: 373-401.
- Morrone, J. J., L. Katinas y J. V. Crisci.** 1997. A cladistic biogeographic analysis of Central Chile. *J. Comp. Biol.*, 2 (1): 25-42.
- Morrone, J. J., S. Roig Juñent y J. V. Crisci.** 1994. Cladistic biogeography of terrestrial subantarctic beetles (Insecta: Coleoptera) from South America. *Natl. Geog. Res. Expl.*, 10: 104-115.
- Morrone, J. J. y Urturbey.** 1997. Historical biogeography of the northern Andes: A cladistic analysis based on five genera of Rhytirrhini (Coleoptera: Curculionidae) and *Barnadesia* (Asteraceae). *Biogeographica*, 73 (3): 115-121.
- Nelson, G.** 1984. Cladistics and biogeography, pp. 273-293 en: Duncan, T. y T. F. Stuessy (eds.), *Cladistics: Perspectives on the reconstruction of evolutionary history*, Columbia University Press, New York.
- Nelson, G. y P. Y. Ladiges.** 1991a. Standard assumptions for biogeographic analyses. *Aust. Syst. Bot.*, 4: 41-58.
- Nelson, G. y P. Y. Ladiges.** 1991b. Three-area statements: Standard assumptions for biogeographic analysis. *Syst. Zool.*, 40: 470-485.
- Nelson, G. y P. Y. Ladiges.** 1993. Missing data and three-item analysis. *Syst. Zool.*, 40: 470-485.
- Nelson, G. y P. Y. Ladiges.** 1996. Paralogy in cladistic biogeography and analysis of paralogy-free subtrees. *Am. Mus. Novit.*, 3157:1-58.
- Nelson, G. y N. I. Platnick.** 1981. *Systematics and biogeography: Cladistics and vicariance*. Columbia Univ. Press.
- Nelson, G. y N. I. Platnick.** 1991. Three taxon statements: A more precise use of parsimony? *Cladistics*, 7: 351-366.
- Page, R. D. M.** 1989a. *COMPONENT user's manual. Release 1.5*. Published by the author, Auckland.
- Page, R. D. M.** 1989b. Comments on component-compatibility in historical biogeography. *New Zealand J. Zool.*, 16: 471-483.
- Page, R. D. M.** 1990. Component analysis: A valiant failure? *Cladistics*, 6: 119-136.
- Page, R. D. M.** 1993a. *COMPONENT user's manual. Release 2.0*. The Natural History Museum, Londres.
- Page, R. D. M.** 1993b. Genes, organisms, and areas: The problem of multiple lineages. *Syst. Biol.*, 42: 77-84.
- Page, R. D. M.** 1994. Maps between trees and cladistic analysis of historical associations among genes, organisms, and areas. *Syst. Biol.*, 43: 58-77.
- Page, R. D. M. y M. A. Charleston.** 1998. Trees within trees: Phylogeny and historical associations. *Tree*, 13 (9): 356-359.
- Platnick, N. I.** 1988. Systematics, evolution and biogeography: A Dutch treat. *Cladistics*, 4: 308-313.
- Platnick, N. I. y G. Nelson.** 1978. A method of analysis for historical biogeography. *Syst. Zool.*, 21: 1-16.
- Ronquist, F.** 1997. Dispersal-Vicariance analysis: A new approach to the quantification of historical biogeography. *Syst. Biol.*, 46 (1): 195-203.
- Rosen, D. E.** 1978. Vicariant patterns and historical explanation in biogeography. *Syst. Zool.*, 24: 431-464.
- Seberg, O.** 1991. Biogeographic congruence in the South Pacific. *Aust. Syst. Bot.*, 4: 127-136.
- Wiley, E. O.** 1980. Phylogenetic systematics and vicariance biogeography. *Syst. Bot.*, 5: 194-20.
- Wiley, E. O.** 1981. *Phylogenetics: The theory and practice of phylogenetic systematics*. Wiley Interscience, New York.
- Wiley, E. O.** 1987. Methods in vicariance biogeography, pp. 283-306 en: Hovenkamp, P. et al. (eds.), *Systematics and evolution: A matter of diversity*, Institute of Systematic Botany, Utrecht University, Utrecht.
- Wiley, E. O.** 1988a. Parsimony analysis and vicariance biogeography. *Syst. Zool.*, 37: 271-290.
- Wiley, E. O.** 1988b. Vicariance biogeography. *Annu. Rev. Ecol. Syst.*, 19: 513-542.
- Zandee, M. y M. C. Roos.** 1987. Component-compatibility in historical biogeography. *Cladistics*, 3: 305-332.

MÉTODOS EN BIOGEOGRAFÍA CLADÍSTICA: EL EJEMPLO DEL CARIBE

Brian R. Warren y Brian I. Crother

Hay varias cuestiones que se deberían tener en cuenta al analizar la reconstrucción de las relaciones entre áreas empleando información filogenética. La primera de ellas es la existencia de algunos factores críticos que influyen en el proceso. Si cada área de endemismo estuviera representada por una sola distribución taxonómica, la reconstrucción de las relaciones entre áreas no sería problemática. Sin embargo, y tal como lo demuestra un análisis somero de la literatura secundaria (e.g., Nelson y Platnick, 1981; Humphries y Parenti, 1986; Myers y Giller, 1988), este asunto no es tan simple.

El primer (y más crucial) paso en un análisis biogeográfico es la selección de áreas de endemismo. Aunque este problema es tratado ocasionalmente en la literatura, no es trivial. Cracraft (1985), Harold y Mooi (1994) y Morrone (1994) discuten algunos problemas asociados con la delimitación de áreas de endemismo. Las áreas de endemismo son literalmente las áreas que contienen taxones endémicos, es decir los taxones que se encuentran solamente en estas áreas. (Andersson, 1994 provee una discusión del concepto de endemismo y su uso en biología, a pesar de que la relevancia contextual del mismo es tangencial, cuando menos.) Estas áreas son usadas efectivamente como taxones en casi todos los métodos de la biogeografía cladística (pero ver Hovenkamp, 1997, quien niega que las áreas de endemismo posean realidad ontológica; nosotros estamos en desacuerdo con el autor, aunque aquí no exploraremos el tema en gran detalle). Como en cualquier análisis filogenético, la identificación correcta de los taxones en estudio es gran importancia. El principal problema al definir las áreas de endemismo es la escala. ¿Qué constituye un área de endemismo? Áreas incorrectamente definidas pueden conducir a dificultades al interpretar hipótesis biogeográficas (un ejemplo de este problema está bien caracterizado por Page y Lydeard, 1994).

Para evitar el problema asociado con la delimitación de las áreas de endemismo, hemos utilizado un área, las Antillas Mayores, que ha sido considerada en varios estudios previos, dividida en un número de áreas de endemismo, generalmente coincidentes con límites geológicos actuales (i.e., diferentes islas representan diferentes áreas). Sin embargo, queríamos destacar que esto es una cuestión de conveniencia, y que en modo alguno intenta trivializar el tema de la delimitación de las áreas de endemismo. A pesar de los procedimientos descritos por Harold y Mooi (1994) y Morrone (1994), esto aún es un tema controvertido.

Una vez que las áreas de endemismo han sido seleccionadas y definidas, el investigador necesita un método para reconstruir las relaciones entre las áreas. La implementación de los distintos métodos requiere considerar ciertos problemas, como taxones ampliamente distribuidos, distribuciones redundantes y áreas faltantes. Se han desarrollado ciertas reglas metodológicas para manejar estos problemas, denominadas supuestos biogeográficos. El primero de ellos es el supuesto 0, desarrollado por Wiley (1987) y Zandee y Roos (1987); en esencia niega el uso de componente alguno que no esté presente en el cladograma taxonómico original cuando se generan los cladogramas de áreas fundamentales. Los supuestos 1 y 2 fueron desarrollados por Nelson y Platnick (1981) en su obra seminal sobre biogeografía cladística. El supuesto 1 asume que lo que es verdadero para un grupo en un área debe también serlo para las demás áreas, mientras que el supuesto 2 relaja este requerimiento. Las consecuencias de adoptar alguno de estos supuestos dependen del problema, tal como lo discutiremos más adelante.

Los taxones ampliamente distribuidos son aquellos que se encuentran en dos o más áreas estudiadas; se pueden deber a varios procesos,

como la dispersión (transmisión horizontal) y la falla para responder con especiación a un evento vicariante. También se puede deber a un error metodológico del investigador: la definición incorrecta de las áreas de endemismo. Por ello, los taxones ampliamente distribuidos pueden ser informativos o no acerca las relaciones entre áreas, dependiendo de los fenómenos responsables de las distribuciones actuales. Nelson y Platnick (1978) argumentaron que los taxones ampliamente distribuidos son el equivalente biogeográfico de los caracteres plesiomórficos en un análisis filogenético, por lo que deben ser tratados como no informativos. Wiley (1987, 1988a, b) presentó el punto de vista opuesto: los taxones ampliamente distribuidos son evidencia apomórfica de relación entre áreas, de ahí el modo en que los trata el supuesto 0. El supuesto 1 permite que estas áreas constituyan un grupo monofilético (i.e., estuvieron unidas como un área ancestral) o parafilético (i.e., constituyeron un área ancestral junto con alguna área no incluida actualmente en la distribución del taxón ampliamente distribuido). El supuesto 2 permite que el taxón ampliamente distribuido haga que las áreas sean un grupo mono, para o polifilético (las áreas constituyen un compuesto de áreas ancestrales múltiples).

El siguiente ejemplo hipotético demuestra las diferencias. La figura 1a muestra la distribución en las áreas A-D de los taxones 1-3, los cuales están relacionados como muestra la figura 1b. El único cladograma de áreas fundamental generado por el supuesto 0 se muestra en la figura 1c. Este supuesto considera que las áreas C y D son hermanas, debido a la evidencia del taxón 3. El supuesto 1 permite dos topologías adicionales, en que las áreas C y D constituyen un grupo parafilético. El supuesto 2 permite otros cuatro cladogramas de áreas fundamentales, generados al dejar 'flotar' todas excepto una de las ocurrencias del taxón ampliamente distribuido en cualquier posición del cladograma. Los supuestos 1 y 2 implican que lo que el investigador ha identificado como un taxón ampliamente distribuido único, en el futuro puede ser resuelto en dos taxones separados, posiblemente no relacionados cercanamente.

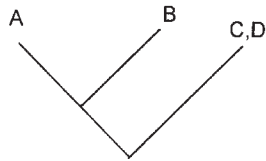
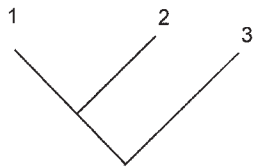
Las distribuciones redundantes se deben a la presencia de dos o más taxones endémicos en un área. Aquí distinguiremos dos niveles de redundancia: (1) redundancia taxonómica en un área, y (2) redundancia de un clado. Ejemplos de ellas se presentan en las figuras 2a-b. En la figura 2a, el área B contiene los taxones 2 y 3. En la figura 2b, el subclado de las áreas C-D está representado dos veces, una por los taxones 2-3 y otra por los taxones 5-6. Tradicionalmente, los autores no han distinguido entre ambas redundancias, pero nosotros lo hacemos para llamar la atención acerca de la posibilidad que 2b sea un ejemplo de dos subgrupos de taxones que proveen evidencia *independiente* para la relación entre las áreas C y D. Esto solo es posible si el cladograma se interpreta bajo el supuesto 0. Nótese la diferencia entre éste y el tipo de redundancia de la figura 2a. Los dos taxones individuales que ocupan el área B no proveen información sobre las relaciones del área B. Por ello, seguimos a Brooks (1990) en recomendar que tales distribuciones se codifiquen usando el 'inclusive-ORing', si el investigador elige usar el supuesto 0 y/o el análisis de parsimonia de Brooks.

Todos los niveles de redundancia son tratados del mismo modo usando los otros supuestos biogeográficos. El ejemplo simple y no informativo de la figura 2a puede ser solo colapsado bajo los tres supuestos; el cladograma no implica otra relación que (A,(B,(C,D))) (la figura 2b es diferente, y podría ser tratada como se describió para los supuestos 1 y 2). Un ejemplo más real es el de la figura 3 (tomado de Page, 1988; Fig. 5), donde en 3a puede verse que el área D está representada por uno

A

| | | | | |
|---|---|---|---|---|
| | A | B | C | D |
| 1 | 1 | 0 | 0 | 0 |
| 2 | 0 | 1 | 0 | 0 |
| 3 | 0 | 0 | 1 | 1 |

B



C

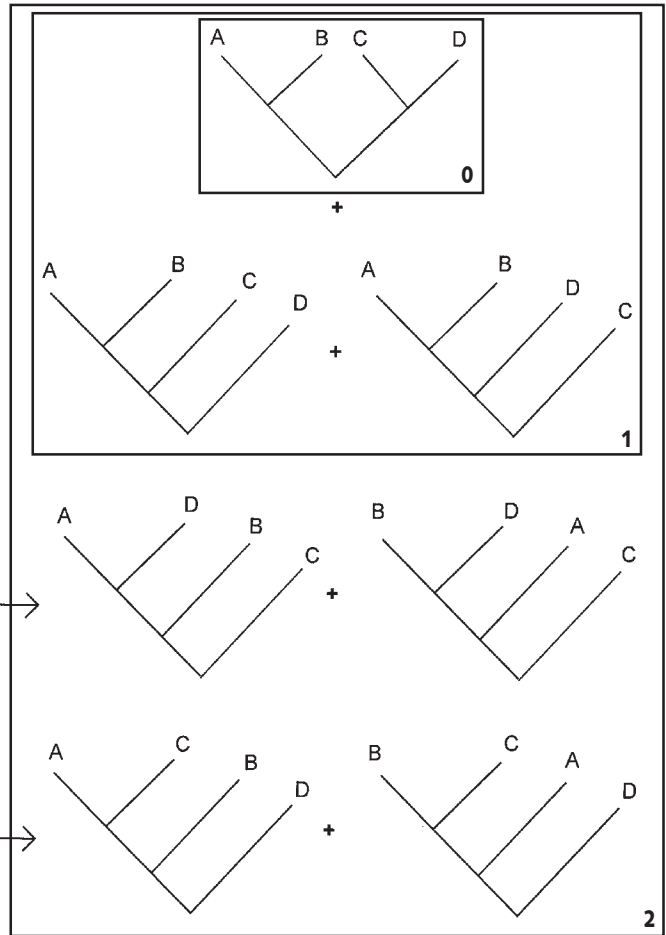
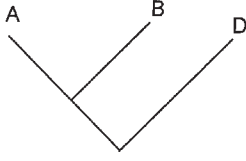
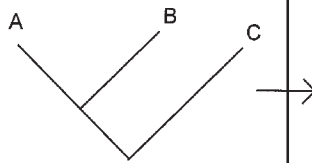
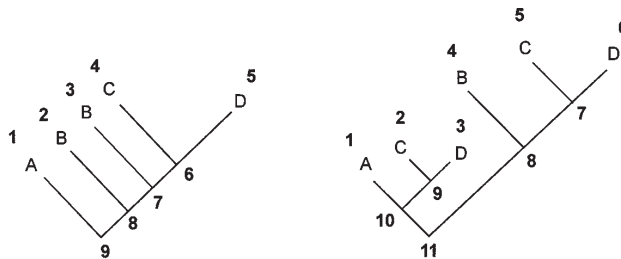


Fig. 1. Aplicación de los supuestos biogeográficos 0, 1 y 2 a los taxones ampliamente distribuidos (ver discusión en el texto).



| | | | | | | | | | |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| | 1 | 2 | 3 | 4 | 5 | 6 | 7 | 8 | 9 |
| A | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 |
| B | 0 | 1 | 1 | 0 | 0 | 1 | 1 | 1 | 1 |
| C | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 1 | 1 | 1 | 1 |
| D | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 |

| | | | | | | | | | | | |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|----|----|
| | 1 | 2 | 3 | 4 | 5 | 6 | 7 | 8 | 9 | 10 | 11 |
| A | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 1 |
| B | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 1 |
| C | 0 | 1 | 0 | 0 | 1 | 0 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 |
| D | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 |

A

B

Fig. 2. Dos clases de distribuciones redundantes (discusión en el texto).

de los taxones más plesiomórficos y uno de los más derivados del cladograma taxonómico original. El uso del supuesto 0 y el 'inclusive-ORing' con este tipo de distribución conduce a problemas, como fue señalado por O'Grady y Deets (1987); lo discutiremos más adelante. Bajo el supuesto 1, se toman ambas distribuciones como válidas; por ello, debería haber una serie de eventos de especiación y extinción que

lleven al taxón relictual en D (Fig. 3b). Bajo el supuesto 2, se puede considerar que la distribución disyunta es consecuencia de transmisión horizontal (dispersión), por lo que las dos topologías se derivan de la hipótesis inicial (Fig. 3c).

Las áreas faltantes son áreas presentes en uno o más cladogramas fundamentales de áreas, pero que están ausentes de uno o más de los otros cladogramas fundamentales de áreas. Esta situación se presenta cuando ningún taxón de un clado está presente en un área dada (ver la figura 4 para un ejemplo simple). En 4a, el primer clado tiene las cuatro áreas A-D, cada una con su propio taxón endémico. El equivalente aditivo binario de este cladograma se muestra debajo del diagrama. Ahora refiérase a la figura 4b: el área C está faltante del cladograma. Cuando los valores del segundo clado se agregan a la matriz, no se genera ninguna apomorfia ('1'), por consiguiente, el segundo clado no es informativo con respecto a las relaciones del área C. Los tres supuestos biogeográficos tratan las áreas faltantes de esta manera. En su formulación original (Brooks, 1981), el análisis de parsimonia de Brooks fue diseñado para tratar a los huéspedes con datos de parásitos ausentes como el resultado de ausencia primitiva del grupo de parásitos en el huésped. Ello no se debió realmente a ningún conocimiento *a priori* de parte de Brooks, sino a que él optó por codificar los taxones faltantes como ausentes ('0') más que como faltantes ('?'). Sin embargo, la codificación de ausencia implica conocer que el taxón nunca estuvo ahí. Esto generalmente no está justificado por los datos, ya que la ausencia en un área puede ser la consecuencia de ausencia primitiva o extinción subsiguiente de los taxones que ocupan el área. Wiley (1988a, b) sugirió que el código '?' sería más apropiado, y más tarde Brooks (1990) estuvo de acuerdo con la idea. Page (1990a) resumió la información que presentamos aquí.

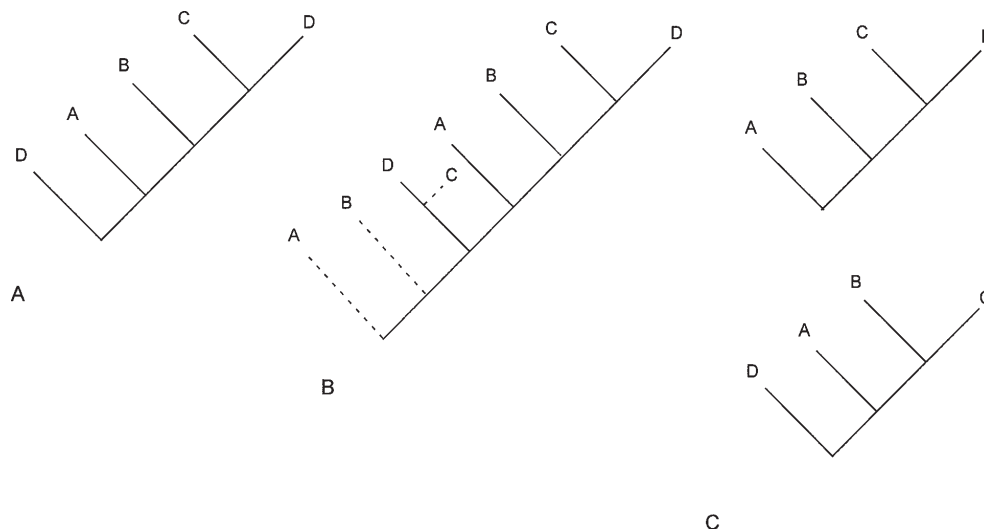


Fig. 3. Un ejemplo de una distribución redundante problemática. 3a, El taxón D se encuentra a la vez en las áreas más 'plesiomórfica' y 'apomórfica'; 3b, la resolución bajo el supuesto 1 asume que los eventos de extinción son los responsables de la ocurrencia duplicada de D en la raíz del árbol, por lo que A-C deben haber estado también presentes y D es un relicto de un clado mayor que contenía los cuatro taxones; 3c, la resolución bajo el supuesto 2 considera que una de las ocurrencias de D se podría deber a un evento de dispersión, por lo que se generan topologías basadas en la posibilidad que cualquiera de los dos D se hayan transmitido verticalmente. (Tomado de Page, 1988).

Breve historia de los métodos

Los métodos biogeográficos evolucionaron en un periodo extremadamente corto de tiempo y espacio, lo cual refleja lo relativamente reciente y rápido del cambio de paradigma en los enfoques teóricos de la biogeografía histórica (Pregill y Crother, 1999). El hecho que este proceso evolutivo no haya estado exento de controversia y un cierto grado de acrimonia no es una sorpresa, incluso para un lector casual de la literatura biogeográfica primaria (e.g., Croizat, 1982; Platnick y Nelson, 1988). Para nuestro propósito, creemos que resulta irrelevante revisar estos debates en detalle, que fueron una mezcla de malentendidos, disputas personales y, en algunos casos, genuinas divergencias. Por el contrario, hemos preferido resumir brevemente los desarrollos mayores que condujeron al cambio a un paradigma vicariante, a fines de la década de 1960.

La biogeografía emergió como una ciencia en la última parte del siglo XIX, con los trabajos de Darwin (1859) y Wallace (1876). Desde esa época y hasta la mitad del siglo XX, las explicaciones biogeográficas se refirieron esencialmente a patrones de dispersión individuales o concordantes; algunos ejemplos de las contribuciones más relevantes son los de Darlington (1957), Simpson (1940) y Mayr (1942). No hubo ningún cuestionamiento serio a este paradigma dispersalista, hasta que Croizat (1952, 1958, 1964) publicó sus estudios biogeográficos meticulosos. Al estudiar las distribuciones de taxones y representarlas en mapas como 'trazos', Croizat postuló que los continentes hoy en día fragmentados habrían estado unidos en el pasado, antes del redescubrimiento a fines de la década de 1960 del trabajo de Wegener (1929) sobre deriva continental. Croizat consideró que la vicarianza era la explicación de primer orden para explicar la distribución de los seres vivos. Este quiebre con la tradición dispersalista constituye uno de sus mayores logros. Algunos biogeógrafos actualmente rechazan el uso de los trazos generalizados por dos razones: (1) los trazos confunden proximidad geográfica actual con relación, y (2) los trazos no utilizan información filogenética, la que Croizat consideró irrelevante (Platnick y Nelson, 1988). A pesar de que hoy en día pocos emplean los métodos de trazos propuestos por Croizat, sus estudios tuvieron un impacto enorme en el crecimiento de la biogeografía histórica.

Casi simultáneamente con el trabajo de Croizat se publicó el estudio de Brundin (1966) sobre distribuciones transantárticas de Chironomidae. Brundin denominó a su enfoque 'biogeografía filogenética'. Este

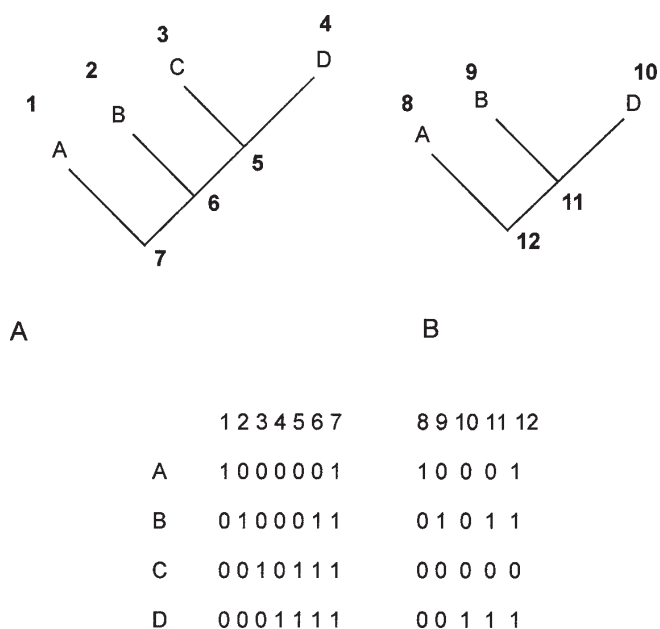


Fig. 4. El problema de las áreas faltantes (discusión en el texto).

método (Brundin, 1981, 1988; Platnick, 1981), enraizado en el método cladístico de Hennig (1950, 1965), emplea la 'regla de la progresión' de Hennig, de acuerdo con la cual los taxones más plesiomórficos se encuentran cerca del centro de origen del clado, y a medida que nos alejamos del mismo, los taxones son cada vez más derivados. A diferencia de Croizat, Brundin utilizó cladogramas taxonómicos en conjunción con la información distribucional para desarrollar sus hipótesis biogeográficas. Sin embargo, Brundin (1981) visualizó la dispersión como una explicación tan importante como la vicarianza para explicar las distribuciones, y en esto su enfoque se distingue del de Croizat y de los métodos desarrollados posteriormente.

El trabajo de Nelson y Platnick (1981) sobre cladística y biogeografía representó la primera síntesis que caracterizó en detalle la 'nueva siste-

mática'. Estos autores describieron el método del análisis de componentes, como la combinación del enfoque de Croizat (1958, 1964) y el enfoque panbiogeográfico-hennigiano de Rosen (1975, 1978) al estudio de las distribuciones de los géneros de peces *Heterandria* y *Xiphophorus*. Más tarde, Croizat (1982) desaprobó este nuevo enfoque, y la panbiogeografía persiste en forma modificada en el trabajo de Craw (1982, 1988a, b) y otros.

El análisis de los componentes de Nelson y Platnick (1981; también Nelson, 1974, 1978; Platnick y Nelson, 1978) implica generar cladogramas fundamentales de áreas para clados endémicos de las áreas en estudio, los cuales resultaron de un análisis filogenético estándar de los taxones en cuestión. Los cladogramas resultantes se convierten en cladogramas fundamentales de áreas, sustituyendo los nombres de las áreas de distribución de los taxones por los nombres de los taxones en el cladograma. Estos cladogramas fundamentales de áreas se combinan uniendo los componentes comunes (en otras palabras, generando un cladograma de consenso de Nelson, 1979 para ellos) para obtener un cladograma general de áreas, el cual representa la mejor hipótesis de relaciones entre las áreas analizadas, con base en la información biológica disponible. En la literatura sistemática existe alguna confusión en cuanto a la naturaleza precisa de los árboles de consenso de Nelson (1979), Page (1988, 1989) notó que los árboles de consenso de Nelson han sido confundidos con árboles de consenso estricto. La diferencia es que estos últimos no contienen componente alguno que no esté presente en *todos* los árboles comparados, mientras que los árboles de consenso de Nelson incluirán aquellos componentes presentes en la mayoría de los mismos. Es decir, que este último es generado a partir del 'clique' que contenga a los componentes replicados con mayor frecuencias (Page, 1989: 182). Es similar a los métodos de consenso de mayoría (Margush y McMorris, 1981), aunque los árboles de consenso de Nelson poseen un número mayor de componentes informativos, ya que incorporan aquellos componentes que no contradicen a ninguno de aquellos hallados en la mayoría de los árboles comparados.

Brooks (1981) publicó un trabajo sobre coevolución de helmintos parásitos y sus huéspedes, en que presentó un método para contrastar hipótesis de coevolución codificando las filogenias de los parásitos como filogenias de huéspedes y observando las incongruencias. Este trabajo fue expandido posteriormente por Wiley (1987, 1988a, b), conduciendo al desarrollo del método conocido como análisis de parsimonia de Brooks ('Brooks parsimony análisis' o BPA). Este método difiere del método del análisis de los componentes en que las matrices de datos disponibles para clados diferentes fueron combinadas en una única matriz, tratando a las áreas como taxones y a los taxones como caracteres. Esta matriz se analiza con los procedimientos filogenéticos estándar para producir uno o más cladogramas generales de áreas. El BPA empleó un nuevo supuesto biogeográfico (Wiley, 1987; Zandee y Roos, 1987), el supuesto 0, de acuerdo con el cual los taxones ampliamente distribuidos pueden proveer evidencia acerca de relación entre las áreas que habitan. De hecho, la selección del método para tratar los taxones ampliamente distribuidos debe ser una decisión *a priori*, ya que la matriz se codifica de diferentes modos según el supuesto que se adopte. Un análisis de parsimonia de Brooks puede ser llevado a cabo con cualquier programa diseñado para análisis filogenéticos, e.g. PAUP o PAUP* (Swofford, 1999), Hennig86 (Farris 1989), entre otros.

Page (1988, 1990a, 1993a, b, 1994) y Page y Charleston (1997) desarrollaron un método para resolver las incongruencias entre los cladogramas de áreas y los cladogramas geológicos, el cual tiene una aplicación más amplia en estudios de coevolución. Este enfoque, conocido como 'árboles reconciliados', se basa en el trabajo de Goodman *et al.* (1979). Esencialmente, postula un número mínimo de pérdidas (extinciones) y duplicaciones (especiación) para hacer a los árboles recíprocamente compatibles. La topología que requiera un número mínimo de 'ítems de error' (Page, 1990a) es la solución más parsimoniosa, y así es la hipótesis preferida. El método está implementado en el programa COMPONENT 2.0 (Page, 1993b).

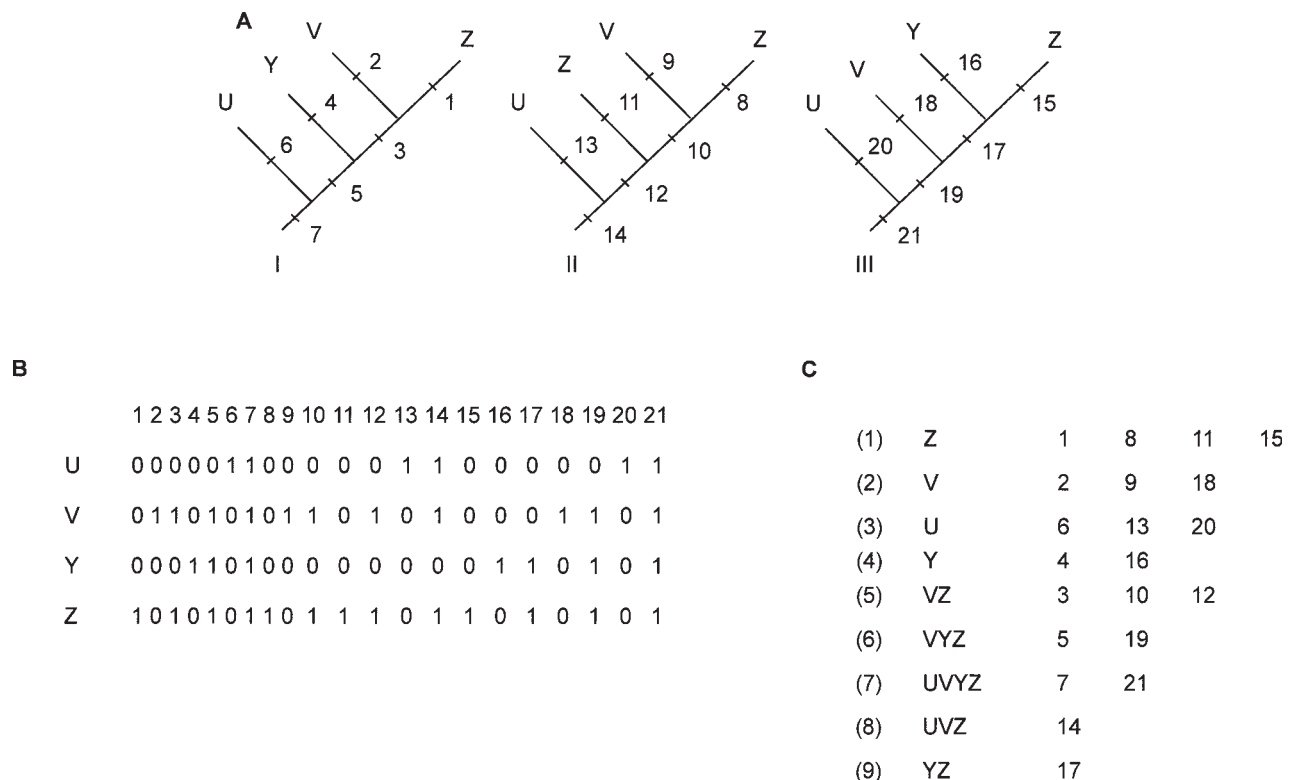


Fig. 5. Un análisis hipotético de compatibilidad de componentes (I). 5a, Tres cladogramas de áreas hipotéticos para los taxones U, V, Y y Z; a cada nodo se le asigna un código numérico; 5b, matriz con la distribución de cada taxón en los 21 nodos de los tres árboles; 5c, cuadro de componentes y aquellos nodos que sustentan a cada uno de ellos.

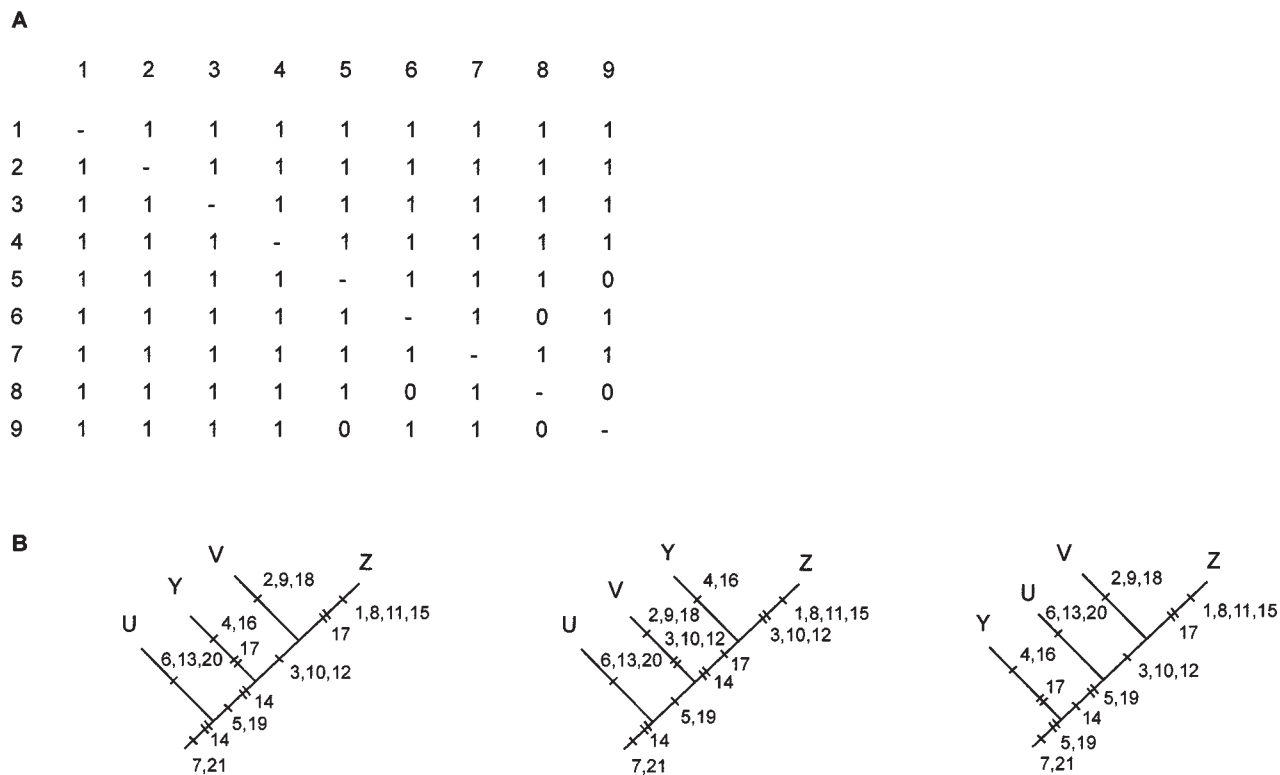


Fig. 6. Un análisis hipotético de compatibilidad de componentes (II). 6a, A partir del cuadro de la figura 5c, una matriz de pasos que ilustra cuáles componentes son compatibles; 6b, se usa el mayor agrupamiento de componentes compatibles para generar los árboles, los cuales son evaluados en cuanto a su homoplasia.

Zandee y Roos (1987) desarrollaron un método llamado análisis de componentes, el cual emplea el 'clique' mayor de conjuntos monotéticos parciales de componentes para generar el cladograma general de áreas. El procedimiento comprende varios pasos. Primero, se crea una matriz de datos con las distribuciones de los taxones en las áreas bajo estudio. A partir de esta matriz, se construye una lista de conjuntos de grupos monotéticos de áreas, usualmente de conjuntos monotéticos *parciales*; es decir, aquellos caracterizados por la presencia de taxones endémicos únicos. La compatibilidad de los conjuntos es evaluada y se seleccionan los 'cliques' máximos para construir uno o más cladogramas generales de áreas. Estos cladogramas son evaluados usando uno o más criterios, y el más apropiado es seleccionado. Este método está implementado en el programa CAFCA (Zandee, 1996). Dado que la literatura sobre compatibilidad de componentes no es extensa, presentamos un ejemplo de este tipo de análisis en las figuras 5 y 6 (modificadas a partir de Humphries *et al.*, 1988). La figura 5a muestra tres cladogramas de áreas hipotéticos representando las relaciones de las áreas U, V, Y y Z. La figura 5b presenta una matriz de clados por áreas, generada rotulando los nodos internos de los cladogramas y produciendo una lista de las distribuciones de acuerdo con la topología. La figura 5c es una tabla de componentes obtenida de la 5b y los 'caracteres' que sustentan cada componente. Ésta se traduce a una matriz de compatibilidad de componentes (Fig. 6a). Finalmente, la matriz es usada para seleccionar el 'clique' de componentes compatibles para construir los cladogramas generales de áreas (Fig. 6b), los cuales son evaluados por su longitud y homoplasia.

Otros métodos más recientes son el de la dispersión-vicarianza (Ronquist, 1997) y el de los eventos de vicarianza (Hovenkamp, 1997). El método de Ronquist se basa en hacer explícita la reconstrucción de las distribuciones taxonómicas ancestrales, optimizándolas en un árbol para reconstruir los eventos geológicos y biológicos. De modo similar, Hovenkamp sugiere un enfoque basado en eventos para la reconstrucción biogeográfica; sin embargo, el autor no adopta una técnica de optimización de caracteres. En su lugar, extrae la información geológica (e.g.,

eventos de vicarianza) y secuencias temporales directamente de los cladogramas de áreas. Estos métodos son relativamente nuevos, y no es nuestra intención discutirlos. En relación con los protocolos basados en eventos, en general diremos que parece poco defendible que la información geológica sea disponible para delinear la evolución de las áreas. Dicho de otro modo, así como frecuentemente faltan datos para los métodos basados en patrones, parecería que los datos requeridos para los métodos basados en información geológica serán aún más difíciles de adquirir. El enfoque de Hovenkamp evita este problema, tratando a todos los eventos cladogenéticos como prueba de eventos vicariantes, pero esto nos parece muy discutible, sobre todo cuando la geología de las áreas está tan poco comprendida.

La evaluación de todos los métodos biogeográficos disponibles es una tarea que excede el objetivo de este capítulo, por ello nos enfocaremos a los métodos que actualmente están en uso, específicamente el análisis de parsimonia de Brooks, el análisis de componentes conjuntamente con el análisis de árboles reconciliados y la compatibilidad de componentes. En la sección siguiente, revisaremos la historia geológica del Caribe que al momento es conocida, y luego consideraremos el modo en que los tres métodos reconstruyen la mejor hipótesis geológica para el Caribe.

Evolución de las Antillas: Evidencia geológica

La evolución geofísica de la región del Caribe es compleja y, a pesar de dos revisiones recientes desde una perspectiva biogeográfica (Crother y Guyer, 1996; Iturralde-Vinent y MacPhee, 1999) aún resulta controvertida. Ya que las conclusiones de estos dos trabajos son bastante diferentes, los compararemos brevemente.

Crother y Guyer (1996) siguieron el enfoque movilista tradicional para explicar el origen del Caribe, tal cual es descrito desde varias perspectivas por Burke (1988), Ross y Scotese (1988), y Pindell y Barrett (1990). En esencia, se asemejan en que sugieren la aparición de un

arco volcánico (el Gran Arco, precursor de las Antillas Mayores) en el Pacífico oriental, en algún momento del cretácico. Este arco se derivó hacia el este, pasando entre América del Norte y del Sur, entre el cretácico tardío y el paleoceno superior. La aparente colisión del arco y el sur de América del Norte (sur de la península de Yucatán) separó Jamaica y el sur de La Española. El resto del arco continuó hacia el este, y colisionó con parte de Cuba y la plataforma de las Bahamas, con el sur de La Española y Jamaica siguiéndoles detrás. Estas colisiones acopladas con movimientos de translación laterales, resultaron en eventos de fragmentación y acreción. Jamaica, y probablemente el sur de La Española, sufrieron inundaciones significativas por periodos extensos, y quizá durante todo el oligoceno. Ya que se desconoce el momento específico de cada evento geológico, queda abierta la puerta para interpretaciones alternativas.

Iturralde-Vinent y MacPhee (1999), aunque en lo general siguieron la interpretación anterior, sugirieron que entre el eoceno y oligoceno, el norte de las Antillas Mayores y de América del Sur estuvieron en contacto mediante un puente compuesto por las Antillas Mayores y la aparentemente aún emergida cordillera de Aves. Ellos denominaron GAARlandia a este puente, argumentando que se mantuvo en subsidencia por 32 millones de años; luego de la subsidencia, el resto de GAARlandia se fragmentó aún más por actividad neotectónica. Las diferencias principales entre ambas hipótesis son: (1) la edad en que las Antillas Mayores estuvieron bajo agua (GAARlandia joven y Gran Arco antiguo), y (2) GAARlandia asume una conexión oriental entre América del Sur y las Antillas Mayores (no norteamericana), mientras

que la perspectiva 'tradicional' asume una conexión occidental entre América del Norte y del Sur, con el Gran Arco llenando el espacio intermedio.

Comparación de métodos: ¿Cuán bien reconstruyen la historia?

Aquí exploraremos los datos biológicos y geológicos disponibles para explicar la evolución del Caribe, a través de los métodos antes señalados. Creemos que un análisis profundo de los métodos revelará sus virtudes y defectos, y presentaremos nuestras recomendaciones al final de esta sección.

El análisis de parsimonia de Brooks compila información de bases de datos biogeográficas individuales en una única matriz, convirtiendo los árboles derivados de dichas bases en una matriz aditiva binaria con caracteres reales e 'hipotéticos' (caracteres representando los nodos internos). Esta matriz es analizada con un programa filogenético. Cualquier distribución problemática puede interpretarse después del análisis de acuerdo con las reglas desarrolladas por Brooks (1990) y Wiley (1988a).

Llevamos a cabo nuestro reanálisis de la matriz de datos de Crother y Guyer (1996), incluyendo datos adicionales de Murphy y Collier (1996; *Rivulus*), Lydeard *et al.* (1995; *Gambusia*), Seidel (1988; *Trachemys*) y Hass (1996; *Sphaerodactylus*). La matriz incluyó 102 'caracteres' de 15 taxones diferentes. La búsqueda heurística con PAUP 3.11 (Swofford, 1993), con las opciones de secuencia de adición al azar con 10 réplicas, 'TBR branch swapping', 'steepest descent' y MULPARS, produjo 12 cladogramas más parsimoniosos de 153 pasos (Fig. 7, consensos estricto y de mayoría). En ambos cladogramas de consenso, las relaciones de las Antillas Mayores son congruentes con la topología presentada por Buskirk (1985) en su revisión de la historia geológica de las Antillas: (Jamaica, (Cuba, (Puerto Rico, La Española))). En el cladograma de consenso estricto se pierde toda resolución más allá de este punto. Lo que sugieren ambos cladogramas de consenso es que las Antillas Mayores poseen una relación más estrecha con alguna combinación de las Antillas Menores, América Central y del Sur, que con América del Norte o África.

Existen algunas diferencias entre estos cladogramas y los obtenidos para la matriz de 79 'caracteres' (de Crother y Guyer, 1996). En el cladograma de consenso de mayoría anterior, ambos grupos centroamericanos se sitúan fuera en una tricotomía con las Antillas Mayores; aquí, América Central Nuclear queda fuera de las Antillas. Además, las Antillas Menores colectivamente son parte de una politomía que incluye América del Norte, del Sur y el grupo antes citado; el norte y sur de las Antillas Menores forman una tricotomía con América del Sur, excluyendo a América del Norte. Además, en el consenso estricto anterior hay una falta completa de resolución más allá de las Antillas Mayores, mientras que en el nuevo, las Antillas Mayores muestran una resolución más estrecha con el grupo (Antillas Menores del norte, Antillas Menores del sur, América del Sur, América Central Inferior y América Central Nuclear) que con América del Norte o África. Aunque la hipótesis geológica presentada es bastante vaga, es la más fuerte con la información disponible. La consecuencia desafortunada de utilizar este cladograma geológico es que un mayor número de árboles serán congruentes con él que con una hipótesis más específica.

La hipótesis de Iturralde-Vinent y MacPhee (1999) de GAARLANDIA implica los siguientes hechos: (1) queda abierta la cuestión de las relaciones de Jamaica, pues no está claro cuál es su área hermana; y (2) América del Sur es el grupo hermano de las Antillas Mayores. El análisis de parsimonia de Brooks favorece el resultado obtenido por Crother y Guyer (1996), postulando una relación entre América Central y las Antillas Mayores, en lugar del agrupamiento de América del Sur-Antillas Mayores, sugerido por la hipótesis GAARLANDIA.

El análisis de parsimonia de Brooks ha sido fuertemente criticado (más notablemente por Page [1988, 1990a, b, 1993a, 1994] y Carpenter [1992]) por varias razones. En principio, y tal como Page lo expresa, este método "lleva a un límite la analogía entre filogenia y biogeografía" (1990a: 125). Esta aseveración es una hipérbole, pero sin embargo Page

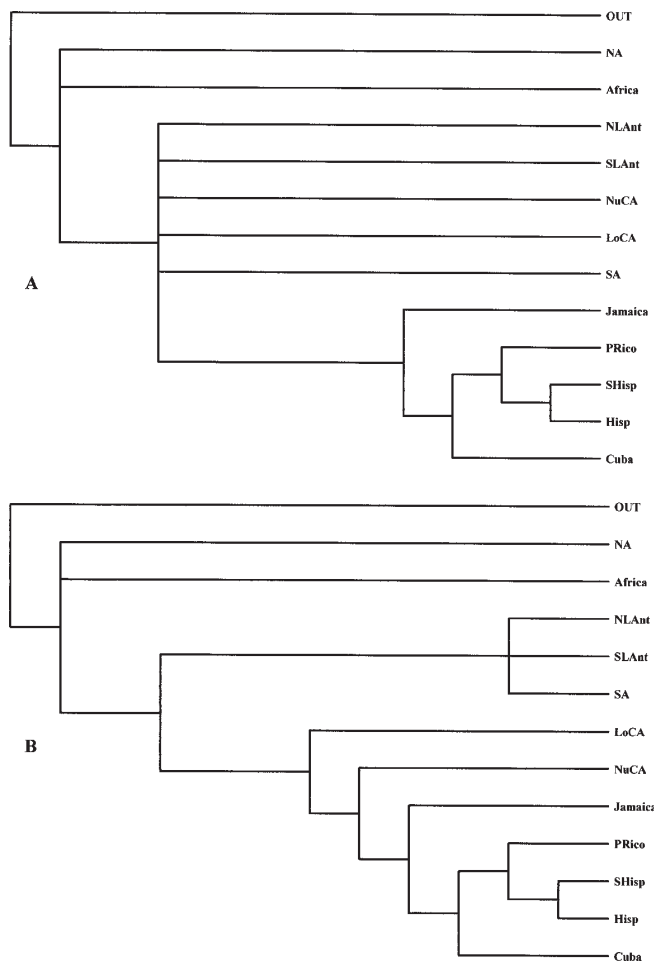


Fig. 7. Consensos estricto (A) y de mayoría (B) de los 12 cladogramas más parsimoniosos (153 pasos, CI = 0.667, RI = 0.663, RC = 0.422) del análisis de parsimonia de Brooks.

tiene un punto válido. El problema es que el análisis de parsimonia de Brooks emplea la parsimonia de Wagner, la cual impone dos restricciones poco realísticas al análisis: (1) las áreas ('taxones') solo se pueden relacionar de una manera, y (2) las áreas solo pueden transmitir verticalmente los 'caracteres'. En un análisis filogenético estándar, ninguno de estos supuestos es problemático, sin embargo, los 'taxones' biogeográficos, a diferencia de los taxones verdaderos, pueden tener relaciones de área múltiples, los que la metodología no puede acomodar razonablemente. El segundo supuesto es simple para un análisis filogenético, dado que la transmisión horizontal de caracteres es rara; sin embargo, no se puede decir lo mismo de la transmisión horizontal de los taxones sin hacer suposiciones acerca de las tasas evolutivas y la vagilidad de los taxones analizados.

¿Cómo responden los autores del análisis de parsimonia de Brooks a esta crítica? Hasta la fecha, no se han publicado contra-argumentos en la literatura primaria, por una razón muy simple. Si bien está claro que la parsimonia de Wagner nos fuerza a comprometer (en cierta medida) la integridad del análisis, ¿por qué esto no es evidente en el análisis de nuestro ejemplo? Porque nosotros elegimos no trazar la evolución de las áreas con base en un 'carácter' específico en la matriz de datos. Esto no resulta práctico en casos como el nuestro, en que numerosas filogenias se usan para proponer una hipótesis de relaciones entre áreas. El trazar la evolución de las áreas de acuerdo con hipótesis biológicas es más útil cuando se estudian unos pocos cladogramas. Referimos al lector a la figura 3 de Page (1990a) o la figura 7.10 de Wiley *et al.* (1991) para ejemplos de consecuencias paradójicas de esta práctica.

El problema es que puede parecer que los taxones evolucionaron varias veces independientemente unos de otros; y mientras que los estados de carácter ciertamente pueden hacer esto, los taxones no. Sugerir lo contrario significaría negar la naturaleza única e irrepetible de los eventos históricos (ver Kluge, 1997). Este problema solo se puede resolver a través de ciertas restricciones *a posteriori* en las interpretaciones de las hipótesis (Wiley, 1988a; Brooks, 1990). Las reglas de Wiley establecen que ningún ancestro puede aparecer más de una vez en el cladograma y que interpretaciones *post hoc* de las distribuciones taxonómicas se deben referir al grupo hermano del ancestro (1988a: 287). Estos aspectos teóricos no son desconocidos para quienes aplican el método, a pesar de que no conocemos instancia alguna en que se haya probado este problema en un ejemplo real. La manera más obvia de hacerlo sería optimizar la evolución de los linajes en el cladograma de áreas resultante, aunque esto no es tan simple cuando se utiliza gran número de grupos taxonómicos para producir el cladograma general de áreas.

Otro enfoque metodológico, más empleado en la literatura, es aplicar el análisis de los componentes junto con los árboles reconciliados de Page (ver Page, 1988, 1990a; Page y Charleston, 1997). Primero se derivan los cladogramas de áreas fundamentales a partir de las filogenias de los taxones. Estos cladogramas se codifican en archivos NEXUS y el investigador puede incluir (si existe) un cladograma geológico de áreas, como 'huésped'. Los árboles pueden ser analizados usando los tres supuestos biogeográficos. Según Page (1993a: 7-15), el usuario puede elegir la aplicación de los supuestos 0 y 1, activando la opción 'map widespread associates' o no. Para aplicar el supuesto 2, uno debe recodificar las distribuciones de los taxones ampliamente distribuidos para incluir solo las áreas en cuestión. Dado que estamos interesados en cuál es la topología que los datos mismo implican, no incorporamos el árbol huésped (e.g., la hipótesis de Buskirk) en el archivo NEXUS. En lugar de eso, usamos las opciones 'Trees', 'Map trees' y 'Heuristic search' en el menú para derivar la hipótesis. Luego, la comparamos directamente con el árbol de Buskirk y nuestros otros resultados. El lector debería notar que éste no es un análisis típico. Nosotros reconciliamos los datos individuales con la hipótesis conjunta, pero los estadísticos generados resultan de escaso valor cuando se comparan con los de otros tipos de análisis. Al usar la búsqueda heurística con los siguientes parámetros: 'subtree pruning-grafting rearrangement', 'absent associates [taxa] trea-

ted as missing', 'widespread taxa mapped [for Assumption 0]' y 'criterion minimized = leaves added', el COMPONENT produjo tres topologías, que solo difieren en la ubicación de África y América del Norte. Los cladogramas de consenso estricto y de mayoría para estos árboles son idénticos a los de la figura 8.

Las partes relevantes de la hipótesis de Buskirk son: (((La Española, Puerto Rico), Cuba), Jamaica). Las relaciones del grupo interno no parecen controversiales. El cladograma de consenso estricto ilustra una mayor resolución entre las áreas periféricas (las Antillas Menores, América Central, del Sur y del Norte). A diferencia del resultado del análisis de parsimonia de Brooks, el análisis de los componentes favorece a las Antillas Menores como área 'hermana' de las Antillas Mayores, mientras que el sur de las Antillas Menores se une a América Central y los dos grupos de América Central aparecen como áreas hermanas. Esto es interesante, dado el punto de vista de algunos autores según los cuales luego de sumergirse y luego reemerger en el terciario, Jamaica recibió su fauna por dispersión desde América Central.

Por otra parte, algunas de las discrepancias antes señaladas podrían deberse a algún problema mecánico encontrado con el COMPONENT 2.0. Page (1993a) indicó que el COMPONENT puede analizar hasta 10 taxones a la vez. Desafortunadamente, nosotros estábamos analizando 15, por lo que tuvimos que eliminar al arbitrio los cinco taxones más pequeños. Por ello, el análisis de componentes y el de parsimonia de Brooks no corresponden con exactitud a los mismos datos.

A medida que más investigadores examinan los métodos disponibles en biogeografía cladística, se descubren facetas desconocidas en los mismos, así como en los programas de cómputo que los implementan. Antes nos referimos a los problemas de usar el supuesto 2 con el COMPONENT. Incluso Page (1993a: 7-15) ha señalado que el programa realmente no emplea un algoritmo basado en el supuesto 2 para generar y comparar los árboles. Sin embargo, los problemas con la implementación de los supuestos con el COMPONENT son mayores. Enghoff (1998) mostró que la opción que simula el supuesto 1 (no mapear los asociados ampliamente distribuidos) en realidad los trata bajo los supuestos 1, 2 o alguna combinación de los mismos, dependiendo de la posición de los taxones ampliamente distribuidos en relación con el resto del árbol. Básicamente, Enghoff descubrió que el COMPONENT tratará a los taxones ampliamente distribuidos basales bajo el supuesto 2, a los taxones ampliamente distribuidos en una dicotomía terminal bajo el supuesto 1, y uno en una situación intermedia bajo ningún supuesto (en este caso, encuentra un número de resultados más parsimoniosos intermedios entre los resultados de los supuestos 1 y 2). Aunque esto

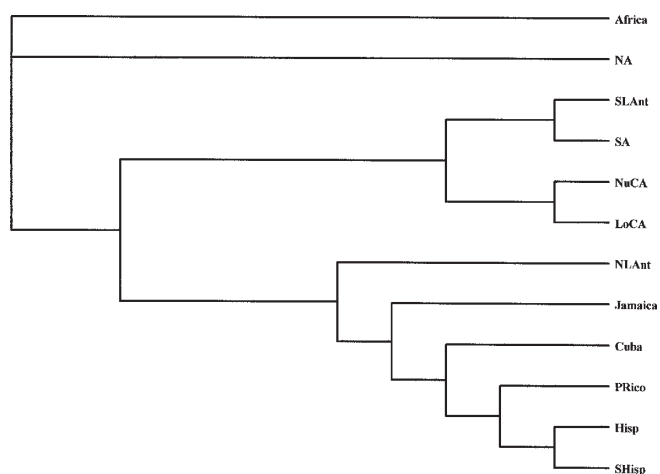


Fig. 8. Consensos estricto y de mayoría (la misma topología) de los tres cladogramas más parsimoniosos (1,170 rearreglos, 211 hojas agregadas) del análisis de árboles reconciliados.

no impide el uso del COMPONENT como una técnica analítica, es claro que la aplicación de los supuestos biogeográficos con este programa no es del todo clara.

El tercer método que utilizamos es el de compatibilidad de componentes de Zandee y Roos (1987). Éste construye conjuntos de grupos (o componentes o 'clada', para usar la terminología de Zandee) de los taxones terminales que se incluyen o excluyen mutuamente. Estos conjuntos son usados para construir árboles, los que son evaluados luego en términos de su longitud y homoplasia. Sin extendernos demasiado, diremos que el programa CAFCA, desarrollado por Zandee para hacer compatibilidad de componentes, usa conjuntos parciales de componentes para derivar los árboles. Sin embargo, puede emplear otros modos de generar componentes a partir de una matriz de distribución, incluyendo el uso de conjuntos monotéticos estrictos (los que crean componentes a partir de las combinaciones de estados de caracteres únicos). Nosotros utilizamos casi todas las opciones básicas de CAFCA ('maximum cladograms searched= 5000', 'maximum cladograms retained in memory= 200' y 'maximum number of all-missing taxa= 6'), pero elegimos la opción 'ancestral state indicated by zero', debido a que sino el programa agrupa taxones por ceros, asumiendo que todos los ceros representan reversiones. Esto es problemático, ya que solo se puede elegir entre tener todos los ceros ancestrales o tenerlos todos como reversiones, es decir que no hay una opción para permitir que la congruencia con otros caracteres lo determine, como en un verdadero análisis de parsimonia; la tercera opción de CAFCA para obtener componentes ('PMS + all complementary codes') resulta los más aproxima-

do a este mecanismo. Simplemente permite que el programa concatene grupos que se solapan para dar componentes nuevos y más inclusivos, forzándose a tratar a algunos ceros como unos, cuando la lista de taxones agrupados por un carácter (e.g., ABD) se solapa con los agrupados por otro (e.g., DEF —aquí el carácter que une a DEF proporciona evidencia de que debería haber un grupo ABDEF). De acuerdo con Zandee (2000, com. pers.), mientras que la opción SMS rompe los grupos creados usando PMS (en este ejemplo, generaría los grupos AB, BD, DE y EF para resolver la ubicación conflictiva de D), el PMS construye grupos de componentes mayores. ¿Cuán efectivo es esto en relación con las reversiones? Debido a que no podemos detectar *a priori* la presencia de reversiones en un conjunto de datos, intentamos determinar la habilidad de CAFCA para descubrirlas, a través del ejemplo hipotético de Kluge (1994).

La figura 9a muestra el árbol más parsimonioso obtenido por Kluge. Nótese que I se distingue por tener una reversión en el carácter 1, mientras que (JK) es sustentado por reversiones en los caracteres 1 y 2. Un algoritmo de parsimonia debería recuperar una topología idéntica a 9a a partir de los mismos datos. Hicimos varios análisis experimentales con estos datos usando PMS, PMS + todos los códigos complementarios, o SMS son los '0' tratados como códigos ancestrales. SMS y PMS recuperaron la misma topología, idéntica a la de la figura 8a, excepto que: (1) hay un agrupamiento espúreo de los taxones A y B, y (2) (IJK) persiste como tricotomía más que estar resuelto como (I,(J,K)). Los resultados de los análisis primario y secundario usando PMS + todos los códigos complementarios se muestran en las figuras 9b y 9c, respectiva-

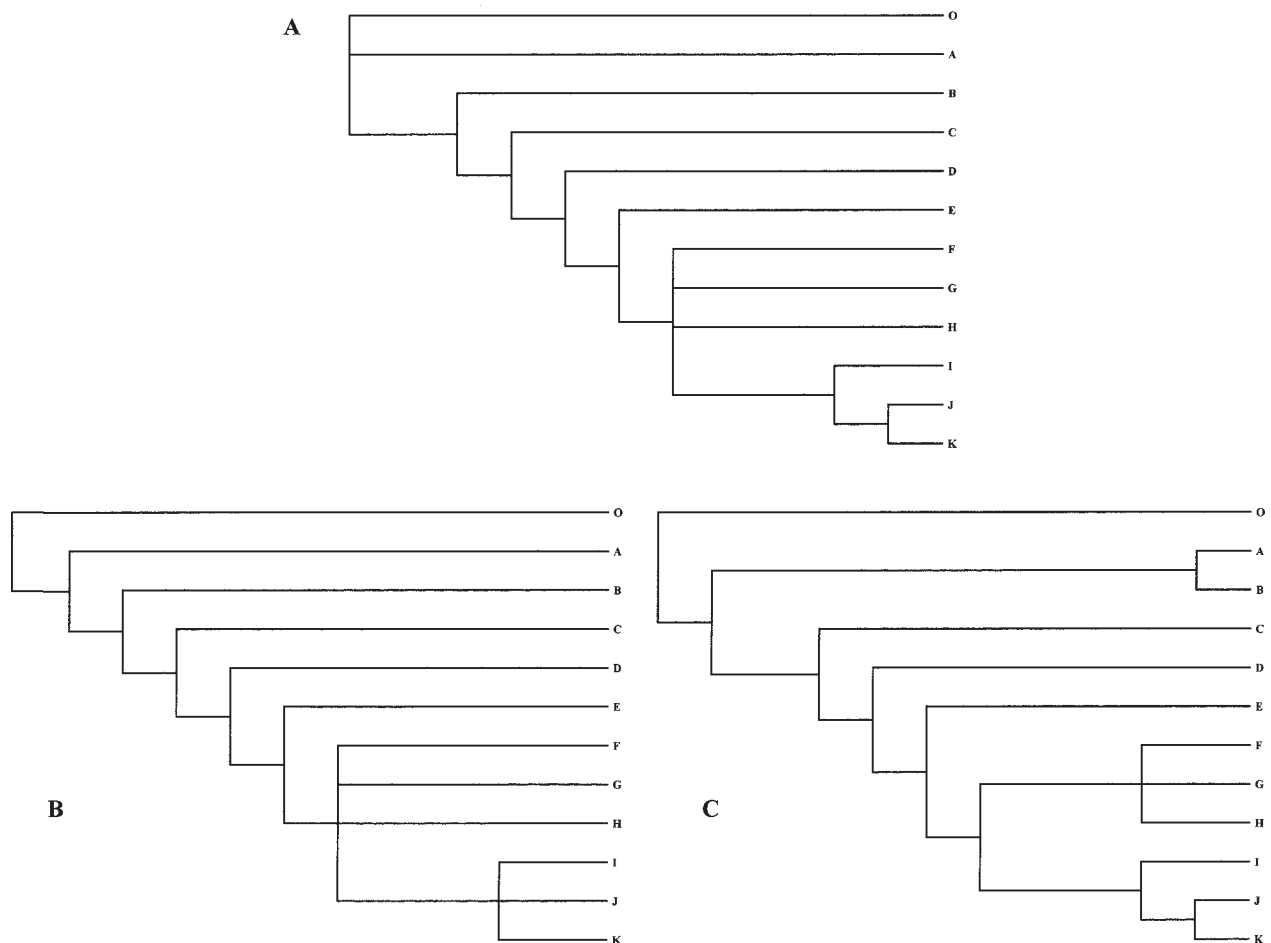


Fig. 9. Un análisis hipotético de compatibilidad de componentes para reconstruir las reversiones usando el punto de vista de Kluge (1994, Fig. 2). 9a, Reproducción de la figura 2 de Kluge (1994) que muestra la reversión que une a (JK); 9b-c, resultados de los análisis de compatibilidad de componentes, los que fueron exitosos parcialmente en recuperar la reversión (discusión en el texto).

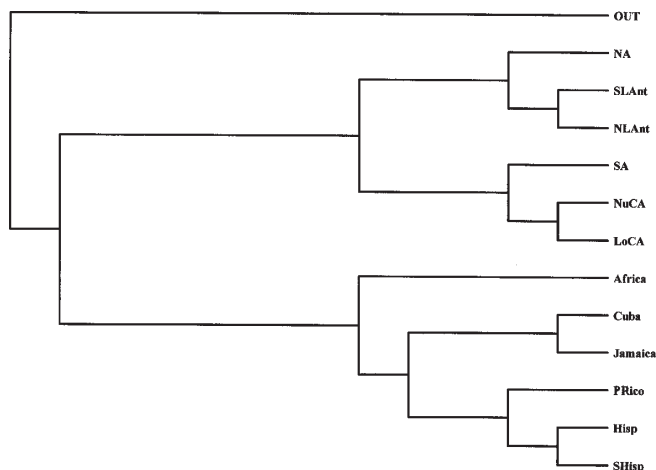


Fig. 10. Único cladograma (TLC= 281, CI= 0.895, RC= 0.787) para explicar las relaciones de la región Caribeña, obtenido con CAFCA.

mente. Nótese que mientras que el análisis primario elimina al grupo (AB) (esto es inconsistente con el resultado de parsimonia máxima, porque A no debería estar resuelto), aún no acomoda la reversión que une a J y K. A pesar de que el análisis secundario descubre la relación (I,(J,K)), también produce dos agrupamientos erróneos: (AB) y (FGH). La documentación de CAFCA (disponible en <http://www.bio.leidenuniv.nl/~zandee/index.html>) indica que la opción de códigos complementarios debería ser la aproximación de primer orden para resolver el problema de las reversiones. Los resultados de nuestro experimento claramente señalan que este enfoque no puede usarse cuando hay reversiones en un conjunto de datos. El potencial del CAFCA no ha sido evaluado aún, pero es evidente que su habilidad para interpretar reversiones evolutivas no es óptima. Ello explicaría los resultados inusuales de nuestro análisis con CAFCA, el cual seleccionó un solo cladograma de 201 pasos (Fig. 10). Las relaciones internas se resuelven aquí, excepto que Cuba y Jamaica son el grupo hermano de las restantes Antillas Mayores, en lugar de ser Jamaica el área hermana de las demás y Cuba serlo de este grupo. América del Norte y África tienen una mayor (y más inusual) resolución que la de las otras hipótesis. África resulta ser el grupo externo inmediato de las Antillas Mayores, mientras que América del Norte es el área hermana de las Antillas Menores.

Por otra parte, las discrepancias entre este árbol y las otras relaciones que se han postulado se deberían a otros factores. Page (1989) criticó fuertemente el análisis de compatibilidad de componentes, o más específicamente a Zandee y Roos (1987). Su crítica principal se refiere al criterio de homoplasia denominado 'soporte menos contradicción' (S-C), una medida del número de caracteres que están en conflicto con la topología menos el número de los caracteres que la soportan. Page puntualizó correctamente (p. 171) que no existe justificación teórica para el criterio S-C, a diferencia del criterio estándar del mínimo número de pasos de la parsimonia (existen justificaciones estadísticas [Sober, 1988] y teóricas [Farris, 1983] para el criterio de parsimonia máxima). Evidentemente, Zandee reconoció este problema, ya que la versión de CAFCA que empleamos (versión 1.5i) tiene no menos de seis criterios posibles de elección, siendo la opción 'por defecto' el número total de cambios, es decir el criterio de parsimonia. Page (1989: 171) también criticó la que consideró como una implementación 'incompleta' de los supuestos 1 y 2 de Nelson y Platnick (1981). No está totalmente claro para nosotros si esta omisión no fue deliberada, especialmente si se toman en cuenta los comentarios de van Veller *et al.* (1999: 395) que "nosotros argumentamos que los conjuntos de cladogramas de áreas obtenidos bajo los supuestos 0, 1 y 2 para un grupo de taxones deberían ser inclusivos... Esto es, los cladogramas de áreas derivados bajo el supuesto 0 deberían estar contenidos en el conjunto de cladogramas de áreas deri-

vados bajo el supuesto 1, y que a su vez éstos deberían estar contenidos en el conjunto de los cladogramas de áreas derivados del supuesto 2." Van Veller *et al.* (1999) puntualizaron que ésta es una contradicción consistente de Nelson y Platnick (1981), a quienes Page (1989) citó para ilustrar la inconsistencia del enfoque de Zandee y Roos. Esta propiedad de inclusión es crítica para el enfoque de van Veller *et al.* de contrastar las hipótesis de procesos sobre la base de información biogeográfica. Aún no está claro si es deseable o no examinar estas hipótesis sobre procesos.

Conclusiones: ¿El mal menor?

Parecería que cada uno de los métodos tiene sus problemas, tanto en la aplicación como en la teoría. Resulta desafortunado pero apropiado decir que nosotros no estamos preparados para suscribir incondicionalmente alguno de los métodos examinados aquí. Por su parte, el análisis de parsimonia de Brooks tiene el problema de generar patrones de relación evolutiva entre áreas que carecen de sentido lógico, haciendo problemática la interpretación de las dispersiones. La debilidad del BPA —su confianza en la parsimonia de Wagner en un contexto de congruencia de caracteres— podría ser una de sus mayores ventajas. Mientras que el criterio de parsimonia puede llevar a reconstrucciones problemáticas, evita la dificultad de la 'compatibilidad universal' que surge de los métodos basados en árboles. Asimismo, no resulta trivial el acomodar las conexiones múltiples entre áreas, a pesar de que, para ser honestos, ninguno de estos métodos (tal como están implementados en la actualidad) es capaz de resolver este último punto.

El análisis de árboles reconciliados podría ser el más útil de estos métodos, aunque sus problemas principales parecen ser de implementación. Su incapacidad para manejar un número grande de datos y su peculiar interpretación de los supuestos 1 y 2 son los mayores obstáculos para su uso general. Además, el COMPONENT requiere árboles totalmente bifurcados; si hay politomías, se resuelven arbitrariamente. El propósito del COMPONENT de examinar las intersecciones de los conjuntos también posee gran potencial. Hay un punto que aún no ha sido resuelto en el análisis de árboles reconciliados, y es la pregunta: ¿cuán malo es un ajuste malo? Recordemos que el RTA puede efectivamente reconciliar árboles biológicos y geológicos agregando duplicaciones y pérdidas en el cladograma de áreas. Ahora bien, cabría preguntarse ahora acerca del significado histórico de este árbol. Ciertamente, se podría aplicar modelos probabilísticos y estadísticos para determinar si las diferentes hipótesis se pueden deber al azar, como Page sugirió en su trabajo de 1988 sobre biogeografía cladística cuantitativa. Sin embargo, la evolución de los taxones (y áreas) no sucede al azar. Más aún, la aplicación de cualquier estadístico, mas allá de su uso como 'sumarios' por Page (1993a) y Page y Charleston (1997), debería hacerse en el contexto de una justificación teórica para su uso en un marco histórico. Esta idea ha sido criticada por Kluge (1997) y Siddall y Kluge (1997). Por ello, solo podemos decir que una árbol es 'mejor' que otro sobre la base de estos estadísticos de 'sumario', lo cual no es una respuesta satisfactoria.

Permítasenos ser acusados de atribuir una falla solo al RTA que se aplica también a los otros métodos de análisis, y es que señalamos que BPA y CCA seleccionan uno o más árboles según un criterio de optimización y resumen estas opciones (si se requiere) en un árbol de consenso; por otra parte, RTA modifica un árbol ya existente con base en las relaciones delineadas por otros árboles (y constreñidas por el criterio de optimización elegido). Como consecuencia, mientras que ciertas relaciones (y árboles) serán incompatibles y llevarán a ambigüedad en los resultados de los métodos anteriores, cualquier relación será entonces reconciliada. Por ello, es imperativo que el RTA sea capaz de proveer una base lógica para aceptar o rechazar una reconstrucción particular.

El análisis de compatibilidad de componentes sería el menos apropiado de los tres. Un problema es su ineficiencia para manejar las reversiones sin manipular sustancialmente los datos; así como su particular interpretación de la redundancia bajo el esquema discutido por van

Veller *et al.* (1999). Como mínimo, el depender del principio de inclusión significaría que los resultados de los análisis usando los supuestos 1 ó 2 podrían no ser comparables con los análisis estándar basado en estos supuestos. CCA también produce postulados inusuales sobre relaciones con los grupos externos; no hay evidencia geológica que sustente la idea que África está relacionada con las Antillas Mayores. Aparentemente, éste sería el menos confiable de los tres métodos examinados aquí.

La búsqueda de un método general para la reconstrucción biogeográfica aún prosigue. Creemos que el futuro nos deparará nuevos métodos, los que poseerán las ventajas de los actuales y disminuirán sus desventajas. Hasta ese momento, aconsejamos emplear el análisis de parsimonia de Brooks y los árboles reconciliados para contribuir a dilucidar las relaciones históricas entre biotas y áreas.

Referencias

- Andersson, S.** 1994. Areas and endemism. *Quart. Rev. Biol.*, 69(4): 451-471.
- Burke, K.** 1988. Tectonic evolution of the Caribbean. *Annu. Rev. Earth Planet. Sci.*, 16: 201-230.
- Buskirk, R. E.** 1985. Zoogeographic patterns and tectonic history of Jamaica and the northern Caribbean. *J. Biogeogr.*, 12: 445-461.
- Brooks, D. R.** 1981. Hennig's parasitological method: A proposed solution. *Syst. Zool.*, 30(3): 229-249.
- Brooks, D. R.** 1990. Parsimony analysis in historical biogeography and coevolution: Methodological and theoretical update. *Syst. Zool.*, 39(1): 14-30.
- Brundin, L.** 1966. Transantarctic relationships and their significance as evidenced by chironomid midges. *Kungl. Svenska Vetenskapskad. Handl.*, 11: 1-472.
- Brundin, L.** 1981. Croizat's panbiogeography versus phylogenetic Biogeography, pp. 94-118 in: Nelson, G. y D. E. Rosen (eds.), *Vicariance biogeography: A critique*, Columbia University Press, New York.
- Brundin, L.** 1988. Phylogenetic Biogeography, pp. 343-369 in: Myers, A. A. y P. S. Giller (eds.), *Analytical biogeography: An integrated approach to the study of animal and plant distributions*, Chapman and Hall, Londres.
- Carpenter, J. M.** 1992. Incidit in scyllam qui vult vitare charybdim (comentario sobre Brooks y McLennan, 1991). *Cladistics*, 8: 100-102.
- Cracraft, J.** 1985. Historical biogeography and patterns of differentiation within the South American avifauna: Areas of endemism. *Ornith. Mon.*, 36: 49-84.
- Craw, R.** 1982. Phylogenetics, areas, geology, and the biogeography of Croizat: A radical view. *Syst. Zool.*, 31: 304-316.
- Craw, R.** 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(3): 291-310.
- Craw, R.** 1988b. Panbiogeography, pp. 405-435 in: Myers, A. A. y P. S. Giller (eds.), *Analytical biogeography: An integrated approach to the study of animal and plant distributions*, Chapman and Hall, Londres.
- Croizat, L.** 1952. *Manual of phytogeography*. W. Junk, La Haya.
- Croizat, L.** 1958. *Panbiogeography*. Publicado por el autor, Caracas.
- Croizat, L.** 1964. *Space, time, and form: The biological synthesis*. Publicado por el autor, Caracas.
- Croizat, L.** 1982. Vicariance/ vicariism, panbiogeography, 'vicariance biogeography,' etc.: A clarification. *Syst. Zool.*, 31: 291-304.
- Crother, B. I. y C. Guyer.** 1996. Caribbean historical biogeography: Was the dispersal-vicariance debate eliminated by an extraterrestrial bolide? *Herpetologica*, 52(3): 440-465.
- Darlington, P. J.** 1957. *Zoogeography: The geographical distribution of animals*. John Wiley and Sons, New York.
- Darwin, C.** 1859. *On the origin of species by means of natural selection*. John Murray, Londres.
- Enghoff, H.** 1998. Widespread taxa and Component 2.0. *Cladistics* 14: 383-386.
- Farris, J. S.** 1983. The logical basis of phylogenetic analysis, pp. 7-36 in: Platnick, N. I. y V. A. Funk (eds.), *Advances in cladistics*, Columbia University Press, New York.
- Farris, J. S.** 1989. *Hennig86*. Publicado por el autor, Port Jefferson Station, New York.
- Goodman, M., J. Czelusniak, G. W. Moore, A. E. Romero-Herrera y G. Matsuda.** 1979. Fitting the gene lineage into its species lineage, a parsimony strategy illustrated by cladograms constructed from globin sequences. *Syst. Zool.*, 28: 132-163.
- Hass, C. A.** 1996. Relationships among West Indian geckos of the genus *Sphaerodactylus*: a preliminary analysis of mitochondrial 16S ribosomal RNA sequences, pp. 175-194 in: Powell, R. y R. W. Henderson (eds.), *Contributions to West Indian herpetology: A tribute to Albert Schwartz*, Society for the Study of Amphibians and Reptiles, Ithaca, New York.
- Harold, A. S. y R. D. Mooi.** 1994. Areas of endemism: Definition and recognition criteria. *Syst. Biol.*, 43(2): 261-266.
- Hennig, W.** 1950. *Grundzüge einer Theorie der phylogenetischen Systematik*. Deutscher Zentralverlag, Berlin.
- Hennig, W.** 1965. Phylogenetic Systematics. *Annu. Rev. Ent.*, 10: 97-116.
- Hennig, W.** 1966. *Phylogenetic Systematics*. University of Illinois Press, Urbana.
- Hovenkamp, P.** 1997. Vicariance events, not areas, should be used in biogeographical analysis. *Cladistics*, 13: 67-79.
- Humphries, C. J. y L. R. Parenti.** 1986. *Cladistic biogeography*. Clarendon Press, Oxford.
- Humphries, C. J., P. Y. Ladiges, M. Roos y M. Zandee.** 1988. Cladistic biogeography, pp. 370-404 in: Myers, A. A. y P. S. Giller (eds.), *Analytical biogeography: An integrated approach to the study of animal and plant distributions*, Chapman and Hall, Londres.
- Iturralde-Vinent, M. A. y R. D. E. MacPhee.** 1999. Paleogeography of the Caribbean region: Implications for Cenozoic biogeography. *Bull. Amer. Mus. Nat. Hist.*, 238: 1-95.
- Kluge, A. G.** 1994. Moving targets and shell games. *Cladistics*, 10: 403-413.
- Kluge, A. G.** 1997. Testability and the refutation and corroboration of cladistic hypotheses. *Cladistics*, 13: 81-96.
- Lydeard, C., M. C. Wooten y A. Meyer.** 1995. Molecules, morphology and área cladograms: A cladistic and biogeographic analysis of *Gambusia* (Teleostei: Poeciliidae). *Syst. Biol.*, 44: 221-236.
- Margush, T. y F. R. McMorris.** 1981. Consensus n-trees. *Bull. Math. Biol.*, 43: 239-244.
- Mayr, E.** 1942. *Systematics and the origin of species*. Columbia University Press, New York.
- Morrone, J. J.** 1994. On the identification of areas of endemism. *Syst. Biol.*, 43(3): 438-441.
- Morrone, J. J. y 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.
- Murphy, W. J. y G. E. Collier.** 1996. Phylogenetic relationships within the Aplocheiloid fish genus *Rivulus* (Cyprinodontiformes, Rivulidae): Implications for Caribbean and Central American biogeography. *Mol. Biol. Evol.*, 13(5): 642-649.
- Myers, A. A. y P. S. Giller (eds.).** 1988. *Analytical biogeography: An integrated approach to the study of animal and plant distributions*. Chapman and Hall, Londres.
- Nelson, G.** 1974. Historical biogeography: An alternative formalization. *Syst. Zool.*, 24: 555-557.
- Nelson, G.** 1978. From Candolle to Croizat: Comments on the history of biogeography. *J. Hist. Biol.*, 11(2): 269-305.

- Nelson, G.** 1979. Cladistic analysis and synthesis: Principles and definitions, with a historical note on Adanson's Familles des Plantes (1763-1764). *Syst. Zool.*, 28(1): 1-21.
- Nelson, G. y N. I. Platnick.** 1978. The perils of plesiomorphy: Widespread taxa, dispersal, and phenetic biogeography. *Syst. Zool.*, 27(4): 474-477.
- Nelson, G. y N. I. Platnick.** 1981. *Systematics and biogeography: Cladistics and vicariance*. Columbia University Press, New York.
- O'Grady, R. T. y G. B. Deets.** 1987. Coding multistate characters, with special reference to the use of parasites as characters of their hosts. *Syst. Zool.*, 36(3): 268-279.
- Page, R. D. M.** 1988. Quantitative cladistic biogeography: Constructing and comparing area cladograms. *Syst. Zool.*, 37(4): 254-270.
- Page, R. D. M.** 1989. Comments on component-compatibility in historical biogeography. *Cladistics*, 5: 167-182.
- Page, R. D. M.** 1990a. Component analysis: A valiant failure? *Cladistics*, 6: 119-136.
- Page, R. D. M.** 1990b. Temporal congruence and cladistic analysis of biogeography and cospeciation. *Syst. Zool.*, 39(3): 205-226.
- Page, R. D. M.** 1993a. Genes, organisms, and areas: The problem of multiple lineages. *Syst. Biol.*, 42(1): 77-84.
- Page, R. D. M.** 1993b. *COMPONENT User's Guide 2.0*. Publicado por el autor, Londres.
- Page, R. D. M.** 1994. Parallel phylogenies: Reconstructing the history of host-parasite assemblages. *Cladistics*, 10: 155-173.
- Page, R. D. M. y C. Lydeard.** 1994. Towards a cladistic biogeography of the Caribbean. *Cladistics*, 10(1): 21-41.
- Page, R. D. M. y M. A. Charleston.** 1997. From gene to organismal phylogeny: Reconciled trees and the gene tree/ species tree problem. *Mol. Phyl. Evol.*, 7(2): 231-240.
- Pindell, J. L. y S. Barrett.** 1990. Geological evolution of the Caribbean region: A plate tectonic perspective, pp. 405-432 in: Dengo, G. y R. E. Case (eds.), *The geology of North America, Volume H: The Caribbean region*, Geological Society of America, Boulder.
- Platnick, N. I.** 1981. Widespread taxa and biogeographic congruence, pp. 223-227 in: Funk, V. A. y D. R. Brooks (eds.), *Advances in Cladistics*, New York Botanical Garden, New York.
- Platnick, N. I. y G. Nelson.** 1978. A method of analysis for historical biogeography. *Syst. Zool.*, 27(1): 1-16.
- Platnick, N. I. y G. Nelson.** 1988. Spanning-tree biogeography: Shortcut, detour, or dead-end? *Syst. Zool.*, 37(4): 410-419.
- Pregill, G. y B. I. Crother.** 1999. Ecological and historical biogeography of the Caribbean, pp. 335-356 in: Crother, B. I. (ed.), *Caribbean Amphibians and Reptiles*, Academic Press, New York.
- Ronquist, F.** 1997. Dispersal-vicariance analysis: A new approach to the quantification of historical biogeography. *Syst. Biol.*, 46(1): 195-203.
- Rosen, D. E.** 1975. A vicariance model of Caribbean biogeography. *Syst. Zool.*, 24(4): 431-464.
- Rosen, D. E.** 1978. Vicariant patterns and historical explanation in biogeography. *Syst. Zool.*, 27: 159-188.
- Ross, M. I. y C. R. Scotese.** 1988. A hierarchical tectonic model of the Gulf of Mexico and Caribbean region. *Tectonophysics*, 155: 139-168.
- Seidel, M.** 1988. Revision of the West Indian Emydid turtles (Testudines). *Amer. Mus. Novit.*, 2918: 1-41.
- Siddall, M. E. y A. G. Kluge.** 1997. Probabilism and phylogenetic Inference. *Cladistics*, 13: 313-336.
- Simpson, G. G.** 1940. Antarctica as a faunal migration route. *Proceedings of the 5th Pacific Science Congress*, 2: 755-766.
- Sober, E.** 1988. *Reconstructing the past: Parsimony, evolution and inference*. MIT Press, Cambridge.
- Swofford, D. L.** 1993. *PAUP: Phylogenetic Analysis Using Parsimony v3.1.1*. Illinois Natural History Survey, Champaign.
- Swofford, D. L.** 1999. *PAUP*: Phylogenetic Analysis Using Parsimony (*and other methods) 4.0b1*. Sinauer Associates, Sunderland.
- Van Veller, M. G. P., M. Zandee y D. J. Kornet.** 1999. Two requirements for obtaining valid common patterns under different assumptions in vicariance biogeography. *Cladistics*, 15(4): 393-406.
- Wallace, A. R.** 1876. *The geographical distribution of animals*. Macmillan, Londres.
- Wegener, A.** 1929. *The origin of continents and oceans*. Dover Publications, New York.
- Wiley, E. O.** 1987. Methods in vicariance biogeography, pp. 283-306 in: Hovenkamp, H., E. Gittenberger, E. Hennipman, R. de Jong, M. C. Roos, R. Sluys y M. Zandee (eds.), *Systematics and evolution: A matter of diversity*, Utrecht University Press, Utrecht.
- Wiley, E. O.** 1988a. Parsimony analysis and vicariance biogeography. *Syst. Zool.* 37(3): 271-290.
- Wiley, E. O.** 1988b. Vicariance biogeography. *Annu. Rev. Ecol. Syst.*, 19: 513-542.
- Wiley, E. O., D. Siegel-Causey, D. R. Brooks y V. A. Funk.** 1991. *The compleat cladist*. University of Kansas Museum of Natural History, Lawrence.
- Zandee, R.** 1996. *CAFCA: A Collection of APL Functions for Cladistic Analysis. v1.5*. Publicado por el autor, Leiden.
- Zandee, M. y M. C. Roos.** 1987. Component-compatibility in historical biogeography. *Cladistics*, 3(4): 305-332.

Dos AMAZONIAS

Dalton de Souza Amorim

La 'Amazonia' puede definirse de diferentes maneras. De modo general, se refiere a toda el área correspondiente a la Cuenca Amazónica. En este caso, el concepto que lleva a su delimitación es geográfico, determinado por la topografía dada por el conjunto de ríos de la región, que al unirse llegan juntos al mar (Fig. 1). No obstante, la región puede definirse por otros criterios, por ejemplo, la continuidad de bosques en regiones adyacentes. Por lo común, esas definiciones se fundamentan en aspectos geológicos o fitogeográficos y no necesariamente designan una unidad biogeográfica natural o histórica.

Algunas características de la Cuenca Amazónica son peculiares. En la frontera entre Brasil y Perú, a más de 2000 km de la boca del río Amazonas en línea recta, el río Solimões sólo está a 80 m por arriba del nivel del mar. En su cara norte, la Cuenca Amazónica está delimitada por el cratón de las Guyanas, al oeste por la cadena andina y al sur por las sierras que separan la Cuenca Amazónica de la Cuenca del Paraná. Al este, un conjunto de sierras de altitud escasa a media, en alineamiento norte/sur (Serra do Gurupi, Serra do Tiracambu y Serra da Corda) aísla los ríos más orientales de la Cuenca Amazónica —los ríos Araguaia y Tocantins— de cuencas aisladas más al este, en particular de los ríos Gurupi, Meamirim, Itapecuru y Parnaíba, además de otros menores.

La mayor parte de esa región actualmente está ocupada por ambientes de bosque, aunque algunas áreas tengan ambientes intercalados de formación abierta, como manchones de cerrado, llanuras, u otros hábitats. No obstante, como se discutirá adelante, el cuadro actual de amplia distribución de ambientes forestales en toda esa área no ha sido estable a lo largo del terciario superior y el cuaternario, que ya tuvo ocupación relativamente amplia por ambientes abiertos. Además de eso, la formación vegetal forestal dentro de la Amazonia no es homogénea. Hay áreas de inundación periódica por los ríos de la región —denominadas 'varzeas'— y áreas que siempre están libres de inundación. Por otro lado, aun cuando a lo largo del curso de los ríos las altitudes sean bajas, en los nacimientos de los ríos mayores, hay bosques en áreas más altas, inclusive en las faldas de los Andes, generando una variación altitudinal bastante grande de tipos forestales, así como de especies vegetales dominantes en cada área (Fig. 2). Incluso conviene subrayar que hay manchones forestales fuera de la Cuenca Amazónica que parecen estar directamente relacionados con la flora y la fauna de esa área.

Geológicamente la Cuenca Amazónica ha tenido una altitud relativamente baja en relación con el nivel del mar, al menos desde el Cámbrico. Eso condujo a que, en varias etapas en la evolución del globo terrestre, presiones tectónicas y variación del nivel del mar hicieran que buena parte de la cuenca estuviese completamente sumergida, permaneciendo emergidas sólo las áreas más altas a su alrededor. Eso parece haber ocurrido de forma más acentuada en el silúrico y en el devónico y, más recientemente, en el cretácico (Figs. 3a-c). Un resumen de los eventos geológicos que afectan la parte brasileña de la Amazonia puede encontrarse en Petri y Fúlvaro (1983). La discusión de eventos geológicos con implicaciones para la biogeografía de la región fueron discutidas por Brooks *et al.* (1981) y Amorim y Pires (1996). La continuidad de los ambientes de bosque de la región Amazónica hizo que fuera vista como una unidad. De hecho, desde el siglo pasado, con los trabajos del botánico suizo De Candolle (1820, 1838), la Amazonia quizá haya sido vista como una unidad biogeográfica. Solo estudios biogeográficos más recientes comenzaron a modificar esa idea.

Biogeografía de la Amazonia antes de los métodos de vicarianza

Tal vez la mayor parte de la discusión sobre la evolución biogeográfica de la Amazonia hasta ahora fue hecha bajo la óptica de los cambios ocurridos en la región a lo largo del cuaternario. La visión prevaleciente a lo largo de la primera mitad del siglo XX era que la gran diversidad de especies en la Amazonia era resultado de una supuesta continua estabilidad ecológica (e.g. Darlington, 1957: 587). Esa supuesta estabilidad de ambientes tropicales se contraponía al conocimiento ya disponible de las oscilaciones del clima conocidas para las áreas templadas del Hemisferio Norte, para las cuales desde inicios de siglo ya se conocía la influencia de periodos de glaciación (Adams, 1902, 1905; Stresemann, 1919, 1920; Hultén, 1937).

Los estudios de geomorfología de la América del Sur, a partir de la década de 1950 (Ab'Saber, 1959, 1962, 1967, 1971; Bigarella, 1964, 1971; Bigarella y Ab'Saber, 1961) comenzaron a mostrar un cuadro distinto en la evolución del clima del cuaternario para la Amazonia. Hoy día está ampliamente demostrado que la influencia de las glaciaciones no se restringieron a las áreas templadas del globo —aunque en ellas su efecto fuese más intenso—, alcanzando también las áreas ecuatoriales. Las áreas tropicales tuvieron en los máximos de glaciación una reducción de la pluviosidad y de la temperatura. Ese cambio climático provocó una reducción en la distribución de los bosques y un aumento del área ocupada por vegetación abierta (Haffer, 1969; Vanzolini y Williams, 1970; Vanzolini, 1973). Estudios posteriores, al utilizar otras técnicas, incluso análisis paleopalinológicos, vinieron a corroborar las hipótesis de ocurrencia de esas fluctuaciones (Ab' Saber, 1977a, b; Absy, 1979, 1982; Van der Hammen, 1972, 1974; van Geel y van der Hammen, 1973; Prance, 1982).

Esos estudios muestran entonces que, a lo largo del cuaternario, hubo una sucesión de periodos en que la selva Amazónica tuvo amplia distribución y continuidad en la cuenca hidrográfica, seguido de perio-

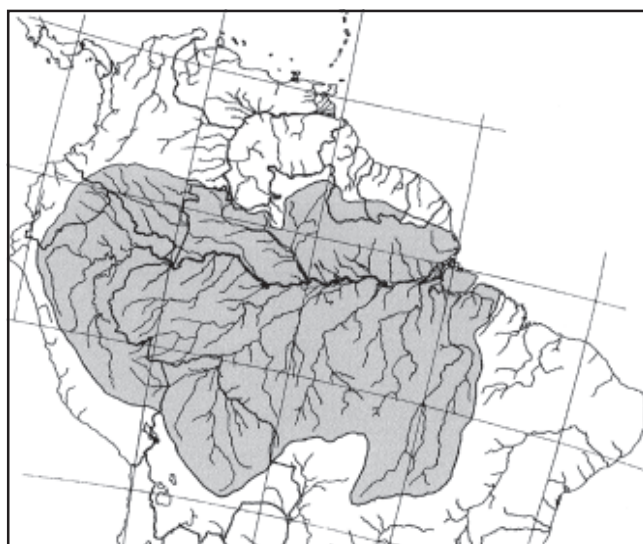


Fig. 1. Mapa del norte de la América del Sur, con la delimitación hidrográfica de la Cuenca Amazónica.

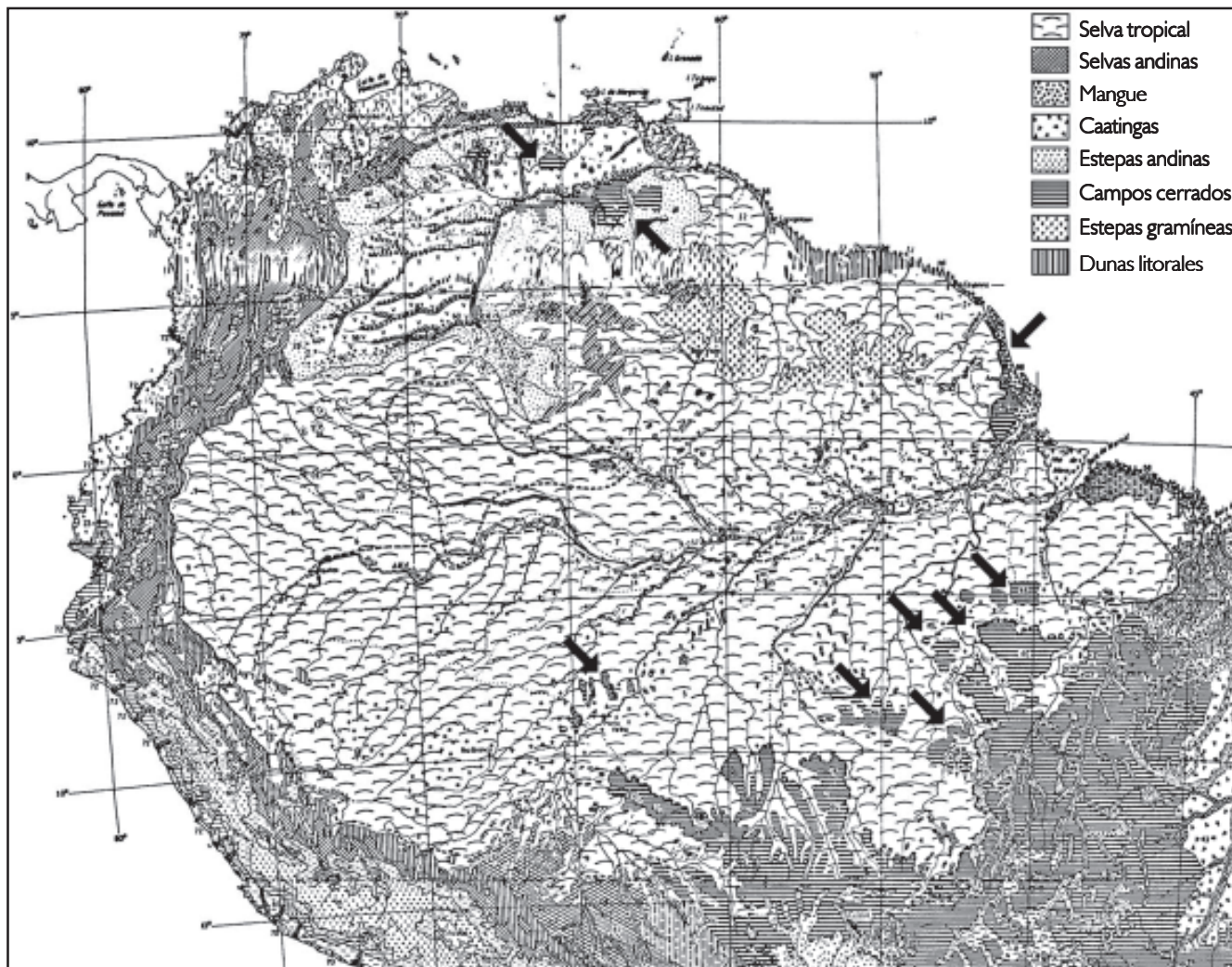


Fig. 2. Formaciones vegetales actuales de la parte norte de la América del Sur (modificado de Hueck, 1972), mostrando la dominancia de elementos forestales en la Cuenca Amazónica, con la presencia de ambientes abiertos dentro del dominio Amazónico.

dos de fragmentación, en que las selvas quedaban restringidas a áreas más altas, que mantenían por una cuestión del relieve una mayor pluviosidad (Fig. 4). Más tarde se demostró que ese proceso también afectó a la selva Atlántica. Las áreas que mantienen la menor distribución continua de selvas en los máximos de glaciación se llaman refugios. Situación inversa ocurría para las vegetaciones abiertas, que en el máximo de interglaciación tenían su distribución fragmentada, estando restringidas a áreas aisladas unas de las otras; y en los máximos glaciales tuvieron una distribución amplia.

Esos datos de oscilación del clima y de la distribución de las formas vegetales a lo largo del Cuaternario, inicialmente llevaron a Haffer (1969, 1970, 1974, 1977), Vanzolini y Williams (1970) y Vanzolini (1970, 1973), seguidos de muchos otros autores (e.g., Müller, 1973; Lamas, 1973; Prance, 1973, 1978, 1982; Brown, 1976, 1977, 1982; Simpson y Haffer, 1978; Dixon, 1979) a postular que la fragmentación de las selvas era la causa de cladogénesis que lleva a la formación de especies. En el máximo de interglaciación, las especies de bosques tendrían amplia distribución, siendo subdivididas en el máximo glacial en especies descendientes, aisladas en los refugios. O sea, que las fluctuaciones glaciales e interglaciales serían causantes de especiación y explicarían la alta diversidad en la región.

Esa teoría, llamada genéricamente 'Teoría de los Refugios Cuaternarios' (ver Prance, 1982), propone entonces, que el patrón actual de áreas de endemismo y de distribución geográfica de especies en

ambientes forestales fuese resultado del último evento de glaciación, el Wisconsiniano, ocurrido entre 18,000 y 15,000 años antes. Eventos de glaciación anteriores en el Pleistoceno habrían sido responsables por eventos de cladogénesis más basales en la historia de esos grupos tropicales. Así, la historia del patrón biogeográfico actual habría sido muy reciente, formado a lo largo de los últimos 2,000,000 de años.

La teoría de los refugios tiene una serie de limitaciones. Una de ellas es que el modelo de refugios implica un proceso de especiación alopátrida, con la subdivisión de especies de amplia distribución original —o sea, es un caso particular de vicarianza (Brown, 1977; Vanzolini y Williams, 1981; Haffer, 1981, 1982; Duellman, 1982; Nelson, 1982; Amorim, 1991). A pesar de eso, la teoría, propiamente hablando, tiene necesariamente una base dispersionista. El problema es que hay un enorme hiato entre el inicio de la tectónica de placas, en el jurásico-cretácico —con la separación entre América del Sur y África— y el inicio de los ciclos de glaciación durante el plio-pleistoceno. Sin embargo, un número creciente de estudios biogeográficos indica que varios grupos de animales y plantas presentes en las diversas formaciones vegetales de América del Sur son de origen gondwánico (vea Amorim y Pires, 1996).

Algunos defensores de la teoría de los refugios más recientemente procuraron quitar el énfasis que dieron a los eventos de fluctuación del clima al final del Pleistoceno, realzando que hay indicios de que el inicio de los periodos de glaciación habría ocurrido en el oligoceno. Sin embargo, eso no evita —al contrario, intensifica— los problemas más graves de la

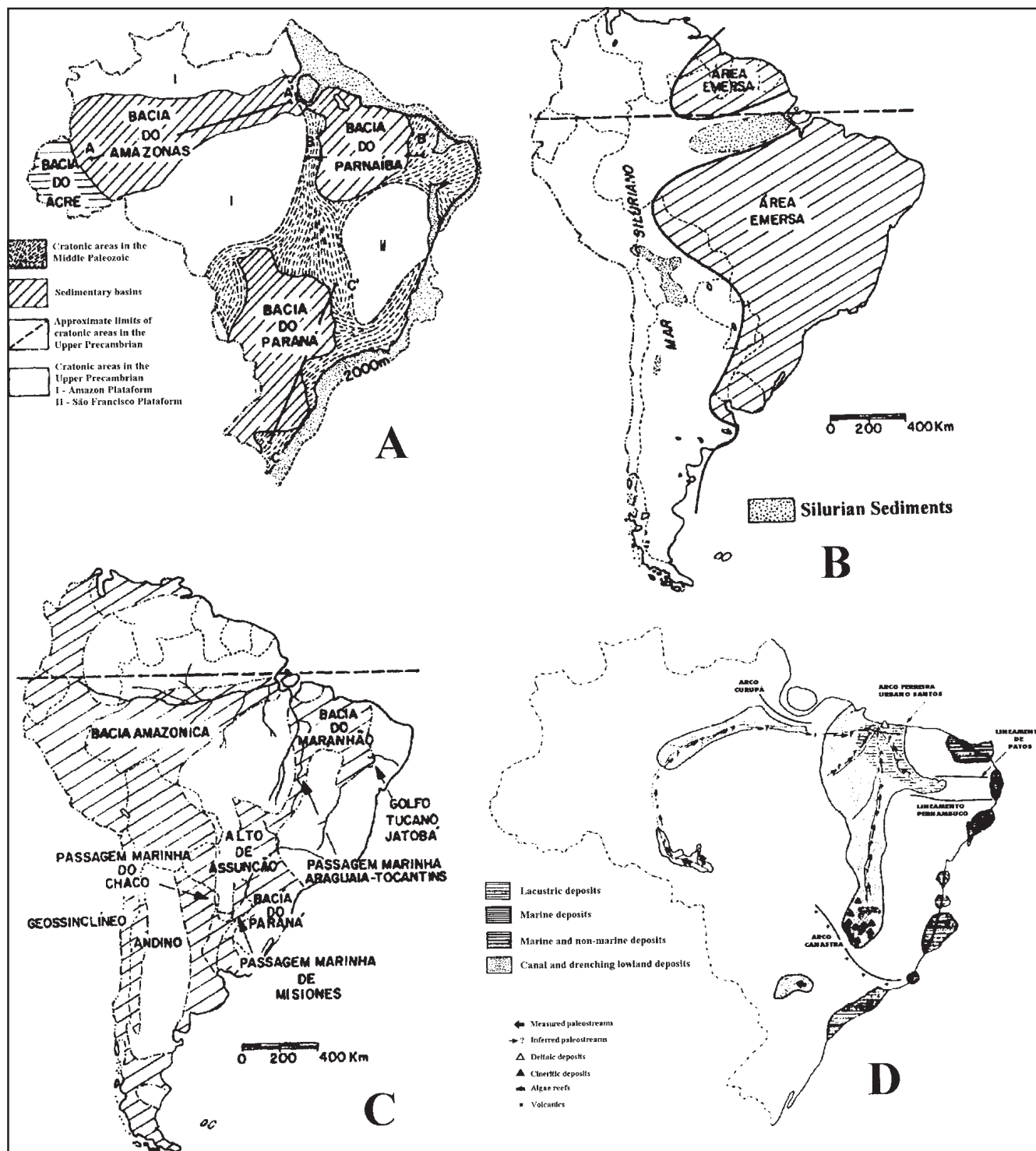


Fig. 3. Áreas emergidas y sumergidas del norte de la América del Sur en diferentes periodos. A, Paleozoico; B, silúrico; C, devónico; D, cretácico. (Tomado de Amorim y Pires, 1996).

teoría (Amorim, 1991). Si al menos en los eventos más intensos de fluctuación climática hubiese ocurrido la secuencia prevista en el modelo, de fusión biótica (resultando que las especies anteriormente fragmentadas alcancen amplia distribución) y nueva fragmentación, que resulta en especiación, la incidencia de un número relativamente pequeño de ciclos de fluctuación del clima en pocos millones de años provocaría un número geométricamente alto de especies (Amorim, 1991). Los números de especies que serían generadas, al usar tales simulaciones, son muchos órdenes de magnitud mayores que los números conocidos para la diversidad de especies de cualquier grupo en la región.

Los indicios de fluctuación del clima y variación de las formaciones vegetales a lo largo del cuaternario son muy seguros. Lo más probable es que el problema en el modelo de refugios no está en la idea de que haya habido retracción en la distribución de las especies, sino en la premisa que las especies alcancen amplia distribución en el máximo de interglaciación. Por lo tanto, sin amplia distribución, aunque los ambientes de selva pasen por un proceso de fragmentación, en las especies no ocurre, de modo que la fluctuación del clima no resulta en eventos de especiación.

En ese contexto, las áreas de endemismo hoy observadas en América del Sur habrían sido formadas bajo eventos geológicos más anti-

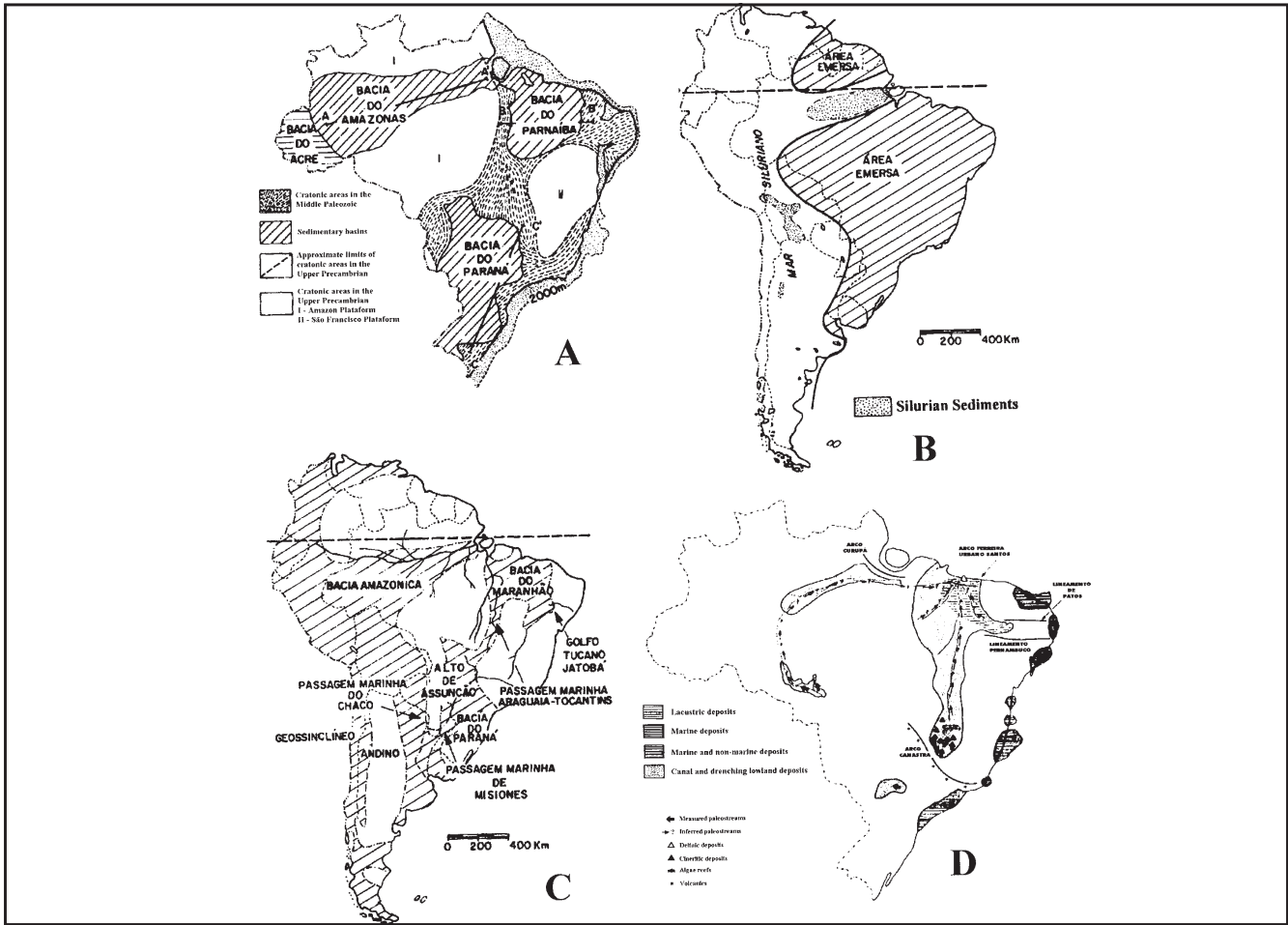


Fig. 4. Síntesis del modelo clásico de refugios. A, Oscilación climática entre máximos glaciales e interglaciales, en los máximos glaciales, el clima es más seco y frío, en los máximos interglaciales, es más húmedo y caliente; B, distribución hipotética de las formaciones forestales y abiertas en el máximo interglacial; C, distribución hipotética de las formaciones forestales y abiertas en el máximo glacial.

guos, ocurridos durante el cretácico-terciario (ver adelante). Las fluctuaciones climáticas solo afectarían la distribución de las especies en torno de cada refugio, haciendo que las selvas solo se expandan hasta la contigüidad en el máximo interglacial y se retraigan a su área nuclear en el máximo glacial (Fig.5).

De hecho, hay una coincidencia geográfica entre los refugios cuaternarios y las áreas nucleares de endemismo en la distribución de las especies, uno de los motivos de la proposición de la teoría de los refugios. La explicación es que el patrón biogeográfico actual fue formado en gran parte durante el cretácico-terciario como resultado de transgresiones marinas y formación de ríos, aislando poblaciones en áreas más elevadas. Esas áreas más altas, que se tomaron el núcleo de la distribución de las especies, son exactamente aquellas que propician las condiciones climáticas adecuadas para la supervivencia de selvas durante las fases glaciales. Así, las áreas de endemismo terciarias y los refugios cuaternarios son las mismas áreas.

Es probable que algunas áreas de endemismo de origen terciario que no pudieron soportar las selvas en los periodos glaciales deben haber sido objeto de intensa extinción en el cuaternario. Eso parece haber ocurrido, por ejemplo, en la región de la caatinga, en el nordeste del Brasil (de Vivo, 1997). La congruencia entre los límites de las áreas de endemismo actuales y los principales eventos geológicos cretácico-terciarios, por un lado, y la secuencia cronológica de cladogénesis entre esas áreas y la secuencia cronológica de esos eventos geológicos, por el otro, dan una gran corroboración a esa interpretación.

Finalmente, cabe comentar que, independiente de explicaciones causales para los patrones de endemismo, la historia geológica y geográ-

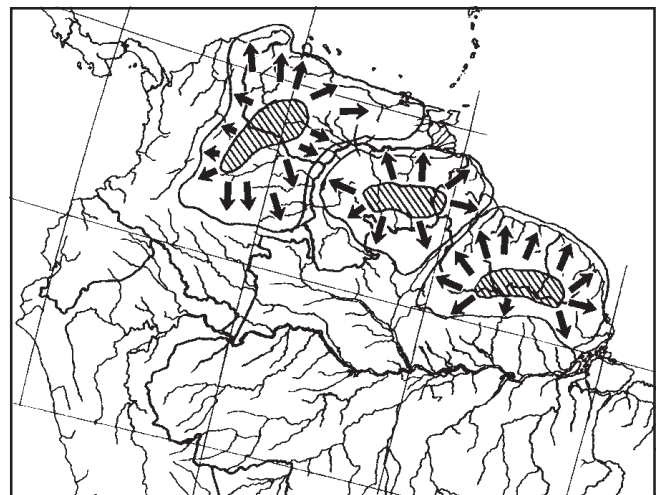


Fig. 5. Modelo de refugios reducido. En los máximos glaciales, las especies de la formación forestal están restringidas a los refugios; en los máximos interglaciales, hay solo expansión hasta los ríos u otros límites entre áreas de endemismo. Es decir que en los máximos interglaciales no hay amplia simpatria de las especies que estaban en los refugios en toda el área de formación forestal. Si no hay distribución amplia, el máximo glacial siguiente no genera fragmentación de poblaciones y, así no genera especiación. La fluctuación del clima lleva solo a una expansión y retracción de la distribución de especies alrededor de su refugio y no hay formación de especies.

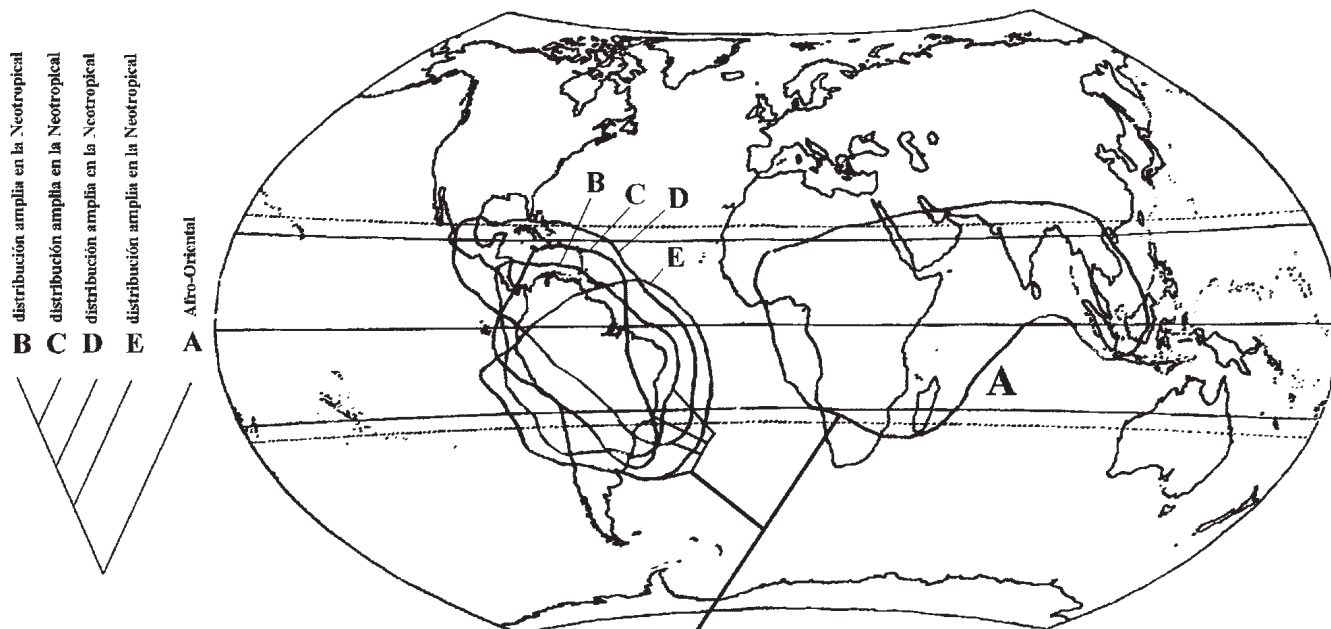


Fig. 6. Situación típica de grupos neotropicales de origen gondwánico. El grupo hermano de un taxón con distribución afro-oriental tiene varios subgrupos, cada uno de los cuales tiene amplia distribución en la región Neotropical. Esto significa que la replicación es la regla para la evolución de grupos neotropicales.

fica de la región es compleja. Marroig y Cerqueira (1997) tal vez realizan la revisión más completa de la literatura reciente sobre la historia biogeográfica de la Amazonia. Además de eso, proponen un evento más en el cuaternario que, en su opinión, podría ser causante de algunos de los patrones de endemismo, con la formación de una gran laguna en el área más baja de la cuenca Amazónica, lo que antes ya fue discutido en la literatura como un evento de origen más antiguo (Räsänen *et al.*, 1995).

Vicarianza en la Amazonia a partir del cretácico

La dificultad de realizar recolectas extensas en toda la Amazonia de modo que permita un análisis amplio de la evolución biogeográfica de la región, hace que aún sea pequeño el número de estudios comprensivos que utilicen métodos biogeográficos modernos. Por lo menos parece haber 30 áreas de endemismo solo para la Cuenca Amazónica, cubriendo un área de millones de kilómetros cuadrados. Es necesario un esfuerzo de décadas de recolección en toda la región para que se pueda considerar que un grupo fue suficientemente muestreado para generar un análisis biogeográfico confiable. Tal vez los grupos mejor recolectados y estudiados desde ese punto de vista parecen ser primates, lacertilios, aves y abejas. De esos, lacertilios y aves fueron estudiados especialmente bajo un enfoque de teoría de los refugios (ver Prance, 1982), de modo general, sin análisis cladísticos. El trabajo de Cracraft y Prum (1988) de algunos grupos de aves de la Amazonia tiene una orientación cladística, pero la interpretación biogeográfica se vincula a eventos recientes. Solo más actualmente comienzan a aparecer los primeros estudios biogeográficos que primero buscan un patrón biogeográfico general antes de avanzar cualquier modelo de causalidad *a priori*.

El primer problema a considerarse es que la historia de los grupos neotropicales de origen gondwánico es antigua. Entonces, para cada grupo monofilético con amplia distribución en la región, hay varios subgrupos, cada uno de los cuales se presenta ampliamente distribuido en la América del Sur, Central y el Caribe (Fig. 6). Eso hace que los problemas de falta de reconocimiento de grupos con distribución replicada o paráloga (Amorim, 1987, 1992; Nelson y Ladiges, 1996; Amorim y Pires, 1996), generados por carencia de muestreo, sean extremadamente

graves. Esto es, con los problemas de extinción y falta de recolección para cada uno de los subgrupos con amplia distribución, se corre el riesgo de incluir como subgrupos de distribución ortóloga a miembros de grupos parálogos (Fig. 7), generando componentes falsos. Solo el estudio de grupos con un muestreo más amplio y cuidadoso en la detección de los distintos grupos de distribución replicada pueden evitar análisis equivocados.

Las figuras 8-20 muestran las distribuciones de grupos de especies de Sciaridae, Ditomyiidae (Diptera) (Amorim y Pires, 1996), Pentatomidae (Hemiptera) (Grazia, 1997; Campos, 1999), Apidae (Hymenoptera) (Camargo, 1996) y Callitrichidae (Primates) (Amorim y Pires, 1996) en América del Sur. La sobreposición de los cladogramas biológicos con las áreas de distribución de las especies (Rosen, 1978; Platnick y Nelson, 1978; Nelson y Platnick, 1981; Humphries y Parenti, 1986) lleva a un cladograma general de áreas para la región (Figs. 21-22).

Primeramente es interesante observar que esos patrones de grupos taxonómicos distantes (como insectos y primates) son bastante congruentes entre sí, indicando una alta probabilidad de que hayan sido generados por eventos de vicarianza. Incluso, las áreas de los componentes en diversos niveles de esa historia son congruentes con aquellas

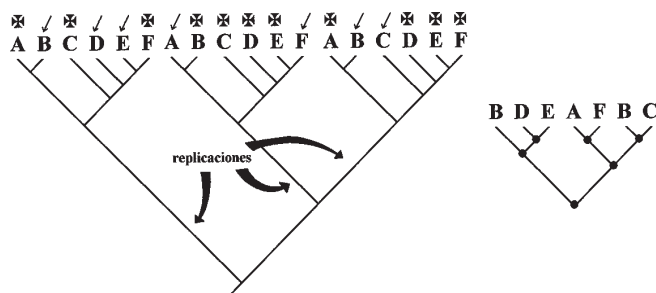
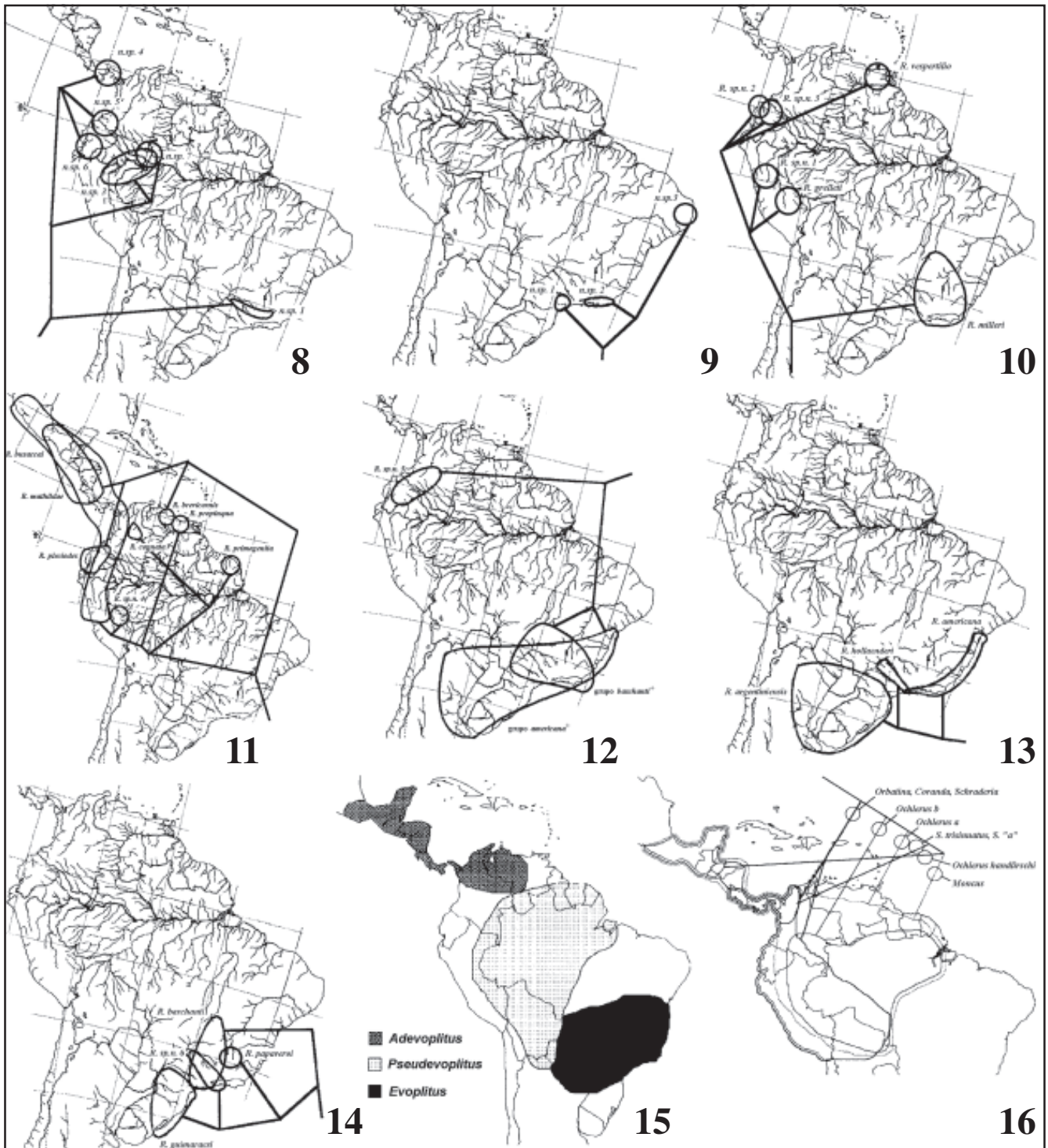


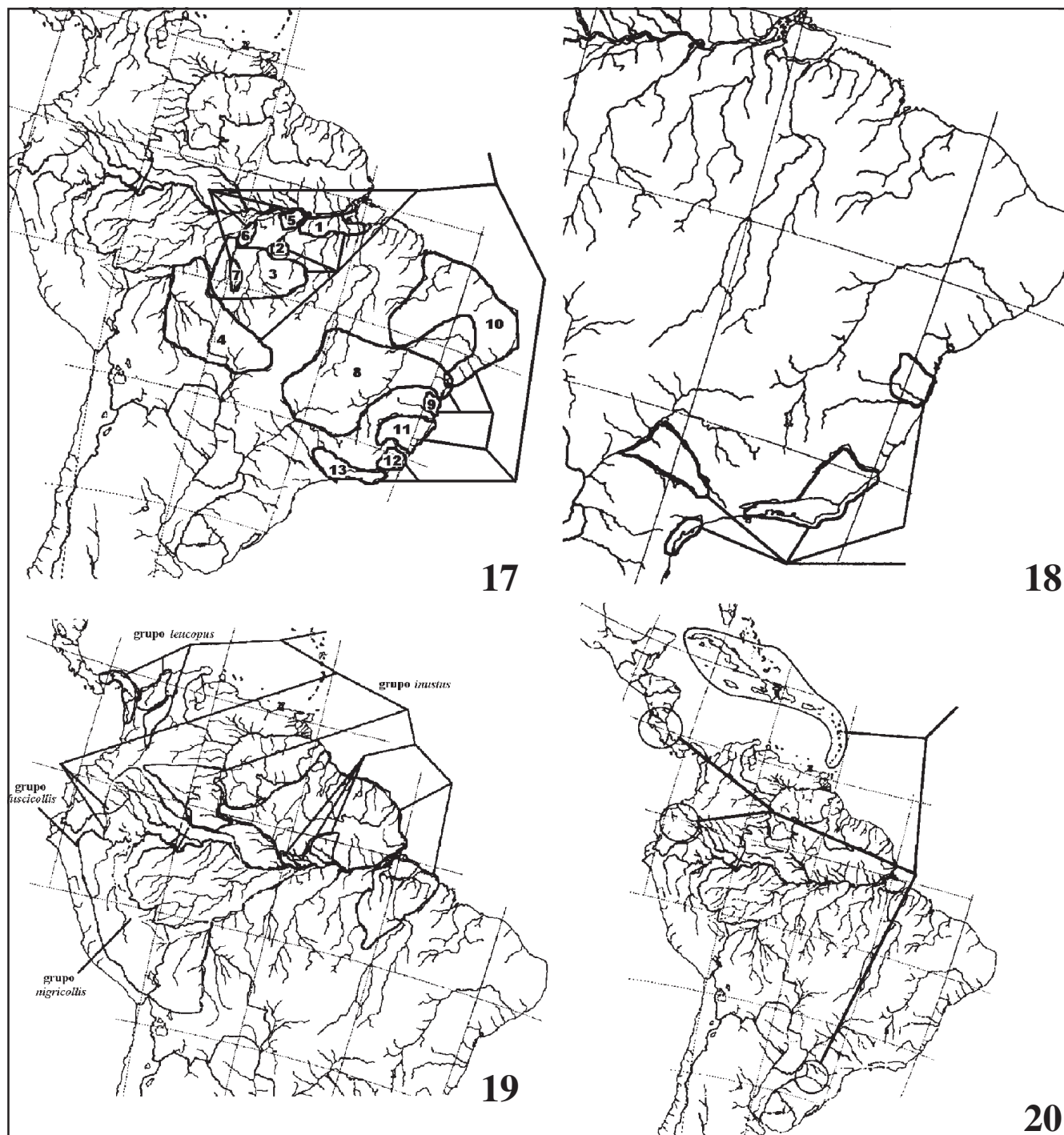
Fig. 7. Problemas de muestreo en el reconocimiento de grupos de distribución paráloga. Izquierda, filogenia hipotética con todas las especies generadas en la evolución de un grupo en una región, las flechas indican las especies conocidas y las cruces las especies que no son conocidas. Derecha, filogenia aparente con las siete especies conocidas y los falsos componentes generados en un estudio biogeográfico.



Figs. 8-16. Patrón filogenético y biogeográfico de grupos neotropicales. 8, Nuevo género I de Dityomyiidae (Diptera); 9, nuevo género 2 de Dityomyiidae (Diptera); 10, grupo II de *Rhynchosciara* (Diptera: Sciaridae); 11, grupo III de *Rhynchosciara* (Diptera: Sciaridae); 12, grupo I de *Rhynchosciara* (Diptera: Sciaridae); 13, grupo *americana** del grupo I de *Rhynchosciara*; 14, grupo *baschanti** del grupo I de *Rhynchosciara*; 15, grupo *Evoplilus* de Pentatomidae (Heteroptera); 16, grupo *Ochlerus* de Ochlerini (Heteroptera: Pentatomidae) (8-14 modificadas de Amorim y Pires, 1996; 15 modificada de Grazia, 1997; 16 modificada de Campos, 1999).

delimitadas por eventos geológicos ocurridos a lo largo de la historia cretácica-terciaria de América del Sur. Y, finalmente, la secuencia de eventos cladogenéticos del cladograma biológico de áreas es congruente con la secuencia de eventos geológicos. O sea, hay congruencia corológica y cronológica entre el patrón biogeográfico y el patrón geológico, lo que indica que hay alta probabilidad de que esos eventos geológicos conocidos hayan sido la causa de los eventos de vicarianza encontrados.

El evento más antiguo que afecta la región Neotropical, después de su separación del África, parece ser la separación del Caribe en relación con la región Neotropical continental, fuera del propósito de este trabajo (Amorim, en preparación) (Fig. 21). Luego, hay una separación entre los elementos ligados al escudo de las Guayanas y al Escudo del Brasil por la formación de una transgresión marina amplia aún en el cretácico. Esa división genera los componentes denominados aquí 'NWNeo' y 'SENeo'



Figs. 17-20. Patrón filogenético y biogeográfico de grupos neotropicales. 17, *Callithrix* (Primates: Callitrichidae); 18, *Leontopithecus* (Primates: Callitrichidae); 19, *Saguinus* (Primates: Callitrichidae); 20, grupo *asymetrica* de *Neorhagmodemina* (Diptera: Scatopsidae) (modificadas de Amorim y Pires, 1996).

(Amorim y Pires, 1996), que actualmente se yuxtaponen a lo largo de los ríos Amazonas-Madeira-Mamoré. El lago Titicaca, de agua salobre, en la frontera del Perú y Bolivia, es un relicto de ese evento geológico y precisamente se localiza en la continuación al suroeste de ese eje.

Los eventos de cladogénesis internos del componente noroeste de la región Neotropical están ligados especialmente al surgimiento de los Andes. El primero de ellos separa a América Central y las regiones cisandinas de la Amazonia propiamente dicha. El segundo parece corresponder al origen de la nueva transgresión formada más al norte, después de la elevación de los Andes en su porción sur, en que fue cerrado el paso a la altura de Bolivia. El nuevo eje de esa transgresión

marina parece haber sido a lo largo del río Solimões, continuándose por el río Japurá, que entra por Colombia, en lugar de desviarse hacia el sur. Eventos de transgresión en la región del Mar de Maracaibo parecen haber sido responsables por patrones más al norte.

Los eventos de cladogénesis del componente sudeste de la región Neotropical son de dos tipos. Por un lado, el gran brazo lacustre formado a lo largo del eje de los ríos Parnaíba-São Francisco (curso medio)-Paraná separó la porción sudeste de la Amazonia y la selva Atlántica. Por otro lado, el surgimiento de la Serra do Mar y de la Serra da Mantiqueira generó una serie de áreas de endemismo a lo largo del eje sur-norte de la selva Atlántica.

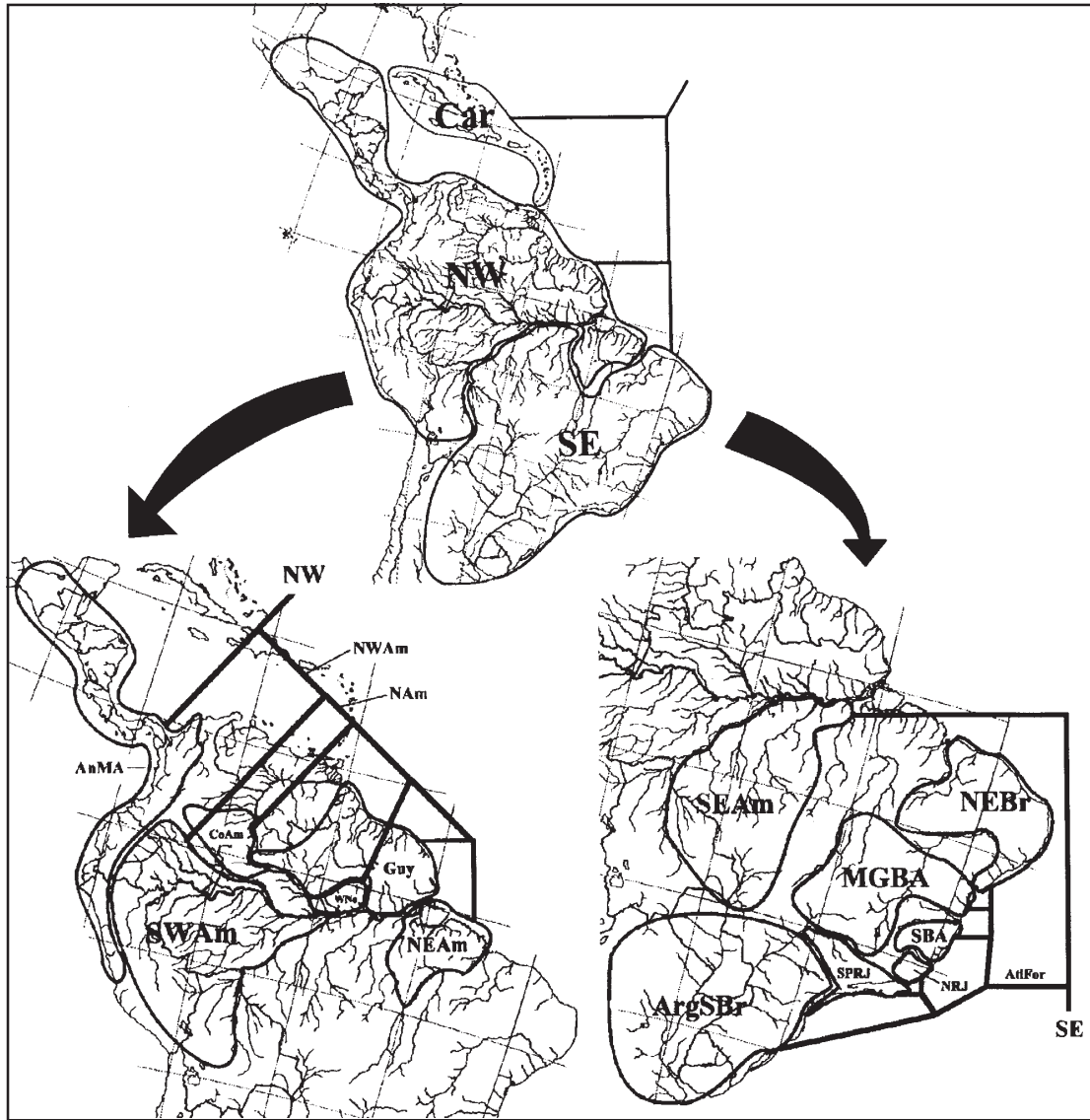


Fig. 21. Patrón general para la evolución biogeográfica de la región Neotropical. El primer evento de vicarianza separa las áreas caribeñas de la región Neotropical continental; la división siguiente separa la parte continental en un componente noroeste y otro sureste. El límite entre esas dos áreas está dado por los ríos Amazonas-Madeira-Mamoré. El área noroeste se extiende al este de la boca actual del río Amazonas. Compare con los eventos geológicos del cretácico en la figura 3D.

Aún es necesario un número mayor de estudios biogeográficos detallados para aumentar el número de corroboraciones a esa reconstrucción, pero estudios en curso muestran congruencia con el patrón general (en serpientes, por ejemplo, Ferrarezzi, en preparación). Además de eso, algunos detalles de la congruencia entre el patrón geológico y el biogeográfico son particularmente impresionantes. De esos, tal vez el más significativo sea la presencia de una especie de *Saguinus* (Primates) en la región este del estado de Pará cuya especie hermana está en el estado de Amapá y en las Guayanas. La extensión del componente NWNNeo al oeste de la desembocadura del río Amazonas se verifica en otros grupos (como se muestra en la figura 15 para *Pseudevoplitis*).

Un evento de dispersión podría explicar esa distribución. Ese patrón, no obstante, solo podría explicarse por vicarianza si hubiese habido un desplazamiento reciente de la cuenca del Amazonas hacia una posición más occidental. Las reconstrucciones geológicas muestran exactamente eso: hay un proceso orogénico reciente en el extremo oriental de la Amazonia que aisló las cuencas de los ríos Itapecuru y Meaurim (estado de Maranhão) y de Parnaíba (estado de Piauí) del resto de la cuenca Amazónica. Es interesante advertir que esos ríos contienen elementos faunísticos exclusivos de la cuenca Amazónica, como es el caso de las rayas de agua dulce (Potamotrigonidae).

La Amazonia actual

Las implicaciones biogeográficas de esos resultados son particularmente interesantes. La primera es que la historia de los endemismos actuales en la región es mucho más antigua que cualquiera de las reconstrucciones biogeográficas *a priori* propuestas hasta ahora —dispersión, refugios, lagos, entre otras. Ésta comienza luego después de la separación entre África y América del Sur, durante la fragmentación de Gondwana, como una serie de eventos que se extienden desde el Cretácico hasta el final del terciario.

La segunda es que la Amazonia no es una unidad histórica. De hecho, hay dos Amazonias distintas: una de ellas está relacionada con el Escudo de las Guayanas y la otra, con el Escudo del Brasil. Cada una de ellas tiene asociaciones con áreas no amazónicas. El noroeste de la Amazonia (NWAm) tiene relaciones más recientes con América Central y las áreas al oeste de los Andes en el Perú, Ecuador y Colombia que con el sudeste de la Amazonia (Fig. 22). El sudeste de la Amazonia, a su vez, tiene relaciones más recientes con la selva Atlántica que con el noroeste de la Amazonia. Ejemplos de esos componentes en primates es la presencia de especies de

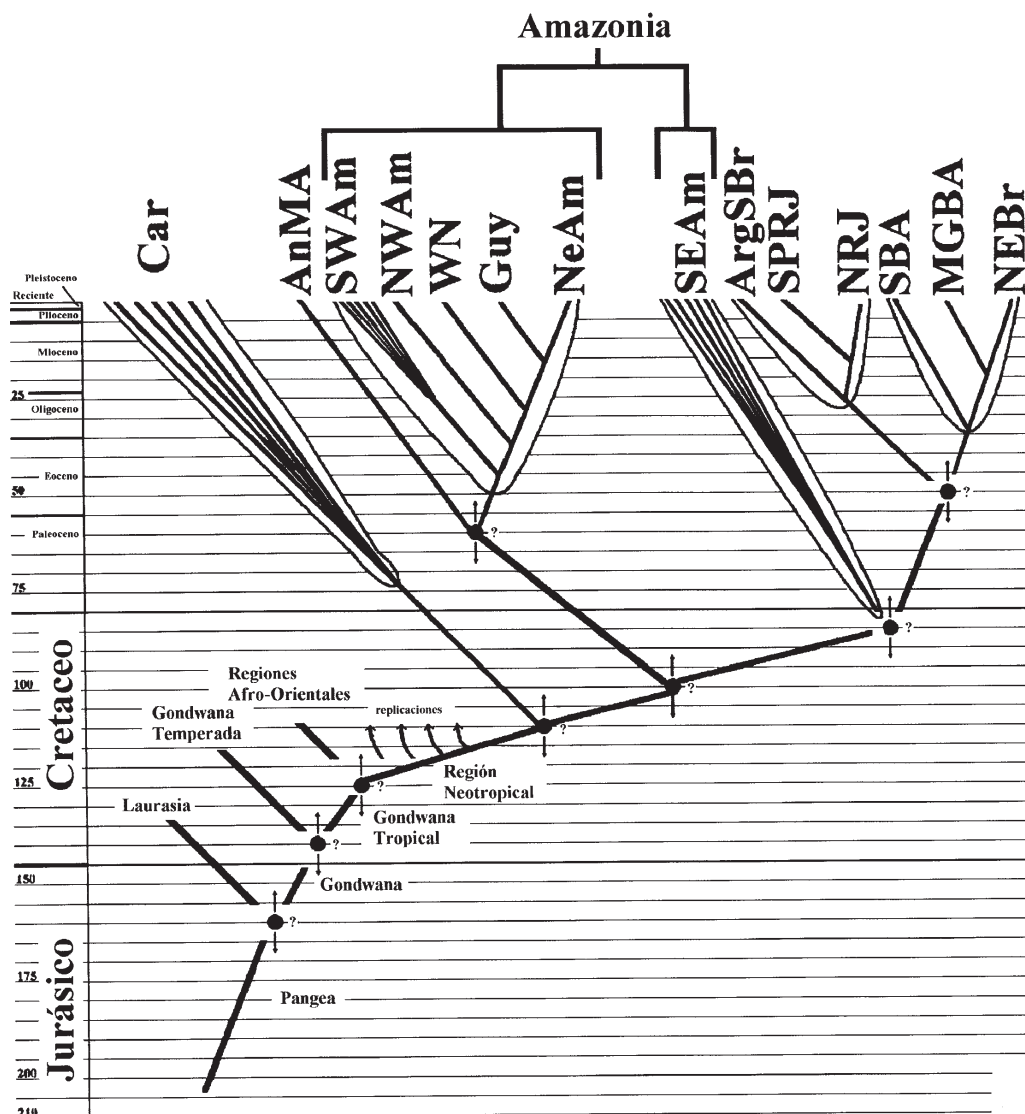


Fig. 22. Cladograma con la secuencia de eventos de vicarianza en la historia de la región Neotropical sobre una base temporal, con la indicación del origen 'polifilético' de la Amazonia. No hubo distorsión de la unidad de tiempo para destacar los periodos más recientes. Las abreviaturas son las mismas que las de la figura 21 (modificado de Amorim y Pires, 1996).

Callithrix en el sudeste de la Amazonia y en la selva Atlántica (Fig. 17); y la presencia de especies de *Saguinus* en el extremo noroeste de la América del Sur (Fig. 19).

La Amazonia actual, por lo tanto, es sólo la expansión hasta la yuxtaposición de las biotas forestales del Escudo de la Guyana y el Escudo del Brasil, formando un ambiente forestal actualmente contiguo. Ambas son, típicamente, biotas tropicales forestales, pero ellas se originan de unidades históricas distintas en América del Sur, cuyo origen se remonta a la transgresión marina del Cretácico que dividió la América del Sur. Desde el punto de vista biogeográfico, la 'Amazonia', por lo tanto, es una unidad artificial: el elemento unificador es topográfico (la cuenca que concentra ríos que se originan en diferentes áreas altas) y no biogeográfico (histórico).

Otro elemento interesante que resulta del análisis es el reconocimiento de otras unidades menores. Además de la región sudeste de la Amazonia (al sudeste del eje Amazonas-Madeira-Mamoré), hay un área grande al oeste del Madeira-Mamoré delimitada al norte por el Solimões-Japurá, que corresponde, por ejemplo, a la distribución del género *Callimico* (Primates). Como fue comentado, por otro lado, las especies endémicas del noroeste del estado de Pará tiene relaciones

de mayor proximidad con las especies al oeste de la cuenca del río Amazonas.

Finalmente, se debe abandonar el concepto biogeográfico tradicional de Amazonia como unidad histórica idéntica a la delimitación de la cuenca Amazónica. Los elementos faunísticos y florísticos de otras cuencas —especialmente del Orinoco, Parnaíba, Meamirim e Itapecuru, además de los ríos de las Guyanas— forman parte de la historia de la biota del Escudo de las Guyanas. En ese sentido, la selva Atlántica es parte de la misma unidad histórica que la selva en el sudeste de la Amazonia, derivada del Escudo de las Guyanas. Así, por ejemplo, muchas de las interpretaciones biogeográficas que postulan 'invasión' de elementos amazónicos hacia afuera de la cuenca son solo 'ruido de análisis' que resulta de la falsa suposición de que el sudeste amazónico tenga una fauna 'amazónica'.

Agradecimientos

Agradezco a Jorge Llorente-Bousquets por la traducción del texto al español y a Juan J. Morrone por su ayuda en la edición del texto.

Referências

- Ab'Saber, A. N.** 1959. Pavimentos dendríticos atuais e subatuais das caatingas brasileiras. *Not. Geomorfol.*, 4: 48-49.
- Ab'Saber, A. N.** 1962. Revisão dos conhecimentos sobre o horizonte sub-superficial de cascalhos inhumados do Brasil Oriental. *Bol. Univ. Paraná, Geogr. Fís.*, 2: 1-32.
- Ab'Saber, A. N.** 1967. Domínios morfoclimáticos e províncias fitogeográficas do Brasil. *Orientação*, 3: 45-48.
- Ab'Saber, A. N.** 1971. A organização natural das paisagens inter e subtropicais brasileiras, p. 1-14. In: III Simpósio sobre o Cerrado. São Paulo, EDUSP e Editora Edgard Blücher.
- Ab'Saber, A. N.** 1977a. Espaços ocupados pela expansão dos climas secos na América do Sul por ocasião dos períodos glaciais Quaternários. *Paleoclimas*, 3: 1-19.
- Ab'Saber, A. N.** 1977b. Os domínios morfoclimáticos na América do Sul. Primeira aproximação. *Geomorfologia*, 52: 1-21.
- Absy, M. L.** 1979. A palynological study of Holocene sediments in the Amazon Basin. Tesis de Doctorado, Universidad de Amsterdam.
- Absy, M. L.** 1982. Quaternary palynological studies in the Amazon Basin, pp. 67-73 in: Prance, G. T. (ed.), *Biological diversification in the tropics*. New York, Columbia University Press.
- Adams, C. C.** 1902. Southeastern United States as a center of geographical distribution of flora and fauna. *Biol. Bull.*, 3: 115-131.
- Adams, C. C.** 1905. The post-glacial dispersal of the North American biota. *Biol. Bull.*, 9: 53-71.
- Amorim, D. S.** 1987. Refúgios quaternários e mares epicontinentais: Uma análise dos modelos, métodos e reconstruções biogeográficas da região Neotropical, incluindo o estudo de grupos de Mycetophiliformia (Diptera: Bibionomorpha). Tesis de Doctorado, Universidad de São Paulo, São Paulo.
- Amorim, D. S.** 1991. Refuge model simulations: Testing the theory. *Revta. Bras. Ent.*, 35(4): 803-812.
- Amorim, D. S.** 1992. An empirical system of ranking of biological classifications using biogeographic components. *Revta. Bras. Ent.*, 36(2): 281-292.
- Amorim, D. S. y M. R. S. Pires.** 1996. Neotropical biogeography and a method for maximum biodiversity estimation, pp. 183-219 in: Bicudo, C. E. M. y N. A. Menezes (eds.), *Biodiversity in Brazil: A first approach*, CNPq, São Paulo.
- Bigarella, J. J.** 1964. Variações climáticas no Quaternário e suas implicações no revestimento florístico do Paraná. *Bol. Paran. Geogr.*, 10/15: 211-231.
- Bigarella, J. J.** 1971. Variações climáticas no Quaternário Superior do Brasil e sua datação radiométrica pelo método do carbono 14. *Paleoclimas*, 1: 1-22.
- Bigarella, J. J. y A. N. Ab'Saber.** 1961. Palaeogeographische und paleoklimatische Aspekte des Känozoikums in Süd-brasilien. *Zeitschr. Geomorph.*, 8(3): 286-312.
- Brooks, D. R., T. B. Thorson y M. A. Mayes.** 1981. Freshwater stingrays (Potamotrigonidae) and their helminth: Testing hypotheses of evolution and coevolution, pp. 147-176 in: Funk, V. A. y D. R. Brooks (eds.), *Advances in Cladistics: Proceedings of the First Meeting of the Willi Hennig Society*, New York Botanical Garden, New York.
- Brown, K. S., Jr.** 1976. Geographical patterns of evolution in Neotropical Lepidoptera: systematics and derivation of known and new Heliconiini (Nymphalidae: Nymphalinae). *J. Ent.*, (B), 44: 202-242.
- Brown, K. S., Jr.** 1979. Ecologia geográfica e evolução nas florestas Neotropicais. Parte VI, in the series Padrões geográficos na evolução em lepidópteros Neotropicais. Tesis de Livre Docente, Unicamp, Campinas.
- Brown, K. S., Jr.** 1982. Paleocology and regional patterns of evolution in Neotropical forest butterflies, in: Prance, G. T. (ed.), *Biological diversification in the tropics*, New York, Columbia University Press.
- Camargo, J. M.** 1996. Meliponini neotropicais (Apinae, Apidae, Hymenoptera): Biogeografia histórica. *An. Encontro Abelhas 2*, Ribeirão Preto: 107-121.
- Campos, L. A.** 1999. Análise cladística de Ochlerini Rolston, 1981 e descrição de dois novos gêneros (Heteroptera: Pentatomidae). Tesis de Doctorado, Instituto de Biociências da USP, São Paulo.
- Cracraft, J. y R. O. Prum.** 1988. Patterns and processes of diversification: Speciation and historical congruence in some Neotropical birds. *Evolution*, 42: 603-620.
- Darlington, P. J., Jr.** 1957. *Zoogeography: The geographical distribution of animals*. New York, John Wiley y Sons.
- De Candolle, A. P.** 1820. Géographie botanique, p. 359-436 in: Levraut, F. C. (ed.), *Dictionnaire des Sciences Naturelles 19*, Paris, Levraut.
- De Candolle, A. P.** 1838. *Statistique de la famille des Composées*. Paris y Strasbourg, Treuttel & Würz.
- de Vivo, M.** 1997. Mammalian evidence of historical ecological change in the Caatinga semi-arid vegetation of northeastern Brazil. *J. Comp. Biol.*, 2(1): 63-74.
- Dixon, J. R.** 1979. Origin and distribution of reptiles of lowland tropical rain forest of South America, pp. 217-240 In: Duellman, W. E. (ed.), *Monographs of the Museum of Natural History*, University of Kansas, No. 7.
- Duellman, D. E.** 1982. Quaternary climatic-ecological fluctuations in the lowland tropics frogs and forests, in: Prance, G. T. (ed.), *Biological diversification in the tropics*, New York, Columbia University Press.
- Grazia, J.** 1997. Cladistic analysis of the *Evoplitus* genus group of Pentatomini (Heteroptera: Pentatomidae). *J. Comp. Biol.*, 2(1): 43-48.
- van der Hammen. T.** 1972. Changes in vegetation and climate in the Amazon basin and surrounding areas during the Pleistocene. *Ecologie Mjnb.*, 51: 641-643.
- van der Hammen. T.** 1974. The Pleistocene changes of vegetation in tropical South America. *J. Biogeogr.*, 11: 3-26.
- van Geel, B. y T. van der Hammen.** 1973. Upper Quaternary vegetational and climatic sequence of the Fuquene area (Eastern Cordillera, Colombia). *Palaeogeogr. Palaeoclimat. Palaeoecol.*, 14: 9-92.
- Haffer, J. L.** 1969. Speciation in Amazonian forest birds. *Science*, 165: 131-137.
- Haffer, J. L.** 1970. Geologic-climatic history and zoogeographic significance of the Uraba region in northwestern Colombia. *Caldasia*, 10(5): 603-636.
- Haffer, J. L.** 1974. Avian speciation in tropical South America, with a systematic survey of the toucans (Ramphastidae) and jacamars (Galbulidae). *Publ. Nuttall Ornith. Club*, 14: 1-390.
- Haffer, J. L.** 1977. Pleistocene speciation in Amazonian birds. *Amazoniana*, 6: 161-192.
- Haffer, J. L.** 1981. Aspects of Neotropical bird speciation during the Cenozoic, pp. 371-394 In: Nelson, G. y D. E. Rosen (eds.), *Vicariance biogeography: A critique*, New York, Columbia University Press.
- Haffer, J. L.** 1982. General aspects of the refuge theory, pp. 6-24 In: Prance, G. T. (ed.), *Biological diversification in the tropics*, New York, Columbia University Press.
- Hueck, K. y P. Siebert.** *Vegetationskarte von Südamerikas*. Stuttgart, Fischer Verlag.
- Hultén, E.** 1937. *Outline of the history of arctic and boreal biota during the Quaternary period*. Stockholom, Aktiebolaget Thule.
- Humphries, C. J. y L. Parenti.** 1986. *Cladistic biogeography*. Oxford, The University Press.
- Lamas, G.** 1973. *Taxonomia e evolução dos gêneros Ituna Doubleday (Danainae) e Paititia gen.n., Thyridia Hubner e Methona Doubleday (Ithomiinae) (Lepidoptera: Nymphalidae)*. Tesis de Doctorado, Instituto de Biociências, USP, São Paulo.
- Marroig, G. y R. Cerqueira.** 1997. Plio-Pleistocene South American history and the Amazon Lagoon hypothesis: a piece in the puzzle of Amazonian diversification. *J. Comp. Biol.*, 2(2): 103-119.

- Müller, P.** 1973. *The dispersal centres of vertebrates in the Neotropical realm*. Biogeographica, Vol. 2. The Hague, W. Junk.
- Nelson, G.** 1979. Cladistic analysis and synthesis: Principles and definitions, with a historical note on Adanson's "Familles des Plantes" (1763-1764). *Sist. Zool.*, 28(1): 1-21.
- Nelson, G. y P. Y. Ladiges.** 1996. Paralogy in cladistic biogeography and analysis of paralogy-free subtrees. *Amer. Mus. Novit.*, 3167: 1-58.
- Nelson, G. y N. I. Platnick.** 1981. *Systematics and biogeography: Cladistics and vicariance*. Columbia University Press, New York.
- Petri, S. y V. J. Fúlfaro.** 1983. *Geologia do Brasil (Fanerozóico)*. T. A. Queiroz, Editor y EDUSP, São Paulo.
- Platnick, N. I. y G. Nelson.** 1978. A method of analysis for historical biogeography. *Syst. Zool.*, 27(1): 1-16.
- Prance, G. T.** 1973. Phytogeographic support for [sic] the theory of Pleistocene forest refuges in the Amazon Basin, based on evidence from distribution patterns in Caryocaraceae, Chrysobalanaceae, Dichapetalaceae and Lecythydaceae. *Acta Amazon.*, 3(3): 5-28.
- Prance, G. T.** 1978. The origin and evolution of the Amazon flora. *Interciencia*, 3(4):207-222.
- Prance, G. T.** 1982. *Biological diversification in the tropics*. New York, Columbia University Press.
- Räsänen, M. E., A. M. Linna, J. C. R. Santos y F. R. Negri.** 1995. Late Miocene tidal deposits in the Amazonian foreland basin. *Science*, 269: 386-390.
- Rosen, D. E.** 1978. Vicariance patterns and historical explanations in biogeography. *Syst. Zool.*, 27(2): 159-188.
- Simpson, B. B. y J. L. Haffer.** 1978. Speciation patterns in the Amazonian forest biota. *Annu. Rev. Ecol. Syst.*, 9: 497-518.
- Stresemann, E.** 1919. Über die europäischen Baumlauffer. *Verh. Ornith. Ges. Bayern*, 14: 39-74.
- Stresemann, E.** 1920. Die Herkunft der Hochgebirgsvögel Europas. *Club Nederl. Vogelk. Delft.*, 10: 71-91.
- Vanzolini, P. E.** 1970. Zoologia sistemática, geografia e a origem das espécies. Instituto de Geografia, USP, Séries Teses e Monografias, no. 3, p. 1-56.
- Vanzolini, P. E.** 1973. Distribution and differentiation of animals along the coast and in continental islands of the state of Sao Paulo, Brasil. I. Introduction to the area and problem. *Pap. Av. Zool.*, 26(24): 281-294.
- Vanzolini, P. E. y E. E. Williams.** 1970. South American anoles: The geographic differentiation and evolution of the *Anolis chrysolepis* species group (Sauria, Iguanidae). *Arq. Zool. (São Paulo)*, 19: 1-298.
- Vanzolini, P. E. y E. Williams.** 1981. The vanishing refuges: A mechanism for ecogeographic speciation. *Pap. Av. Zool.*, 34(23): 251-255.

HISTORIA BIOGEOGRÁFICA DE LAS ÁREAS ÁRIDAS DE AMÉRICA DEL SUR AUSTRAL

Sergio Roig Juárez y Gustavo E. Flores

América del Sur ha sido objeto de muchos estudios biogeográficos, debido a los patrones de distribución particulares que poseen su flora y su fauna; y la región austral ha sido considerada como una región diferente del resto de América del Sur (Jeannel, 1942, 1967; Monrós, 1958; Kuschel, 1964; Cabrera y Willink, 1980). Para explicar el origen y las relaciones de su biota con otras zonas templadas australes (Australia, Nueva Zelanda y África del Sur) se han propuesto varias teorías. Sin embargo, éstos se basaron en taxones compartidos con los restantes continentes australes (componente 'austral' de Kuschel [1964]) y no se han realizado estudios considerando taxones que habitan el territorio austral de América del Sur y que tienen su grupo hermano en los continentes boreales (componente 'erémico' de Kuschel [1964]).

Muchas contribuciones sobre biogeografía histórica de América del Sur se han basado en la comparación de la similitud biótica entre distintas áreas del mundo, proponiendo la hipótesis de dispersión para explicar la similitud observada (Kuschel, 1964; Simpson, 1964; Raven y Axelrod, 1975). El uso de la metodología cladística en sistemática (Hennig, 1966) y el desarrollo posterior de la biogeografía cladística (Platnick y Nelson, 1978; Nelson y Platnick, 1981; Humphries y Parenti, 1986) han provisto una herramienta operacional objetiva para analizar los patrones de distribución. La biogeografía cladística supone una correspondencia entre las relaciones de parentesco de los taxones y las relaciones de áreas por ellos ocupadas. Las comparaciones entre filogenias de varios taxones no relacionados que habitan una misma área conducen a un patrón general que puede usarse para proponer hipótesis de las relaciones históricas de las áreas en estudio (Crisci *et al.*, 1991). Esta metodología se basa en la idea de que los organismos de cada biota han evolucionado en conjunto, influidos por la historia de la Tierra, y esta historia biótica puede inferirse a partir de los análisis cladísticos de diversos taxones que componen dicha biota (Roig Juárez, 1994a).

Área en estudio

América del Sur austral ha sido definida por varios autores como aquella que se encuentra debajo del paralelo 30° de latitud sur (Jeannel, 1967; Kuschel, 1969; Humphries y Parenti, 1986; Crisci *et al.*, 1991), también teniendo en cuenta las áreas montañosas de los Andes hacia el norte de los 30° de latitud sur (Morrone, 1996). Aquí se consideraron las áreas desérticas al sur del paralelo 26° sur, hasta una altura de 2,500 m y con precipitaciones menores a 750 mm anuales. La única excepción de las áreas consideradas la constituye el Chaco Occidental, que si bien su límite austral comienza en el paralelo 31° de latitud sur se extiende hacia el norte hasta los 16° de latitud sur en Bolivia (Prado, 1993). Por otra parte, aunque la porción sur del Espinal tiene precipitaciones menores a 750 mm anuales, no se la ha incluido en este estudio debido a que se la ha visto como un área de transición, sin elementos endémicos (Cabrera y Willink, 1980).

Delimitación de áreas de endemismo

América del Sur austral ha sido dividida por diversos autores de acuerdo con los taxones que han tratado. La mayoría de los esquemas han sido basados en la vegetación (Cabrera, 1953; Cabrera y Willink, 1980) y los

vertebrados (Fittkau, 1969; Müller, 1973). Los primeros aportes basados en la fauna de artrópodos fueron realizados solo para Chile (Peña, 1966a) o Argentina (Ringuelet, 1953; Maury, 1979). Sin embargo, en los últimos años se han realizado estudios basados en la artropodofauna que contiene esta área en su totalidad (Roig Juárez, 1994a; Morrone, 1996). En esta contribución se analizan las áreas de endemismo del territorio árido austral de América del Sur, con base en dos familias de Coleoptera muy representativas de zonas áridas: Carabidae y Tenebrionidae, de las cuales la última ya ha sido utilizada para determinar áreas de endemismo en Chile (Peña, 1966a). Para la determinación de los límites de las áreas de endemismo se siguió el criterio de Harold y Mooi (1994); estos autores consideran que la simpatria estricta no es necesaria para determinar áreas de endemismo y que el área de endemismo postulada es una hipótesis que puede ser puesta a prueba, en la cual el investigador debe establecer algunos parámetros ambientales que la delimiten.

Se han reconocido 13 áreas de endemismo (Fig. 1), cuyas características ambientales y taxones endémicos se citan a continuación. Algunas de estas áreas concuerdan con áreas propuestas por otros autores (Peña, 1966a; Roig Juárez, 1994a), mientras que otras corresponden a parte de áreas naturales consideradas en otros estudios (Cabrera y Willink, 1980).

Desierto intermedio (DEIN). Incluye el Desierto de Atacama y se extiende en la zona costera y central de la III Región de Chile, hasta el norte de la IV Región. La vegetación de esta área ha sido clasificada como perteneciente a la Región del Desierto, con tres subregiones: Desierto Absoluto, Costero y Florido (Gajardo, 1994). En el Desierto Absoluto, al norte, las precipitaciones son insignificantes y la escasa vegetación está representada por comunidades de *Atriplex deserticola*, *Lycium minutifolium*, *Nolana baccata* y *Cryptantha parviflora*. En el Desierto Costero, a lo largo de la costa, hay un desarrollo mayor de la vegetación, debido a la presencia de neblinas costeras que aportan precipitaciones, y las comunidades dominantes son de *Cassia brongniartii*, *Dinemandra ericoides*, *Mathewsia incana* y *Nolana spp.* El Desierto Florido, al sur, se caracteriza por la abundancia de vegetales efímeros, favorecidos por precipitaciones periódicas. Dominan las comunidades de *Skytanthus acutus*, *Hippeastrum ananuca*, *Encelia tomentosa*, *Nolana spp.* y *Balsamocarpon brevifolium* (Gajardo, 1994).

Taxones endémicos: Carabidae: *Mimodromius elegantulus*, *M. elongatulus*, *M. fuscus*, *M. gracilis*, *M. lividus*, *Notaphus aricensis*, *N. bicolor*, *Nothocys marcidu* (Mateu, 1955, 1964; Jeannel, 1962; Bonniard de Saludo, 1969). Tenebrionidae: *Gyriosomus batesi*, *G. curtisi*, *G. elongatus*, *G. parvus*, *G. penai*, *G. planicollis*, *G. subrugatus*, *G. whitei*, *Nycterinus quadricollis*, *N. rugiceps costulatus*, *Physogaster globolus*, *P. kulzeri*, *P. penai*, *Praocis calderana*, *P. chilensis*, *Psectrascelis carrizalensis*, *P. pilosa*, *Thinobatis calderana*, *T. kuscheli*, *T. melcheri* (Kulzer, 1959; Peña, 1966b, 1971, 1974a, 1984a, 1995).

Desierto de Coquimbo (COQU). Comprende el Desierto de Coquimbo y se extiende en la zona costera y central de la IV Región en Chile. La vegetación de esta área pertenece a la Región del Matorral y del Bosque Esclerófilo y a la subregión del Matorral Estepario (Gajardo, 1994). Las precipitaciones son bajas e irregulares y la vegetación está representada por comunidades de *Adesmia microphylla*, *Cassia coquimbensis*, *Lithrea caustica*, *Colliguaja odorifera*, *Helenium aromaticum*, *Sagina apetala*, *Poemus boldus* y *Podanthus mitiqui* (Gajardo, 1994).

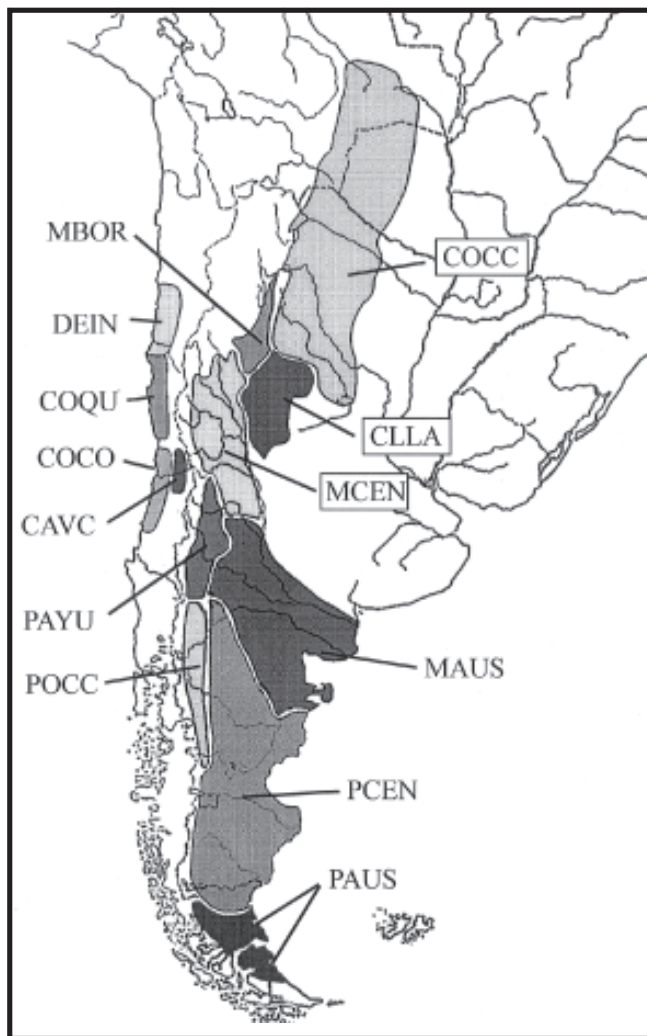


Fig. 1. Áreas de endemismo del territorio árido de América del Sur austral. MBOR= Monte Boreal; DEIN= Desierto Intermedio; COQU= Desierto de Coquimbo; COCO= Cordillera de la Costa; CAVC= Cordillera Andina y Valle Central; PAYU= Payunia; POCC= Patagonia Occidental; COCC= Chaco Occidental; CLLA= Llanos Chaqueños; MCEN= Monte Central; MAUS= Monte Austral; PCEN= Patagonia Central; PAUS= Patagonia Austral.

Taxones endémicos: Carabidae: *Cicindelidia trifasciata australis*, *Cnemalobus convexus*, *C. cylindricus*, *Peryphus chilensis* (Jeannel, 1962; Peña y Barria, 1973; Roig Juñent, 1994b). Tenebrionidae: *Auladera crenicosta*, *Diastoleus collaris*, *Gyriosomus amabilis*, *G. bridgesi*, *G. freyi*, *G. granocostatus*, *G. hopei*, *G. luczotii*, *G. marmoratus*, *G. modestus*, *G. penicilliger*, *G. punctatus*, *G. pumilus*, *G. reedi*, *Myrmecoderma michelbacheri*, *Praocis aenea*, *P. adspersa*, *P. audouini*, *P. bicostata*, *P. chevrolati*, *P. curtisi*, *P. hirtella*, *P. parva*, *P. pubescens*, *P. rufitarsis*, *P. spinolai*, *P. subaenea*, *P. submetallica*, *P. subsulcata*, *P. tenuicornis*, *P. tibialis*, *Psectrascelis kuscheli*, *P. pudens*, *Scotobius gayi*, *S. rugicollis* (Kulzer, 1959; Peña, 1966b, 1974b, 1985a; Flores, 1999).

Cordillera andina y Valle Central (CAVC). Ocupa la Cordillera de Los Andes y el Valle Central en las Regiones V, Metropolitana y VI de Chile. La vegetación de esta área ha sido clasificada como perteneciente a las Regiones de la Estepa Altoandina y del Bosque Esclerófilo, ambas con precipitaciones invernales (Gajardo, 1994). En la Estepa Altoandina, las comunidades vegetales dominantes son de *Kageneckia angustifolia*, *Valenzuela trinervis*, *Colliguaja integerrima*, *Tetraglochin alatum*, *Mulinum spinosum*, *Chusqueira oppositifolia*, *Azorella madreporica*

y *Laretia acaulis*. En el Bosque Esclerófilo de la Precordillera Andina dominan las comunidades de *Quillaja saponaria*, *Lithrea caustica*, *Colliguaja odorifera*, *Cryptocarya alba*, *Persea lingue* y *Luma chequen* (Gajardo, 1994).

Taxones endémicos: Carabidae: *Cnemalobus montanus*, *Merizodus catapileanus*, *Metius gigas*, *Notaphus deplanatus*, *Notholopha melanopum*, *N. tenuestriatum*, *Ogmopleura obscuripennis*, *Peryphus nivalis*, *Pseudotrepanes derbesi*, *Trechisibus alexius*, *T. chloroticus*, *T. germaini*, *T. nigripes*, *T. nitidus*, *T. parvicollis*, *T. pernitus*, *T. saizi* (Straneo, 1951b, 1958; Jeannel, 1962; Bonniard de Saludo, 1969; Roig Juñent, 1994b). Tenebrionidae: *Auladera andicola*, *A. rugicollis*, *Callyntra andina*, *C. subrugosa*, *C. rugosa*, *Mitragenius costatus*, *Myrmecoderma nycteroides*, *Praocis cribrata*, *P. costatula*, *P. hirtuosa*, *P. picipes*, *P. reedi*, *P. rufiflavis*, *P. uretai* (Peña, 1966b, 1974b; Flores, 1999; Flores y Vidal, 2000a).

Cordillera de la Costa (COCO). Se extiende desde la zona costera hasta la Cordillera de la Costa en las Regiones V, Metropolitana, VI y VII de Chile, con sequía estival leve. La vegetación de esta área pertenece a las regiones del Matorral y del Bosque Esclerófilo, en el centro y norte, y a la del Bosque Caducifolio en el sur (Gajardo, 1994). En el Matorral Espinoso, predominan los arbustos espinosos, con algunas formas arbóreas (*Prosopis chilensis*), y dominan las comunidades vegetales de *Trevoa trinervis*, *Colliguaja odorifera*, *Acacia caven*, *Maytenus boaria*, *Lithrea caustica*, *Peumus boldus*, *Cryptocarya alba*, *Schinus latifolius* y *Jubaea chilensis*. En el Bosque Caducifolio Maulino las comunidades vegetales dominantes son los bosques secos de *Nothofagus glauca*, *Gevuina avellana* y *Azara petiolaris* (Gajardo, 1994).

Taxones endémicos: Carabidae: *Incagonum cordicolle*, *I. ambiguum*, *I. coquimbanum*, *Apterodromites saizi*, *Axinopalpus delicatulus*, *A. humeralis*, *Cyanotarsus andinus*, *Notaphus gabrielus*, *N. fischeri*, *Nothanillus germaini*, *Trechisibus sinuatus* (Bonniard de Saludo, 1969; Mateu, 1976; Reichardt, 1977; Liebherr, 1994). Tenebrionidae: *Callyntra laticollis*, *C. multicosta*, *C. opaca*, *C. penai*, *C. paulseni*, *C. servillei*, *Gyriosomus laevigatus*, *Myrmecoderma freudei*, *M. elegantula*, *Praocis aenescens*, *Thinobatis brevicollis*, *Scotobius emarginicollis* (Kulzer, 1955a, 1959; Peña, 1966b, 1974b, 1994; Flores y Vidal, 2000a, b).

Payunia (PAYU). Esta área se extiende desde el centro de la provincia de Mendoza hasta el centro de Neuquén, en Argentina, al oriente de la cordillera de los Andes, con precipitaciones entre 200 y 400 mm anuales (Paruelo et al., 1998). Dominan las estepas de *Nassauvia axillaris*, *Haplopappus pectinatus*, *Maihuenia patagonica* y *Stillingia patagonica* y se encuentran muchas plantas endémicas como *Prosopis castellanosi*, *P. ruiz leali*, *Cassia arnottiana*, *C. kurtzii*, *Condalia megacarpa* y *Berberis comberi* (Roig, 1998).

Taxones endémicos: Carabidae: *Cnemalobus mendozensis* (Roig Juñent, 1993b). Tenebrionidae: *Nyctelia difficilis*, *N. garciae*, *N. laevis*, *N. planata*, *Psectrascelis gigas*, *P. hirta*, *P. lucida*, *P. neuquensis* (Kulzer, 1963; Peña, 1985a, 1994).

Patagonia Occidental (POCC). Comprende una franja angosta desde el centro de Neuquén hasta el sur de Chubut en Argentina, al oriente de la cordillera de los Andes, con precipitaciones entre 200 y 400 mm anuales (Paruelo et al., 1998). Las comunidades dominantes son estepas de *Festuca pallenscens*, *Rytidosperma virescens*, *Acaena pinnatifida* y *Triptilion achillae* (Roig, 1998).

Taxones endémicos: Carabidae: *Barypus chubutensis*, *B. gentilii*, *B. neuquensis*, *B. minus*, *Bembidarena setiventris*, *Cnemalobus araucanus*, *Mimodromius metallicus*, *Notaphus olivieri*, *Nothocys coeruleascens*, *N. delamarei*, *N. topali*, *Peryphus kaszabi* (Mateu, 1955; Jeannel, 1962; Nègre, 1973; Roig Juñent, 1992b, 1994b). Tenebrionidae: *Emmalodera inflatithorax*, *E. obesa costata*, *Epipedonota nitida*, *E. subplana*, *Nyctelia blairi*, *N. crassecostata*, *N. freyi*, *N. gebieni*, *N. grandis*, *N. hayekae*, *N. penai*, *N. quadricarinata*, *N. suturacava*, *Patagonogenius breviangulus*, *P. elegans*, *P. kulzeri*, *Praocis molinari*, *Scotobius obscurus* (Kulzer, 1955a, 1963; Flores, 1999; Flores y Vidal, en prensa).

Patagonia Central (PCEN). Comprende desde el centro de Río Negro hasta el sur de Santa Cruz en Argentina y constituye la parte más árida de la Patagonia, con precipitaciones entre 100 y 200 mm anuales (Paruelo *et al.*, 1998). Las comunidades más importantes son estepas de *Nassauvia glomerulosa*, *N. axilaris*, *Acaena platycantha*, *Adesmia ameghinoi*, *Stipa chubutensis* y *Junellia tridens* (Roig, 1998).

Taxones endémicos: Carabidae: *Barypus longitarsis*, *Cnemalobus curtisii* (Roig Juñent y Cicchino, 1989; Roig Juñent, 1993b). Tenebrionidae: *Calymmophorus patagonicus*, *Emmallodera atronitens*, *E. ovata*, *Epipedonota elegantula* (datos de colección), *E. willinki* (datos de colección), *Patagonogenius acutangulus*, *P. quadricollis*, *Nyctelia caudata*, *N. Darwin*, *N. fitzroyi*, *N. latiplicata*, *N. sallaei*, *N. stephensi*, *N. westwoodi*, *Platysthes kuscheli*, *P. unicosta*, *Scotobius akidiodes* (Kulzer, 1955a, 1958, 1963, 1958; Flores, 1999; Flores y Vidal, en prensa).

Patagonia Austral (PAUS). Ocupa el sur de Santa Cruz en Argentina, el sur de la XII Región en Chile y el norte de la isla de Tierra del Fuego, con precipitaciones entre 200 y 400 mm (Paruelo *et al.*, 1998). Son dominantes las estepas de *Festuca gracillima*, *Nardophyllum bryoides*, *Verbena ameghinoi* y *Plantago tehuelcha* (Roig, 1998).

Taxones endémicos: Carabidae: *Antarctiola laevis*, *A. laevigata*, *Barypus divinoides*, *Notholopha atrum*, *N. epistomale*, *Peryphus rufoplagiatus*, *Pycnochilla fallaciosa* (Straneo, 1951; Jeannel, 1962; Roig Juñent y Cicchino, 1989; Roig Juñent, 1994b). Tenebrionidae: *Emmallodera coriacea*, *E. multipunctata multipunctata*, *E. obesa obesa*, *Epipedonota tricostata* (datos de colección), *Neopraocis reflexicollis*, *Nyctelia bremsi*, *N. corrugata*, *N. fallas*, *N. granulata*, *N. multicristata*, *Platysthes depressa*, *P. nigra*, *P. granulipennis*, *P. silphoides*, *P. similis* (Kulzer, 1955a, 1956, 1963; Peña, 1966b; Marcuzzi, 1991; Flores y Vidal, en prensa).

Monte Boreal (MBOR). El Monte constituye una de las áreas desérticas más extendidas de la Argentina con precipitaciones que oscilan entre 80 y 200 mm anuales (Morello, 1958). Esta área ha sido considerada como tres unidades distintas en este trabajo. El Monte Boreal se extiende desde Salta hasta el norte de La Rioja por tres valles longitudinales (Calchaquí, Quilmes y Santa María) y está casi completamente limitado por cadenas montañosas de más de 3000 m. La temperatura media anual es de 15°C. Las comunidades dominantes son estepas arbustivas de *Plectocarpa rougesii*, *P. tetraclantha*, *Larrea divaricata*, *L. cuneifolia* y *Cassia aphylla*; además se encuentran bosques marginales en ríos de *Prosopis* y *Acacia* y en los faldeos hay estepas de cactáceas (Morello, 1958).

Taxones endémicos: Carabidae: *Mimodromius proseni* (Mateu, 1955). Tenebrionidae: *Discopleurus argentinensis*, *Ecnomoderes barbatus*, *Entomoderes infernalis*, *E. pustulosus*, *E. subauratus*, *Epipedonota intercostata* (datos de colección), *E. plicatissima* (datos de colección), *Nyctelia vageimpressa*, *Platylolmus catamarcanus*, *Psectrascelis infravestita*, *P. linearis*, *Schizaraeus acuticosta* (Gebien, 1928; Kulzer, 1952, 1955b, 1963; Peña, 1985a; Aalbu y Andrews, 1996; Flores y Roig Juñent, 1997; Flores y Vidal, en prensa).

Monte Central (MCEN). Se extiende desde el norte de La Rioja hasta el sur de Mendoza, con una temperatura media entre 13° y 15° C. Las comunidades más importantes son estepas arbustivas de *Larrea divaricata*, *L. cuneifolia*, *Bulnesia retama*, *Zuccagnia punctata*, *Prosopis alpataco*, *Geoffroea decorticans* y *Capparis atamisquea* (Morello, 1958).

Taxones endémicos: Carabidae: *Barypus mendozensis*, *Bembicidium cordillerae*, *Bembicidium duvali*, *Bembicidium strobili*, *Mimodromius rugosus* (Steinheil, 1869; Mateu, 1955; Roig Juñent y Cicchino, 1989). Tenebrionidae: *Calymmophorus cucullatus*, *C. uspallatensis*, *Epipedonota ebenina senex* (datos de colección), *E. laevisulcata*, *Nyctelia alutacea*, *N. explanata*, *N. parcepunctata*, *N. plicatipennis*, *N. subsulcata*, *Pectinepitrugus pubescens*, *Physogaster chechoi*, *P. longipilis*, *Pimelosomus willinki*, *Platylolmus diversecostatus*, *Psectrascelis deplanata*, *P. mamillonea*, *P. nitida*, *P. vestita*, *Scelidospecta lobata*, *Scotobius caraboides*, *Thylacoderes*

sphaericus (Kulzer, 1952, 1955a, 1958, 1963; Freude, 1968; Peña, 1985a, b, 1995; Flores, 2000b; Flores y Vidal, en prensa).

Monte austral (MAUS). Se extiende desde el sur de Mendoza hasta el este de Chubut. Su temperatura media es de 11° a 13°C. Dominan las estepas arbustivas de *Larrea divaricata*, *L. cuneifolia*, *L. nitida*, *L. ameghinoi*, *Condalia microphylla*, *Monttea aphylla*, *Prosopidastrum globosum*, *Cassia aphylla* y *Prosopis flexuosa* var. *depressa* (Roig, 1998).

Taxones endémicos: Carabidae: *Barypus dentipennis*, *B. schajovskoyi*, *Cnemalobus litoralis*, *C. neuquensis*, *Mimodromius fleissi*, *M. nigroeburneus*, *M. phaeoxanthus*, *M. straneoi*, *Tetragonoderus chalcus* (datos de colección) (Mateu, 1955, 1959; Roig Juñent, 1992b, 1993b). Tenebrionidae: *Emmallodera crenatocostata*, *E. hirtipes*, *Epipedonota reticulata* (datos de colección), *Leptynoderes fuscus*, *Mitragenus collaris*, *Nyctelia circumundata*, *Nyctelia dorsata*, *N. rugosa*, *Patagonogenius collaris*, *Psectrascelis sulcicollis*, *Scotobius casicus* (Kulzer, 1955a, 1963; Peña, 1985a; Flores, 1999; Flores y Vidal, en prensa).

Chaco occidental (COCC). Se extiende desde el sur de Bolivia y oeste de Paraguay hasta el norte de la provincia de Córdoba en Argentina y está comprendido entre las isoyetas de 750 mm al este y 500 mm al oeste (Ragonese y Castiglioni, 1970). La vegetación predominante está constituida por bosques xerófilos de 'quebrachos colorados' (*Schinopsis* spp.) (Ragonese y Castiglioni, 1970), 'algarrobos' (*Prosopis* spp.) y 'chañar' (*Geoffroea decorticans*) (Prado, 1993).

Taxones endémicos: Carabidae: *Apenes marmorata*, *A. vianai*, *Axinopalpus argentinensis*, *Brachygnathus festinus virescens*, *Eumara negrei*, *Helluobrochus negrei*, *Helluopetrus subrostratus*, *Metius robustus*, *Polpochila monrosi*, *Pentagonica trivittata*, *Physeomorpha vianai*, *Pseudomorpha glabra*, *Selenophorus anceps* (datos de colección), *S. lubricipes* (datos de colección), *S. vicinus* (datos de colección), *Schizogenius negrei*, *Zuphium bruchi*, *Z. juengeri* (Liebke, 1933, 1939; Straneo, 1951, 1967; Nègre, 1963; Ogueta, 1963; Whitehead, 1966; Reichardt, 1974; Mateu, 1993). Tenebrionidae: *Entomoderes borealis*, *E. cellulatus*, *Mitragenus hirtulus*, *M. planicollis*, *Platylolmus hirtus*, *Psectrascelis ursina*, *Scotobius depressicollis*, *S. laticollis*, *S. muricatus egeus* (Kulzer, 1955a; Flores y Roig Juñent, 1997; Peña, 1985a; Flores, 1999).

Llanos chaqueños (CLLA). Esta área comprende el suroeste de Santiago del Estero, oeste de Córdoba, este de Catamarca, La Rioja y San Juan, y norte de San Luis en Argentina. Constituye una gran planicie rodeada de montañas que alcanzan o sobrepasan los 2000 m de altitud y sus precipitaciones disminuyen de 500 mm en el oeste de Córdoba a 300 mm en su extremo oeste (Morello *et al.*, 1985). La vegetación predominante está constituida por bosques xerófilos de 'quebracho blanco' (*Aspidosperma quebracho-blanco*) más bajos y más abiertos que en el Chaco Occidental (Ragonese y Castiglioni, 1970).

Taxones endémicos: Carabidae: *Cicindela eugeni*, *C. hirsutifrons*, *C. siccalacicola*, *Cicindis horni*, *Lebia lapaza* (Liebke, 1935; Sumlin, 1970, 1979; Roig Juñent, 1998). Tenebrionidae: *Entomoderes satanicus*, *cordobensis*, *E. microplacatissima*, *Pimelosomus* nov. sp. (datos de colección), *Psectrascelis discicollis*, *Scotobius armentarius* (Kulzer, 1985a; Peña, 1985; Flores y Roig Juñent, 1997; Flores y Vidal, en prensa).

Elección de taxones

El criterio usado por la mayoría de los autores, el de disponibilidad de análisis cladísticos de los taxones, es un criterio muy deficiente si no va acompañado de otros. Se tuvieron en cuenta dos tipos de criterios para la elección de taxones con disponibilidad de análisis cladístico: los metodológicos (Humphries, 1981) y los biológicos (Roig Juñent, 1992a).

Criterios metodológicos. Son aquellos concernientes a la aplicación de la metodología de la biogeografía cladística (Humphries, 1981).

Los cladogramas de áreas escogidos deberán cumplir con los siguientes requisitos: (a) al menos deberán tener tres de las áreas de endemismo en estudio; y (b) al menos uno de los taxones terminales presentes en el área deberá ser endémico de un área. Esto es debido a que si todos los taxones ocupan dos o más áreas de endemismo, la información que provee el cladograma resulta irrelevante.

Criterio biológico. Este criterio puede considerarse análogo a un criterio de homología de caracteres en un análisis cladístico (Roig Juñent, 1992a). La forma de inferir esta homología entre diversos taxones de una biota está dada por la filogenia del taxón particular analizado, su patrón de distribución y el del grupo más estrechamente relacionado filogenéticamente (Roig Juñent, 1992a). Con respecto al origen de la fauna de insectos de América del Sur, se pueden reconocer cuatro componentes: brasílico, austral, erémico y holártico (Kuschel, 1964; Halffter, 1974; Roig Juñent, 1992a). En este estudio se eligieron taxones pertenecientes al componente erémico, por el hecho de ser representativos de áreas áridas. Los taxones pertenecientes a este componente se distinguen porque la búsqueda de grupos hermanos de los taxones de América del Sur recae en otros taxones que poseen una distribución en los continentes boreales antes que en los continentes australes. Esta fauna, denominada erémica por Kuschel (1964), no tiene relación con la de África o Australia y es un grupo que siempre está restringido a las áreas áridas, constituyendo un alto porcentaje de su fauna (Kuschel, 1964). Probablemente dentro de esta categoría pueda haber taxones de distintas edades, ya sea relictos de la separación de la Pangea o taxones que posean una edad más reciente (Halffter, 1974).

1. *Cnemalobini* (Coleoptera: Carabidae) (Roig Juñent, 1993a, b, 1994b; Roig Juñent y Flores, 1995). Esta tribu es endémica de América del Sur Austral. Su grupo hermano lo constituye la tribu *Zabrini* (Roig Juñent, 1993b), con distribución boreal. El cladograma de áreas obtenido se puede observar en la figura 2.

2. *Tristiridae* (Cigliano, 1989a, b). Esta familia de Orthoptera es un grupo monofilético de géneros muy claramente separados del resto de los Acridoidea, no pudiendo establecerse con certeza un grupo hermano (Cigliano, 1989b). Sin embargo, al considerar a esta familia como un relictos y al analizar el patrón de distribución de los restantes Acridoidea, se ve que la familia puede haber sido un relictos pangéico. El cladograma de áreas puede observarse en la figura 5.

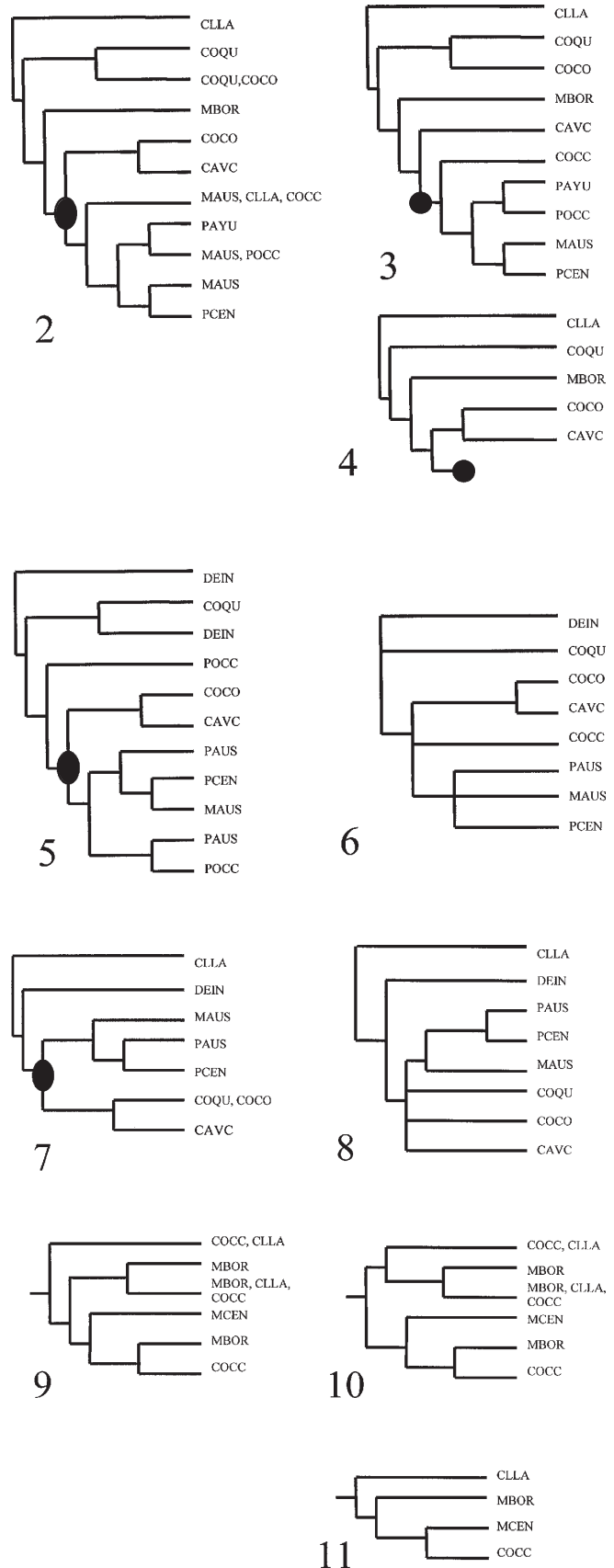
3. *Acanthognathus* (Goloboff, 1995). Este grupo de arañas constituye un género de la familia Nemesiidae, cuya distribución es muy amplia en América del Sur. El cladograma de áreas está representado en la figura 7.

4. *Enoplopactus* (Coleoptera: Curculionidae) (Lanteri, 1990). Este género es endémico de las provincias biogeográficas del Chaco y del Monte en América del Sur y comparte sinapomorfías con los géneros sudamericanos *Trichocyphus* y *Lamprocyphus* (Lanteri, 1990). El grupo hermano también se ubica en los continentes boreales (Lanteri, com. pers.). El cladograma de áreas está representado en la figura 9.

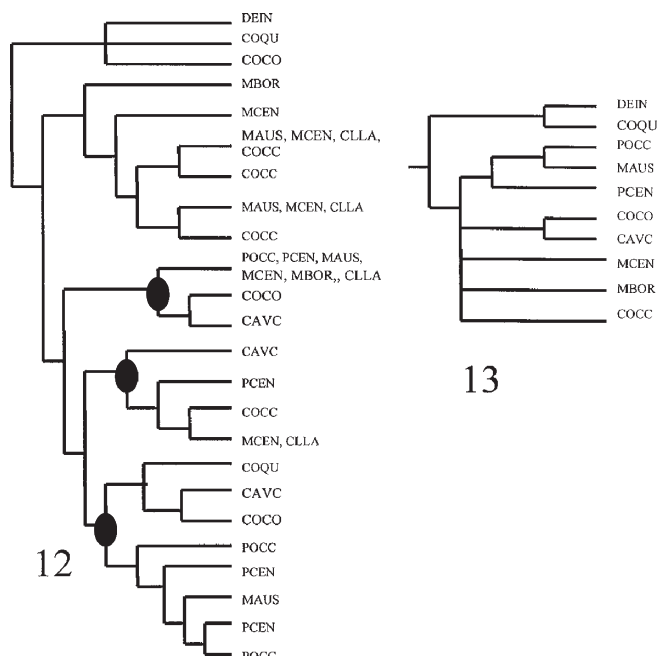
5. *Nycteliini* (Coleoptera: Tenebrionidae) (Flores, 1997, 2000a). Esta tribu constituye un grupo monofilético junto con las tribus sudamericanas *Praocini* y *Physogasterini*. El grupo hermano de estas tribus lo constituyen las tribus norteamericanas *Coniointini*, *Branchini* y *Asidini*, esta última también con representantes en América del Sur, África y el Mediterráneo (Doyen, 1993). El cladograma de áreas obtenido puede observarse en la figura 12.

Análisis de los datos

Para la obtención de cladogramas resueltos se utilizó el programa computarizado COMPONENT versión 1.5 (Page, 1989). Los cladogramas fundamentales de áreas de cada taxón (Figs. 2, 5, 7, 9 y 12) fueron analizados bajo el supuesto 2 (Nelson y Platnick, 1981). Cuando se obtuvieron uno o dos cladogramas se muestran todos (Figs. 3 y



Figs. 2-11. Cladogramas fundamentales de áreas de los taxones empleados (izquierda) y su resolución bajo el supuesto 2 (derecha). 2-4, *Cnemalobius*; 5, 6, *Tristiridae*; 7, 8, *Acanthognathus*; 9-11, *Enoplopactus*. El óvalo en los nodos indica el momento del levantamiento de la Cordillera de los Andes y el círculo indica la misma secuencia de áreas a partir de ese nodo.



Figs. 12-13. Cladograma fundamental de áreas de la tribu Nyctelini (izquierda) y su resolución bajo el supuesto 2 (derecha). El óvalo en los nodos indica el momento del levantamiento de la Cordillera de los Andes.

4); si no se los representó por medio de un consenso de mayoría (Figs. 6, 8, 11 y 13).

Obtención del cladograma general de áreas. Para la obtención del cladograma general de áreas, Nelson (1984), Page (1988) y Crisci *et al.* (1991) proponen que en lo posible debe ser el cladograma compartido por todos los conjuntos de cladogramas resueltos provenientes de los distintos taxones. Es decir, la intersección de los conjuntos de cladogramas obtenidos a partir de las resoluciones de cladogramas fundamentales de áreas. Otra forma de obtener cladogramas generales de áreas basado en el supuesto 2 es la cuantificación de los componentes propuesta por Humphries *et al.* (1988), en la que se extraen todos los componentes que existen en los cladogramas de áreas resueltos, y cada componente proveniente de un taxón debe colocarse sólo una vez. Las áreas que no están presentes (áreas ausentes) en cada taxón se codificaron como no comparables. Se construyó una matriz de datos con los componentes como caracteres binarios (ausencia/ presencia) y se analizó empleando el criterio de simplicidad, enraizando en un ancestro hipotético que posee cero para todos los valores. Esta matriz de datos se analizó con el programa NONA (Goloboff, 1993).

Resultados

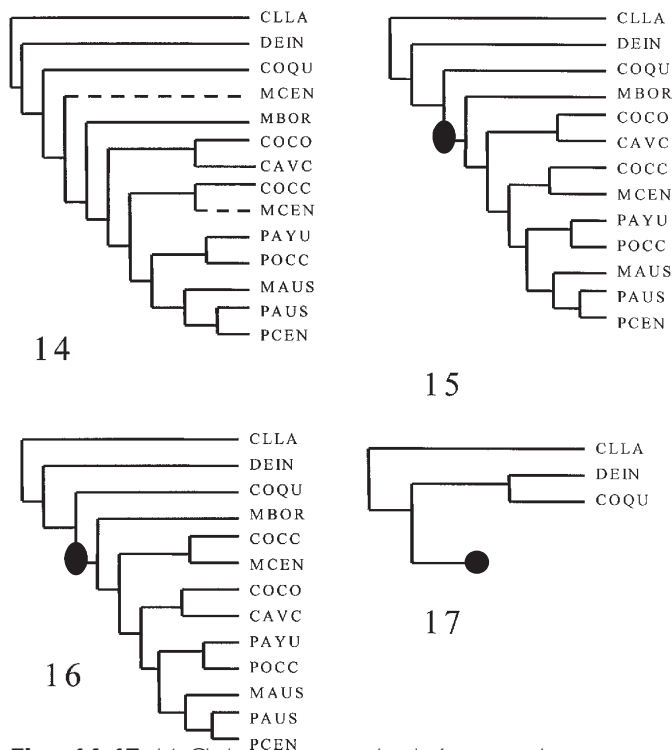
Ningún cladograma común a los cinco taxones se obtuvo por intersección. Sin embargo, cuatro de los taxones (todos excepto Nyctelini) compartieron dos cladogramas de áreas resueltos (Fig. 14). Estos dos cladogramas sólo difieren en la posición del Monte Central (MCEN, señalada con líneas discontinuas), que puede ser el grupo hermano del Chaco Occidental (COCC) o el de todas las áreas excepto CLLA, DEIN y COQU. De la cuantificación de los componentes se obtuvo una matriz de 13 taxones por 89 componentes, que al analizarse dio como resultado cuatro cladogramas más cortos (Figs. 15-17). Estos cladogramas difieren entre sí en considerar a DEIN y COQU como áreas hermanas (Fig. 17) o no (Figs. 15 y 16) y en cuanto a la ubicación del clado COCC-MCEN, que puede constituir el grupo hermano de las áreas patagónicas más el Monte Austral (Fig. 15) o ser el grupo hermano de estas áreas más COCO-CAVC (Fig. 16). Uno de estos cladogramas obtenidos (Fig.

15) es igual a uno de los obtenidos por intersección (Fig. 14) y es el que elegimos para tratar de establecer la posible historia de las áreas áridas de América del Sur.

Discusión

Muchos autores han considerado a la biota que está distribuida en las regiones áridas como de edad muy reciente. Para Raven y Axelrod (1974), el máximo de aridez fue entre el plioceno medio y el cuaternario. Esta idea de que los desiertos se formaron en el cenozoico superior está basada en que en el terciario inferior los bosques subtropicales estaban mucho más extendidos, hasta los 45° sur y el clima de América del Sur era muy húmedo. Raven (1977) y Lewis (1966) consideran que la biota erémica de América evolucionó desde el plioceno y tuvo una especiación rápida y explosiva, que la similitud entre los desiertos de América del Norte y América del Sur se debe a una dispersión a larga distancia, y que las condiciones semiáridas fueron amplias en la época glaciaria y permitieron la existencia de un corredor entre América del Sur y del Norte.

Otros autores consideran que en el cenozoico inferior las regiones subdesérticas existieron, pero con una distribución restringida; por ejemplo, en el centro oeste argentino durante el eoceno se extendió una zona semiárida (Volkheimer, 1971). Otro hecho que avala que los desiertos han existido desde largo tiempo es la alta diversidad de familias de plantas americanas que sólo existen en las áreas áridas, como las Agavaceae (13 géneros y 210 especies) y Cactaceae (87 géneros y 2000 especies), cuya gran diversidad no podría haberse desarrollado desde el plioceno. Esto estaría de acuerdo con Johnson (1940), quien considera que desde el terciario inferior al medio hubo una conexión entre América del Norte y América del Sur, lo que explicaría la fuerte similitud entre las floras áridas. Si por el contrario las dos Américas estuvieron



Figs. 14-17. 14, Cladogramas generales de áreas resueltos compartidos por cuatro taxones (todos excepto Nyctelini). 15-17, Cladogramas generales de áreas obtenidos por la cuantificación del análisis de los componentes. El círculo en el cladograma de la Fig. 17 indica que a partir de ese nodo sigue la misma secuencia de áreas que a partir del círculo en los nodos de los cladogramas de las Figs. 15 y 16.

alejadas entre sí hasta el plioceno, se esperaría que las floras que evolucionaron en cada área no tuvieran mucha similitud (Shmida, 1985).

La flora desértica y los desiertos han existido desde antes de la ruptura de la Gondwana. La enorme cantidad de géneros y especies de distintos taxones son indicativos de la existencia de condiciones desérticas antiguas. Algunos grupos de plantas como Zygophyllaceae se han desarrollado desde el mesozoico en regiones áridas y actualmente se encuentran en distribución disyunta en todo el mundo (Shmida, 1985). Entre los insectos, podemos citar a los Pimeliinae (Tenebrionidae) con 8,000 especies distribuidas en todas las regiones áridas del mundo (Watt, 1974, 1992) y adaptadas a vivir en condiciones de extrema aridez (Doyen, 1993).

Para América del Sur, según Kusnezov (1963), la fauna xerófila estaría formada por dos tipos de elementos principales, los autóctonos con raíces filéticas en el área austral del continente y los elementos más modernos, inmigrantes del área mesófila subtropical. Kuschel (1969) consideró que la mayoría de los coleópteros de América del Sur existían desde el terciario y muchos desde el jurásico. Dentro de la fauna sudamericana, Kuschel (1964) reconoció una fauna característica de las zonas áridas, a la que denominó componente erémico. Un ejemplo lo constituye un grupo monofilético de tres tribus de Tenebrionidae Pimeliinae: Nycteliini (285 especies; Flores, 1997), Praocini (131 especies; Kulzer, 1958) y Physogasterini (54 especies; Peña, 1980, 1995), que son endémicas de América del Sur y están ampliamente distribuidas en las regiones áridas. Su grupo hermano lo constituyen tribus que habitan los desiertos de América del Norte (Doyen, 1993).

La explicación más lógica para los taxones erémicos que son endémicos de América del Sur (Kuschel, 1964) es que se hayan originado y evolucionado en la región central de América del Sur austral (Halffter, 1974). Es muy probable que este grupo ocupara el norte de América del Sur austral en el mastrichtiano (70 millones de años), en la región central de Argentina junto con las áreas aledañas de Chile, que prácticamente se encontraban aisladas por un mar de la región tropical (relacionada con África) y de la austral (relacionada con Australia y Nueva Zelanda) (Uliana y Biddle, 1988). De esta manera, los taxones erémicos de América del Sur muestran que hubo una biota autóctona que evolucionó *in situ* y que no tenían relación con las otras áreas gondwánicas (Kuschel, 1964); luego de establecidas las conexiones con otros continentes siguió en evolución independiente. Posteriormente, se produjo una regresión del mar debido al diastrofismo larámico (59 Ma). Esto trajo como consecuencia que el área continental fuera mucho más extensa en el paleoceno. Sin embargo, no es posible que esta biota sufriera una expansión, puesto que este periodo fue uno de los más húmedos de América del Sur (Volkheimer, 1971; Axelrod *et al.*, 1991). En América del Sur austral, en el eoceno existían dos unidades biogeográficas que evolucionaron bajo distintas condiciones climáticas, de acuerdo con sus diferentes ubicaciones latitudinales (Pascual *et al.*, 1996), una patagónica, relacionada con Australia, y otra ubicada más al norte. Por lo expuesto anteriormente el componente erémico de América del Sur es probable que sea muy antiguo y que se haya mantenido aislado a lo largo del cenozoico, período en el que se diversificó.

El cladograma general de áreas (Fig. 15) muestra la posible secuencia de eventos vicariantes que sufrió esta biota. Sin embargo, es muy difícil tratar de correlacionar los posibles eventos vicariantes con la secuencia del cladograma general de áreas. En caso de aislamientos insulares (*v. gr.* Nueva Zelanda) es más fácil asignar una vicarianza, puesto que se reducen las posibilidades de dispersión. En áreas continentales es mucho más difícil. Los efectos de la vicarianza dentro de los continentes pueden dejar de existir por la desaparición de las barreras. Pueden producirse ciclos en los que se produce primero la vicarianza de especies ampliamente distribuidas, seguidos del establecimiento de nuevas especies endémicas en áreas más restringidas y, si las barreras desaparecen, se produciría la dispersión de las especies descendientes para producir formas de nuevo ampliamente distribuidas, que serían afectadas por nuevos eventos vicariantes.

Esto último es lo que ha ocurrido en el sur de América del Sur, ya que desde el cenozoico el área continental ha sufrido grandes transfor-

maciones (Uliana y Biddle, 1988); en esta era se producen grandes cambios de clima. En el paleoceno existían bosques subtropicales en Santa Cruz, hasta la iniciación de una corriente de agua fría en el mar circumpolar, que produjo el enfriamiento de América del Sur y una expansión de ambientes abiertos como savanas y pastizales. Hubo movimientos de placas que produjeron la conexión con América del Norte y la separación de Antártida. El levantamiento de cadenas montañosas, principalmente los Andes (Shmida, 1985), produjo disminución en los regímenes de precipitación. Finalmente, numerosas regresiones y transgresiones marinas son características de este periodo (Volkheimer, 1971), que en muchos casos llegaron a ocupar la mayor parte de la región austral de América del Sur.

Al analizar la distribución de las especies de los grupos tratados se observa que en muchos casos existen distribuciones redundantes. Éstas pueden haberse debido a la instalación de barreras que posteriormente desaparecieron y permitieron un nuevo cosmopolitismo por parte de los nuevos grupos formados. Esto no sería extraño para América del Sur, puesto que la mayoría de las barreras del cenozoico fueron mares continentales, que sufrieron grandes oscilaciones a lo largo del tiempo (ingresiones y regresiones) (Volkheimer, 1971). En la actualidad existen especies muy apomórficas en los cladogramas que poseen una distribución muy amplia (*v. gr.* *Entomoderes draco* Waterhouse, Tenebrionidae), que ocupa cuatro de las áreas aquí tratadas, el Monte Central y Austral y todo el Chaco (Flores y Roig Juñent, 1997), lo que estaría mostrando que dentro de cada grupo puede existir un nuevo cosmopolitismo por algunos de sus integrantes.

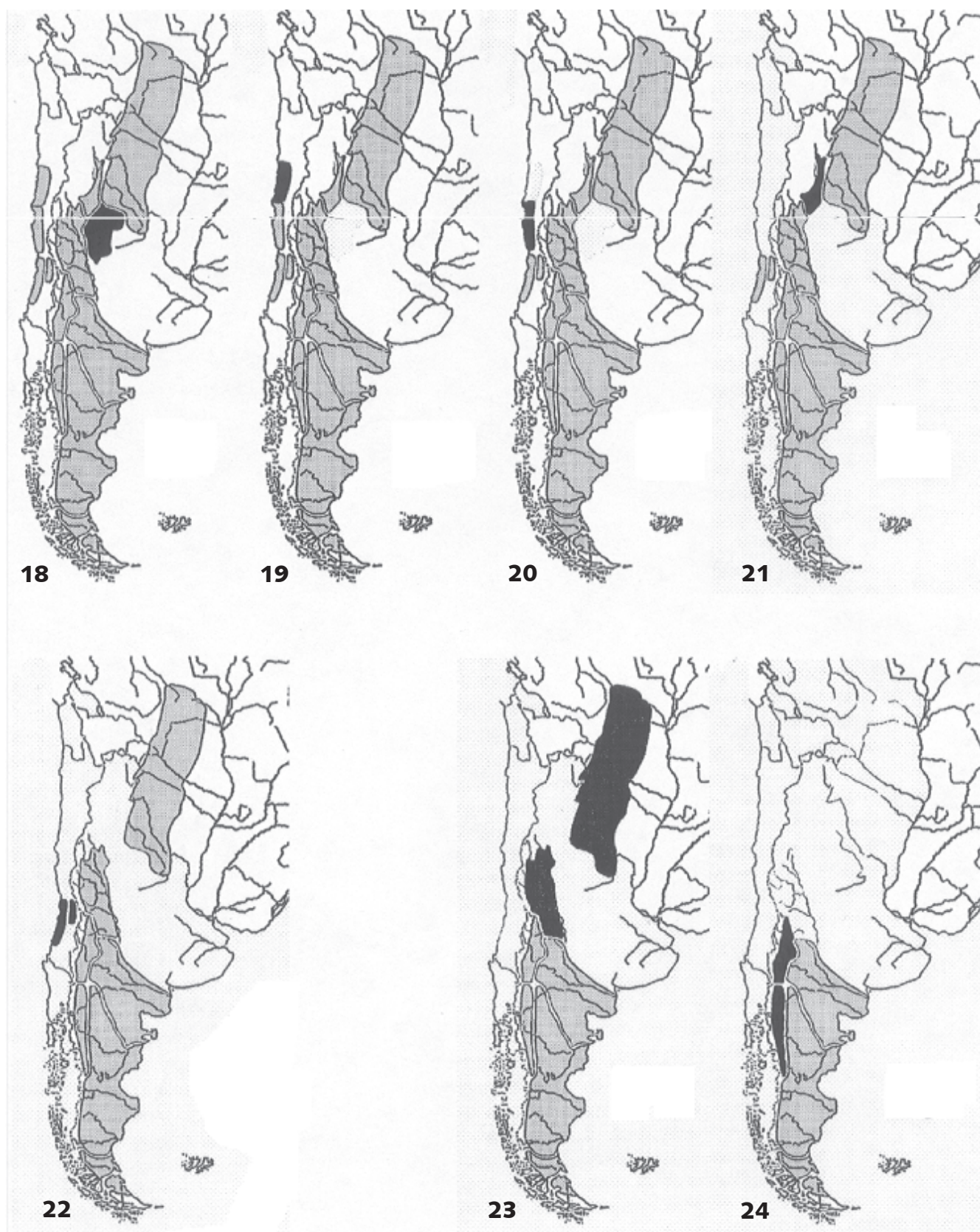
Si las barreras más importantes durante el cenozoico inferior fueron transgresiones marinas, éstas no permanecieron estables a lo largo del tiempo y permitieron un nuevo cosmopolitismo de las especies al desaparecer. Por ello, para tratar de establecer algún evento vicariante que nos fije una edad mínima, en algún nodo buscamos alguna barrera que una vez establecida impidiera un nuevo cosmopolitismo por parte de los grupos que se formaran.

La única barrera cenozoica que no desapareció una vez establecida fue el levantamiento definitivo de la cordillera de los Andes. Este evento vicariante se ve claramente reflejado en todos los cladogramas fundamentales de áreas, los que muestran que los grupos monofiléticos occidentales de los Andes (COCO y CAVC) y los orientales (Patagonia, MCEN, MAUS y COCC) no volvieron a mezclarse (Figs. 2, 5 y 7, nodos marcados con un óvalo). Incluso el cladograma de áreas de Nycteliini (Fig. 12) muestra que este evento afectó a tres grupos que estaban ampliamente distribuidos en ese momento: *Epipedonota*, *Auladera* y *Mitragenius* (Fig. 12, nodos marcados con un óvalo). Este aislamiento ha sido y es posible desde los Andes Centrales, puesto que en algunos sectores de la Patagonia la baja altura de los Andes en la actualidad permite una continuidad entre las biotas de ambos lados.

Tomando como punto de partida esta separación, se puede fijar como edad probable entre los 14-11 Ma en el mioceno medio cuando se produjo la fase Quechua. En el mioceno comenzó la elevación de los Andes (hasta 2000 o 3000 m), dando como resultado el desarrollo de climas secos a lo largo de la costa oeste de América del Sur y hacia el este de los Andes, resultando en la formación de estepas arbustivas xéricas como el Monte (Axelrod *et al.*, 1991).

A partir de este evento vicariante y con los distintos esquemas paleogeográficos trataremos de establecer otros posibles eventos vicariantes o condiciones paleoclimáticas, adjudicándole a los nodos basales una edad anterior a la orogenia Quechua y a los nodos apicales una edad más reciente.

Los eventos vicariantes basales a la fase Quechua los constituyen áreas de endemismo septentrionales (Figs. 18-21). No es posible saber qué evento puede haber separado el área de los Llanos Chaqueños. Sin embargo, los relictos paleoendémicos de taxones adaptados a condiciones desérticas indican la gran antigüedad de los desiertos (Shmida, 1985). Tal es el caso de Cicindisini, una tribu de Carabidae pangéica con representantes actuales sólo en los Llanos Chaqueños e Irán (Roig Juñent, 1998).



Figs. 18-24. Secuencia de fragmentación de las áreas. 18, Separación de Llanos Chaqueños; 19, separación de Desierto Intermedio; 20, separación de Desierto de Coquimbo; 21, separación de Monte Boreal; 22, separación de Cordillera de la Costa y de Cordillera Andina y Valle Central; 23, separación de Monte Central y Chaco Occidental; 24, separación de la Payunia y Patagonia Occidental.

Con respecto a los dos siguientes nodos que involucran el Desierto Intermedio y el área de Coquimbo, Axelrod *et al.* (1991) postularon que el desierto de Atacama se formó en el terciario superior; sin embargo, todos los taxones que ocupan esta área poseen una ubicación muy basal en los cladogramas, lo que indica una separación muy antigua. Shmida (1985) propuso que es un desierto antiguo, puesto que allí se encuentra una alta diversidad de formas únicas. El margen occidental de América del Sur fue notablemente influido por la reacomodación de las placas durante el eoceno, desde los 48 a 25 Ma, esto provocó la compresión de los basamentos que produjo la orogenia Inca a fines del eoceno y principios del oligoceno (37 Ma), lo que puede haber producido la separación de las áreas septentrionales de Chile (Figs. 19-20). Ya en el oligoceno medio la Cordillera de la Costa ascendió completamente.

La separación del Monte Boreal (Fig. 21) puede haberse debido a una ingresión marina que ocurrió en las mismas áreas que el mar mastrichtiano. Esta ingresión comenzó en el oligoceno tardío y duró hasta el mioceno medio (20 Ma). Aisló grandes áreas de la región central de Argentina como islas. Esta ingresión se comenzó a retirar con el levantamiento de los Andes durante la fase Quechua.

Conjuntamente con el aislamiento de las áreas centrales de Chile (COCO-CAVC) de las restantes áreas centrales y australes argentinas (Fig. 22) por el diastrofismo Quechua, comenzó un gran cambio en la fisonomía de la Argentina. Se produjo el llamado periodo de las grandes planicies australes en la edad friasense (16-12 Ma). A esto sucedió una de las más amplias transgresiones marinas (9.11 y 9.55 Ma; Pascual *et al.*, 1996) que en el territorio argentino cubrió gran parte del norte patagónico y la llanura Chaco-Pampeana, llegando hasta el norte de las sierras subandinas y Sierras Pampeanas Noroccidentales. Esta transgresión fue cíclica (Pascual y Bondesio, 1982) durante el mioceno y la regresión del mar Paranaense transformó el área que ocupaba en el mayor ambiente de llanuras y planicies continentales de Argentina entre los 11 y 3 Ma. Estas planicies no estaban separadas por accidentes orogénicos como los actuales, sin embargo, el levantamiento de las sierras que actualmente marginan el borde occidental de la llanura Chaqueña, que comenzó a fines del mioceno, creó una barrera a los vientos del NE y produjo la desertización de las áreas occidentales (Pascual y Ortiz Jaureguizar, 1990); ya en los sedimentos de occidente de este periodo se ven elementos erémicos (Andalgala).

Conclusiones

Si bien la máxima expansión de los desiertos se produjo en el cenozoico superior, la diversidad de los taxones erémicos apoyaría un origen gondwánico o pangéico para alguno de sus componentes. Esta fauna erémica se ha diversificado a lo largo del cenozoico, aislada de otros continentes australes. El cladograma general de áreas muestra que la primera área en separarse fue la región central de Argentina; siguieron los desiertos septentrionales de Chile, que son de gran antigüedad. Varios de los eventos vicariantes parecen coincidir con ingresiones marinas. Sin embargo, estas barreras desaparecieron, al retirarse el mar, lo que permitió nuevos cosmopolitismos por parte de los taxones nuevos. El evento vicariante más claramente correlacionado con el cladograma lo constituye el levantamiento de la cordillera de los Andes, en la fase Quechua, que alcanzó 3,000 m de altura; este evento separó hasta la actualidad a los taxones en grupos occidentales del área central de Chile y grupos orientales de Argentina.

El cladograma general de áreas muestra que el Monte, Chaco y Patagonia no constituyen áreas que fueron aisladas del resto y que evolucionaron en forma separada. Todas ellas muestran que las subáreas consideradas están unidas a subáreas de otras provincias biogeográficas. Patagonia debería incluir el Monte Austral. El Monte Central parece estar más emparentado con el Chaco Occidental que con las otras dos áreas del Monte. Las tres áreas del Monte no tienen ninguna relación entre sí.

Agradecimientos

Agradecemos a Esperanza Cerdeño por la lectura crítica y los comentarios realizados. Al Consejo Nacional de Investigaciones Científicas y Técnicas de Argentina (CONICET, PIP 4678) y a la National Geographic Society (NGS 4662-91) por el apoyo económico.

Referencias

- Aalbu, R. L. y F. G. Andrews.** 1996. A revision of the Neotropical genus *Discopleurus* Lacordaire (Tenebrionidae: Stenosini). *Col. Bull.*, 50(1): 14-38.
- Axelrod, D. I., M. T. Kalin Arroyo y P. H. Raven.** 1991. Historical development of temperate vegetation in the Americas. *Rev. Chil. Hist. Nat.*, 64: 413-446.
- Bonniard de Saludo, P.** 1969. Nouveaux carabiques du Chili. *Bull. Soc. Hist. Nat. Toulouse*, 105: 311-328.
- Cabrera, A.** 1953. Esquema fitogeográfico de la República Argentina. *Rev. Mus. La Plata (N.S.)*, 8(3) (Botánica): 87-168.
- Cabrera, A. y A. Willink.** 1980. *Biogeografía de América Latina*. Serie de Biología, OEA, monogr. 13. 122 p.
- Cigliano, M. M.** 1989a. Revisión sistemática de la familia Tristiridae (Orthoptera, Acridoidea). *Bol. Soc. Biol. Concepción*, 60: 51-110.
- Cigliano, M. M.** 1989b. A cladistic analysis of the family Tristiridae (Orthoptera, Acridoidea). *Cladistics*, 5: 379-393.
- Crisci, J. V., M. M. Cigliano, J. J. Morrone y S. Roig-Juñent.** 1991. Historical biogeography of southern South America. *Syst. Zool.*, 40(2): 152-171.
- Doyen, J. T.** 1993. Cladistic relationships among Pimeliinae Tenebrionidae (Coleoptera). *J. New York Ent. Soc.*, 101(4): 443-514.
- Fittkau, E. J.** 1969. The fauna of South America: Biogeography and ecology in South America, pp. 624-658 en: Fittkau, E. J., H. Kinge, G. H. Schawake y H. Sioli (eds.), *Biogeography and ecology in South America*.
- Flores, G. E.** 1997. Revisión de la tribu Nycteliini (Coleoptera: Tenebrionidae). *Rev. Soc. Ent. Argent.*, 56(1-4): 1-19.
- Flores, G. E.** 1999. Systematic revision and cladistic analysis of the Neotropical genera *Mitragenius* Solier, *Auladera* Solier and *Patagonogenius* gen. n. (Coleoptera: Tenebrionidae). *Ent. Scand.*, 30 (4): 361-396.
- Flores, G. E.** 2000a. Cladistic analysis of the Neotropical tribe Nycteliini (Coleoptera: Tenebrionidae). *J. New York Ent. Soc.*, 108 (1-2): 13-25.
- Flores, G. E.** 2000b. Systematic revision of the Argentinean genus *Thylacoderes* Solier (Coleoptera: Tenebrionidae), with descriptions of two new species. *J. New York Ent. Soc.*, 108 (1-2): 76-94.
- Flores, G. E. y S. Roig-Juñent.** 1997. Systematic revision of the Neotropical genus *Entomoderes* Solier (Coleoptera: Tenebrionidae). *Ento. Scand.*, 28: 141-162.
- Flores, G. E. y P. Vidal.** 2000a. Revalidation and systematic revision of the Chilean genus *Callyntra* Solier (Coleoptera: Tenebrionidae). *Ann. Ent. Soc. Am.*, 93 (5): 1052-1075.
- Flores, G. E. y P. Vidal.** 2000b. Cladistic analysis of the Chilean genus *Callyntra* Solier (Coleoptera: Tenebrionidae), with description of a new species. *J. New York Ent. Soc.*, 108 (3-4): 187-204.
- Flores, G. E. y P. Vidal.** En prensa. Systematic revision and redefinition of the Neotropical genus *Epipedonota* Solier (Coleoptera: Tenebrionidae), with descriptions of eight new species. *Ins. Syst. Evol.*
- Freude, H.** 1968. Revision der Epitragini (Coleoptera, Tenebrionidae). II. Teil. *Ent. Arb. Mus. Frey*, 19: 32-143.
- Gajardo, R.** 1994. *La vegetación natural de Chile. Clasificación y distribución geográfica*. Editorial Universitaria, Santiago.
- Gebien, H.** 1928. Über einige Gruppen amerikanischer Tenebrioniden (Col. Heter.). *Stett. Ent. Ztg.*, 89: 97-164.
- Goloboff, P. A.** 1993. NONA: A tree-searching program. Ms-Dos Program and documentation published by the author.

- Goloboff, P. A.** 1995. A revision of the south American spiders of the family Nemesiidae (Araneae, Mygalomorphae) Part I: species from Peru, Chile, Argentina, and Uruguay. *Bull. Amer. Mus. Nat. Hist.*, 224: 1-189.
- Halffter, G.** 1974. Elements anciens de l'entomofaune neotropicale: ses implications biogéographiques. *Quaest. Ent.*, 10: 223-262.
- Harold, A. S. y R. D. Mooi.** 1994. Areas of endemism: Definition and recognition criteria. *Syst. Biol.*, 43: 261-266.
- Hennig, W.** 1965. Phylogenetic systematics. *Annu. Rev. Ent.*, 10: 97-116.
- Humphries, C. J.** 1981. Biogeographical methods and the southern beeches (Fagaceae: *Nothofagus*), pp. 177-207 en: Funk, V. A. y D. R. Brooks (eds.), *Advances in cladistics: Proceedings of the first meeting of the Willi Hennig Society*, New York Botanical Garden, Bronx, Nueva York.
- Humphries, C. J. Ladiges, P. Y. Roos y M. Zandee.** 1988. Cladistic biogeography, pp. 371-404 en: Myers, A. A. y P. S. Giller (eds.), *Analytical biogeography: an integrated approach to the study of animal and plant distributions*, Chapman & Hall, Nueva York.
- Humphries, C. J. y L. R. Parenti.** 1986. *Cladistic biogeography*. Clarendon Press, Oxford, England.
- Jeannel, R.** 1942. *La genèse des faunes terrestres: Eléments de biogéographie*. Presses Universitaires de France, Paris.
- Jeannel, R.** 1962. Les Trechidae de la paleantarctide occidentale, pp. 527-655 en: Deboutteville, C. D. y E. H. Rappoport (eds.), *Biologie de l'Amérique australe*, CNRS y CONICET, París.
- Jeannel, R.** 1967. Biogéographie de l'Amérique australe, pp. 401-460 en: Deboutteville, C. D. y E. H. Rappoport (eds.), *Biologie de l'Amérique australe*, CNRS y CONICET, París.
- Johnson, I. M.** 1940. The floristic significance of shrubs, common to North and South America. *J. Arnold Arbor.*, 21: 356-363.
- Kulzer, H.** 1952. Sechster Beitrag zur Kenntnis der Tenebrioniden. Revision der Gattung *Platyholmus* Sol. (Praocini). *Ent. Arb. Mus. Frey*, 3: 63-78.
- Kulzer, H.** 1955a. Monographie der Scotobiini. Zehnter Beitrag zur Kenntnis der Tenebrioniden. *Ent. Arb. Mus. G. Frey*, 6: 383-478.
- Kulzer, H.** 1955b. Neue Tenebrioniden aus Südamerika (Col.) Elfter Beitrag zur Kenntnis der Tenebrioniden. Eine neue Gattung der Tribus Araeoschizini. *Ent. Arb. Mus. Frey*, 6: 479-485.
- Kulzer, H.** 1956. Neue Tenebrioniden aus Südamerika (15 Beitrag zur Kenntnis der Tenebrioniden). *Ent. Arb. Mus. Frey*, 7: 895-964.
- Kulzer, H.** 1958. Monographie der sudamerikanischen tribus Praocini (Coleoptera). 16. Beitrag zur Kenntnis der Tenebrioniden). *Ent. Arb. Mus. Frey*, 9: 1-105.
- Kulzer, H.** 1959. Neue Tenebrioniden aus Südamerika (Col.) 18 Beitrag zur Kenntnis der Tenebrioniden. I. Die Gattung *Gyrosomus* Guérin (Nycteliini). *Ent. Arb. Mus. Frey*, 10: 523-547.
- Kulzer, H.** 1963. Revision der sudamerikanischen Gattung *Nyctelia* Latreille (Coleoptera: Tenebrionidae). (24. Beitrag zur Kenntnis der Tenebrioniden). *Ent. Arb. Mus. Frey*, 14: 1-71.
- Kuschel, G.** 1964. Problems concerning an austral region, pp. 443-449 en: Gressitt, J. L., C. H. Lindroth, F. R. Forsberg, A. Fleming y E. G. Turbott (eds.), *Pacific basin biogeography*, Bishop Museum Press, Honolulu, Hawaii.
- Kuschel, G.** 1969. Biogeography and ecology of south American Coleoptera, pp. 709-722 en: E. Fittkau, J., H. Kinge, G. H. Schawake y H. Sioli (eds.), *Biogeography and ecology in South America*.
- Kusnezov, N.** 1963. La zoogeografía de las hormigas de Sudamérica. *Acta Zool. Lilloana*, 19: 25-286.
- Lanteri, A. A.** 1990. Revision sistemática y análisis filogenético de las especies del género *Enoploplactus* Heller 1921 (Coleoptera, Curculionidae). *Bol. Soc. Biol. Concepción*, 61: 71-92.
- Lewis, H.** 1966. Speciation in flowering plants. *Science*, 152: 167-172.
- Liebherr, J. K.** 1994. Identification of New World *Agonum*, review of the mexican fauna, and description of *Incagonum* New Genus, form South America (Coleoptera: Carabidae: Platynini). *J. New York Ent. Soc.*, 102(1): 1-55.
- Liebke, M.** 1933. Die amerikanischen arten der Gattung *Zuphium* (Col. Carab.). *Rev. Ent. Rio Janeiro*, 3(4): 461-472.
- Liebke, M.** 1935. Neue Carabiden aus Süd-und Mittelamerika, hauptsächlich des Pariser Museums. *Rev. Fr. Ent.*, 2(3): 143-177.
- Liebke, M.** 1939. Miscellanea Carabidologica Americana, Pars IV. *Rev. Ent., Rio Janeiro*, 10(2): 472-479.
- Marcuzzi, G.** 1991. Tenebrionidi e Zoferidi (Coleoptera, Heteromera) raccolti in Subantartide. *Animalia*, 18: 175-205.
- Mateu, J.** 1955. Revisión de los géneros *Mimodromius* Chaudoir y *Mimodromites* Mateu (Coleoptera: Carabidae). *Arch. Inst. Aclim.*, 4: 63-108.
- Mateu, J.** 1959. El género *Cymindidius* Chaudoir (Coleoptera: Carabidae). *Bull. Inst. R. Sci. Nat. Belgique*, 35(26): 1-8.
- Mateu, J.** 1960. Cuarta nota sobre el género *Mimodromius* Chaudoir. *Rev. Soc. Urug. Ent.*, 4: 28-37.
- Mateu, J.** 1964. Descripción de un nuevo *Mimodromius* Chaudoir de Chile y comentarios sobre diversas otras especies del género (Coleoptera-Lebiidae). *Rev. Soc. Urug. Ent.*, 6: 7-12.
- Mateu, J.** 1976. Sobre dos nuevos géneros de Calleidini (Coleoptera, Carabidae) procedentes de Chile, *Apterodromites* nov y *Falsodromius* nov. *Misc. Zool.*, 3(5): 97-108.
- Mateu, J.** 1993. Sur deux nouveaux carabiques Lebins de l'Amérique du Sud (Coleoptera: Carabidae). *Elytron*, 7: 157-164.
- Mateu, J.** 1994. Un nouveau *Zuphium* Latreille de l'Argentine (Col. Carabidae). *Nouv. Rev. Ent. (N. S.)*, 11(4): 339-340.
- Maury, E. A.** 1979. Apuntes para una zoogeografía de la escorpiofauna argentina. *Acta Zool. Lilloana*, 35: 703-719.
- Monrós, F.** 1958. Consideraciones sobre la fauna del sur de Chile y revisión de la tribu Stenomelini (Coleoptera, Chrysomelidae). *Acta Zool. Lilloana*, 15: 143-153.
- Morello, J.** 1958. La provincia fitogeográfica del Monte. *Opera Lilloana*, 2: 5-155.
- Morello, J. H., J. Protomastro, L.A. Sancholuz y C. Blanco.** 1985. *Estudio macroecológico de los llanos de La Rioja*. Administración de Parques Nacionales, Serie del Cincuentenario, Buenos Aires.
- Morrone, J. J.** 1996. The biogeographical Andean subregion: A proposal exemplified by arthropod taxa (Arachnida, Crustacea, and Hexapoda). *Neotropica*, 42: 103-114.
- 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*. W. Junk Publishers, La Haya.
- Nègre, J.** 1963. Revision du genre *Polpochila* Solier (Col. Carabidae). *Rev. Fr. Ent.*, 30: 205-241.
- Nègre, J.** 1973. The zoological results of Gy. Tópal's collectings in South Argentine. 24. Coléoptères: Carabidae. *Fol. Ent. Hung.*, 26: 289-310.
- Nelson, G.** 1984. Cladistics and biogeography, pp. 273-293 en: Duncan, T. y T. F. Stuessy (eds.), *Cladistics: Perspectives on the reconstruction of evolutionary history*, Columbia University Press, Nueva York.
- Nelson, G. y N. I. Platnick.** 1981. *Systematics and biogeography: Cladistics and vicariance*. Columbia University Press, Nueva York.
- O'Brien, C. W.** 1971. The biogeography of Chile through entomofaunal regions. *Ent. News*, 82: 197-207.
- Ogueta, E.** 1963. Descripciones, redescrpciones y comentarios sobre *Ozaenini* I (Coleoptera: Carabidae). *Rev. Soc. Ent. Argent.*, 26: 111-118.
- Ogueta, E.** 1967. Las especies argentinas de la subfamilia Pseudomorphae Horn, 1881. *Acta Zool. Lilloana*, 23: 217-232.
- 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*. Publicado por el autor, Auckland, Nueva Zelanda.
- Paruelo, J. M., A. Beltán, E. Jobbagy, O. Sala y R. A. Goliuscio.** 1998. The climate of Patagonia: General patterns and controls on biotic processes. *Ecol. Austral*, 8: 85-101.
- Pascual, R. y P. Bondesio.** 1982. Un roedor Cadiatheriinae (Hydrochoeridae) de la edad Huayqueriense (mioceno tardío) de la Pam-

- pa. Sumario de los Ambientes terrestres en la Argentina durante el Mioceno. *Ameghiniana*, 19: 19-35.
- Pascual, R. y E. Ortiz-Jaureguizar.** 1990. Evolving climates and mammal faunas in Cenozoic South America. *J. Hum. Evol.*, 19: 23-60.
- Pascual, R., E. Ortiz-Jaureguizar y J. Prado.** 1996. Land mammals: Paradigm for Cenozoic South American Geobiotic Evolution. *Müncher Geowiss Abh.*, 30: 267-319.
- Peña, L. E.** 1966a. A preliminary attempt to divide Chile into entomofaunal regions, based on the Tenebrionidae (Coleoptera). *Postilla*, 97: 1-17.
- Peña, L. E.** 1966b. Catálogo de los Tenebrionidae (Coleoptera) de Chile. *Ent. Arb. Mus. G. Frey*, 17: 397-453.
- Peña, L. E.** 1971. Revisión del género *Nycterinus* Eschscholtz, 1829 (Coleoptera: Tenebrionidae). *Bol. Mus. Nac. Hist. Nat. Chile*, 32: 129-158.
- Peña, L. E.** 1974a. Los tenebrionidos del género *Thinobatis* Esch. (Coleoptera: Tenebrionidae). *Bol. Soc. Biol. Concepción*, 48: 243-252.
- Peña, L. E.** 1974b. Nuevas especies de Coleoptera del género *Myrmecodema* (Tenebrionidae). *Rev. Chil. Ent.*, 8: 17-21.
- Peña, L. E.** 1980. Aporte al conocimiento de los tenebrionidos de América del Sur (Coleoptera: Tenebrionidae). *Rev. Chil. Ent.*, 10: 37-59.
- Peña, L. E.** 1985a. Revisión del género *Psectrascelis* Solier (Coleoptera: Tenebrionidae). *Rev. Chil. Ent.*, 12: 15-51.
- Peña, L. E.** 1985b. El género *Scelidospecta* Kulzer, 1954 (Coleoptera: Tenebrionidae: Nycteliini). *Rev. Chil. Ent.*, 12: 85-89.
- Peña, L. E.** 1994. Nuevas especies de Tenebrionidae (Insecta-Coleoptera) de la región Neotropical. *Gayana, Zool.*, 58(2): 151-168.
- Peña, L. E.** 1995. Revisión del género *Physogaster* Guérin (Coleoptera: Tenebrionidae: Physogasterini). *Gayana, Zool.*, 59(2): 119-130.
- Peña, L. E. y G. Barría.** 1973. Revisión de la familia Cicindelidae (Coleoptera), en Chile. *Rev. Chil. Ent.*, 7: 183-191.
- Platnick, N. y G. Nelson.** 1978. A method of analysis for historical Biogeography. *Syst. Zool.*, 27: 1-16.
- Prado, D.** 1993. What is the Gran Chaco vegetation in South America? I. A review. Contribution to the study of flora and vegetation of the Chaco. V. *Candollea*, 48: 145-172.
- Ragonese, A. E. y J. C. Castiglioni.** 1970. La vegetación del Parque Chaqueño. *Bol. Soc. Arg. Bot.*, 11 (Supl.): 133-160.
- Raven, P. H.** 1977. The California flora, pp. 109-137 en: Barbour, M. y J. Major (eds.), *Terrestrial vegetation of California*, Wiley Press, Nueva York.
- Raven, P. H. y D. I. Axelrod.** 1974. Angiosperm biogeography and past continental movements. *Ann. Missouri Bot. Gard.*, 61: 539-673.
- Raven, P. H. y D. I. Axelrod.** 1975. History of the flora and fauna of Latin America. *Am. Sci.*, 63: 420-429.
- Reichardt, H.** 1968. Revisionary notes on the American Pentagonici (Coleoptera: Carabidae). *Pap. Av. (Sao Paulo)*, 21(15): 143-160.
- Reichardt, H.** 1974. Monograph of the Neotropical Heliunini, with notes and discussions on Old world forms (Coleoptera: Carabidae). *Studia Ent.*, 17: 211-302.
- Reichardt, H.** 1977. A synopsis of the genera of Neotropical Carabidae (Insecta: Coleoptera). *Quaest. Ent.*, 13: 346-393.
- Ringuelet, R. A.** 1953. Geonemia de los escorpiones en la Argentina y las divisiones zoogeográficas basadas en su distribución. *Rev. Mus. La Plata*, 6 (Zool.): 277-285.
- Roig, F. A.** 1998. La vegetación de la Patagonia, pp. 48-174 en: Correa, m. N. (ed.), *Flora Patagónica*, INTA, Colección Científica, Buenos Aires.
- Roig Juárez, S.** 1992a. Insectos de América del Sur Austral a través del enfoque de la biogeografía Histórica. *Multequina*, 1: 107-114.
- Roig Juárez, S.** 1992b. Revisión del género *Barypus* Dejean, 1828 (Coleoptera: Carabidae: Broscini) Parte II. *Rev. Soc. Ent. Argent.*, 50: 89-117.
- Roig Juárez, S.** 1993a. Cnemalobini, una tribu de Carabidae (Coleoptera) endémica de América del Sur. *Acta Ent. Chil.*, 18: 7-18.
- Roig Juárez, S.** 1993b. Las especies argentinas de *Cnemalobus* Guérin-Ménéville, 1838 (Coleoptera: Carabidae: Cnemalobini). *Gayana Zool.*, 57(2): 285-304.
- Roig Juárez, S.** 1994a. Historia Biogeográfica de América del Sur Austral. *Multequina*, 3: 167-203.
- Roig Juárez, S.** 1994b. Las especies chilenas de *Cnemalobus* Guérin-Ménéville, 1838 (Coleoptera: Carabidae: Cnemalobini). *Rev. Chil. Ent.*, 21: 5-30.
- Roig Juárez, S.** 1998. Carabidae, pp. 194-209 en: Morrone, J. J. y S. Coscarón (eds.), *Biodiversidad de artrópodos argentinos*, Ed. Sur, La Plata.
- Roig Juárez, S. y A. Cicchino.** 1989. Revisión del género *Barypus* Dejean, 1828 (Coleoptera: Carabidae: Broscini) Parte I. *Bol. Soc. Biol. Concepción*, 60: 201-225.
- Roig-Juárez, S. y G. E. Flores.** 1995. Análisis cladístico del género *Cnemalobus* (Coleoptera: Carabidae: Cnemalobini). *Bol. Soc. Biol. Concepción*, 66: 155-168.
- Shmida, A.** 1985. Biogeography of the desert flora, pp. 23-77 en: Evenari, A. M., I. Noy-Meir y D. V. Goodall (eds.), *Hot deserts and arid shrublands*, Elsevier, Nueva York.
- Simpson, G. G.** 1964. *Evolución y geografía: Historia de la fauna de América Latina*. Buenos Aires.
- Steinheil, E.** 1869. Symbolae ad historiam coleopterorum Argentinae meridionalis, ossia elenco dei coleopteri raccolti dal professore Pelegrino Straneo, durante il suo giorno in Buenos Aires e nei viaggi de la intraprese a Memdoze e nel Chile, indi Bahía Blanca et al Carmen de los Patagones; e descrizione delle specie nuove. *Atti Soc. Ital. Scienze Naturali*, 12: 238-260.
- Straneo, S. L.** 1951a. Observazioni sui gen. *Brachygnathus* Perty (Coleoptera: Carabidae). *Bull. Inst. Roy. Scienc. Nat. Belgique*, 27(56): 1-8.
- Straneo, S. L.** 1951b. Sur la tribu des Metiini (Antarctiini aust.) (Coleoptera: Pterostichidae). *Rev. Fr. Ent.*, 18(2): 56-88.
- Straneo, S. L.** 1958. Nuovi Pterostichini VIII. *Doriana*, 4(180): 1-10.
- Straneo, S. L.** 1967. Nuovi Pterostichini VIII (Coleoptera: Carabidae). *Doriana*, 4(180): 1-10.
- Sumlín, W. D.** 1979. A brief review of the genus *Cicindela* of Argentina (Coleoptera: Cicindelidae). *J. New York Ent. Soc.*, 87(2): 98-117.
- Uliana, M. A. y K. T. Biddle.** 1988. Mesozoic-Cenozoic paleogeographic and geodynamic evolution of Southern South America. *Rev. Brasil. Geociencias*, 18(2): 172-190.
- Volkheimer, W.** 1971. Aspectos paleoclimatológicos del Terciario argentino. *Rev. Mus. Arg. Cs. Nat.*, 1(8) (Paleontología): 243-262.
- Watt, J. C.** 1974. A revised subfamily classification of Tenebrionidae (Coleoptera). *New Zealand J. Zool.*, 1(4): 381-452.
- Watt, J. C.** 1992. Relationships of Actizeta and Cnemeplatiini (Coleoptera: Tenebrionidae). *Syst. Ent.*, 17: 287-299.
- Whitehead, D. R.** 1966. A review of *Halocoryza* Allaud, with notes on its relationship to *Schizogenius* Putzeys (Coleoptera, Carabidae). *Psyche*, 73(3): 217-228.

BIOGEOGRAFÍA CLADÍSTICA DE LA SUBREGIÓN SUBANTÁRTICA: UN ANÁLISIS BASADO EN TAXONES DE LA FAMILIA CURCULIONIDAE (INSECTA: COLEOPTERA)

Paula Posadas y Juan J. Morrone

La biota de América del Sur ha cautivado a todos aquellos interesados en la evolución biológica, en los patrones de distribución geográfica de los organismos que esta evolución produce y en la interacción existente entre las historias de la vida y de la Tierra. La biota de la porción austral de América del Sur ha sido particularmente estudiada en este sentido y por más de un siglo los biólogos han propuesto hipótesis para explicar las relaciones entre esta biota con las de otras áreas australes (Crisci *et al.*, 1991b). En tiempos recientes se ha sugerido que América del Sur es un continente de origen híbrido desde un punto de vista geológico. Asimismo, su biota manifiesta un origen híbrido o compuesto, en el que se distingue un componente austral relacionado con las biotas de otras áreas meridionales, y un componente tropical relacionado con las biotas de África y los trópicos del Viejo Mundo (Crisci *et al.*, 1991a; Amorim y Tozoni, 1994; Morrone, 1996a).

Desde un punto de vista biogeográfico, América del Sur puede dividirse en dos regiones: la Andina y la Neotropical. La primera se extiende desde la Patagonia hacia el norte del continente, por las zonas altas de la cordillera de los Andes; y la segunda ocupa el resto del subcontinente (Morrone, 1999). La región Andina comprende cuatro subregiones: Páramo Puneña, Chilena Central, Subantártica y Patagónica (Morrone, 1999) y ha sido considerada un área clave para comprender el postulado origen híbrido de la biota sudamericana. En los últimos años se han realizado varios estudios biogeográficos históricos relacionados con el tema del origen híbrido de América del Sur, así como con la interpretación de la historia de las áreas que la conforman (Morrone, 1994a, 1996a; Posadas *et al.*, 1997; Katinas *et al.*, 1999).

La subregión Subantártica

Morrone (1994a) realizó un estudio de los patrones de distribución exhibidos por las especies sudamericanas de Rhytirrhiniini (Coleoptera: Curculionidae), la mayoría de las cuales habitan las provincias de la región Andina. Uno de los métodos empleados en su estudio fue el panbiogeográfico. Con base en las distribuciones de las especies del grupo, se construyeron trazos individuales; y luego, a través de un análisis de compatibilidad de trazos, determinó la existencia de dos trazos generalizados en esta región, que representan biotas ancestrales fragmentadas como consecuencia de la evolución geológica de las áreas. Los dos trazos generalizados determinados por Morrone (1994a) comparten su primera porción, que incluye a las subregiones Subantártica y Chilena Central; esto le permitió postular que la biota austral de América del Sur originalmente estuvo restringida a la porción sur de la región Andina y que después amplió su distribución ocupando toda la extensión de la región.

Morrone y Crisci (1995) propusieron realizar los análisis biogeográficos históricos combinando distintos métodos de la panbiogeografía y la biogeografía cladística, ya que cada método permite encarar distintos problemas. La utilización de un análisis panbiogeográfico permite determinar homologías espaciales entre los taxones, que permiten establecer que los organismos analizados pertenecen a una biota ancestral original. La existencia de un trazo generalizado uniendo las subregiones Subantártica y Chilena Central justifica su análisis conjunto.

Nuestro objetivo es analizar las relaciones históricas entre las provincias que componen la subregión Subantártica y la subregión Chilena Central, con base en los patrones de distribución y la información filogenética correspondiente a varios taxones de Curculionidae del área.

Área de estudio

La subregión Subantártica (Fig. 1) comprende los Andes australes, desde los 37° LS hasta el Cabo de Hornos, incluyendo también el archipiélago del sur de Chile y Argentina y las islas Malvinas, Georgia del Sur y Juan Fernández (Cabrera y Willink, 1973; Morrone, 1994a, 1996a, 1999). La vegetación está constituida por bosques templados, en los que dominan especies pertenecientes a géneros australes, como *Nothofagus* (Nothofagaceae), *Dacrydium* y *Saxegothaea* (Podocarpaceae), y *Austrocedrus*, *Pilgerodendron* y *Fitzroya* (Cupressaceae) (Rothkugel, 1916; Skottsberg, 1921, 1960; Cabrera, 1971, 1976; Cabrera y Willink, 1973). También poseen páramos y otras áreas sin *Nothofagus*, como las islas Malvinas (Ringuelet, 1955; Morrone *et al.*, 1994).

Varios autores (Monrós, 1958; Kuschel, 1960; Cabrera y Willink, 1973; Cabrera, 1976; Crisci *et al.*, 1991a, b; Morrone, 1996a) han señalado las relaciones de la biota subantártica con la biota de Australia y Nueva Zelanda. Dentro de la región Andina, ésta se relaciona con la subregión Chilena Central (Morrone, 1994a; Morrone *et al.*, 1997). Asimismo, esta subregión posee relaciones con la subregión Paranaense (Kuschel, 1960; Cabrera, 1976; Morrone y Lopretto, 1994; Maury *et al.*, 1996), que podría evidenciar una antigua conexión entre las mismas.

Dentro de esta subregión, se reconocen seis provincias: del Maule, del Bosque Valdiviano, del Bosque Magallánico, del Páramo Magallánico, de las islas Juan Fernández y de las islas Malvinas (Morrone, 1999).

Provincia del Maule. Situada en el sur de Chile y la Argentina, entre los 34-37° LS (Cabrera y Willink, 1973). Posee bosques templados transicionales, con algunos elementos de la subregión Chilena Central. Las especies vegetales dominantes son: *Acaena pinnatifida*, *Alstroemeria aurantiaca*, *Aristolelia chilensis*, *Baccharis concava*, *Berberis buxifolia*, *Boquila trifoliata*, *Chusquea couleu*, *Cortaderia pilosa*, *Cryptocaria mammosa*, *Escallonia virgata*, *Lapageria rosea*, *Laurelia sempervicens*, *Myrtus luma*, *Nothofagus alexandri*, *N. dombeyi*, *N. leoni*, *N. obliqua*, *N. pumilio*, *Pernettya mucronata*, *Persea lingue*, *Podocarpus nubigena*, *Rhaphithammus spinosum* y *Ribes magellanica* (Cabrera, 1971, 1976; Cabrera y Willink, 1973). También posee pequeños bosques de *Araucaria araucana* (Peña, 1966; Cabrera y Willink, 1973).

Provincia del Bosque Valdiviano. Situada en el sur de Chile y la Argentina, al sur de la provincia del Maule, alcanzando los 47° LS (Kuschel, 1960; Cabrera y Willink, 1973). Posee bosques templados (Cabrera y Willink, 1973). Las especies vegetales dominantes son: *Anemone multifida*, *Austrocedrus chilensis*, *Berberis* spp., *Blechnum chilense*, *Chrysanthemum leucanthemum*, *Chusquea couleu*, *Colletia spinosa*, *Coriaria ruscifolia*, *Dasyphyllum diacanthoides*, *Diostea juncea*, *Eucryphia cordifolia*, *Fabiana imbricata*, *Fragaria chiloensis*, *Fitzroya cupre-*

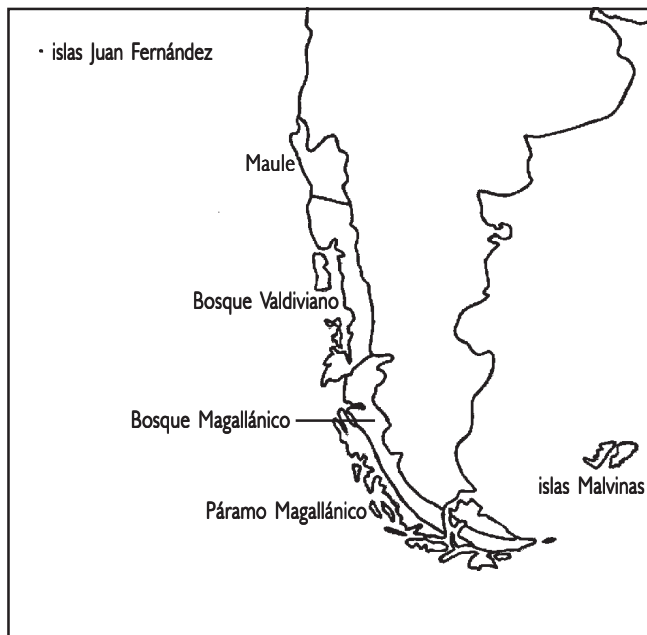


Fig. 1. Provincias de la subregión Subantártica.

ssoides, *Gevuina avellana*, *Laurelia philippiana*, *Lomatia hirsuta*, *Maytenus boaria*, *Mutisia decurrens*, *M. spinosa*, *Myrceugenia apiculata*, *Nothofagus antarctica*, *N. betuloides*, *N. dombeyi*, *N. obliqua*, *N. procera*, *N. pumilio*, *Podocarpus nubigenus*, *Scirpus californicus*, *Senecio microcephalus* y *Weimannia trichosperma* (Soriano, 1950, 1956; Cabrera, 1971, 1976; Cabrera y Willink, 1973).

Provincia del Bosque Magallánico. Situada en el sur de Chile, desde los 47° LS hasta el Cabo de Hornos, y el sur de la Argentina, en pequeñas zonas de Santa Cruz y Tierra del Fuego (Kuschel, 1960; Cabrera y Willink, 1973). Los bosques son más xéricos, con abundantes *Nothofagus betuloides* (Cabrera y Willink, 1973; Dinerstein *et al.*, 1995). Las especies vegetales dominantes son: *Drimys winteri*, *Embothrium coccineum*, *Maytenus magellanicus*, *Nothofagus antarctica*, *N. betuloides* y *N. pumilio* (Rothkugel, 1916; Kuschel, 1960; Tuhkanen *et al.*, 1990).

Provincia del Páramo Magallánico. Situada en el sur de Chile y la Argentina, limitada hacia el este por la provincia del Bosque Magallánico (Kuschel, 1960). La vegetación es básicamente de páramos (Cabrera y Willink, 1973). Las especies vegetales dominantes son: *Astelia pumila*, *Donatia fascicularis*, *Drimys winteri*, *Gaimardia australis*, *Hymenophyllum spp.*, *Nothofagus betuloides*, *N. pumilio*, *Oreobolus obtusangulus*, *Schoenus antarcticus* y *Sphagnum magellanicum* (Kuschel, 1960; Tuhkanen *et al.*, 1990).

Provincia de las islas Juan Fernández. Islas chilenas de Masatierra (= Robinson Crusoe), Masafuera (= Alejandro Selkirk) y Santa Clara, situadas en el océano Pacífico, 600 km al oeste de Valparaíso, a 33° LS (Kuschel, 1961; Cabrera y Willink, 1973; Stuessy *et al.*, 1984). Poseen selvas, matorrales y pastizales (Cabrera y Willink, 1973). Las especies vegetales dominantes son: *Azara fernandeziana*, *Coprosma hookeri*, *Diksonia fernandeziana*, *Drimys confertifolia*, *Dysopsis hirsuta*, *Empetrum rubrum*, *Escallonia callcottiae*, *Fagara mayu*, *Juania australis*, *Myrceugenia schulzei*, *Pernettya rigida*, *Rhaphithamnus venustus*, *Robinsonia gayana*, *R. gracilis* y *Ugni selkirkii* (Cabrera y Willink, 1973; Stuessy *et al.*, 1984).

Provincia de las islas Malvinas. Archipiélago de las islas Malvinas y Georgia del Sur, situado en el océano Atlántico sur, a unos 550 km de Tierra del Fuego (Moore, 1968; Cabrera y Willink, 1973; Voisin,

1987). Poseen pastizales, estepas y tundra (Cabrera y Willink, 1973; Dinerstein *et al.*, 1995). Las especies vegetales dominantes son: *Abrotanella emarginata*, *Acaena adscendens*, *A. magellanica*, *A. microcephala*, *Astelia pumila*, *Azorella lycopodioides*, *A. selago*, *Baccharis magellanica*, *Blechnum tabulosa*, *Bolax gummifera*, *Caltha appendiculata*, *Carex trifida*, *Cortaderia pilosa*, *Deschampsia flexuosa*, *Empetrum rubrum*, *Festuca erecta*, *Gaimardia australis*, *Juncus sheuzerioides*, *Pernettya pumila*, *Poa annua*, *P. antarctica*, *P. flabellata*, *Pratia repens*, *Senecio candicans*, *S. littoralis*, *S. vaginata*, *Uncinia smithii* y *Veronica elliptica* (Skottsberg, 1921; Moore, 1968; Cabrera, 1971, 1976; Cabrera y Willink, 1973).

Métodos

Las asociaciones evolutivas entre genes y organismos (sistemática molecular), organismos y organismos (*i.e.* parasitología), y organismos y áreas (biogeografía) tienen similitudes básicas (Morrone, 1995). Estas similitudes se deben a que en cada una de ellas ocurren procesos que, si bien no son totalmente equivalentes, resultan en patrones cladísticos similares. Por ejemplo, el fenómeno de duplicación de un gen promueve un patrón similar a la especiación de un parásito en un huésped sin que haya especiación de este último, o a la especiación simpátrida de un organismo (Page y Charleston, 1998). Así es que los sistemáticos moleculares, parasitólogos y biogeógrafos enfrentan un problema metodológico común: reconstruir la historia de la asociación entre un asociado (gen, parásito u organismo) y su huésped (organismo, huésped o área) (Page, 1994). Las tres disciplinas utilizan la información contenida en los cladogramas para reconstruir dichas asociaciones, y muchos de los desarrollos metodológicos de una disciplina posteriormente han sido adoptados por las otras.

Árboles reconciliados. El concepto de árboles reconciliados se desarrolló a partir de la idea de Goodman *et al.* (1979) de superponer un árbol sobre otro, con el objeto de interpretar las aparentes incongruencias entre las filogenias obtenidas para los genes que codifican las globinas de los vertebrados y para datos morfológicos de estos mismos organismos. Page (1994) modificó este concepto original y lo extendió a las restantes asociaciones históricas.

Este método considera cuatro tipos posibles de eventos (Page, 1994), que en biogeografía se denominan vicarianza (aislamiento con posterior divergencia entre las áreas y los organismos), duplicación (especiación independiente de la vicarianza de las áreas, por ejemplo en respuesta a variaciones ecológicas locales), dispersión (ocupación de una nueva área atravesando una barrera ya existente) y extinción de los taxones.

El método propuesto por Page permite construir cladogramas generales de área a partir de cladogramas de áreas de distintos taxones, maximizando los eventos de vicarianza (historia compartida entre los diferentes cladogramas de áreas); lo cual implica minimizar extinciones y/o duplicaciones (Morrone y Crisci, 1995). Un árbol reconciliado representa la interpretación más parsimoniosa de los datos con la limitación de que no se considera la dispersión, ya que el método asume explícitamente que todas las asociaciones devienen de relaciones de descendencia (transmisión vertical) y excluye la transmisión horizontal o dispersión (Page, 1994). En problemas de sistemática molecular o ecología histórica a menudo se cuenta con las filogenias correspondientes al huésped y al asociado; en el caso de la biogeografía, en cambio, lo más frecuente es que el objetivo del estudio de los asociados sea obtener las filogenias del huésped (cladograma de áreas). En estos casos, se busca entre los posibles cladogramas de área, aquel (o aquellos) que muestre(n) un mejor ajuste en relación con los árboles de los asociados, utilizando una o más medidas de optimización (Page, 1994).

Análisis de parsimonia de Brooks (BPA). Desarrollado por Wiley (1987, 1988a, b), con base en las ideas de Brooks (1985, 1990)

para resolver problemas de parasitología. El BPA considera a las especies como estados de carácter de las áreas. Este método consiste en la construcción de matrices de áreas por componentes, a partir de los cladogramas de áreas para cada taxón considerado. Para resolver los problemas relativos a taxones ampliamente distribuidos, distribuciones redundantes y áreas ausentes, el BPA aplica el supuesto 0 (Zandee y Ross, 1987), con una modificación en lo relativo al tratamiento de las áreas ausentes. Las distribuciones amplias son tratadas como sinapomorfias de los taxones que las ocupan, siendo por lo tanto las áreas consideradas como grupos monofiléticos (áreas hermanas). Las distribuciones redundantes se consideran igualmente válidas. En el caso de las áreas ausentes, tratadas como primitivamente ausentes bajo el supuesto 0, el BPA las trata como datos faltantes, codificándose en la matriz como '?'. Así, se produce una matriz de codificación binaria, donde las áreas son las terminales y las distribuciones de los taxones y las distribuciones ancestrales para cada nodo son los caracteres, la que se analiza aplicando parsimonia de Wagner. Este método ha sido criticado debido a que al tratar a la filogenia del asociado como estados de carácter más que como linajes, podría producir reconstrucciones anómalas que requieran explicaciones *ad hoc* (ver Carpenter, 1992).

Análisis de dispersión y vicarianza (DIVA). Este método fue desarrollado por Ronquist (1997) a partir de las ideas de Ronquist (1990), aplicadas originalmente a asociaciones entre especies. DIVA opera a través de la optimización de una matriz tridimensional de costos, construida con base en los datos de distribución y cladísticos de uno o más grupos de organismos que habitan un grupo de áreas en común. Las premisas para la construcción de estas matrices son las siguientes: si la especiación se debe a vicarianza, separando una distribución amplia en dos grupos de áreas mutuamente excluyentes, el costo asignado es 0; la especiación dentro de un área única (simpatria) tiene un costo de 0; los eventos de dispersión entre áreas tienen un costo de 1 por unidad de área agregada a la distribución original; y los eventos de extinción tienen asimismo un costo de 1 por área eliminada de la distribución.

Las reconstrucciones de DIVA para diferentes grupos de organismos que habitan el mismo conjunto de áreas, pueden compararse para contrastar hipótesis acerca de eventos biogeográficos generales (Ronquist, 1997). Este tipo de análisis 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.

Combinación de enfoques. A partir de las dos primeras metodologías aplicadas aquí (árboles reconciliados y BPA) se obtienen cladogramas generales de áreas que muestran las relaciones jerárquicas entre las áreas implicadas, mientras que DIVA arroja una serie de estadísticas que indican las frecuencias de eventos posibles entre dos o más áreas, discriminando dispersión y vicarianza. Tanto el método de los árboles reconciliados como el BPA optimizan los eventos debidos a vicarianza, mientras que las frecuencias de reconstrucciones para escenarios biogeográficos obtenida por DIVA permiten evaluar si las relaciones que manifiestan los cladogramas generales de área han sido influenciadas por la dispersión o responden exclusivamente a eventos de vicarianza.

Taxones considerados en el análisis

Los taxones considerados en este análisis corresponden a seis géneros y un grupo genérico de coleópteros Curculionidae, que suman un total de 69 especies: *Alastoropolus* y *Psuchocephalus* (Morrone y Roig-Juñent, 1999), *Puranius* (Morrone, 1994b), *Germainiellus* (Morrone, 1993), *Antarctobius* (Morrone, 1992a), grupo genérico *Falklandius* (Morrone, 1992b, 1997; Morrone y Anderson, 1995) y *Rhyephenes* (Morrone, 1996b).

Análisis de los datos y resultados

Para aplicar la metodología de los árboles reconciliados se construyó la matriz de datos correspondiente considerando todos los taxones mencionados. Esta matriz fue analizada con el programa Component 2.0 (Page, 1994) a través de un algoritmo de búsqueda heurística. Se realizaron tres búsquedas. En la primera, el criterio minimizado fueron las duplicaciones, en tanto que en la segunda se minimizaron las pérdidas y finalmente se minimizaron ambos criterios a la vez. Desde el punto de vista de la asociación histórica entre los organismos y las áreas que ellos habitan, una duplicación representa un evento de especiación de los organismos no relacionado con un evento vicariante de las áreas; mientras que una pérdida puede ser interpretada como una extinción.

El análisis de los datos mostró en ambos casos el mismo resultado. Se obtuvo un único árbol (Fig. 2) que muestra a la subregión Chilena Central como área hermana del par de provincias subantárticas septentrionales (Maule y Bosque Valdiviano). A su vez, estas tres áreas son hermanas del grupo formado por las tres provincias subantárticas restantes (islas Malvinas, Bosque Magallánico y Páramo Magallánico). La secuencia de separación de estas tres provincias muestra a Malvinas como el área hermana del grupo formado por el par Bosque Magallánico y Páramo Magallánico.

En el caso del BPA, se construyó la matriz de áreas por componentes, al incluir los componentes de los cladogramas antes mencionados, obteniéndose una matriz de seis áreas por 98 componentes. La matriz fue analizada por medio del programa Hennig86 (Farris, 1988) utilizando un algoritmo de búsqueda exacto *ie**. Como resultado se obtuvo el único árbol de máxima parsimonia ($L=135$; $CI=0,74$; $RI=0,55$), el resultado se mostró estable a la aplicación de peso sucesivo. El árbol obtenido fue perfectamente coincidente con el obtenido a través de la técnica de árboles reconciliados.

Para aplicar el análisis de dispersión y vicarianza se construyó una matriz de datos que incluye las distribuciones de los taxones y la información cladística de cada uno, considerando los mismos taxones. Los datos fueron analizados utilizando el programa DIVA 1.1 (Ronquist, 1996), al incluir la evaluación de eventos ambiguos (es decir cuando existe más de una reconstrucción posible para un nodo determinado se analizan todas ellas) y analizar conjuntamente todos los cladogramas. El programa DIVA no puede recibir árboles que contengan politomías, por lo tanto en el caso de *Psuchocephalus*, cuya filogenia exhibe una tricotomía, se incluyeron las tres posibles resoluciones para ella y se le adjudicó un valor de 0.33 a cada una. Los resultados en este caso mostraron que los eventos de dispersión más frecuentes implicaron a las siguientes áreas: Maule-Bosque Valdiviano (21,40%), Bosque Valdiviano-Maule (12,06%), Maule-Chilena Central (18,63%) y Chilena Central-Maule (9%). El evento de vicarianza más frecuente implicó la separación de Malvinas del par formado por la Selva Magallánica más el Páramo Magallánico.

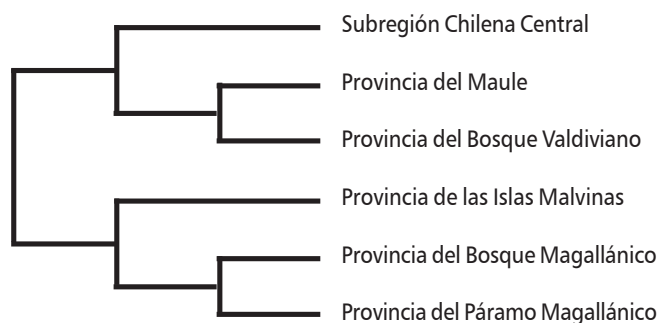


Fig. 2. Cladograma general de áreas obtenido mediante la aplicación de las técnicas de árboles reconciliados y BPA.

Discusión

Morrone *et al.* (1994) realizaron un análisis biogeográfico de las provincias de la subregión Subantártica, aplicando la técnica TAS ('Three Area Statements'), de acuerdo con el cual la secuencia de fragmentación de las provincias meridionales es el mismo que el obtenido en el presente trabajo para ambas técnicas aplicadas. Sin embargo, en el caso de Morrone *et al.* (1994) las provincias meridionales no constituyen un grupo monofilético, ya que la provincia del Bosque Valdiviano aparece como hermana del conjunto formado por las islas Malvinas, Bosque Magallánico y Páramo Magallánico, y a su vez la provincia del Maule aparece como hermana del conjunto formado por las restantes cuatro provincias. En el trabajo mencionado no se incluyó la subregión Chilena Central.

Morrone (1996c) analizó los patrones de distribución exhibidos por la tribu Aterpini (Coleoptera: Curculionidae) mediante un análisis panbiogeográfico. Su conclusión fue que la provincia del Maule es un área compleja (nodo), punto de encuentro de dos biotas ancestrales, ya que manifiesta relaciones tanto con la subregión Chilena Central como con la provincia del Bosque Valdiviano. A su vez, Posadas *et al.* (1997), al estudiar el patrón de distribución de plantas vasculares en la región Andina—utilizando panbiogeografía y análisis de parsimonia de endemismos (PAE)—concluyeron que el área septentrional de la subregión Subantártica muestra relaciones complejas con la porción meridional de la subregión Chilena Central.

La complejidad de las relaciones entre el norte de la subregión Subantártica y la subregión Chilena Central podría deberse a eventos de dispersión, como muestran los resultados de DIVA, ya que la dispersión entre estas áreas implica una frecuencia aproximada del 61% de los eventos de dispersión totales. Aun más, los eventos de dispersión más frecuentes implican siempre a la provincia del Maule, ya sea con respecto a la subregión Chilena Central o con respecto a la provincia del Bosque Valdiviano, de aquí que su aparente complejidad biogeográfica pueda adjudicarse a la dispersión y a la capacidad de su biota de colonizar otras áreas. Por ello, la relación aparente entre las provincias del Bosque Valdiviano y del Maule con la subregión Chilena Central en los cladogramas obtenidos tanto por BPA como por árboles reconciliados podría ser una distorsión, debida a que estos métodos son incapaces de discriminar los fenómenos de dispersión que podrían generar relaciones reticulares entre las áreas. Por otra parte, las relaciones entre las tres provincias meridionales de la subregión Subantártica, manifiestas tanto en la aplicación de árboles reconciliados como de BPA y concordantes con la hipótesis de Morrone *et al.* (1994), corresponderían a eventos vicariantes, corroborados a través de la aplicación de DIVA que muestra bajas frecuencias de dispersión entre estas áreas y donde la frecuencia de vicarianza más alta corresponde a la separación de Malvinas del par constituido por el Bosque Magallánico y el Páramo Magallánico.

Referencias

- Amorim, D. S. y S. N. S. Tozoni.** 1994. Phylogenetic and biogeographic analysis of the Anisopodoidea (Diptera, Bibionomorpha), with an area cladogram for intercontinental relationships. *Revta. Bras. Entomol.*, 38: 519-543.
- Brooks, D. R.** 1985. Historical ecology: A new approach to studying the evolution of historical associations. *Ann. Missouri Bot. Gard.*, 72: 660-680.
- Brooks, D. R.** 1990. Parsimony analysis in historical biogeography and coevolution: Methodological and theoretical update. *Syst. Zool.*, 39: 14-30.
- Cabrera, A. L.** 1971. Fitogeografía de la República Argentina. *Bol. Soc. Argent. Bot.*, 14: 1-42.
- Cabrera, A. L.** 1976. Regiones fitogeográficas argentinas, pp. 1-85 in: Kugler, W. F. (ed.), *Enciclopedia Argentina de Agricultura y Jardinería*, II, ACME, Buenos Aires.
- Cabrera, A. L. y A. Willink.** 1973. *Biogeografía de América Latina*. Monografía 13, Serie de Biología, OEA, Washington D.C.
- Carpenter, J. M.** 1992. Incidit in Scyllam qui vult vitare Charybdim. *Cladistics*, 8: 100-102.
- Crisci, J. V. M. M. Cigliano, J. J. Morrone, y S. Roig-Juñent.** 1991a. Historical biogeography of southern South America. *Syst. Zool.*, 40: 152-171.
- Crisci, J. V. M. M. Cigliano, J. J. Morrone, y S. Roig-Juñent.** 1991b. A comparative review of cladistic biogeography approaches to historical biogeography of southern South America. *Austr. Syst. Bot.*, 4: 117-126.
- Dinerstein, E. D. M. Olson, D. J. Graham, A. L. Webster, S. A. Primm, M. P. Bookbinder y G. Ledec.** 1995. *Una evaluación del estado de conservación de las eco-regiones terrestres de América Latina y el Caribe*. World Bank, Washington, D.C.
- Goodman, M., J. Czelusniak, G. W. Moore, A. E. Romero-Herrera y G. Matsuda.** 1979. Fitting the gene lineage into its species lineages: A parsimony strategy illustrated by cladograms constructed from globin sequences. *Syst. Zool.*, 28: 132-168.
- Katinas, L., J. J. Morrone y J. V. Crisci.** 1999. Track analysis reveals the composite nature of the Andean biota. *Austr. Syst. Bot.*, 47: 111-130.
- Kuschel, G.** 1960. Terrestrial zoology in southern Chile. *Proc. R. Soc. London, ser. B*, 152: 540-550.
- Maury, E. A., R. Pinto da Rocha, y J. J. Morrone.** 1996. Distribution of *Acropsophilus chilensis* Silvestri, 1904 in southern South America (Opiliones, Palpatores, Caddidae). *Biogeographica*, 72: 127-132.
- Moore, D. M.** 1968. *The vascular flora of the Falkland Islands*. British Antarctic Survey, Scientific reports, nro. 60, Londres.
- Morrone, J. J.** 1992a. Revisión sistemática y análisis cladístico del género *Antarctobius* Fairmaire (Coleoptera: Curculionidae). *Neotropica*, 38: 3-20.
- Morrone J. J.** 1992b. Estudio taxonómico y biogeográfico del género subantártico *Falklandiellus* Kuschel (Coleoptera: Curculionidae). *Physis* C, 50: 105-10.
- Morrone J. J.** 1993. Revisión sistemática de un nuevo género de Rhytirrhini (Coleoptera, Curculionidae), con un análisis biogeográfico histórico del dominio Subantártico. *Bol. Soc. Biol. Concepción*, 64: 121-145.
- Morrone J. J.** 1994a. Distributional patterns of species of Rhytirrhini (Coleoptera: Curculionidae) and the historical relationships of the Andean provinces. *Global Ecol. Biog. Let.*, 4: 188-194.
- Morrone J. J.** 1994b. Systematics, cladistics, and biogeography of the Andean weevil genera *Macrostyphlus*, *Adioristidius*, *Puranius*, and *Amathynetoidea*, new genus (Coleoptera: Curculionidae). *Am. Mus. Novit.*, 3104: 1-63.
- Morrone J. J.** 1995. Asociaciones históricas en biología comparada. *Ciencia* (México), 46: 229-235.
- 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. The South American weevil genus *Rhyephenes* (Coleoptera: Curculionidae: Cryptorhynchinae). *J. New York. Entomol. Soc.*, 104: 1-20.
- Morrone J. J.** 1996c. Distributional patterns of South American Aterpini (Coleoptera: Curculionidae). *Rev. Soc. Entomol. Argent.*, 55: 131-141.
- Morrone J. J.** 1997. Cladistics of the New World genera of Listroderina (Coleoptera: Curculionidae: Rhytirrhini). *Cladistics*, 13: 247-266.
- Morrone J. J.** 1999. Presentación preliminar de un nuevo esquema biogeográfico de América del Sur. *Biogeographica*, 75: 1-16.
- Morrone J. J. y R. S. Anderson.** 1995. The *Falklandius* generic group: Cladistic analysis with description of new taxa (Coleoptera: Curculionidae: Rhytirrhini). *Am. Mus. Novit.*, 3121: 1-14.
- Morrone, J. J. y J. V. Crisci.** 1995. Historical biogeography: Introduction to methods. *Annu. Rev. Ecol. Syst.*, 23: 373-401.
- Morrone, J. J. y E. C. Lopretto.** 1994. Distributional patterns of freshwater Decapoda (Crustacea: Malacostraca) in southern South America: A panbiogeographic approach. *J. Biogeogr.*, 21: 97-109.

- Morrone, J. J. & S. Roig-Juñent.** 1999. Synopsis and cladistics of the American Aterpini (Coleoptera: Curculionidae, Cyclominae). *Ent. Scand.*, 30: 417-434.
- Morrone, J. J., S. Roig Juñent y J. V. Crisci.** 1994. South American beetles: Cladistic biogeography of terrestrial Subantarctic beetles (Insecta: Coleoptera) from South America. *Natl. Geog. Res. Expl.*, 10: 104-115.
- Page, R. D. M.** 1994. Maps between trees and cladistic analysis of historical associations among genes, organisms, and areas. *Syst. Biol.*, 43: 58-77.
- Page, R. D. M. y M. A. Charleston.** 1998. Trees within trees: Phylogeny and historical associations. *TREE*, 13: 356-359.
- Peña, L. E.** 1966. A preliminary attempt to divide Chile into entomofaunal regions, based on the Tenebrionidae (Coleoptera). *Postilla*, 97: 1-17.
- Posadas, P., J. M. Estévez y J. J. Morrone.** 1997. Distributional patterns and endemism areas of vascular plants in the Andean subregion. *Fontqueria*, 48: 1-10.
- Ringuelet, R. A.** 1955. Ubicación zoogeográfica de las islas Malvinas. *Rev. Mus. La Plata (N. S.), Zool.*, 6: 419-464.
- Ronquist, F.** 1996. *DIVA version 1.1*. Computer program and manual available by anonymous FTP from Uppsala University (ftp.uu.se o ftp.systbiol.uu.se).
- Ronquist, F.** 1997. Dispersal-vicariance analysis: A new approach to the quantification of historical biogeography. *Syst. Biol.*, 46: 195-203.
- Ronquist, F. y S. Nylin.** 1990. Process and pattern in the evolution of species associations. *Syst. Zool.*, 39: 323-344.
- Rothkugel, M.** 1916. *Los bosques patagónicos*. Ministerio de Agricultura, Oficina de Bosques y Yerbales, Buenos Aires.
- Skottsberg, C.** 1921. The vegetation in South Georgia, pp. 1-36 in: Nordenskjöld, O. (ed.), *Wissenschaftliche Ergebnisse der Schwedischen Südpolar Expedition 1901-1903*, 4 Botanik, 12.
- Skottsberg, C.** 1960. Remarks on the plant geography of the southern cold temperate zone. *Proc. R. Soc. ser. B, Biol. Sci.*, 152: 447-457.
- Soriano, A.** 1950. La vegetación del Chubut. *Rev. Argent. Agric.*, 17(1): 30-66.
- Soriano, A.** 1956. Los distritos florísticos de la provincia Patagónica. *Rev. Inv. Agríc.*, 10(4): 323-347.
- Stuessy, T. F., R. W. Sanders y M. Silva.** 1984. Phytogeography and evolution of the flora of the Juan Fernandez islands: A progress report, pp. 55-69 in: Radowsky, F. J., P. H. Raven y S. H. Sohmer (eds.), *Biogeography of the tropical Pacific: Proceedings of a symposium*, Association of Systematics Collections and Bernice P. Bishop Museum, Kansas.
- Tuhkanen, S., J. Kuokka, J. Hyvönen, S. Stenross y J. Niemella.** 1990. Tierra del Fuego as a target for biogeographical research in the past and present. *An. Inst. Patagonia*, 19(2):1-107.
- Voisin, J.-F.** 1987. Sur les coléoptères des îles Falkland, notes et signalisations. *Bull. Soc. Entomol. France*, 91(3-4): 93-95.
- Wiley, E. O.** 1987. Methods in vicariance biogeography, pp. 283-306 in: P. Hovenkamp *et al.* (eds.), *Systematics and evolution: A matter of diversity*, Institute of Systematic Botany, Utrecht University, Utrecht.
- Wiley, E. O.** 1988a. Parsimony analysis and vicariance biogeography. *Syst. Zool.*, 37: 271-290.
- Wiley, E. O.** 1988b. Vicariance biogeography. *Annu. Rev. Ecol. Syst.*, 19: 513-542.
- Zandee, M. y M. C. Ross.** 1987. Component-compatibility in historical biogeography. *Cladistics*, 3: 305-332.

ANÁLISIS DE SIMPLICIDAD DE ENDEMISMOS (PAE) PARA ESTABLECER UN MODELO DE VICARIANZA PRELIMINAR DEL BOSQUE MESÓFILO DE MONTAÑA MEXICANO

Isolda Luna Vega y Othón Alcántara Ayala

En los últimos años se ha generado un gran desarrollo en los métodos cuantitativos y programas de cómputo en biogeografía histórica, principalmente la biogeografía filogenética, la panbiogeografía, la biogeografía cladística y el análisis de simplicidad de endemismos (Morrone y Crisci, 1995). Sin embargo, su aplicación al estudio de los patrones de distribución de la biota mexicana todavía son escasos.

El análisis de simplicidad de endemismos o PAE, por sus siglas en inglés ('Parsimony Analysis of Endemicity') es un método utilizado para agrupar áreas o localidades, utilizando para ello los taxones que se comparten de acuerdo con la solución más simple; de esta forma se optimiza la concordancia entre los patrones de distribución de muchos taxones diferentes (Rosen, 1988; Cracraft, 1991; Myers, 1991; Morrone, 1994, 1998; Posadas, 1996). El punto de partida de este método es la elaboración de una matriz presencias y ausencias de taxones con respecto a las localidades que ocupan. En ésta deben omitirse los taxones comunes a todas las localidades, así como aquellos que solo se presentan en una localidad, por no ser informativos para encontrar relaciones entre las diferentes localidades. Este método puede considerarse como una alternativa a los métodos fenéticos para clasificar biotas. Los cladogramas resultantes de este análisis representan un conjunto de áreas anidadas, donde las dicotomías terminales representan dos áreas entre las cuales ha ocurrido el intercambio biótico más reciente (Morrone y Crisci, 1995).

Al aplicar el PAE se pueden derivar causas históricas comunes para explicar las agrupaciones de localidades, y se pueden identificar áreas de endemismo (Morrone, 1994) y áreas naturales por los taxones distribuidos en ellas (Posadas, 1996).

El bosque mesófilo de montaña mexicano

Los bosques mesófilos de montaña mexicanos (*sensu* Rzedowski, 1978) son difíciles de caracterizar, aunque generalmente se encuentran en áreas templadas y húmedas situadas entre los 600 y los 3,000 m de altitud (Rzedowski, 1978; Luna *et al.*, 1988). Estos bosques presentan gran diversidad de árboles, con bastante variación en altura, arquitectura foliar y fenología (Luna *et al.*, 1994) y una predominancia notable de epífitas vasculares y lianas (Webster, 1995), lo cual probablemente se deba a la presencia de una neblina casi constante. Su distribución en México presenta un patrón fragmentado, parecido al de un archipiélago, en el cual cada isla contiene una composición florística particular.

Varios autores (Puig, 1976; Rzedowski, 1978; Luna *et al.*, 1989) han sugerido que el bosque mesófilo mexicano básicamente se compone de tres tipos de elementos florísticos: (1) el templado, representado por los árboles del dosel, casi siempre de origen neártico; (2) el tropical, representado principalmente por hierbas, epífitas y arbustos, de afinidad neotropical; y (3) el endémico, relativamente poco importante si se considera a nivel genérico, pero muy significativo a nivel de especie. También se ha sugerido que esta comunidad tiene una estrecha relación con los bosques caducifolios del este de los Estados Unidos y del este de Asia (Sharp, 1953, 1966; Sharp e Iwatsuki, 1965), menor con África tropical (Matuda, 1953) y más recientemente se ha insistido en los fuertes vínculos de su flora con bosques similares de América del

Sur, en particular con los de la región Andina (Rzedowski, 1996). Todas estas consideraciones, sin embargo, han sido propuestas dentro de un contexto dispersionista, donde México ha sido tratado como un receptor de distintos elementos florísticos, siendo transicional entre las regiones Neártica y Neotropical.

Se han realizado diversos trabajos dedicados a comparar las diferentes comunidades de bosque mesófilo del país, con el fin de observar las relaciones florísticas que presentan entre sí, aplicando en algunos casos índices de similitud y en otros comparando únicamente el número de especies que comparte una comunidad en específico con otras (Puig, 1989; Luna *et al.*, 1994; Alcántara y Luna, 1997). Vázquez-García (1995), con base en un análisis de agrupamiento de géneros arbóreos de los bosques mesófilos mexicanos, obtuvo un arreglo en forma de T, con cuatro grupos bien delimitados: (1) suroeste del Pacífico, (2) zonas altas del interior, (3) Atlántico, y (4) norte de Mesoamérica. Desafortunadamente este autor sólo incluyó en su análisis nueve islas de este tipo de vegetación para México (Atoyac, Guerrero; Ocuilan, Morelos-México; Cerro Viejo, Jalisco; El Cielo, Tamaulipas; El Triunfo, Chiapas; este de la Sierra de Manantlán, Jalisco; este de la Sierra de Manantlán, Jalisco; oeste de la Sierra de Manantlán, Jalisco; Teocelo, Veracruz; y Valle de México, Distrito Federal-México).

Un modelo preliminar de vicarianza

La existencia en México de estos bosques en parches aislados hace que sean ideales para probar modelos de vicarianza mediante métodos de biogeografía cladística (Morrone y Crisci, 1995). Sin embargo, la falta de análisis cladísticos de taxones animales y vegetales que habitan en los bosques mesófilos de montaña, dificulta el que se puedan llevar a cabo análisis de biogeografía cladística, tarea que tendría que involucrar la comparación de cladogramas de áreas. Una alternativa viable es el análisis de simplicidad de endemismos o PAE (Rosen, 1988; Morrone, 1994, 1998), técnica que puede aplicarse para postular una hipótesis preliminar de relaciones, la cual luego puede contrastarse con el enfoque biogeográfico cladístico (Luna *et al.*, 1999). Con este método se intenta postular una hipótesis general de relación entre los diferentes fragmentos de bosque mesófilo de México, con base en los patrones de distribución de sus taxones de plantas vasculares.

Con este fin se obtuvieron los datos de distribución de 1,267 especies de plantas vasculares (gimnospermas, angiospermas y pteridofitas) propias de estos bosques, a partir de listas florísticas publicadas (Carlson, 1958; Rzedowski y McVaugh, 1966; Rzedowski, 1969; Rzedowski y Palacios-Chávez, 1977; Vargas, 1982; Ballesteros, 1986; Luna *et al.*, 1988, 1989, 1994; Puig, 1989; Briones, 1991; Long y Heath, 1991; Díaz y Palacios-Ríos, 1992; Meave *et al.*, 1992; Zamudio *et al.*, 1992; Santiago y Jardel, 1993; Campos y Villaseñor, 1995; Ruiz, 1995; Téllez, 1995; Alcántara y Luna, 1997; Álvarez del Castillo, 1977; Mayorga *et al.*, 1998) y bases de datos de proyectos de investigación apoyados por la Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad (Conabio). Las listas florísticas se examinaron y depuraron con el fin de detectar sinónimos y evitar

errores, actualizándose con base en la literatura relevante o a través de la comunicación con especialistas.

Se utilizaron como unidades de análisis 24 localidades con bosque mesófilo de montaña de México (Fig. 1, Cuadro I). La gran mayoría de estas localidades pueden asignarse a la región Mesoamericana de Montaña propuesta por Rzedowski (1978), principalmente a las provincias florísticas de la Sierra Madre Occidental, Sierra Madre Oriental, Serranías Meridionales y Serranías Transísmicas. También se incluye al volcán San Martín, Veracruz, el cual, aunque no es incluido por Rzedowski en esta región, indudablemente posee bosque mesófilo (Challenger, 1998), muy relacionado con los bosques mesófilos de la provincia de las Serranías Transísmicas. Las localidades dentro de la Sierra Madre Occidental se excluyeron del análisis, debido a que no existen datos florísticos completos disponibles.

Con estos datos se elaboró una matriz de datos de áreas x taxones, donde los taxones se codificaron con (0) cuando estaban ausentes y con (1) cuando estaban presentes en cada área. Los taxones encontrados en una sola área se comportan como autapomorfías, por lo que no son de utilidad para evaluar relaciones y no fueron incluidos en la matriz. El análisis cladístico se efectuó con la opción de búsqueda heurística

del programa PAUP 3.1 (Swofford, 1993). Los cladogramas fueron enraizados con un área hipotética codificada con ceros.

El PAE produjo un solo cladograma más simple con 3,581 pasos, un índice de consistencia de 0.354 y un índice de retención de 0.291 (Fig. 2). Las especies que diagnostican los nodos en el cladograma se detallan en Luna *et al.* (1999). De acuerdo con el cladograma, las localidades analizadas se agruparon de la forma siguiente:

1. La provincia de las Serranías Transísmicas, incluyendo porciones de las provincias de la costa del Golfo de México, de la Sierra Madre Oriental y la de las Serranías Meridionales: El Triunfo (Chiapas), Montebello (Chiapas), Volcán San Martín (Veracruz), Teocelo (Veracruz) y La Chinantla (Oaxaca).
2. La parte norte de la provincia de la Sierra Madre Oriental: Sierra de San Carlos (Tamaulipas), Gómez Farías (Tamaulipas) y norte de Querétaro (Querétaro).
3. La parte pacífica de la provincia de las Serranías Meridionales: Sierra de San Juan (Nayarit), Nueva Galicia (Nayarit, Jalisco y Colima), Manantlán (Jalisco) y San Jerónimo Coatlán (Oaxaca).
4. La parte central de la provincia de las Serranías Meridionales: Tancítaro (Michoacán), Omiltemi (Guerrero), Ocuilan (Morelos y México) e Iztaccíhuatl (Distrito Federal y Estado de México).

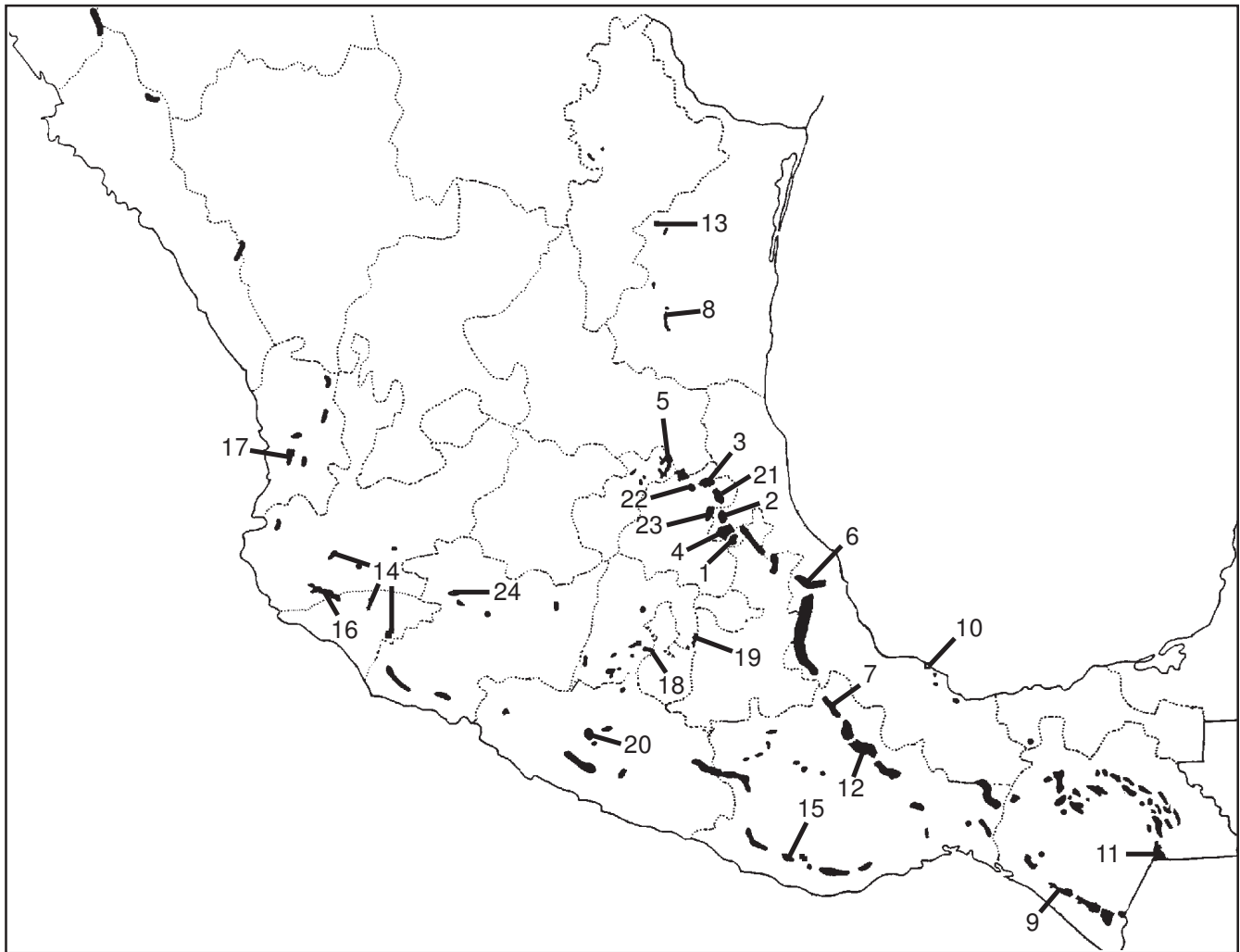


Fig. 1. Mapa de México que muestra las localidades de bosque mesófilo de montaña analizadas (modificado de Challenger, 1998). 1, Tenango de Doria, Hidalgo; 2, Helechales, Veracruz; 3, Tlanchinol, Hidalgo; 4, Huayacocotla, Veracruz; 5, norte de Querétaro; 6, Teocelo, Veracruz; 7, Huautla de Jiménez, Oaxaca; 8, Gómez Farías, Tamaulipas; 9, El Triunfo, Chiapas; 10, Volcán San Martín, Veracruz; 11, Montebello, Chiapas; 12, La Chinantla, Oaxaca; 13, Sierra de San Carlos, Tamaulipas; 14, Nueva Galicia, Jalisco-Colima-Michoacán; 15, San Jerónimo Coatlán, Oaxaca; 16, Sierra de Manantlán, Jalisco-Colima; 17, Serranía de San Juan, Nayarit; 18, Ocuilan, Morelos-México; 19, Iztaccíhuatl, Distrito Federal-México; 20, Omiltemi, Guerrero; 21, Molocotlán, Hidalgo; 22, Eloxochitlán, Hidalgo; 23, Tlahuelompa, Hidalgo; 24, Tancítaro, Michoacán. Escala = 1:3 700 000.

Cuadro I. Unidades de análisis, provincias florísticas mexicanas (*sensu* Rzedowski, 1978) donde se ubican y literatura consultada. CGM= costa del Golfo de México; SM= Serranías Meridionales; SMNO= Sistema Montañoso del norte de Oaxaca; SMO= Sierra Madre Oriental; ST= Serranías Transísmicas.

| Unidades | Provincias florísticas | Literatura |
|--|------------------------|---|
| 1. Tenango de Doria, Hidalgo | SMO | Alcántara y Luna (1997) |
| 2. Helechales, Veracruz | SMO | Ballesteros (1986) |
| 3. Tlanchinol, Hidalgo | SMO | Luna <i>et al.</i> (1994) |
| 4. Huayacocotla, Veracruz | SMO | Vargas (1982) |
| 5. Norte de Querétaro | SMO | Díaz y Palacios-Ríos (1992), Zamudio <i>et al.</i> (1992) |
| 6. Teocelo, Veracruz | SMO | Luna <i>et al.</i> 1988 |
| 7. Huautla de Jiménez, Oaxaca | SM | Ruiz (1995) |
| 8. Gómez Farías, Tamaulipas | SMO | Puig (1989) |
| 9. El Triunfo, Chiapas | ST | Long y Heath (1991) |
| 10. Volcán San Martín, Veracruz | CGM | Álvarez del Castillo (1997) |
| 11. Montebello, Chiapas | ST | Carlson (1958) |
| 12. La Chinantla, Oaxaca | SM | Rzedowski y Palacios-Chávez (1977) |
| 13. Sierra de San Carlos, Tamaulipas | SMO | Briones (1991) |
| 14. Nueva Galicia, Jalisco, Colima y Michoacán | SM | Rzedowski y McVaugh (1966) |
| 15. San Jerónimo Coatlán, Oaxaca | SM | Campos y Villaseñor (1995) |
| 16. Sierra de Manantlán, Jalisco y Colima | SM | Santana (1993), Santiago y Jardel (1993) |
| 17. Serranía de San Juan, Nayarit | SM | Télez (1995) |
| 18. Ocuilan, Morelos y México | SM | Luna <i>et al.</i> (1989) |
| 19. Iztaccíhuatl, Distrito Federal y México | SM | Rzedowski (1969) |
| 20. Omiltemi, Guerrero | SM | Flores (1992-94), Meave <i>et al.</i> (1992) |
| 21. Molocotlán, Hidalgo | SMO | Mayorga <i>et al.</i> (inéd.) |
| 22. Eloxochitlán, Hidalgo | SMO | Luna y Alcántara (en prep.) |
| 23. Tlahuelompa, Hidalgo | SMO | Luna y Alcántara (en prep.) |
| 24. Tancítaro, Michoacán | SM | García (1996) |

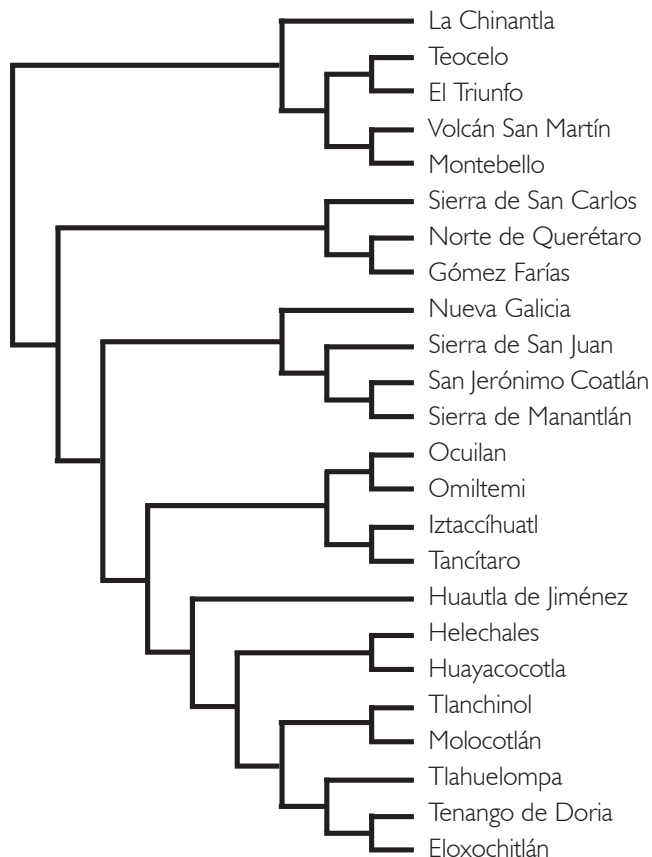


Fig. 2. Cladograma resultante del PAE, que muestra las relaciones de las localidades de bosque mesófilo analizadas.

5. La parte sur de la provincia de la Sierra Madre Oriental, incluyendo parte de la provincia de las Serranías Meridionales: Tlanchinol (Hidalgo), Eloxochitlán (Hidalgo), Molocotlán (Hidalgo), Tlahuelompa (Hidalgo), Huayacocotla (Veracruz), Helechales (Veracruz), Tenango de Doria (Hidalgo) y Huautla de Jiménez (Oaxaca).

De acuerdo con los resultados, cinco fragmentos extensos de bosque mesófilo divergieron secuencialmente de un bosque ancestral más continuo en México, donde los grandes cambios climáticos contribuyeron en los eventos de aislamiento que produjeron su fragmentación en las islas actuales. Este modelo de vicarianza hace predicciones acerca de la secuencia de la fragmentación, la cual podrá contrastarse mediante la comparación de los cladogramas de áreas de los taxones que habitan estos fragmentos de bosques.

Algunos trabajos anteriores que examinan las relaciones entre los bosques mesófilos mexicanos concuerdan parcialmente con estos resultados. Luna *et al.* (1988) encontraron que existe una relación muy estrecha entre algunos bosques mesófilos de Teocelo (Veracruz central) y de las Serranías Transísmicas. Luna *et al.* (1989) discutieron las afinidades de los bosques mesófilos situados en la parte central del Eje Neovolcánico, área que en este análisis aparece como parte de un mismo clado. Puig (1989) encontró que existe una estrecha relación entre el bosque mesófilo situado en Tamaulipas y localidades circunvecinas (que pertenecen a la parte norte de la Sierra Madre Oriental) utilizando taxones a nivel de género, aunque esto no es así cuando se consideran especies. No obstante, Alcántara y Luna (1997) encontraron que los bosques mesófilos de la parte sur de la Sierra Madre Oriental están muy relacionados entre sí, sin embargo están lejanamente relacionados con aquellos de la parte norte de la Sierra Madre Oriental y de las Serranías Transísmicas. Por otro lado, las relaciones que aquí se obtienen no concuerdan parcialmente con los resultados de Vázquez-García (1995), quien encontró que existe una relación muy estrecha entre las localidades de bosque mesófilo de las partes norte y sur de la Sierra Madre Oriental.

De acuerdo con los resultados, algunas de las provincias florísticas mexicanas de Rzedowski (1978), al menos cuando se consideran los taxones de los bosques mesófilos que las habitan, no parecen representar unidades naturales, por ejemplo, la Sierra Madre Oriental, la Sierra Madre del Sur y las Serranías Meridionales. La Sierra Madre Oriental se divide en dos clados; los cañones de la cuenca del río Pánuco son la barrera que separa en dos a esta cordillera. Por otro lado, la provincia de las Serranías Meridionales se distribuye en cuatro clados diferentes, mostrando que sus distintos componentes están más estrechamente relacionados con la Sierra Madre Oriental, Sierra Madre Occidental y Sierra Madre del Sur. Estos resultados concuerdan con los de varios autores, por ejemplo, Smith (1941) analizó los patrones de distribución de algunas especies de lagartijas del género *Sceloporus* y encontró que la Sierra Madre Oriental puede dividirse en dos partes: una sur y otra norte. Lieberr (1991), al efectuar estudios de la historia biogeográfica de zonas montañosas de México habitadas por especies de *Elliptoleus* y *Calathus* (Coleoptera: Carabidae), postuló la existencia de una antigua fragmentación que separó una biota tropical de una extratropical. Esta última posteriormente se fragmentó en dos áreas, la Sierra Madre Oriental y la Sierra Madre Occidental, incluyendo parte del Altiplano. De acuerdo con este autor, existe gran número de especies endémicas compartidas entre las partes norte de las Sierras Madre Oriental y Occidental, y también entre las partes sureñas, por lo que no pueden considerarse como unidades biogeográficas naturales. Luna *et al.* (1994) también reconocieron la separación de la Sierra Madre Oriental en una parte norte y otra sur.

Existen patrones notables de especiación alopatrida y un porcentaje de endemismo elevado en varios taxones asociados a los bosques mesófilos de montaña. Por ejemplo, con base en tal diferenciación, Vázquez-García (1997) estableció cinco archipiélagos regionales de acuerdo con el patrón de distribución de las especies de *Magnolia*. En el futuro, un análisis formal de biogeografía cladística pudiera brindar una manera de contrastar la hipótesis de vicarianza aquí propuesta. El análisis podría involucrar la comparación de cladogramas de área derivados de los cladogramas de *Magnolia* y otros taxones vegetales de los bosques mesófilos, entre los cuales pudiéramos sugerir a *Meliosma* (Sabiaceae), *Ternstroemiya* y *Cleyera* (Theaceae), *Cyathea* (Cyatheaceae), *Symplocos* (Symplocaceae), *Clethra* (Clethraceae), *Rhamnus* (Rhamnaceae) y *Styrax* (Styracaceae), entre otros.

Agradecimientos

Agradecemos a nuestros amigos Juan J. Morrone y David Espinosa por sus aportaciones a este trabajo. Este trabajo fue apoyado parcialmente por los proyectos PAPIIT IN215798, Conabio B133 y Conabio H102.

Referencias

- Alcántara, O. y I. Luna.** 1997. Florística y análisis biogeográfico del bosque mesófilo de montaña de Tenango de Doria, Hidalgo, México. *An. Inst. Biol. Univ. Nac. Autón. México, Ser. Bot.*, 68 (2): 57-106.
- Álvarez del Castillo, C.** 1977. Estudio ecológico y florístico del cráter del Volcán San Martín Tuxtla, Veracruz, México. *Biótica*, 2(1): 3-54.
- Ballesteros, M. de L.** 1986. Estudio de la flora y la vegetación de Helechales en el municipio de Huayacocotla, Ver. Tesis de licenciatura. Facultad de Ciencias, UNAM. México.
- Briones, O. L.** 1991. Sobre la flora, vegetación y fitogeografía de la Sierra de San Carlos, Tamaulipas. *Acta Bot. Mex.*, 16: 15-43.
- Campos, A. y J. L. Villaseñor.** 1995. Estudio florístico de la porción central del municipio de San Jerónimo Coatlán, Distrito de Miahuatlán (Oaxaca). *Bol. Soc. Bot. México*, 56: 95-120.
- Carlson, M. C.** 1954. Floral elements of the pine-oak-*Liquidambar* forest of Montebello, Chiapas, Mexico. *Bull. Torrey Bot. Club*, 81(5): 387-399.
- Challenger, A.** 1998. La zona ecológica templada húmeda, pp. 433-518 in: *Utilización y conservación de los ecosistemas terrestres de México: Pasado, presente y futuro*, Conabio-Instituto de Biología, UNAM-Sierra Madre, México.
- Cracraft, J.** 1991. Patterns of diversification within continental biotas: Hierarchical congruence among the areas of endemism of Australian vertebrates. *Aust. Syst. Bot.*, 4: 211-227.
- Díaz B., H. y M. Palacios-Ríos.** 1992. *Lista preliminar de especies de pteridofitas de los estados de Guanajuato, Michoacán y Querétaro. Fascículo complementario 3*. Instituto de Ecología. Centro Regional del Bajío. Pátzcuaro, Michoacán. México.
- Flores, O.** 1992-94. Historia natural del Parque Ecológico Estatal Omiltemi, Chilpancingo, Guerrero, México. Proyecto Conabio A004.
- García, I.** 1996. Flora del Parque Nacional Pico de Tancítaro, Michoacán. Proyecto Conabio H304.
- Lieberr, J. K.** 1991. A general area cladogram for montane Mexico based on distributions in the Platynina genera *Elliptoleus* and *Calathus* (Coleoptera: Carabidae). *Proc. Ent. Soc. Washington*, 93: 390-406.
- Long, A. y M. Heath.** 1991. Flora of the "El Triunfo" Biosphere Reserve, Chiapas, México. A preliminary floristic inventory and the plant communities of polygon I. *Anales Inst. Biol. Univ. Nac. Autón. México, Ser. Bot.*, 62(2): 133-172.
- Luna, I., L. Almeida, L. Villers y L. Lorenzo.** 1988. Reconocimiento florístico y consideraciones fitogeográficas del Bosque Mesófilo de Montaña de Teocelo, Veracruz. *Bol. Soc. Bot. México*, 48: 35-63.
- Luna, I., L. Almeida y J. Llorente.** 1989. Florística y aspectos fitogeográficos del bosque mesófilo de montaña de las cañadas de Ocuilan, estados de Morelos y México. *Anales Inst. Biol. Univ. Nac. Autón. México, Ser. Bot.*, 59(1): 63-87.
- Luna, I., S. Ocegueda y O. Alcántara.** 1994. Florística y notas biogeográficas del bosque mesófilo de montaña del municipio de Tlanchinol, Hidalgo, México. *An. Inst. Biol. Univ. Nac. Autón. México, Ser. Bot.*, 65(1): 31-62.
- Luna, I., O. Alcántara, D. Espinosa y J. J. Morrone.** 1999. Historical relationships of the Mexican cloud forests: A preliminary vicariance model applying Parsimony Analysis of Endemicity to vascular plant taxa. *J. Biogeogr.*, 26: 1299-1305.
- Matuda, E.** 1953. Plantas asiáticas en México. *Mem. Congr. Cient. México*, 6: 230-248.
- Mayorga, R., I. Luna y O. Alcántara.** 1998. Florística del bosque mesófilo de montaña de Molocotlán, Molango-Xochicoatlán, Hidalgo, México. *Bol. Soc. Bot. México*, 63 (en prensa).
- Meave, J., M. A. Soto, L. M. Calvo, H. Paz y S. Valencia.** 1992. Análisis sinecológico del bosque mesófilo de montaña de Omiltemi, Guerrero. *Bol. Soc. Bot. México*, 52: 31-77.
- Morrone, J. J.** 1994. On the identification of areas of endemism. *Syst. Biol.* 43:438-441.
- Morrone, J. J.** 1998. On Udvardy's Insulantartica province: A test from the weevils (Coleoptera: Curculionioidea). *J. Biogeogr.*, 25: 1-9.
- Morrone, J. J. y J. V. Crisci.** 1995. Historical biogeography: Introduction to methods. *Annu. Rev. Ecol. Syst.*, 26: 373-401.
- Myers, A. A.** 1991. How did Hawaii accumulate its biota? A test from the Amphipoda. *Global Ecol. Biogeogr. Lett.*, 1: 24-29.
- Posadas, P.** 1996. Distributional patterns of vascular plants in Tierra del Fuego: A study applying parsimony analysis of endemism (PAE). *Biogeographica*, 72(4): 161-177.
- Puig, H.** 1976. *Végétation de la Huasteca, Mexique*. Mission Archéologique et Ethnologique Française au Mexique, México.
- Puig, H.** 1989. Análisis fitogeográfico del bosque mesófilo de montaña de Gomez Farías. *Biotam*, 1(2): 34-53.
- Rosen, B. R.** 1988. From fossils to earth history: Applied historical biogeography, pp. 437-481 in: Myers, A. A. y P. S. Giller (eds), *Analytical biogeography*, Chapman and Hall, Londres.
- Ruiz, C. A.** 1995. Análisis estructural del bosque mesófilo de la región de Huautla de Jiménez, (Oaxaca), México. Tesis de licenciatura. Facultad de Ciencias, UNAM. México.

- Rzedowski, J.** 1969. Notas sobre el bosque mesófilo de montaña en el Valle de México. *Anales Esc. Nac. Ci. Biol.*, 18: 91-106.
- Rzedowski, J.** 1978. *Vegetación de México*. Ed. Limusa, México.
- Rzedowski, J.** 1996. Análisis preliminar de la flora vascular de los bosques mesófilos de montaña de México. *Acta Bot. Mex.*, 35: 25-44.
- Rzedowski, J. y R. McVaugh.** 1966. La vegetación de la Nueva Galicia. *Contr. Univ. Michigan Herb.*, 9: 1-123.
- Rzedowski, J. y T. Palacios-Chávez.** 1977. El bosque de *Engelhardtia (Oreomunnea) mexicana* en la región de la Chinantla (Oaxaca, México): Una reliquia del Cenozoico. *Bol. Soc. Bot. México*, 36: 93-123.
- Santana, F.** 1993. *Flora de la Reserva de la Biosfera Sierra de Manantlán, Jalisco-Colima, México*. Proyecto Conabio A007.
- Santiago, A. y E. J. Jardel.** 1993. Composición y estructura del bosque mesófilo de montaña en la Sierra de Manantlán, Jalisco-Colima. *Biotam*, 5(2): 13-26.
- Sharp, A. J.** 1953. Notes on the flora of Mexico: world distribution of the woody dicotyledonous families and the origin of the modern vegetation. *J. Ecol.*, 41: 374-380.
- Sharp, A. J.** 1966. Some aspects of Mexican phytogeography. *Ciencia (México)*, 24: 229-232.
- Sharp, A. J. y Z. Iwatsuki.** 1965. A preliminary statement concerning mosses common to Japan and Mexico. *Ann. Missouri Bot. Gard.*, 52 (3): 452-456.
- Smith, H. M.** 1941. Las provincias bióticas de México, según la distribución geográfica de las lagartijas del género *Sceloporus*. *An. Esc. Nac. Cienc. Biol.*, 2: 103-110.
- Swofford, D. L.** 1993. *PAUP: Phylogenetic analysis using parsimony*. Ver. 3.1.1. Smithsonian Institution.
- Téllez, O.** 1995. Flora, vegetación y fitogeografía de Nayarit, México. Tesis de Maestría. Facultad de Ciencias, UNAM, México.
- Vargas, Y.** 1982. Análisis florístico y fitogeográfico de un bosque mesófilo de montaña en Huayacocotla, Ver. Tesis de licenciatura. Facultad de Ciencias, UNAM, México.
- Vázquez-García, J. A.** 1995. Cloud forest archipelagos: Preservation of fragmented montane ecosystems in tropical America, pp. 315-332 in: Hamilton, L. S., J. O. Juvik y F. N. Scatena (eds.), *Tropical montane cloud forests*, Springer-Verlag, New York.
- Vázquez-García, J. A.** 1997. *Magnolia* (Magnoliaceae) in Mexico and Centro America: A synopsis. *Brittonia*, 46(1): 1-23.
- Webster, G. L.** 1995. The panorama of the Neotropical cloud forests, pp. 53-77 in: Churchill, S. P., H. Balslev, E. Forero y J. M. Luteyn (eds.), *Biodiversity and conservation of Neotropical montane forests*, The New York Botanical Garden, Bronx, New York.
- Zamudio, S., J. Rzedowski, E. Carranza y C. G. de Rzedowski.** 1992. *La vegetación en el estado de Querétaro*. Instituto de Ecología, Centro Regional del Bajío, Pátzcuaro, Michoacán.

